

П. И. Данилов



ОХОТНИЧЬИ ЗВЕРИ КАРЕЛИИ

ОХОТНИЧЬИ ЗВЕРИ КАРЕЛИИ

ДАНИЛОВ Петр Иванович – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН. Область научных интересов: фаунистика и зоогеография, аут- и синэкология, управление популяциями охотничьих животных, их охрана и организация охотничьего хозяйства. Автор более 400 научных публикаций, в том числе 16 монографий (некоторые в соавторстве). Многие из его статей опубликованы в зарубежных изданиях. П. И. Данилов был инициатором создания первых совместных российско-финляндских и российско-норвежских проектов по изучению диких животных. Член Совета Всероссийского териологического общества, Совета международной ассоциации по изучению медведей, Совета Северных стран по изучению крупных хищников. Ему присвоены почетные звания: заслуженный деятель науки Республики Карелия, заслуженный деятель науки Российской Федерации, заслуженный работник охотничьего хозяйства Российской Федерации.



ЭКОЛОГИЯ,
РЕСУРСЫ,
УПРАВЛЕНИЕ,
ОХРАНА

Карельский научный центр
Российской академии наук
Институт биологии

Karelian Research Center
Russian Academy of Science
Institut of Biology

P. I. Danilov

Game animals of Karelia

ecology, resources, management, protection

second edition, revised and expanded

Petrozavodsk
2017

П. И. Данилов

Охотничьи звери Карелии

экология, ресурсы, управление, охрана

2-е издание,
переработанное и дополненное

Петрозаводск
2017

УДК 639.1.02(470.22)
ББК 47.1(2Рос.Кар)
Д18

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор Е. П. Иешко
доктор биологических наук, профессор А. М. Макаров

*Работа выполнялась при финансовой поддержке грантов:
Президиума РАН (№ 0221-2015-0004), из средств федерального
бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0037,
а также Карельского республиканского общества охотников и рыболовов*

Данилов П. И.

Д18 Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. Петрозаводск:
Карельский научный центр РАН, 2017. 388 с. + цв. вкл.

ISBN 978-5-9274-0766-8

В монографии в ретроспективном и сравнительном аспектах обсуждаются данные предшествующих поколений зоологов и охотоведов, материалы более чем 50-летних наблюдений автора, освещающие особенности экологии охотничьих зверей на Европейском Севере России. Основное внимание уделено динамике популяций, распространению и распределению животных, изменению их численности и факторам, ее определяющим, а также управлению популяциями эксплуатируемых видов, их охране и воспроизводству. Специально рассмотрены вопросы акклиматизации зверей, роли новых видов в биоценозах и сфере хозяйственной деятельности человека.

Для зоологов, охотоведов, преподавателей и студентов биологического профиля, работников охотничьего хозяйства, охраны природы, натуралистов, охотников.

Danilov P. I.

Game animals of Karelia: ecology, resources, management, protection.
Petrozavodsk: Karelian Research Centre RAN, 2017. 388 p.

The monograph discusses in the retrospective and comparative aspects data of the preceding generations of zoologists and game biologists and also materials of the author's more than 50-years monitoring observations, which deal with the ecology peculiarities of resource species of game animals in the European North of Russia. Main emphasis is on the dynamics of populations, spread and distribution of animals, change in their number and factors determining their number, management of exploited populations, their conservation and reproduction. Considered are problems of animal introduction and the role of new species in ecosystems and economic activity of man.

For zoologists, game biologists, lecturers and students of biological speciality, workers of game husbandry, nature preservation, and hunters.

ISBN 978-5-9274-0766-8

© Данилов П. И., 2017

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2017

© Карельский научный центр РАН, 2017

*Светлой памяти моих учителей
Георгия Александровича Новикова
Георгия Алексеевича Троицкого
Георгия Леонидовича Рутилевского
Георгия Никифоровича Воронина
посвящается эта книга*

Предисловие автора ко второму изданию

Первое издание этой книги вышло 10 лет назад, а первой фразой, с которой она начиналась, была: «Эта книга – итог моей более чем 45-летней работы как исследователя диких животных и более чем 50-летнего опыта как охотника». Очевидно, что сегодня к этим цифрам следует прибавить еще 10! Однако цель написания, а теперь и переиздания книги осталась прежней и происходит она из необходимости объединить результаты многолетних наблюдений и поделиться с читателями соображениями:

- о механизмах и закономерностях процессов, происходящих в природных сообществах и связанных с функционированием в них диких животных;
- об особенностях экологии диких зверей, относящихся к объектам охоты;
- об управлении популяциями ресурсных видов;
- об охране животных и их местообитаний.

Основной мотивацией для подготовки книги к переизданию стало то, что за прошедшее время существенно пополнились наши знания о динамических процессах в популяциях зверей, таких как распространение, распределение, численность, структура популяций и др. Это позволило подтвердить, а в ряде случаев и выявить механизмы и закономерности этих процессов, определить главенство в них естественных или антропогенных факторов.

Названные вопросы в новом издании обсуждаются в сравнительно-географическом аспекте с учетом ландшафтно-экологических особенностей изучаемой территории и антропогенной ее трансформации.

В ряде случаев в новом издании при обсуждении количественных показателей, иллюстрирующих особенности экологии видов в изучаемом регионе, это сделано в сравнительно-географическом аспекте на примере северо-западных областей России. Их территория вытянута в широтном направлении на 1700 км и включает в себя разные климатические и ландшафтно-географические зоны от тундр Кольского п-ова до смешанных и широколиственных лесов Псковской обл. Учитывались также особенности и интенсивность антропогенной трансформации охотничьих угодий этих территорий.

Содержание книги дополнено прикладными элементами охотоведения, в частности, написана новая глава по биотехнии в условиях севера. И, наконец, первое издание «Охотничьих зверей...» вышло весьма ограниченным тиражом, как

и большинство научных книг издательства «Наука». В Карелию и вовсе попало очень небольшое число ее экземпляров. Предполагается, что переиздание книги у нас в Карелии обеспечит «оседание» значительной части тиража в нашем регионе, и она станет доступной и, хочется надеяться, полезной зоологам, охотоведам, преподавателям и студентам биологического профиля, натуралистам и охотникам.

При подготовке рукописи к печати, особенно составлении картограмм, рисунков, графиков, иллюстрации текста фотоматериалами большую помощь мне оказали сотрудники Лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН Ф. В. Федоров, К. Ф. Тирронен, Д. В. Панченко, Л. В. Блюдник, за что я им очень благодарен.

П. Данилов

Введение

Когда мы произносим или слышим слова – «охота», «охотничьи звери», то даже у профессионалов – зоологов и охотоведов в первый момент они ассоциируются с крупными животными – лосем, оленем, медведем, волком и др., но никак не с кротом, лаской, белкой-летягой или водяной полевкой. Тем не менее, и они относятся к зверям охотничьим, а точнее к условно охотничьим. Всего в охотничьих целях в России используется около 100 видов и подвидов млекопитающих, но это на всем необъятном пространстве нашей страны, где условия жизни меняются от снегов и льдов арктических пустынь до степей, солончаков и песков Калмыкии, Нижнего Поволжья и Забайкалья.

В таежных лесах, покрывающих наш северный край, нет такого многообразия условий, соответственно, и состав охотничьих зверей ограничен. Их список время от времени меняется, в силу того, что мы, то вводим в него, то исключаем тех или иных животных, исходя из охотоведческих, природоохранных и экономических соображений. Кроме того, в составе фаунистических комплексов региона в результате акклиматизации, а также естественного расселения появляются новые виды диких животных.

Наиболее полный список охотничьих зверей таежной зоны Европейского Севера России можно найти в книге «Охотничьи звери и их промысел...» (1970), изданной коллективом исследователей Западного отделения ВНИИОЗ. Он включает 32 вида, представляющих 6 отрядов; но в нем нет 2 видов китообразных, один из которых – белуха в недалеком прошлом служил объектом промысла. Нет в нем также трех видов копытных: интродуцированного пятнистого оленя, благородного оленя, иногда появляющегося в пределах региона из Прибалтики, и белохвостого оленя, заходы которого из Финляндии регистрируются в последние годы на Карельском перешейке и в Карелии, в северо-западном Приладожье. С учетом этих оленей общее число охотничьих зверей, обитающих на земле и в водах Европейского Севера России, составит 37 видов:

Отряд¹ Насекомоядные – *Insectivora*

Семейство Кроты – *Talpidae*

Обыкновенный крот – *Talpa europaea* L.

Отряд Зайцеобразные – *Lagomorpha*

Семейство Зайцы – *Leporidae*

Заяц-беляк – *Lepus timidus* L.

Заяц-русак – *Lepus europaeus* L.

Отряд Грызуны – *Rodentia*

Семейство Летяги – *Pteromyidae*

Белка-летяга – *Pteromys volans* L.

Семейство Беличьи – *Sciuridae*

Обыкновенная белка – *Sciurus vulgaris* L.

Семейство Бобры – *Castoridae*

Бобр евразийский (европейский) –

Castor fiber L.

Бобр североамериканский (канадский) – *Castor canadensis* Kuhl

Семейство Мыши – *Muridae*

Серая крыса – *Rattus norvegicus* Berk.

Семейство Хомякообразные – *Cricetidae*

Ондатра, или мускусная крыса – *Ondatra zibethica* L.

Водяная крыса, или водяная полевка –

Arvicola terrestris L.

¹ Систематика и наименование животных даются по принятым в сводке – «Млекопитающие фауны СССР». М.; Л.: Изд. АН СССР. Ч. 1. Ч. 2. 1963. 1102 с.

Отряд Китообразные – Cetacea

Семейство Дельфиновые – Delphinidae

Белуга, или белуха – *Delphinapterus leucas* Pall.

Морская свинья, или свинка – *Phocaena phocaena* L.

Отряд Хищные – Carnivora

Семейство Собачьи – Canidae

Волк – *Canis lupus* L.

Обыкновенная лисица – *Vulpes vulpes* L.

Песец – *Alopex lagopus* L.

Енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides* Gray

Семейство Медвежьи – Ursidae

Бурый медведь – *Ursus arctos* L.

Семейство Куньи – Mustelidae

Горностай – *Mustela erminea* L.

Ласка – *Mustela nivalis* L.

Черный, или лесной хорек –

Mustela putorius L.

Европейская норка – *Mustela lutreola* L.

Американская норка – *Mustela vison*

Briss.

Лесная куница – *Martes martes* L.

Росомаха – *Gulo gulo* L.

Барсук – *Meles meles* L.

Выдра – *Lutra lutra* L.

Семейство Кошачьи – Felidae

Рысь – *Felis lynx* L.

Отряд Ластоногие – Pinnipedia

Семейство Настоящие тюлени – Phocidae

Морской заяц, или лахтак – *Erignathus barbatus* Erxl.

Кольчатая нерпа (Белое море) – *Pusa hispida* Schreb.

Кольчатая нерпа (Ладожское озеро) – *Pusa hispida ladogensis* Nordq.

Гренландский тюлень, или лысун *Pagophoca groenlandica* Erxl.

Отряд Парнокопытные – Artiodactyla

Семейство Свиные – Suidae

Кабан, или дикая свинья – *Sus scrofa* L.

Семейство Оленьи – Cervidae

Косуля, или дикая коза – *Capreolus capreolus* L.

Пятнистый олень – *Cervus nippon* Temm.

Благородный олень – *Cervus elaphus* L.

Европейский лось, или сохатый – *Alces alces* L.

Лесной северный олень – *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.

Подсемейство американские олени –
Odocoileinae

Белохвостый олень – *Odocoileus virginianus* Zimm.

Как было сказано, список этот непостоянен. Традиционно охотничьих зверей в нем насчитывается всего 25 видов. Три зверька – крот, водяная полевка и серая крыса стали использоваться как пушные звери в прежнем СССР лишь в начале 1920-х – в 1930-е гг. В 1980-е в северных регионах Европейской части России их шкурки перестали заготавливать, а, следовательно, и добывать этих зверьков. Четыре вида – ондатра, американская норка, енотовидная собака, канадский бобр были акклиматизированы в Карелии или на соседних с ней территориях, расселяясь, они распространились и в республике. Такова же судьба европейского (евразийского) бобра, но процесс его возвращения следует называть реакклиматизацией. Немногим более 40 лет назад в Карелии появился кабан, а в конце 1970-х он «приобрел» статус охотничьего зверя. Пока он успешно выживает и размножается, но только в южных районах. Первый заход косули зарегистрирован в 1964 г. С тех пор она время от времени встречается в разных районах республики, иногда зимует, но случаи размножения неизвестны, поэтому и в список охотничьих зверей косуля включена условно. А вот о заходах песца неизвестно уже более 50 лет. В результате повсеместного расселения американской норки, исчезла норка европейская. В настоящее время в республике полностью охраняются белка-летяга, ласка, ладожская нерпа, морская свинья (дельфин). Нет промысла белухи на Белом море, здесь же

запрещен промысел белька гренландского тюленя, а кольчатая нерпа и морской заяц добываются лишь случайно.

Таким образом, реально охотничьими остаются лишь 20 видов зверей. Вместе с тем есть надежда, что с развитием охотничьего хозяйства число зверей, на которых в Карелии будут охотиться, возрастет за счет содействия воспроизводству редких и малочисленных сейчас зверей (заяц-русак, косуля), интродукции и естественному «проникновению» новых видов (белохвостый олень), полувольному содержанию некоторых копытных (благородный и пятнистый олени). При описании каждого вида я придерживался монографической структуры очерка. Однако некоторые черты экологии зверей такие, например, как: качественный состав питания ряда видов, размножение – белки, зайца-беляка, ондатры, некоторые особенности экологии мелких и средних хищных зверей хорошо изучены, соответственно, этим аспектам в монографии уделены минимум внимания и пространства. И, напротив, в новом издании более подробно рассмотрены современное состояние популяций охотничьих зверей, динамика их численности, распределение, экологическая и пространственная структура, роль в биоценозах, в жизни человека и сфере его хозяйственной деятельности.

Книга написана на основании материалов, собранных автором в 1956–2015 гг. в процессе экспедиционных и стационарных исследований на территории Республики Карелия, Мурманской, Архангельской, Ленинградской, Вологодской, Новгородской и Псковской областей и в Финляндии. В ней использованы архивные материалы Лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН, в которой я (автор) работаю с 1961 г., а также материалы Западного отделения ВНИИОЗ (Санкт-Петербург) с доброго согласия О. С. Русакова, бывшего в 1980–1990-е гг. его заведующим, некоторые ведомственные данные Карелохотуправления Министерства сельского, рыбного и охотничьего хозяйства Республики Карелия, Карельского республиканского общества охотников и рыболовов, Карелпотребсоюза, многолетние сведения, полученные от охотников-корреспондентов.

Автор искренне благодарен всем, помогавшим ему в полевых и лабораторных исследованиях, сборе и обработке данных и непосредственно в работе над книгой. Я особенно признателен моим друзьям и соратникам – Г. А. Троицкому, В. А. Андрееву, О. С. Русакову, И. Л. Туманову, В. А. Марковскому, В. Г. Анненкову, В. В. Белкину, В. Я. Каньшиеву, Л. В. Блюднику, А. В. Якимову, молодым сотрудникам Лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН – Ф. В. Федорову, К. Ф. Тирронену, Д. В. Панченко, а также моим финским друзьям и коллегам Каарло и Туйре Нюгрэн (Kaarlo and Tuire Nygren), Калеви Хейкура (Kalevi Heikura), Эрику Нихольму (Erik Sten Nyholm), Илпо Койола (Ilpo Kojola).

Неоценимую помощь в работе над книгой в ее первом и втором вариантах оказал член-корреспондент РАН, профессор Э. В. Ивантер.

Хочется надеяться, что книга будет полезна не только специалистам зоологам и охотоведам, преподавателям биологии и студентам биологических и охотоведческих вузов, но также широкому кругу читателей – охотникам и натуралистам.

ГЛАВА 1

ИЗ ИСТОРИИ ФАУНЫ ОХОТНИЧЬИХ ЗВЕРЕЙ И ИХ ИЗУЧЕНИЯ В КАРЕЛИИ

Самые ранние сведения об охотничьих животных Карелии мы находим на «страницах каменных книг». Датируются они пятью-шестью тысячами лет до наших дней, но дают весьма полное представление о видовом составе охотничьих животных, их распределении по территории, общем обилии, сезонных перемещениях, способах охоты на них. То есть, они «освещают» наиболее важные особенности биологии диких животных и их использование человеком.

В Карелии известны два таких «письменных источника»: первый – на восточном берегу Онежского озера – это Онежские петроглифы, второй – на берегу и островах р. Выг, недалеко от впадения ее в Белое море. Последние известны под общим названием «Петроглифы Белого моря» (Равдоникас, 1936, 1938; Линевский, 1939; Савватеев, 1970, 1983).

На Кольском п-ове известно также два места нахождения петроглифов – на берегу оз. Канозера и на р. Поной (Гурина, 1980, 1997). Открыты они были совсем недавно – в начале 1970-х гг. Их особенность в том, что многие из рисунков сделаны не только на береговых скальных выходах, так называемых «бараньих лбах», но и на крупных отдельно расположенных валунах.

Список зверей, составленный по их изображениям на скалах, включает в себя 8 видов наземных и, по меньшей мере – 3 вида морских млекопитающих. Разумеется, это прежде всего крупные звери, дававшие людям еду и одежду: лось (рис. 1, а), северный олень (рис. 1, б), медведь (рис. 1, в), бобр (рис. 1, г). С некоторой долей сомнения можно идентифицировать также лисицу, рысь и зайца. Из морских млекопитающих определяются с наибольшей вероятностью и чаще встречаются среди прочих изображений рисунки китообразных – белух (рис. 2, а) и, может быть, настоящих китов, а также ластоногих тюленей, морских зайцев и даже моржей (рис. 2, б).

По обилию изображений тех или иных зверей среди Онежских и Беломорских рисунков неолитического человека можно с уверенностью говорить, например, о том, что в Прибеломорье из копытных зверей преобладали северные олени, а в Заонежье, напротив, лоси. Так, среди копий рисунков с берегов Онежского озера, приводимых В. И. Равдоникасом (1936), нет ни одного бесспорного изображения северного оленя. Очевидно, в те годы еще не были найдены некоторые петроглифы на Онеге, поскольку Ю. А. Савватеев

в более позднем издании одной из своих книг (Савватеев, 1983) называет северных оленей при перечислении изображений зверей среди онежских петроглифов.

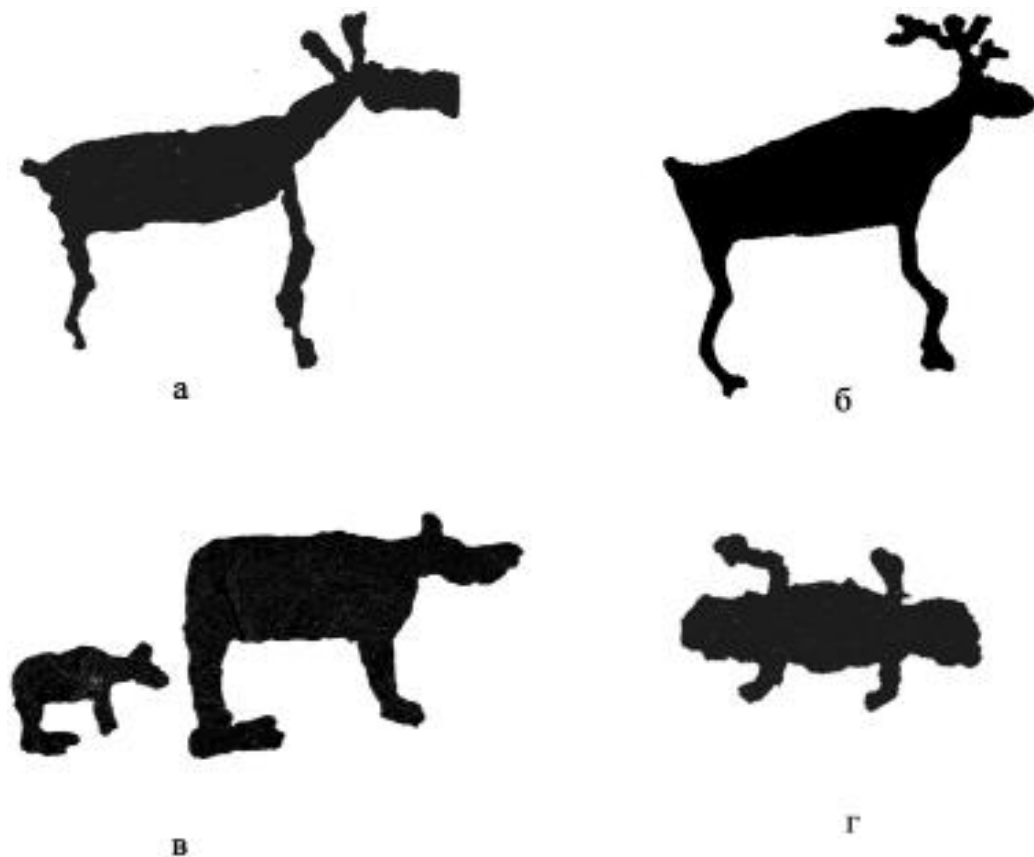


Рис. 1. Изображения охотничьих зверей среди петроглифов Онежского озера и Белого моря (по: Савватеев, 1970): а – лось, б – северный олень, в – медведица с медвежонком, г – бобр

На Белом море первобытные охотники часто били морского зверя – китов и тюленей. На Онежском же озере есть всего два рисунка животных, относящихся к этой группе млекопитающих и напоминающих изображения китообразных и ластоногих Залавруги. Предполагается, что нерпа обитала в водах Онежского озера во времена неолита. Это подтверждается и находками костей этого зверя при раскопках стоянки Кладовец на восточном берегу Онежского озера (Верещагин, 1979; Савватеев, 1983). А вот изображение, идентифицируемое как рисунок белухи, очевидно, было сделано пришельцами с берегов Белого моря или обитателями берегов Онежского озера, побывавшими на Белом море.

Среди рисунков древних художников встречаются изображения зверей, представляющие серьезную загадку, а обитание их на территории Карелии в те времена объяснить довольно трудно. Так, совершенно не вписывается в состав



Рис. 2. Изображения морских зверей и сцен охоты на них среди петроглифов Белого моря: а – на китообразных (очевидно белуху) (по: Савватеев, 1970), б – на ластоногих (возможно моржа) (по: Жульников, 2005)

фауны охотничьих животных Карелии времен неолита изображение оленя, выбитое на отдельном мысу недалеко от основной группы рисунков Бесова Носа (рис. 3). Зверя, изображенного на этом рисунке, можно с уверенностью отнести к группе благородных оленей (Данилов, 2005).



Рис. 3. Изображение зверя, напоминающего благородного оленя. Онежское озеро (по: Савватеев, 1970)

Объяснение этого факта, очевидно, кроется в ландшафтно-климатических и геоботанических особенностях того времени, когда южнотаежные леса покрывали Карелию до широты современного г. Кеми, а средне- и северотаежные произрастали на большей части Кольского п-ова. Это был «климатический оптимум голоцена» (Елина и др., 2000) (рис. 4). Очевидно, иной была не только растительность, но и животное население, а в его составе и звери – обитатели смешанных и широколиственных лесов, в том числе и благородные олени. Вместе с тем, судя по тому, что подобных рисунков больше нигде не найдено, животные эти и тогда были довольно редки.

Можно также предположить, что южных пределов Карелии достигали и кабаны. Их костные остатки были обнаружены А. А. Иностранцевым (1882) при раскопке стоянок неолитического человека в южном

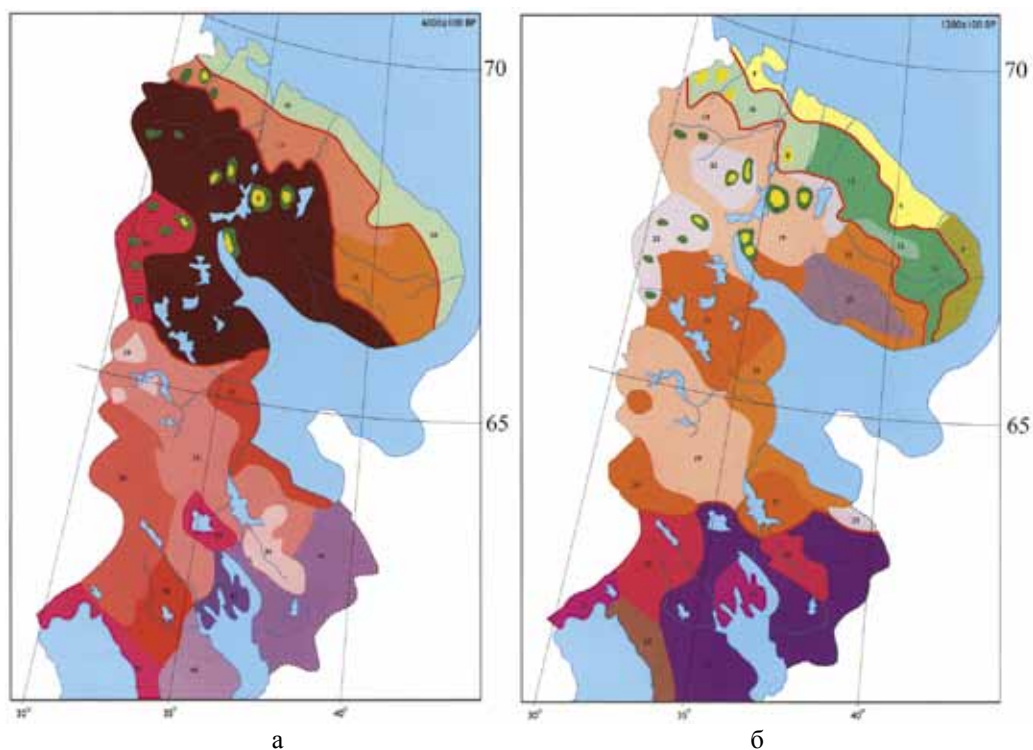


Рис. 4. Зональность лесов Кольско-Карельского региона:

а – 6000 лет назад, б – современное состояние. 3–8 – тундровые палеосообщества, 9–13 – лесотундровые, 14–26 – северотаежные, 27–33 – среднетаежные, 34–42 – южнотаежные палеосообщества (по: Елина и др., 2000)

Приладожье. Более того, по числу особей кабаны стоят на третьем месте среди животных, чьи кости были найдены на этих стоянках, т. е. эти звери здесь были довольно многочисленны. Расстояние же от этих мест до современных административных границ Карелии по прямой составляет всего 75–80 км. Такая дистанция для кабана, зверя чрезвычайно подвижного, особенно в условиях дефицита корма, серьезного препятствия не представляет. Мы имели возможность убедиться в этом в наше время, когда эти животные за 7 лет (1968–1975 гг.) «прошли» всю Карелию от Ленинградской области до Полярного круга (Данилов, 1979).

Рисунки на скалах позволяют составить также представление о некоторых особенностях экологии животных, обитавших в этих местах: одиночном, семейном или стадном образе жизни, возрастном составе стад оленей и групп лосей, плодовитости этих копытных, их сезонных перемещениях (рис. 5). Можно понять также характер и специфику охоты людей на этих и других животных и с уверенностью говорить, например, о массовой добыче оленей во время их сезонных миграций, а лосей путем заганивания по насту на лыжах (рис. 6). Последний способ добычи копытных существовал на всем Европейском Севере России еще в начале 20-го столетия, т. е. совсем недавно, а первый используется и по сей день на Таймыре и в соседних с ним регионах.



Рис. 5. Стадо лесных северных оленей, возможно, во время миграции. Беломорские петроглифы (фото И. Георгиевского)

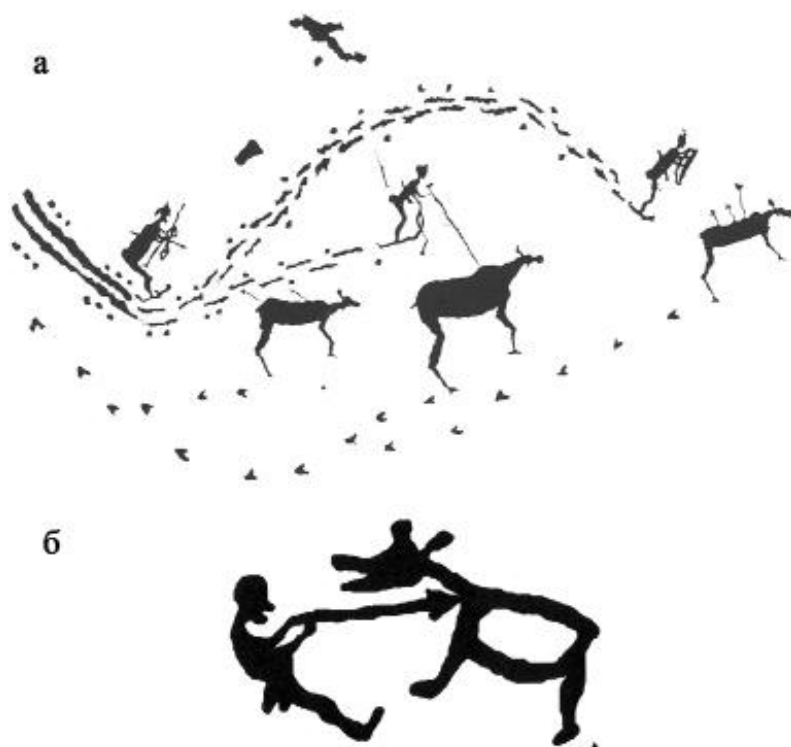


Рис. 6. Сцены охоты неолитического человека:

а – на лося, б – на медведя (по: Савватеев, 2007)

Интересные сведения об охотничьих зверях, водившихся на карельской земле и добывавшихся человеком, дают археологические находки. Самые известные из них были сделаны на Южном Оленьем о. в Онежском озере – это Оленеостровский могильник. По мнению наиболее известного исследователя этого памятника эпохи неолита – Н. Н. Гуриной (1956), погребения в нем датируются серединой – концом 3-го тыс. (2500–2900 лет) до нашей эры. Существовало же оно как место захоронения, по мнению того же автора, на протяжении 500–600 лет.

Судя по костным остаткам, найденным в Оленеостровском могильнике, в окрестных лесах водились те же звери, что представлены в рисунках на скалах Онежского озера. Это лось, северный олень, бобр, бурый медведь, волк и др. Однако абсолютное большинство изделий – орудия охоты, рыбной ловли, украшения, предметы быта, культа, обнаруженные здесь, изготовлены из костей и рогов лося. Именно здесь найдено одно из самых известных культовых изображений головы лося, вырезанное из рога этого зверя (рис. 7).

Различные украшения – нашивки, подвески, сделанные из резцов лося, встречены в 84 погребениях из 170. В некоторых из них найдены ожерелья, составленные из 200, 250 и даже 300 резцов, которые принадлежали 45, 46 и даже 50 лосям. Общее же число лосей, чьи костные остатки собраны в погребениях, составляет 739 животных (Гурина, 1956). А вот кости северного оленя обнаружены всего в 9 погребениях, что, очевидно, свидетельствует о том, что северный олень в южной Карелии не имел такого большого значения в жизни людей и был не столь многочислен как лось.

Очевидно, лось продолжал играть весьма существенную роль в жизни человека и в последующем (эпохи – бронзы и раннего железа), причем на всей территории, простирающейся от Онежского озера на запад до Балтики и на север до Баренцева моря. Так, изделия, изображающие голову лося, весьма сходные с таковыми из Оленеостровского могильника, встречены также в захоронениях на о. Большой Олений, расположенном уже в Кольском заливе Баренцева моря. Очевидно, лось в те годы был обычен и у берегов Баренцева моря, особенно



Рис. 7. Скульптурное изображение головы лося, выполненное из рога лося, найденное в погребениях Оленеостровского могильника. Онежское озеро (по: Гурина, 1956)

летом, когда животные выходили на побережье, спасаясь от нападения кровососущих насекомых. Зимой же звери достигали побережья, проникая вглубь тундры по облесенным долинам рек, что, впрочем, случается и в наше время. Другие звери представлены в могильниках, главным образом, многочисленными украшениями из зубов бобра и клыков медведя. Украшения из резцов бобра найдены в 70 погребениях. Это говорит как о высокой численности бобров по берегам Онежского озера, так и о важной роли их в жизни людей. Третье место среди животных, костные остатки которых встречены в захоронениях, занимает бурый медведь (рис. 8). Клыки этого зверя по 1, 2, 3, 5 (и даже 15) найдены в 48 погребениях. Всего же в археологических находках из Оленеостровского могильника насчитывается 126 клыков медведя. Нетрудно подсчитать, что эти зубы принадлежали, по меньшей мере, 33 медведям. Таким образом, можно предположить, что медведь занимал в жизни оленеостровцев более важное место, чем северный олень.

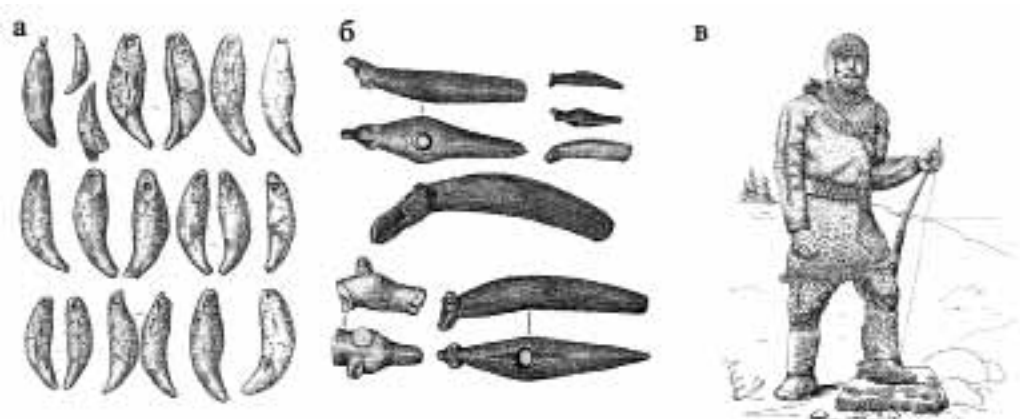


Рис. 8. Украшения из клыков медведя (а) и скульптурные изображения голов медведя и лося (б), найденные в захоронениях Оленеостровского могильника (Онежское озеро), и охотник времен неолита (в) в одежде, украшенной резцами лося, клыками медведя и пластинками из зубов бобра (реконструкция по материалам Оленеостровского могильника) (по: Гурина, 1956)

Возвращаясь к находкам остатков животных на местах стоянок древнего человека, можно назвать еще несколько млекопитающих, бывших вполне обычными представителями териофауны того времени. Это, по определению Н. К. Верещагина (1979), волк, лисица, куница, заяц.

Итак, фауна охотничьих зверей Карелии четвертого-первого тысячелетий до нашей эры в целом носила таежный характер. В отдельные периоды, в зависимости от климатических изменений, в ее составе появлялись представители зоны смешанных и широколиственных лесов, но с наступлением похолодания их сменяли звери таежных комплексов. Большинство из них и поныне населяют территорию Карелии.

К сожалению, примерно с эпохи раннего железа связь времен прерывается, т. е. с начала 1 тыс. до нашей эры и до раннего средневековья, или до 11–12 вв., сведений об охотничьих животных в Карелии найти не удастся.

В начале 11 в 12 вв. начинается колонизация северных территорий, в том числе и Карелии, новгородцами. Вслед за тем появляются и различного рода документы – о праве на ловлю зверя и рыбы, о размерах и видах взимаемых с населения податей и пр. В этих документах упоминаются преимущественно пушные звери. Сведения о видах пушных зверей и количестве продаваемых шкур содержатся также в отчетах ярмарок, ставших главными торговыми центрами в 17–18 вв. Наиболее полные данные о торговле пушным товаром содержатся в книге А. А. Силантьева (1898), на них мы еще не раз будем ссылаться в последующем.

Необходимо, однако, отметить, что еще ранее до публикаций подобного рода данных, на Европейском Севере России были начаты настоящие зоологические исследования. Вполне естественно, что почти все они носили преимущественно фаунистический, социально-этнографический и экономический характер.

Первые сведения о зверях, встречающихся на карельской земле, были опубликованы Н. Я. Озерецковским в 1792 г.¹ в известной работе «Путешествие по озерам Ладожскому и Онежскому». В ней упоминается о том, что по берегам Ладожского и Онежского озер и в долине р. Свири обитали охотничьи звери, имевшие промысловое значение: лоси, северные олени, медведи, волки, рыси, барсуки, выдры, куницы, норки, зайцы, белки, а в Ладожском озере водились тюлени. Однако в данном случае для нас главное в зоологических наблюдениях Н. Я. Озерецковского не состав охотничьих животных, о нем можно было судить и по писцовым книгам, и по набору шкур зверей, продаваемых на ярмарках в Сортавале, Олонце, Шуньге, Ялгубе и других местах. Гораздо интереснее заметки автора об особенностях распределения животных в то время, их поведении, способах добычи, размерах использования. Кстати, сам Н. Я. Озерецковский, как бы соглашаясь с этим, еще в самом начале описания Ладожского озера говорит:

«Нет нужды упоминать о медведях, волках, лисицах, белках и зайцах, о которых всяк знает, что они в здешнем краю нередки, но не всякому может быть известно, что в таком близком расстоянии от столичного российского города попадают также лоси, барсуки и куницы. Барсуков находят в норах летним временем, куницы добываются зимою, а лосей промышляют морьинские жители в великий пост, когда наст, поднимая человека, способствует ему преследовать и нагонять лося, которого наст сдержат, не может по причине его тяжести, и он, бегучи, часто прорывается, вязнет в снегу и чрез то дает промышленникам время настигать его на лыжах. Их наиболее часто бьют здесь из ружей» (с. 42).

Как видно из этого описания, способы охоты в конце 18 в. мало чем отличались от таковых во времена неолита.

О взаимоотношениях человека с дикими животными автор упоминает в описании жизни населения д. Тайболы (Ладожское озеро):

«Лесные звери, а именно медведи и волки, которых водится там очень много, немало способствуют и к поправлению жителей и к разорению. Поправляются сим промыслом только те, которым зверей сих убивать удается;

¹ Далее цитируется по изд. 1989 г.

напротив того, разоряется от них большая часть жителей, у которых часто похищают они дворовый скот» (с. 53–54).

Что касается особенностей поведения животных, то нельзя не привести замечание автора о волках на о. Коневец (Ладожское озеро):

«Из зверей водятся там лисицы и зайцы, бывают также и волки, но они на острове не живут, а приходят туда зимою с матерой земли, особливо в марте и апреле месяцах, для промысла тюленей, которые выползают тогда из озера на лед и под горами оною укрываются. Там волки их ищут и нашед пожирают» (с. 60).

Подобные волчьи охоты и сезонная специализация хищников известны и в наше время на Ладоге и на Белом море.

В описании путешествия автора по Ладоге он многократно упоминает о тюленях и их промысле, в том числе и о попадании тюленей в рыболовные снасти:

«Случается иногда вытаскивать тюленей и в неводах, которыми ловят рыбу, но обыкновенно бьют их из ружей и сала снимают с тюленя около двух пудов» (с. 73).

Совершенно очевидно, что нерпа на Ладоге в те времена была весьма многочисленна, служила объектом охоты и источником дохода местных жителей.

Нельзя не вспомнить и заметок Н. Я. Озерецковского об Олонецкой ярмарке, в которых он, пожалуй, впервые отмечает, что именно в Карелии весьма часто встречаются цветные морфы лисиц, в том числе черно-бурого окраса:

«Важнейший товар, который на сии ярманки окрестные привозят жители, суть шкурки серо-бурых лисиц; каждая продается там по 25 рублей и выше. Редко, но бывают здесь и совсем черные лисицы, которые ценою далеко первых превосходят» (с. 93).

Но вот что замечательно, Н. Я. Озерецковский ни разу не упоминает бобра в числе диких животных объектов охоты жителей Приладожья и Прионежья! Это позволяет утверждать, что в конце 18 в. их уже не было в этих местах.

Спустя почти 100 лет после выхода в свет «Путешествия...» Н. Я. Озерецковского, а именно летом 1866 г., профессор К. Ф. Кесслер частично повторил его путь, объехав Онежское озеро с запада и севера и побывав на некоторых его островах и на Заонежском п-ове. Он начал свое путешествие в Вознесенье, проследовал через Шелтозеро, Петрозаводск, Кондопогу, добрался до Повенца, а из него через Шуньгу – Кижы – Ялгубу вернулся в Петрозаводск. За время путешествия К. Ф. Кесслеру удалось собрать интересные фаунистические материалы хорологического характера. Он отмечает, например, что в окрестностях с. Шокши встречаются еж и лесной хорек; повсеместно на обследованной им территории обитает лесной северный олень, а песец иногда проникает даже до Петрозаводска. В наши дни еж даже в окрестностях Шелтозера и Вознесенья крайне редок, олень не встречается вовсе, ничего не известно и о заходах песца.

Вскоре после К. Ф. Кесслера летом 1871 г. зоологические исследования в Олонецкой губ. организовал И. С. Поляков (1873). Он работал на восточном побережье

Онежского озера, а также в районе оз. Водлозера. Ему принадлежат и первые зоогеографические заметки об этом районе, основанные на анализе происхождения фауны млекопитающих. У Полякова находим интересные сведения о зайце-русаке, как обычном виде фауны на обследованной им территории. Не менее интересны материалы автора о распространении, обилии и характере пребывания лесного северного оленя на южном берегу Онежского озера и левобережье Свири и далее на восток. Вот как в одном из писем в Русское географическое общество (д. Гуртни-ки, Олонецкой губ. от 28 мая 1871 г.) это описывает сам И. С. Поляков:

«...северный олень частью нами замеченными следами, частью рассказами о его здесь значительной численности во время весны, о том, как он стадами бродил по лесам и переходил в виду деревьев через ледяную кору озер, переправлялся через реки, обращает на себя наше внимание. Но он уподобляется более перелетной птице в здешних лесах. На лето, когда комар и овод его беспокоят, он удаляется или к северу, или в глубину лесов...» (с. 58, разрядка моя).

И далее в книге не раз упоминается северный олень как обычный зверь и в Пудо-жском, и в Каргопольском уездах Олонецкой губ.

Одновременно с зоологическими исследованиями в конце 19 – начале 20 в. в Олонецкой губ. регулярно публикуются статистические данные о добыче, отправке в Петербург и продаже на региональных ярмарках – дичи, пушнины, шкур крупных зверей. Публикуются они в так называемых «Памятных книжках Оло-нецкой губернии». В них, а также в других изданиях встречается информация о числе охотников в губернии, их социальном положении, доходах от промысла и другие сведения, касающиеся охоты и охотничьих животных. Среди них выделяется своеобразием изложения и насыщенностью информацией статья – «Охота в Пудожском уезде», подписанная П. Р-вь (1866). В ней называются и все ныне жи-вущие в Карелии охотничьи звери и птицы, говорится об их относительном оби-лии. В частности, встречаются такие строки:

«Волков в уезде почти нет, и они забегают сюда из других местностей... Ро-сомахи встречаются весьма редко в дремучих лесах... Выдры много по все-му уезду... Северный олень водится на всем протяжении Пудожского края в местах болотистых и покрытых мохом, там же вдали от селений попадаетея и лось».

Совершенно очевидно, что в те годы лесной северный олень встречался и на юге Карелии, а в Пудожских лесах был многочисленнее лося и, соответственно, имел большее значение в жизни местного населения. Это подтверждается и описа-нием способов охоты на этих зверей:

«Лосей стреляют иногда при случае из винтовок, но особой охоты на них нет».

Далее следует подробное описание охоты на оленей в разные сезоны и гово-рится, что весной, преследуя оленей по насту, охотники «...убивают иногда от 5 до 15 штук зверей».

Наиболее полным произведением об охоте в крае в начале 20 столетия была обзорная статья С. И. Благовещенского, опубликованная в «Памятной книжке Олонецкой губернии» в 1912 г. Она носит характер монографического описания положения дел с охотой в Олонецком крае. В ней впервые детально рассмотрены: контингент охотников, их численность, распределение по территории (по уездам), основные направления и размер использования ресурсов охотничьих животных. Автор также обсуждает причины сокращения численности дичи, в том числе и связанные с деятельностью человека, кстати, очень созвучные с современными, и предлагает меры по их устранению. Конкретные данные по разным охотничьим животным, собранные С. И. Благовещенским, использованы в дальнейшем в очерках экологии этих видов.

Процесс исследования фауны края был надолго прерван Первой мировой, Гражданской войнами и последовавшими за ними годами разрухи, когда «познание» охотничьих животных сводилось к умению добыть их. Активное преследование копытных зверей – лося и северного оленя привело к катастрофическому сокращению их численности. Об этом говорится во всех публикациях 1920-х, 1930-х гг. (Захаров, 1923; Сосновский, 1927; Дамберг, 1928; Кулагин, 1932; Книзе, 1935). Однако значительно больше внимания исследователей привлекают в те годы пушные звери и их промысел. Это было вполне оправдано, поскольку пушнина стала в то время одной из немногих реальных статей дохода государства. Появляется несколько работ, посвященных этой отрасли хозяйства, но они носят преимущественно охотэкономический характер (Вайман, 1924; Биарм, 1925; Битрих, 1926; Дамберг, 1928; Благовещенский, 1930).

В те же годы в стране начинается активная кампания по обогащению фауны охотничьих животных путем акклиматизации новых видов пушных зверей. Территория Карелии стала одной из первых, где в самом начале 1930-х гг. выпустили сначала ондатру, а вскоре и американскую норку. Особенности экологии новых видов, ход их акклиматизации, некоторые вопросы биоценотических взаимоотношений животных стали предметом внимания ученых и нашли отражение в публикациях Г. А. Новикова (1936), М. Я. Марвина (1939), Н. М. Михеля (1940). Почти одновременно, в конце 1930-х гг. появляется обзорная статья Ю. А. Исакова (1939), посвященная главным образом охотничьим зверям. В ней обсуждается изменение распространения ряда видов, находящихся на пределе ареала, причины этих изменений, приводится список млекопитающих северной и средней Карелии и некоторые заметки по их биологии.

Совершенно новый качественный уровень приобретают зоологические работы в Карелии после создания Карело-Финского госуниверситета. Изучение животного мира в нем организовал и возглавил М. Я. Марвин, а первыми шагами в этом направлении стали эколого-фаунистические исследования на Белом море и в южных районах Карелии (Ивантер, Марвин, 1970).

Во второй половине 1940-х гг. в Петрозаводске создается Карело-Финская научно-исследовательская база Академии наук Советского Союза (в последующем Карельский филиал АН СССР, ныне Карельский научный центр РАН). В ее составе формируется Лаборатория зоологии. С этого времени начинаются планомер-

ные экспедиционные и стационарные исследования диких животных республики, в том числе и охотничьих зверей. Их результаты изложены в серии публикаций: М. Я. Марвина, Н. Т. Золотарева, Л. П. Никифорова, О. И. Семенова-Тян-Шанского, С. У. Строганова, Л. А. Гибет, А. Н. Сегалю, Э. В. Ивантера.

Э. В. Ивантер совместно с М. Я. Марвиным в 1970 г. выполнили и опубликовали обзор итогов исследований фауны наземных позвоночных Карелии с 1920-х по 1960-е гг. включительно. Они весьма подробно освещают в нем направления исследований, их результаты, называя при этом и всех исполнителей работ. Таким образом, мне остается ограничиться лишь упоминанием наиболее значимых результатов исследований по охотничьим животным, опубликованным в те годы. Это прежде всего «Определитель млекопитающих Карелии» С. У. Строганова (1949), «Животный мир Карело-Финской ССР» М. Я. Марвина (1951) и его же монография «Млекопитающие Карелии» (1959). Вслед за тем выходит коллективная монография «Северный олень в Карельской АССР» (1962). Большинство глав в ней написаны А. Н. Сегалем, сама же книга и сейчас остается одной из лучших, посвященных лесному северному оленю и оленеводству в Европейской тайге.

В 1965 г. Э. В. Ивантер защищает кандидатскую диссертацию, посвященную охотничьим животным Карелии, а по результатам исследований публикует серию очерков монографического характера о кроте, белке, зайце-беляке, кунице, лисице. Несколько позже он же совместно с известным на севере охотоведом Г. А. Троицким издают книгу «Охотничьи богатства северных лесов» (1967). Почти одновременно выходят в свет книжки Г. А. Троицкого «Лоси Карелии» (1972) и Г. Г. Сосновского «По медвежьему следу» (1970). Книгу Г. Г. Сосновского скорее можно назвать художественным произведением, однако повествует она о реальных событиях, происходивших в Карелии, и содержит описание повадок зверей, охоты на них, сделанное профессионалом с великолепным знанием предмета.

В 1950-е и 1960-е гг. в южной Карелии активно работают сотрудники Западного отделения ВНИИОЗ: М. П. Альтшуль, Н. В. Проворов, В. Ф. Морозов, Е. З. Когтева, О. С. Русаков. Их внимание было сосредоточено главным образом на изучении региональных особенностей экологии зверей, хода акклиматизации ондатры, речного бобра, оценке ресурсов охотничьих животных, их промысле. В последующем эти данные вошли в коллективную монографию «Охотничьи звери и их промысел» (1970), а также в книгу Н. К. Верещагина и О. С. Русакова «Копытные Северо-Запада СССР» (1979).

В 1970 г. Лабораторию зоологии Института биологии КарНЦ РАН возглавил П. И. Данилов. В эти и последующие годы ее сотрудники ведут широкие экспедиционные работы по всей Карелии и на смежных территориях Мурманской, Архангельской, Вологодской и Ленинградской областей. Тогда же создаются стационарные опорные пункты в Пряжинском районе, на Ладожском озере (Олонекский район) и в Заонежье (Медвежьегорский район). На них организуются регулярные исследования мониторингового характера по всем видам наземных позвоночных животных. В Лаборатории весьма плодотворно трудятся на поприще изучения охотничьих зверей: В. А. Марковский, В. В. Белкин, В. Г. Анненков, В. Я. Каньшиев. Начинается регулярное издание сборников трудов. В разные годы они называ-

лись по-разному – «Вопросы экологии животных», «Фауна и экология наземных позвоночных», «Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР». Все они содержали статьи, посвященные охотничьим зверям – их распространению, распределению по территории, динамике численности, особенностям экологии, использованию ресурсов видов.

В середине 1970-х гг. Э. В. Ивантер приступает к изданию серии «Животный мир Карелии», и первой книгой в этой серии стала «Млекопитающие Карелии» (1974, 1986, 2002). И здесь в очерках по охотничьим видам приводятся сведения по биологии промысловых зверей. Завершается этот цикл выходом в свет итоговой монографии «Млекопитающие Карелии» (2008, 2014).

В те же годы П. И. Данилов публикует интересные материалы по биологии хищных зверей в ряде журналов – Зоологическом, Бюллетене МОИП, Экологии и в Материалах международных конференций. В соавторстве с ленинградским коллегой И. Л. Тумановым издает монографию «Куньи Северо-Запада СССР» (1976), а в тройственном союзе с О. С. Русаковым и И. Л. Тумановым – «Хищные звери Северо-Запада СССР» (1979). В том же году ленинградское отделение издательства «Наука» выпускает в свет крупную сводку Н. К. Верещагина и О. С. Русакова «Копытные Северо-Запада СССР» (1979).

Тогда же печатается региональная сводка П. И. Данилова по акклиматизации зверей – «Новоселы Карельских лесов» (1979), а многие материалы по экологии охотничьих зверей, управлению их популяциями и охране входят отдельными главами в ряд коллективных монографий и сводок: «Колонок, горностаев, выдра» (1977), «Волк» (1985), «Биология и использование лося» (1986), «Карельская АССР (природа, хозяйство)» (1986), «Медведи в СССР» (1991а, б), «Медведи» (1993), «Рысь» (2003).

Завершает эту серию публикаций сводка П. И. Данилова «Охотничьи звери Карелии. Экология, ресурсы, управление, охрана» (2005). Вслед за тем им в соавторстве с Ю. П. Курхинным и Э. В. Ивантером была издана монография «Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем» (2006). Это возродившееся в среде зоологов Карелии направление возглавил, но уже в Институте леса КарНЦ Ю. П. Курхинен. Еще через год П. И. Данилов с коллегами В. Я. Каньшиевым и Ф. В. Федоровым публикуют книгу «Речные бобры Европейского Севера России» (2007). В ней излагаются результаты более чем 50-летних исследований евразийского (европейского) и североамериканского (канадского) бобров – их расселения, современного распространения, особенностей экологии, взаимоотношений видов, управления популяциями². Общие же итоги акклиматизации млекопитающих в крае, а также естественного расселения зверей, аборигенных для Европейского Севера России, за пределы их ареала, с описанием особенностей экологии видов на пределе распространения подвел П. И. Данилов в монографии «Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России» (2009).

² В последующем часть материалов из этой книги была переведена на английский язык и вошла четвертью отдельными главами (с авторством в том же составе) в коллективную монографию – «Restoring the European beaver: 50 years of experience» (2011).

Задолго до серии этих публикаций – в начале 1980-х гг. начинается активное сотрудничество Лаборатории зоологии с финскими, норвежскими, шведскими коллегами. Выполняется ряд совместных исследовательских проектов. Наибольшее внимание при этом уделяется изучению крупных хищных и копытных зверей, а также мониторинговым работам по динамике популяций охотничьих животных. Их результаты публикуются в российских, финляндских, норвежских и международных журналах, материалах международных конференций, совместно издаваемых бюллетенях. Лаборатория организует и проводит ряд международных симпозиумов и конференций: «Лесной северный олень Фенноскандии», «Охотничьи животные приграничных территорий России и Финляндии», «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (1, 2, 3, 4, 5, 6).

С 1996 г. ежегодно издается информационный бюллетень «Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия», а в последующем и в Карело-Мурманском крае.

Информация аналогичного характера публикуется в «Государственных докладах о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в ... «очередном году», ежегодно издаваемых с 1997 г.

И, наконец, подводя итог более чем 50-летних мониторинговых исследований динамики ареалов, распределения, численности, использования и охраны охотничьих зверей в Карелии и на смежных территориях, сотрудники Лаборатории зоологии публикуют эти данные в коллективной монографии «Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России» (2010). В написании зоологических глав этой книги приняли участие молодые сотрудники Лаборатории зоологии – А. Е. Якимова, Ф. В. Федоров, К. Ф. Тирронен, Д. В. Панченко. Эти представители новой генерации зоологов успешно защитили кандидатские диссертации и не менее успешно продолжают традиционные и развивают новые направления охотничьей териологии.

Сотрудники Лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН и Кафедры зоологии и экологии Петрозаводского госуниверситета продолжают публиковать специальные статьи по охотничьим животным в самых разных региональных, российских и международных изданиях. С сожалением приходится констатировать, что в этих публикациях все чаще звучит тема охраны животных, охраняемых природных территорий, разного рода ограничений использования эксплуатируемых видов.

Подводя итог краткого обзора изучения охотничьих зверей на территории Олонецкого края и Карелии за минувшие годы, необходимо отметить, что распространение, региональные особенности экологии, вопросы использования и охраны многих видов изучены довольно хорошо. Однако изменения, вносимые человеком в среду обитания диких животных, их последствия, а также непосредственное влияние человека на популяции в процессе их использования, восстановления, реконструкции и охраны, требуют постоянных наблюдений за распространением и распределением видов, их численностью, структурой популяций, приростом и смертностью. Не менее важно также изучение биоценотических

отношений, меняющихся в экосистемах в результате антропогенных изменений местообитаний и самих фаунистических комплексов, особенно при появлении в них новых видов, их акклиматизации. Специального внимания требуют проблемы санитарного состояния популяций и природной очаговости болезней животных и человека. Очень важны и практически не изучены многие стороны взаимоотношений человека и животных. Весь комплекс названных и ряд других проблем представляют широкое поле деятельности для исследователей ныне живущих и новых поколений.

ГЛАВА 2

ОЧЕРКИ ЭКОЛОГИИ ВИДОВ

ОТРЯД ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ – LAGOMORPHA

Зайцы в таксономическом отношении долгое время входили в отряд Грызунов в статусе Подотряда Двупарнорезцовых (*Duplicidentata*) и лишь недавно выделены в самостоятельный отряд. Это животные средних размеров с очень коротким хвостом, с длинными ушами ланцетовидной формы; загнутые вперед вдоль головы они достигают носа. Передние лапы короткие, пальцеходящие, задние, напротив, длинные и почти стопоходящие. От грызунов они отличаются двумя парами резцов в верхней челюсти. Дополнительная, меньшая пара резцов находится позади основной. В составе фауны Карелии одно семейство (*Leporidae*), один род (*Lepus*) и два вида: заяц-беляк (*Lepus timidus* L.) и заяц-русак (*Lepus europaeus* Pall.). Первый из них – один из самых популярных объектов любительской охоты, а в недавнем прошлом и промысловой. Велика роль зайцев в биоценозах и как консумента первого порядка, и как основной жертвы многих хищных зверей, и как прокормителя и хранителя экто- и эндопаразитов и некоторых эпидемиологических болезней.

Заяц-беляк – *Lepus timidus* L.

Масса и размеры тела колеблются довольно значительно. Половой диморфизм не выражен ни в размерах тела, ни в размерах черепа (табл. 1)³.

Таблица 1

Вес (кг) и размеры тела и черепа (мм) зайца-беляка в Карелии

Показатель	По: М. Я. Марвин (1959)		По: В. В. Белкин (1982)	
	самцы (n = 10)	самки (n = 8)	самцы (n)	самки (n)
Масса тела	3,2	3,0	3,4 (26)	3,8 (32)
Длина тела	594	540	556,9 (15)	564,9 (30)
Длина хвоста	88	85	60,7 (14)	67,2 (29)
Длина задней стопы	164	150	162,8 (14)	169,1 (30)
Высота уха	101	96	89,3 (39)	90,5 (49)
Кондилобазальная длина черепа	87	85,3	88,1 (38)	88,0 (37)

³ Некоторые половые различия размеров животных, определенные разными исследователями, очевидно, объясняются индивидуальными особенностями измерения животных исполнителями.

Окрас тела типичен для вида на всем пространстве его ареала: летом – рыжева-то-бурый, зимой – снежно-белый и только кончики ушей остаются черными. Все исследователи, занимавшиеся изучением зайца-беляка в Карелии (Марвин, 1959; Ивантер, 1969; Белкин, 1982), безоговорочно относят его к номинальному подвиду – *Lepus timidus timidus* L.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. В Карелии беляк распространен повсеместно, но далеко неравномерно. Наибольшая плотность населения вида отмечается в южных районах, особенно в Приладожье, Прионежье, Заонежье. С продвижением к северу она сокращается, достигая минимальных значений в заболоченных и скальных сосняках Кемского и Лоухского районов. Даже в период депрессии численности показатель учета⁴ на юге в 2 раза превосходит таковой на севере в годы пика численности (рис. 9). Распределение вида по территории в значительной мере зависит от уровня его численности. В годы общей высокой численности населения зайцы и их следы встречаются повсеместно, а в годы пессимума их распределение приобретает мозаичный характер и еще ярче проявляется приуроченность животных к лучшим угольям. Чаще всего это биотопы окультуренного ландшафта – вторичные леса в окрестностях населенных пунктов с преобладанием лиственных пород и с куртинами елового подроста в них, сеть мелкоконтурных полей, сенокосов, пожен, небольших зарастающих вырубок, побережий водоемов. Именно эти локальные территории и становятся очагами или станциями переживания животных в худшие для них годы. Подобное явление свойственно большинству млекопитающих, но особенно рельефно проявляется у видов со значительными колебаниями численности. Оно отражается в первую очередь на характере биотопического распределения и сезонной смене стадий.

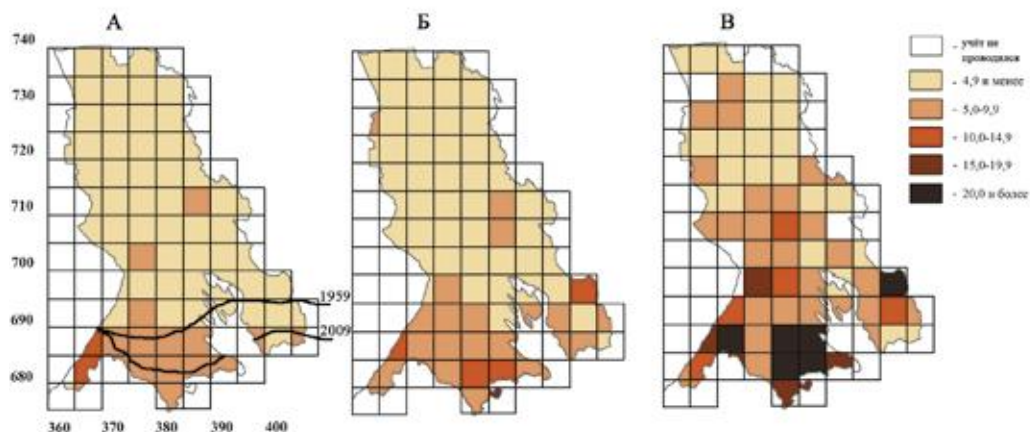


Рис. 9. Распределение и численность зайца-беляка в Карелии в 1991–2012 гг.:

А – год наименьшей численности, Б – средние многолетние показатели, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута. Здесь же (А) линией показана северная граница распространения зайца-русака

⁴ Показатель учета – число следов на 10 км маршрута.

В обычные годы следы беляков встречаются в самых разнообразных угодьях, но отчетливо прослеживается предпочтение, которое животные отдают окраинам зарастающих вырубок, старым заброшенным полям и сенокосам, лиственному мелколесью, смешанным лесам с обязательным участием ели в составе лесообразующих пород и в подросте.

Для Карелии с огромным числом водоемов разного типа – от Белого моря и великих европейских озер – Ладожского и Онежского до ламбушек площадью в 2–3 га – тысячи километров их побережий и островов представляют особый тип заячьих угодий, который привлекает животных зимой обилием корма (ивовые кустарники вдоль берега) и укрытиями в складках микрорельефа, заметенных снегом кустах и надувах снега. Зимой и лед озер играет специфическую роль в жизни животных. По льду они перемещаются на значительные расстояния, что способствует в какой-то мере поддержанию гетерогенности популяции, спасаются от хищников наземных, используя преимущество в скорости, имеют возможность осваивать новые кормовые станции. О том, что берега водоемов весьма привлекательны для зайцев и в средней России, указывал еще С. П. Наумов (1947), отмечая, что для выхода к берегам рек летом зайцы способны преодолевать большие – до 0,5 км открытые пространства речных пойм. Зимой нам случалось регистрировать такие «переходы» по полям, примыкающим к озерам, протяженностью до 1 км.

Своеобразное и большое значение в жизни зайцев, живущих близ водоемов, имеют песчаные пляжи по их берегам. На них зайцы не только спасаются от гнуса, но здесь же очевидно проходит и второй гон части зверей, и даже просто игры животных, о чем можно судить по совершенно необычным следам на песке – большим прыжкам с широко расставленными пальцами, копкам песка и даже катанием по его поверхности.

Особенность биотопического распределения зайца в северных регионах – это слабо выраженная сезонная смена стадий, что наблюдается и в Карелии. Но на юге региона – в Приладожье, Прионежье, Заонежье, Олонии, где многовековое пребывание человека коренным образом изменило среднетаежные ландшафты, заячьи местообитания теперь представляют собой пестрый набор полей, сенокосов, осушенных и возделываемых болот, побережий водоемов, небольших участков лесов с многочисленными мелкими рубками, сезонность смены стадий очевидна. Такие угодья во многом сходны с биотопами южнотаежных, широколиственных и смешанных лесов Вологодской, Тверской, Новгородской, Ярославской, Ленинградской областей, где отчетливо прослеживается сезонная смена стадий (Наумов, 1947; Новиков, Тимофеева, 1965; Юргенсон, 1968). И в южной Карелии по данным В. В. Белкина (1982), весной зайцы чаще встречались на полях и сенокосах – 63,1 % (n = 82), летом продолжают активно использовать поля и сенокосы – 58,6 % (n = 127), которые в это время не только обладают прекрасными кормовыми достоинствами, но характеризуются и хорошими защитными свойствами, особенно для молодняка второй генерации. Осенью, после сезона размножения, зайцы предпочитают закрытые угодья – ельники, хвойно-лиственные леса – 26,3 % случаев подъема зайцев при охоте с гончими собаками (n = 224) и, наконец, зимой наибольшее число встреч животных – 27,7 % (n = 83) отмечено на окраинах полей и в лиственном мелколесье.

В крупных массивах однородных угодий средней и северной Карелии, таких как беломошные, скальные или сфагновые сосняки и моховые болота сезонной смены стадий не происходит. Вместе с тем именно здесь наиболее отчетливо проявляется маргинальный эффект или приуроченность животных к пограничным зонам смежных биотопов. Это очень похоже на их существование в «станциях переживания» в период депрессии популяции. Очевидно, в условиях, близких к экологическому пессимуму и во временном, и в территориальном, и в биотопическом аспектах именно границы биотопов (экотоны) становятся жизненно необходимы для выживания вида. В таких угодьях, особенно зимой, у зайцев отчетливо выявляются места жировок и отдыха. Как правило, между ними образуются тропы, которые зайцы используют довольно регулярно особенно в период глубокоснежья. П. Б. Юргенсон (1968) назвал такие территории «станциями переходов» и отмечал, что хотя в этих местах следы беляков довольно многочисленны, ценности для зайцев они не представляют.

Тропы формируются также по краям полей, сенокосов, болот, опушкам леса в местах основных жировок зайцев, т. е., напротив, в угодьях, очень важных для животных. Возникают тропы обычно через 2–3 дня после первого же большого снегопада и в течение зимы, несмотря на неоднократные снега и метели, вновь протаптываются зайцами, повторяясь при этом с удивительной точностью. Более того, многие заячьи тропы проходят из года в год по одним и тем же местам, хотя совершенно очевидно, что они прокладываются разными поколениями зверей.

Отмечается сезонность и в выборе мест отдыха – лежек. Поздней осенью в связи с изменением окраски меха животные ищут более закрытые места для дневного отдыха, по мере становления снегового покрова такая необходимость постепенно исчезает. Что касается типа биотопов, то зимой зайцы чаще ложатся в смешанных лесах (27,6 %), на зарастающих вырубках и в лиственном мелколесье (35,3 %).

Собственно зимняя лежка чаще представляет собой небольшое углубление в снегу, расположенное под нависшими или склоненными под снегом кустами, под засыпанным снегом высокотравьем, у валежин или пней, под защитой еловых лап, иногда даже в старых, разрушенных сенных сараях, весьма многочисленных на пожнях в Карелии. В сильные морозы зайцы устраивают довольно глубокие норы в снегу. По данным В. В. Белкина такие норы и лежки под укрытиями составляли 21,6 % (n = 74). Длина снежной норы обычно не превышает полутора метров. Лишь однажды мне удалось раскопать и измерить нору в 4,5 м длиной. Она располагалась в сугробе под жердевой изгородью возле д. Терусельги.

Летом места лежек зайцев обнаружить крайне трудно, судя же по регистрации вспугнутых животных, они в это время предпочитают более открытые, чем зимой, станции. Чаще их можно видеть на промежуточном отдыхе по берегам озер, на дорогах, участках свежих вырубок с поврежденным и содраным наземным растительным покровом. Такое поведение объясняется стремлением животных хотя бы на время избавиться от нападения кровососущих насекомых.

С. П. Наумов (1947), а вслед за ним и П. Б. Юргенсон (1968) связывали места лежек и жировок с полнотой насаждений. По наблюдениям С. П. Наумова наибольшее число жировок и лежек приходилось на насаждения с полнотой 0,3–0,4,

и лишь немногим чаще, чем лежки жировки регистрировались в угодьях без древесного яруса (11,1 и 6,9 % соответственно). Более того, его материалы и многие последующие данные свидетельствуют о том, что в лесных насаждениях жировки чаще находятся там, где в подлеске и подросте преобладают лиственные древесно-кустарниковые растения – осина, ива, береза, рябина, составляющие основной корм зайца. Лежки же, напротив, располагаются в большинстве случаев там, где подлесок и подрост представлен породами ремизного значения – елью, можжевельником.

Питание. Питание зайца-беляка изучено довольно хорошо, в том числе и на Европейском Севере России (Наумов, 1947; Новиков, Тимофеева, 1965; Ивантер, 1969а; Белкин, 1982). Данные этих исследователей по составу зимних кормов зайца (табл. 2) несколько отличаются друг от друга главным образом в силу геоботанических различий районов исследований.

Таблица 2

Сравнительная характеристика питания зайца-беляка на Европейском Севере России, % от общего числа поедей

Виды растений	1 (n = 1095)	2 (n = 5142)	3 (n = 19394)	4 (n = 480)
Ива	38,6	42,0	50,8	36,3
Осина	25,7	13,8	19,4	20,0
Береза	10,5	14,4	14,3	10,6
Малина	0,9	7,8	8,0	7,5
Рябина	3,3	2,7	1,2	–
Можжевельник	3,2	0,7	0,8	6,3
Ольха серая	4,0	2,0	0,8	1,9
Сосна	0,5	1,5	0,1	0,6
Ель	0,8	–	0,1	1,9
Клен остролистный	–	–	0,1	–
Дуб	–	–	0,1	–
Крушина ломкая	–	–	0,1	–
Прочие деревья и кустарники	2,6	0,4	0,1	1,3
Черника	2,3	6,5	1,8	5,0
Брусника	2,8	–	0,2	–
Травянистые растения	4,3	7,3	0,5	8,7
Сено	0,5	0,9	1,3	–

Примечание. 1 – центральная Карелия (Ивантер, 1969), 2 – южная Карелия (Белкин, 1982), 3 – Ленинградская обл. (Новиков, 1970), 4 – Вологодская обл. (Наумов, 1947).

Несмотря на разнообразие кормов, основу существования зайца зимой в таежных условиях составляют всего три породы – ива (разные виды, преимущественно кустарниковые формы), осина и береза. Частота их поедания зависит также от участия этих пород в составе подроста и подлеска. По окраинам зарастающих полей, кавальерам мелиоративных канав, вдоль сельских и лесных дорог, на старых пожнях, где преобладали ивняки, зайцы кормились преимущественно побегами этих

кустарников. На вырубках, возобновляющихся осиною и березой, по берегам озер и рек, где расположены карельские деревни и большинство сенокосов, и, где также преобладают береза, осина, рябина, ольха серая, именно эти породы и составляют здесь основу пищи зайцев. Такая зависимость и ограниченность состава основных кормов беляка зимой, характерная для таежных лесов, отмечались многими исследователями, равно как и выраженность географической изменчивости питания зайца. В более южных частях ареала доля участия в рационе зайца осины, ивы, березы сокращается, но серьезное значение, более 13 % встречаемости, приобретают лещина и дуб (Наумов, 1947; Юргенсон, 1968), т. е. породы, которые в северной и средней тайге не встречаются вовсе.

Известно, что зайцы предпочитают самые тонкие, концевые побеги древесно-кустарниковых растений. Именно эти вегетативные части и обладают наибольшей питательной ценностью. Зимой по мере роста снегового покрова часть этого корма скрывается под снегом, но взамен становятся доступными срединные и верхушечные побеги более крупных кустарников. Кроме того, под тяжестью снега склоняются, а часто и ломаются довольно крупные кусты ивы, и зайцы получают возможность кормиться корой этих растений. Дополнительную подкормку получают зайцы, живущие в местах обитания бобров, где беляки обгладывают кору ветвей и стволов сваленных бобрами деревьев. Такие «подкормочные площадки» особенно важны на севере, где кормовые ресурсы зайцев ограничены. Не менее значимы для зайца во всех его местообитаниях порубочные остатки, оставляемые на лесосеках. Это главным образом вершины и ветви берез и осин, которые весьма охотно используются животными.

На севере наиболее выражены и трофические связи зайцев с другими потребителями древесно-кустарниковых растений главным образом ивы и березы. Это прежде всего белая куропатка. При высокой численности беляка и приуроченности его жировок к окраинам болот, берегам водоемов, обочинам лесных дорог зайцы существенно сокращают кормовые ресурсы куропаток, обгрызая побеги ивы и березовой поросли. Именно почки и кончики побегов этих растений служат основным зимним кормом белых куропаток, и именно в местах заячьих жировок часто кормятся и куропатки. Существуют хотя и весьма условные трофические связи зайца с лосем.

В северных частях ареала зайца вполне возможен дефицит его зимних кормов. Это происходит в годы высокой численности животных и концентраций их на жировках. Происходит это потому, что в однообразных биотопах северной тайги мест с богатыми кормовыми ресурсами, т. е. жировочных станций зайца немного, и они приурочены к границам биотопов. Кроме того, чем дальше на север, тем меньше становится на вырубках осины и ивы в составе возобновляющихся пород. Замедлен и сам процесс лесовозобновления.

Участок обитания. Характер освоения пространства зайцем-беляком изучали путем троплений суточных следов зверьков ($n = 38$). Средняя протяженность суточных перемещений животных составляет: на севере – 1636 (740–3800) м, на юге – 1290 (400–2500) м. Эти различия вполне достоверны ($P < 0,095$) и объясняются довольно бедной кормовой базой и мозаичностью размещения жировочных станций

на севере, о чем упоминалось выше. Соответственно, различаются и размеры участков обитания зверей. Изменение длины хода и размера участка обитания наблюдается и в течение зимы. По данным Э. В. Ивантера (1969а, б) и В. В. Белкина (1983) это увеличение достигает почти трехкратной величины, составляя в начале зимы – 0,77 км, в середине – 1,25, а в конце сезона – 1,79 км. Это, как уже отмечалось, связано с ухудшением доступности корма, с увеличением светового дня, с изменением погодных условий и физиологического состояния зверьков (подготовка к гону).

Размер участка обитания, рассчитанный по суточным перемещениям животных, варьирует в тех же масштабах, что и суточный наслед зверей. По данным В. В. Белкина (1983) в Карелии средняя площадь его составила 27,4 (1,5–125) га ($n = 29$).

Это вполне согласуется с аналогичными изменениями этих показателей и при более масштабном географическом сравнении. Так по данным П. Б. Юргенсона (1956) средняя длина суточного хода зайца-беляка в Московской ($n = 6$) и бывшей Великолукской ($n = 12$) областях была – 0,97 и 0,9 км, соответственно. Это в полтора раза меньше, чем в Карелии, а различия размеров участков обитания в этих южных областях в два и более раза меньше – 8,4 и 13,1 га.

Зимой зайцы кормятся в сумерках и ночью. Довольно редко приходилось видеть зверьков, жировавших днем. Правда, в марте, но особенно в апреле с удлинением светового дня такие встречи учащаются, что объясняется также и увеличением активности животных, связанной с началом размножения. В этот период изменяется и пространственное распределение животных – они чаще встречаются в открытых и полукрытых стациях. Наблюдаются их временные скопления, когда несколько самцов преследуют одну самку.

Размножения. Половой зрелости самцы зайца-беляка достигают на втором году жизни, т. е. годовики принимают участие уже во втором, майском гоне. Некоторая часть молодых самок становится половозрелой уже на первом году жизни и принимает участие в мартовском гоне.

В южной Карелии начало первого гона варьирует в пределах месяца – с конца февраля до середины – конца марта. В нем участвует по данным разных исследователей от 83 до 87,5 % самок. Плодовитость первой беременности, рассчитанная по числу эмбрионов – 3,4 экз. Второй гон начинается сразу же после родов. В нем участвуют уже все самки. Средняя плодовитость их значительно больше, нежели весной и равна 4,6 эмбрионов на самку. Третий гон бывает далеко не ежегодно и в нем участвует лишь незначительное число самок – в Карелии – 9–14 % (Ивантер, 1969а; Белкин, 1982), в соседней Вологодской области – 10 % (Наумов, 1947), их плодовитость невелика. Общая продуктивность зайца-беляка в Карелии, рассчитанная по числу эмбрионов и плацентарных пятен, составляет в среднем – 8,0 эмбриона на размножавшуюся самку в год.

Большинство исследователей отмечают изменение плодовитости по годам и связывают эти изменения с циклическими колебаниями численности вида. Это явление весьма подробно обсуждалось еще С. П. Наумовым (1947), который в заключении своего обзора отмечал очевидность того, что «...наибольшая плодовитость

наблюдается в год, предшествующий году пика общей численности или в год пика ... в следующий год плодовитость начинает сокращаться, снижение ее отмечается и в ближайшие последующие годы».

Говоря об этих особенностях размножения, С. П. Наумов объяснял их влиянием ряда факторов – климатического, трофического, биотического (гельминты и болезни), придавая ведущее значение именно последнему фактору, и не только в изменении плодовитости, но и в общей динамике численности вида. В последующем к подобному же заключению пришли Е. З. Когтева и В. Ф. Морозов (1972а), изучавшие размножение зайца-беляка в близких с Карелией областях Северо-Запада России. В частности, они проанализировали изменение плодовитости вида по годам (1950–1966 гг.), на разных фазах динамики его численности. Была также установлена связь продуктивности популяции с инвазированностью животных гельминтами. При этом уменьшение числа зайчат в выводке наступало не в первый же год после заметного возрастания экстенсивности инвазии, а, по крайней мере, через один-два года (рис. 10).

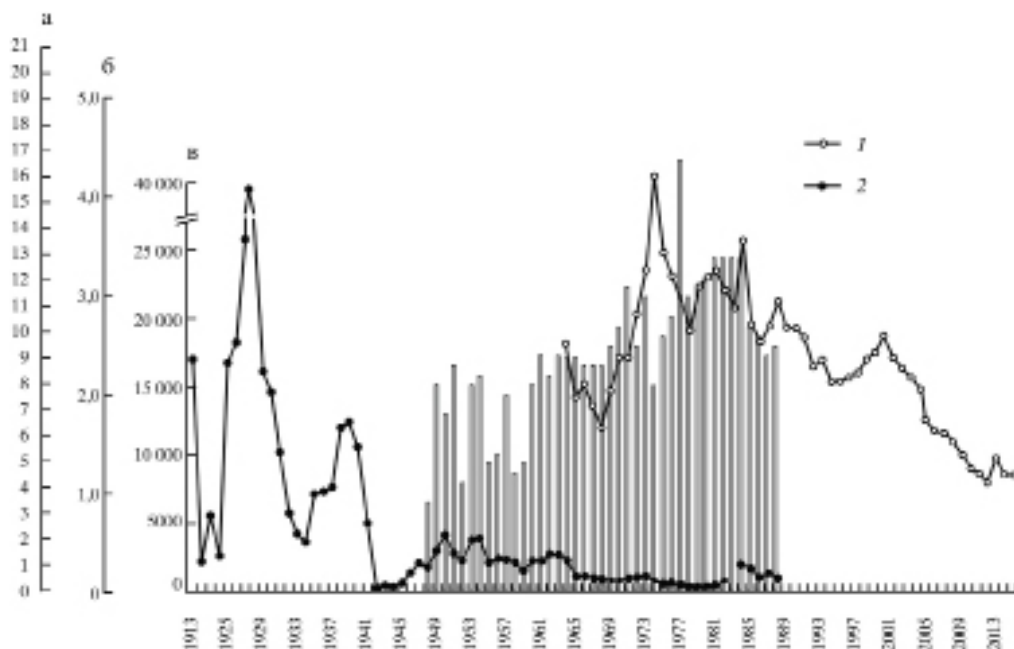


Рис. 10. Изменение численности зайца-беляка в Карелии:

по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – следов на 10 км маршрута (1), б – балльная оценка ВНИИОЗ (столбики), в – заготовки шкурок, шт. (2)

В свете более поздних исследований (Chitty, 1964; Шварц, 1969), посвященных изучению популяционных механизмов динамики численности млекопитающих, заслуживает внимания предположение, что изменение плодовитости – это проявление одного из механизмов авторегуляции популяции на разных фазах динамики численности.

Очевидно, имеет место также иной механизм саморегулирования популяции, а именно изменение соотношения полов на разных фазах динамики численности. Так, по данным В. В. Белкина (1982) самцы преобладают среди сеголетков на фазах пика и падения численности вида (64,7 %, $n = 280$), тогда как самок, напротив, было больше на фазе ее подъема (59,4 %). Также и среди взрослых животных в годы высокой численности самцов было несколько больше – 58,7 % ($n = 63$) (Ивантер, 1969а), а в первые годы после депрессии, напротив, преобладали самки при соотношении полов – 1 : 1,1 (Белкин, 1982).

Итак, принимая среднюю плодовитость 8 зайчат в год на одну размножавшуюся самку, можно предположить, что увеличение популяции к осени должно составить 70–90 % от всего населения вида. Размер гибели молодых определяется в 50–70 %; при такой смертности расчетный прирост составит 30–50 % от общей численности.

Определение продуктивности популяции по доли сеголетков в осенней выборке (Белкин, 1982) показало, что прирост населения вида колебался в Карелии в разные годы от 29,6 до 54,6 % (в среднем – 44,7 %, $n = 116$), т. е. оказался близким к расчетному.

Изменение численности. Колебания численности зайца-беляка в Карелии и районах, близких к ней территориально и сходных по ландшафтно-климатическим условиям, обсуждались в публикациях А. Н. Формозова (1935), С. П. Наумова (1939, 1947), М. Я. Марвина (1959), Э. В. Ивантера (1969а), Г. А. Новикова (1970), Г. А. Новикова и Е. К. Тимофеевой (1965), Е. З. Когтевой и В. Ф. Морозова (1972а), Т. П. Томиловой (1981), В. В. Белкина (1982, 1983, 2009), П. И. Данилова (2003, 2005), П. И. Данилова с соавторами (1979, 1998), Linden (1988), Ranta et al. (1997).

Многие исследователи отмечают существование определенной периодичности колебаний численности зайца, называя продолжительность интервалов между пиками или падениями численности от 5 до 12 лет. Для Карелии этот цикл, по мнению вышеназванных авторов, занимает 9–11 лет. Мы попытались реконструировать движение численности зайца-беляка в республике, используя дополнительные прямые и косвенные данные за более чем 100-летний период. Были проанализированы: балльная оценка численности, полученная при обработке сведений охотников-корреспондентов с 1947 по 1987 гг., куда вошли и материалы, приводимые в статье Е. З. Когтевой и В. Ф. Морозова (1972а), данные пушных заготовок (1913–1989 гг.), а также материалы Зимних маршрутных учетов за 1980–2014 гг., еще не опубликованные (см. рис. 10). Одновременно мы попытались сравнить ход численности вида в северной, средней и южной тайге (рис. 11, 12).

По данным балльной оценки численности зайца-беляка (сведения охотников-корреспондентов ВНИИОЗ) в крупных регионах, расположенных в северной (Карелия) и южной (Псковская обл.) тайге, прослеживается сходная периодичность колебаний численности с продолжительностью цикла 9–11 лет (см. рис. 10). Однако размах колебаний в южной тайге вдвое превосходит таковой в ее северной подзоне. Материалы Зимнего маршрутного учета демонстрируют такую же ритмичность флуктуаций численности беляка в Карелии (см. рис. 12).



Рис. 11. Особенности динамики численности зайца-беляка в Карелии в подзонах: северной (1) и средней тайги (2), следов на 10 км маршрута

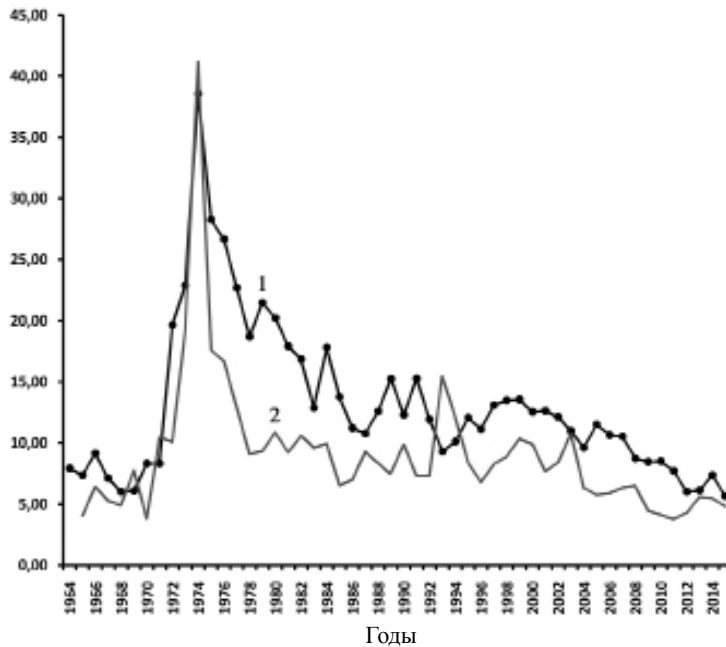


Рис. 12. Характер динамики численности зайца-беляка в разных районах Карелии: 1 – Приладожье, 2 – Пудожский р-он, следов на 10 км маршрута

Динамика заготовок шкур беляка в пределах бывшей Олонецкой губ. была проанализирована еще А. Н. Формозовым (1935) на основании пушных заготовок, приведенных А. А. Силантьевым (1898), и статистических данных 1920-х – 1930-х гг. Анализ аналогичных данных за последующие годы был продолжен М. Я. Марвиным (1959), Э. В. Ивантером (1969а), а затем и нами (Данилов, 2003; Данилов и др., 1978). Все упомянутые исследователи пришли к выводу – периодичность колебаний численности зайца-беляка в Карелии составляет 9–11 лет.

Однако анализ хода численности вида в пределах рассматриваемого региона позволяет заметить различия во времени достижения популяцией пиков численности на разных участках этой территории и в продолжительности интервалов между ними. Более того, амплитуда колебаний численности вида по республике составляет 5–6 крат, тогда как в отдельных районах значения показателей учета в годы подъема в 5–15 раз превосходят таковые в годы депрессии. В качестве подтверждения сказанного мы на фоне колебаний численности зайца в республике приводим ход численности беляка в Пудожском р-оне (см. рис. 10, 12).

Здесь нельзя не отметить справедливость замечания Г. А. Новикова (1970), что «...движение численности в отдельных районах и даже соседних местностях может весьма существенно различаться».

Далее Г. А. Новиков приводит убедительные примеры, подтверждающие это заключение. Аналогичными данными мы располагаем и для Карелии (см. рис. 12). Причины подобных различий неясны, можно лишь предположить, что условия развития эпизоотий на сравниваемых территориях различны, что происходит, очевидно, вследствие особенностей макро- и микрорельефа и лучшего дренажа почвы. Представляется возможным предположить, что такие участки и становятся районами переживания, тогда как на прочие территории распространяется депрессия.

Изменение численности зайца-беляка определяется рядом факторов. Мы не обобщаем здесь влияние факторов абиотических, поскольку многие исследователи убедительно показали, что их действие опосредовано и проявляется через паразитарные эпизоотии. Эти эпизоотии вызываются главным образом кокцидиями, поражающими кишечник и печень, а также паразитами легких – протостронгилидами и печеночной двуусткой, пузырчатой стадией гороховидного цистицерка, известной среди охотников под названием «пузырчатка» и поражающей внутренние органы зайцев. Рост зараженности этими патогенными заболеваниями, размах и течение эпизоотий зависят от плотности и состояния популяции зайца и экологических особенностей развития паразитов. В их число помимо климатических характеристик года, из которых главные – сырое и холодное лето, входят также некоторые ландшафтные особенности территории, такие как рельеф и почвенно-грунтовые условия, а также наличие и обилие переносчиков заболеваний и промежуточных хозяев паразитов.

О массовых эпизоотиях, так называемых «заячьих морах», случившихся в прошлом, прямых сведений в литературе нет. Очевидно, об этом можно судить по масштабам заготовок шкурок зайца-беляка. Так в Олонецкой губ. минимальное число шкурок было заготовлено в 1870–1872, 1881 и 1890 гг. (Силантьев, 1898). Для следующего 20-го столетия имеются уже прямые указания на массовую гибель беляков в Карелии. М. Я. Марвин (1959) называет: 1922–1924, 1932–1934, 1942–1945 гг. Э. В. Ивантер (1969а) добавляет к ним 1956–1959 гг. Почти на те же периоды приходится и минимумы заготовок шкурок зайцев, а рассчитанная по ним цикличность колебаний численности составляет те же 9–11 лет. Резкое сокращение закупок заячьих шкурок в середине 1960-х гг. не позволяет проследить дальнейшую динамику численности вида на основании этого показателя.

Из других биотических факторов наиболее значительную роль в регулировании численности зайца-беляка играют хищники. В Карелии это прежде всего рысь, в питании которой доля зайца достигает 50 %, лисица и волк, в их рационе заяц составляет 33 и 15 % соответственно (Данилов и др., 1979). В питании других хищников, способных самостоятельно поймать зайца, – россомахи и куницы – его значение меньше – 13 и 5 % (Данилов, Туманов, 1976а). И, наконец, заяц иногда становится жертвой пернатых хищников – филина, бородатой неясыти, ястреба-тетеревятника. Однако численность последних невелика, невелико и их значение в регулировании численности беляка.

Как показали наши исследования, в северной и средней тайге наиболее специализированный на добыче зайцев хищник – это рысь. Из общего числа охот рыси нападения на зайцев составляют более 70 % (Данилов, 1994). Используя данные троплений, мы попытались определить пресс этого хищника на популяцию жертвы в зависимости от численности последней. При этом учитывались: продолжительность снежного периода в Южной Карелии (160 дней), размер участка обитания рыси и добычливость хищника (одна «рысе-ночь» – 0,5 зайца), т. е. один хищник за зиму ловит около 80 беляков (Данилов, 1994). Довольно близки цифры – 120–130 зайцев – добыча рыси за год в Финляндии (Nyholm, 1996а).

В годы высокой численности зайца-беляка плотность его населения равна 40–50 экз. на 1000 га, в период депрессии – 12–15, в среднем – 30–35. Средняя площадь участка обитания рыси по нашим данным составляет 3200 га (Данилов, 1994; Данилов и др., 2003). Следовательно, на участке хищника к концу зимы (учет в начале марта) обитает: в годы максимума – 150–170 зайцев, минимума – 40–50, в годы средней численности – 100–110. Это исходное или маточное поголовье. С учетом годичного прироста (5 зайчат на самку, участие самок в размножении 90 % – Ивантер, 1969а) максимальная осенняя численность зайца на участке рыси составит 500, минимальная – 150, средняя – 300 особей. Таким образом, потери среди зайцев от хищнической деятельности рыси в течение зимы лежат в пределах от 15 до 50 %. Несмотря на то, что приведенный расчет весьма условен, он, тем не менее, позволяет заключить, что в годы высокой и средней численности жертвы хищник не способен лимитировать ее население. Лишь в годы пессимума зайца деятельность рыси может несколько задержать подъем популяции жертвы, не усугубляя, однако, ее депрессии. Более того, в этой ситуации срабатывает принцип обратной связи, и численность хищника сокращается (рис. 13) (Данилов, 1994).

Аналогичный расчет хищнической деятельности лисицы показал, что она в течение зимы ловит в среднем 3-х зайцев на своем участке. Таким образом, роль этого хищника в регулировании численности зайца-беляка очень невелика. Не может обсуждаться и совокупное воздействие рыси и лисицы на зайца. В нашем регионе колебания численности этих хищников не совпадают, более того, отчетливо выражено их агонистическое взаимоотношение вплоть до преследования и уничтожения рысью лисицы. Воздействие других хищников на популяцию зайца-беляка в Карелии и вовсе не существенно, отчего мы не принимаем в расчет эти потери. В подтверждение сказанного нельзя не заметить, что С. П. Наумов (1947) приводит еще меньшие цифры уничтожающей деятельности всех хищников, считая, что она

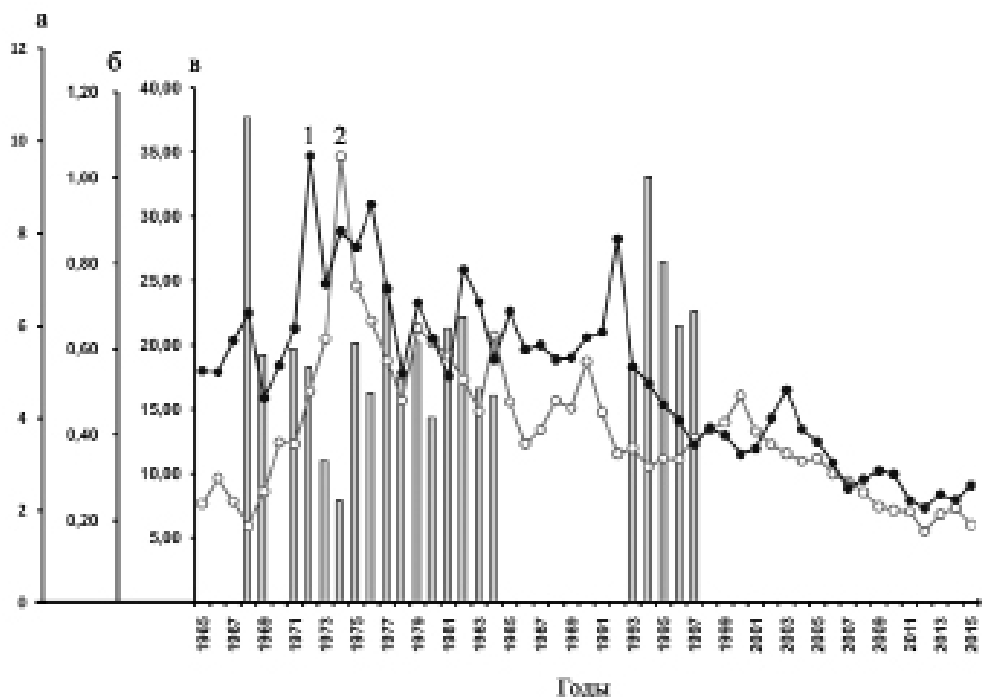


Рис. 13. Изменение численности зайца-беляка (1) и рыси (2), следов на 10 км маршрута; длина охотничьего хода рыси (столбики), км в южной и средней Карелии: по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – средняя длина суточного хода рыси; б – численность рыси; в – то же зайца-беляка (по: Данилов и др., 2003)

составляет всего 15–17 % всех случаев гибели зайцев в лесной зоне Европейской части нашей страны. Он также отмечает при этом, что ущерб от хищничества тем меньше, чем севернее находится исследуемая территория, тогда как подобные потери в зоне островных лесов и лесостепи достигают 30–34 %.

Прямое действие антропогенного фактора или пресса охоты на популяцию зайца может обсуждаться лишь теоретически. Даже в прошлом, когда только заготовки шкур зайца-беляка в Олонецкой губ. достигали 40 тыс. в год, подобный размер использования популяции не оказывал сколько-нибудь существенного воздействия на численность зайца.

Обсуждая пресс охоты или динамику численности зайца на основании данных пушных заготовок, необходимо учитывать, что охотники даже в 1950–1960-е гг. сдавали в заготовительные организации едва ли треть шкур добытых зайцев, а в последующем и того меньше. Это происходило и вследствие низких заготовительных цен и по причине плохой профессиональной подготовки охотников, для которых съемка тонкомерной и легко рвущейся шкурки беляка становилась трудной задачей. Более того, значительное количество зайцев добывалось охотниками с гончими собаками, в первую половину сезона – в сентябре, октябре, начале ноября, т. е. до того, как шкурка становилась выходной и могла быть сдана на заготовпункт. Таким образом, реально в Карелии добывалось в 3–4 раза больше зайцев,

чем заготавливалось их шкур, и этот вид дичи был и остается не только наиболее популярным объектом охоты, но представляет собой один из самых значимых ресурсных видов фауны охотничьих животных.

Косвенное влияние деятельности человека на популяцию зайца-беляка весьма существенно и выражается, прежде всего, в изменении биотопов и ландшафтов, т. е. условий обитания животных. Наиболее серьезные изменения вносят рубки леса и последующие сукцессия травянистой и древесно-кустарниковой растительности. Мы попытались проследить эти изменения и оценить пригодность этих биотопов на разных стадиях сукцессионного процесса. Оказалось, что большие площади свежих вырубок первые 2–3 года, т. е. до начала естественного возобновления лиственных пород – осины, березы, рябины, ив становятся малопригодными для зайца вследствие малокормности и незащитности животных на их открытых пространствах.

Следующая стадия сукцессии вырубок – активное зарастание их лиственными деревьями и кустарниками и появление хвойного подроста. В этот период на вырубках формируется качественное разнообразие кормов и их обилие, а возобновляющиеся хвойные породы создают и хорошие защитные условия. Однако продолжительность этого периода благоприятного существования зайцев ограничивается 15–20 годами. В дальнейшем происходит смыкание крон молодняка деревьев, а затем и переход насаждений в стадию жердняков, а это самые низкобонитетные угодья и для зайца, и для других видов охотничьих животных.

Второе по значимости для зайца деяние человека – это лесосушительная мелиорация больших массивов заболоченных лесов, соснового редколесья по болоту и чистых моховых болот. Подобные угодья до их дренирования и последующего зарастания кавальеров лиственными деревьями и кустарниками зайцы посещали лишь проходом, за исключением окраин болот, о чем говорилось выше. С появлением обильной лиственной древесно-кустарниковой растительности вдоль канав они становятся весьма привлекательны и в кормовом, и в защитном отношении для беляка. Соответственно, возрастает и численность зайца в таких биотопах. Площади преобразованных таким образом угодий в северных регионах очень велики. Так, в Карелии пройдено лесосушительной мелиорацией низкобонитетных заболоченных сосняков – 324,2 тыс. га, а болот – 273,5 тыс. га (Саковец и др., 2000), а протяженность дренажных канав составляет 64,9 тыс. км, из них магистральных каналов – 13,4 тыс. км (И. М. Нестеренко, личное сообщение).

Еще более привлекательными для зайца становятся сельскохозяйственные площади, созданные в результате осушения открытых болот. На них существует та же сеть канав, зарастающих лиственными древесно-кустарниковыми растениями и большая площадь подобных же угодий по периметру осушенной территории. Однако масштабы таких площадей несравненно меньше таковых, пройденных лесосушительной мелиорацией.

Зяц-беляк – важнейший объект охоты. Как уже отмечалось, в отдельные годы в Олонецкой губ. добывали более 100 тыс. зверьков, т. е. только мясная продукция охоты на зайца составляла около 250 т. Еще больше добывали зайцев в бывшей Северной области (Вологодская и Архангельская обл.). Здесь за год заготавливали

от 260 до 865 тыс. зайцев (Иванов, Петров, 1938). Определенное значение имела и заготовка шкурок, которые потребкооперация закупала у охотников. В настоящее время масштабы добычи этой дичи на порядок меньше, и на всем Европейском Севере России не превышают 3,3 % от общего «урожая» по стране (Молочаев, 2007), а шкурки зайцев-беляков не заготавливают вовсе.

Заяц-русак – *Lepus europaeus* Pall.

Русак значительно крупнее беляка. Длина тела 55–68 см, масса – 4–5 кг, изредка достигает 7 кг. Длиннее у русака и уши – 135–170 мм, пригнутые вперед вдоль головы, они заходят за кончик носа. Хвост – 85–105 мм также длиннее, чем у беляка; на его верхней поверхности черное или черноватое пятно. Летом общий цвет меха рыжевато-палевый с темной рябью, зимой окраска более светлая с кремовым оттенком. На северном пределе распространения русаки зимой белеют сильнее, чем на юге при этом на брюхе и боках мех становится почти белым и только на спине остается «ремень» темноокрашенного меха. При большем весе опорная поверхность лап русака меньше чем у беляка, что затрудняет ему передвижение по рыхлому и глубокому снегу в лесу.

Распространение. О прежнем распространении русака в Карелии мнения исследователей расходятся. По свидетельству И. С. Полякова (1873, цит. по изданию 1991 г.), заяц-русак представляется обычным видом фауны на обследованной им территории Олонецкой губ. в конце 19-го столетия. Это было восточное побережье Онежского озера и далее на север, включая Водлозеро. Вместе с тем Г. А. Новиков (1970), ссылаясь на публикации того же периода: сообщение К. Ф. Кесслера «О распространении зайца-русака» (1872), опубликованное в Трудах СПб. общества естествоиспытателей, а также заметки И. Порчинского (1872), пишет, что русак не достигал в те годы Онежского озера, но водился в Выборгской губ. Финляндии. Очевидно, прав был все-таки И. С. Поляков, поскольку зайцев-русачков регулярно, хотя и в небольшом количестве добывали в самом начале 20-го столетия и в Приладожье, и в Прионежье, и в Пудожском у. (Благовещенский, 1912). Несколько позже – в 1920–1930-е гг., по свидетельству М. Я. Марвина (1959), русачков стреляли от 10 до 20 в Олонецком, Прионежском и Пудожском районах. Их добывали, хотя и редко, даже в более северных – Пряжинском, Кондопожском и Заонежском районах, а самой северной точкой в Карелии, где был обнаружен заяц-русак, были окрестности с. Шуньги (62 35' с.ш.). Таким образом, северная граница распространения вида в 1950-е гг. проходила по условной линии, соединяющей населенные пункты Вяртсиля–Суоярви–Шуньга–Куганаволок (см. рис. 9). Очевидно, именно в эти годы русак «достиг» северного предела своего распространения в Карелии.

В последующие годы происходило довольно быстрое отступление его на юг. Уже в конце 1960-х гг. он полностью исчез из Заонежья и некоторых других районов Карелии. Достоверные сведения о присутствии его в эти годы получены лишь из отдельных пунктов Приладожья: пос. Куркийоки, г. Лахденпохья, пос. Салми, Ильинское, д. Обжа (в настоящее время эти населенные пункты входят в состав Лахденпохского, Питкярантского и Олонецкого районов). Изредка добывали животных и близ д. Колово и Усть-реки (Пудожский р-он). По мнению Г. А. Новикова,

в те же годы русак почти полностью исчез и на большей части Карельского перешейка Ленинградской обл., сохранившись в заметном количестве только в районе пос. Красносельского (Данилов и др., 1973).

В настоящее время сколько-нибудь значительных изменений численности и распространения зайца-русака в Карелии не происходит. Следы русака отмечаются почти ежегодно во всех южных районах – Лахденпохском, Сортавальском, Питкярантском, Олонецком и Пудожском. Добывают русаков здесь же, хотя и очень редко (Данилов и др., 2003).

Интересна история русака в соседней Финляндии. По мнению ряда исследователей (Сиивонен, 1979; Lind, 1963; Tiainen, Pankakoski, 1996) русак начал заселять Финляндию во второй половине 19 в., проникнув туда через Карельский перешеек. Естественное расселение и выпуски зверьков привели к освоению им территории страны на западе до 65, а на востоке (возле границы с Карелией) до 63° с.ш. В наше время происходит довольно быстрое продвижение русака на север Финляндии, при одновременном сокращении численности беляка, но увеличении числа гибридов этих видов (Tiainen, Pankakoski, 1996).

Особенности образа жизни. Русак в отличие от беляка избегает леса и придерживается более открытых мест, таких как поля, опушки леса, сенокосы, гари, заросли кустарников, старые мелиорированные поля с зарастающими канавами, которые обычны на территории Приладожья, частично входившей ранее в состав Финляндии. В глубине спелого леса, особенно хвойного, следы его не встречаются. Человеческого жилья не избегает, а, напротив, тяготеет к садам, полям и огородам, в том числе дачным участкам. Здесь он находит сено, остатки огородных растений, садовые деревья, у которых обгладывает кору, нанося тем самым довольно серьезный ущерб плодовым садам и лесным питомникам. Г. А. Новиков, ссылаясь на чрезвычайно интересные данные С. М. Пospelова (1950), пишет о том, как всего один русак в питомнике Лисинского лесхоза (Ленинградская обл.) за неделю уничтожил 82 % клена остролистного, 10 % яблонь. Там же в следующую зиму несколько русаков повредили:

«... все черешчатые дубы, 85 % клена, ...но совершенно не тронули ... ивы, ... малину. Особенно интересно, что русаки не поедали ивы и малину, которые принадлежат к излюбленным кормовым растениям беляка» (Новиков, 1970).

Это действительно удивляет потому, что ивы – это обычный зимний корм русака на всем его ареале, но особенно на севере.

Кормится русак преимущественно в открытых стациях, а на отдых уходит в перелески, опушки леса, заросли кустарников, иногда ложится в зарастающих кустарником мелиоративных канавах. На поля русака привлекает не только обилие корма зимой, но и его лучшая доступность, вследствие особенностей залегания снегового покрова на открытых местах. Существует вполне обоснованное мнение, что сельскохозяйственная деятельность человека способствует не только расселению русака на север, но и обеспечивает благополучное его существование. Данных о составе питания русака на северном пределе распространения крайне мало. Часто животные кормятся озимью, поедают различные травянистые растения, кору лиственных древесных и кустарниковых пород. Биология размножения русака

на севере не изучена. В центральных областях страны русак приносит детенышей 2–3 раза в год. Сезон размножения начинается ранней весной. Самка приносит 2–5 иногда даже 7 детенышей.

Не изучены также и особенности изменения численности русака. Считается, что и у него причины сокращения численности кроются в глистных инвазиях, хотя этот вид меньше подвержен их действию, чем заяц-беляк. Иногда гибель зайцев вызывается неблагоприятными климатическими условиями, в частности, возврат холодов весной ведет к гибели рано появившегося первого помета. Тяжело сказывается на животных и образование крепкого наста ранней весной, что затрудняет доступ животных к корму.

Добывают русака в Карелии единично и, как правило, случайно при охоте на беляка или лисицу, так что охотничьего значения этот вид не имеет. Представляет, однако, интерес выпуск русаков в высокоорганизованных охотничьих хозяйствах на юге республики.

ОТРЯД ГРЫЗУНЫ – RODENTIA

Грызуны – самый многочисленный отряд млекопитающих, который объединяет около половины всех видов зверей нашей страны. Широкое распространение, большая численность, приспособленность к самым разнообразным условиям обитания – все это позволило грызунам занять важное место в составе фауны, функционировании экосистем и в сфере хозяйственной деятельности человека.

Самая характерная особенность представителей отряда – это их зубная система, в частности, устройство резцов. Эти зубы имеют открытые корни, глубоко сидят в челюстях, заходя своими основаниями под коренные зубы, и растут в течение всей жизни.

Для большинства видов грызунов характерна способность к быстрому размножению и вследствие этого возможность серьезно воздействовать на ресурсы продуцентов. Многие грызуны – вредители сельского и лесного хозяйства, переносчики трансмиссивных болезней человека и животных; одновременно они же служат кормом для большинства хищных зверей и от состояния их популяций зависит существование и динамика популяций хищников. Ряд видов, в том числе и рассматриваемые в данной книге – ценные охотничьи животные.

Белка – *Sciurus vulgaris* L.

Вес и размеры карельских белок средние, но варьируют весьма значительно. Это связано с индивидуальными особенностями животных и с сезонными изменениями веса и размеров тела. По данным Э. В. Ивантера (1972) самцы в среднем весят 306,3 г (191–446, n = 130), самки – 322 г (225–462, n = 114), длина тела составляет, соответственно, 212 мм (188–236) и 215 мм (187–240), а кондилобазальная длина черепа – 46,9 мм (44,3–49,0) и 47,0 мм (45,1–48,9). Таким образом, полового диморфизма нет ни в размерах, ни в весе тела, ни в размерах черепа. По окрасу белки также изменяются очень сильно от очень темных «темнохвосток» или белок-еловок до ярких «рыжехвосток» – белок-сосновок. Встречаются

животные и с промежуточным окрасом. Название животных по цвету соответствует и их местообитаниям: темноокрашенные живут преимущественно в еловых лесах, светлоокрашенные – в сосновых. Зимний наряд у белок-еловок с преобладанием стального, у белок-сосновок – светло-серого оттенка. Кисточки на концах ушей летом короткие, зимой длинные – от 20 до 50 мм.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. В лесах Карелии белка распространена повсеместно, но неравномерно, как неравноценны и условия ее обитания. Нередки встречи зверьков в непосредственной близости от населенных пунктов и в их пределах, особенно если люди подкармливают животных.

По данным многолетних учетов (1964–2014 гг.) численность белки в среднем по Карелии колеблется от 0,7 до 16,3 следов на 10 км маршрута. Наиболее высокая плотность населения белки во все годы наблюдений отмечается в южных районах Карелии, где на значительной площади в составе лесообразующих пород преобладает ель. Значительно выше на юге и урожайность семян ели. Так, в 1975 г. в спелом ельнике-черничном он составлял: в южной Карелии – 95 кг на 1 га, в центральной – 34 кг, а в северной всего 24 кг на 1 га (Щербаков, Щербакова, 1977).

В разные годы по данным зимнего маршрутного учета на юге насчитывалось от 1,7 до 23,5 следа на 10 км, тогда как на севере, где преобладает сосна, эти показатели варьировали от 0,7 до 12,2 следа на 10 км маршрута. Во все годы наиболее высокие показатели численности характерны для спелых лесов (рис. 14).

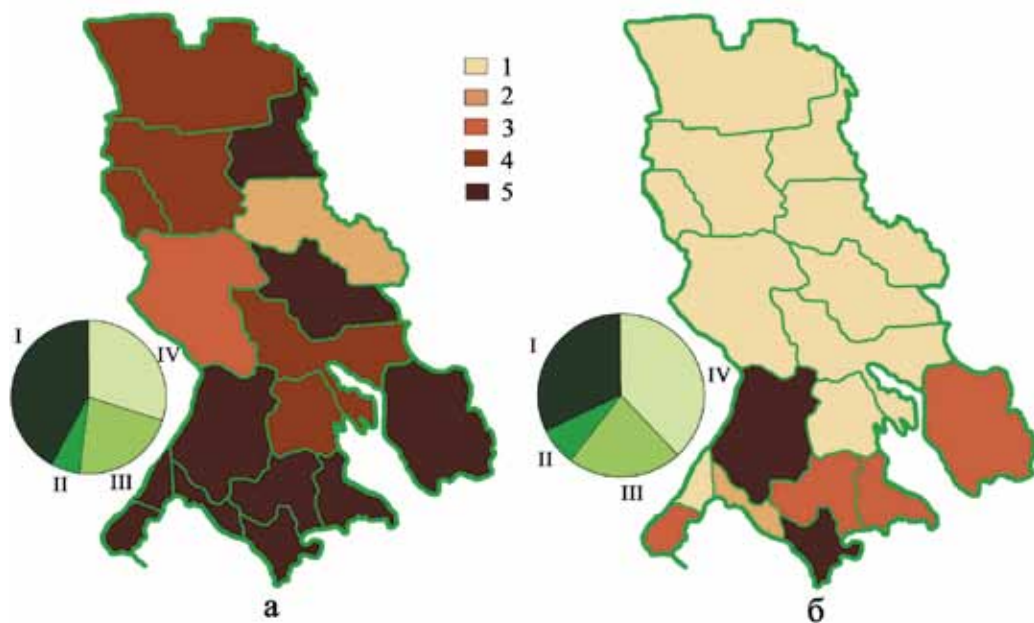


Рис. 14. Распределение и численность белки в Карелии (а – конец 1960-х – начало 1970-х гг., б – конец 1990-х – начало 2000-х гг.):

1 – 3,9 и менее, 2 – 4,0–4,9, 3 – 5,0–5,9, 4 – 6,0–6,9, 5 – 7,0 и более, следов на 10 км и возрастная структура лесов в те же периоды (I – спелые и перестойные, II – приспевающие, III – средневозрастные, IV – молодняки)

Основными местообитаниями белки во все сезоны года являются хвойные и смешанные хвойно-лиственные леса. Предпочтение, которое животные отдают тем или иным из них – это их следование за урожаем основных кормов. Урожай ели – и белка встречается преимущественно в ельниках или смешанных лесах с преобладанием или участием ели, и, напротив, в годы урожая сосны белка – в сосновых лесах, даже преодолевая для этого довольно значительные расстояния в процессе миграций. Только в годы полного неурожая и ели, и сосны белка относительно равномерно распределяется по разным биотопам, хотя и в такие годы просматривается некоторое предпочтение, отдаваемое ею ельникам, очевидно, вследствие их лучшей защитности и гнездопригодности.

Очевидная предпочитаемость белкой зимой биотопов, связанная с их кормовыми достоинствами, отмечается всеми исследователями на Северо-Западе России (Евдоина, 1934; Владимирская, 1948; Айрапетьянц и др., 1970; Ивантер, 1971). В бесснежный период, когда рацион животных становится разнообразнее за счет растительных и животных кормов, белки встречаются в разных биотопах вплоть до лиственных лесов и зарастающих вырубок. Однако основными станциями остаются хвойные насаждения, где в это время происходит размножение и выкармливание молодых. Сопоставление данных упомянутых выше исследователей и современных материалов убеждает в том, что приуроченность животных к тем или иным станциям была более четко выражена до 1940–1950-х гг., т. е. до периода необыкновенного роста объема заготовок леса (рис. 15). За минувшие 50–60 лет структура лесных площадей изменилась, появились большие площади открытых вырубок, молодняков, средневозрастных и приспевающих насаждений. В таком наборе разновозрастных лесов цикличность урожая семян хвойных сглаживается, одновременно сглаживаются и колебания численности белки.

Распределение животных неодинаково и в пределах однородного лесного выдела. Белки и их следы чаще встречаются вблизи опушек и по границам разных выделов. По материалам Э. В. Ивантера (1971) именно в двух последних станциях встречено 54 % всех зверьков и их следов в еловых массивах, 67,1 % – в сосновых и 88,2 % – в смешанных и лиственных лесах. Это вполне объяснимо, поскольку плодоношение хвойных деревьев всегда обильнее на открытых местах, здесь богаче ягодники и больше грибов.

Установлены также изменения размещения животных в зависимости от фазы динамики численности популяции. В годы ее подъема зверьки населяют территорию довольно равномерно. В периоды депрессии прослеживается мозаичность распределения и определенная концентрация животных в районах с преобладанием смешанных разновозрастных насаждений. В таких лесах даже в годы полного неурожая семян ели или сосны существуют плодоносящие группы деревьев на опушках, окраинах полей и сенокосов, границах разных выделов. Такие смешанные разновозрастные насаждения преобладают в южных районах, где леса осваивались человеком в течение длительного времени и разными методами. Именно здесь – в Приладожье, Прионежье и Заонежье численность белки сохранялась на довольно высоком уровне во все годы наблюдений даже по сравнению с самым лесистым Пудожским р-ом, где до 1970-х гг. преобладали сплошные массивы еловых лесов.

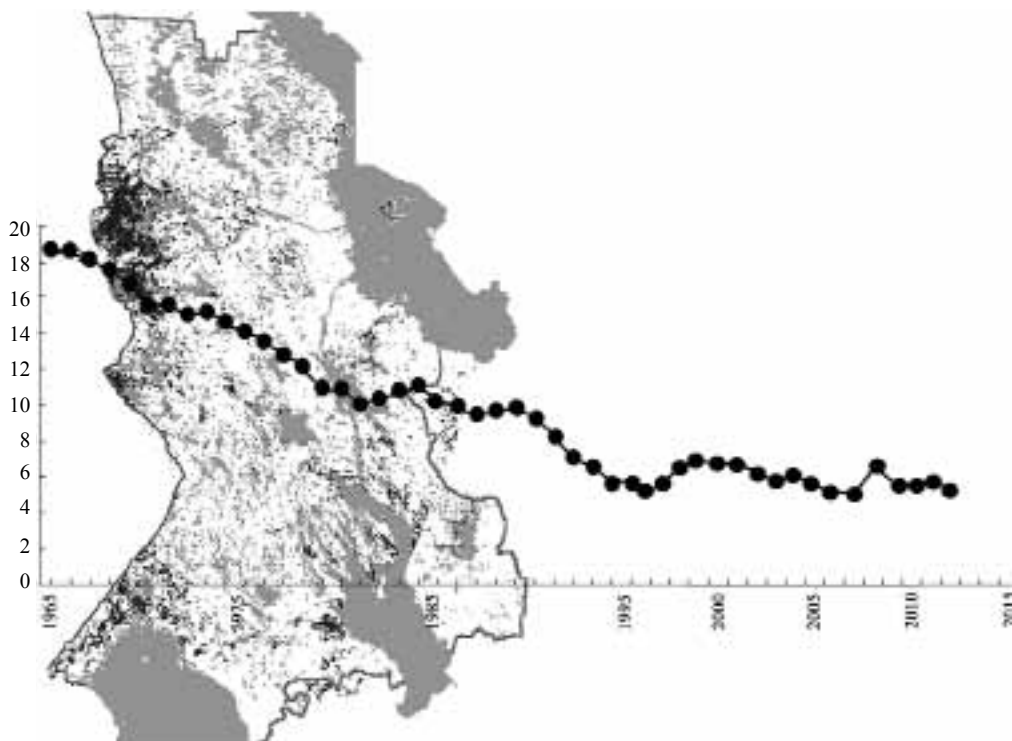


Рис. 15. Объемы рубки леса и размещение старовозрастных лесов в Карелии (последнее – данные космической съемки 1997–2000 гг., обработка съемки – П. Литинского): по оси абсцисс – годы, по оси ординат – объемы рубки леса, млн м³

Совершенно очевидно, что распределение белки по территории и благополучие ее населения находится в прямой и тесной зависимости от характера и степени воздействия человека на местообитания животных. Это прежде всего рубки леса на больших площадях. Со времени введения в практику лесного хозяйства сплошнолесосечных рубок прошло более полувека. За этот период технология их применения существенно изменилась. В 1950–1960-е гг. на больших по площади делянках оставались иногда довольно крупные участки так называемых «недорубов». Происходило это по причине трудности изъятия древесины или небольшого ее объема на этих участках. Это были настоящие острова спасения для всех диких животных, в том числе и белок, поскольку в недорубах оставались и спелые деревья, а плодоношение их после осветления заметно увеличивалось. В 1970-е, но особенно в 1980-е гг. такие участки перестали оставлять на лесосеках. В результате значительные территории сплошных вырубок потеряли какую-либо ценность для белки и, более того, стали своеобразными барьерами при расселении молодых, сезонных перемещениях, миграциях животных и просто обмену особями между разными лесными массивами.

В 1990-е произошло следующее катастрофическое для диких животных изменение характера рубки леса, но особенно территориальной приуроченности вырубаемых площадей. Общий объем заготовок леса в Карелии в это десятилетие

сократился вдвое по сравнению с таковым в 1980-х гг. (см. рис. 15), однако, все они велись в насаждениях, уже пройденных рубками главного пользования, и, преимущественно в южных районах республики, где сохранилась сеть старых лесовозных дорог. Были вырублены небольшие массивы спелых лесов, сохранившиеся после рубок 1950–1960-х гг., в том числе росшие по берегам малых водоемов и в труднодоступных местах. В результате многие животные, а белка в первую очередь лишились значительных площадей, предпочитаемых ими местообитаний. Последствия такой «человеческой» деятельности катастрофически сказались не только на распределении, но на общей численности вида и ее изменениях.

Беличьи гнезда чаще встречаются в еловых, смешанных хвойных и хвойно-лиственных лесах с преобладанием ели. Гнездо или гайно располагается в большинстве случаев вблизи опушки, где кроны деревьев достигают наибольшей густоты. Селится белка также в дуплах, старых сорочьих гнездах, но чаще делает гнездо сама. Постоянные гайна чаще устраиваются на елях. Они имеют шарообразную форму с наружным диаметром 35–50 и внутренним 20–30 см. Строятся гнезда из тонких веток, зеленого мха, сфагнома, бородачатых лишайников. Внутри подстилка из шерсти, перьев, висячего лишайника, пушицы, сухой травы. На ели гайно располагается вплотную к стволу на высоте 5–20 м, на сосне – в развилке сучьев. По данным Э. В. Ивантера (1971) в Карелии из 87 известных беличьих гайн 64 располагались на ели, 20 – на сосне, 2 – на березе, 1 – на ольхе. Эти сведения были собраны главным образом в южной части республики, где из хвойных лесообразующих пород преобладает ель. На севере, где больше сосновых лесов, большинство гнезд белка строит на соснах. Так, в Лапландском заповеднике в сосновых и даже сосново-еловых лесах 59 гнезд из 76 располагались на соснах и 17 на елях (Владимирская, 1948).

Обычно белка имеет от 2 до 5 убежищ, которые находятся довольно близко друг от друга (30–150 м), однако, живет зверек в одном редко в двух из них. Вблизи постоянного гайна находится 2–4 временных гнезда. Они выглядят как простой лоток из сучьев без мягкой подстилки, но дно бывает покрыто чешуйками шишек. Иногда под временное жилье белка использует гнезда крупных птиц.

Суточная активность белки в разные сезоны года определяется началом, завершением и общей продолжительностью светового дня. В Карелии это выражается в очень коротком периоде светлого времени зимой и почти непрерывном световом дне летом. Летом белки активны почти круглые сутки, но наиболее деятельны в утренние – с 6 до 10 и вечерние – с 19 до 22 часы. Днем, в самую жаркую погоду, активность белок падает так же, как и в ночные часы, хотя в белые ночи также случается наблюдать деятельных зверьков. С наступлением темных ночей зверьки переходят к обычному – дневному образу жизни. С дальнейшим сокращением светового дня сокращается и продолжительность активного периода до 4–5 часов в декабре.

В лесах с высокой сомкнутостью крон, особенно в урожайные на основные корма годы, белка довольно редко спускается на землю. Это обеспечивает зверькам не только экономию энергозатрат, но и большую безопасность. Вместе с тем

после снегопадов, когда ветви деревьев покрываются толстым слоем снега, так называемой «кухтой», зверьки часто бегают по земле. В средние и тем более низкоурожайные годы белка вынуждена кормиться так называемой «кислой» шишкой, т. е. упавшей на землю, и также перемещается в поисках корма главным образом по земле. При этом протяженность жировочного хода зверька достигает почти 2-х км. По наблюдениям Э. В. Ивантера (1971) средняя длина дневного наследа белки в Карелии составляет 690 м, а площадь суточной деятельности 2–4 га. К весне длина хода белок постепенно увеличивается и в конце февраля достигает 2-х км, однако это связано не с кормодобывающей деятельностью, а с приближением периода размножения.

Питание. Питание белки в европейской тайге и в Карелии, в том числе изучено весьма детально. Ее основные корма здесь: семена ели, сосны и грибы. Второстепенными могут быть названы цветочные почки и концевые побеги ели и сосны, почки и листья осины и березы, сережки ольхи, ягоды черники, голубики, вороники, земляники, малины; лишайники; насекомые, их личинки; яйца и птенцы воробьиных птиц.

Сравнительно-географический анализ данных по составу кормов белки в пределах таежной зоны Северо-Запада России демонстрирует повсеместное и абсолютное преобладание семенного корма в рационе животных в разные сезоны года и в разные годы, в том числе и в периоды неурожая основных кормов (табл. 3). Только в случае исключительно неблагоприятных кормовых условий семена хвойных почти полностью замещаются почками, вегетативными побегами ели, других древесных пород и грибами. Вместе с тем, в разных естественно-географических районах даже в средние и сравнимые по урожайности основных кормов годы питание белки различно. Так, на севере Карелии, где преобладают сосновые леса, основным кормом белки – это семена сосны, которые по данным Э. В. Ивантера составляют здесь более 75 %, и грибы – 43,5 % случаев встреч в желудках зверьков. На юге республики, где, напротив, основной лесобразующей породой является ель, главным кормом становятся семена этой породы – 80,5 % (сосна – 38 %), грибы встречены почти в той же пропорции, что и на севере – 48,6 % (Ивантер, Лобкова, 1966). Более того, кормовые достоинства и ельников, и сосняков на севере значительно ниже таковых на юге. Так, в 1975 г. в спелом ельнике черничном в южной Карелии урожай семян ели составлял 95 кг на 1 га, в центральной – 34 кг, а в северной всего 24 кг (Щербаков, Щербакова, 1977).

Общая схема сезонного изменения питания белки такова: потребление семян хвойных возрастает в августе–сентябре, но к концу зимы оно сокращается, поскольку запасы их уменьшаются вследствие рассеивания и разлета. К весне увеличивается поедание почек, концевых побегов ели, генеративных частей лиственных древесных растений, далее в рацион включаются ягоды, грибы, насекомые и некоторые другие животные корма.

Существует прямая связь упитанности белок, от количества предпочитаемых кормов. В урожайные годы упитанность оценивалась в 3,5, а в неурожайные на основные корма годы – в 1,6 балла (Ивантер, Лобкова, 1966).

Питание белки в Европейской тайге и связь его с урожаем семян хвойных деревьев, встречаемость, %

Вид корма	Высокий урожай			Неурожай		
	Архангельская область	Вологодская область	Карелия	Архангельская область	Вологодская область	Карелия
Семена ели	100	98,4	60,5	1,3	63,8	44,0
Семена сосны	–		20,3	2,7	12,8	20,5
Почки ели и др. древесных пород	–	6,3		77,5	12,8	
Травянистая растительность	–	4,7		10,2	19,2	
Лишайники	5,2	?	5,5	12,9		25,0
Кора молодых побегов деревьев и кустарников	12,5	7,0		22,2	6,4	
Грибы шляпочные	10,2	9,5		44,0	12,6	
Грибы шляпочные	1,0	3,9	13,7	30,4	42	10,2
Грибы подпочвенные	5,2	0,8		4,5	21,2	
Насекомые и др. животные корма						

Примечание. Архангельская и Вологодская области (по: И. Д. Кирис, 1972), Карелия (по: Ивантер, 1966).

Говоря об основных зимних кормах – семенах ели и сосны – равенства между ними ставить никак нельзя. Исследования, выполненные Д. Н. Даниловым (1937), показали, что на сбор количества сосновых семян, достаточного для насыщения, белка должна затратить в шесть раз больше энергии, чем на сбор такого же количества семян ели. Это зависит от большей твердости чешуй, меньшего числа семян и меньшей их величины в сосновых шишках.

Все исследователи отмечают и относительное однообразие беличьего рациона в годы урожая основных кормов и его расширение за счет второстепенных видов пищи в годы неурожая, равно как и увеличение встречаемости последних в питании белки (см. табл. 3).

Обсуждая урожайность и достоинства тех или иных кормов, нельзя не согласиться с мнением М. И. Владимирской (1948), отмечавшей, что в лесах севера, в частности Кольского п-ова, урожай семян хвойных приближается к таковому в лесах средней полосы (в средние годы) только в исключительные по урожайности годы. В результате в годы неурожая ели на севере белка полностью лишается основного корма и бывает вынуждена откочевывать из этих мест.

Миграции белки, как правило, наиболее ярко выражены там, где преобладают монотонные ландшафты с однообразным составом лесов, т. е. там, где неурожай основного корма захватывает большие территории. В Карелии это северные районы – Лоухский, Калевальский, Кемский, а также Сегежский и Пудожский. По данным И. Д. Кириса (1973), обработавшего наблюдения охотников-корреспондентов за перемещениями зверьков в Карелии за 32 года, основное их направление северное. Наши наблюдения подтверждают это заключение. Очевидно, это обусловлено отчетливо выраженной зональностью лесов – преобладанием ели на юге и сосны на севере и, соответственно, различиями в сроках богатого плодоношения этих пород. Так было в 1963 и 1975 гг., когда после обильного урожая ели, на юге возник дефицит основного корма. Одновременно на севере и в средней Карелии пришли урожайные для сосны 1964–1965 и 1976–1977 гг. Тогда-то и были зарегистрированы перемещения белки в северном направлении.

Происходят миграции главным образом с августа по октябрь (свыше 80 %), случаются также в ноябре, декабре, редко в январе, марте и июле. Общая их продолжительность меняется в разные годы от 1–2 (1948, 1950, 1957, 1964) до 4–5 месяцев (1949, 1952, 1962, 1967) (Кирис, 1973). Начало миграции, по мнению того же исследователя, часто бывает связано с дисперсией молодых. В годы полного неурожая семян ели в гнездовых стациях расселение молодых первого помета служит началом ранних миграций. При частичном неурожае кочевки начинаются значительно позднее и совпадают с расселением детенышей второго помета. Однако с наступлением зимних морозов и выпадением глубокого снега миграции прекращаются и зверьки переходят на оседлый образ жизни. Это сопровождается увеличением частоты и количества поедания животными почек и верхушечных побегов хвойных и лиственных пород и других замещающих кормов. Массовые миграции белки в Карелии наблюдались в 1943, 1947, 1949, 1950, 1954, 1958, 1959, 1960, 1963, 1967 гг., когда был неурожай и ели, и сосны (Кирис, 1973). Однако в последующие десятилетия массовых перемещений белки в Карелии зарегистрировано не было, что, очевидно, связано с изменением лесистости и структуры лесных площадей республики.

Размножение. Заметное увеличение подвижности животных, свидетельствующее о начале гона, становится заметным обычно в середине февраля. В это время белки проходят по земле до 5,5 км (Владимирская, 1948). Наступление гона, его интенсивность и продолжительность варьируют в зависимости от состояния кормовой базы в минувшем и текущем году, следствием чего становится упитанность и общее физическое состояние зверьков.

Самое раннее начало массового гона в Карелии – середина февраля, самое позднее – первая декада марта. Продолжительность беременности 35–40 дней. При раннем гоне беременные самки начинают встречаться уже в первой половине марта, а кормящие – в начале апреля. Массовое рождение бельчат первого помета обычно происходит в середине – конце апреля. В северных районах республики все сроки сдвинуты на полторы – две недели.

Второй гон начинается в первой декаде июня; первые беременные вторично самки были добыты – в середине этого месяца, а первые кормящие – во второй

декаде июля. Массовое появление бельчат второго помета наблюдается в конце июля – начале августа. Однако второй помет бывает не у каждой самки, особенно при неблагоприятных кормовых условиях. На севере (Кольский п-ов) случаются годы, когда второго помета не бывает вовсе или в нем участвует менее четверти самок (Владимирская, 1948).

Особенности размножения белки в Карелии, в том числе плодовитость, прирост популяции, связь этих показателей с урожайностью корма были проанализированы Э. В. Ивантером (1971). Мы приводим эти материалы с некоторыми сокращениями (табл. 4).

Таблица 4

**Особенности размножения белки в Карелии
(по: Ивантер, 1972)**

Показатели	Урожайные годы	Неурожайные годы
Доля самок, участвовавших в первом размножении, %	98	76
То же во втором размножении, %	69,5	29
Среднее число эмбрионов и послеродовых пятен на самку, экз.	7,1	4,1
Среднее число молодых на самку, экз.	4,7	1,3
Из них:		
молодых 1-го помета, экз.	5,7	1,8
2-го помета, экз.	3,8	0,8
Всего за два помета, экз.	9,6	2,6
Годичный прирост популяции, %	467	115

Опираясь на эти данные, можно заметить, что если плодовитость, рассчитанная по числу эмбрионов, в урожайные и неурожайные годы различается менее чем в два раза, то при оценке плодовитости по числу молодых на самку осенью эти различия достигают почти четырехкратного размера. Это свидетельствует о том, что при общей довольно высокой смертности бельчат в первые месяцы жизни, в неурожайные годы она в два раза выше, чем в урожайные.

Довольно близки к общей характеристике размножения белки в Карелии данные по Ленинградской обл., где средняя плодовитость, рассчитанная по числу эмбрионов, составляет 6,3 на самку (Строганова, 1948; Новиков, 1970). Всего же на пару взрослых животных в годы с хорошим урожаем хвойных семян в среднем приходится 8–10 прибылых. В результате общая численность зверьков к поздней осени возрастает в 4–5 раз (Морозов, 1970а). Аналогичные данные находим и у И. Д. Кириса (1973), обобщившего материалы более чем 30-летних наблюдений за размножением белки в северном крае (Карелия и Кольский п-ов), где в благоприятных условиях на пару взрослых приходится 9,8, в средних условиях – 5,3, а в неблагоприятных – 1,5 бельчат. Прирост же популяции, соответственно, составляет: 472, 266 и 72 %. В тех же условиях половой состав популяции изменялся незначительно, и доля самцов составляла: 49,4, 51,0, 48,0 %, т. е. заметного преобладания самок даже в неблагоприятные годы, не прослеживается.

Половой состав популяции белки на юге Карелии, по мнению Э. В. Ивантера (1971), отличается достоверным преобладанием самцов среди животных старше года (55,8 %, n = 958). У прибылых белок столь существенных различий не наблюдается и самцов среди них было 51,2 %. Вполне возможно, что преобладание взрослых самцов в выборке объясняется более высокой активностью самцов во все сезоны года.

Возрастная структура популяции белки очень динамична и столь же тесно связана с кормовыми условиями предшествующих и анализируемых лет, как и все прочие параметры популяции. В северных регионах Европейской части России в хорошие и средние годы вследствие успешного размножения в популяции абсолютно преобладают прибылые зверьки. В «плохие» годы взрослых зверьков (1–3 года) бывает примерно столько же, сколько и прибылых (Кирис, 1973).

Структура населения белки весьма существенно изменяется и в течение года (рис. 16). Это связано и с естественным отходом животных, и с изъятием части зверьков в процессе охоты.

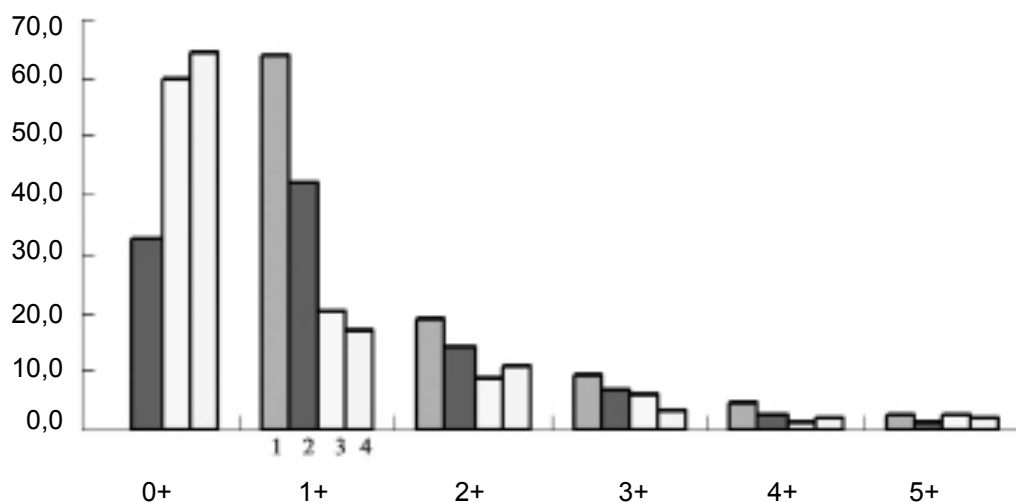


Рис. 16. Изменение возрастного состава населения белки в течение года в Карелии, %: по оси абсцисс – возраст, лет; по оси ординат – доля зверьков данного возраста в разное время года: 1 – январь–март, 2 – июнь–июль, 3 – август–сентябрь, 4 – октябрь–ноябрь, % (по: Ивантер, 1971)

Паразиты, болезни. Враги и конкуренты. Наиболее полный анализ зараженности белки разными видами паразитов выполнен И. Д. Кирисом (1973). Согласно этим данным белка является хозяином 50 видов эндопаразитов. Из них 4 вида кокцидий, 2 вида сосальщиков, 15 цестод, 26 нематод и 3 вида скребней. Среди кокцидий наиболее часто встречается *Eimeria sciurorum*, паразитирующая у каждой третьей белки, но иногда охватывающая все поголовье зверьков. На втором месте также представитель кокцидий – *Eimeria piriformes*, но он обычно встречается у небольшого – до 15 % числа животных. До 25 % населения белки иногда поражается *Catenotaenia dendritica*. Довольно часто животных поражает пузырьчатая форма эхинококка. Обычны и паразитируют в большом количестве круглые черви – *Oxyuris ungula* и *Syphacia* sp.

Инфекционные болезни белки изучены слабо. По описанию И. Д. Кириса (1973) известны случаи обнаружения у белок пастереллеза, листериоза, туляремии и некоторых других заболеваний. В той же монографии И. Д. Кириса находим и некоторые сведения об эпизоотиях белки в Карелии и на Кольском п-ове. Вспышки заболеваний отмечались во второй половине лета 1943, 1949, 1952, 1958 и 1967 гг. главным образом в Пудожском, Прионежском, Пряжинском, Медвежьегорском и Питкярантском районах Карелии, и связаны они были с неурожаем семян ели. В 1945, 1950, 1963 и 1968 гг. эпизоотии возникли поздней осенью и продолжались в начале зимы. В 1946 и 1952 гг. массовые заболевания происходили с июля до середины зимы на фоне хорошего урожая хвойных, т. е. прямой связи частоты заболеваний зверьков с состоянием их кормовой базы не прослеживается. По мнению И. Д. Кириса нет также выраженной связи частоты эпизоотий с изменениями численности белки.

К врагам белки в Карелии, как и на всем Европейском Севере России, можно отнести: из зверей – куницу, в какой-то мере лисицу и даже волка; из хищных птиц – ястреба-тетеревятника, канюка, филина и длиннохвостую неясыть. Если судить об этом по составу пищи хищников, то ни для одного из названных видов белка не является основным кормом.

Самое пристальное внимание всех исследователей привлекали взаимоотношения белки и куницы и влияние хищника на популяцию жертвы. Именно этот вопрос неоднократно становился предметом дискуссии среди зоологов и охотоведов. Однако рассматривая состав кормов куницы Кольско-Карельского региона, приходится констатировать, что доля белки в рационе хищника очень невелика и составляет: на Кольском п-ове в бесснежный период – 2,0, в снежный – 6,0 % от общего числа ($n = 361$) исследованных данных (Насимович, 1948а). В Карелии по нашим данным (Данилов, Ивантер, 1967; Данилов, Туманов, 1976а) она варьирует по годам от 10,3 до 19,8 % ($n = 341$). Очевидна также и зависимость встречаемости белки в питании хищника от численности жертвы. Так, зимой 1960–1961 гг. при низкой численности грызуна его участие в питании хищника составляло 13,3 %, тогда как в охотничий сезон 1962–1963 гг., когда население белки возросло в несколько раз, встречаемость ее остатков в желудках куницы достигла 42,2 % (Данилов, Ивантер, 1967). Но и в данном случае говорить даже о регулирующей роли хищника нет оснований. Сказанное подтверждается анализом хода численности хищника и жертвы. Сравнение изменения населения обоих видов в Карелии и на смежных территориях за более чем 40-летний период не выявило какой-либо согласованности динамических процессов в популяциях этих животных (рис. 17). Это позволяет заключить, что куница не регулирует численность белки и не может замедлить или приостановить рост населения грызуна. К аналогичному выводу пришли еще много лет назад П. Б. Юргенсон (1954), Ю. П. Язан (1962), Н. Н. Граков (1981).

К числу конкурентов белки можно было бы отнести всех потребителей семян хвойных деревьев. Наиболее многочисленны из них клесты. Однако эти птицы в процессе кормодобывающей деятельности, срывая шишки, часто роняют их на землю, а из удерживаемых и используемых потребляют лишь незначительно число

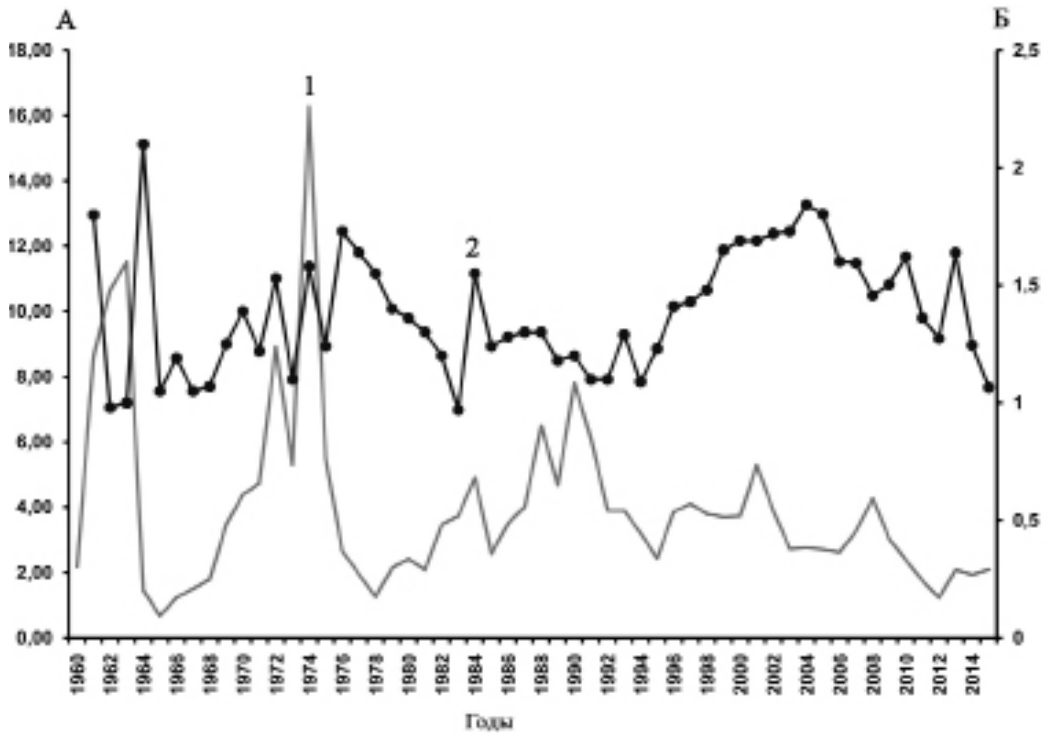


Рис. 17. Изменение численности белки (1) и куницы (2):

по оси абсцисс – годы, по оси ординат: А – численность белки, по оси ординат, Б – численность куницы, следов на 10 км маршрута

семян, остальные, оставаясь в шишке, также попадают на землю. Подобным образом создаются весьма значительные кормовые запасы для белки на лето и на следующую зиму. Это так называемая «кислая» шишка; и хотя часть семян из этих шишек поедаются мышевидными грызунами, именно эти «резервы» корма помогают белке выжить при неурожае основного корма.

К трофическим конкурентам белки относятся и дятлы, но численность их невелика и они не могут сколько-нибудь серьезно влиять на кормовые ресурсы белки. Значительно более серьезную конкуренцию могут составить лесные полевки, поедающие семена ели из шишек оказавшихся на земле.

Движение численности. На протяжении всех лет наблюдений численность белки в Карелии изменялась многократно.

Мы располагаем данными по численности вида, оцененной в баллах за охотничьи сезоны 1935–1936 – 1960–1961 гг. и материалами по численности, определенной в процессе зимнего маршрутного учета с 1961 по 2014 гг. Если анализировать состояние популяции белки за этот период, то ее численность, оцененная в баллах, колебалась от 1 до 5, а показатель учета от 0,7 до 16,3 следа на 10 км маршрута. За это время минимальной численность была в 1935–1936, 1940–1941, 1942–1943, 1950–1951, 1958–1959, 1964–1965, 1976–1977, 2003–2004 гг. Наиболее глубокие и продолжительные депрессии приходились на 1942–1946, 1955–1958, 1964–1968,

1976–1979, 2003–2006 гг. Подъемы численности случались в 1938–1939, 1942–1943, 1948–1949, 1952–1953, 1962–1963, 1972–1974 и 1988–1990 гг., при этом два последних подъема характеризовались двумя кратковременными пиками, следовавшими друг за другом с интервалом в один год. Однако со времени последнего пика численности, случившегося в 1990 г. и выразившегося лишь в незначительном росте населения вида по сравнению со средними многолетними данными (в 1990 г. – 7,8, в среднем – 4,0 следа на 10 км маршрута), существенных изменений численности белки в Карелии не было. Анализ динамики численности белки свидетельствует об аритмичном характере колебаний численности вида, изменяющейся с интервалом в 4–9 лет (Ивантер, Лобкова, 1966; Ивантер, 1971; Данилов и др., 1978; Данилов, 1983, 1998, 2005).

По данным зимнего маршрутного учета численность белки варьировала по годам в 23-кратном размере, а по данным заготовок шкурок в 60-кратном. Даже в смежные годы численность сокращалась в 12 раз, а в отдельных районах в 30 и более раз. Главной причиной столь значительных колебаний численности, равно как и прочих явлений в жизни вида следует считать кормовой фактор, а именно урожай ели в предшествующий и настоящий годы. Однако на протяжении последних 20 лет резких и сколько-нибудь значительных изменений численности белки в Карелии не происходило. Предполагается (Данилов и др., 1998; Данилов, 2005), что вследствие изменения структуры лесных площадей происходит изменение типа движения численности белки (см. рис. 17).

Практическое значение. Отмена государственной монополии на торговлю пушниной разрушила выработанную годами и довольно эффективную систему закупок (заготовок) шкурок диких пушных зверей. Такая заготовка осуществлялась организациями потребительской кооперации, и все данные о количестве закупленных у охотников шкурок были вполне доступны. В настоящее время ни одна организация, в том числе и государственные службы по управлению охотничьим хозяйством страны, данными о количестве добытых пушных зверей не располагают. В результате стало невозможно оценить экономическую значимость и роль того или иного вида в экономике охотничьего хозяйства.

Ондатра – *Ondatra zibethica* L.

Ондатра – североамериканский грызун. В Карелии, как и на всем Евразийском континенте, ондатра акклиматизирована. Размеры взрослых зверьков варьируют: длина тела от 240 до 360, хвоста 190–300 мм, а вес тела от 575 до 1700 (1948) г. Половой диморфизм не выражен. В Карелии преобладают животные с рыжеватокоричневым окрасом. При этом верхняя часть тела окрашена в рыже-коричневые тона. Голова, средняя часть спины и наружная сторона конечностей более темные. Живот светло-рыжий с серебристым оттенком; внутренние стороны конечностей светло-серые. У молодых зверьков в окрасе преобладает серый оттенок. В ряде мест северной части Ладожского озера и некоторых прилегающих к нему внутренних водоемах М. Я. Марвиным в послевоенные годы была обнаружена черная ондатра (*Ondatra zibethica macrodon* Merriam). Она отличается от номинального

подвида тем, что у нее остевой волос спины коричнево-черного окраса, подпушь охристо-золотистая, на животе желтовато-серая полоса с более темным цветом по центральной линии. Щеки желто-коричневые.

Интродукция. Распространение. Численность. Начало акклиматизации ондатры в Карелии было положено выпуском 375 зверьков в семи озерах Пудожского р-она. В следующем году в том же районе было выпущено еще 347 экземпляров, а в 1934 г. 247 зверьков завезли в Заонежье. К 1935–1936 гг. относится целая серия выпусков в Заонежском, Медвежьегорском, Олонецком, Прионежском, Пряжинском, Кемском и Беломорском районах. Всего с 1932 по 1936 гг. в Карелии расселили 3922 ондатры, из них 1707 зверьков были доставлены с Соловецких островов, а остальные отловлены уже в Карелии (рис. 18). Столь активная деятельность по интродукции нового вида, сопровождавшаяся быстрым естественным расселением зверьков, дала замечательные результаты – уже в 1936 г. было заготовлено более тысячи ондатровых шкурок. В последующие два года новый вид занял второе место в пушных заготовках.

После Великой Отечественной войны выпуски ондатры возобновились, но главным образом в центральных и северных районах республики. В 1944–1946 гг. было расселено 869, а в 1950–1952 гг. – 375 зверьков. Завершающим этапом интродукции можно считать 1958–1965 гг., когда было выпущено еще 1418 экземпляров. Однако последние выпуски были вряд ли необходимы, поскольку в конце 1940-х – начале 1950-х гг. ондатра распространилась по всей территории Карелии. Очевидно, в те же годы численность грызуна была максимальной. Это предположение основано на том, что именно тогда в республике заготавливали наибольшее число ондатровых шкурок (20–24 тыс. шт.). Сравнение аналогичных показателей в других, смежных с Карелией областях позволяет установить, что явление так называемого «акклиматизационного взрыва» регистрировалось спустя 20–25 лет после выпуска животных. Более того, согласно данным, приводимым И. Б. Корсаковой (1973), такой же промежуток времени – 20–25 лет – занял период от первых выпусков до максимальных заготовок шкурок ондатры на всем пространстве бывшего Советского Союза.

В 1970-е гг. в Карелии было сделано несколько внутриреспубликанских выпусков (некоторые из них были даже внутрирайонные) небольших партий зверьков в водоемы Пряжинского, Прионежского и Питкярантского районов. Эти выпуски были необоснованы, неподготовлены, осуществлялись с нарушением методов, технологии отлова и выпуска и эффекта не имели.

Говоря о расселении ондатры в Карелии, необходимо также учитывать, что на территории Суоярвского, Питкярантского и бывшего Сортавальского (ныне Лахденпохский р-он и муниципальная территория г. Сортавалы) районов, ранее принадлежавшей Финляндии, ондатру стали выпускать еще в 1920-е гг. Животные быстро заселили все пригодные для них водоемы. В результате в послевоенное время, т. е. после пересмотра государственных границ, оказалось, что и на территории названных районов ондатра встречается повсеместно, а в ряде мест обитает также и черная ондатра. В Сортавальском р-оне в послевоенные годы этот подвид

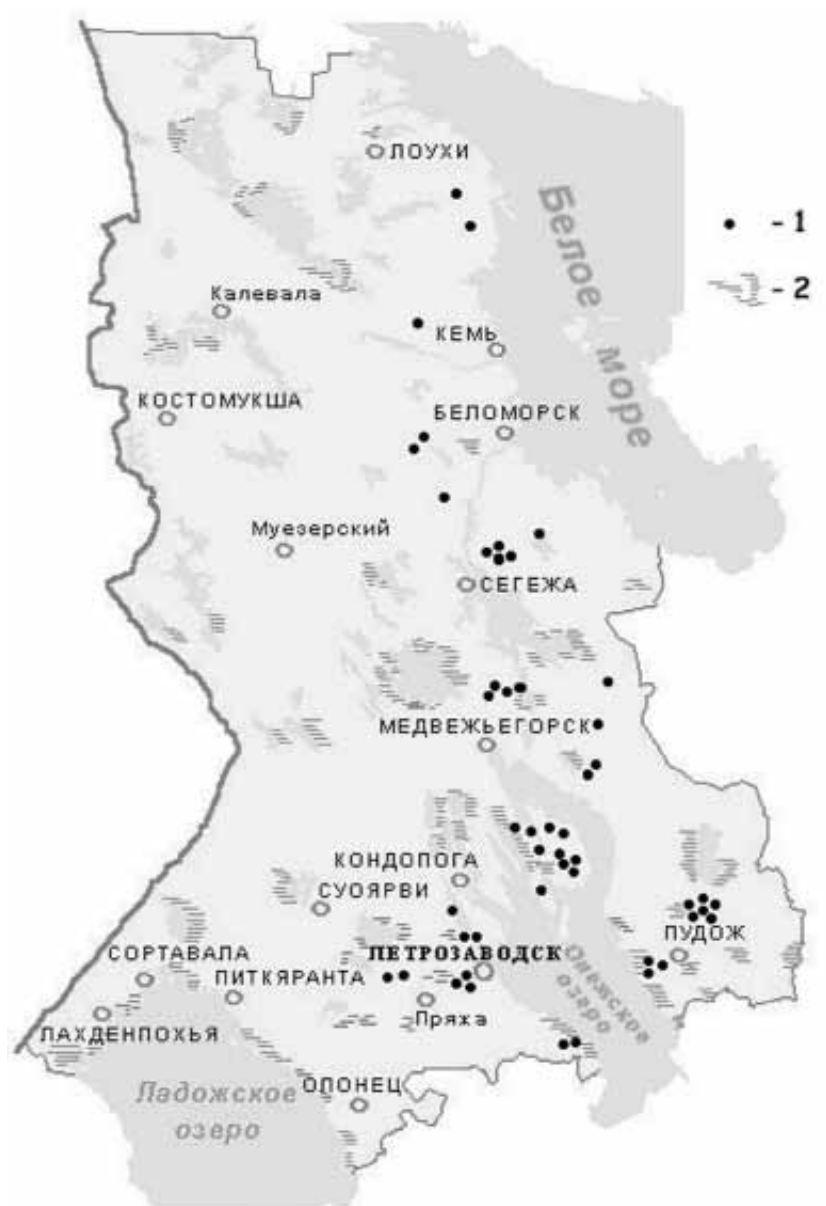


Рис. 18. Места выпусков (1) и лучшие местообитания (2) ондатры в Карелии

составлял до 16 % всего населения вида (Лавров, 1957). В настоящее время в этих местах лишь случайно можно встретить черную ондатру. Произошло поглотительное скрещивание ее с бурой ондатрой.

Успеху расселения ондатры в Карелии способствовали многие факторы, главными из которых следует признать:

- многочисленные водоемы – реки, озера, часто соединенные между собой и образующие озеро-речные системы. Сравнительная бедность карельских

водоемов водной и околководной травянистой растительностью – основного корма ондатры – стала причиной того, что быстро размножающиеся животные столь же быстро «съедали» ограниченные запасы доступных кормов и вынуждены были переселяться в новые водоемы;

- в водно-болотных и прибрежных экосистемах Старого света встречается лишь один экологический аналог ондатры – водяная полевка. Однако она не смогла составить новоселу серьезной конкуренции и оказалась вытесненной на периферию этих местообитаний, а новый вид практически беспрепятственно занял необходимую ему экологическую нишу;
- в новых местах на начальных стадиях акклиматизации ондатра не встретила специализированных хищников, каковым в Новом свете является американская норка.

Распределение ондатры в Карелии крайне неравномерно. С одной стороны, это определяется очень сильными колебаниями численности животных на разных территориях и даже на отдельных водоемах в разные годы, а с другой, сравнительным однообразием озер Карелии – бедных водной растительностью и с каменистыми берегами. Такие водоемы особенно многочисленны на севере. Соответственно и численность ондатры на севере значительно ниже, чем на юге. В среднем на 1 км береговой линии, пригодной для обитания ондатры, в озерах северной Карелии приходится менее 1 семьи. На юге республики, где типы водоемов разнообразнее, а их эвтрофикация значительно выше, выше и численность животных. Здесь в пригодных для ондатры угодьях насчитывается 1,5–3 семьи на 1 км береговой линии. Однако такие показатели учета характерны только для озер с узкой прибрежной зоной, где произрастает водная растительность. Для водоемов со сплавинными берегами или обширного мелководья крупных водоемов, заросшего тростником, камышом, рогозом и другими растениями лучше использовать показатели численности, отнесенные к единице площади (га или км²). В лучших типах таких угодий численность ондатры достигает 4–5 семей на 1 га (оз. Куркунлампи, заливы Ладожского озера в районе пос. Куркийоки), в хороших – до 3 семей (оз. Логмозеро, побережье Ладоги у островов Лункулансаари и Мантинсаари), в средних – до 2 (озера Шальское и Муромское, заливы Онежского озера в районе пос. Великая Губа, Сенная Губа). Однако все приведенные в качестве примера водоемы расположены в южной Карелии. На севере подобных угодий нет.

Биотопическое распределение. Ондатра обитает в самых разнообразных водоемах – от великих европейских озер Ладожского и Онежского до торфяных и глиняных карьеров, от таких крупных рек как Шуя и Суна до небольших ручьев, мелиоративных и придорожных канав. Встречается она в пределах крупных и малых городов и в сельских населенных пунктах. В Петрозаводске постоянно живет в реках Лососинке и Неглинке. Основные условия для благополучного существования зверька – это достаточное количество корма (водно-болотной растительности и некоторых беспозвоночных животных), соответствующий гидрорежим водоема и возможность устройства жилищ и убежищ, надежно защищающих животных от непогоды и хищников.

Однако всеобитаемость ондатры весьма относительна. Водоем, в котором поселяются зверьки, должен быть достаточно глубоким – не промерзнуть зимой и не пересыхать летом. В противном случае животные либо лишаются корма, либо не могут до него добраться. Вместе с тем уровень воды не должен сильно подниматься, иначе затопляются жилища ондатры, гибнет молодняк, а взрослые вынуждены спасаться в случайных убежищах. Большие глубины также неблагоприятны для ондатры, поскольку с глубиной сокращается количество и видовой состав растительности. Очень редко ондатру можно встретить в порожистых реках с быстрым течением.

Берега водоема, где ондатра устраивает жилище, должны быть удобны для рытья нор или устройства хаток. На участках водоемов с каменистыми или скалистыми берегами ондатра не живет. В сравнительно высоких берегах ондатра роет норы, иногда довольно длинные и сложные с выходами из-под воды. На низких, заболоченных или сплавинных берегах животные строят хатки. В некоторых случаях семья использует и нору, и хатку одновременно, а в случае промерзания прибрежной зоны водоема зверьки переселяются в хатки.

Питание. Питается ондатра преимущественно водно-болотной растительностью, произрастающей в воде и по берегам водоемов. В Карелии известно 29 видов растений, охотно поедаемых ондатрой, 13 – в небольшом количестве и 8 – в единичных случаях (Марвин, 1959). Но даже из охотно поедаемых растений животные предпочитают лишь 10–15 видов: тростник, хвощ, рогоз, камыш озерный, кубышку желтую, вахту трехлистную, стрелолист, рдесты, различные виды осок.

М. П. Альтшуль, изучавший питание ондатры на Карельском перешейке, отмечает некоторые сезонные изменения в составе питания животных. Так, весной на кормовых столиках, в хатках и норах чаще встречаются остатки осок (85,3 % встреч), хвоща (73,3), тростника (68,1), рогоза узколистного (44,4 %). Летом ондатра продолжает питаться этими же растениями, но увеличивается потребление вахты и стрелолиста. Осенью в рационе преобладает тростник (73 % встреч), кубышка желтая (44,5), хвощ (33,5), ежеголовник (31,5), рдест (31 %). Зимой остатки тростника встречены в абсолютном большинстве кормовых хаток (90,7 %), хвоща в 70 %, кубышки – 68,5, рдеста – 61,1, кувшинки – 51,8, ежеголовника в 40,7 % хаток. Что же касается значения того или иного вида растений в жизни ондатры, то по данным того же исследователя основным из них является тростник. Весной он встречен в 51,3 % желудков, составляя 34,4 % их объема, летом, соответственно, 60,7 и 24,1 %, осенью – 73,8 и 26,1, зимой – 91,6 и 22,4 %. При этом весной чаще поедаются корневища и побеги тростника, летом – листья и стебли, осенью – побеги, стебли и корневища, зимой – побеги и корневища (Альтшуль, 1970). Кроме травянистых растений ондатра изредка обгладывает кору ивовых и осиновых веточек, растущих у самой воды, и даже кусывает их.

Рацион ондатры включает также и пищу животного происхождения. Особенно часто этот вид корма используется животными в северных областях, в том числе и в Карелии. Установлено питание ондатры раками и моллюсками – катушками

и особенно беззубками. Моллюски поедаются в значительном количестве зимой и в начале весны. Очевидно, этот корм имеет значение в подготовке животных к размножению. О количестве съеденных ондатрой двустворчатых раковин можно судить по числу створок этих животных, оставляемых грызунами на кормовых столиках. Наибольшее их число – 530 пар было найдено нами на берегу оз. Святозера. Но еще большее количество обнаружил М. Я. Марвин (1959) на одной из кормовых площадок в окрестностях г. Лахденпохьи. Он насчитал 1700 пар створок анодонты и весили они 18,75 кг! О весьма существенной роли этих моллюсков в жизни ондатры на Карельском перешейке сообщает Г. А. Новиков (1970). Он пишет:

«На некоторых водоемах Карельского перешейка (вроде Раут-ярви в Приозерском р-оне) ондатры вообще существуют за счет моллюсков. Дно около их нор здесь усеяно сотнями пустых раковин. Водных растений в оз. Раут-ярви мало, тем не менее, численность ондатры достаточно велика».

Очевидно, подобная деятельность ондатры в сочетании с загрязнением рек и озер промышленными, сельскохозяйственными сбросами и стоком вод с большим содержанием гумуса с тысяч гектаров дренированных заболоченных лесов стало причиной драматического сокращения численности жемчужницы в северных водоемах, где некогда существовал довольно доходный промысел пресноводного жемчуга.

В первые годы акклиматизации ондатры среди местного населения, особенно рыбаков, бытовало мнение, что ондатра ест и рыбу. Оно основывалось на том, что при попадании в ставные ловушки для рыбы – катиски, мережи, вен-теря и т. п. ондатра, пытаясь выбраться, повреждала и рыбу, находившуюся в этих ловушках. Известны также случаи находок рыбы, погрызенной, но не поеденной ондатрой в ее кормовых хатках. Однако это случалось в водоемах, подверженных заморам рыбы, когда та при недостатке кислорода двигается и проникает в любые места, где есть приток свежего воздуха. Наблюдения в природе и опыты по кормлению зверьков в неволе доказали, что рыбу ондатра не ест. Так, простой и эффектный опыт по кормлению ондатры рыбой был поставлен сотрудником Карельской конторы «Заготживсырье» Н. А. Семеновым и описан М. Я. Марвиным (1959). Опыт состоял в следующем: пять ондатр в возрасте одного года держали в одной клетке. Их не кормили, но, начиная со второго дня, стали давать свежую и живую рыбу. Ни одна из ондатр рыбу не ела, хотя зверьки и набрасывались на нее. На пятый и шестой день более крупные и сильные животные стали убивать и поедать более слабых, но рыбу не ели.

Из других видов животных ондатра иногда ловит лягушек. Мы трижды находили их остатки на кормовых столиках ондатр на внутренних водоемах в Приладожье. О таких же единичных случаях сообщает и Г. А. Новиков (1970). Вместе с тем опыты по содержанию ондатры, поставленные Н. П. Лавровым в Пушкинском зверосовхозе, показали, что в случае острого дефицита растительных кормов ондатра уже ранней осенью начала ловить лягушек. Она продолжала делать это всю зиму, питаясь:

«...элодеей, беззубками и травяными лягушками, во множестве зимовавшими в пруду» (Лавров, 1933, 1957).

В течение суток один зверек съедает 300–500 г растительных кормов, однако, срезает в 4–5 раз больше растений, чем использует, поскольку ест только самые сочные и мягкие части стеблей и листьев. Такое «расточительное» использование кормов при высокой плотности населения животных приводит к быстрому уничтожению водно-болотной растительности. Более того, ондатра скусывает стебли тростника, камыша, рогоза и некоторых других растений в подводной их части, в результате чего оставшаяся часть стебля заполняется водой и погибает, не дав других листьев. Интенсивность вегетации водно-болотной растительности на Европейском Севере невысока, поэтому ее потери вследствие деятельности ондатры часто не восполняются, в результате кормность водоема падает, и он на длительное время становится пригодным для обитания лишь небольшого числа этих животных.

Участок обитания. Жилища и убежища. Суточная и сезонная жизнь. Участки обитания ондатры в высокопродуктивных местообитаниях очень невелики. Они носят выраженный характер главным образом в период размножения и выкармливания потомства и сводятся к защите территории, непосредственно прилегающей к гнездовому жилищу. Размеры этих семейных территорий определить крайне трудно из-за высокой активности зверьков и совместного использования кормов и так называемых «уборных» семьями, живущими по соседству. В угодьях малопродуктивных участки хорошо выражены территориально, занимают большую площадь и даже имеют естественные нейтральные зоны в виде пространств открытой воды и каменистых берегов, где нет растительности. Участок обитания, но главным образом пространство, прилегающее непосредственно к жилищу, защищается активно только в период размножения. В последующем, особенно при расселении молодых, ондатры сосуществуют вполне мирно. Расстояние от жилища, в пределах которого наблюдалось агрессивное поведение хозяев по отношению к пришельцам, зависит от плотности населения животных и по визуальным наблюдениям колебалось от 30 до 70 м.

Основные типы гнездовых жилищ ондатры – это норы и хатки. Хатки строятся на низинных, заболоченных, сплавинных берегах, в густых зарослях тростника, камыша, хвоща, рогоза. Основанием для них может быть как сама сплавина, так и самые разнообразные предметы – полузатопленные бревна, камни, кусты ивы и даже старые лодки. Сооружаются они из остатков или специально срезанных стеблей, листьев и корневищ водно-болотных растений, мха. Скрепляется этот строительный материал грязью и илом. Размеры таких жилищ варьируют довольно значительно. Встречаются хатки высотой до 1,5–1,7 м (надводная часть) и диаметром до 2,5 м. Обычно же высота надводной части не превышает 60–80 см, а диаметр основания 1,5–1,7 м. Внутри жилища имеются гнездовая и кормовая камеры и ходы, ведущие в воду. Гнездо обычно округлой формы, диаметром 20–30 см высотой до 20 см, расположено выше уровня воды на 10–30 см. Его дно устлано подстилкой из осоки, листьев тростника, вейника. Встречаются хатки с двумя и даже тремя гнездами, что чаще бывает после появления молодняка первого помета.

Кормовая камера по форме и размерам напоминает гнездовую, но расположена почти на уровне воды. В ней бывают остатки корма, но нет подстилки, и соединяется она с гнездовой камерой коротким ходом. Из хатки 2–3 выхода ведут под воду.

Другой тип жилища ондатры – норы. Они роются в возвышенных берегах, не затапливаемых водой даже в период наибольшего ее подъема. Вход в нору ведет из-под воды или находится на уровне воды. Когда водоем сильно мелеет, входы в норы обнажаются, и зверьки бывают вынуждены копать нечто вроде канала или канавы, чтобы добраться до воды и корма. За входом в нору следует галерея, ветвящаяся в разных направлениях и часто имеющая дополнительные выходы в воду. Заканчивается галерея гнездовой камерой. В зависимости от характера берега гнездо удалено на 5–20 м от воды. Кормовая камера в норе представляет собой простое ее расширение недалеко от входа. Сложная и разветвленная система нор обычно бывает там, где несколько поколений зверьков живут на одном месте. Наряду с гнездовыми норами на территории, занимаемой семьей, бывает одна или несколько простых нор без гнездовых и кормовых камер, колен и отнорков. Эти норы выполняют функцию временных убежищ.

На сравнительно низких берегах, но не сплавинных, иногда встречаются жилища комбинированного типа. Это случается, когда верх короткой норы в районе гнездовой камеры расположен очень близко от поверхности земли, а иногда и обвален. В таком случае ондатра надстраивает гнездовую камеру и образуется полухатка.

Довольно часто встречается комбинация жилищ, т. е. семья занимает нору и хатку. Это позволяет ондатре избежать губительных последствий неблагоприятных климатических и гидрологических условий. В годы с низким уровнем воды и сильными морозами прибрежная зона водоема, а часто и норы ондатры промерзают. В таком случае семья, имеющая еще и хатку, перебирается в это жилище. Зверьки ищут спасения в хатке и при высоком подъеме воды, когда норы затапливаются.

Существует еще один тип убежищ ондатры – это кормовая хатка. Такие хатки в несколько раз меньше жилых, располагаются обычно в зоне наибольших запасов корма, на расстоянии 15–30 м от гнездовой норы или хатки. В них ондатра кормится, отдыхает после подводного плавания, спасается от врагов. Устройство их довольно примитивно. Обычно это полусферическое сооружение из остатков корма ондатры, имеющее один выход и небольшую камеру, где зверьки кормятся и отдыхают. Внешние размеры кормовых хаток не превышают 60–70 см в диаметре и 40–50 см высоты над уровнем воды. Устраиваются они, как правило, на каком-либо плавучем основании – сплавинах, топляках, а то и просто на кустах, растущих в воде.

Суточная активность ондатры летом в Карелии, в период белых ночей весьма неопределенна, тем не менее, вечером в тихую погоду первые животные появляются на воде в 17–18 часов. Это бывают своего рода разведчики. Поплавав немного у зарослей водной растительности, они возвращаются к норе или хатке. Вслед за тем на поверхности появляются другие животные. Интенсивная кормежка продолжается полтора-два часа, однако, плавающих и кормящихся зверьков можно видеть

почти всю ночь. Пауза наступает в период с 4 до 6 часов утра, после чего начинается утренний довольно короткий пик активности, завершающийся в 7–7.30 утра. Ранней осенью животные активны преимущественно в утренние и вечерние часы, а в период становления ледяного покрова на озерах можно наблюдать кормящихся на кромке льда животных в течение всего светового дня.

Размножение. Особенности биологии размножения ондатры в Карелии известны довольно хорошо благодаря детальным исследованиям этого процесса, выполненным Е. В. Соболевой (Лавров, 1957), М. Я. Марвиным (1959), М. П. Альтшулем (1963), Э. В. Ивантером (1966). Приводимая ниже информация о размножении ондатры базируется на материалах этих исследователей и дополнена нашими сборами и наблюдениями в природе.

В условиях Карелии ондатра размножается дважды в году. Первый весенний гон совпадает с началом таяния льда, появлением первых заберегов на озерах и вскрытием рек. В это время зверьков можно часто видеть в полыньях и на кромке льда. Часто они держатся парами. Животные необычайно подвижны, плавают друг за другом, дерутся, издают звуки, похожие на резкий писк. Сроки гона на юге республики приходятся обычно на середину – конец апреля, на севере сдвинуты на полторы-две недели. Однако и на юге, и на севере начало сезона размножения тесно связано с ходом весны. Так, в 1939 г. при ранней и теплой весне в южных районах самки на первых днях беременности начали попадаться 23 марта, в 1940 – в конце апреля, в 1941 – 18 апреля, а ранее – в 1938 г. – 6 мая (данные Е. В. Соболевой, цит. по: Лавров, 1957). В первом гоне участвует большая часть самок и яловость, по данным Э. В. Ивантера (1966) и нашим неопубликованным материалам не превышает 3 %.

Беременность продолжается 24–26 дней. Массовое рождение молодых первого помета происходит в конце мая – середине июня. Лактация длится около месяца. Плодовитость первой беременности по числу эмбрионов составляет 7,3 (2–11) экз. ($n = 24$). Резорбция эмбрионов у ондатры не имеет широкого распространения и среднее число ондатрят в выводке за ряд лет лишь немногим меньше числа эмбрионов и равно – 7 (6–11) экз.

Второй гон наблюдается в конце июня – июле. Иногда случается перекрытие сроков первого и второго периодов гона, особенно при вступлении в размножение животных, родившихся в прошлом году. Однако участвуют в нем не более 60 % самок. Рождение молодых второго помета приходится на июль – начало августа. Размер второго помета несколько меньше первого и составляет 5,4 детеныша на самку ($n = 17$).

В более южных регионах самки нередко приносят по три помета в год, в наших же условиях трижды размножаются лишь единичные самки.

По описанию М. Я. Марвина ондатрята рождаются слепыми и почти голыми. В течение нескольких дней верхняя часть тела покрывается редкими короткими волосами, на 5–8 день у них появляются резцы, а коренные – на 13–15. В возрасте двух недель у детенышей прорезываются глаза и почти тогда же они начинают выходить из гнезда и могут плавать, а в три недели ондатрята уже могут кормиться растениями, приносимыми родителями. В 35–40 дней молодые сами добывают

себе корм и могут жить самостоятельно, хотя остаются в том же жилище, но в другом гнезде. Самки из первого помета к концу лета становятся половозрелыми, но в размножении принимают участие лишь на следующий год.

После сезона размножения от обеих генераций остается обычно 9–11 молодых, живущих с родителями. По данным Э. В. Ивантера (1966) среди молодых, выживших к осени, значительно преобладают самцы, составляя в отдельные годы до 60 % (n = 241). У взрослых их доля несколько меньше – 54,3 % (n = 171), а к весне соотношение выравнивается и самцов остается лишь 50,8 %. Данные по возрастному составу популяции, почерпнутые из того же источника, убеждают в абсолютном преобладании (60–78 %) осенью прибылых зверьков. Среди животных старше года полуторалетние составляют – 72 %, 2–2,5-летние – 21, а старше 2,5 лет всего 7 % (n = 387). Иными словами, до года доживает не более 25–30 % животных, до 2-х лет – не более 10 %, а до 3–4-х лет – не более 3–4 %, т. е. популяция ондатры обновляется за 3–4 года.

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. Фауна экто- и эндопаразитов ондатры в Карелии изучена весьма посредственно. Лишь у Н. П. Лаврова (1957) мы находим список гельминтов, обнаруженных у ондатры в нашем крае. Из этого списка 5 видов принадлежат к классу сосальщиков: *Notocotylus quinqueserialis* (при экстенсивности инвазии в 1950-е гг. 54,9 %), *Plagiorchis eutamiatius zibetica* (5,2), *Echinostoma armigerum* (0,7), *Psilotrema marki* (0,7), *Lyperosomum vitta* (0,7 %); 3 вида относятся к классу ленточных червей: *Taenia taeniaeformis* (1,5), *Taenia tenuicollis* (0,7), *Paranoplocephala omphaloides* (3,8); 2 – к круглым червям: *Ascarida* sp. (0,7), *Porocoeum* sp. (3,0) и 1 вид принадлежит к скребням – *Polymorphus minutus* (экстенсивность инвазии – 1,5 %).

Вызывают некоторое удивление 2–4-кратные различия числа видов гельминтов, обнаруженных у животных в соседних с Карелией областях. В Ленинградской их было всего 3 вида (при общей экстенсивности инвазии 55,3 %), Вологодской – 5 (79,5), Архангельской – 6 (39,4 %), хотя во всех этих областях материалом для акклиматизации служили животные с Соловецких островов, как и в Карелии, а в последующем и из Карелии. Более того, условия обитания животных во всех названных регионах весьма сходны, а в климатическом и кормовом отношении даже более благоприятны, что предполагает и более разнообразную паразитофауну у позвоночных животных. Интенсивность и экстенсивность инвазии гельминтами, паразитирующими у ондатры, изменяется по годам и сезонам, как и у большинства других млекопитающих. Патогенность тех или иных видов паразитов для ондатры не изучена.

Сравнение видового состава гельминтов ондатры на ее родине и в разных регионах бывшего СССР, выполненное Н. П. Лавровым, показало, что с ондатрой было завезено не менее 28 видов паразитических червей. Однако ондатра сохранила из них только 4 вида: – два из класса Trematodes – *Longistreata dalrymplei* и *Echinostoma armigerum* и два из класса Nematodes – *Rodentocaulus ondatrae* и *Longistriata dalrymplei*. Вместе с тем новый вид приобрел 17 видов паразитических червей Старого света. Но, как справедливо полагал Н. П. Лавров, фауна гельминтов ондатры еще не установилась. Возможно как освобождение

грызуна от ряда паразитов, так и новоприобретение, что и произошло в ряде стран Западной Европы, где ондатра появилась на 20–30 лет раньше, чем в бывшем Советском Союзе.

Болезни ондатры на севере Европейской части России не изучены. Известна высокая восприимчивость ее к туляремии, заболевание животных паратифом, стригущим лишаем и болезнями, природа которых не установлена. Так, по описанию М. П. Альтшуля (1965) массовая гибель ондатры регистрировалась на Карельском перешейке в 1948, 1951 и 1956 гг. При вскрытии трупов были обнаружены: гиперемия, язвы и прободение кишечника, иногда поражение печени. Признаков, свойственных туляремии и возбудителя этой болезни, не установлено.

Из эндопаразитов, относящихся к простейшим, у ондатры обнаружены два вида кокцидий – *Eimeria stiedae* и *Eimeria ondatra zibethica*. Последняя была завезена с животными из Финляндии. Она особенно патогенна для ондатры и при высокой интенсивности заражения ведет к смерти животных, особенно молодняка. Однако на нашем севере при невысокой плотности населения ондатры условий для распространения кокцидиоза не было, как не было и массовой гибели зверьков по этой причине.

В условиях Карелии список врагов ондатры почти столь же длинен, как и в более южных частях ее ареала. Однако многие хищники, особенно пернатые, в изучаемом регионе далеко не так многочисленны, как на юге. Основной истребитель ондатры среди хищных птиц – болотный лунь. Так, на юге Ленинградской обл. ондатра составляет в его рационе до 37 % (Альтшуль, 1965). Однако в Карелии он весьма редок и гнездится лишь на юге республики. Редки в Карелии также орлан-белохвост и черный коршун, и полевой лунь. Обычны лишь ястреб-тетеревятник и канюк, численность которых в Приладожье составляет 4–5 пар на 100 км – первого и до 10 пар – второго (Зимин, Сазонов, 1993). Однако доля ондатры в их питании даже значительно южнее Карелии не превышает 4,5 % (Лавров, 1957). Данных об уничтожении ондатры ночными хищными птицами крайне мало, известны лишь успешные нападения на этого грызуна филина и длиннохвостой неясыти. Однако если последняя довольно обычна в Карелии, то филин в последние годы стал очень редок. Таким образом, нет оснований говорить о сколько-нибудь значительном ущербе, наносимом ондатре в Карелии хищными птицами.

Значительно более существенна роль хищных млекопитающих как врагов ондатры и фактора, регулирующего численность грызуна. Остатки ондатры встречаются в желудках и экскрементах большинства хищных зверей, обитающих в Карелии и на смежных территориях. У енотовидной собаки они составляют 3,7 % встреч, лисицы – 4, волка – 0,5 (Данилов и др., 1979); лесного хорька – 4,6, американской норки – от 3,4 до 6,8, выдры – от 1,3 до 2,9 % встреч (Данилов, Туманов, 1976а). Однако эти данные далеко не в полной мере отражают истинную роль некоторых хищников в жизни ондатры, особенно лисицы и американской норки.

По наблюдениям в природе, в частности в процессе тропления лисиц в снежный период, отмечались регулярные подходы хищников к кормовым и жилым хаткам ондатры, а в дни раннезимних оттепелей и ранней весной, когда хатки освобождаются от снега и оттаивают, лисица пытается их раскапывать. В ряде случаев

хищнику это удавалось, однако следов удачной охоты зарегистрировано не было. Значительно больший разрушительный характер носит раскапывание лисицей ондатровых нор. Такие охоты хищника наблюдаются регулярно и в период выведения потомства довольно часто завершаются успешно. Именно такая деятельность – разрушение жилищ, убежищ и гибель молодняка и представляют наибольшую опасность и наносят наибольший ущерб населению ондатры.

Американская норка – хищник, наиболее специализированный на добыче ондатры, которая на родине этих животных – в Северной Америке является основной ее жертвой. Становление синхронизации циклов динамики численности хищника и жертвы на новой для них территории обсуждается ниже, здесь же мы считаем возможным привести сведения, полученные нами в процессе полевых исследований, а также наблюдения и мнение исследователей, выполнявших эту работу на смежных с Карелией территориях. Так М. П. Альтшуль (1970) считает, что основной причиной сокращения численности ондатры на Карельском перешейке в 1960-е гг. стало появление, размножение и повсеместное распространение американской норки. Аналогичное суждение высказывает и О. И. Семенов-Гян-Шанский (1982), обсуждая акклиматизацию этих североамериканских млекопитающих на Кольском п-ове. Г. Г. Лебле (1953) говорит о том же применительно к Архангельской обл. И в Карелии мы наблюдали активную охоту американской норки за ондатрой и неоднократно добывали хищника в капканы и живоловки и на ондатровых хатках, и внутри них, и на кормовых столиках грызуна. Так же как и М. П. Альтшуль, мы регистрировали драматическое сокращение численности ондатры в некоторых лучших местообитаниях вида в Приладожье в начале – середине 1970-х гг. вслед за появлением и ростом численности американской норки. Подобные же сведения можно встретить во многих публикациях, освещающих ход акклиматизации ондатры в регионах, где она встречается с американской норкой (Проблемы ондатроводства, 1979).

Но главный враг ондатры среди млекопитающих – это собаки, содержащиеся беспривязно во всех сельских населенных пунктах и на окраинах городов. В ряде мест особенно возле звероводческих и животноводческих хозяйств с могильниками и свалками отходов корма из таких животных формируются стаи полудиких собак. Основной ущерб от этих собак – раскапывание и разрушение ондатровых нор практически по всей их длине. При этом гибнет молодняк, иногда и взрослые животные, а оставшиеся в живых лишаются жилищ и убежищ.

К категории случайных врагов иногда можно отнести даже некоторых копытных животных. На одном из озер в южной Карелии (оз. Ламатозеро, Пряжинский р-он) каждую весну, обычно это бывает в начале апреля, лоси, выходя на лед озера, съедают от 3 до 9 кормовых хаток ондатры, построенных из хвоща и вахты трехлистной и оттаивающих к этому времени. Очевидно, именно вахта привлекает копытных, испытывающих к весне острый дефицит азота и компенсирующих его за счет поедания этого растения, с самым высоким его содержанием по сравнению с прочими. Похожие сведения о разрушении ондатровых хаток домашними оленями в Тюменской обл. находим у Н. П. Лаврова (1957); он же пишет о разрушении хаток кабанами и в поисках корма, и при устройстве лежек.

Единственным экологическим аналогом и конкурентом ондатры в Старом свете, в том числе и на Европейском Севере России, является водяная полевка. Однако полного совмещения экологических ниш названных видов нет. Водяная полевка осваивает главным образом берег и прибрежные участки водоема и не удаляется вглубь его по чистой воде далее 20 м, т. е. использует только литеральные участки побережья. Ондатра осваивает и сублитораль, т. е. значительно более удаленные от берега и более глубокие участки озер. Она же по сравнению с водяной полевкой и более подвижна, а иногда, хотя и вынужденно, предпринимает довольно дальние перемещения и по воде, и по суше. Вместе с тем состав питания этих грызунов идентичен, едины у них и гнездовые участки стаций. Очевидно, именно поэтому ондатра как животное более крупное, агрессивное и экологически более пластичное вытеснило водяную полевку из лучших местообитаний на их периферию – «на берег».

В какой-то мере трофическим конкурентом ондатры можно считать и речного бобра, который летом питается преимущественно водно-болотной травянистой растительностью. Но бобры нигде не достигают высокой плотности населения, а на заболоченных, сплавинных берегах, вдали от древесно-кустарниковой растительности и вовсе не живут, соответственно и серьезными конкурентами ондатры они не являются. Более того, на бобровых прудах улучшаются условия произрастания водно-болотной растительности, а соответственно и условия жизни ондатры.

Движение численности. Ондатра полностью заселила Карелию и достигла здесь максимальной численности в начале 1950-х гг., а первое резкое сокращение ее численности произошло в конце этого десятилетия (1956–1958 гг.). Тогда заготовки шкурок ондатры упали до 10 тыс. в год. Далее последовал ряд ступенчатых падений численности, выразившихся в сокращении заготовках шкурок: в 1960–1961 гг. с 15 до 6 тыс., в 1965–1966 гг. – с 8 до 4 и в 1969–1971 гг. с 4 до 1,5 тыс. шкурок в год (Данилов, 1979).

Проводившиеся нами мониторинговые наблюдения ондатры на модельных водоемах Кондопожского, Медвежьегорского, Питкярантского и Олонецкого районов позволили проследить динамику ее численности на протяжении 40 последних лет. Согласно этим данным, плотность населения ондатры сократилась с конца 1960-х до середины 1970-х на контрольных водоемах в 5–10 раз. Затем последовал некоторый рост численности, продолжавшийся до начала 1980-х, и вновь сменившийся падением, хотя и не столь глубоким и непродолжительным. В конце этого десятилетия численность вида увеличилась, а максимальные значения превысили предшествующий минимум в 4 раза (рис. 19).

Из многих факторов, отрицательно влияющих на состояние и рост населения ондатры в Карелии, существенное значение имеют резкие сезонные изменения гидрологического режима водоемов, особенно падения уровня воды поздней осенью и зимой. В результате промерзает прибрежная зона, где сосредоточены корма и пролегают ее пути к корму от береговых жилищ.

Именно резким изменением гидрологического режима крупных водоемов первоначально и объяснялось сокращение численности ондатры в Карелии в середине 1950-х и в начале 1960-х гг. (Ивантер, 1965; Данилов, 1979; Данилов, Ивантер, 1979).

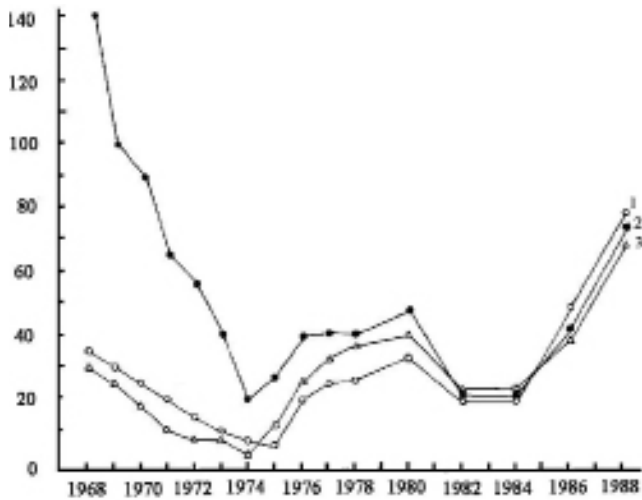


Рис. 19. Изменение численности ондатры на модельных водоемах юга Карелии:

1 – оз. Куркулампи (Питкярантский р-он), 2, 3 – заливы Ладожского озера. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – число семей

Однако анализ изменений численности вида за более длительный отрезок времени убеждает, что эта причина была далеко не единственной. Не менее важным фактором было значительное недоиспользование запасов ондатры в годы ее максимальной численности. Именно в начальный период так называемого «акклиматизационного взрыва» – в начале 1950-х гг. – следовало всемерно интенсифицировать промысел ондатры, чего, к сожалению, сделано не было. В результате на многих водоемах возникло перенаселение животных, что при относительной бедности запасов травянистой растительности на северных водоемах привело к нарушению баланса между численностью животных и емкостью угодий, истощению запасов корма, снижению численности ондатры и стабилизации ее населения на низком уровне.

В этой ситуации новая волна лет – 1971–1974 гг. – неблагоприятных для ондатры в гидроклиматическом отношении и отличавшихся чрезвычайно сухим, жарким летом с количеством осадков ниже нормы, привела к сильному обмелению водоемов и вызвала почти катастрофическое падение численности ондатры не только на крупных озерах, Ладожском и Онежском, но и на большинстве малых и средних озер (Данилов, 1983).

Одновременно с выявлением абиотических факторов, ответственных за изменение численности ондатры, наши наблюдения позволяют с большой долей вероятности предположить становление циклических изменений численности ондатры, свойственных виду на его родине в Северной Америке. Полный цикл там занимает 8–9 лет, при этом размах колебаний достигает 10–15 и даже 20-кратного размера (Viljugrein et al., 2001).

По наблюдениям на модельных водоемах флуктуации численности ондатры после акклиматизационного взрыва происходят с аналогичной периодичностью – 8–10 лет (см. рис. 19). За все годы зафиксировано два подъема численности населения нового вида, третий пик был отмечен в середине – конце 1990-х гг., но по данным учетов на других водоемах. Тем не менее, мы считаем эти данные, подтверждающими наше предположение о появлении периодических изменений численности у нового вида в местах его акклиматизации. Это свидетельствует о завершении адаптации его в новых экосистемах и восстановлению видовых

особенностей экологии, свойственных ему на родине, в том числе и взаимоотношений с другими компонентами экосистем и в первую очередь с продуцентами и консументами второго порядка.

Управление популяцией. Охрана. С самого начала промысла ондатры в Карелии он был стихийным и иррациональным. Освоение ресурсов вида было крайне неравномерным, и основная нагрузка приходилась на лучшие угодья, расположенные вблизи населенных пунктов. Это усугубляло неблагоприятное действие на животных естественных факторов в этих местах и одновременно способствовало стихийному росту их численности в отдаленных угодьях, где происходило выедание животными корма и вслед за тем катастрофическое сокращение населения вида.

В начале 1970-х гг. резко возрос спрос на пушнину внутри страны, при одновременном и значительном оседании ее у населения. Это, во-первых, выразилось в сокращении заготовок шкурок ондатры, а, во-вторых, стало еще одной из причин сокращения ее численности. Дело в том, что с ростом спроса на пушнину, в промысел ондатры включилось большое число охотников-любителей, не имеющих ни профессиональной подготовки, ни практического опыта. Добычливость их промысла была ничтожна, а ущерб населению ондатры очень велик, особенно при зимнем отлове зверьков, когда большинство жилищ и кормовых убежищ ондатры оказывались разрушенными или замороженными.

В середине 1970-х гг. по нашим рекомендациям стало производиться персональное закрепление ондатровых и других охотничьих угодий за охотниками, т. е. создание ондатровых промысловых участков по типу «трапперских». При этом на охотника возлагались не только обязанности, связанные с отловом ондатры и сдачей пушнины, но и проведение на этих участках биотехнических мероприятий по улучшению кормовых и защитных свойств угодий и ограничению численности хищников.

Однако такая система использования ресурсов пушных зверей просуществовала недолго. В начале 1990-х гг. с развалом Советского Союза произошло и крушение некоторых отраслей экономики государства. В частности, была аннулирована государственная монополия на закупку, обработку и продажу шкурок диких пушных зверей, в результате и охотничий промысел стал стихийным и неуправляемым.

В настоящее время коренным образом изменилась система закрепления охотничьих угодий за охотпользователями и получения разрешений на добычу тех или иных животных. Там, где так называемые охотхозяйственные соглашения на долгосрочное пользование охотничьими угодьями с целью охоты выданы частным компаниям или отдельным лицам, основным направлением развития хозяйства стала спортивная охота, главным образом на крупного зверя. Добыча пушных зверей не лимитируется и не контролируется также и на той части территории республики, которая с недавнего времени приобрела статус «общедоступных охотничьих угодий» и составляет около 30 % всех охотничьих угодий Карелии.

РЕЧНЫЕ БОБРЫ

Европейский (евразийский) бобр – *Castor fiber* L.

В далеком прошлом бобр был в Карелии обычным зверем и занимал важное место в жизни человека как источник получения шкуры, мяса и как предмет поклонения или культа. Об этом свидетельствуют дошедшие до нас памятники эпохи неолита – петроглифы Онежского озера и Белого моря, а также материалы археологических раскопок на территории Карелии и за ее пределами (Иностранцев, 1882; Равдоникас, 1936, 1938; Линевский, 1939; Гурина, 1956, 1997; Савватеев, 1970, 1983; Верещагин, 1979; Жульников, 2006). Однако большинство исследователей наскальных рисунков, в том числе и автор наиболее полной публикации их копий А. И. Равдоникас, не опознали бобра в ряде бесспорных его изображений. Только А. М. Линевский (1939, с. 30) вскользь упоминает, что «... на петроглифах Онежского озера мы найдем одно изображение бобра».

По нашему определению (Данилов, 1976а, 2003; Данилов и др., 2007) среди петроглифов Онежского озера изображения бобра встречаются трижды (см. рис. 1, г), а на Белом море есть только один рисунок этого зверя. Основанием для идентификации животного, изображенного на этих рисунках как бобра, послужило сходство этих фигур с видом плывущего бобра, если смотреть на него сверху. Именно сверху и смотрели на плывущего зверя охотники, когда кололи его копьем или острогой. Такой способ охоты на бобра сохранялся в России до конца 18 в. Названное сходство прослеживается в общих очертаниях фигуры – тупоносая, округлая форма головы, короткая толстая шея, не образующая выраженного перехода от головы к телу, широкий лопатообразный хвост и в пропорциях тела – короткие толстые лапы, ширина головы примерно равна ширине хвоста, который составляет 1/3 длины тела.

Относительная редкость изображений бобра на петроглифах Белого моря по сравнению с Онежскими отнюдь не означает преимущественного обитания вида на юге нынешней Карелии. Совсем недавно – в 1970-е гг. – были найдены самые северные петроглифы в России на берегу р. Поной и на оз. Канозере (Кольский п-ов), замечательно, что среди них самый совершенный рисунок бобра (см. рис. 1, г). Там же, на Кольском п-ове в Оленеостровском могильнике (остров в Кольском заливе Баренцева моря) найдены пластинки из зубов бобра и фрагменты черепов этих зверей, т. е. бобр был вполне обычен и гораздо севернее стоянок древнего человека у Белого моря. Кроме того, эти северные беломорские стоянки, по мнению большинства исследователей, носили характер сезонного пребывания охотников с целью промысла морского зверя и северного оленя на путях миграций последнего. Естественно, что охота на сравнительно некрупного зверя, как бобр, в напряженный период запасания пищи не носила массового характера и была, по-видимому, случайной. Возможно поэтому и рисунки этого зверя встречаются среди петроглифов на севере реже, чем на юге.

Совершенно иной была, очевидно, охота на бобров в районах постоянных поселений древнего человека, к которым относятся его стоянки на берегах Онежского озера. По-видимому, она была регулярным и довольно добычливым промыслом.

Подтверждением тому служат также многочисленные находки пластинок из резцов бобра в погребениях Оленеостровского могильника Онежского озера. Н. Н. Гурина (1956, с. 141) пишет:

«...Пластинки из резцов бобра встречались (здесь) целыми десятками и даже сотнями». По материалам раскопок этого могильника, кости бобра среди находок костей животных стоят на втором месте после лося – зверя, который, помимо важнейшего источника пищи, имел в жизни Оленеостровского человека еще и, несомненно, культовое значение. Возможно, что и бобр был предметом поклонения, а его части использовались при культовых обрядах. Об этом свидетельствуют особенности расположения пластинок из зубов бобра и целых челюстей зверя в погребениях Оленеостровского могильника (рис. 20).

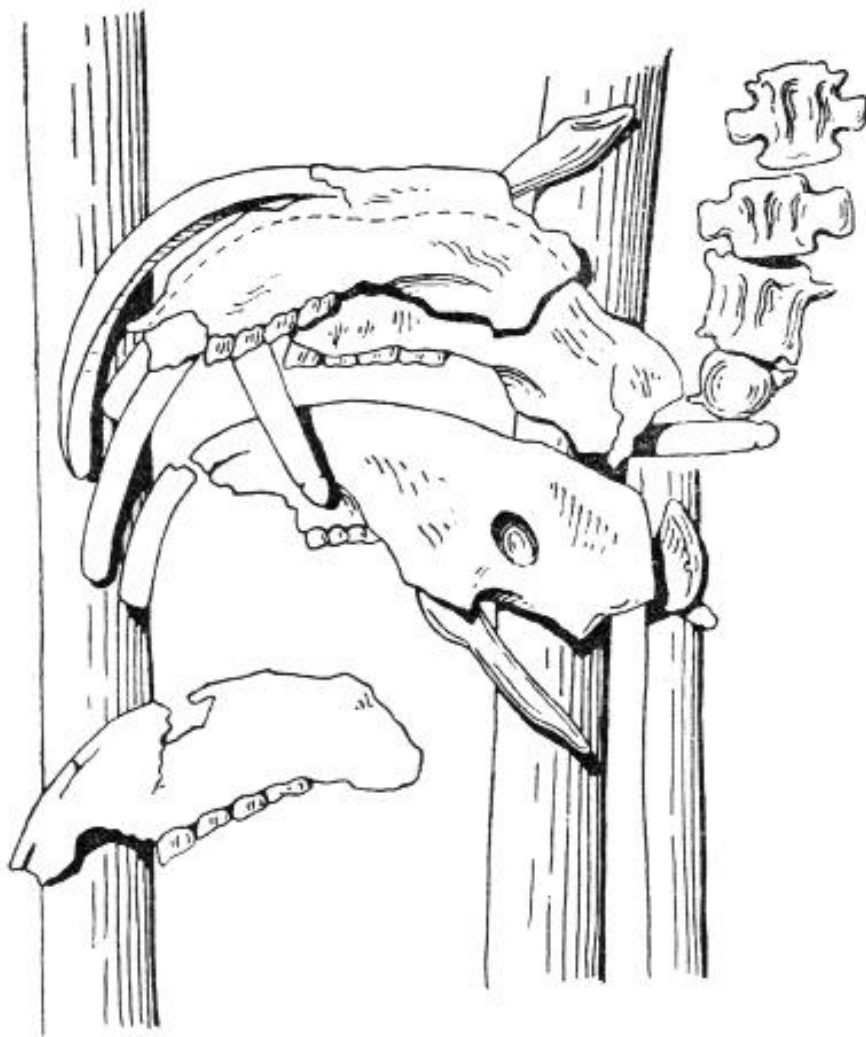


Рис. 20. Части черепов бобров в одном из погребений Оленеостровского могильника, Онежское озеро (по: Гурина, 1956)

Бобр как источник получения пищи и шкур для одежды имел, по-видимому, большое значение и для племен, живших вблизи нынешней Карелии. Подтверждение этому находим в материалах раскопок стоянок неолитического человека на южном берегу Ладожского озера, где кости бобра были весьма многочисленны (Иностранцев, 1882), подтверждают это также аналогичные находки в Оленеостровском могильнике Баренцева моря.

Приведенные сведения позволяют судить не только о значении бобра в жизни первобытного человека, но и о его распространении по территории края и в какой-то мере о численности – это был широко распространенный и, очевидно, многочисленный зверь.

К сожалению, не существует каких-либо материалов о распространении бобра, его численности, промысле и значении в жизни местного населения за период с середины 2 тыс. до нашей эры и до 8–9 вв. нашей эры. Более поздние летописные, архивные, исторические документы также содержат крайне скудные сведения о бобрах и бобровом промысле на территории нынешней Карелии. Однако косвенным свидетельством большого значения бобра в жизни населения рассматриваемой территории и широкого распространения вида здесь в прошлом являются сохранившиеся до наших дней названия населенных пунктов, водоемов и отдельных территорий, содержащие имя этого зверя. На карельском, финском, самском, вепском языках оно почти однозвучно, а пишется как – «майова», май-ава», «майи». Очевидно, справедливо полагать, что названия деревень, рек, озер, а также местные названия ручьев, ламб и урочищ сохранили в своем корне название зверя, например, озера – Майма, Маймьярви, Маезеро, реки – Майя, Мая, деревни – Маяниemi, Майсионахо, Майсула, Майсионваара, Маясельга, Майгуба, Майнаволок и т. п. Наиболее часто такие названия встречаются в северо-западной, средней и южной Карелии. Это позволяет предположить, что бобры здесь были обычны и сохранялись продолжительное время.

В 17 в. бобровые промыслы во многих районах Европейского Севера России сильно оскудели. Исключение, по-видимому, составлял лишь Кольский п-ов, где в то время существовал регулярный промысел бобров, а за пользование бобровыми угодьями взимался оброк. Вот как об этом пишет В. К. Алымов (1931, с. 63), изучавший исторические документы того времени: «... на реке Паке, впадающей в Тулому, нотозерский лопарь Харитонко Юрьев за „бобровые гоны“ платил оброк „по гривне в год“. Бобрами некоторые лопари даже платили дань: так, лопари с оз. Энаре в течение нескольких веков платили дань шведскому королю бобриками. Даже Антон Пошман еще в 1801 г. отмечает такой платеж дани этими лопарями».

В это же время, т. е. в начале 19 в., бобры еще водились близ Белозерска и у Ладожского озера (Силантьев, 1898), однако численность их катастрофически сократилась. Так Ф. П. Кеппен (1902) отмечает, что уже в середине 18 в. бобр на территории Финляндии встречался исключительно редко. Последняя встреча зверя на оз. Пюхя-ярви (пограничное с Карелией озеро) датируется 1880 г. (Палмен, цит. по: Огнев, 1947). Вместе с тем А. Granit (1900) указывает, что последний бобр был убит на севере Финляндии еще раньше – в 1868 г. Примерно в те же годы последние бобры были убиты в Архангельской обл. (Копытов, Копылов, 1962) и на Кольском п-ове (Алымов, 1931).

Возможно, что в наиболее глухих, удаленных районах Карелии бобры сохранялись и до более позднего времени. Так житель д. Большие Горы (Олонецкий р-он) В. П. Подкопаев сообщил нам в письме, что бобры водились в окрестностях этой деревни еще в конце 1920-х гг. (Данилов, 1976а). Однако это сообщение не ставит под сомнение тот факт, что в конце 19 в. бобр как вид перестал существовать в Карелии. Более того, бобра как «обычного» члена прибрежных биоценозов и охотничьего зверя не стало в Карелии значительно раньше. Утверждать это позволяет полное отсутствие упоминания о бобрах в «Путешествии по озерам Ладожскому и Онежскому» Н. Я. Озерецковского (1792) и в главном произведении карело-финского эпоса поэме «Калевала».

Распространение. Численность. Первое поселение европейского бобра в Карелии было обнаружено нами в 1967 г. на р. Обжанке в 4-х км от впадения ее в Ладожское озеро (Олонецкий р-он). Судя по следам жизнедеятельности животных, в частности, возрасту «рубки» бобрами деревьев, эти звери появились здесь на 2–3 года раньше – в 1964–1965 гг. Почти тогда же стало известно и о бобрах на р. Гумбарке, протекающей по административной границе Карелии и Ленинградской обл. и впадающей в Ладожское озеро.

В 1968 г. бобров обнаружили на р. Пай (Прионежский р-он), а в 1969 г. на р. Важинке (Пряжинский р-он). Оба эти поселения находились в непосредственной близости от границы Ленинградской обл. Но вслед затем в 1972 г. бобров нашли уже на р. Совде, а в 1974 г. на р. Тукше и Проккойльских озерах (Пряжинский р-он), т. е. уже более чем на 40–50 км вглубь Карелии от границы с Ленинградской обл. (рис. 21).

Таким образом, все названные поселения возникли в результате расселения животных из Ленинградской обл., где в 1957–1959 гг. была произведена целая серия выпусков бобров в речки бассейна р. Свири, в том числе и в непосредственной близости от административной границы Карелии: на р. Остречинке (20 км) и р. Рыбежке (40 км). В Карелии бобров не выпускали.

Исходным местом, откуда бобры попали на р. Обжанку, является, по всей вероятности, р. Рыбежка, а расселение животных шло по рекам Паше, Свири, а далее – либо по мелким речкам и ручьям, либо по Ладожскому озеру. В первом варианте скорость расселения по водным системам равна 8 км в год, во втором – 6 км, а по прямой – 5,5 км.

Источником появления бобров на р. Пай следует считать р. Остречинку, а расселение животных шло по этой реке, ее притоку Саре, системе ручьев, мелких озер и проток. На этом пути скорость расселения составила 4 км в год, а по прямой – чуть больше 2-х км. Столь медленное расселение животных объясняется в первую очередь благоприятными условиями их обитания в этих районах, в частности, богатой кормовой базой, а, следовательно, и продолжительным существованием поселений на одном месте.

Особенности гидрографии Карелии – тысячи рек, речек, ручьев, озер, многие из которых соединены между собой протоками, в значительной мере способствуют довольно быстрому расселению бобров, которое продолжается и сейчас преимущественно в северо-западном направлении. Самые крайние точки регистрации европейских бобров: на западе в 2003 г. это д. Рубчейла (Пряжинский р-он), сейчас (2015 г.) – окрестности г. Питкяранты; на севере – окрестности г. Кондопоги.

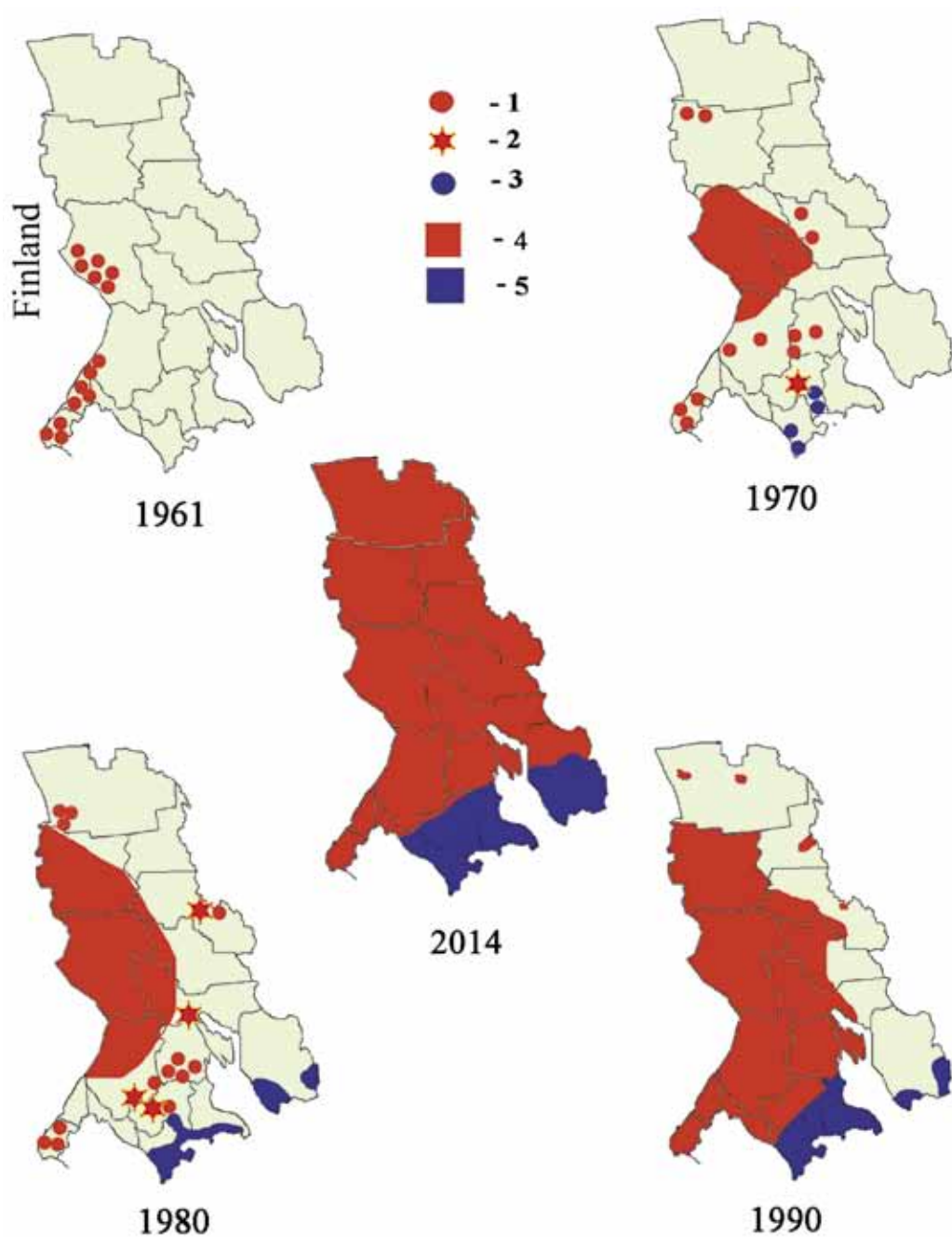


Рис. 21. Расселение бобров в Карелии:

1 – поселения канадского бобра, 2 – выпуски канадских бобров, 3 – поселения европейского бобра, 4 и 5 – районы обитания канадского и европейского бобров, соответственно (по: Данилов, 2009 с дополнениями)

В результате расселения европейских бобров на юге республики они вытеснили и заместили канадских бобров, ранее выпущенных и вполне благополучно существовавших здесь (рис. 21, 22). Прежде нами высказывалось предположение о возможности вытеснения европейских бобров канадскими (Данилов, 1972а), как это произошло в Финляндии (Lahti, Helminen, 1974). В Карелии мы наблюдаем обратное, хотя объяснить существо происходящего явления пока невозможно. В настоящее время европейские бобры населяют Олонецкий, Прионежский, Пряжинский, часть Питкярантского, Сегежского и Пудожского районов. Общая численность по данным инвентаризации 2011–2012 гг. приближается к 5000 экз. (Данилов, Федоров, 2012).

Биотопическое распределение. По территории Карелии протекает более 27 тыс. рек, еще больше ручьев, а число озер превышает 64 тыс. Многие озера соединены между собой протоками и реками и образуют озерно-речные системы. При таком обилии и разнообразии водоемов практически невозможно выделить среди них предпочитаемые бобрами. Их поселения встречаются на мелких ручьях шириной 0,5–1 м, глубиной 0,2–0,5 м, на речках от 2 до 10 м шириной с разной глубиной, на крупных реках 20–50 м шириной, по берегам ламб, малых и средних озер. Исключение составляют лишь крупные озера, однако и на них можно встретить поселения в заливах и на островах.

Совершенно особенный тип поселений формируется на каналах и канавах лесосушительной и сельскохозяйственной мелиорации. Площадь первой составляет в Карелии 651 тыс., второй – немногим более 90 тыс. га, а протяженность только магистральных канав лесосушительной составляет 13,4 тыс. км. Иногда встречаются поселения животных даже в придорожных канавах. Все многообразие местообитаний бобров в Карелии и на смежных территориях мы попытались объединить в группы типов угодий с градацией их по продуктивности.

1. Угодья высокой продуктивности – неширокие (3–5 м) реки глубиной 1,5–3 м с тихим течением, узкие заливы и острова малых и средних озер. Берега невысокие иногда сырые или слегка заболоченные. Прибрежная терраса 15–30 м шириной, поросшая березой, осинкой, ольхой серой, единично встречается ива козья, рябина, черемуха. Средняя высота древостоя 10–12 м, средний диаметр 16 см. Травянистая растительность представлена осоками, хвощом, кубышкой желтой, редкими рдестами. Максимальная численность бобров 3–4 поселения на 10 км реки. Сравнение плотности населения бобров в этой группе угодий и в угодьях 1 класса в некоторых других регионах показывает, что в Карелии она в 3–5 раз меньше чем в Воронежском заповеднике, в 2–3 раза меньше чем в бассейне р. Оки и примерно такая же, как в Печоро-Ильчском заповеднике (Жарков, 1970).

2. Угодья средней продуктивности – широкие (15–20 м) реки с довольно быстрым течением, местами с порогами и перекатами сравнительно открытые берега озер. Из древесной береговой растительности преобладает ель. Лиственные представлены березой, образующей отдельные куртины или рощицы, осина в составе лесобразующих пород не превышает двух единиц, но чаще меньше. Берега часто сырые, но на некотором удалении от уреза воды переходят в склон холмистой гряды, идущей вдоль берега. Прибрежную травянистую растительность составляют

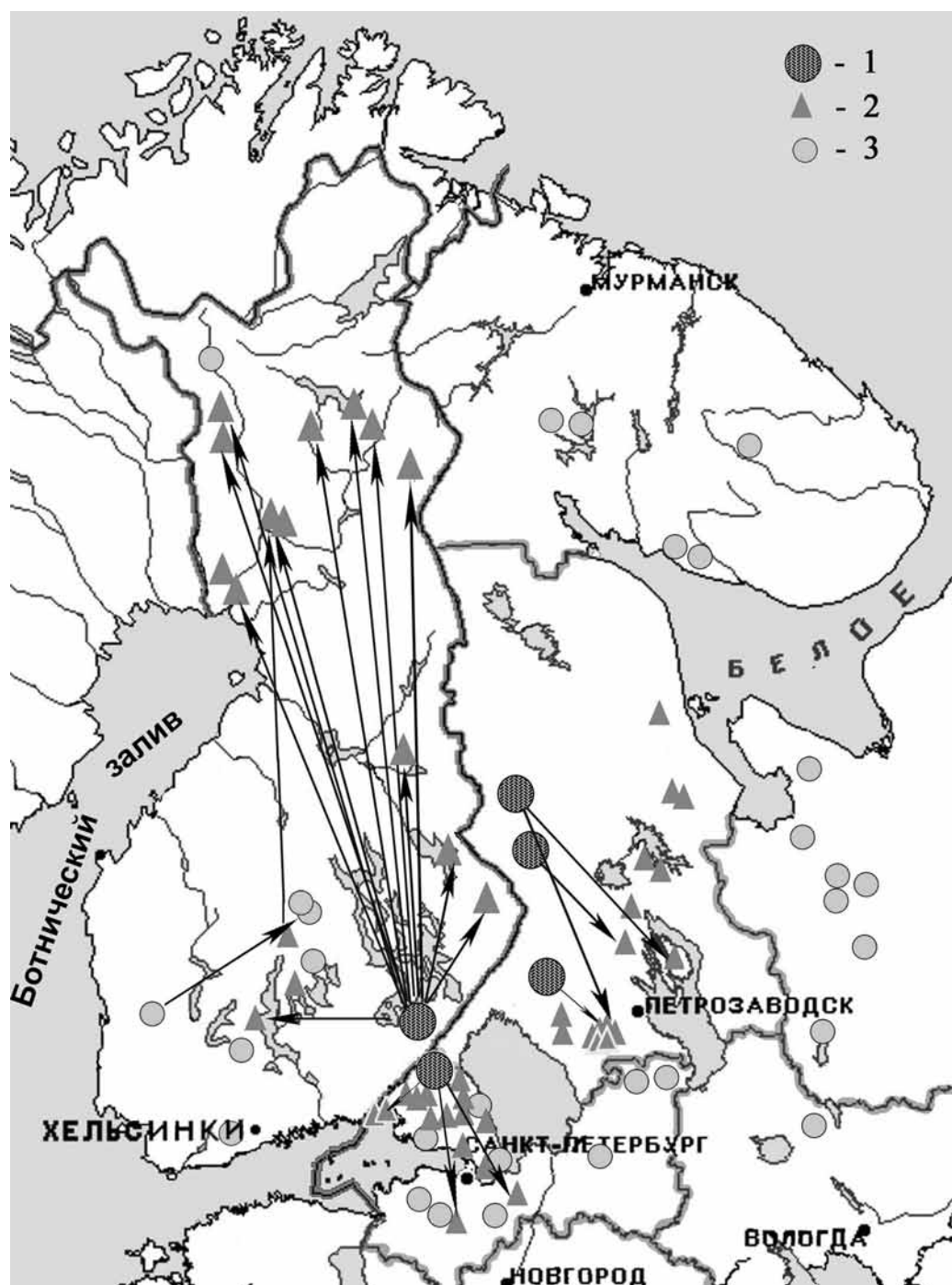


Рис. 22. Выпуски европейских и канадских бобров в Восточной Фенноскандии:

1 – места отлова канадских бобров, 2 – выпуски канадских бобров, 3 – выпуски европейских бобров, Финляндия (по: Lahti, Helminen, 1969, 1974), Россия (по: Данилов и др., 2007)

таволга, гравилат, злаки, осоки. Наибольшая численность бобров – 2–3 семьи на 10 км береговой линии, что в 3–4 раза меньше чем в угодьях 2 класса в Воронежском заповеднике, в 1,5–2 раза ниже, чем в бассейне р. Оки и примерно равна и даже несколько превосходит по плотности населения бобров в Печоро-Илычском заповеднике.

3. Угодья низкой продуктивности. К ним можно отнести малые и средние озера, небольшая (3–5 м) береговая терраса которых резко переходит в крутой склон, поросший сосной. Сосна преобладает и на террасе. Лиственные породы представлены низкорослой березой и довольно малочисленной ольхой серой, осины встречаются единично. Травянистая растительность бедна по видовому составу и массе. Это – осоки, редкий тростник и кубышка желтая. Максимальная численность бобров 1–2 семьи на 10 км береговой линии. Сравнение показателей плотности бобрового населения в этой группе угодий с 3 классом таковых в средней полосе России и в Печоро-Илычском заповеднике не показало сколько-нибудь значительных различий между ними.

Анализ всех обстоятельств расселения бобров в Карелии убеждает, что сравнительно быстрое их проникновение вглубь Карелии, особенно на север, обусловлено не только успешным их размножением и особенностями гидрографии, но и тем, что большинство угодий центральной и северной Карелии относятся ко 2 и 3 типу. Полное отсутствие или единичная встречаемость по берегам водоемов предпочитаемых кормов – осины и некоторых видов ив – вынуждает бобров питаться березой. Однако и запасы березы во многих местах обитания бобров ограничены. В результате, используя все кормовые ресурсы, они вынуждены довольно часто менять место жительства. Наблюдения за поселениями бобров, время образования которых известно, показало, что средняя продолжительность жизни семьи из 5–6 животных на одном месте в центральной Карелии – 5–6 лет (Данилов, 1975а).

Продуктивность бобровых угодий южной Карелии значительно выше, продолжительнее здесь и обитание семьи на одном месте, в среднем оно составляет 7–8 лет, но известны поселения, существовавшие 10 лет на одном месте.

Ограниченными возможностями кормовой базы объясняется и другая особенность распределения бобров по угодьям – значительное (2–3 км) расстояние между соседними поселениями, а также большие по протяженности кормовые участки семей.

Питание. Для Северо-Запада России, в том числе и Карелии, нами отмечено 20 видов древесных и кустарниковых растений, которые составляли основу питания животных и на которых наблюдались поеди, просто погрызы и «валка» (табл. 5). Однако из всего многообразия видов бобры отдают предпочтение лишь немногим; главные из них – осина и некоторые виды ив. В Карелии, особенно в центральных и северных районах республики, основу питания животных составляет береза. Однако и здесь предпочитаемым кормом остается осина. Нередко приходится встречать осины, сваленные бобрами на расстоянии 100 и более метров от уреза воды, в то время как основной кормовой участок бобров не распространяется далее 30 м от берега вглубь леса. Как правило, все одиночные осины, растущие в районе обитания бобровой семьи, бывают срублены животными в первые год-два жизни на этом месте.

Питание бобра на Северо-Западе России (по: Данилов, 1967)

Вид растения	Части растения	Время года	Частота встреч
Осина	Листья, молодые побеги, кора	В течение всего года	Часто
Ива серая	»	»	»
Ива козья	»	»	»
Ива ушастая	»	»	»
Ива чернеющая	»	»	»
Ива пятитычиночная	»	»	»
Ива четырехтычиночная	»	»	»
Береза пушистая	»	Осень, зима	Часто
Ольха серая	Кора	»	Редко
Смородина черная	Листья, молодые побеги, кора	В течение всего года	Часто
Смородина красная	»	»	»
Крушина ломкая	Кора	Осень	Единично
Черемуха	»	Осень, зима	Редко
Рябина	»	»	Единично
Лещина	»	»	»
Липа	»	»	Редко
Клен	»	»	Единично
Ель	»	»	»
Сосна	»	Зима	»
Можжевельник	»	»	»

Предпочтение, отдаваемое бобрами тополевым и ивовым, очевидно, объясняется вкусовыми качествами пород, способностью усваиваться организмом животных, их калорийностью (Соколов, 1949).

Состав корма бобра изменяется по сезонам года. Со второй половины весны и летом древесный корм постепенно заменяется травянистым, состоящим из корневищ, стеблей и листьев водной и береговой травянистой растительности. Из водных растений бобры поедают кубышку желтую, кувшинку, рогозы, камыш озерный, тростник, различные виды осок; из береговых – таволгу вязолистную, гравилат речной, крапиву двудомную, сныть, калужницу, вахту трехлистную и другие (список дается в порядке предпочтения). Бобры, живущие на дренажных канавах сельскохозяйственной мелиорации, выходят на поля и охотно поедают тимофеевку и клевер, особенно отаву этих растений.

Вместе с тем летнее питание бобра в Карелии характеризуется довольно значительным участием в его рационе древесно-кустарниковой растительности. Животные охотно едят кору, листья и молодые побеги осины, ивы и даже березы, причем не только молодую поросль, но и валят средние по размерам деревья. Аналогичное явление отмечается и для других северных популяций европейского бобра (Соловьев, Тюрнин, 1971а). Переход на питание травянистой растительностью обусловлен, видимо, потребностью животных в сочных зеленых кормах, богатых витаминами, минеральными веществами и микроэлементами

(Лавров, 1938; Томме и др., 1948). Н. И. Фомичева (1958), изучавшая питание бобра в весенне-летний период, отмечает, что травянистая растительность особенно охотно и много поедается беременными и кормящими самками.

Полная смена питания и переход на зимние корма приурочены к концу вегетации травянистой растительности и времени откладывания запасных питательных веществ в коре деревьев и кустарников. Тогда же бобры и начинают запасать корм на зиму. Зимние запасы бывают довольно значительными. В Карелии средний объем склада такого корма составляет 5 (2–9) м³ рыхлой массы. Довольно часто кроме обычных подводных складов эти запасы имеют вид деревьев, сваленных бобрами и упавших кроной в воду. В поселениях на канавах сельскохозяйственной и лесоосушительной мелиорации зимние склады корма очень невелики. Они ограничены размерами и глубиной водотока, в результате животные в течение всей зимы вынуждены периодически выходить на поверхность кормиться и делать так называемые «срочные» запасы корма, унося под лед несколько свежесрезанных веток.

Мы попытались определить общий объем зимних заготовок корма бобров путем подсчета всех сваленных ими деревьев и кустарников с последующим расчетом объема коры, приходящимся на каждого зверя в семье при точно установленном ее составе, по предложенной нами ранее методике (Данилов, 1967а, 1975а). Оказалось, что из заготовленных животными запасов на одного зверя в период устойчивого ледяного покрова приходится 0,112 плотных м³ коры, при этом расчетное суточное потребление корма одним бобром составит 0,62 плотных дм³ в день.

Довольно часто бобры, начав подгрызать дерево, оставляют его, что заканчивается гибелью дерева. При учете таких деревьев (подгрызенным считалось дерево со снятием коры и поверхностного слоя древесины с 2/3 и более окружности ствола) было установлено, что их отношение к сваленным сравнительно невелико и колеблется от 15 до 25 %. Однако если учесть, что в большинстве случаев не упавшими остаются крупные деревья с большим запасом коры и мелких ветвей, то станет очевидным, как велико влияние этой деятельности бобров на истощение их собственной кормовой базы.

Сравнение качественного состава питания бобров на Европейском Севере России (табл. 6) убеждает, что географические различия рациона животных определяются не предпочтением ими того или иного корма в разных регионах, а наличием его в местах обитания зверей. Так, на Кольском п-ове, севере Карелии и Архангельской обл. в составе лесобразующих пород прибрежных насаждений осина встречается очень редко. Именно поэтому основу питания животных на этих территориях составляет береза. Аналогичное явление – переход бобров на питание березой – было зарегистрировано нами и в южных областях Северо-Запада России, в местах, где все запасы осины и большая часть кустарников ивы были использованы бобрами (Данилов, 1967б).

Естественные корма бобры осваивают неравномерно. Самое большое количество сваленных деревьев обычно встречается на отрезке берега в так называемой «зоне наивысшей активности», которая, как правило, располагается вблизи жилища и плотины. Однако по мере истощения корма в этой зоне бобры уходят за кормом все дальше от жилища, осваивая до 1,5 км береговой полосы.

Сравнительная характеристика питания бобра на Европейском Севере России, %

Район исследований	Ивы	Осина	Береза	Ольха	Черемуха и прочие породы
Архангельская обл. (Шилов, 1952; Паровщиков, 1961)	25,9	16,7	51,8	3,7	–
Печоро-Илычский заповедник (Теплов, Теплова, 1948)	80,2	13,6	5,5	–	0,7
Ленинградская обл. (Новиков и др., 1970)	86,0	9,6	0,7	2,4	1,3
Карелия (наши данные)					
юг	2,0	60,0	5,0	29,0	4
северо-запад	1,0	2,0	67,0	30,0	–
Лапландский заповедник (наши данные)	1,0	1,0	97,5	0,5	–

Сезонная, суточная жизнь, некоторые формы поведения. Речные бобры – животные с хорошо выраженным циклом сезонной активности. Один ее максимум приходится на осень – конец сентября – первую половину ноября. В это время идет заготовка корма на зиму, ремонтируются и строятся жилища и плотины. Однако «ремонтными работами» животные занимаются также и весной, и летом. Это особенно заметно в поселениях с молодняком и может служить одним из опознавательных признаков наличия приплода в бобровой семье.

Большая часть зимней жизни бобров проходит подо льдом, в этот период звери малоподвижны, а выходы их на поверхность – явление в Карелии довольно редкое, особенно в период сильных – ниже 20 °С морозов. Исключение составляют звери, живущие на мелиоративных канавах, о чем говорилось выше. Они бывают вынуждены выходить за кормом практически в любую погоду.

Заметное увеличение подвижности или второй пик активности животных регистрируется в конце зимы – начале весны, что соответствует началу гона. В это время учащаются выходы бобров на поверхность, увеличивается время их пребывания на льду и берегах, иногда животные совершают довольно большие – до километра переходы по льду.

Летом бобры заняты выращиванием потомства. Годовики держатся в стороне от родителей с молодыми и, хотя живут на том же участке, особой активности не проявляют. Двухлетки отселяются, формируют пары и начинают строительство вначале плотин, а к осени и жилищ.

Поздней весной и летом в течение суток бобры активны большей частью ранним утром, в вечернее и ночное время. В местах, редко посещаемых людьми, можно встретить плавающего бобра и днем.

Осенью с увеличением сезонной активности возрастает и суточная подвижность животных, увеличивается и вероятность встреч бобров в дневное время.

Формы поведения столь деятельных животных, какими являются бобры, весьма многообразны. Строительство жилищ, плотин, каналов, «рубка» деревьев и некоторые другие описывались многими авторами, поэтому здесь мы

рассматриваем лишь реакцию бобров на опасность и конкретно на приближение человека или лодки с людьми. Имеется в виду реакция зверей, живущих в местах, редко посещаемых человеком, т. е. поведение зверей, близкое к естественному.

Из всех форм такого поведения мы выделяем три типа.

Первый тип – «бегство» – бобр тихо ныряет и больше не показывается. Такое поведение следует отнести к редким, и оно более свойственно животным в местах, часто посещаемых людьми.

Второй тип – «бегство с подачей сигнала тревоги». Потревоженный человеком зверь резко ударяет хвостом по воде в момент ныряния и скрывается под водой. Через некоторое время он вновь показывается на поверхности и опять ныряет с таким же громким ударом (шлепаньем) хвоста. Так может продолжаться довольно долго, если бобр потревожен на большом пространстве открытой воды – озере или своем пруду. Однажды мы наблюдали такое поведение более часа. Казалось, что бобр, плавая по озеру, безо всякой причины время от времени шлепал хвостом по воде и нырял. На небольшом пространстве открытой воды – неширокой реке или на небольшом пруду – бобры в редких случаях повторяют эти действия более трех раз.

Такое поведение наблюдается чаще других, причем, при периодически повторяющихся шлепках хвостом по воде эти звуки, по-видимому, утрачивают значение сигнала тревоги, о чем можно судить по совершенно спокойной реакции на них со стороны других животных, находящихся в непосредственной близости от первых. Так, наблюдая за спокойной и обстоятельной работой бобра по ремонту плотины в августе 1971 г., мы одновременно видели и слышали другого бобра, плавающего в 60–70 м от плотины и часто шлепавшего хвостом. Первый зверь совершенно не реагировал на это и продолжал заниматься своим делом в течение 45 мин. Закончив работу, он уплыл в сторону хатки. Такое поведение зверя заставляет усомниться в принятом толковании ударов хвостом по воде, как сигналов тревоги.

Наконец, **третий тип** поведения бобров при появлении опасности, который можно бы назвать «демонстрацией атаки». Чаще оно проявляется при приближении лодки. Заметив опасность, бобр, как и во втором примере, ныряет и ударяет хвостом по воде. Но плывет под водой не от лодки а, наоборот, навстречу ей. Вынырнув, он продолжает довольно быстро плыть к лодке, снова ныряет со шлепком, вынырнув, вновь направляется к лодке, подплывая иногда на 5–7 м. Затем, нырнув, отплывает под водой подальше и повторяет тот же маневр два-три раза. После этого тихо ныряет и больше не показывается. Такое поведение бобров всегда отмечалось вблизи хатки с молодняком и, может быть, его следует отнести к одной из форм защиты потомства.

В местах, где бобров часто беспокоят люди, звери ведут себя более скрытно и при приближении человека спешат скрыться в норе или хатке.

Строительная деятельность. Жилища и убежища. Одна из самых замечательных особенностей образа жизни бобра – это его строительная деятельность. Все ее многообразие мы попытались объединить в два типа: роющая – норы, туннели, каналы и собственно постройки – хатки, плотины. По характеру использования бобровые сооружения могут быть разделены на основные и вспомогательные. К основным относятся жилища, а к вспомогательным – плотины, каналы и временные убежища.

Наиболее примитивные бобровые сооружения – это временные убежища или логова. Они устраиваются бобрами летом на берегах в густых зарослях кустарников и представляют собой либо небольшое углубление в земле, выстланное травой, либо отрытую в береге нору почти без туннеля. Обычно такими убежищами пользуются годовики, живущие первые летние месяцы отдельно от родителей. Временные логова иногда устраивают и взрослые животные при появлении их на новом месте.

Постоянные жилища бобров бывают двух типов – норы и хатки, иногда встречаются и переходные формы – полухатки, но, как правило, их сооружение вызвано разрушением верхнего свода норы или подтоплением гнездовой камеры в норе.

Устройство того или иного типа жилищ зависит от характера берегов и величины сезонных колебаний уровня воды в водоеме. При высоких берегах, имеющих к тому же подходящие почвенно-грунтовые условия, роются норы; при низких заболоченных или сплавинных берегах строятся хатки. Независимо от типа жилища выходы из него обязательно находятся под водой. Обычно бывает несколько – от 2 до 7 выходов. Их диаметр 30–60 см. Протяженность туннеля, ведущего от воды к гнездовой камере, зависит от удаленности возвышенного участка берега от уреза воды. В Карелии, где прибрежные террасы водоемов невыражены, а грунты, слагающие берега, изобилуют камнями, мы не встречали нор длиннее 10 м. Заканчивается нора гнездовой камерой, диаметр которой около 1 м, высота 40–60 см. Она выстлана сухой травой, мелкими прутиками, щепками. Если поселение бобров существует на одном месте несколько лет, то берег бывает изрыт целой сетью подземных ходов. Если свод гнездовой камеры норы рушится по какой-либо причине или камера подтапливается при подъеме воды, животные надстраивают нору в районе гнездовой камеры. Такой тип жилища и называется полухаткой. Иногда она достраивается до размеров хатки, обычно же такая постройка возвышается над землей не более чем на 0,7–1 м.

Хатки строятся на низинных, заболоченных или вовсе сплавинных берегах. Снаружи это сооружение имеет конусовидную форму и сложено из веток, обрубков сучьев и стволов тонких деревьев, облеплено и цементировано грязью, травой, мхом. В среднем по 45 измерениям высота хатки в Карелии равна 1,5 м (0,8–3), диаметр основания – 4 м (2,5–10). Выходов их жилища обычно 2–3, все они прикрыты навесами из ветвей, выходящими за пределы основания хатки и скрывающимися под водой. Хатки, осмотренные нами в процессе животолова бобров, имели одну обширную гнездовую камеру со сферическим сводом, стены и свод «заштукатурены» грязью, в них не было ни одного выступающего сучка или ветки. Размеры камер варьировали от 0,5 до 0,8 м в высоту и 0,7–1,3 м в диаметре.

Если хатка располагается на берегу, а не на острове или сплаvine посредине бобрового пруда, то она окружена обводным каналом и один выход из нее бывает в этот канал.

В некоторых местах при расположении поселения на низинном берегу и удаленности кормовых мест от воды и жилища, животные прокладывают целую сеть каналов и троп, ведущих к местам жировки. Каналы в данном случае служат

для передвижения животных, транспортировки корма и строительных материалов. Такие каналы – весьма распространенный вид бобровых сооружений в более южных регионах; в Карелии они встречаются довольно редко. Обычно они не превышают 5–10 м в длину и ведут в сторону куртины осин или берез, чаще же представляют собой проходы, как бы прорезанные бобрами в сплавинах.

Самые известные сооружения бобров – это их плотины. Обычно они возводятся на малых реках и ручьях, на сильно мелеющих водотоках и обязательно на мелиоративных канавах. Устраиваются плотины для подъема и поддержания высокого и относительно постоянного уровня воды. Это необходимо для передвижения животных, сокрытия под водой выходов из жилищ, сплава корма и строительного материала и непосредственного доступа к корму. Как правило, плотины строятся ниже по течению от места расположения жилища и основных кормовых запасов; встречается иногда целый каскад – от 2 до 5 плотин. В Карелии длина плотины с крыльями в среднем равняется 29 м (2–120), а перепад воды – 0,5 м (0,1–1,5).

Строительным материалом для создания плотин служат ветви, обрезки сучьев и стволов деревьев небольшого диаметра, молодые деревца, продукты естественного опада леса, в иногда и камни. Скрепляется все грязью, мхом, травой.

Интересным моментом в постройке бобрами плотин в Карелии является использование животными для возведения этих сооружений старых сплавных лотков. Такие лотки строились для сплава леса 40–60 лет назад и довольно многочисленны на севере и северо-западе Карелии. Находятся они обычно на выходе из озера протоки, часто такой выход сужен земляной дамбой и ряжами. Закрывая в этом месте водосток даже небольшой плотинной, бобры поднимают уровень воды во всем озере.

Сравнительный анализ строительной активности бобров в разных регионах севера Европейской части России (табл. 7) выявил заметно большее ее проявление в Карелии. Очевидно, это можно объяснить особенностями гидрографии и механического состава грунта берегов карельских водоемов. Большинство рек и ручьев в Карелии нешироки и неглубоки, что и вынуждает бобров строить плотины для подъема уровня воды в них. Берега же рек, ручьев и озер часто заболочены или сложены из камней и валунов, или содержат их в составе грунта, т. е. непригодны для рытья нор.

Размножение. Разведение бобров в неволе, в том числе и в промышленных масштабах, позволило изучить размножение этого вида довольно хорошо. Этой особенности биологии животных посвящены и многие работы, основанные на сборах и наблюдениях в природе (Фомичева, 1959; Бородина, 1961; Дёжкин, 1961; Дьяков, 1961; Лавров, 1981 и др.). Настоящий очерк представляет собой обзор этих данных, дополненных нашими наблюдениями.

Самцы и самки становятся половозрелыми в конце второго года жизни. В этом возрасте органы размножения молодых животных по размерам и весу практически не отличаются от таковых взрослых особей. Однако в размножении участвует лишь небольшая часть молодых. По наблюдениям в Воронежском заповеднике таких животных бывает не более 8–10 % (Лавров, 1981).

**Строительная активность канадского и европейского бобра
на Северо-Западе России**

Район исследований	Обследовано поселений			Источник
	всего	с хаткой, %	с плотиной, %	
Канадский бобр				
Карелия:				
северо-запад	82	75,6	68,3	наши данные
юг	124	74,2	76,6	Данилов, Федоров (2015)
Ленинградская обл.:				
Карельский перешеек	148	85		Иванов (1975)
Карельский перешеек	33	100	54,5	Данилов, Каньшиев (1983)
Европейский бобр				
Лапландский госзаповедник	16	12,5	18,7	Марковский, Анненков, Осташков, обследование (1969)
Карелия, юг	125	70,4	74,4	Данилов, Федоров (2015)
Ленинградская обл.	487	32,8	53,6	Данилов, Каньшиев (1983)
Псковская обл.	121	47,5	28,1	Данилов, Каньшиев (1983)
Республика Коми	353	6,0	12,2	Соловьев, Тюрин (1971)

Сроки гона по описанию всех исследователей, изучавших размножение бобра, растянуты. В южных областях (Воронежский, Хоперский, Окский заповедники) гон приходится на конец декабря – начало апреля (Лавров, 1981). На севере Европейской части России эти сроки сдвинуты почти на месяц. Так в Ленинградской обл. и южной Карелии сезон размножения начинается в середине января и завершается в начале марта (Данилов, Каньшиев, 1983).

Продолжительность беременности у европейского бобра, установленная по данным разведения в неволе, составляет 105 (102–108) дней (Лавров, 1981). Плодовитость варьирует от 1 до 5 бобряток, в среднем же для животных днепровской, хоперской, воронежской и окской субпопуляций равна 2,8 бобренка на самку. При этом 13 самок ($n = 106$) имели по одному бобренку, 49 по 3 и всего 4 самки по 5 детенышей (Дьяков, 1975). Как и у большинства млекопитающих плодовитость изменяется с возрастом и наибольшая бывает у самок от 5 до 15 лет. Феноменальное явление описано в монографии В. В. Дёжкина с соавторами (1986). В Польше на ферме по разведению бобров одна самка начала размножаться в двухлетнем возрасте, приносила детенышей ежегодно в течение 13 лет, из них дважды по 6 бобряток, всего родила 49 бобряток, т. е. ее плодовитость составила в среднем 3,8 экз. в год.

Эмбриональная смертность по данным ряда исследователей, обобщенных Л. С. Лавровым (1981), составляет 6,7 %. Смертность молодых в первые два месяца жизни в южных частях ареала европейского бобра составляет 17–20 %

(Дьяков, 1975). В последующем, в течение первого года жизни, по мнению Л. С. Лаврова (1986), погибает еще около 30 % молодых. Таким образом, общая смертность молодых в течение первого года жизни достигает 50 % всего приплода. Можно лишь предполагать, что в районе наших исследований, почти на северной периферии ареала, детская смертность выше, чем в оптимальных условиях жизни зверей, где и получены данные, на которые и ссылался Л. С. Лавров.

На Северо-Западе России – в Ленинградской обл. и южной Карелии плодовитость, рассчитанная по числу эмбрионов, равна – 2,7, по новорожденным она составляет всего 2,2 бобренка, т. е. эмбриональная смертность в нашем регионе в два раза выше, чем на юге; к концу лета в выводке в среднем остается 1,9 бобренка. Таким образом, смертность молодых уже в первые месяцы жизни достигает почти 30 %. В изучаемом регионе в размножении участвует 50–60 % самок (Danilov, Kanshiev, 1983). Столько же самок размножается и в бассейне р. Печоры (33–54%), тогда как в более южных частях ареала в размножении участвуют значительно большее число самок: в Воронежской обл. – 70–90, в Рязанской – 73–82 % (Дёжкин и др., 1986).

Рождение молодых, как и сроки гона, растянуты; массовое их появление в Ленинградской обл. и на юге Карелии регистрируется с начала июня до конца этого месяца.

Роль в биоценозе и сфере хозяйственной деятельности человека. Реакклиматизация бобра, т. е. возвращение его в биоценозы, в которых он отсутствовал не менее 200 лет, существенно изменяет как растительные, так и животные группировки этих сообществ и даже элементы ландшафта.

Влияние бобра на лесную растительность выражается не только в непосредственной валке деревьев и кустарников, с целью употребления их в пищу, но и в изменении прибрежных насаждений под влияние строительной деятельности животных.

Вырубленные бобрами участки, а также количество сваленных ими деревьев могут быть весьма значительными, к тому же выбирают звери лишь определенные породы, в результате чего прибрежные лесные сообщества в районе обитания бобров приобретают совершенно отличный от первоначального вид. При обследовании бобровых поселений, существовавших несколько лет, нам неоднократно приходилось регистрировать кормовые участки, на которых растущих осин не оставалось вовсе. Более продолжительная жизнь зверей на одном месте приводит к тому, что и все березы на кормовом участке бывают срублены бобрами. Площади таких участков варьируют от 0,1 до 0,5 га. Производя валку деревьев, пригодных им в пищу или для построек, бобры тем самым изменяют состав древостоя на своих кормовых участках более того, на бобровых вырубках идет смена пород. Как правило, происходит возобновление березы за счет корневой поросли, осина же выпадает из состава растущих здесь пород. Однако на многих бобровых вырубках возобновление древесных пород задерживается, поскольку в ряде случаев происходит задернение или заболачивание участка (Данилов, 1967а).

Но еще больше прибрежные лесные ассоциации изменяются в результате строительной деятельности бобров. При устройстве бобрами плотин на водотоках непременно происходит подъем уровня воды, однако, влияние его на прибрежные насаждения различно и зависит от характера берегов. При высоких берегах даже относительно большой подъем воды – 0,7–1 м не вызывает затопления прибрежного леса. Иное наблюдается при низких, особенно сырых и заболоченных берегах. В этом случае за бобровой плотиной образуется довольно большое зеркало воды, а значительные участки берегов подтапливаются или затапливаются. Переувлажнение, которое создается при этом, вызывает гибель хвойных пород через 2–3, а лиственных через 3–4 года. Площади затопленных участков варьируют весьма значительно: от 0,2–0,5 га по берегам небольших ручьев с относительно высокими берегами, до 20–30 га по берегам озер, выход из которых перекрыт бобровой плотиной. В таких случаях подъем воды сказывается почти по всему побережью озера. Наибольшая площадь затопления – около 50 га отмечена нами на оз. Пюгя-ярви (Муезерский р-он), где старый сплавной лоток, выходящий из озера, был перекрыт бобровой плотиной. Таксационная характеристика затопленного участка леса такова: состав – 7С1602Е1601Б80, полнота – 0,4, средняя высота – 17 м, средний диаметр – 20 см, запас на гектар – 90 м³, общий запас леса на затопленном участке – 4500 м³.

Но особенно велико значение подобного рода деятельности бобров при устройстве ими плотин на магистральных каналах лесосушительной мелиорации. В такой ситуации подтапливаются или затапливаются десятки гектаров дренированных лесов или болотных массивов с созданными на них искусственными насаждениями сосны, достигшими к настоящему времени 3 класса возраста. В последующем здесь начинается реставрация болотных и субболотных ассоциаций.

Обычно при поддержании подтопления в течение длительного времени происходит отпад древесной растительности, захламление водоемов и массовое отложение илистых наносов по всей площади бобрового пруда, но особенно перед плотиной. На затопленной площади изменяется не только древесно-кустарниковая, но и травянистая растительность. Здесь начинают интенсивно развиваться водные и околководные растения – кубышка желтая, рдесты, различные виды осок, хвощ, тростник, рогоз.

Весьма интересные изменения растительных ассоциаций происходят при затоплении бобрами сенокосов или так называемых пожен, которые на севере расположены преимущественно по низинным берегам ручьев, рек и озер, многие из этих пожен были дренированы еще вручную в далеком прошлом. После оставления бобрами поселения и спада воды в результате разрушения плотины, на месте скудных преимущественно осоково-хвощовых растительных ассоциаций, развивается разнотравье с сохранением осок, но со значительным участием таволги, гравилата, тростника. Очевидно, эти изменения привели бы к созданию лугового сообщества, если бы эти сенокосы продолжали использоваться по назначению. Однако вследствие почти полного исчезновения частного скота у населения все они заброшены, и в сукцессию травянистой растительности вмешивается интенсивное возобновление кустарников – ив и древесных растений – ольхи и березы.

Системы бобровых плотин и прудов, существующие продолжительное время, изменяют и гидрологический режим небольших водоемов, регулируя их сток. Случается, что такая деятельность бобров вызывает изменение направления отрезков русла реки и образование островных участков. К подобному же результату приводит иногда и прокладка бобрами каналов, соединяющих отрезки русла реки на ее извилинах.

Деятельность бобров, изменяющая гидрорежим водоемов, прибрежные растительные ассоциации, косвенно, но очень существенно изменяет и животные сообщества биоценозов. Заращение бобровых прудов водно-болотной растительностью и увеличение количества некоторых форм водных беспозвоночных значительно улучшает условия обитания водоплавающих птиц. Кроме того, с образованием бобровых прудов, т. е. пространств открытой воды на малых реках и ручьях ранее на них не существовавших, создает и улучшает гнездовые и выводковые свойства этих водоемов. В результате на 80 % бобровых прудов ($n = 117$), образовавшихся на малых реках и ручьях, где ранее утки не гнездились и не встречались, обнаружены выводки чирков и крякв – 60 и 40 %, от всех выводков, соответственно (Данилов, 1970). На озерах, где бобры подняли воду, численность гнездящихся уток также увеличивается, но главным образом за счет гоголя. К совершенно аналогичным выводам пришел и Б. Т. Семенов (1975), изучавший роль бобров в прибрежных биоценозах средней и северной тайги Архангельской обл. Более того, на бобровых прудах, образовавшихся на реках средней величины, сильно захламленных сваленными бобрами деревьями, значительно улучшаются защитные условия для водоплавающих птиц. Именно такие места служат для птиц своеобразными рефугиумами и где, как правило, происходит концентрация уток особенно в дни охоты.

Данные обстоятельства приобретают большое значение для уток на Европейском Севере и особенно в Карелии, большинство водоемов которой бедны травянистой растительностью и численность гнездящихся уток на них невелика.

На затопленных бобрами участках деревья отмирают и поражаются насекомыми, это привлекает на эти участки насекомоядных птиц, особенно дятлов, кормящихся здесь в течение всего года.

Для растительноядных млекопитающих тех же биоценологических группировок – лося и зайца-беляка большое значение имеют бобровые кормовые участки. Состав древесных и кустарниковых растений, употребляемых в пищу бобром, лосем и зайцем-беляком, полностью совпадает. Бобр в процессе заготовки корма и питания валит осины, ивы, но использует лишь 30–40 % их коры и 50–60 % ветвей (данные относятся к деревьям диаметром не менее 20 см). Лоси во время суточных жировочных перемещений, попадая на бобровые кормовые участки, охотно поедают кору сваленных бобрами осин, почти полностью обгладывая деревья. Такие визиты становятся регулярными осенью в период заготовки бобрами корма на зиму. На первый взгляд может показаться, что лось выступает в данном случае как утилизатор того, что не может взять бобр. Это справедливо для крупных деревьев, частично использованных бобрами или лежащих высоко над землей и недоступных грызунам. Однако лоси поедают кору и свежесваленных бобрами

деревьев, уничтожая до 80 % коры, наиболее охотно поедаемой и бобрами. Это становится особенно заметно в период массовой заготовки бобрами корма на зиму. Случается, что, свалив ночью одно-два дерева, бобры уходят на дневку, а семья лосей, придя ранним утром на этот участок, почти полностью объедают кору с этих деревьев. Такие деревья теряют какую-либо ценность для бобров, и последние вынуждены вновь заготавливать корм (рис. 23).



Рис. 23. Осины, сваленные бобрами и объеденные лосями (фото Д. Панченко)

Подобное нахлебничество часто ведет к преждевременному истощению кормовой базы бобров, и они вследствие этого бывают вынуждены покидать данный участок.

Не меньший интерес представляет и другая сторона взаимоотношений бобра и лося. Одно из любимых мест жировок лосей – это поймы и берега рек, ручьев и озер, зарастающие молодым осинником, березняком, кустами ивы. Именно в таких местах поселяются и бобры, т. е. здесь-то и совмещаются их кормовые участки. Лось, обгрызая кору стоящих деревьев, объедая и ломая верхушечные и боковые побеги, не только сокращает объем бобрового корма, но снижают интенсивность прироста деревьев и кустарников, а в ряде случаев способствует и гибели растений. Подсчет повреждений лосем трех основных видов кормовых растений на пробных площадках, заложенных в поймах рек и по берегам озер, показал, что из общего числа осин ($n = 708$) поврежденными лосем оказалось 84 %, берез ($n = 480$) – 22 %, ив ($n = 469$) – 80 % (возраст растений 10–25 лет).

Другой трофический аналог речного бобра – заяц-беляк, и взаимоотношения этих видов складываются именно на трофической основе. И в данном случае бобровые кормовые участки служат своего рода подкормочными площадками для зайцев, а в районе бобровых поселений повсеместно наблюдается значительное увеличение численности беляка. Однако поеданием зайцами неиспользованного бобрами корма не ограничивается их деятельность в районе бобровых поселений. Часто зайцы оказывают нежелательное, а иногда и вредное воздействие на состояние кормовых ресурсов бобров, обгрызая верхушки возобновляющихся порослевых осин, берез, ив. Для березы и осины это часто заканчивается гибелью, для ивы – задержкой в росте. Количественная характеристика такой деятельности приводится Б. Т. Семеновым (1951), который изучал взаимоотношения беляка и бобров в Архангельской обл. Он указывает, что за год зайцами повреждается до 47 % подроста и кустарников в местах обитания бобров.

Взаимоотношения бобра с другими растительноядными животными – ондатрой, водяной полевкой складываются на той же основе. Бобры, поднимая уровень воды в водоеме, создают благоприятные условия для развития водно-болотной растительности – основы питания этих грызунов, увеличивают площадь водоема, пригодную для их обитания. Иногда ондатру привлекают и брошенные бобрами жилища – норы и хатки, однако, случается такое нечасто, нами были обнаружены всего 2 полухатки и одна хатка, оставленные бобрами и заселенные ондатрой. Враждебных отношений бобров к ондатрам, живущим по соседству, наблюдать не приходилось, хотя их жилища иногда располагались в 30–50 м друг от друга.

Бобровые жилища особенно после оставления их владельцами нередко посещаются выдрой и норкой, которые используют их как кормовые или временные убежища. Таким образом, бобр для многих позвоночных животных создает благоприятные условия для их обитания, в результате происходит концентрация, а иногда и увеличение численности этих животных на водоемах, заселенных бобрами. Случается, что и необычные «квартиранты» заселяют бобровые жилища. Известны случаи устройства в хатке логова волками, поселение и выведение потомства енотовидными собаками.

Многообразие взаимоотношений бобра с растительными и животными компонентами биоценоза позволяет заключить, что этот зверь занимает одно из ведущих мест в любом сообществе, членом которого он оказывается. Это также дает возможность вести направленную биологическую мелиорацию охотничьих угодий с помощью самих бобров, которые к тому же хорошо уживаются с человеком.

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. Паразиты бобра, циклы их развития, патогенность, лечение и профилактика заболеваний, вызываемых тем или иным видом паразита, а также болезни бобров изучены весьма детально, что связано с большим вниманием исследователей к бобру, но также разведением животных в неволе в разных странах. В России наиболее известны исследования паразитов и болезней бобра, выполненные А. М. Борисовым, Б. С. Москалевым, И. В. Орловым, Н. И. Фомичевой, В. А. Ромашовым, Б. В. Ромашовым, Я. И. Тищенко и некоторыми другими.

Таблица 8

Причины гибели бобров на Европейском Севере России (по: Данилов и др., 2007)

Причины гибели	Число животных, найденных погибшими	
	абс.	%
Нападение хищников, в том числе:	35	18,5
волк	5	2,5
рысь	28	14,8
росомаха	1	0,5
лисица	1	0,5
Бродячие собаки	22	11,7
От покусов других бобров	4	2,1
Задавлено деревьями	3	1,6
В рыболовных сетях	12	6,4
Транспорт	3	1,6
Браконьеры	57	30,2
Причина не установлена	18	9,5
Всего	189	100

Враги бобра – это все крупные хищные звери: медведь, волк, рысь, росомаха (табл. 8). Для бобров опасны также лисица, енотовидная собака, выдра, норка, а из пернатых – крупные совы, ястреб-тетеревятник, орлан-белохвост, из рыб – крупные щуки. Однако в силу скрытного образа жизни и надежных убежищ гибель бобров от этих хищников в первый период натурализации бобров была невелика и носила случайный характер. Но их благополучное существование продолжалось недолго. Как только численность бобов увеличилась, и они стали обычны на большей части территории края, крупные хищники стали регулярно и весьма успешно охотиться на этих грызунов в течение всего года. «Открыла» новую жертву рысь. Первые нападения рыси на бобров, акклиматизированных в Архангельской обл., зарегистрированы В. Я. Паровщиковым (1960) еще в конце 1940-х гг. Со временем среди этих хищников появились особи, специализирующиеся на добыче бобров. Мы наблюдали охоту таких зверей в 1970-е гг. в Ленинградской

(рис. 24) и Псковской областях, где бобр в питании рыси вышел на второе место среди млекопитающих после зайца-беляка (Данилов и др., 1979, 2003). По мере роста численности бобров на юге Карелии, где рысь обычна, охота и нападение этого хищника на новый вид жертвы стали регулярными. В средней и северной Карелии, где рысь редка, а численность ее основной жертвы – зайца-беляка в 2–3 раза меньше чем на юге, каждая из вытروпленных рысей обследовала бобровые поселения и, если в нем были выходы зверей на поверхность, хищники караулили добычу. Однако успешность охоты рыси на бобра на севере в 3–4 раза ниже, чем на зайца.

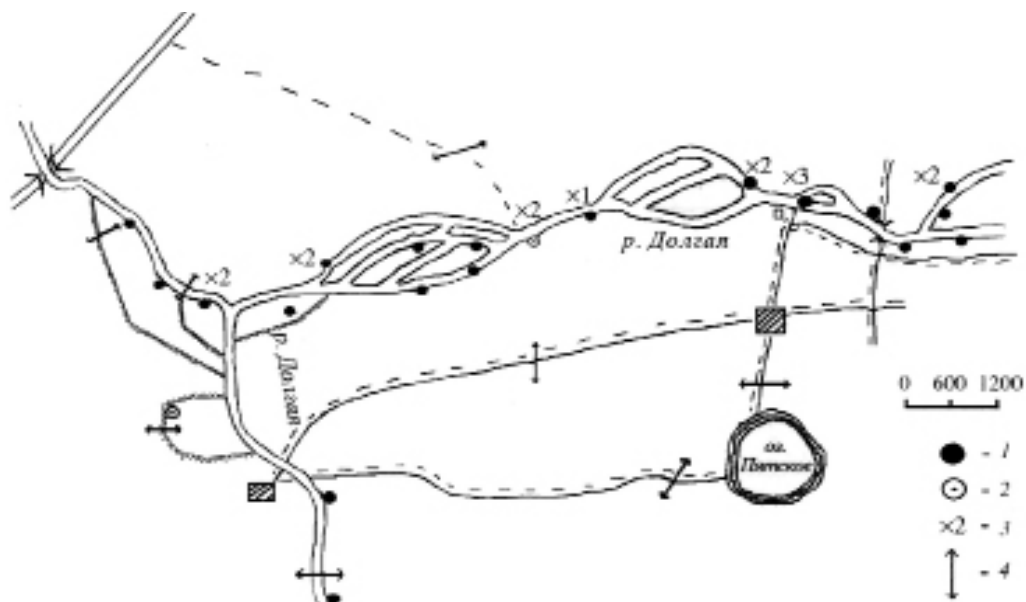


Рис. 24. Схема охоты рыси на бобров:

1 – поселения бобров, 2 – оставленные поселения, 3 – место охоты и число бобров, пойманных рысью, 4 – постоянные переходы рыси (по: Данилов и др., 1979)

Вслед за рысью новый вид жертвы стали осваивать и волки. Активизация охоты этого хищника на бобра совпала с резким сокращением численности лося – основной жертвы волка в европейской тайге, и произошло это в начале 1990-х гг. (Данилов, 1992).

Наши наблюдения, выполненные в последние годы и представленные главным образом в виде троплений охотничьих ходов волков ($n = 127$ км), зафиксировали лишь 2 удачных охоты хищников на бобров. Одновременно все прослеженные в процессе троплений хищники посещали бобровые поселения. Складывается впечатление, что хищники только начинают осваивать этот новый вид жертвы. «Открытие новой жертвы» подтверждается наблюдениями в Латвии, где бобры стали очень важной составляющей в питании волка летом, а затем и зимой, что последовало за сокращением численности основной жертвы волка – лося (Anderson, 1999). Еще более велика доля бобра в добыче волка в местах, где эти

звери сосуществуют уже давно. Так в Воронежском заповеднике доля бобра в рационе хищника зимой составила 20 %, а летом – 6,2 % встреч (Мерц, 1953). А там, где связь в системе «хищник-жертва» не нарушалась вовсе, встречаемость бобра в питании волка достигает 50 %, как это наблюдалось в национальном парке Айл Роял, США (Peterson, Shelton, 1983).

Для молодых бобров опасность представляет также лисица. Об успешном нападении лисиц на бобров сообщают А. В. Федюшин (1935), В. К. Хлебович (1938), Л. С. Лавров (1948), В. П. Красовский (1956), В. Я. Паровщиков (1960). Еще увереннее говорит о неоднократных нападениях лисиц на бобров, в том числе и пары хищников одновременно Г. В. Хахин (1975). Он же считает, что в средней полосе России многие лисицы специализируются на добыче бобров.

В Карелии численность лисицы невелика и нам известен лишь один случай успешного нападения этого хищника на молодого бобра. В марте 2002 г. на следах убежавшего крупного лисовина был подобран частично съеденный свежий труп годовалого бобренка. Это произошло в 300 м от поселения, где животные регулярно выходили на берег и кормились возле сваленных ими осин. Здесь и были обнаружены следы нападения лисицы на годовика. Чуть поодаль было место кормежки хищника, которое он оставил, потревоженный людьми, и пытался убежать, унося добычу.

Потенциальную опасность для бобрят в первые месяцы их самостоятельной жизни представляет также американская норка, а из пернатых хищников – орлан-белохвост. Однако конкретные факты таких нападений нам не известны. Лишь однажды – в июле 1969 г. под гнездом орлана-белохвоста на берегу оз. Пюрика (окр. пос. Лендеры, Муезерский р-он) была найдена мандибула молодого бобра. Вместе с тем по сообщению профессора Г. А. Носкова в Олонецком р-оне на Сеgezском болоте, где группа орнитологов ведет наблюдения за двумя парами гнездящихся беркутов и одной орлана-белохвоста, молодые бобры – годовики (весной) и сеголетки (летом) стали одной из основных жертв этих пернатых хищников. Бобры там довольно многочисленны и живут преимущественно в мелиоративных канавах.

Несомненную опасность, особенно для молодых животных, представляют также бродячие собаки, которые, охотясь на бобров, разрушают к тому же их норы.

Однако даже все хищники вместе не могут нанести сколько-нибудь существенного ущерба популяции бобра, т. е. считаться фактором, лимитирующим его численность. Очевидно, лишь в отдельных семьях этих грызунов, живущих в пределах участка обитания рыси или волков, специализирующихся на добыче бобров, хищники могут сократить число животных в семье или вовсе ее уничтожить. Это особенно вероятно в поселениях, разместившихся на мелиоративных канавах, где бобры, как уже отмечалось, не могут создать запаса корма, достаточного для зимовки, и вынуждены в течение всей зимы время от времени выходить на поверхность, где и становятся добычей хищников.

Канадский бобр (североамериканский) – *Castor canadensis* Kuhl

По окраске меха, весу, размерам тела и основным размерам черепа канадские бобры практически не отличаются от бобров европейских:

	Канадский (среднее)	Европейский (среднее)
Вес тела, кг (39 и 34)	17,9	17,2
Длина тела, см (то же)	80,5	76,8
Длина хвоста, мм (то же)	26,3	25,8
Кондилобазальная длина черепа, мм (47 и 37)	136,2	131,9
Скуловая ширина, мм (48 и 38)	101,3	97,0
Высота черепа, мм (46 и 35)	40,9	38,7

(в скобках «п» – число измеренных экз.) (по: Каньшиев, 1998)

Четкие различия между видами прослеживаются, однако, в строении черепа (рис. 25), а также их кариотипов. У европейского бобра число хромосом – 48, у канадского – 40 (Лавров, Орлов, 1973). Сравнение особенностей экологии видов приводится ниже.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Первые канадские бобры появились в России в начале 1950-х гг. почти одновременно – в Сортавальском и Суоярвском районах Карелии и на Карельском перешейке Ленинградской обл. (Заикин, 1959; Сегаль, Орлова, 1961, Данилов, 1962а, б, 1972; Иванов, 1975). Произошло это в результате их расселения из Финляндии, где этих животных выпускали в середине 1930-х гг. (см. рис. 22).

Наиболее вероятными путями проникновения бобров в Карелию следует считать озерно-речные системы, общие для Карелии и Финляндии, такие как Кокколан-йоки, Киттен-йоки, Ювань-йоки, Лиекса-Лендерка. Все эти реки берут начало в Финляндии в районе распространения канадских бобров.

Первоначальная приуроченность их поселений к советско-финляндской границе и озерно-

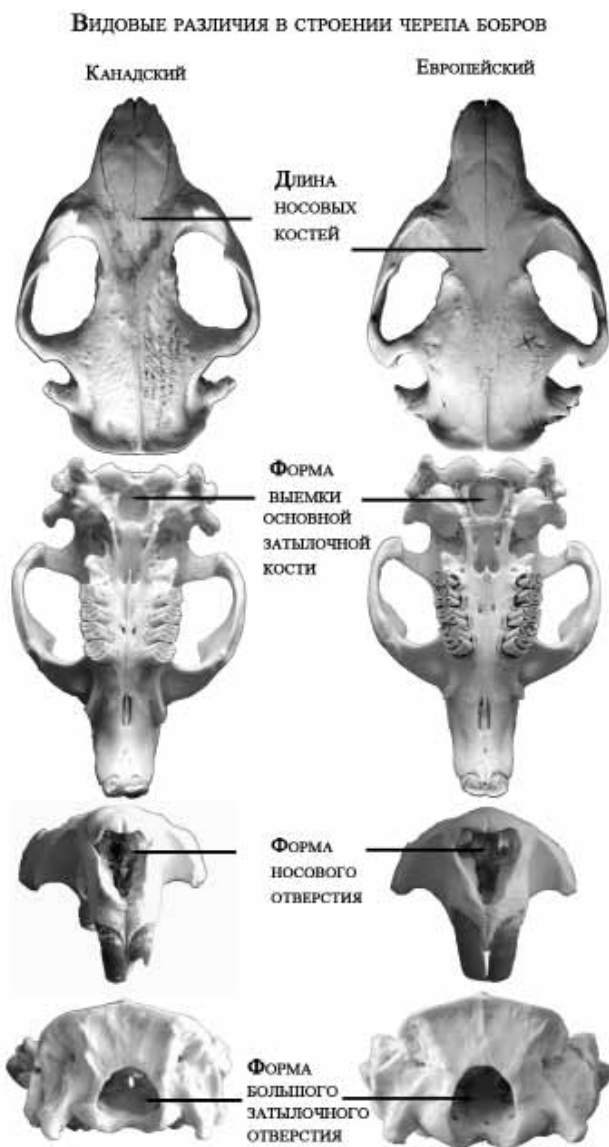


Рис. 25. Видовые различия в строении черепа канадского (североамериканского) и европейского (евразийского) бобров (составили: Ф. Федоров и В. Каньшиев)

речным системам, общим для Карелии и Финляндии, постепенно исчезала. Бобры довольно быстро продвигались на юг и восток республики. В результате еще в 1980-е гг. они достигли и самых восточных районов – Беломорского и Сегежского, а в 1990-е появились и в Архангельской обл. (см. рис. 21).

Быстрому расселению животных способствовали особенности гидрографии Карелии – обилие рек, ручьев, различных по величине озер, часто соединенных между собой, распределение и запасы кормовых ресурсов. Успешному распространению бобров в южных и центральных районах Карелии способствовали также выпуски здесь животных, отловленных на северо-западе республики (см. рис. 22).

Мы попытались рассчитать скорость расселения канадских бобров в разных частях Карелии. На юге их первые поселения были обнаружены в Сортавальском р-оне в 10–15 км от границы с Финляндией. Если принять за исходный год появления животных – 1953-й, а за «конечный» – 1956-й, т. е. год обнаружения их в заливе Ладожского озера (на 25 км Выборгского шоссе), то скорость расселения животных по району составит примерно 8 км в год. Но такой расчет для полуводных животных представляет лишь общий интерес и не говорит об истинной скорости расселения, поскольку бобры расселяются преимущественно по водоемам. В этом случае, проследив все возможные пути их перемещения, мы определили скорость расселения животных равной 12–19 км в год (Данилов, 1975а).

В местах выпуска бобров из северо-западных территорий Карелии в южной ее части, где условия обитания этих животных близки к оптимальным, скорость их расселения была еще меньше. Так после выпуска первых зверей на р. Мойке в 1964 г. их потомки основали новое поселение на р. Падозерке в 1967 г., пройдя р. Мойку, ее приток, далее вверх по р. Кутижме, ручью Ули-оя до его истоков, а далее болотами до истоков р. Падозерки. По этим данным скорость расселения животных может быть определена в 4 км в год по прямой и 8 км – по водной системе.

Расчет темпов распространения бобров в западной Карелии показал, что они составляют – 18 км в год по прямой, а по водным путям – около 30 км в год (Данилов и др., 1974а).

Последовательный процесс расселения животных с точной датировкой начала формирования колоний удалось проследить на некоторых озерно-речных системах в западной Карелии. Вот как это происходило на озерно-речной системе Конгело. Первое поселение здесь было обнаружено в 1956 г., в месте впадения р. Конгело в оз. Сакрь-ярви, второе – в 1959 г., в 2 км от первого, вверх по течению реки, третье сформировалось в 1961 г., в 2,5 км от второго, четвертое – в 1963 г., в 1 км от третьего, а пятое – в 1965 г., в 1,5 км от четвертого. Все новые колонии возникали вверх по течению реки, с интервалом в 2–3 года, т. е. через срок, за который молодые бобры становятся половозрелыми, самостоятельными и приносят потомство. Расселение молодых вверх по течению – это своего рода правило, которое, однако, нарушается, если в верхнем течении нет мест, благоприятных для обитания животных. В Карелии и взрослые звери вынуждены довольно часто менять место жительства из-за истощения кормовых ресурсов, но и в этих случаях расселение идет преимущественно против течения.

Выпуски канадских бобров в пределах республики были успешными. В большинстве новых мест уже на следующий год после выпуска регистрировали молодняк, а через год-два и формирование дочерних поселений.

Вместе с тем все очаги обитания канадского и европейского бобров в Карелии были территориально разобщены. Ближайшие их поселения разделяло расстояние в 50–70 км. Именно тогда, опасаясь взаимопроникновения одного вида в пределы обитания другого и потери контроля за размещением животных, мы предложили создать так называемую нейтральную зону по границе области распространения канадского и европейского бобров и производить в ней отлов всех животных. Учитывая скорость расселения животных, ширина ее должна была быть не менее 30 км. Создать ее предлагалось по водоразделу рек Шуи и Свири, т. е. приблизительно по линии шоссейной дороги Петрозаводск – Олонец. Только при реализации этой программы можно было рассчитывать на продолжительное сохранение в чистоте популяции канадского бобра в Карелии (Данилов, 1972а; 1975а).

Однако этого сделано не было, более того, вскоре регулярные наблюдения за расселением животных были приостановлены. К ним мы вернулись лишь в начале 2000-х гг., когда обсуждалась программа международного проекта по оценке результатов акклиматизации бобров на Европейском Севере. Был начат также сбор материала по определению видовой принадлежности животных в местах выпусков канадских бобров и предполагаемой зоне распространения бобров европейских. Результаты оказались самыми неожиданными.

Мы предполагали, что в случае соприкосновения зон обитания видов, европейские бобры будут вытесняться канадскими, как это произошло, например, в Финляндии, но случилось обратное. Более того, европейские бобры оккупировали территории мест интродукции, вытеснили из них канадских бобров и подошли вплотную к очагу их обитания, возникшему в процессе естественного расселения этих животных. В середине 2000-х ближайšie поселения видов разделяла дистанция в 30 км по прямой, сейчас случается, что животные обоих видов живут на одном водоеме в непосредственной близости друг от друга. Приходится констатировать, что в южной Карелии в настоящее время во всех местах, где мы выпускали канадских бобров и где вполне благополучно существовали их поселения, ныне обитают бобры европейские (см. рис. 21).

Иное наблюдается на севере, где канадские бобры, расселяясь на восток, проникли на 70 и более км вглубь Архангельской обл., на территорию, заселенную европейским бобром еще в 1960-е гг. С сожалением приходится констатировать, что механизмы происходящего явления неизвестны (Danilov, Fyodorov, 2012).

Первый учет канадских бобров в республике, проведенный нами в начале 1970-х гг. совместно со старшим охотоведом Госохотинспекции Г. А. Троицким, выявил 37 поселений канадского бобра с общей численностью животных 120–160 особей. В 1964 г. в Суоярвском р-оне одна семья бобров была отловлена и переселена в Пряжинский р-он с целью быстрее заселения этими животными южных районов республики. После отлова Л. С. Лавров (1965), который в нем участвовал, провел определение видовой принадлежности бобров западнокарельского очага и подтвердил ранее высказанное А. Н. Сегалем (1961) и нами (Данилов, 1962) предположение о проникновении в Карелию канадских бобров.

В начале 1970-х гг. была выполнена довольно полная инвентаризация бобров на территории республики. В результате было учтено 139 поселений канадского бобра с общей численностью животных 550–600 зверей (Данилов, 1972а, б). Но уже через 5 лет – в 1976 г. численность животных увеличилась почти вдвое. Тогда насчитывалось 235 поселений канадского бобра с 1100–1200 животными (Данилов, 1979). Таким образом, прирост популяции в первые годы акклиматизации вида достигал 20 %.

Через 10 лет – в 1986 г. население канадских бобров в Карелии оценивалось в 2000–2200 экз. (Каньшиев, Никаноров, 1988). Исходя из этих данных, прирост населения животных составил уже 11 %.

Очередная инвентаризация бобров была осуществлена в 2000–2001 гг. (Данилов и др., 2003). Тогда примерно треть территории республики не была обследована, а общая численность животных определена с экстраполяцией средних значений численности на эту часть региона. В результате население канадского бобра было оценено в 4 тыс. зверей. Расчетный прирост популяции, построенный на этих данных, оказался всего 7 %. Разумеется, такой расчет прироста населения животных нельзя признать вполне репрезентативным, но он вполне отражает динамику процесса акклиматизации нового вида. И, наконец, последняя оценка 2012 г., которая для большей части республики была экспертной, определила численность нового вида в 12 тыс. зверей (Danilov, Fyodorov, 2012).

Особенности экологии. Анализ особенностей экологии канадского и европейского бобров, выполненный нами ранее (Данилов, 1972а, 1975; Данилов, Каньшиев, 1983), базировался на данных, собранных по европейскому бобру в южных областях Северо-Запада России и в некоторых удаленных от Карелии регионах (Соловьев, Тюрин, 1971а, б). Материалы по экологии канадского бобра собраны преимущественно в северо-западных районах Карелии. Такое сравнение не учитывало ряда ландшафтно-экологических особенностей этих местностей – гидрографии, характера берегов водоемов и древесно-кустарниковой растительности, произрастающей по их берегам. В результате были сделаны некоторые ошибочные выводы, в частности, о большей строительной активности канадских бобров, о более легком переходе их с предпочитаемого корма – осины на вынужденный – березу, а также более охотном поселении их на озерах.

В приводимых ниже материалах, собранных в совершенно одинаковых экологических условиях для обоих видов – некоторые поселения животных разных видов располагались на одних и тех же водоемах, или их отделяли друг от друга всего от 30 до 7 км – мы и попытались вновь сравнить некоторые особенности экологии канадского (североамериканского) и европейского (евразийского) бобров (Данилов, Федоров, 2015; Danilov, Fyodorov, 2012).

Биотопическое распределение канадского бобра несколько не отличается от такового бобра европейского. Его поселения встречены на всех типах естественных водоемов – от самых малых ручьев до крупных озер, даже таких как Ладожское и Онежское, равно как и на искусственных водных системах от лесоосушительных канав и лесных пожарных водоемов до водохранилищ гидроэлектростанций. Следы жизнедеятельности бобров летом обычны как на тихих плесах, так на порогах и перекатах рек. Вместе с тем, нельзя не отметить особенность биотопического

распределения животных, связанную со спецификой гидрографии на северо-западе изучаемого региона, а именно насыщенностью территории озерами. В результате многие поселения основаны здесь бобрами на берегах озер разного типа.

Сравнительный анализ размещения поселений бобров на водоемах разных категорий в зоне обитания обоих видов показал, что они одинаково охотно заселяют и озера, и реки, и ручьи, и каналы, если по берегам этих водоемов и водотоков произрастают осины, ивы и березы:

	абс.	%
Реки и ручьи	13	20,6
Озера	32	50,8
Мелиоративные каналы	18	28,6
Всего	63	

В последние годы бобровые поселения все чаще регистрируются на канавах лесоосушительной мелиорации. Продолжительность существования этих угодий варьирует от 10 до 60 лет. За это время на кавальерах этих канав и вблизи них сформировались полосы лиственных насаждений из березы, осины, ивы, рябины, ольхи серой, что сделало их привлекательными для всех растительноядных животных – лося, зайца-беляка, бобра, мелких млекопитающих. В результате болота с редкой сосной и низкорослые заболоченные сосняки, где раньше лоси бывали лишь проходом, заячьи следы встречались единично, а бобров и быть не могло, превратились в продуктивные охотничьи угодья. Более того, после зарастания канав лиственными деревьями и кустарниками увеличилась мозаика угодий не только внутри данных биотопов, но и на всей территории республики. Дело в том, что мелиорация осуществлялась отдельными массивами болот и заболоченных территорий, разбросанных по всей Карелии, что и дает основание говорить об увеличении мозаичности стадий и улучшении местообитаний многих видов птиц и зверей. Площадь, пройденная такой мелиорацией в Карелии – 640 тыс. га, а протяженность только магистральных канав – 13,5 тыс. км.

Активно осваивают бобры также каналы сельскохозяйственной мелиорации, причем не только по контуру осушенной территории, на границе с лесом, но и в центре больших открытых полей. Это объясняется тем, что ухода за дренажной системой в последние 10–15 лет не ведется, и все каналы зарастают теми же лиственными деревьями и кустарниками и превращаются в пригодные для бобров угодья.

Питание. Основу питания канадского бобра в Карелии, как и бобра европейского составляют те же древесно-кустарниковые породы – осина, ивы, береза. Одинаков и набор травянистых растений, используемых обоими видами в пищу. Вместе с тем прослеживаются географические изменения состава кормов этих животных в пределах изучаемого региона, % участия в рационе (Данилов, Каньшиев, 1983):

Район исследований	Осина	Ивы	Береза	Ольха серая	Прочие породы
Карелия:					
северо-западные районы	2,0	1,0	67,0	30,0	–
южные районы	60,0	2,0	5,0	29,0	4,0
Карельский перешеек	52,3	6,1	6,2	35,4	–

Эти различия объясняются наличием и доступностью тех или иных древесно-кустарниковых растений в местах обитания животных. По берегам северных водоемов, равно как и в составе лесных массивов, ивы и осины встречаются редко и в небольшом количестве. Из лиственных пород на севере преобладает береза. В такой ситуации даже единичные осины, растущие на значительном расстоянии от уреза воды (до 100 м), бывают срублены бобрами в первые же годы их жизни на этом месте.

Интересной особенностью питания бобра в изучаемом регионе является довольно значительная доля в его рационе ольхи серой. По наблюдениям П. Д. Иванова на Карельском перешейке, ольху особенно охотно поедают летом молодые звери – сеголетки, при этом рядом со срубленными деревьями ольхи росли и оставались нетронутыми осины и ивы (Иванов, 1975).

Спектр питания бобра в пределах одной местности и даже одного урочища может отличаться в зависимости от наличия тех или иных кормов. Так, на территории нашего стационара в поселении, расположенном в придорожной канаве, бобры питаются исключительно березой, поскольку другие деревья и кустарники здесь не растут. Одновременно семья зверей, живущая на реке в 500 м от первой, кормится только ивами и осиной.

Сезонная смена питания у канадского бобра происходит по той же схеме, что и у европейского. При этом и для канадского, и для европейского бобров в северных частях их ареалов характерно значительное участие в летнем рационе древесно-кустарниковой растительности, особенно коры, молодых побегов и листьев ив. Это не что иное как следствие бедности видового состава и массы водно-болотной растительности в северных частях изучаемого региона (Семенов-Тян-Шанский, 1938; Данилов, 1972а).

Опытным путем, при передержке животных после отлова, установлено, что взрослый канадский бобр летом за сутки съедает 800 г осиновой коры (Данилов, Каньшиев, 1983). Близкие к нашим данные находим у Ф. Бреннера (Brenner, 1967), который пишет, что зимой суточное потребление корма взрослым зверем составляет – 960, а в среднем за год 650 г коры осины. Подобное же количество коры – один кг как дневную норму называет и Свендсен (Svendsen, 1980).

Скудость кормовых ресурсов бобров в северных районах Карелии определяет и некоторые другие особенности их экологии, а именно непродолжительное существование семьи на одном месте и большие по протяженности кормовые участки. Наблюдения за поселениями бобров, время образования которых известно, показало, что средняя продолжительность жизни семьи из 5–6 животных на одном месте в северо-западной Карелии составляет 5–6 лет. На юге республики, где продуктивность угодий значительно выше, продолжительность существования такой же семьи на одном месте – 7–8 лет (Данилов, 1975а).

Участки обитания бобровых семей в Карелии при разнообразии типов водоемов также весьма различны. Семья может занимать отдельное небольшое озеро, участок крупного озера, ручей, часть реки, участок магистрального мелиоративного канала и даже часть придорожного кювета. Размеры участков зависят от числа животных в семье, но главным образом от запаса корма и варьируют от 300–500 м

до 1,5 км на реках, от 100 до 500 м на больших озерах и от 300 м до одного км на мелиоративных канавах.

Строительная деятельность. Формы проявления строительной деятельности канадского бобра несколько не отличаются от таковых бобра европейского (табл. 7). Вместе с тем прослеживается географическая изменчивость строительной активности животных обоих видов. Этот тип жизнедеятельности бобров особенно ярко выражен в Карелии и на Карельском перешейке. Здесь среди жилищ животных значительно больше хаток, чем в других районах Ленинградской обл. и еще южнее – в Псковской обл. Чаше здесь встречаются и плотины, при этом во многих поселениях животные возводят целый каскад – 2–5 плотин. Сейчас, имея возможность сравнить эти формы поведения обоих видов в равных экологических условиях, мы приходим к заключению, что видовой специфики здесь не просматривается, а различия связаны с особенностями геоморфологии, а, соответственно, и гидрографии Карелии и Карельского перешейка (Данилов, Федоров, 2015).

Геоморфологические особенности этих территорий определили характер прежде всего проточных водоемов – рек, речек и ручьев. Многие из них или их участки – это водотоки, короткие по протяженности, узкие, с каменистым руслом и берегами, без выраженных пойм, часто сжатые холмами и даже скалами. В противоположность им другие малые реки и ручьи или их участки проходят по низинным, заболоченным местам, и такой тип водоема также характерен для описываемой местности. Именно эти особенности водотоков и их берегов вынуждают бобров строить плотины для подъема уровня воды в водоемах первого типа и хатки на водоемах второго типа, поскольку норы в болотистых местах вырыть невозможно.

Размножение. Одна из особенностей размножения канадского бобра – это его сравнительно раннее половое созревание. По данным американских исследователей (Henry, Bookhout, 1969), в Огайо у 40 % самок в возрасте 1,5–2 лет была отмечена овуляция. Однако как отмечают сами авторы, далеко не все молодые самки, пришедшие в течку, принимают участие в размножении.

В одной из самых полных публикаций о размножении канадского бобра (Osborn, 1953) автор, изучавший их в том же регионе, что и вышеназванные исследователи, пишет, что в возрасте 1,5–2 лет размножаются и приносят приплод 22,2 % самок, а среди взрослых самок доля размножающихся особей достигает 90 %. Несколько меньшую цифру – 77,8 % называют Генри и Бокхот (Henry, Bookhot, 1969).

Этот показатель равен таковому для европейского бобра, у которого в южных областях лесной зоны, т. е. в условиях, близких к оптимальным, он варьирует от 70 до 90 % (см. выше – очерк экологии европейского бобра). В северных частях ареала в размножении участвует значительно меньше – от 33,3 до 53,8 % самок (Соловьев, 1973). Более того, Ю. П. Язан (1963) считает, что большинство взрослых самок (60 %) в Печорской тайге участвуют в размножении через год.

Наблюдения за канадскими бобрами в Карелии и подсчет поселений с сеголетками показали, что семьи с размножающимися самками составляют 54,2 % от общего числа поселений. Таким образом, и на севере этот показатель у канадского бобра несколько выше среднего значения такового у бобра европейского и равен его максимуму на Европейском Севере.

Гон у канадского бобра в Карелии проходит в феврале–марте, массовое рождение молодых – в конце мая – начале июня. Известны случаи и более позднего рождения бобрят. Так, в 1976 г. во время отлова животных для расселения одна из взрослых самок оказалась беременной и в конце августа на базе передержки родила двух бобрят (Данилов, Каньшиев, 1983).

Одно из самых существенных различий биологии размножения канадского и европейского бобров – это их плодовитость (табл. 9). У канадского бобра она значительно выше. Так, Е. Бикель (Bickel, 1970), описывая работы М. Вивера по промышленному разведению бобров, указывает, что на ферме пометы даже в 7–10 бобрят были нередки. Максимальное число эмбрионов, известное для канадского бобра – 12, было обнаружено у самки, добытой в штате Альберта (США), а средняя плодовитость там же, рассчитанная по числу бобрят в выводке, составила 3–4 бобренка (Nowak, 1977).

Таблица 9

Сравнительная характеристика некоторых особенностей размножения канадского и европейского бобров

Основные показатели	Европейский бобр	Канадский бобр
Время гона	февраль–март	март
Продолжительность беременности, дни (дни)	103–110	100–110
Рождение молодых	май	май
Плодовитость:		
– средняя	около 3-х	4
– наибольшая	6	12
Половозрелость, лет	3	1,5 года (75 %)
Количество поколений в семье	3	2–3
Возраст расселяющихся животных, лет	2–2,5	1,5–2

Высокая плодовитость канадских бобров отмечается и финскими исследователями. По данным С. Лаhti и М. Хелминена (Lahti, Htlminen, 1974) наибольшее число эмбрионов у одной самки – 8, а среднее число бобрят в выводке – 4,7 экз.

В Карелии, по данным отлова и визуальных наблюдений, в выводке в среднем насчитывается 3,3 бобренка:

Число бобрят в выводке	1	2	3	4	5
Число выводков: абс.	–	3	5	6	1
Число выводков, %		20,0	33,4	40,0	10,6
Средний размер выводка, экз.			3,3		

На Карельском перешейке этот показатель несколько выше, немногим больше и размер семьи, которая в Карелии в среднем состоит из 4 экз. (n = 87), а на Карельском перешейке из – 4,3 экз. (n = 66). Самая большая семья, по наблюдениям П. Д. Иванова, состояла из 10 зверей: двух взрослых, трех годовиков и пяти сеголетков (Иванов, 1975). Несмотря на довольно скудную кормовую базу у канадских бобров в Карелии доля поселений из одиночных животных здесь не превышает 10 %, т. е.

их примерно столько же, сколько и у европейских бобров. Нет достоверных различий между видами, обитающими в сходных условиях, и в количественном составе семьи (Данилов, Каньшиев, 1983).

Среди животных, добытых во время промысла ($n = 139$), самцов оказалось 71 или 51 %, что позволяет говорить о равном соотношении полов в выборке, очевидно, и в естественных условиях оно одинаково, поскольку избирательности капканного промысла бобров не отмечено. Для характеристики возрастной структуры мы использовали данные П. Д. Иванова (1975) по Карельскому перешейку Ленинградской обл. Им осмотрено 106 зверей, из них сеголетки оставляли 25,5, годовики – 16 и взрослые (старше 2 лет) – 58,5 %; соотношение самцов и самок в этой выборке было 1 : 1.

Резюмируя этот хотя и далеко не полный сравнительный анализ особенностей экологии канадского и европейского бобров, в сходных ландшафтно-экологических условиях Карелии и Карельского перешейка следует заключить – различий между видами нет.

Управление популяциями. Использование популяции канадского бобра началась в Карелии в 1964 г., когда была отловлена первая семья для расселения в пределах республики. В последующем с 1977 по 1984 гг. было отловлено и выпущено еще 113 бобров.

Промысел канадского бобра был начат в 1977 г. С самого начала и до сегодняшнего дня бобры добываются по специальным лицензиям. Однако организованного промысла, равно как и заготовки шкур и бобровой струи в республике нет. Это в первую очередь объясняется отсутствием монополии государства на закупку шкурок диких пушных зверей и крайне низкой ценой на шкуру бобра. В будущем для организации промысла и спортивной охоты на бобра, а, соответственно, и управления популяцией этого ценнейшего и в охотничьем, и в биоценотическом отношении зверя следует использовать его ресурсы по территориальному принципу. Право ведения хозяйства «на бобра» и ответственность при этом должен нести юридический или физический владелец территории охотничьего хозяйства, где обитают бобры.

Другая не менее важная и привлекательная сторона использования бобров – это включение в программы учебного и экологического туризма посещения их поселений, наблюдение за животными и другие формы знакомства с этими представителями животного мира.

ОТРЯД ХИЩНЫЕ – CARNIVORA

Широкое распространение хищных зверей во всех ландшафтных зонах и биотопах, даже сильно трансформированных деятельностью человека, высокая биологическая активность, экологическая пластичность, многообразие взаимоотношений с различными элементами экосистем, противоречивые и непростые взаимоотношения с человеком – все это определяет важную роль хищных зверей в природе, их большое значение в сфере хозяйственной деятельности человека.

Во всех биоценозах хищники находятся на вершине пищевой пирамиды, замыкая трофические цепи природных комплексов. Одна из основных их биоценологических функций – регулирование численности и состояния популяций их жертв. Последнее имеет также важное прикладное значение особенно в отношении крупных хищных и копытных зверей. Велика роль хищников в распространении возбудителей трансмиссивных заболеваний. Одновременно хищники ограничивают численность таких носителей природно-очаговых болезней, как мелкие млекопитающие – грызуны, насекомоядные и птицы.

Крупные хищные звери – ценные объекты спортивной или любительской охоты. Ее популярность и ценность этих зверей как охотничьих трофеев неизмеримо возросли в последние годы. Неограниченный спрос на продукцию этой охоты – шкуры, медвежью желчь, так называемые части тела: лапы, клыки, когти и пр. множат и без того чрезвычайно возросшее браконьерство. Одинаково велик и нелегальный промысел пушных хищных зверей – куницы, норки, выдры, россомахи. Этот фактор, ранее не влиявший на состояние популяций хищников в северных областях Европейской части России, в том числе и Карелии, стал реальной угрозой сокращения численности и ареала россомахи, выдры, медведя.

Особенности экологии хищных млекопитающих, использование их популяций и охрана не раз привлекали внимание исследователей. Это и хорошо известные публикации Г. А. Новикова, О. И. Семенова-Тян-Шанского, Н. К. Верещагина, А. А. Насимовича и других, а также наши ранее опубликованные статьи и монографии – «Куницы Северо-Запада СССР» и «Хищные звери Северо-Запада СССР», а также первое издание настоящей монографии. Однако со дня выхода последней книги прошло 10 лет. Появились новые интересные материалы по биологии видов, пополнились ряды наблюдений за состоянием популяций, взаимоотношениями животных в биоценозах и с человеком, использованием их ресурсов и охране. Удалось также выявить некоторые закономерности динамики популяций и механизмы управления этими процессами на разных фазах изменений численности и разной силы влияния естественных и антропогенных факторов.

Это вызвало необходимость анализа и обобщения данных многолетних мониторинговых наблюдений, их анализа в масштабах ландшафтно-экологического деления территории, а также единиц управления ресурсами, т. е. административно-территориального деления. Одна из прикладных проблем, связанных с этими исследованиями, это разработка новых экологически обоснованных принципов использования и сохранения популяций хищных зверей в современных условиях.

СЕМЕЙСТВО СОБАЧЬИ – CANIDAE

Енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides* Gray.

Енотовидная собака – новый для фауны Карелии вид. Она появилась здесь в результате расселения животных, выпущенных в соседней Ленинградской обл. Первых 50 зверей выпустили в 1936 г. в Бокситогорском (бывш. Ефимовском) р-оне в 35 км севернее станции Ефимовской (Морозов, 1970а). Это место находится

в 160 км от административной границы Карелии, однако уже через 2 года (осенью 1938 г.) в окрестностях д. Горное Шелтозеро (Прионежский р-он) была поймана первая самка этого вида (Марвин, 1959) (рис. 26). Таким образом, скорость расселения хищника в первые годы составила 80 км в год (по прямой).

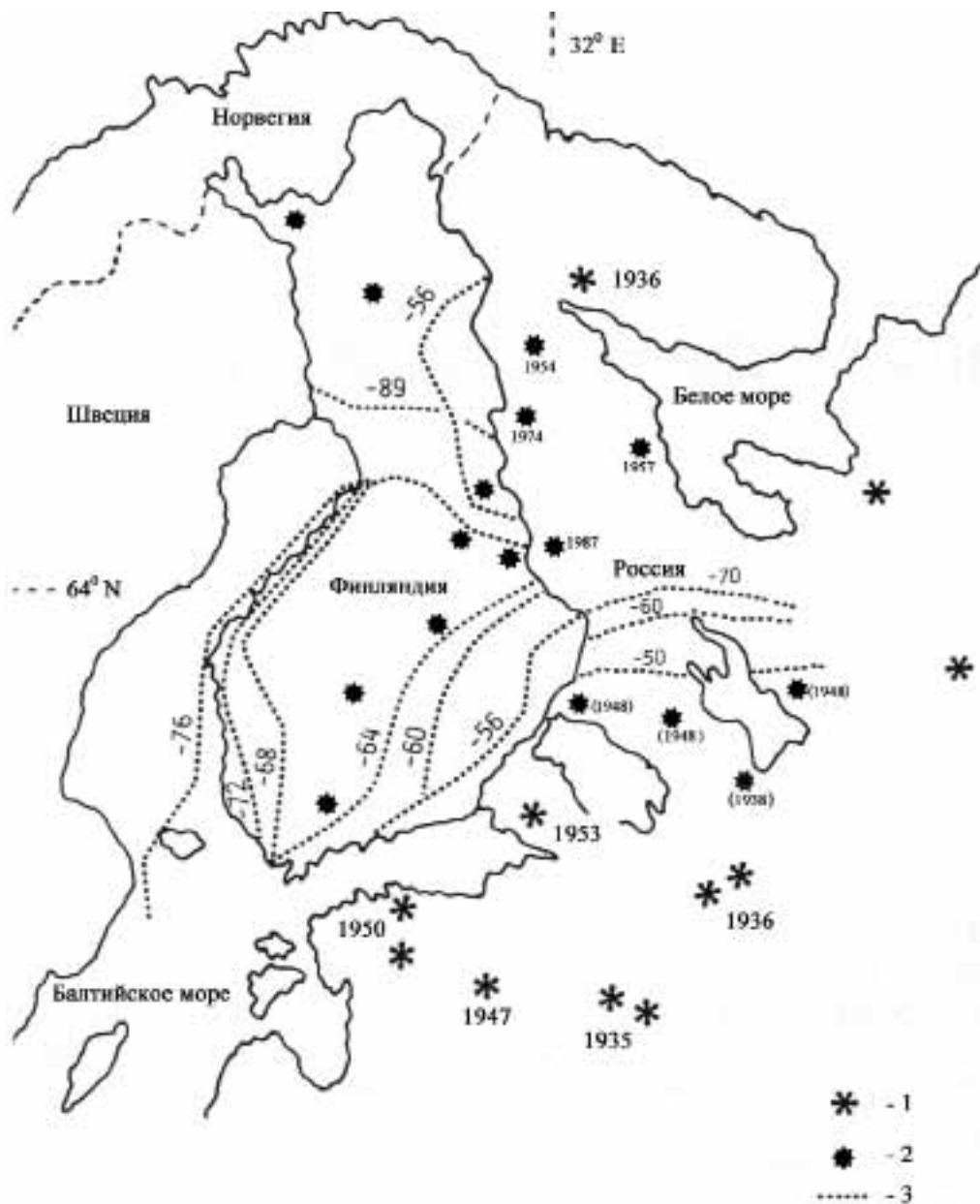


Рис. 26. Интродукция и распространение енотовидной собаки в Восточной Фенноскандии: 1 – выпуски животных, 2 – встречи и добыча зверей в Финляндии и Карелии, в скобках – год, 3 – граница распространения в разные годы (по: Лавров, 1971; Helle, Kauhala, 1987, с нашими дополнениями)

В 1953 г. 82 енотовидных собаки выпустили на Карельском перешейке Ленинградской обл., в Приозерском р-оне, в 30 км юго-западнее г. Приозерска, т. е. менее чем в 30 км от Карелии и в 60 км от Финляндии. Однако первые звери были добыты в северо-западном Приладожье, в Лахденпохском и Сортавальском районах еще в 1948 г. Таким образом, последний выпуск животных на Карельском перешейке лишь ускорил расселение и рост численности вида здесь, в Приладожье, откуда енотовидная собака проникла и в южную Финляндию. Подтверждение этому находим в публикациях финских зоологов, которые проводят границу распространения вида в Финляндии в середине 1950-х гг. вдоль российско-финляндской границы на удалении от нее на 50–70 км (см. рис. 26).

Еще раньше этих выпусков, в 1935 г. в Мурманскую обл. завезли 30 енотовидных собак и выпустили в нижнем течении р. Умбы (Терский р-он). Однако условия Кольского п-ова оказались слишком суровы для этих животных и вскоре они полностью исчезли (Лавров, 1946, 1971). В дальнейшем, при оценке результатов интродукции енотовидной собаки на севере это заключение о неудаче опыта, сделанное Н. П. Лавровым, повторялось всеми, кто касался этой темы (Марвин, 1959; Данилов и др., 1979; Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Насимович, 1985).

Известно, однако, несколько случаев добычи енотовидных собак в Лоухском, Калевальском и Беломорском районах Карелии, куда эти животные могли попасть именно с Кольского п-ова (такое предположение высказывал еще М. Я. Марвин (1959). Есть также основание полагать, что появление этих хищников в финской Лапландии возле границ с Россией в конце 1930-х – 1940-е гг. есть результат расселения зверей, происходящих от животных, выпущенных в 1935 г. в Мурманской обл. Затруднения возникают лишь при попытке объяснить их появление и проследить пути проникновения енотовидных собак в центральные и северные части Финляндии в уже упомянутые годы (см. рис. 26).

Мы предполагаем, что расселение животных из южного очага акклиматизации (Бокситогорский р-он Ленинградской обл.) шло в Карелии по межозерью (перешеек между Ладогой и Онегой) и вдоль побережья этих озер – на север и на запад до Финляндии, а уже далее на север по территории этой страны. Такое предположение основано на специфике биотопов Финляндии, которые представлены разрозненными и разновозрастными лесами с большим вкраплением сельскохозяйственных угодий, хуторов и малых населенных пунктов. Такие угодья значительно богаче и кормом, и убежищами енотовидной собаки по сравнению со сплошными лесными массивами, тогда еще существовавшими в западной и центральной Карелии.

На юге Карелии расселение животных происходило довольно быстро, в результате уже в конце 1940-х гг. шкурки енотовидных собак стали поступать на заготовительные пункты из южных районов республики регулярно, хотя и единично. В 1948 г. первая шкурка была получена из Пудожского р-она. Очевидно, в этот самый восточный район Карелии, отделенный естественными преградами от Ленинградской обл. и южных районов Карелии, эти звери проникли уже из Архангельской обл.

Наибольшая численность хищника и самое широкое распространение его в Карелии приходится на конец 1950-х гг. Тогда же зверьков добывали в Лоухском, Беломорском, Калевальском, Сегежском районах Карелии.

Распределение животных в Карелии и на всей территории Северо-Запада России неравномерно. Численность вида снижается с юга на север, составляла в среднем: в Псковской обл. – 0,46, Новгородской – 0,53, Ленинградской – 0,30 экз. на 1000 га (Данилов и др., 1979). В Карелии по материалам учетов, выполненных в 1970-е гг. охотниками-корреспондентами, численность енотовидной собаки в самых южных районах республики составляла 0,28 экз. на 1000 га (Данилов и др., 1979). Очевидно, это было время максимальной численности вида на Северо-Западе и на северном пределе ареала, поскольку во все последующие годы даже в южных районах Карелии она не превышала в среднем – 0,05 экз. на 1000 га.

Биотопическое распределение. Встречи зверей и следов их жизнедеятельности свидетельствуют о явно выраженном предпочтении, отдаваемом ими таким биотопам как побережье и окрестности водоемов, особенно пойменные участки рек и низинные, заросшие водно-болотной растительностью и кустарниками берега озер. Следы животных часто встречаются также на окраинах полей, в перелесках между ними, на зарастающих вырубках, лесных опушках и сенокосах. Судя по частоте таких встреч, звери предпочитают охотиться вдоль границ разных биотопов. Сплошных лесных массивов они избегают. Такое распределение животных, т. е. предпочтение, отдаваемое ими прибрежным и полуоткрытым стациям, особенно характерно для нового вида на северном пределе ареала. При этом существенных различий биотопического распределения в разных областях Северо-Запада не обнаружено. На юге – в Псковской и Новгородской областях животные чаще встречаются и оставляют следы по окраинам моховых и осоковых болот, в пойменных ивняках. В Ленинградской обл. – на зарастающих вырубках и по окраинам сельскохозяйственных угодий. В Карелии – преимущественно по берегам многочисленных здесь озер и в окрестностях населенных пунктов (Данилов и др., 1979):

Биотоп	Встреч, % (n = 122)
Сосновые леса	1,6
Еловые леса	0,8
Лиственные леса	4,9
Смешанные леса	24,6
Зарастающие вырубки	6,6
Побережье водоемов	24,6
Пойменные кустарники	8,2
Заросли тростника	4,1
Моховые и осоковые болота	18,9
Сельскохозяйственные угодья	5,7

А. А. Насимович (1985), сравнивая местообитания енотовидной собаки на ее родине и в местах акклиматизации в северной Европе, отмечает общее сходство типов биотопов, предпочитаемых животными, особенно тяготение их к водоемам. Это связано, прежде всего, с распределением основных жертв хищника – мелких млекопитающих, земноводных, насекомых, водоплавающих птиц, растительных кормов, особенно ягод, а также хорошими защитными качествами таких биотопов.

Участок обитания. Жилища. Размер суточных перемещений и участка обитания зимоспящего зверя определить без использования специального оборудования можно лишь приблизительно, основываясь на данных тропления животных поздней осенью и весной. Однако в это время суточные перемещения животных либо очень невелики, накануне перехода к зимнему сну, либо намного превышают протяженность обычного охотничьего хода вследствие скудости кормов ранней весной. Так, по данным М. Х. Геллера (1959) длина хода енотовидной собаки на Северо-Западе поздней осенью равнялась 2–3, в зимние оттепели 3–6, а ранней весной – 15–20 км. По наблюдениям О. С. Русакова (Данилов и др., 1979) суточный ход енотовидной собаки в начале весны и осени колеблется от 6 до 12 км и в среднем был в 3 раза длиннее, чем в конце этих сезонов.

По данным финских исследователей, изучавших использование территории енотовидной собакой с помощью радиотелеметрии в южной Финляндии, средняя протяженность дневного пути зверей в июле была 4390 м. Пара – самка и самец с выводком были более подвижны и проходили в среднем 6500 м, но в противоположность одиночным животным они были активны и в дневное время. В ноябре подвижность зверей снижается и длина хода взрослых собак сокращается до 3125 м в день. Молодые животные, напротив, расселяясь, начинают перемещаться на большие расстояния, проходя в среднем 4945 м. Большинство молодых во время расселения уходят от места мечения на 2–10 км, но почти пятая часть сеголетков, за которыми велось наблюдение, ушли на 20 км и более (Helle&Taskinen, 1981).

По данным тех же исследователей средний размер участка обитания взрослых животных составляет 727 (250–1124) га; при этом различий площади индивидуальных участков, занимаемых самцами и самками, нет.

Средний максимальный размер участка обитания взрослого хищника, измеренный в том же районе Финляндии, составляет 9,5 км², а ядро или наиболее осваиваемая часть территории в три раза меньше – 3,4 км². У молодых осенью средний максимальный размер участка почти вдвое больше – 15,7 (9,9–25,7), при размере ядра участка – 5,4 (2,8–8,2) км² (Kauhala, Helle, 1992).

Индивидуальные участки взрослых животных одного пола не перекрываются, но пара – самец и самка, составляющие семью, охотятся на одной территории (рис. 27).

Условия жизни енотовидной собаки в южной Финляндии, где выполнялись исследования, результаты которых приведены выше, весьма сходны с таковыми на юге Карельского перешейка Ленинградской обл. Подобные же условия преобладают и вдоль Карельского побережья Ладоги. Это дает основание считать, что и на юге Карелии размеры участков обитания хищников не намного больше.

Жилища енотовидной собаки разнообразны – это и постоянные, где звери зимуют или выводят потомство, и временные, в которых хищники регулярно или случайно проводят дневное время. В южной Карелии было найдено всего 10 жилищ енотовидной собаки; одно располагалось в норе, вырытой в груде земли, собранной бульдозером при очистке полей, 2 – под разрушенными постройками человека (старые сенные сараи), 4 – в кучах валежника и бурелома и 3 – в дуплах и корнях упавших деревьев (крупные осины). По данным В. Ф. Морозова (1970) зимой в Ленинградской обл. енотовидных собак находили чаще всего в норах – 40 % встреч,

остальные 60 % пришлось на дупла упавших деревьев, кучи бурелома, выворотни корней, землянки и т. п. старые постройки человека. Летом, напротив, 63 % выводков найдено в норах и лишь 37 в других убежищах. По материалам О. С. Русаков и И. Л. Туманова (Данилов и др., 1979) половина всех жилищ енотовидной собаки располагалось в норах лисиц и барсуков (табл. 10).

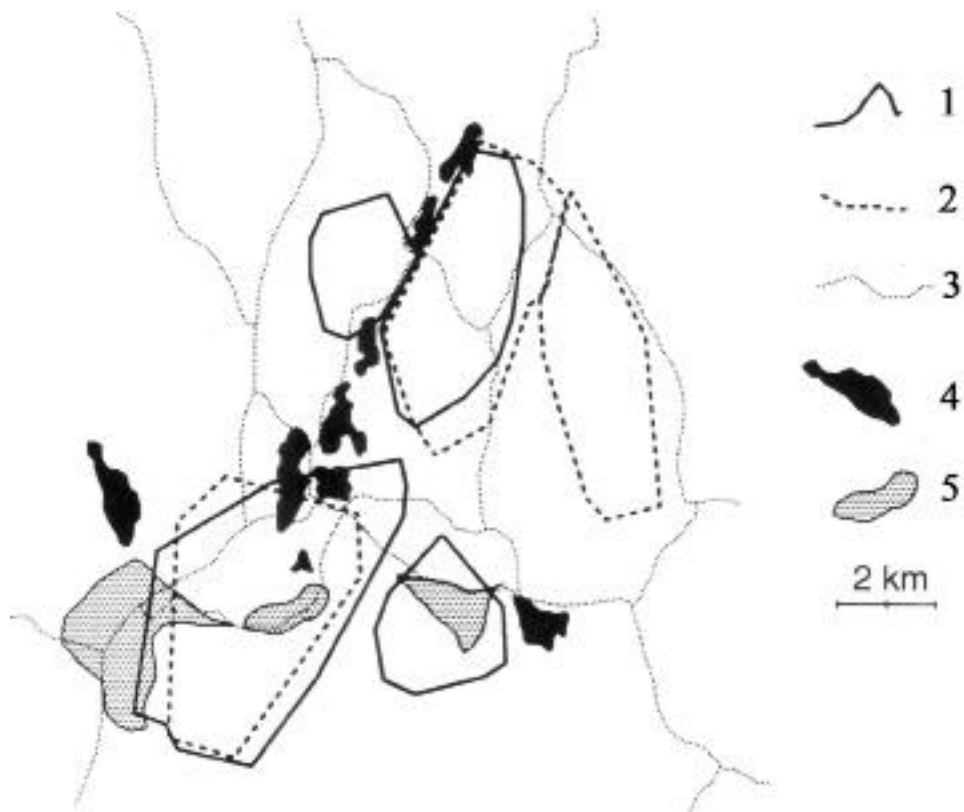


Рис. 27. Участки обитания енотовидных собак в южной Финляндии: 1 – самцы, 2 – самки, 3 – дороги, 4 – озера, 5 – поля (по: Helle, Taskinen, 1991)

Таблица 10

Местонахождение гнездовых убежищ енотовидной собаки в северо-западных областях России, % (по: Данилов и др., 1979)

Места встреч	Ленинградская (n = 46)	Новгородская (n = 16)	Псковская (n = 61)	Весь регион (n = 123)
Лисьи и барсучьи норы	50,0	37,5	45,8	42,8
Естественные пустоты в оврагах и по берегам водоемов	8,7	18,7	19,8	15,0
Старые окопы, землянки	15,2	31,2	22,9	19,7
Под старыми постройками человека	6,5	6,3	3,3	6,0
Кучи валежника	15,2	6,3	6,6	12,0
Дупла и корни упавших деревьев	4,4	–	1,6	4,5

Для гнездовых жилищ звери в основном приспособливают уже имеющиеся норы и естественные пустоты. Собственных нор они почти не роют. Только при отсутствии сухих и удобных убежищ енотовидная собака может сооружать короткие и просто устроенные норы, которые обычно имеют одно входное отверстие и прямой ход длиной 1–1,5 м, заканчивающийся гнездовой камерой. Иногда от гнездовой камеры отходит небольшой тупиковый отнорок. Гнездовая камера обычно выстилается сухими листьями и травой.

По наблюдениям финских исследователей зимние убежища находятся в центре участка обитания. В мягкие зимы с частыми оттепелями звери могут использовать в течение зимы от 1 до 5 разных убежищ (Kauhala, Helle, 1992).

Временные лежки – логова находили в самых разных местах – под стогами и копнами сена, в кучах валежника на вырубках, в кучах земли и камней по краям мелиорированных полей, по берегам водоемов в пустотах под корнями деревьев, под упавшими деревьями и выворотнями, на ондатровых хатках в зарослях тростника, под разрушенными постройками человека и другими укрытиями. Такие убежища звери покидают с наступлением сумерек и могут больше не возвращаться к ним.

Питание. Суточная и сезонная жизнь. Енотовидная собака – один из самых широких эврифагов среди семейства Собачьих. Ее рацион включает корма и животного, и растительного происхождения. В желудках и экскрементах зверей обнаружены остатки представителей всех классов животных – Насекомых, Моллюсков, Рыб, Амфибий, Рептилий, Птиц и Млекопитающих и самые разнообразные растительные корма: травянистые растения, плоды, ягоды, зерно.

Данные по питанию енотовидной собаки в Карелии ограничены материалами троплений зверей весной и поздней осенью, поэтому для общей характеристики состава и сезонных особенностей питания этих животных мы обратились к материалам по соседним территориям – Ленинградской обл. и Финляндии. Здесь основу питания енотовидной собаки во все сезоны года составляют млекопитающие и главным образом мышевидные грызуны. Их доля осенью (% встреч от общего числа проб) по разным данным составляет в северо-западных областях России от 30,4 (Морозов, 1953) до 48,3 % (Геллер, 1959) и 43 % в южной Финляндии (Kauhala, Helle, 1992), а растительных остатков, соответственно: от 26,0 до 68,3 и 92 %.

Енотовидная собака не только самый широкий эврифаг, она и самый растительный представитель семейства. Это следует из приведенных выше материалов, но еще более убедительно показано С. И. Обтемперанским (1956) при сравнении диет енотовидной собаки, барсука и лисицы в Воронежской обл. (табл. 11).

Таблица 11

Встречаемость пищи растительного происхождения в питании енотовидной собаки и ее конкурентов – лисицы и барсука, % (по: Обтемперанский, 1956)

Период года	Енотовидная собака (n = 1436)	Лисица (n = 245)	Барсук (n = 282)
Ранневесенний	81,3	12,9	0,9
Весеннелетний	61,3	23,9	8,3
Осенний	78,2	59,1	87,1

Сезонная смена питания енотовидной собаки выражена достаточно ярко. Весной звери поедают оставшиеся с осени ягоды брусники, клюквы, ловят лягушек, ящериц и мышевидных грызунов, которые из-за таяния снега перебираются в случайные и плохо защищенные убежища.

Во второй половине весны и летом енотовидные собаки обеспечены кормом в достатке. В северо-западных областях России в это время несколько сокращается потребление хищниками мышевидных грызунов (до 21,8 %), но возрастает роль в его питании насекомых (29,5), ягод (27,3), амфибий (10,3) и птиц (6,1 % от общего числа встреч). Из насекомых звери чаще ловят жуков: хрущей, жужелиц, навозников, долгоносиков (Данилов и др., 1979).

Аналогичные изменения состава пищи енотовидной собаки наблюдаются и в Финляндии, где летом вдвое сокращается потребление полевок – до 20 %, но в несколько раз возрастает поедание амфибий и рептилий – до 30 % против 6 % – весной и 12 % осенью, почти втрое увеличивается и доля насекомых – до 80 % (Kauhala, Helle, 1992).

Во многих работах, посвященных питанию и хищнической деятельности енотовидной собаки, встречаются замечания об ущербе, наносимом этими хищниками боровой, но особенно водоплавающей дичи. Материалы по питанию вида в северо-западных областях России (Морозов, 1951, 1953, 1970б; Геллер, 1959; Данилов и др., 1979) не дают основания обвинять этого зверя в крупном вреде, наносимом дичи в охотничьих хозяйствах, особенно на периферии ареала – в северных районах Ленинградской обл. и в Карелии. Действительно, весной и летом енотовидные собаки иногда ловят зайчат, поедают яйца и птенцов водоплавающих и тетеревиных птиц, однако эти корма не являются для них основными, а численность самого хищника на севере невелика.

К подобному и даже более категоричному заключению пришли и финские исследователи, на которых мы ссылались ранее. Они не обнаружили остатков тетеревиных птиц в экскрементах хищников в мае–июне, а остатки водоплавающих были найдены в желудках зверей только осенью – 10 % и зимой тоже 10 %. Однако авторы полагают, что это были подранки или погибшие птицы, поскольку иногда вместе с остатками птиц в желудках енотовидных собак находили и дробь.

Есть и прямо противоположные данные о хищничестве енотовидной собаки, но они относятся к местам массового гнездования и высокой численности водоплавающих птиц. Так, Наабер (Naaber, 1971, 1984) пишет, что в Эстонии в некоторых местах хищник разоряет до 85 % гнезд водоплавающих птиц, а в заповеднике Матсалу в 31 % весенних экскрементов енотовидной собаки встречены остатки водоплавающих птиц, а скорлупа яиц обнаружена в 33 % проб. Однако тот же исследователь, сравнивая хищничество енотовидной собаки и лисицы, заключает, что лисица наносит значительно больший ущерб дичи, нежели енотовидная собака.

Количество потребляемого животными корма заметно изменяется по сезонам. В сентябре–октябре, в период интенсивного накопления жировых запасов, потребность в корме у зверей наибольшая. Это подтверждается и данными И. Л. Туманова о количестве пищи в желудках животных в разные месяцы в Псковской обл.: в августе вес содержимого желудка составлял около 160 г, в сентябре–октябре варьировал от 140 до 500 г, а в ноябре был всего 95 г (Данилов и др., 1979).

Одновременно с увеличением потребления пищи растет вес зверей и их жировые запасы. Динамика этого явления была детально изучена Кариной Каухала в Финляндии. Оказалось, что наибольшего веса взрослые самцы и самки (беременные самки исключались) достигали в октябре–ноябре, а вес жира поздней осенью у отдельных зверей достигал 2,6 кг. Самый малый вес зверей был весной и составлял он всего 59 % от осеннего веса, при этом весовые различия достигали 3,5 кг (Kauhala, Helle, 1992).

Особенности распределения корма, рост и развитие составляющих его растительных и животных компонентов, доступность – все это в значительной мере определяет ход биоритмов енотовидной собаки. Весной и летом животные активны преимущественно в вечерние и ночные часы. Именно часы, поскольку в северных широтах сумерки продолжаются очень недолго. В конце лета – осенью, когда звери начинают активно питаться и накапливают жир, их можно встретить и днем. В октябре жирующие енотовидные собаки встречаются днем чаще, особенно в период с 12 до 15 часов. По-видимому, осенью периоды охоты и отдыха животных чередуются довольно равномерно. С конца октября хищники начинают встречаться парами.

В ноябре активность зверей заметно падает. В холодные с заморозками дни они нерегулярно выходят из нор и подолгу задерживаются в местах, защищенных от ветра. В теплые дни енотовидные собаки вновь начинают бродяжничать в поисках корма, но охотятся преимущественно ночью и непродолжительное время. С наступлением низких температур и становлением постоянного снегового покрова, звери забираются в зимние убежища и только в сильные оттепели, продолжающиеся несколько дней, они выходят и странствуют в поисках корма. Даже в январе–феврале, когда глубина снегового покрова превышает 30–40 см, но случаются сильные оттепели, некоторые хищники выходят из нор и удаляются от них до 2–3 км. Возможно, это свойственно животным с небольшим запасами жира.

Зимний сон енотовидных собак в Карелии продолжается до конца марта. В южных областях Северо-Запада России они просыпаются на две недели раньше – в середине марта. С появлением весеннего наста их активность возрастает, и они начинают широко перемещаться по угодьям.

Размножение. Первые проявления гона у енотовидных собак совпадают с весенними потеплениями и выходами животных из нор. В средние по климатическим показателям годы в северо-западных областях России это происходит в середине – конце февраля. В это время и начинается гон, а продолжается он до конца апреля. Эти сроки были определены как по наблюдениям в природе, так и по морфологическим изменениям половой сферы животных. Учитывались также наблюдения за размножением зверей в зоопарках (Туманов, 1977; Данилов и др., 1979). В последних, т. е. в условиях неволи и благополучного существования животных, сроки размножения несколько опережают таковые в природе. В Ленинградском зоопарке в разные годы гон начинался в одни и те же сроки – со второй половины января, но особенно интенсивно проходил в конце января–феврале.

В природе, даже в условиях более благоприятных, чем в южных областях Северо-Запада, период массового размножения енотовидных собак приходится на конец марта – начало апреля. Именно в это время отмечалась овуляция у большей

части самок, добытых в южной Финляндии, тогда как в восточных районах этой страны, граничащих с Карелией, это происходило на две недели позже – в начале – середине апреля (Helle, Kauhala, 1989).

По данным этих же исследователей в размножении в среднем участвует 78 % самок: в возрасте одного года – 66, двух лет – 78, трех – 88, четырех – 84, пять лет и старше – 93 % самок. В разные годы участие самок в размножении изменялось от 73 до 93 % (n = 238).

Средняя плодовитость животных, рассчитанная по числу эмбрионов, составляла 9,6 (3–18), новорожденных – 8,8 (2–16), а по числу щенков в выводке осенью – 6,9 экз. Успех размножения енотовидной собаки определяется особенностями климата, в частности, продолжительностью залегания и глубиной снегового покрова.

По наблюдениям в южных областях Северо-Запада России средняя плодовитость, рассчитанная по числу щенков в выводке, составляет 6,3 (2–11) экз. (Данилов и др., 1979).

Молодые остаются с родителями до осени. К этому времени они достигают размеров и веса взрослых животных. По наблюдениям в зоопарке в октябре самки весили в среднем 5870, самцы – 6320 г. В ноябре вес самцов достигал 7210, а в декабре – 7730 г (Данилов и др., 1979).

Половой состав популяции среди животных разных возрастных групп, добытых разными способами и в разные сроки, остается неизменным и представлен равными долями самцов и самок, как и у большинства моногамных животных.

По данным М. Х. Геллера (1959) среди животных, добытых в разных районах Северо-Запада или в так называемой промысловой пробе, молодых было 53,8 %. В Финляндии, в южных провинциях сеголетков осенью было 64 %, а смертность среди них в течение осени и зимы составляла 77 % (Helle, Kauhala, 1989).

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. Из всех представителей семейства Собачьих енотовидная собака наиболее устойчива к заболеваниям. Это стало очевидно, когда в 1970-е гг. на Северо-Западе России отмечалось массовое заражение лисиц (до 80 % поголовья) зудневой чесоткой, тогда как пораженные этой болезнью енотовидные собаки встречались единично. Из других болезней у нового вида отмечены: паратиф, туберкулез и в редких случаях бешенство, но последнее только в южных частях ареала.

Основным врагом енотовидной собаки во всех местах их совместного обитания является волк. Особенно легко он ловит енотовидных собак поздней осенью до устройства их на зимовку, во время оттепелей зимой, когда они выходят из убежищ и весной после пробуждения. Известны также случаи нападения рыси на енотовидную собаку. Крупные пернатые хищники – беркут и орлан-белохвост, которые иногда нападают на енотовидных собак, весьма редки в большинстве районов обитания вида.

Трофическая конкуренция енотовидной собаки возможна с американской норкой, лесным хорьком, охотящимися в прибрежных зонах водоемов, и с лисицей, но выражена она слабо. Нет и борьбы за убежища, ни с лисицей, ни с барсуком. Известно много случаев добычи в одних и тех же норах и барсуков и енотовидных собак, размещавшихся в разных отнорках барсучьих городков.

Движение численности. Следы енотовидной собаки далеко не ежегодно встречаются в процессе зимних учетов охотничьих животных. Нет и специальных методов учета этого хищника. Однако определенное представление о ходе его численности дают данные заготовок шкурок зверьков. Обзор этих материалов по южным областям Северо-Запада России, сделанный О. С. Русаковым и И. Л. Тумановым (Данилов и др., 1979), показал, что наибольшее число шкурок енотовидной собаки поступало на заготовительные пункты в конце 1940-х – начале 1950-х, в конце 1950-х, в конце 1960-х и в середине-конце 1970-х гг. На основании этого было высказано предположение, что подъемы и падения численности енотовидной собаки имеют циклический характер с интервалами 7–9 лет.

Мы проанализировали подобные же данные заготовок шкурок в Карелии, и хотя масштабы их в тысячу раз меньше, они демонстрируют ту же тенденцию роста заготовок в конце каждого десятилетия, в том числе и в конце 1980-х гг. (рис. 28). Очевидно, высказанное ранее предположение о циклическом характере изменения численности енотовидной собаки с интервалом 7–9 лет вполне справедливо.

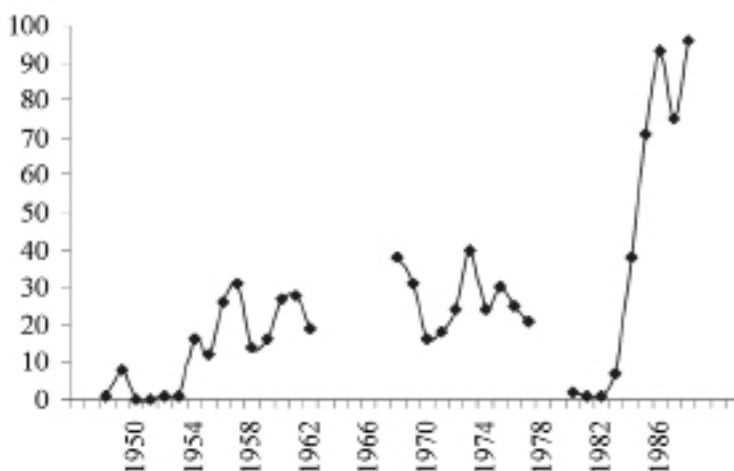


Рис. 28. Заготовки шкур енотовидной собаки в южных районах Карелии: по оси абсцисс – годы, по оси ординат – число шкур, шт.

Волк – *Canis lupus* L.

В Карелии обитает среднерусский волк (*Canis lupus lupus* L.), который характеризуется крупными размерами тела и черепа. Вес самцов 35–55 (75) (n = 18), самок 30–45 кг (n = 13). Длина тела самцов – 100–155 см, самок – 85–120 см. Кондилобазальная длина черепа самцов – 220–260, самок – 215–250 мм. Мех темный и более грубый по сравнению с тундровым волком, сменяющим среднерусского на Кольском п-ове. Вместе с тем окраска меха волков из Карелии варьирует от почти соломенной с кремовым оттенком и редкой темной остью только по хребту – до темно-серой с черной остью по всей спине и хвосту.

Распространение. Распределение. Численность. Распространение и распределение волка на территории Карелии существенно изменилось в течение 20-го столетия. Это было обусловлено, во-первых, изменением структуры лесов,

тесно связанным с этим распространением и численностью основной жертвы хищника – лося и, во-вторых, интенсивностью преследования волка человеком.

Еще в 1920–1930-е гг. волки практически не встречались в глухих таежных районах на севере Карелии, на юге Мурманской и на севере Ленинградской областей. Они концентрировались в местах с развитым животноводством и оленеводством. В Карелии это были: Заонежье, Прионежье, Приладожье, побережье Белого моря.

Во время Второй мировой войны, но особенно в конце 1940-х и в последующие годы началось интенсивное лесопромышленное освоение северных территорий. Большая часть вырубок возобновлялась лиственными породами, в результате через 7–10 лет на юге и через 10–15 лет на севере Карелии эти площади превратились в хорошие лосиные угодья, что вместе с охраной и естественным подъемом численности лося обусловило рост его численности. Сложилась стабильная кормовая база волка, и уже в конце 1950 – начале 1960-х гг. хищник проник в северные районы Карелии и на юг Мурманской обл. Появлению волка в северной тайге способствовало также расширение сети дорог, особенно лесовозных, значительно облегчающих передвижение зверей в период глубокоснежья.

Нельзя не учитывать также, что в середине 1950-х гг. численность волка увеличилась на всем Европейском Севере России. Именно тогда только в северо-западных областях насчитывалось около 3 тыс. волков (Данилов и др., 1979). Были предприняты активные меры по ограничению численности хищника, в частности, стали широко и повсеместно использовать новый яд – фторацетат бария. В результате число волков на Северо-Западе сократилось до 500. Особенно радикально – в 15-тикратном размере была снижена численность волка в Ленинградской обл. – с 850 экз. в 1955 г. до 56 в 1961 г. (Иванов, 1970). В Карелии в тот же период численность сократилась всего вдвое с 300 до 150 волков. Однако вслед за тем напряженность так называемой «борьбы» с волком заметно снизилась, во-первых, по причине сокращения размера премий, выплачиваемых за добытых животных, и, во-вторых, вследствие трудности добычи хищников, ставших в ряде мест редкими.

Почти в то же время в Скандинавских странах, а затем и в России началась кампания по защите волка и как следствие этого, ослабление действий по сокращению числа хищников в 1960–1970-е гг. В результате уже в конце 1960-х волк заселил все территории ранее им обитаемые, и уже в 1973 г. численность только в Карелии увеличилась до 320 экз. Восстановилось население хищника и в других областях Северо-Запада. Всего в регионе в конце 1970-х гг. стало 2000 волков (Данилов и др., 1979, 1985).

Рост численности продолжался до начала 1980-х гг., тогда она достигла в Карелии 650 зверей и в течение нескольких лет сохранялась на этом уровне.

Распределение волка по территории обусловлено в основном двумя факторами – наличием корма и композицией биотопов, с хорошими защитными свойствами, необходимыми для устройства логова. Значение этих факторов закономерно изменяется с юга на север, что особенно четко просматривается на территории северо-западных областей, вытянутой в широтном направлении, и где ландшафтно-климатическая зональность изменяется от широколиственных лесов Псковской обл. до тундр Кольского п-ова.

В южной части региона – в Псковской и Новгородской областях самая высокая плотность населения волка наблюдается в наиболее лесистых и наименее освоенных человеком восточных районах, т. е. здесь определяющим фактором является защитность и гнездопригодность стаций, поскольку численность основных жертв хищника одинакова с таковой в западных районах этих областей, но лесистость последних почти вдвое меньше.

В северной части региона – в Карелии и Мурманской обл. распределение хищников определяется, прежде всего, численностью его основных жертв, т. е. лимитирующим фактором в данном случае выступает корм, а не защитность стаций. На этой территории все еще много глухих, малопосещаемых человеком мест, пригодных для устройства логова и выведения потомства. В Карелии, где лесистость выше, чем в других областях Северо-Запада, волки предпочитают освоенные сельским хозяйством южные районы республики с мозаикой биотопов, представленными некрупными массивами смешанных и хвойных лесов, зарастающими вырубками разного возраста, старыми полями вокруг брошенных деревень, пожнями, значительными массивами дренированных лесов. Это лучшие лосиные угодья и численность лося – основной жертвы волка – в них довольно высока (рис. 29).

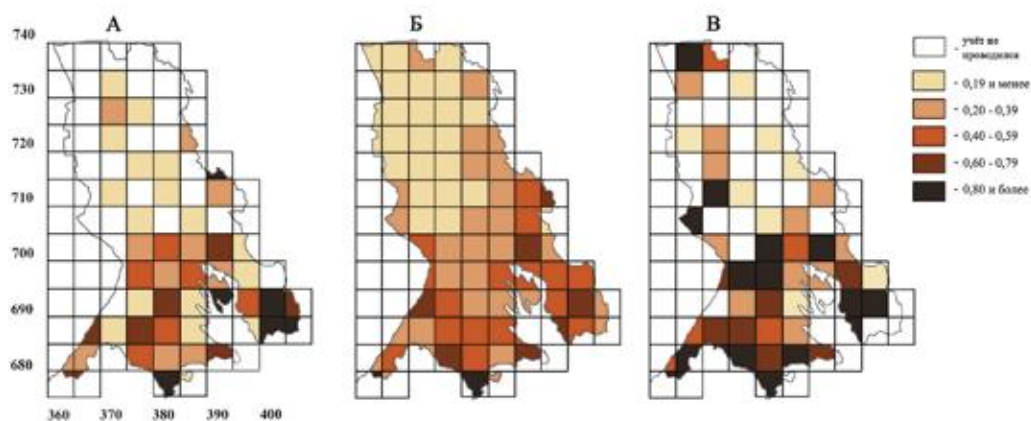


Рис. 29. Распределение и численность волка в Карелии в 2000–2012 гг.:

А – год наименьшей численности, Б – средние показатели за годы наблюдений, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута

Особенно иллюстративен в этом отношении Пудожский р-он Карелии. Вот как 150 лет назад писали о волках в этом уезде (р-оне): «Волков в уезде почти нет и они забегают сюда из других местностей» (П. Р-вь, 1866). Дело в том, что во все времена это был самый лесистый район губернии, а затем республики. До конца 1950 – начала 1960-х гг. леса в нем были представлены крупными массивами спелых и перестойных хвойных насаждений. Интенсивные рубки на больших площадях начались в районе в послевоенные годы. В 1960-е гг. численность и жертвы и хищника в районе были минимальными – 1,17 и 0,017 экз. на 1000 га, соответственно. Через 15 лет плотность населения лося возросла в 3, а волка – в 7 раз, и хищники заселили весь район (Данилов, 1994).

Другая особенность территориального распределения волка на севере Карелии и в лесной зоне Кольского п-ова, где численность хищника невелика, – это довольно значительная разобщенность отдельных групп (стай) волков друг от друга, в результате распределение животных приобретает очаговый или мозаичный характер. Эта особенность проявляется наиболее четко в годы низкой численности зверей. В такие годы подобное распределение регистрируется и в средней Карелии (см. рис. 29).

Многолетние наблюдения за количественным размещением хищника по территории республики позволяют констатировать, что его численность закономерно снижается с продвижением к северу (см. рис. 29). В середине 1980-х гг., вслед за сокращением численности лося произошло значительное изменение распределения волка. В первую очередь усилилась синантропность хищника. Участились посещения ими скотомогильников, деревенских и городских свалок, населенных пунктов и не только одиночными – старыми или увечными животными, но стаями хищников. Произошло своего рода «возвращение» волка к человеку (Данилов, 1994).

Местообитания волка – это весь спектр биотопов тайги (табл. 12). Существуют, однако, определенные сезонные различия в освоении им угодий, связанные с размножением, воспитанием потомства, а также с сезонными особенностями распределения основных жертв. Общие сезонные различия биотопического распределения животных выражаются в том, что в бесснежный период волки и их следы более обычны в смешанных лесах, на окраинах полей, сенокосах и по берегам водоемов. Зимой они чаще появляются в сосняках, еловых лесах, на зарастающих вырубках.

Таблица 12

**Биотопическое распределение волка на Северо-Западе России
(по: Данилов и др., 1979)**

Стация	Бесснежный период	Снежный период	Всего
Леса	35 (33,9)	74 (43,2)	109 (39,8)
В том числе:			
сосновые	4 (3,9)	19 (11,1)	23 (8,4)
еловые	10 (9,7)	27 (15,8)	37 (13,5)
смешанные	16 (15,5)	17 (9,9)	33 (12,0)
лиственные	5 (4,9)	11 (6,4)	16 (5,8)
Кустарники	6 (5,8)	21 (12,3)	27 (9,9)
Вырубки	12 (11,7)	7 (4,1)	19 (6,9)
Полевые угодья	16 (15,5)	20 (11,7)	36 (13,1)
В том числе:			
сенокосы и пустоши	10 (9,7)	12 (7,0)	22 (8,0)
возделываемые поля	6 (5,8)	8 (4,7)	14 (5,1)
Болота	8 (7,8)	12 (7,0)	20 (7,3)
Берега водоемов	23 (22,3)	29 (17,0)	52 (19,0)
Прочие угодья	3 (2,9)	8 (4,7)	11 (4,0)

О. С. Русаков выделяет 3 периода в годовом цикле волка на Северо-Западе: весенний, летне-осенний и зимний. Они заметно отличаются по характеру использования территории, частоте посещения и продолжительности пребывания зверей в тех или иных биотопах (Данилов и др., 1979).

Весной в период размножения звери ведут сравнительно оседлый образ жизни и держатся преимущественно у логова, которое располагается в глухих участках леса возле рек, ручьев, озер, в труднодоступных лесных островах среди болот и т. д. (табл. 13).

Таблица 13

Биотопическое распределение гнездовых убежищ волка в северо-западных областях России (по: Данилов и др., 1985 с дополнениями)

Биотоп	Число убежищ	
	абс.	%
Прибрежные леса (берега рек и ручьев)	25	31,7
Глухие ельники	13	16,4
Острова леса среди болот	16	20,3
Недорубы (острова старого леса) среди зарастающих вырубок	9	11,4
Облесенные овраги	11	13,9
Прочие	5	6,3

К осени волчья семья начинает все дальше отходить от логова и осваивает все более разнообразные уголья. В это время звери встречаются по опушкам леса, в перелесках и кустарниках (51,4 % встреч в бесснежный период), по берегам водоемов (22,3 %), на окраинах сенокосов, пожен, пустошей и полей (15,5 %) и вблизи болот (7,8 %). Приуроченность хищников к границам разнообразных биотопов объясняется тем, что здесь больше корма и он разнообразнее – это мелкие млекопитающие, молодняк разных зверей и птиц, насекомые, ягоды и прочее. Довольно хорошая обеспеченность пищей в летне-осенний период позволяет выводку не делать больших переходов в поисках корма и он осваивает в это время сравнительно небольшой, но разнообразный в экологическом отношении участок.

Самый широкий спектр биотопов волки используют зимой, когда в связи с недостатком корма они предпринимают дальние рейды и часто появляются возле населенных пунктов, пытаясь поймать собак, ведущих полубродячий образ жизни. Здесь же они посещают свалки и скотомогильники и часто совершают большие переходы по дорогам.

Из всех встреч зверей и их следов зимой – 59,6 % (n = 274) приходится на лесные уголья. Заметно чаще чем в бесснежный период они регистрируются в ельниках (15,8 против 9,7 % в бесснежный период), сосняках (11,1 против 3,7 %); одновременно сокращается их встречаемость в полевых угольях (11,7 против 15,5 %) и по берегам водоемов (17 против 22,3 %) (Данилов и др., 1979).

Участок обитания. Жилища. Размер суточных перемещений и площадь участка обитания волка зависят от характера биотопов местности, обилия добычи, напряженности преследования хищника человеком и сезонных особенностей экологии вида.

Длина зимнего охотничьего хода волка в Карелии по данным 60 троплений, выполненных в разные годы, составляет в среднем 12,3 (1,5–22) км. На севере республики она достоверно больше, чем на юге – 14,2 и 11,0 км, соответственно ($t = 3,03$; $P < 0,01$). Причины различий очевидны и кроются, главным образом, в состоянии популяции (численности) основной жертвы – лося, а также глубины снежного покрова, как основного условия успешного добывания хищниками лосей. На севере, в годы проведения троплений волчьих следов, относительная численность лося составляла в среднем 2,4 следа на 10 км маршрута, а глубина снега (средняя многолетняя) – 60 см, на юге, соответственно, 6,0 и 45 см.

Территория, осваиваемая хищником за сутки, или его охотничий участок⁵, на севере также значительно больше, чем на юге – 34,6 и 16,3 км², соответственно. Размер участка обитания семьи, рассчитанный по результатам многодневных троплений и фиксации встреч следов в течение зимы, на севере Карелии составляет 200–250, на юге – 130–150 км².

Примечательно, что в южных областях Северо-Запада по наблюдениям О. С. Русакова, стая зимой занимает такой же, а случается и больший по площади участок, как и на севере Карелии (Данилов и др., 1979), при этом кормность угодий на юге значительно выше. Этот кажущийся парадокс объясняется довольно просто. На юге в участок обитания стаи входят обширные открытые пространства сельскохозяйственных угодий, которые волки практически не посещают, но которые учитываются при расчете площади, осваиваемой семьей, особенно если они располагаются в центре участка.

Существует определенная периодичность в освоении волками разных частей своего участка. По наблюдениям О. С. Русакова в Псковской обл. и нашим на юге Карелии она составляет 7–10 дней (Данилов и др., 1985). В этой связи возникает предположение, что подобная «переложная система» использования территории имеет и своеобразный «охотничий смысл»: потревоженные хищниками жертвы успевают успокоиться и возвратиться в излюбленные места жировок и отдыха.

Размещение участков обитания стай на местности, т. е. их топография, позволяет судить о характере внутривидовых отношений, складывающихся на территориальной основе. Участки стай-семей, живущих по соседству, перекрываются лишь по их периферии. Вместе с тем одиночные волки, как правило, старые или травмированные животные, могут существовать и в самом центре участка обитания стаи. Весьма своеобразно распределение участков обитания волчьих стай в северных районах Карелии. Они значительно больше по площади, чем на юге и разделены довольно широкими нейтральными зонами. Это очевидно связано с низкой плотностью населения лося на севере и мозаичным его распределением. Для волка такое освоение пространства можно квалифицировать как одну из форм экологических адаптаций в условиях субарктики.

⁵ Понятие «охотничий участок» мы вслед за Г. А. Дулькейтом (1957) и О. К. Гусевым (1966) используем для обозначения территории, осваиваемой зверем или семьей за сутки; синоним этого термина – «суточный участок».

Относительная изоляция участков обеспечивается маркировочным поведением животных. Участок метится запаховыми метками (мочевые точки, экскременты) не только по его границам, но и в глубине, при этом главное, по-видимому, не частота размещения меток, а место, где они ставятся. Своеобразную функцию метки выполняет также волчий вой, он дополняет запаховую сигнализацию, повышая, таким образом, эффективность охраны участка обитания семьи.

У волков, как и у некоторых других крупных хищников, на участке есть так называемые проходные места и тропы, которые звери, живущие на данной территории, используют постоянно. После исчезновения хищников из данной местности, продолжительного отсутствия и появления здесь, но уже других волков, эти проходные места и тропы с редкой точностью повторяют вновь поселившиеся звери. Часто на постоянных тропах животные и оставляют свои метки. В результате появившийся на участке семьи чужой зверь или стая, обнаружив такую метку, получает сигнал, что территория занята.

В годы интенсивного преследования волка человеком или общей депрессии популяции волки могут исчезать из ряда мест, однако, появляясь вновь в данной местности, всегда заселяют те же самые урочища. Только резкое нарушение обстановки, особенно в районе логова, заставляет хищников искать новые территории.

Эта специфика территориального поведения волков лишней раз подчеркивает консерватизм связей зверей с участком обитания. Очевидно также, что вполне пригодных мест для жизни волков не так уж много и их сохранение или, напротив, изменение является одним из важных факторов регулирования численности хищника.

В последние десятилетия происходит прогрессирующее изменение среды обитания животных, одновременно усиливается и преследование волка человеком, носящее характер охоты с изъятием одного или обоих матерых. В результате часть животных становятся нетерриториальными. Это в свою очередь нарушает их естественные трофические связи и ведет к увеличению числа нападений хищников на домашних животных, которых легче добыть. Одновременно возрастает синантропность хищника и вероятность появления волко-собачьих гибридов.

В выборе места для логова волки еще более консервативны. Обычно беременная волчица занимает то же логово, что и в прошлые годы. Место под гнездо выбирается тщательно, а для его устройства используются различные укрытия естественного и антропогенного происхождения:

Местонахождение логова	Число встреч	
	абс.	%
Норы, вырытые самостоятельно	6	13,9
Старые барсучьи и лисьи норы	12	27,9
Старые окопы, землянки и пр.	9	20,9
Естественные укрытия под корнями деревьев	7	16,3
Прочие	9	20,9

Обычно логово располагается в центре участка обитания, недалеко от какого-либо водоема. Число подобных убежищ на участке, занимаемом парой, ограничено, очевидно, это обстоятельство также является существенным моментом, определяющим достоинства участка обитания.

После окончания выводкового периода, до выпадения снега выводок довольно часто днюет недалеко от логова, выбирая густые, труднодоступные места – захлапленные участки приручьевых ельников, сомкнутые ельники или смешанные леса, недорубы среди зарастающих вырубок, болота и побережье озер с густыми зарослями тростника.

Зимой волки останавливаются на отдых там, где застает их рассвет. В случае удачной охоты они могут задержаться на 2–3 дня возле зарезанного ими лося, но чаще уходят, возвращаясь через несколько дней, а то и через 2–3 недели. День хищники и зимой проводят в густых ельниках, в островах леса среди болот, в тростниковых зарослях по берегам озер, где они не только находятся в безопасности, но и защищены от холодных ветров.

Питание. Основные жертвы волка в Карелии – копытные звери, заяц-беляк, а с недавнего времени (1990-е гг.) и речной бобр. Копытные здесь представлены 4 видами: лось, лесной северный олень, кабан и косуля. Однако лесной северный олень южнее широты г. Медвежьегорска встречается крайне редко, кабан, напротив, севернее этой линии бывает лишь заходами, а косуля регистрируется хотя и ежегодно, но единично. Таким образом, основу жизни волка в Карелии составляет лось. Это следует не только из простого списка видов – потенциальных жертв волка, но из соотношения копытных в природе и в добыче хищника, биомассы видов, а также тесно сопряженного хода численности хищника и жертвы.

Представляет интерес сравнение географических особенностей питания волка и выявления его специфики на изучаемой территории. С этой целью мы попытались проанализировать ситуацию в разных областях Северо-Запада России, который представляет для этих целей замечательный полигон. Его территория простирается, как уже отмечалось, на 1700 км с севера на юг, а жертвы волка здесь сменяются от косули и зайца-русака на юге до северного оленя и гренландского тюленя на севере.

Анализ данных учета охотничьих животных показал, что в разных областях региона лось составляет от 40 (Мурманская обл.) до 80 % (Карелия) от общей численности копытных. Сопоставление биомассы видов демонстрирует подобное же абсолютное доминирование лося даже в Мурманской обл., где на его долю приходится более 95 % биомассы копытных животных.

Среди жертв волка лось составляет: в Псковской обл. – 87, Новгородской – 93, в Ленинградской обл. и в Карелии – более 99 % от общего числа копытных, найденных погибшими и определенных как жертвы волка. По биомассе же доля лося везде приближается к 100 %. Лишь на севере, в Мурманской обл., где значительную роль в питании немногочисленных волков играют одомашненные северные олени, лоси составляют не более 70 % в добыче хищников (Данилов, 1990).

Многолетнее изучение зимнего питания волка путем идентификации непереваренных остатков жертв в экскрементах зверей также убеждает в преобладании

лося в рационе хищника. В Псковской обл. остатки лосей встречены в 79,5 % проб ($n = 780$, Русаков, 1979), в Ленинградской – 78,3, Карелии – 83,4 % ($n = 560$) (Данилов, 1994).

Близкие к нашим данные получены в Финляндии в губерниях Северная Карелия и Кайну, граничащих с Карелией по Сортавальскому, Суоярвскому и Муезерскому районам. Там встречаемость лося в питании волка составляет, соответственно – 75 и 68,9 %, а по биомассе – 95,1 и 91,9 % (Gade-Jorgensen, Stagegaard, 1998).

Подобное или близкое соотношение лося в диете волка прослеживается даже в регионах, где видовой состав копытных и их численность намного превышает таковые в северо-западных областях России. Так, в средней Швеции (подзона средней тайги), где численность лося в районе наблюдений за волчьей стаей колебалась от 12 до 18 экз. на 1000 га, а второй жертвы хищника – косули от 2 до 7 экз., доля лося в питании волка во все сезоны года составляла 52–54 % (Olsson et al., 1997).

И, наконец, третий, самый интересный и динамичный показатель, демонстрирующий предпочтение и тесную связь хищника с основной его жертвой – лосем – это согласованность динамики популяций лося и волка (рис. 30).

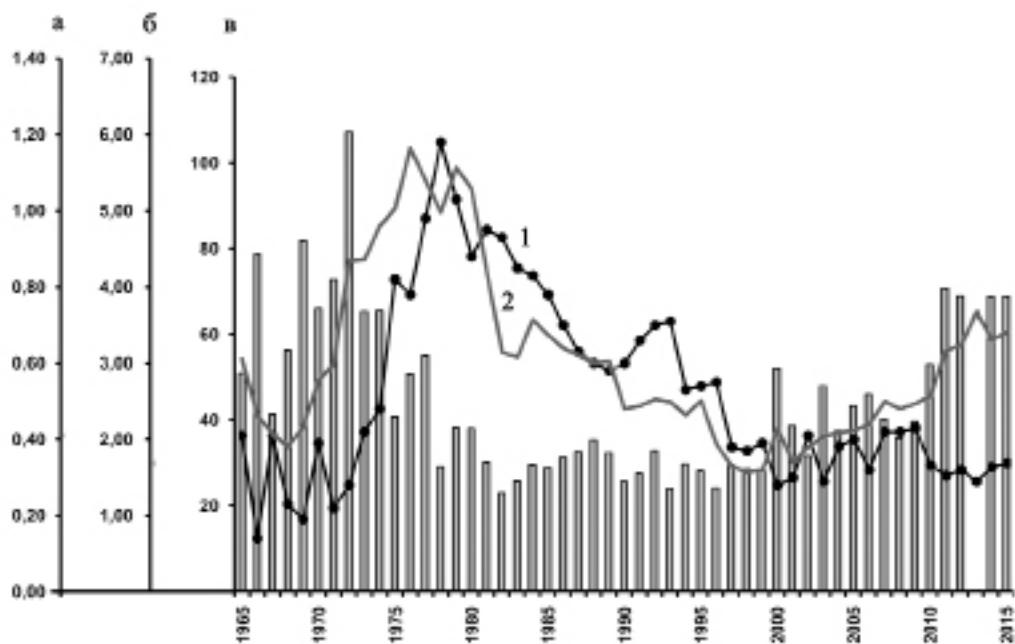


Рис. 30. Динамика численности волка (1) и лося (2), следов на 10 км и соотношение «волк-лось» (столбики), лосей на одного волка, экз. в Карелии:

по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность волка, б – лося, в – число лосей на 1 волка

Сопряженное изменение численности волка и лося прослеживается на всей территории Карелии, однако, соотношение хищника и жертвы за годы наблюдений изменялось весьма существенно и, главным образом, вследствие менявшегося

напряжения преследования волка человеком. В середине 1960-х гг. (1963–1967), когда численность волка сократилась до минимальной за все предшествующие годы наблюдений – 0,012–0,018 экз. на 1000 га, соотношение хищник-жертва составляло 1 : 65. В следующем пятилетии темпы роста стада лося резко возросли, популяция же хищника еще оставалась на низком уровне. И только в конце этого периода, когда пресс охоты на хищника ослаб, его численность начала увеличиваться. В 1968–1972 гг. количество лосей, приходящихся на одного волка, достигло максимума – 87 экз. В 1973–1977 гг. численность волка быстро увеличивалась: хищники были обеспечены пищей, одновременно пресс охоты оставался слабым. В результате в этот период на одного волка приходилось лишь 55 лосей. В последующие 1978–1982 гг. численность хищника сохранялась на высоком уровне, тогда как численность жертвы начала сокращаться. Как следствие этого, пропорция в системе «хищник-жертва» в целом в Карелии уменьшилась до 1 : 31, а в отдельных районах до 1 : 20.

В середине 1980-х гг. продолжалось сокращение численности и хищника, и жертвы. Для волка этот естественный процесс усугубился возросшим прессом охоты. В результате соотношение волк-лось несколько выровнялось, достигнув 1 : 35. В конце 1980-х – начале 1990-х гг. (1988–1992) на фоне продолжающегося общего снижения численности обоих видов их соотношение еще более сократилось, достигнув минимального 1 : 28 и только в конце 1990-х – начале 2000-х гг. с началом роста численности лося увеличилось до 1 : 37.

Прослеживается довольно четкая сезонность в нападении волков на лосей. В холодный период – с ноября по май гибель лосей от волков составляла в разные месяцы от 35 до 80 %, а в теплый – июнь–октябрь только 10–37 % от общего числа лосей, найденных погибшими. О сезонных изменениях рациона волка в Карелии свидетельствуют и данные по встречаемости остатков жертв в экскрементах хищников. Прежде летом и осенью в пище карельских волков гораздо чаще, чем зимой и весной встречались остатки домашних животных, преимущественно овец и собак. Добывание хищниками зайцев и птиц менялось по сезонам в меньшей степени. Ситуация стала меняться драматически в 1990-е гг., когда в деревнях и селах стали быстро исчезать овцы и козы в частном владении; на исходе 2000-х они перевелись вовсе. Может быть, это стало одной из причин устойчивого сокращения численности волка в конце 2000-х – начале 2010-х гг. Очевидно, проявляется это в ухудшении обеспечения кормом волчат и, соответственно, худшей их выживаемостью. Другие факторы, регулирующие население хищника: численность основной жертвы – лося и пресс охоты не могут объяснить происходящего – численность лося растет, а пресс охоты сохраняется на прежнем уровне (см. рис. 30).

В более южных областях Северо-Запада России и в тех же ландшафтно-экологических условиях в Швеции в летнем питании волка наибольшее значение приобретает молодняк копытных, доля которого в Швеции возрастает в 3,5 раза по лосю и в 18 раз по косуле по сравнению с зимой (Olsson, 1997).

Из других копытных жертвами волка на севере Карелии становятся лесные северные олени, а на юге – кабаны (табл. 14). Размер их гибели связан не только с численностью хищников, но главным образом с численностью самих жертв.

Гибель копытных от волков в Карелии на разных фазах численности жертв, доля (%) от общего числа животных данного вида, найденных погибшими

Годы	Лось		Северный олень		Кабан	
	всего	%	всего	%	всего	%
1971–1973	81	14,8	?	?	?	?
1974–1976	280	17,1	15	40,0	22	?
1977–1979	320	25,6	35	85,7	25	4,0
1980–1982	407	42,0	18	72,9	26	7,9
1983–1985	275	44,4	13	76,9	17	5,8
1986–1988	126	34,9	?	?	9	22,2
1989–1991	56	28,6	11	72,7	15	26,6
1994–1995	46	38,4	?	?	?	?
1996–1998	19	31,5	?	?	?	?

Интересно освоение волком на севере новой для него жертвы – кабана, который появился в Карелии в самом конце 1960-х гг. Первые кабаны – жертвы волка были зарегистрированы лишь через десять лет, а обычной жертвой этот вид стал для хищника еще спустя десятилетие (см. табл. 14).

Суточная потребность волков в пище летом значительно меньше, чем во все другие сезоны года. По данным П. А. Мертца (1953) у взрослых животных она не превышает 3 кг. В Ленинградском зоопарке суточный рацион взрослых зверей составляет 2,5–3 кг мяса с костями (Данилов и др., 1979), при этом упитанность зверей очень хорошая. Зимой количество съедаемой пищи увеличивается, и взрослый зверь может съесть за один прием до 10 кг. Звери, насытившись у свежей жертвы, становятся малоподвижны и быстро бежать, особенно по глубокому снегу, не могут. На этом основан один из старых способов охоты на волков, когда охотники, узнав о добыче волками лося, выжидают некоторое время, чтобы съеденное мясо начало перевариваться (в противном случае волки могут отрыгнуть съеденное), и начинают преследование зверей на лыжах. Отяжелевшие от чрезмерной еды хищники не выдерживают длительного преследования и становятся добычей охотников. Однако часто наблюдатели завышают количество потребляемой волками пищи. Происходит это потому, что волки, добыв крупное животное и насытившись, остатки мяса растаскивают и прячут, отчего и создается впечатление, что добыча съедена за один раз.

Охотятся волки преимущественно ночью и ранним утром. На севере летом в условиях белых ночей ночной образ жизни не выражен. В конце лета – начале осени, когда волки-родители начинают выводить на охоту уже подросших щенков, они нередко нападают на домашних животных и днем.

Стайно-семейный образ жизни волков выработал у них ряд поведенческих особенностей, направленных на использование усилий всех членов стаи при совместной охоте. Нападая на группу лосей, кабанов или стадо оленей, волки, как правило, преследуют определенных животных, как бы не замечая других. Однако длительное преследование жертвы нехарактерно для хищников. Только в отдельных

случаях стая идет по следу лося (особенно подранка) несколько километров. Группы волков нередко охотятся облавой: часть зверей затаивается в определенном месте в засаде, а другие члены стаи гонят на них лосей или оленей. Другой способ охоты волков – нагоном с перехватом жертвы. В таком случае часть стаи гонит ее по следу, другие звери по кратчайшему пути идут наперехват добычи. Если первая попытка закончилась неудачей, прием повторяется.

На зайцев волки также охотятся по-разному. Одиночные звери обычно скрадывают или подкарауливают добычу и накоротке (10–30 м) резким броском настигают ее. Если нападение не удалось, хищник не преследует жертву. Пара волков чаще охотится нагоном. Звери расходятся в местах заячьих жировок и, вспугнув зайца, стараются нагнать его на партнера. Стая может охотиться подобным же образом или «котлом», когда волки расходятся веером в местах возможного пребывания зайцев и кто-то из них, оказавшийся ближе к жертве, и ловит вспугнутую добычу.

В последние десятилетия заметно возросло число нападений волков на собак (рис. 31). При охоте на охотничьих собак в лесу хищники идут на голос собаки, и, хорошо ориентируясь в своих угодьях, перехватывают собаку, иногда буквально возле охотника. Известны случаи отстрела хищников именно в такой ситуации. Чаще всего жертвами волка становятся гончие или лайки. Волки часто нападают на собак и в населенных пунктах. Такие нападения особенно участились в Карелии в начале 1990-х гг., когда численность лося сократилась в 3–4 раза, по сравнению с началом 1980-х. Нападали хищники на собак с редкой дерзостью, утаскивая животных из будок, с цепей, с крыльца дома или из-под него. Известен случай, когда в с. Ведлозеро волк, преследуя собаку, настиг ее на втором этаже 4-этажного кирпичного дома. Неоднократно нападали волки на собак в огороженных заборами дворах на окраинах г. Петрозаводска, нередко также охоты хищников на улицах райцентров – городов Сегежа, Олонец, поселков Пряжа, Муезерский.

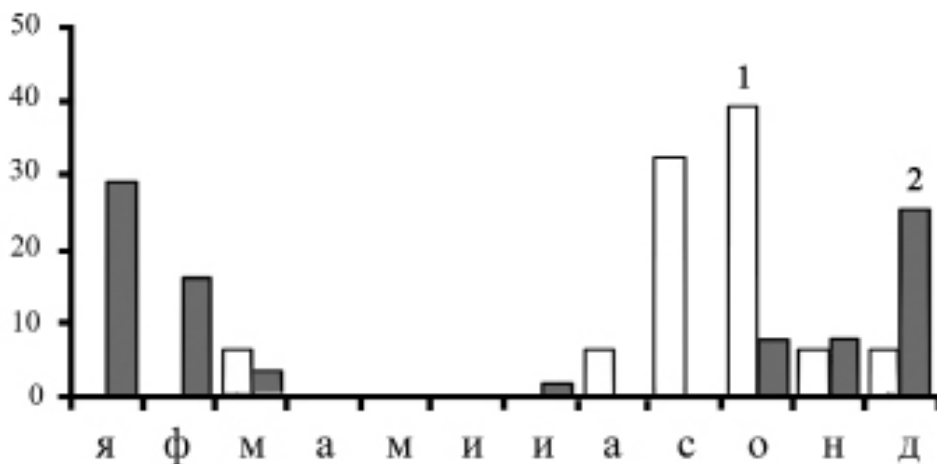


Рис. 31. Гибель собак от волков в Карелии:

по оси абсцисс – месяцы года, по оси ординат – число нападений (по: Данилов, 1981 – 1; Тирронен, 2008 – 2)

Известны и противоположные примеры. Так, в районе наших наблюдений волки регулярно посещают свалку, куда сбрасываются отходы забоя скота, но они ни разу не напали на довольно многочисленных собак, беспривязно живущих на хуторе и ходивших в соседнюю деревню, находящуюся в 2-х км (д. Каскеснаволок, Пряжинский р-он, Карелия).

Большинство исследователей, изучавших хищничество волка, считают, что имеется определенная избирательность в его охоте на крупных копытных зверей, прежде всего, лосей. От хищников чаще гибнут телята и лосихи. Такая избирательность в большой мере определяется условиями существования копытных и, прежде всего, глубиной и состоянием снегового покрова.

В южных областях Северо-Запада, расположенных в южной тайге и зоне смешанных и широколиственных лесов, где обеспеченность хищников пищей лучше, а условия обитания лося значительно благоприятнее, чем на севере, зарезанные хищниками телята и лосихи составляют 63,6 % ($n = 77$; Данилов и др., 1979). На севере – в Карелии, территория которой находится в средней и северной подзонах тайги, где кормовые ресурсы волка ограничены, а лоси, особенно в конце зимы, когда глубина снега достигает 70–90 см, находятся в условиях, близких к критическим, гибель телят и лосих от волков достигает 75,6 % ($n = 79$; Данилов, 1994).

По нашим наблюдениям характер и добычливость охоты волков на лосей мало зависят от величины стаи хищников (по: Данилов, 1994 с дополнениями):

Число волков в стае	1	2	3–4	5–6	7 и более
Зарезано лосей	нет	7	18	13	10
Поймано зайцев и тетеревиных птиц	9	7	3	2	нет

Большее число лосей, добытых стаей из 3–4 волков, очевидно, объясняется тем, что именно такие группы хищников чаще встречаются в природе (33 из 102, Данилов, 1981).

Одиночные волки охотятся преимущественно на мелкую добычу, тогда как крупные стаи, напротив, мелких животных добывают редко. Однако совсем недавно финские зоологи, изучая особенности экологии волка с использованием радиотелеметрии, дважды регистрировали успешные охоты одиночного волка на лося в р-оне Кухмо, на приграничной с Карелией территории (I. Koiola, личное сообщение).

Сезонные особенности охотничьего поведения волка заключаются в том, что летом он добывает животных преимущественно скрадом и в одиночку, поскольку в это время года пара матерых занята выкармливанием щенков. Молодые волки начинают охотиться с 2–3-месячного возраста, добывая себе дополнительный корм (мелких грызунов, птиц) возле логова. Однако вместе с взрослыми они начинают выходить на охоту не раньше сентября, т. е. в возрасте 5–6 месяцев. Поздней осенью переярки объединяются с выводком и всю зиму волки охотятся стаей.

Размножение. Структура популяции. Половой зрелости большинство волков и самцов, и самок достигают в конце второго года жизни, однако, физиологическая готовность к размножению реализуется в природе, как правило, лишь при отсутствии матерых, т. е. при нарушении социально-иерархической структуры стаи.

Известны лишь единичные случаи размножения прибылых волчиц (не самцов), и только в условиях неволи (Мантейфель, Ларин, 1949; Medjo, Mech, 1976; Seal et al., 1979). По предположению американских исследователей, столь быстрое созревание и вступление в размножение сеголетков было вызвано ранней изоляцией этих животных от родителей и однопометников, т. е. нарушением или отсутствием социальной структуры семьи-стаи. Такую особенность следует, очевидно, отнести к числу популяционных механизмов, способствующих восстановлению численности популяции при ее глубокой депрессии или интенсивном истреблении животных.

Для молодых волчиц, впервые вступающих в размножение, характерны более поздние сроки течки. Эта особенность обеспечивает так называемый возрастной кросс, в частности, большую вероятность покрытия молодой самки средневозрастным самцом (субдоминантом). Поздняя течка у самок-перевялок может также частично компенсировать потери популяции волков, вызываемые интенсивным преследованием их со стороны человека, особенно в конце зимы – накануне или в период гона. Если в результате истребления семья теряет матерую самку, находящуюся в течке, или в начале беременности, то ее место занимает самка субдоминант из перевялок. Приходя в течку позже матерой, она образует пару с оставшимся самцом. Если семья лишается обоих матерых, их место занимают перевялки, образующие пару. И в первом, и во втором случаях воспроизводительный потенциал семьи практически не сокращается, а вновь сформировавшаяся семья сохраняет участок обитания.

Другой адаптивной особенностью размножения волка, но обратного действия, т. е. направленного на ограничение роста численности популяции, следует, по-видимому, считать неучастие молодых, хотя и половозрелых самок в репродукции, при наличии в стае размножающейся матерой волчицы. Обычно это наблюдается при высокой плотности популяции и отсутствии территории, свободной для расселения.

Сроки гона волка в пределах Северо-Запада России имеют заметные различия: на юге – в Псковской обл. звери чаще спариваются в конце января – начале февраля, на севере – в Карелии и лесной зоне Кольского п-ова в конце февраля – середине марта. Довольно значительны также индивидуальные различия сроков гона и поведение зверей.

Когда волчица в течке, на участок обитания семьи, в которую она входит, проникают (допускаются) половозрелые холостые самцы со смежных территорий. Попав на след волчицы в течке, они идут по нему и рано или поздно достигают пару. При троплении волков в это время приходилось встречать лежки или мета игр, оставленные парой при приближении других самцов. Так формируется гонная стая. Она почти непрерывно движется по участку обитания. Характерной чертой гонной стаи является отсутствие в ней других самок, кроме волчицы в течке. Число самцов в ней может быть различным и зависит от числа самцов-перевялок в семье, одиночных половозрелых зверей (чужих). В среднем в гонной стае бывает 3–4 самца, однако известны стаи по 10–12 и даже 21 волку (Данилов и др., 1979). Вероятно, последние представляют собой не что иное как временно объединившиеся две-три гонные стаи.

Чрезвычайно интересным был состав стаи, зарегистрированной в период гона в 1981 г. в Пудожском р-оне. Все волки были добыты В. Т. Сидоровым с 14.02 по 08.03. Стая состояла из матерой волчицы, двух взрослых самцов, двух самок-перевярок и трех прибылых самок. До гибели матерой волчицы стая держалась вместе, лишь один более старый крупный волк с середины февраля, т. е. времени наступления течки у матерой самки, держался поодаль. Оба самца были сильно покусаны, по-видимому, произошло перераспределение их социально-иерархического положения. 14.02 была добыта первая самка-перевярок, находившаяся в предтечке, 21.02 – альфа-самка в начальной стадии беременности; добытая последней самка-перевярок также оказалось беременной. Таким образом, в одной стае три самки приходили в течку, а две из них спаривались и готовились принести потомство.

По окончании гона пришедшие холостые самцы покидают участок матерых. Если к тому времени в метной стае у самки-перевярки начинается первая течка, то за ней устремляются холостые самцы, как чужие, привлеченные на эту территорию во время гона матерой волчицы, так и ее однопометники. Некоторое время вновь сформировавшаяся гонная стая может находиться на родительском участке, однако вскоре звери перемещаются на соседние территории, а если они заняты, то уходят иногда довольно далеко.

Существуют значительные различия продолжительности половой активности самцов и самок. Даже самцы-перевярки, только что достигшие половой зрелости, готовы к спариванию (в гонадах зрелые сперматозоиды) еще до начала течки взрослых волчиц, а сохраняют эту способность и после появления потомства (Данилов и др., 1985). Данное явление, характерное для многих млекопитающих, можно рассматривать в качестве компенсаторного механизма, призванного поддерживать оптимальную численность и структуру популяции.

Сроки рождения волчат растянуты, как и сроки гона. Из общего числа зарегистрированных рождений ($n = 49$) на март приходится 3 случая, на апрель – 21, на май – 24; рождение щенков в июне зарегистрировано лишь однажды.

Средняя многолетняя плодовитость волка в Карелии в годы устойчиво высокой численности, рассчитанная по числу волчат в выводке – 5,0 экз. (Данилов и др., 1979, 1985):

Число волчат в выводке	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число выводков с данным числом волчат	2	3	10	10	11	14	10	5	1

Наблюдения в зоопарках и за отдельными известными волчицами в природе обнаруживают характерную для многих млекопитающих зависимость плодовитости от возраста самки. Первые два выводка обычно меньше чем последующие. К старости плодовитость снижается. Способность к размножению у самок в неволе не превышает 10–11 лет (Шмит, 1973).

Прослеживается некоторая связь увеличения среднего числа щенков в выводке с интенсивностью истребления волка человеком. Анализ данных по плодовитости вида в пределах территории прежнего Советского Союза, выполненный нами совместно с И. Г. Гурским и А. Н. Кудактиным (Данилов и др., 1985), показал, что

высокая плодовитость волка отмечалась в Северном Казахстане – 7,0 (Афанасьев и др., 1953), Новосибирской – 6,8 (Козлов, 1966), Брянской – 7,7 (Ватолин, 1979) и в некоторых других областях, где волков преследовали особенно сильно. Еще более убедительные примеры приводит Л. С. Рябов (1990) по Воронежской обл., где до 1950 г., когда плотность волка была высокой, плодовитость хищника составляла 4,8 щенка; со середины 1950-х и до конца 1980-х гг., в результате интенсивного преследования, численность волка резко сократилась, но средний размер его выводка возрос до 6,9 щенка. Это позволяет заключить, что истребление даже зачительно-го числа прибылых не приводит к заметному изменению численности волка до тех пор, пока не будет затронута ядро популяции, обеспечивающее ее прирост.

Смертность волчат довольно велика и в первые полгода жизни достигает 30–60 % (по данным встреч семей летом и регистрации прибылых в начале зимы). Смертность молодых остается высокой в течение всего первого года жизни. Если исходить из того, что в средней волчьей семье бывает 1–3 переярка, то на протяжении второго года жизни погибает еще 10–20 % молодых. В итоге из среднего по размерам выводка до возраста половой зрелости в лучшем случае доживает 2 зверя.

Высокая смертность молодых свойственна многим контролируемым и неконтролируемым популяциям, при этом интенсивное истребление волка ведет к омоложению популяции, изменению ее экологической структуры и вовлечению в воспроизводство молодых животных.

Анализ соотношения самцов и самок за многие годы добычи волков показал преобладание самцов – 56 % ($n = 1661$, $\chi^2 = 24,16$, $P < 0,001$). В выводках эта диспропорция незначительна – 53,5 % ($n = 107$, $\chi^2 = 0,46$, $P = 0,50$; Данилов, 1994). Вместе с тем по данным И. Г. Гурского среди волчат, родившихся в неволе, т. е. в условиях, где естественная элиминация сведена к минимуму, самцы значительно преобладали, составляя 60 % ($n = 205$, $P < 0,01$) (Данилов и др., 1985).

Прослеживается характерное изменение соотношения полов на разных фазах динамики численности популяции. Так, в Карелии в годы низкой численности волка среди добытых животных самцов и самок было поровну (самцов – 51,9 %, $n = 627$, $\chi^2 = 1,53$), в годы роста населения хищника самцы заметно преобладали – 57 % ($n = 643$, $\chi^2 = 12,9$). Подобную же связь соотношения полов с плотностью популяции отмечали Д. Мич (Mech, 1975) и А. Я. Бондарев (1979). Очевидно, при высокой плотности населения волка и полной «занятости» пригодных для него местообитаний адаптивной реакцией популяции является «производство» непродуктивных особей, что сдерживает рост ее численности и, напротив, при интенсивном уничтожении хищников, нарушении территориальной и иерархической структуры популяции она «стремится» компенсировать свои потери, увеличивая долю самок в потомстве, а в последующем и общее воспроизводство населения вида (Данилов, 1994).

Движение численности. Численность волка как биологического вида определяется многими факторами. В целом для нее характерно относительно стабильное состояние на протяжении 2–3 лет и постепенное увеличение или сокращение в течение более длительных периодов.

Однако уже на протяжении многих десятилетий первостепенное значение в жизни населения вида имеет интенсивность преследования волка человеком. В данном случае наиболее иллюстративен пример Ленинградской обл. Как уже говорилось, в 1955 г. там было 850 волков, но уже в 1961 г. осталось только 56, т. е. в 15 раз меньше, а в ряде районов волки вовсе перестали встречаться (Иванов, 1970). Произошло это в результате истребления хищников с использованием нового для того времени яда – фторацетата бария, который начали применять в 1953–1955 гг. После этого в течение всего 10 лет на Северо-Западе было уничтожено более 60 % всех волков (Данилов и др., 1979).

В регионах, где «борьба» с волком ведется не столь интенсивно, к ним относятся и Карелия, изменение численности хищника определяются прежде всего изменениями населения его основной жертвы – лося (см. рис. 30). Некоторые аспекты этой проблемы обсуждались ранее, к другим мы вернемся позже в очерках экологии копытных и при анализе проблемы – «хищник-жертва» в региональном аспекте.

Практическое значение. Значение волка в сфере деятельности человека не ограничивается его ролью «регулятора» численности диких копытных. Волк продолжает оставаться одним из главных врагов домашних животных, хотя масштабы его хищнической деятельности в настоящее время несравненно меньше чем в прошлом. Происходящее не связано с изменениями экологии хищника, но определяется социально-экономическими изменениями, произошедшими в аграрной сфере. Одним из главных стало почти принудительное оставление населением малых деревень и драматическое сокращение числа домашних животных – коров и овец в частном владении. Именно эти животные свободно, без охраны выпасались в лесах, окружающих деревни, и часто становились жертвами волка.

Всего 100 лет назад потери владельцев домашних животных исчислялись в Олонецкой губ. в 30 тыс. руб. ежегодно. Так в 1906 г. волки зарезали: 91 лошадь, 316 жеребят, 209 быков и коров, 536 телят, 1241 овцу, 4 свиньи и 56 собак (Благовещенский, 1912).

Почти таким же этот ущерб был и в первые годы советской власти, т. е. до радикальных изменений в сельском хозяйстве. В 1926 г. от волков погибли: 71 лошадь, 215 жеребят, 189 быков и коров, 564 теленка, 1356 овец, 33 свиньи и 165 собак. Однако уже в 1957 г. такие потери составили всего: 2 лошади, 6 коров, 18 телят, 15 овец и 219 свиней (Марвин, 1959). В действительности эти потери были значительно большими, но многие случаи гибели сельскохозяйственных животных не вошли в этот реестр, поскольку страховая компенсация выплачивалась Госстрахом только владельцам частного скота, а государственным животноводческим предприятиям не выплачивалась.

В 1970–1980-е гг. ущерб от волков и реальный, и учтенный стал значительно меньше и даже в 1978 г. – в год наибольшей гибели сельскохозяйственных животных от волка в этот период – жертвами хищника стали: 5 лошадей, 2 коровы, 61 теленок, 26 овец и 26 собак. Таким образом, всего за 50 лет гибель крупного рогатого скота от волков уменьшилась почти в 100, а овец – в 50 раз (Данилов, 1994).

В настоящее время, когда в деревнях в частном владении остались «одинокие» коровы, а овец и коз не стало вовсе, нет и ущерба от хищников домашним животным.

В недалеком прошлом, в годы существования в Карелии домашнего оленеводства, гибель одомашненных оленей от хищников составляла в среднем 45 оленей в год, но не превышала 150 голов.

В настоящее время значительно более ощутим ущерб, наносимый хищниками охотничьему хозяйству. Тем не менее, в 1970–1980-е гг. отношение к волку со стороны зоологов и охотоведов стало принципиально иным. Следствием этого явилась и новая стратегия управления популяциями хищника (Бибииков, 1980; Бибииков и др., 1985; Овсянников, Бибииков, 1989). Полностью разделяя мнение вышеназванных авторов, мы считаем, что «жесткое регулирование численности» волка пока должно осуществляться на всей территории Северо-Запада России. Исключением должна стать лишь тундровая зона Кольского п-ова, где, очевидно, еще сохранился тундровый волк, численность которого повсеместно очень невелика. Соответственно, невелик и ущерб от тундрового волка и оленеводству, и диким животным. Было бы разумным объявить этот подвид волка в Мурманской обл. зверем охраняемым.

Развитие охотничьего хозяйства, в том числе интенсивное использование популяций копытных, ведет к обострению противоречий между человеком и волком. Решение этого вопроса лежит в ограничении численности хищника и сведении его роли в сообществах диких животных к селекции больных, слабых, старых и увечных особей и поддержанию хорошего физического состояния жертв.

В свое время мы (Данилов, 1994) предложили три способа решения проблемы сокращения численности волка в регионе. Они имеют единую экологическую задачу – сокращение численности хищника при максимально возможном сохранении социально-территориальной структуры его популяции. Это подразумевает одновременное изъятие всей стаи или приплода данного года и может быть осуществлено: 1) облавными охотами, которые можно организовывать для охотников-туристов; 2) применением привад с гормональными препаратами, прерывающими беременность; 3) отловом щенков на логовах. При использовании двух последних способов родители остаются в живых и сохраняют за собой участок обитания. При осуществлении первого метода участок обитания уничтоженной семьи перераспределяется между соседними стаями, либо занимается расселяющимися молодыми из этих стай.

Лисица – *Vulpes vulpes* L.

Лисица, обитающая в Карелии, характеризуется относительно крупными размерами: вес тела самцов в среднем – 7435 г (6270–9890; n = 10), самок – 6125 (5340–7800; n = 7), длина тела, соответственно: 722,6 (620–883) и 706,7 (540–800) мм.

Окраска меха яркая, по спине и бокам красный цвет пестрит белесой рябью, брюхо чаще белое, иногда с черной подпушью. Изредка встречаются особи с более темной окраской и выраженным крестообразным узором на спине и плечах, так называемые сиводушки, еще реже попадаются лисицы-крестовки, у которых крестообразный узор на спине и плечах выражен еще более отчетливо, а низ живота близок к черному, такая цветовая форма встречается только в северных районах республики. Совсем редко встречается черно-бурая форма, и вовсе единично

добываются серебристые лисицы. По данным М. Я. Марвина (1959) в 1940–1950-е гг. было добыто всего 9 зверей с такой окраской меха – в Медвежьегорском, Беломорском и Лоухском районах.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Лисица обитает в Карелии повсеместно, но распределение вида по территории очень неравномерно. Относительно многочисленна она в южных, наиболее освоенных сельскохозяйственным производством районах – в Приладожье, Прионежье (рис. 32). Для этих территорий характерна пестрая мозаика биотопов – сельскохозяйственных угодий (поля, сенокосы, пожни), перемежающиеся участками еловых и смешанных лесов, зарастающих вырубок, с большой протяженностью береговой линии водоемов разного типа. Сформировалась такая мозаика в результате многовекового освоения этих мест человеком, а относительная численность лисицы здесь в среднем за ряд лет составляет 3,4. Одновременно столь же высокой численности вид достигает на севере республики – в Прибеломорье (см. рис. 32). Это объясняется давней заселенностью этих мест человеком, а потому и сравнительно большей площадью сельхозугодий, с одной стороны, а с другой, высокими кормовыми достоинствами морского побережья, обеспечивающими хищника снулой рыбой и падалью разного происхождения. Довольно высока также численность мелких млекопитающих в прибрежных лесах и птиц, гнездящихся в прибрежной зоне.

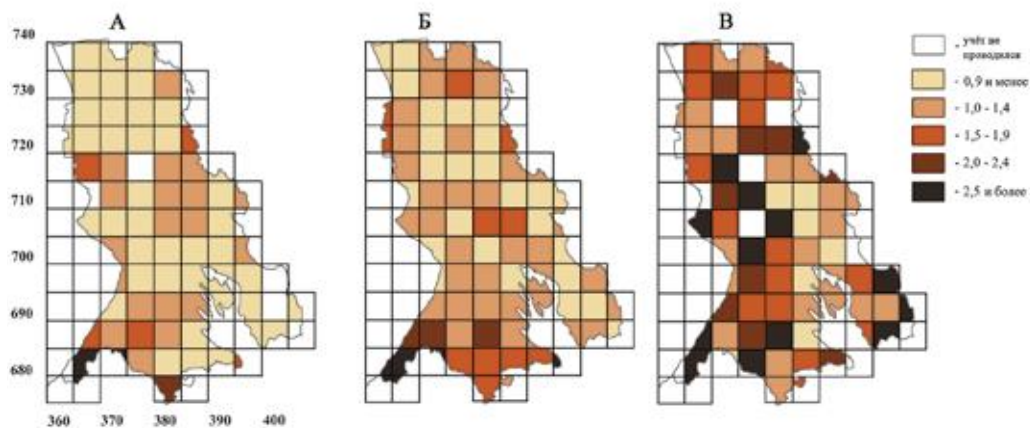


Рис. 32. Распределение и численность лисицы в Карелии в 1990–2015 гг.:

А – год наименьшей численности, Б – средние показатели за годы наблюдений, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута

В средней Карелии и особенно в удаленных от моря и мало освоенных человеком северных районах (Лоухский, Калевальский, Муезерский, Сегежский) лисица немногочисленна (1,5–2,2 следа на 10 км) и встречается, главным образом, близ населенных пунктов вдоль железной и шоссейной дорог. В целом плотность населения лисицы в Карелии характеризуется невысокими показателями: в среднем за 40 лет учетов (1964–2004) – 1,8 следа на 10 км маршрута с колебаниями по годам и районам от 0,6 до 7,5.

Предпочтение, отдаваемое лисицей стациям окультуренного ландшафта, еще нагляднее прослеживается при анализе распределения и численности вида на смежной территории Финляндии и в южных областях Северо-Запада. Эти регионы значительно интенсивнее освоены в сельскохозяйственном отношении, чем Карелия. Значительно выше здесь численность и основных жертв лисицы, и самого хищника (Данилов и др., 1979; Linden et al., 2003).

В бесснежный период, когда лисица сравнительно хорошо обеспечена кормами, распределение хищника по биотопам более равномерно, чем зимой. Тем не менее, наиболее часто звери встречаются на полях – 18,8 % встреч (n = 224), в кустарниках – 14,3 и в смешанных лесах – 12, реже на вырубках – 5,4 и в ельниках – 6,2 % встреч (Данилов и др., 1979).

Зимой отчетливо прослеживается тяготение лисиц к открытым угодьям – полям и сенокосам – 26,5 % встреч (n = 653), зарослям кустарников – 16,4, смешанным лесам – 12,6 %, но сокращается число встреч зверей в ельниках – 2,8 % и на болотах – 4,4 %. Большая неоднородность биотопического распределения лисиц зимой объясняется тем, что они предпочитают в этот трудный период держаться в наиболее богатых пищей, главным образом мелкими млекопитающими угодьях. Иллюстрацией сказанного служат материалы троплений следов лисицы в Карелии. Общая протяженность этого пути составляет – 199 км. Этот путь пролегал по биотопам следующим образом (км):

Биотоп	Протяженность пути	
	абс.	%
Сосняки	18	9,1
Ельники	20	10,1
Смешанные леса	26	13,3
Лиственные леса	35	17,7
Вырубки	13	6,5
Окраины болот	17	8,5
Поля	46	24,3
Побережье водоемов	13	6,5
Окрестности населенных пунктов	8	4,0

Лисица весьма пластична в выборе стадий и хорошо приспосабливается к обитанию в различных условиях. Примером могут служить результаты учета лисицы в Сосновском лесохозяйственном хозяйстве на Карельском перешейке, где преобладают сосновые насаждения разных классов возраста, ольшаники, березняки и смешанные молодняки, произрастающие на месте старых хуторов и созданных с помощью мелиорации сельскохозяйственных угодий (Данилов и др., 1979). На 190 км маршрута пришлось следов в разных биотопах:

Биотоп	Встречено следов	
	абс.	%
Сосняки	43	31,9
Ельники	2	1,5
Смешанные леса	9	6,6
Ольшаники	29	21,5
Березняки	7	5,2
Ивняки	10	7,4
Поля	34	25,2
Болота	1	0,7

Таким образом, при всей пестроте биотопов и ландшафтов, осваиваемых лисицей, она повсеместно предпочитает открытые и полукрытые уголья, преимущественно сельскохозяйственного назначения.

Участок обитания. Жилища. Суточные перемещения лисицы, размеры охотничьего и индивидуального участков варьируют довольно значительно. Определяется это общей кормностью угодий, урожайностью тех или иных кормов, сезонными изменениями обилия и доступности жертв хищника, а также географическими особенностями распределения и численности основных жертв лисицы.

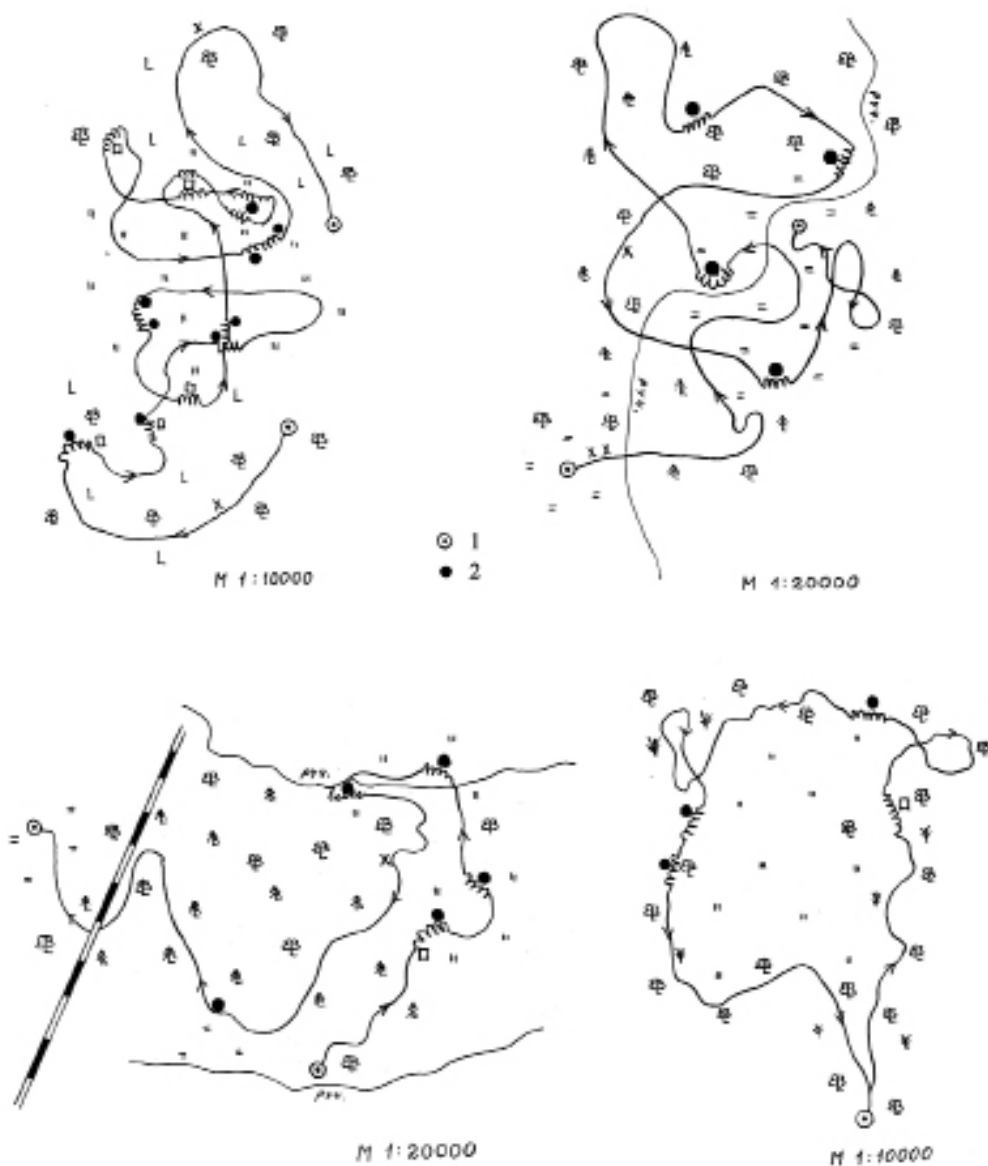


Рис. 33. Типы суточных наследов лисицы:

1 – место дневки, 2 – успешная охота

Зимой в период ограниченных возможностей добывания корма лисица ходит широко и осваивает наибольшую территорию. За многие годы наблюдений средняя протяженность охотничьего хода хищника в Карелии варьировала от 3,2 до 7,5 км, составляя в среднем за все годы 5,3 км ($n = 83$). При этом на севере средняя длина охотничьего хода лисицы значительно больше, чем на юге и равняется, соответственно, 7,1 (3,5–11,2) и 4,8 (1,0–11,0) км. Наименьший суточный ход (0,5–0,7 км) отмечался в тех случаях, когда лисица, питаясь на свалках, залегала на дневку неподалеку от места кормежки, а наибольший – на замерзших крупных озерах, по которым лисица проходила по 12–13 км. Конфигурация суточного наследа и самого охотничьего участка весьма изменчивы и охватывают обычно наиболее кормные уголья (рис. 33).

Различия между северными и южными территориями сохраняются и при сравнении площади, осваиваемой лисицей за одну охоту, или размеров охотничьего участка хищника. На севере Карелии средний размер такого участка – 6,3 (2,5–11,2), на юге – 4,1 (1,0–10,4), а в среднем составляет – 4,4 км² ($n = 41$).

Размер территории постоянного обитания особи или индивидуального участка, измеренного, как площадь круга, очерченного по крайним точкам встреч следов зверей в течение не менее 10 дней, имеет от 5 до 10 км в диаметре, и, соответственно, определяется в 20–80 км². В южных областях Северо-Запада – Ленинградской и Псковской – площадь участка обитания хищника лишь немногим меньше – 20–70 км² (Данилов и др., 1979), хотя условия обитания лисицы, судя по численности основных ее жертв, значительно лучше карельских, выше здесь и численность самого хищника. В соседней Архангельской обл. площадь индивидуального участка лисицы почти одинакова с таковой в Карелии и составляет – 12–75 км² (Вайсфельд, 1985). Большие размеры участков лисиц в Карелии объясняются не только относительной скудостью кормовой базы, но также тем, что при данном методе определения площади участка в него включались частично или полностью весьма многочисленных здесь озера или их части.

В соседней Финляндии размер участка обитания, определенный путем радиослежения за мечеными животными, в среднем составляет 570 га (Kauhala, 2003), а в Швеции в районе биологической станции Гримсо (подзона средней тайги) в среднем участок простирался на 600–650 (240–1150) га (Englund, 1980).

В выводковый период осваиваемая зверем территория заметно сокращается, что связано не только с сезонным увеличением кормности угодий, но и с необходимостью частого кормления щенков. С наступлением холодного времени года, после распада выводков участок обитания расширяется, достигая указанных выше размеров.

После распада выводков, большинство молодых зверей уходит за пределы участка родителей. Дальность расселения молодняка зависит от пола молодых, плотности населения вида и особенностей территории. Так, по данным А. Ф. Чирковой (1967), в Калининской (ныне Тверская) обл. молодые, полуторагодовалые лисицы встречались не далее 2–3 км от родительской норы. Аналогичные исследования, выполненные в Нидерландах, где численность хищника значительно выше чем даже в центральных областях России, самое дальнее расстояние, на котором зарегистрированы молодые звери, было 16,5 км, большинство же уходит от места рождения не далее 5 км (Хафтен, 1970).

Гнездовые убежища лисиц – это норы, выкопанные ими самостоятельно. Устраиваются они на склонах небольших холмов, берегах рек и озер в хорошо дренированных местах с песчаной или супесчаной почвой. По наблюдениям в северо-западных областях (Данилов и др., 1979) гнездовые норы располагались в следующих местах:

Облесенные косогоры	27 (45,0 %)
Овраги	11 (18,3 %)
Берега рек и ручьев	8 (13,3 %)
Старые землянки и окопы	6 (10,0 %)
Валы мелиоративных канав	5 (8,3 %)
Лесные завалы, бурелом	2 (3,3 %)
Груды камней на поле	1 (1,7 %)

Большинство жилищ используются зверями из года в год, случается, что одна и та же нора может служить нескольким поколениям лисиц. Так, О. С. Русаков (Данилов и др., 1979) сообщает о том, что в Псковской обл. в местечке «Борки» была известна нора, в которой лисицы выводили потомство более 50 лет.

Число нор на определенной территории и заселенность их животными являются одним из показателей численности зверей. По данным Э. В. Ивантера (1969б) в Карелии насчитывалось до 9 лисьих нор на 100 км². Заселенность нор по сведениям охотников-корреспондентов составила здесь 72 % (Данилов и др., 1979).

Кроме выводковых нор у лисиц бывают и норы, выполняющие функции временных убежищ. Они просты по устройству, а их длина не превышает 2-х м. Располагаются они в местах, подобных тем, что звери выбирают для гнездовых жилищ.

Вне выводкового периода лисица довольно редко посещает гнездовые норы и для отдыха устраивается на лежке в местах с хорошим обзором, но обязательно возле какого-либо укрытия – пня или выворотня на краю вырубки, в густом еловом подросте у опушки леса, в прибрежных тростниковых зарослях, иногда у ондатровой хатки. Места дневок зимой непостоянны и лисица устраивается на отдых неподалеку от места жировки.

Питание. Питание лисицы в Карелии и на смежных территориях, ее хищническая деятельность привлекали внимание ряда исследователей (Насимович, 1948б; Марвин, 1959; Ивантер, 1969б; Новиков, 1970; Данилов и др., 1979). Опубликованные этими исследователями данные позволяют констатировать, что имеются довольно существенные географические различия в составе пищи хищника.

На севере основу рациона лисицы составляют мышевидные грызуны (до 93 % встреч). При недостатке этой добычи резко возрастает потребление лисицей тетеревиных птиц (до 40 %) и зайца-беляка (Насимович, 1948б).

В Карелии в питании лисицы также велико значение мышевидных грызунов (60–80 %), но значительную долю составляют – заяц-беляк (12–24 %), тетеревиные птицы (8–30 %), падаль (6–30 %); встречаемость насекомых доходит до 17 %, а ягод до 9–33 % (Ивантер, 1969б).

Южнее – в Ленинградской и Псковской областях встречаемость мышевидных грызунов в рационе лисицы достигает 98,8 %, птиц – 2,8, насекомых – 18,2, растительных кормов – 8,6 % (Данилов и др., 1979).

Сезонные различия в питании лисицы также выражены довольно четко. В Мурманской обл. (Насимович, 19486) остатки млекопитающих зимой были встречены в 96, а летом – в 74 % проб. Птицы гораздо чаще становятся добычей хищника летом, чем зимой (64 против 22 %). Но самыми сезонными кормами остаются ягоды – 13–88 % и насекомые – 12–55 %.

В Карелии помимо мышевидных грызунов, зайцев, тетеревиных птиц летом лисица активно разыскивает и поедает гнездящихся на земле птиц, лягушек, ящериц, насекомых, ягоды (Ивантер, 19696). И в Ленинградской обл. роль птиц, насекомых и растительных кормов в питании лисицы значительно возрастает летом; осенью и зимой хищники охотятся преимущественно за мышевидными грызунами, зайцами, ондатрой (Новиков, 1970).

Иной способ оценки питания лисицы – регистрация ее охот в процессе тропления следов хищника – показал, что на протяжении 430 км пути лисиц они охотились на:

Вид жертвы	Число нападений	
	всего, абс.	удачных, %
Мышевидные грызуны	116	48,7
Заяц-беляк	17	1,7
Тетеревиные птицы	29	4,6
Прочие животные	11	2,3
Всего	173	57,3

Среднее число нападений на добычу, рассчитанное на 1 км охотничьего хода лисицы, составило 0,81 попытки.

Специального внимания заслуживает обсуждение питания лисиц падалью и кормежки на всякого рода свалках и помойках, ставших в последние годы весьма многочисленными возле каждого населенного пункта. Такие места звери, живущие в окрестностях населенных пунктов, посещают обязательно и почти ежедневно. В окрестностях свалок крупных городов происходит и концентрация хищников, постоянно кормящихся на них. Особенно привлекательны для лисиц свалки отходов звероводства. Характерно, что на свалках звери кормятся не только разного рода отбросами и падалью (трупы павших домашних животных сельские жители также везут на свалки), но и активно охотятся на многочисленных здесь серых крыс.

Роль источника пищи, аналогичной добываемой лисицей на свалках, играют также железные и шоссейные дороги, вдоль которых лисицы ходят постоянно, питаясь отбросами пищи человека.

Падаль, появляющаяся в лесу в виде остатков добычи волков, копытных, павших после ранения охотниками, оставляемые охотниками внутренности и шкуры лосей, также очень привлекательна для лисиц. Хищники находят их через день-два после добычи копытных, однако начинают кормиться лишь через 5–7 дней.

Своеобразна роль морского побережья, которое привлекает лисиц во все сезоны года. Но наибольшая концентрация хищников наблюдается здесь осенью в период штормов, когда на берег выбрасывается и снулая рыба, и мертвые тюлени, и погибшие птицы. Привлекает лисиц и зона отлива, где они находят оставшихся беспозвоночных, а иногда и мелкую рыбу. Весной хищники охотятся в прибрежной зоне на гнездящихся здесь чаек и уток, а летом на их потомство.

Охотится лисица преимущественно в вечерние и утренние часы. Летом в северных широтах в условиях длинного светового дня звери бывают деятельны всю ночь. Осенью охотничья активность хищников вновь приобретает двухфазный характер.

Своеобразен суточный ритм зверей в выводковый период. В конце беременности самки держатся возле нор и значительную часть дня проводят непосредственно в норах. С появлением потомства первые дни мать не оставляет нору, а корм ей приносит самец. Лишь к концу лета подросшие лисята начинают участвовать в охотничьих рейдах вместе с матерью и выводок переходит на бродячий образ жизни. Осенью после распада выводка молодые звери разбредаются в поисках свободных территорий. По наблюдениям финских исследователей за мечеными животными их дисперсия составляет 16–26 км, а отдельные звери уходят более чем за 100 км (Kauhala, 2003).

Размножение. Структура популяции. Размножение вида вследствие промышленного разведения его в неволе изучено хорошо. Большинство лисиц и самцов, и самок становятся половозрелыми в возрасте 9–10 месяцев. Гон протекает в феврале–марте. Отмечены лишь незначительные географические различия в сроках гона: в южной части Карелии большинство самок спаривается в конце февраля, в северной – в середине марта.

Нет существенных географических различий в сроках гона и на всей территории Северо-Запада России, где спаривание лисиц отмечалось: в январе – 8 (10,4 %) случаев, феврале – 28 (36,4 %), марте – 36 (46,7 %), апреле – 5 (6,5 %) (Данилов и др., 1979).

Щенение большинства самок лисиц происходит в мае. Средняя плодовитость в 1958–1968 гг. составляла 4,1 щенка на самку (Ивантер, 1969б). По материалам, относящимся к 1973–1977 гг., собранным путем опроса охотников-корреспондентов, средняя плодовитость была 5,6 щенка на самку (Данилов и др., 1979). Подобная изменчивость плодовитости лисицы отмечалась в разных районах ее обитания и в разные годы, что большинство исследователей связывает с изменениями кормовой базы хищника. Считается, что плодовитость лисицы увеличивается в годы обилия мышевидных грызунов и, напротив, снижается в «неурожайные» на них годы. Для нашего региона такие сведения приводятся в работах Э. В. Ивантера (1969б), Е. З. Когтевой и В. Ф. Морозова (1972б).

Среди взрослых особей в природе наблюдалось незначительное преобладание самцов – 52,0 % (n = 148), однако в группе сеголеток преобладали самки – 55,9 % (n = 136). Некоторые авторы (Данилов и др., 1979) склонны объяснять это некоторой избирательностью промысла. По данным Э. В. Ивантера (1969б) доля самцов среди добытых охотниками взрослых лисиц была еще большей и составляла 60 %, несколько меньшей была их часть среди сеголетков.

Прирост популяции лисицы, рассчитанный по сеголеткам в промысловой пробе для всех областей Северо-Запада России, довольно значителен и равен 47,9 % (Данилов и др., 1979). Интересно, что ровно такой же – 47,3 % была доля молодых и в 1883–1890 гг. в бывш. Петергофской охоте (Новиков и др., 1970).

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. На лисице паразитирует довольно много различных эктопаразитов. Среди них немало опасных хранителей и переносчиков болезней, опасных для человека и домашних животных. Особенно широкое распространение среди лисиц приобрел чесоточный зудень. До начала 1950-х гг. этот паразит отмечался только в Эстонии (Герасимов, 1953). В 1952–1954 гг. первые случаи зудневой чесотки были зарегистрированы на юге Псковской обл., но уже через 10 лет – в 1962–1966 гг. больных зверей отмечали на Карельском перешейке и в Лодейнопольском р-оне Ленинградской обл. (Чиркова, 1957; Когтева, Морозов, 1972б). В конце этого десятилетия болезнь достигла Карелии, а к середине 1970-х гг. распространилась до г. Сегежи (65° 45' с.ш.) и стала обычной в южной и средней частях республики. Таким образом, всего за 20 лет зудневая чесотка распространилась на север почти на 800 км (Данилов и др., 1979). В середине 1990-х гг. намечился спад эпизоотии на северном пределе ее распространения.

По мере расширения эпизоотии росла и смертность животных от нее. Так, если в 1948–1966 гг. погибло 31,4 % зверей от общего числа лисиц, найденных погибшими (Когтева, Морозов, 1972б), то в середине 1970-х гг. смертность лисиц от этой болезни достигла 82 % (Данилов и др., 1979).

Лисица болеет бешенством (в Карелии случаи этой болезни неизвестны), чумой, бруцеллезом, ей свойственны и многие другие инфекции. Однако смертность от всех этих болезней не носит массового характера. На всем Северо-Западе она не превышает 5 % от общего числа погибших животных (Когтева, Морозов, 1972б).

Естественные враги лисицы – это волк, рысь, россомаха. Особенно интересны взаимоотношения лисицы с рысью. Первая не только активный потребитель общих кормов, но и нахлебник рыси, – она нередко находит и доедает остатки добычи рыси. В свою очередь рысь преследует лисицу и убивает ее. Это часто случается, когда рысь, насытившись и закопав остатки добычи в снег, располагается на отдых неподалеку от этого места, а ничего не подозревающая лисица находит эти остатки и здесь же становится жертвой рыси. Такие случаи четырежды регистрировались в процессе тропления рысей в южной Карелии.

О пищевой конкуренции этих хищников и прямом преследовании рысью лисицы сообщают многие исследователи (Адлерберг, 1935; Формозов, 1935; Кончиц, 1937; Насимович, 1949; Haglund, 1966; Kratochvil, 1968; Новиков и др., 1970; Данилов и др., 1979, 2003 и др.). В. Haglund (1966) считает этих хищников антагонистами. По его наблюдениям рысь разыскивает лисьи гнезда и уничтожает лисят, лисица же боится даже следов рыси.

Наши наблюдения на больших территориях лишь косвенно подтверждают антагонистические отношения рыси и лисицы. Материалы, полученные нами на опытной территории (южная Карелия), для которой характерна высокая плотность населения рыси, подтверждают, что лисица встречается в таких местах очень редко. Это особенно наглядно проявляется в период высокого снегового покрова, что

отмечал в свое время А. А. Насимович (1949). На территории нашего стационара в первой половине зимы постоянно регистрировались следы 2–3 лисиц. В середине – конце февраля, т. е. в период глубокоснежья, здесь оставался, да и то не ежегодно всего один зверь, живший возле самой деревни, а в лесу следы лисиц уже не встречались (Данилов и др., 1979).

Пищевыми конкурентами лисицы можно считать всех мелких и средних хищных зверей, имеющих близкий с лисицей спектр питания и пернатых хищников, питающихся мышевидными грызунами. Иногда конкурентные отношения у лисицы возникают с барсуком из-за нор или мест, пригодных для их устройства. Вместе с тем лисицы довольно часто поселяются и живут не один год в обитаемых барсучьих городках, вполне уживаясь с его хозяевами.

Движение численности. Анализ многолетних данных по численности лисицы не позволяет говорить о строгой цикличности в динамике популяции хищника на большей части Карелии и смежных территориях. Ряд авторов (Насимович, 1948б; Когтева, Морозов, 1972б; Чиркова, 1975; Ивантер, 1979; Данилов и др., 1979) вполне убедительно показали, что периодичность колебаний численности лисицы наиболее выражена на северной периферии ее ареала. Здесь значительно уже спектр питания хищника, а численность его основных жертв – мышевидных грызунов подвержена периодическим изменениям с более четкой цикличностью. Так, на Кольском п-ове подъемы и спады численности рыжей полевки – вида, доминирующего среди мелких млекопитающих, а, соответственно, и в питании лисицы – следуют через 4 года, такая же периодичность прослеживается и в изменении численности лисицы (Насимович, 1948б). Другим свидетельством такой зависимости и ритмических колебаний численности хищника служат данные заготовок его шкур в Мурманской обл. (рис. 34), из которых следует, что заготовки наибольшего числа шкур повторялись через 4 года – в 1948, 1952, 1956, 1960, 1964, 1968, 1972 гг. (Данилов и др., 1979).

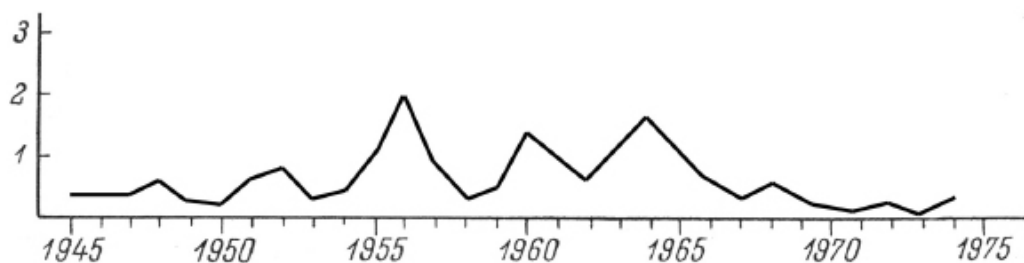


Рис. 34. Заготовки шкур лисиц в Мурманской обл., тыс. шт. (по: Данилов и др., 1979)

Несмотря на отсутствие ритмичности в изменении численности лисицы в более южных районах, связь этих изменений с обилием мышевидных грызунов, а иногда и зайца, прослеживается и здесь (Ивантер, 1969б; Когтева, Морозов, 1972б). Рассматривая данные заготовок шкур лисицы (см. рис. 34), можно заметить, что наибольшее их число заготавливалось с интервалами в 3–4 года и 6 лет. Принимая соответствие числа заготовленных шкур с численностью вида, можно сказать, что малые подъемы численности хищника происходили через 3, а большие – через

6 лет. Довольно близка к названным и периодичность колебания численности лисицы в Архангельской обл., где «низкие» пики повторялись через 2–4 года, а «высокие» через 6–8 лет (Чиркова, 1975).

Мы попытались проследить изменения численности лисицы и связь их с «урожаем» тех или иных кормов в южной Карелии (Приладожье), где Лаборатория зоологии многие годы ведет учет численности мелких млекопитающих (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 2008). Оказалось, что в ряде случаев можно увидеть согласованные изменения численности лисицы и мелких млекопитающих с тайм лагом в один год. Данное явление – отставание подъема численности хищника от такового основной жертвы обычно для хищников, особенно становящихся половозрелыми в возрасте менее года. В таком случае в год высокой численности жертвы наблюдается высокая выживаемость молодняка, сохранение хорошего состояния сеголеток, позволяющее им на следующий год реализовать потенциал размножения, что и определяют подъем численности населения хищника через год после «урожая» жертвы (рис. 35).

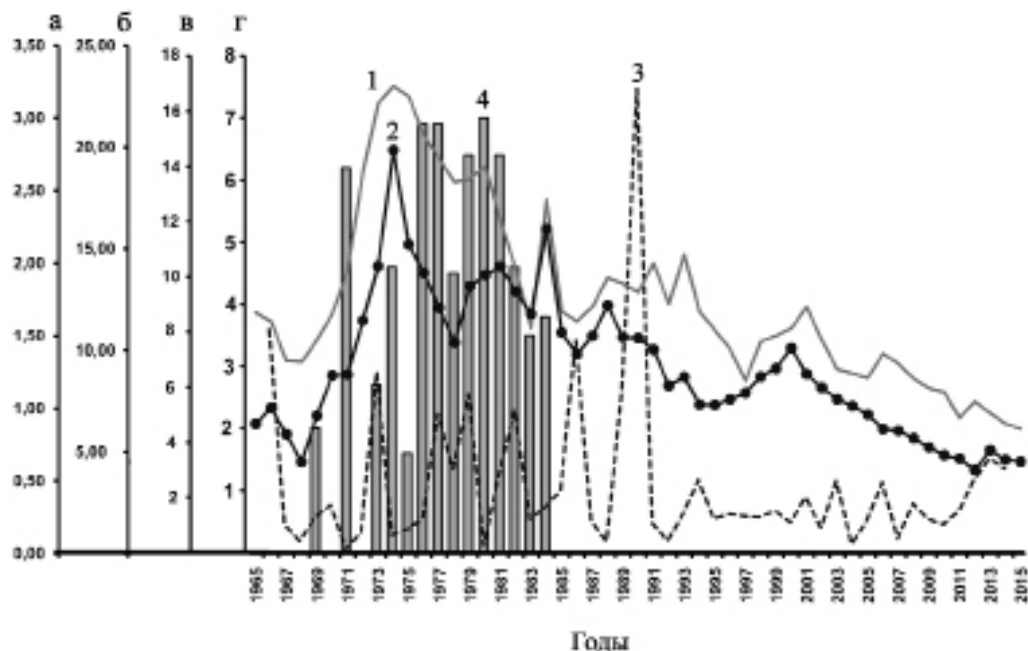


Рис. 35. Изменение численности лисицы (1), зайца-беляка (2) и мышевидных грызунов (3), длина охотничьего хода лисицы (4 – столбики):

по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность лисицы, б – численность зайца-беляка, следов на 10 км, в – численность мышевидных грызунов, экз. на 100 ловушко-суток, г – длина хода лисицы, км (по: Данилов, 2005; Ивантер, Макаров, 2001; Якимова, 2012)

За годы исследований численность лисицы в Карелии изменялась в неопределенном ритме с небольшой амплитудой – в пределах от 1,3 до 4,2 следа на 10 км маршрута. Лишь в начале 1960–1970-х гг. показатель учета заметно возрастал, но и тогда он увеличивался по сравнению с предыдущим годом всего на 33–52 % (Данилов и др., 1978).

Существенное влияние на изменение численности лисицы оказывают, как уже отмечалось, паразиты и болезни, а также климатические факторы. На севере это прежде всего глубина и состояние снегового покрова, затрудняющее как добывания корма, так и передвижение животных. Это обстоятельство отмечалось еще А. А. Насимовичем (1948б) для Кольского п-ова, где особенно при дефиците корма снежная зима становилась бедствием для лисиц.

Влияние врагов на численность лисицы не может считаться существенным. В целом гибель ее от более крупных хищников не превышает 6 % от общего числа погибших животных (Когтева, Морозов, 1972б).

Примерно с начала 1980-х гг. главными врагами лисицы в ближайших окрестностях населенных пунктов стали бродячие собаки. По наблюдениям М. А. Вайсфельда (1985) даже в Архангельской обл. они не только нападают на лисиц, но и занимают их экологическую нишу, вытесняя таким образом естественных хищников из антропогенных экосистем.

Управление популяцией. Красная лисица всегда была одним из основных объектов промысловой и спортивной охоты. В начале 19-го столетия в Олонецкой губ. ежегодно заготавливали 2400–2900 лисьих шкурок, а в начале 20-го – до 1000 экз. (Данилов и др., 1979). В последующие годы заготовки шкур сократились. Общее снижение промыслового использования популяции отмечалось на всем Европейском Севере уже в середине – конце 1960-х гг., но особенно в начале 1970-х. В сезон 1974–1975 гг. в Карелии было закуплено всего 172 шкурки лисиц. Уже тогда основной причиной сокращения промыслового использования была низкая закупочная цена шкурки. В наши дни к ней добавился и общий распад системы заготовок шкурок пушных зверей, который осуществлялся заготовительными конторами потребительской кооперацией в рамках государственной монополии.

Однако значение лисицы в охотничьем хозяйстве не ограничивается только ценой ее шкурки. Это прекрасный объект спортивной охоты с использованием гончих и норных собак, с манком, на приваде, ходовой охоты по полям, с флажками и др.

Об отрицательном влиянии лисицы на численность дичи – зайца, тетеревиных, водоплавающих птиц можно говорить лишь применительно к высокоорганизованным охотничьим хозяйствам, где практикуется разведение дичи и осуществляется содействие ее естественному воспроизводству. На территории таких хозяйств численность лисицы следует ограничивать. В хозяйствах же широкого профиля лисица должна быть признана обычным охотничьим зверем и естественным компонентом экосистем.

СЕМЕЙСТВО МЕДВЕЖЬИ – URSIDAE

Бурый медведь – *Ursus arctos* L.

Медведи, населяющие Карелию, относятся к номинальному подвиду – *Ursus arctos arctos* L. и характеризуются средними размерами тела и черепа. Из 75 зверей, взвешенных и измеренных, только три самца весили больше 300 кг – 320, 340 и 370 кг, при длине тела 235, 250 и 255 см.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Медведь распространен в Карелии повсеместно. Однако всего сто лет назад – в конце 19 – начале 20 столетий он был полностью истреблен на Карельском перешейке, а несколько позже его не стало также на юго-западе Карелии (Сортавальский и Лахденпохский районы) и на смежной территории Финляндии.

Возвращение медведя в эти места и восстановление ареала вида стало отмечаться в начале 1960-х гг., когда звери стали изредка появляться на Карельском перешейке (Новиков и др., 1969). В середине следующего десятилетия встречи зверей здесь участились, как и случаи их регистрации на юго-западе Карелии (Данилов и др., 1979). В конце 1980-х и на Карельском перешейке, и на юго-западе Карелии медведь стал обычен (Danilov, 1990). Восстановление ареала и численности вида стало возможным благодаря полному запрету охоты и охране вида.

Необходимо отметить, что примерно с середины 1960-х, но особенно в 1970–1980-е гг. наблюдалось повсеместное увеличение численности медведя в центральных областях Европейской части России (Лавров, 1975; Филонов, 1981; Сицко, 1983; Лобачев и др., 1991; Пажетнов, 1993; Данилов и др., 1993). Это было связано с регламентацией охоты на медведя: введением лицензионной системы отстрела, ограничением сроков охоты, запретом добычи медведиц, имеющих медвежат-сеголеток и др. Таким образом, охранные мероприятия, лимитирование использования популяции весьма эффективны в отношении медведя и могут быть решающими в сохранении вида даже в условиях, сильно измененных человеком.

В распределении медведя по территории Карелии прослеживается определенная закономерность – на севере региона численность зверей ниже, чем на юге. Это связано с ландшафтными особенностями и антропогенным воздействием на популяцию и условия ее обитания. С наибольшей плотностью медведь населяет значительную часть Суоярвского и Медвежьегорского районов (название последнего и сейчас не утратило первоначального смысла), где численность местами достигает 2 экз. на 1000 га (Заонежье). Довольно высока плотность населения зверей в Пудожском, Питкярантском, Олонецком, Пряжинском районах, средняя – в Прионежском, Муезерском и Калевальском (рис. 36).

Снижение плотности населения медведя по мере продвижения на север объясняется изменениями ландшафтно-экологических условий. На севере преобладают довольно простые экосистемы, представленные в основном сосняками и моховыми болотами, с ограниченными кормовыми условиями для медведя. Для остальной территории Карелии, напротив, характерна мозаика биотопов из ельников, сосняков, смешанных и лиственных лесов, вырубков, сельскохозяйственных угодий и перелесков, обеспечивающих медведя разнообразной растительной и животной пищей, убежищами. Сравнительно низкая численность зверя в некоторых местах центральных районов – Прионежском, Кондопожском связана с высокой плотностью людского населения, сильной трансформацией биотопов, усилением фактора беспокойства и пресса охоты.

До середины 1950-х гг. численность медведя в Карелии не оценивалась. По данным Г. А. Новикова с соавторами (1969) в начале 1960-х гг. в республике насчитывалось 830 медведей. Н. К. Верещагин (1972), определяя численность медведя

по данным заготовок его шкур, полагал, что в конце 1960-х в Карелии обитало 1120 медведей. По сведениям, собранным Госохотинспекцией в тот же период, в регионе насчитывали 1240 зверей. Несколько большие цифры – 1500–1700 экз. назывались нами (Данилов, 1976).

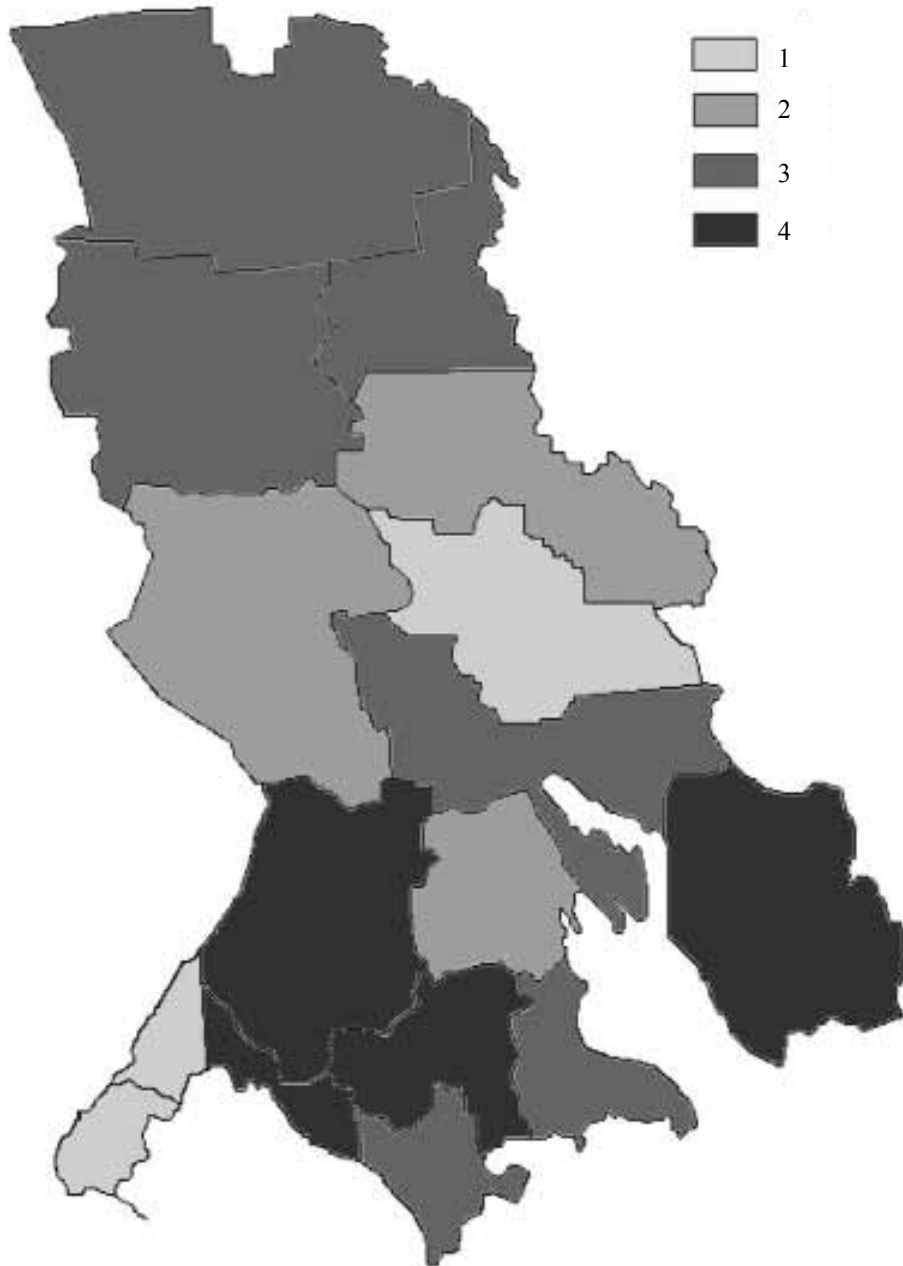


Рис. 36. Распределение и численность медведя в Карелии:

1 – 0,2 и менее, 2 – 0,21–0,40, 3 – 0,41–0,60, 4 – 0,61 и более экз. на 1000 га (по: Данилов, Тирронен, 2011)

Впервые инвентаризация населения вида посредством прямых учетов на пробных площадях была организована и проведена нами в 1974–1976 гг. (Данилов и др., 1979). Учет велся по берлогам и по следам на радиальных маршрутах. В первом случае ранней весной зверей тропили по снегу в пяту до покинутой берлоги и затем подсчитывали число берлог.

В основе второго метода лежат особенности экологии и морфологии медведя – относительная оседлость зверей и довольно четкие индивидуальные различия лап зверей и их отпечатков на грунте, т. е. следов. Многочисленные измерения лап добытых животных подтвердили мнение Д. Клейна (Klein, 1959), что наиболее подходящим для учета численности и определения веса и размера зверей служит ширина передней лапы, измеренная позади пальцев, соответственно и следов, оставляемых на грунте именно передними лапами. Передняя лапа, кроме того, чаще и четче отпечатывается на грунте (Данилов, 1981) (рис. 37). Регрессионным анализом установлена весьма существенная связь именно этого показателя с весом тела медведя (коэффициент корреляции $r = 0,8$ ($0,07$, $P > 0,99$, коэффициент регрессии $18,5$).

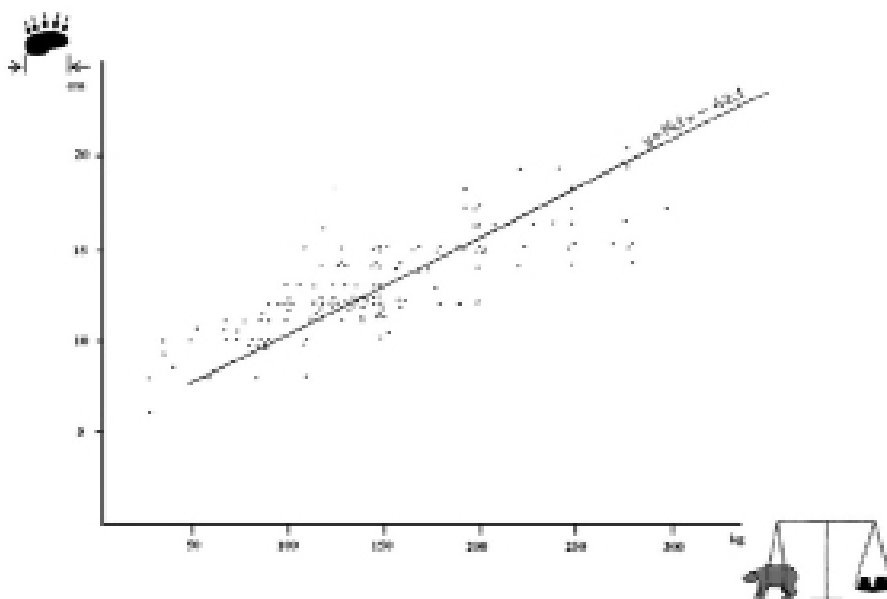


Рис. 37. Корреляция ширины передней лапы и веса тела медведя (по: Данилов, 1981 с дополнениями)

В результате применения названных методов учета плотность населения медведя в южной Карелии определена в 0,54 экз. на 1000 га, на севере этот показатель был ниже – 0,44 экз. на 1000 га лесной площади, а общая численность зверей в Карелии была оценена в 2500–2700 медведей (Данилов и др., 1979).

Повторно учеты численности животных проводились дважды через каждые 10 лет – в 1984–1987 и в 1994–1996 гг. (Danilov, 1990, 1992a, b, 2002). В последующем учеты стали проводиться ежегодно в каждом охотничьем хозяйстве по модифицированной нами методике (Данилов и др., 1985, 2002, 2015). Сравнительный

анализ материалов по численности и распределению вида в течение 30 лет не выявил сколько-нибудь серьезных изменений населения медведя за годы наблюдений. Всего в настоящее время в Карелии насчитывается немногим более 3000 зверей.

Рассматривая биотопическое распределение медведя, можно видеть, что звери предпочитают территории с пестрым составом стадий на слабовсхолмленном рельефе, с сетью ручьев, рек, озер. Однако из всего многообразия биотопов, в которых регистрируется пребывание медведя, он отдает предпочтение спелым и перестойным ельникам, захламленным буреломом и ветровалом, зарастающим вырубкам, смешанным и лиственным лесам (табл. 15). Медведи практически не бывают лишь на открытых пространствах свежих вырубок. Однако через 3–5 лет, когда на них увеличивается урожайность брусники, окраины зарастают малиной, а в пнях и валежнике в массе размножаются короеды, муравьи, другие беспозвоночные, начинается возобновление древесной растительности, что повышает защитность этих стадий; встречи зверей здесь становятся обычными. В приморских районах на приморской террасе следы медведей часто встречаются вдоль берега моря, на литорали в период отлива.

Таблица 15

Сравнительная характеристика биотопического распределения медведя на Северо-Западе России, встречи зверей и следов их пребывания, % (по: Данилов и др., 1993)

Биотоп	Карелия (n = 1444)	Область		
		Ленинградская (n = 163)	Новгородская (n = 127)	Псковская (n = 75)
Ельники	16,4	20,2	19,6	10,6
спелые	14,2	14,1	12,5	7,7
молодняки	2,2	6,1	7,1	2,9
Сосняки	8,3	4,2	3,9	3,8
спелые	7,1	2,4	3,1	2,9
молодняки	1,2	1,8	0,8	0,9
Смешанные леса	16,0	10,3	8,7	14,5
спелые	12,7	7,9	6,3	11,6
молодняки	3,3	2,4	2,4	2,9
Лиственные леса	11,3	6,1	3,9	9,7
спелые	7,1	4,3	1,6	6,8
молодняки	4,2	1,8	2,3	2,9
Вырубки	13,0	12,2	13,4	4,9
зарастающие	8,4	11,6	11,8	4,0
необлесенные	4,6	0,6	1,6	0,9
Болота (в том числе острова леса)	8,6	12,4	7,1	4,0
Побережье водоемов	7,3	6,1	4,7	6,8
Сенокосы и лесные поляны	8,9	4,9	9,4	8,7
Овсяные и овсяно-гороховые поля	8,6	20,9	26,9	40,0
Гари	1,6	2,4	2,4	2,9

Чрезвычайно привлекательны для медведя овсяные и овсяно-гороховые поля, и хотя площади таких полей, особенно на севере, незначительны, а время вегетации и стояния трав непродолжительно, поскольку их быстро скашивают на зеленый корм или силос, возле них собирается большое число медведей из весьма отдаленных угодий. Судя по встречам экскрементов медведей, содержащих овес, звери ходят на поля за 4–6, а иногда и за 10–15 км. На поле нередко жирует несколько зверей одновременно; иногда случалось наблюдать по 3–5 медведей на поле размером 0,7–1,5 га.

По пути к овсам медведи преодолевают иногда весьма серьезные препятствия. Так осенью 1967 и 1968 гг. недалеко от Петрозаводска (д. Бесовец) два медведя неоднократно переплывали р. Шую (ширина 150 м) и кормились на овсяном поле.

Охотно посещают медведи и поля с многолетними травами (клевером, тимофеевкой) после отрастания на них отавы, которой они и кормятся.

В стационном распределении медведей в Карелии имеется большое сходство с таковым в соседних более южных областях (см. табл. 15). Повсеместно наблюдается их приуроченность к спелым еловым и смешанным хвойно-лиственным лесам, зарастающим вырубкам, окраинам болот (Данилов и др., 1993).

На основании изучения биотопического распределения медведя мы попытались оценить пригодность и качество той или иной территории для вида. Для северо-западных областей России оптимальными участками следует считать достаточно большие (не менее 20–30 тыс. га) площади, включающие в себя комплекс разнообразных биотопов. Не менее половины лесов должны быть представлены приспевающими и спелыми насаждениями (рис. 38).

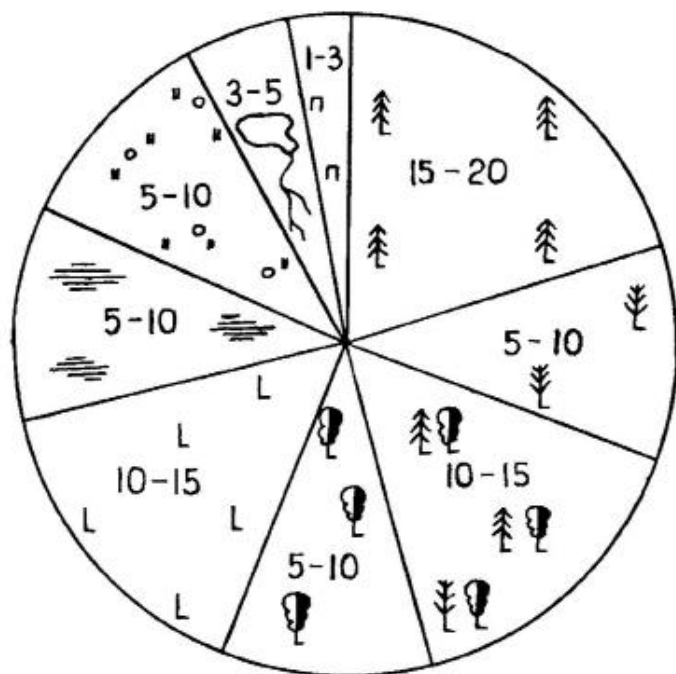


Рис. 38. Состав биотопов, необходимый для существования медведя в Европейской тайге, % (по: Данилов, 1994)

Участок обитания. Убежища. Пространственная структура населения медведя и взаимоотношения, складывающиеся на этой основе, имеют ряд особенностей.

Большинство взрослых зверей держатся оседло, занимая территорию, размеры которой зависят от ландшафтно-экологических условий, их кормности, защитности, фактора беспокойства. В южных районах Карелии участок обитания доминанта – «хозяина» территории колеблется от 1300 до 2500 га, в северных – почти вдвое больше – 2000–6000 га, главным образом за счет нелесных площадей (Данилов и др., 1993). С продвижением на север эти показатели еще более возрастают. На Кольском п-ове индивидуальный участок взрослого самца медведя простирается на 2000–9400 га (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). Вместе с тем близкие по размерам участки оказались и в более южных областях – Новгородской и Псковской, где их размеры варьировали от 1500 до 8000 га (Данилов и др., 1993). Здесь, как и на севере Карелии, площадь участка увеличивается за счет нелесных территорий. Различия в том, что на севере – это преимущественно обширные пространства открытых болот, а в южных областях – сельскохозяйственные угодья.

Несмотря на достаточно хорошо выраженную территориальность медведя, в одних и тех же местах весной, летом и осенью регулярно встречались следы разных зверей. Нередко эти звери двигались в одном направлении, но с интервалом в 1–3 дня. Более того, следы всегда отличались по размерам: одни принадлежали крупному зверю, другие – более мелкому или это были следы медведицы с медвежатами. Преследование крупным зверем меньшего по размерам не наблюдалось. Следы крупных одиночных зверей с шириной передней лапы 13,5 см и больше очень редко встречаются близко друг от друга. Минимальное расстояние между следами таких животных, учтенными в один день, равнялось 1 км.

О том, что участки обитания молодых, неполовозрелых зверей находятся в пределах «владений» взрослых медведей, свидетельствуют также данные по слежению за медведями, помеченными радиошейниками. На нашем экспериментальном участке первый полугодовалый зверь был помечен в середине июня, прослежен до залегания в берлогу и в течение первых дней после выхода из нее. Площадь, на которой проходила его жизнь в этот период, равнялась 1250 га (рис. 39). За вторым медведем (возраст 2,5 года), пойманным и помеченным в июле, постоянные наблюдения продолжались всего 10 дней. В течение этого времени он жил на участке площадью 1180 га, затем исчез и был добыт через год в 60 км по прямой от места мечения (Danilov, 1998).

Очевидно, взрослые половозрелые самцы, хозяева территории, терпимо относятся к присутствию на их участках молодых неполовозрелых особей того же пола и самок, но не уживаются с медведями одного с ними размера и ранга. В Карелии на территории нашего стационара, где наблюдения ведутся почти 50 лет, довольно четко выделяются от 4 до 5 участков обитания или их частей, принадлежащих крупным самцам. В последние годы их занимали 5 зверей с передней лапой шириной – 17,0, 16,5, 16,0, 14,5, 14,0 см. Некоторые из этих зверей имели и характерные приметы. Так, один был очень темный, почти черный зверь, второй, наоборот, очень светлый и длинный, третий – со следами белого галстука на шее. Одновременно на территории стационара постоянно встречались следы зверей с шириной

передней лапы от 10,5 до 12,5–13 см. Здесь же ежегодно приносят потомство две-три медведицы. Нельзя, однако, представлять, что звери-хозяева не выходили за пределы территории стационара, их участки простирались и на смежные угодья (рис. 40).

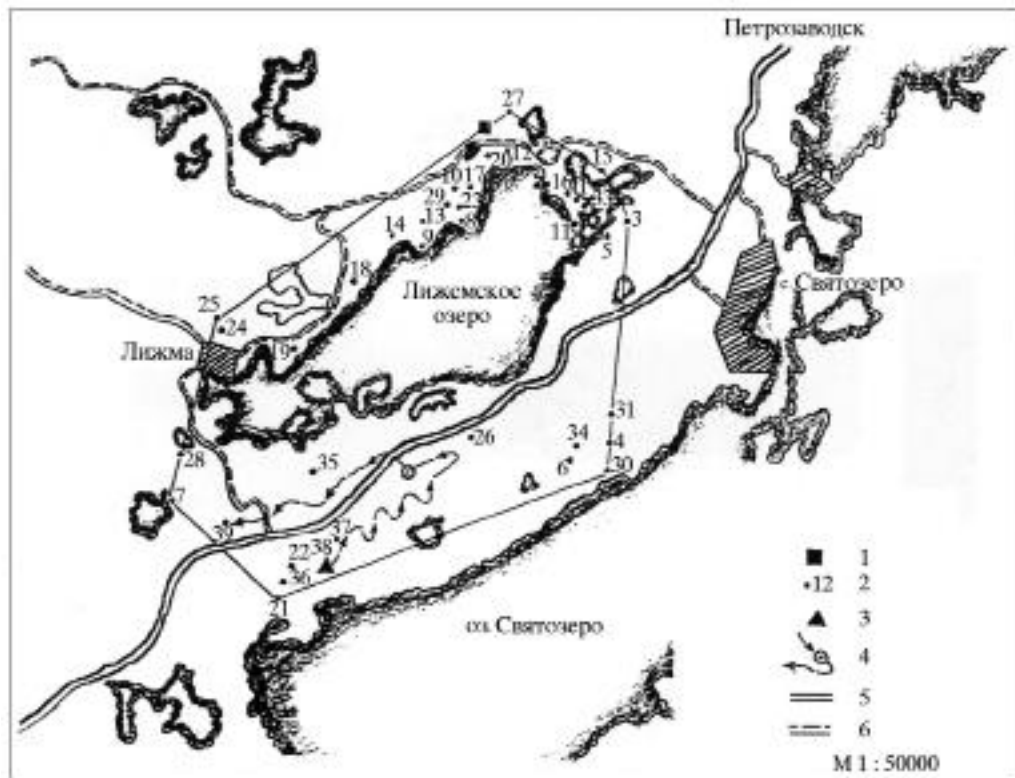


Рис. 39. Участок обитания и использование его территории медведем:

1 – место отлова, 2 – нахождение зверя в момент радиолокаций, 3 – берлога, 4 – ход медведя после выхода из берлоги, 5 – шоссе, 6 – лесные дороги (по: Данилов, 1998)

О том, что территория занята, свидетельствуют метки, оставляемые зверями. Наиболее заметны так называемые «медвежьи деревья». Это, как правило, ели со стволами, очистившимися от сучьев (3–5 м от земли). Об эти деревья медведи трутся спиной, боками; чешуйки коры на стволе бывают содраны, ствол потерт, на нем видна и шерсть, прилипшая к смоле. Выше этих меток видны «закусы». Их звери оставляют, поднявшись на задние лапы, и, клыком вырывая щепу. Такие метки встречаются на высоте от 1,7 до 2,5 м. Еще выше находятся «задиры» или следы когтей. Эти метки регулярно обновляются медведями. Случается, что в нижней части те же деревья бывают повреждены кабаном. Секачи трутся о них, наращивая так называемый «калкан».

В 1983 г. в Зонежье был добыт медведь, испачканный по спине и бокам креозотом. Это заставило нас поискать медвежьи метки на столбах электролиний. В последующем удалось трижды фиксировать медвежьи метки на таких столбах. Очевидно, зверей привлекал сильный запах скипидара. Определенный маркировочный характер имеют и экскременты, часто оставляемые зверем в одном месте.

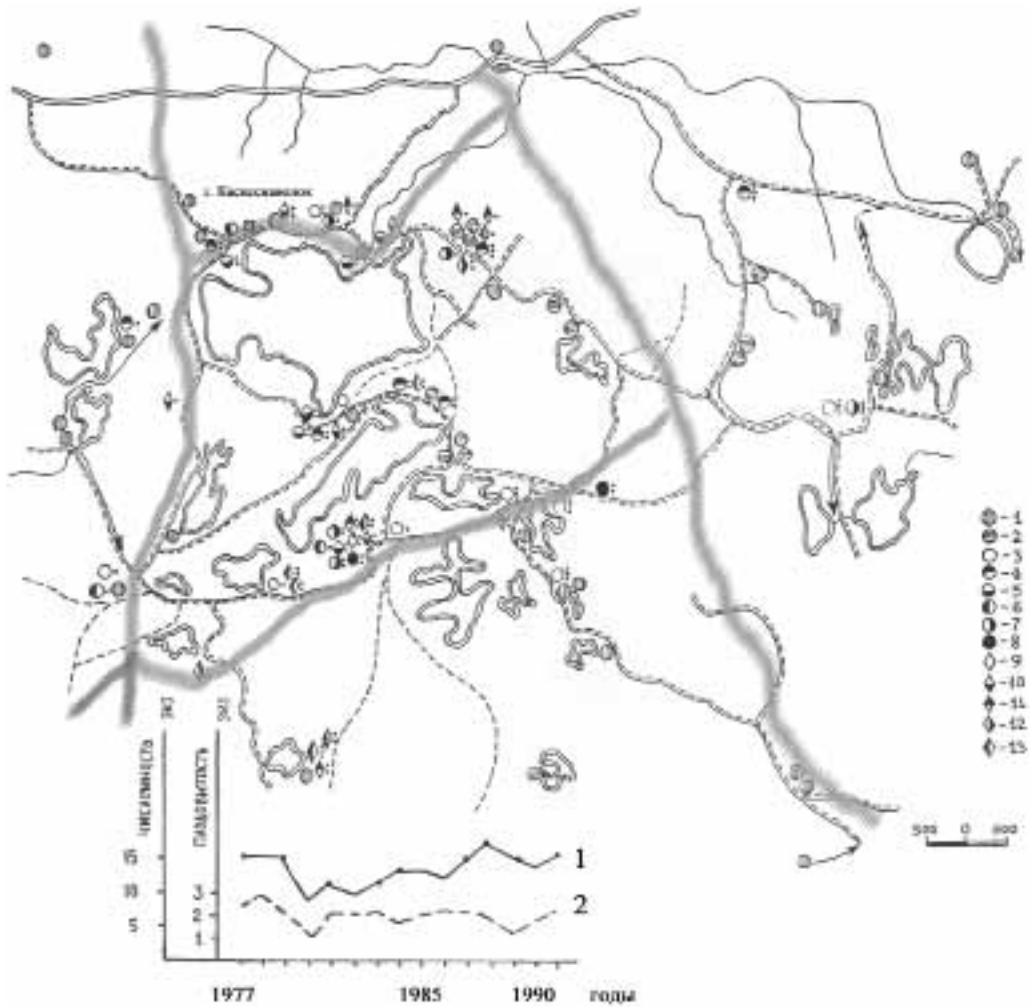


Рис. 40. Встречи медведей и их следов; изменение численности (1) и плодовитости (2) медведя на экспериментальной территории:

1, 2 – встречи медведей-резидентов (штриховая полоса – примерная граница их участков), 3–13 – встречи медведиц с медвежатами в разные годы (точки число медвежат) (по: Данилов, 1994 с дополнениями)

Нарушение границ участка и появление на территории хозяина, зверя, примерно равного ему по величине, наблюдается, однако, при концентрации корма на ограниченной территории: на овсяных полях, скотомогильниках, специальных припадах, а также весной при выходе из берлог и осенью во время хода на берлоги. Это известный феномен, неоднократно описанный по наблюдениям за медведями на реках Аляски и Российских территорий: Дальнего Востока, Сахалина, Камчатки и Чукотки во время хода лосося. Однако для Европейского Севера, где подобного регулярного появления большого количества корма не случается, это не было столь очевидно.

Как показали наблюдения на стационарах (Данилов, 1991а, 1994; Danilov, 1995), пространственные отношения между самками складываются несколько иначе, а именно по принципу временной смены «хозяек», при довольно широком перекрытии участков обитания медведиц, живущих по соседству. Медведица, имеющая медвежат-сеголетков в данном году, очевидно, становится владелицей не только своей, но и значительной части территории самки, живущей по соседству, но не имеющей в этом году медвежат. На следующий год, когда первая самка не приносит потомства, она занимает подчиненное положение, а доминирует на данной территории уже другая медведица с медвежатами-сеголетками.

К такому заключению приводят факты ежегодных встреч разных медведиц с медвежатами-сеголетками, отличающимися друг от друга размерами, окраской, поведением, а также следами их жизнедеятельности ежегодно в одних и тех же местах (см. рис. 40).

Исходя из территориального консерватизма самок медведей, медведицы с медвежатами-сеголетками должны встречаться в одних и тех же местах не ранее чем через год. Однако мы наблюдали противоположное явление. Это заставляет предположить, что территориальная терпимость медведиц, живущих по соседству, объясняется родственными материнско-дочерними связями зверей (Danilov, 1995). Это предположение стало недавно явлением очевидным, что было доказано с помощью молекулярно-генетических исследований, позволивших идентифицировать семейное родство таких медведиц.

Появление двух медведиц с медвежатами-сеголетками в одном месте и в одно время – явление исключительно редкое и наблюдалось лишь однажды в 1983 г. в окрестностях с. Березовки у свалки звероводческого совхоза. Эту свалку, изобиловавшую кормом (тушки зверьков), посещали две медведицы с медвежатами. Однако кормились эти семьи поочередно, а при подходе к свалке каждая пользовалась своими тропами. Их появление в одном месте объясняется крайне скудным урожаем ягод летом 1983 г. (Данилов, 1991а).

Наблюдения за поведением зверей в местах концентрации корма показали, что доминируют здесь всегда самки с медвежатами. Если площадь, на которой сосредоточен корм, невелика, медведица, кормящаяся на ней с медвежатами, прогоняет всех других медведей, даже зверей крупнее ее. Если же семья кормится, например, на большом овсяном поле, то жирующие на этом же поле одновременно с ней, но на значительном удалении (70–100 м) другие звери, по-видимому, не возбуждают у медведицы агрессивной реакции. Тем не менее, медведица очень внимательна и осторожна. Она часто прекращает кормиться, принохивается, прислушивается, встает на задние лапы и внимательно осматривает все поле.

При жировке медведей на больших полях острых антагонистических отношений между медведями, как правило, не наблюдается, хотя случалось наблюдать до 9 зверей, кормившихся на одном поле одновременно.

Летом во время ночных наблюдений на скотомогильнике (захоронения тушек песцов и норок) в окрестностях зверосохоза «Святозерский» при включении света удавалось увидеть несколько зверей одновременно. Однажды это были: самка с двумя лончаками, два зверя средних размеров и один очень крупный медведь. Все были в разных концах скотомогильника, но разделяли их всего 30–40 м.

Молодые звери, как правило, приходят кормиться на овсы и подкормку первыми. При появлении самки с медвежатами или более крупного зверя молодые оставляют это место. Иногда они довольно долго бродят вокруг и вновь выходят кормиться последними. Случается, что молодые звери во время кормежки так увлекаются, что позволяют приблизиться к ним на 7–10 м. Они также могут не реагировать на свет, человеческий голос, раздающийся в 50–70 м от них, но панически бросаются в лес от шума пролетевшего над ними дрозда.

Перемещения медведей летом в пределах участка обитания сравнительно невелики. По наблюдениям за теми же молодыми зверями с радиоошейниками в среднем за сутки они проходили: в июне – 16, июле – 10, августе – 8, сентябре – 13, октябре – 9 км (Danilov, 1998). В период гона взрослые самцы совершают иногда очень дальние перемещения. По данным И. Койола (Kojola, 2002) некоторые медведи-самцы в этот период уходят на 100 и более километров от места мечения (по прямой) и ведут бродячий образ жизни (рис. 41).

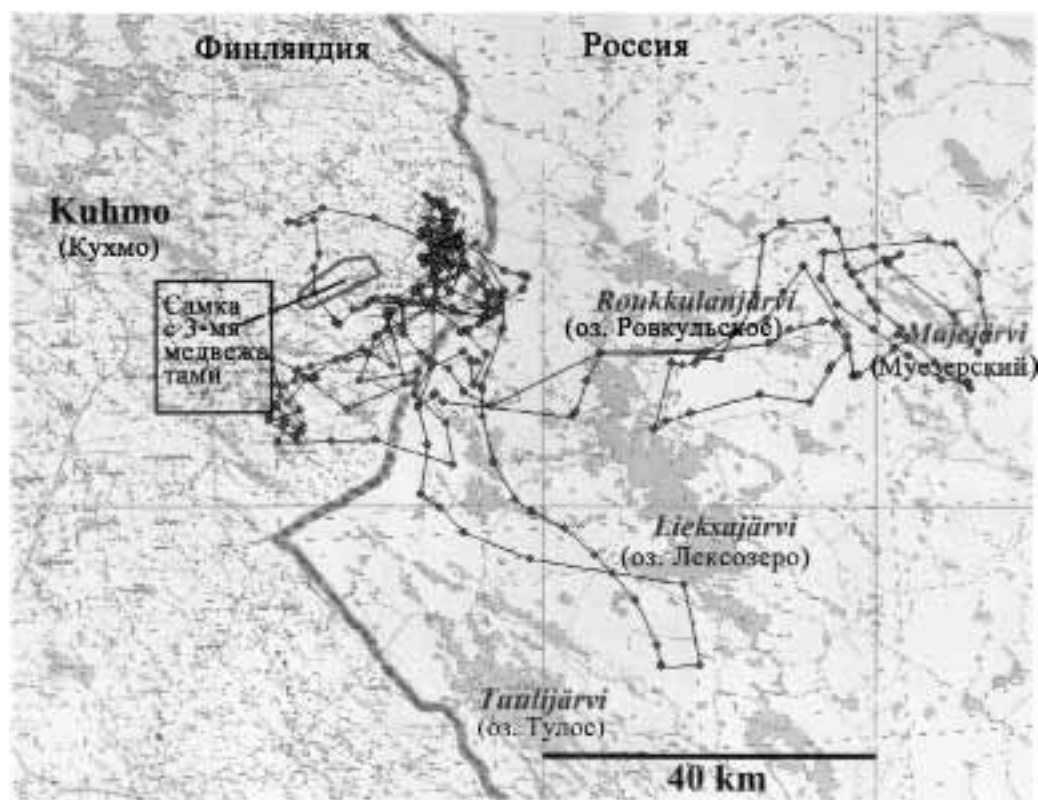


Рис. 41. Перемещение взрослого медведя-самца в период гона в приграничной зоне Финляндии и России (по: Kojola et al., 2002)

Довольно значительные переходы совершают звери, следуя на берлоги и после выхода из берлог. Весной маршруты зверей очень индивидуальны. У одних он извилист, прерывается разорением муравейников, копками снега в поисках падали, кормежкой клюквой на болоте, следованием по следам лосей и т. д. Другие звери

следуют прямо, почти не затрачивая время на поиски пищи. Складывается впечатление, что первые – это хозяева территории, а вторые лишь «квартировали» здесь или поблизости и возвращаются на свои участки. Такие сезонные перемещения медведей на территории бывшего Советского Союза подробно обсуждались нами ранее (Данилов, 1991б).

Таким образом, наблюдения за распределением животных, их поведением и взаимоотношениями позволяют высказать следующее: 1) крупные звери вполне терпимо относятся к молодым, неполовозрелым медведям, живущим на их участке, 2) концентрация корма на ограниченном участке сглаживает территориализм и приводит к нарушению пространственной организации населения медведей, взамен формируется иерархическая структура временных скоплений животных, 3) в подобных скоплениях доминантное положение занимают самки с медвежатами-сеголетками.

Берлоги. Зимние убежища медведей на Европейском Севере России, в том числе и в Карелии, обычно располагаются в пределах участка обитания. Это подтверждается сопоставлением распределения берлог, встреч медведей и их идентифицированных следов в течение длительного времени на определенных участках (Калецкая, 1973а, 1981; Данилов и др., 1979).

Вместе с тем для этих территорий известны значительные по протяженности переходы зверей перед залеганием в берлоги и после выхода из них. Только части таких переходов, измеренные поздней осенью, в южной Карелии составляли: 6, 8, 10, 12, 13, 15 км. Еще большие по длине отрезки такого пути – до 20 км известны для Ленинградской (Новиков и др., 1969) и до 25 км в Тверской обл. (Пажетнов, 1977).

Более того, хорошо известны концентрации медвежьих берлог в пределах ограниченных территорий – это так называемые «берложьи места». Так, в 1876 г. в окрестностях Белозерска (ныне Вологодская обл.) на участке немногим более 20 га было обнаружено 12 берлог (Мельницкий, 1915, цит. по изд. 1997 г.). Чаще это случается в горных районах, в нашем же регионе – на возвышенных участках среди равнинной, заболоченной местности (Данилов, 1991б).

Две-три берлоги, расположенные в непосредственной близости друг от друга и принадлежащие разным зверям – явление довольно обычное и отмечалось во многих частях ареала медведя.

Зимние убежища медведей находятся, как правило, в отдаленных и мало посещаемых людьми местах. Это преимущественно сильнозахлащенные, темнохвойные леса с густым подростом или подлеском. Вместе с тем, известны случаи залегания медведей в непосредственной близости от дорог, полей, недалеко от селений. Г. А. Новиков (Новиков и др., 1969) упоминает о берлогах, устроенных медведями у деревенских околиц, когда даже дворовые собаки то и дело облаивали этих зверей, что, однако, не мешало им продолжать зимний сон. Нами (Данилов и др., 1979) был описан случай залегания медведя в 15 м от лесовозной дороги с интенсивным движением. Там же, в 30 м от первой берлоги лежала медведица с медвежатами. Подобные факты известны и в соседней Вологодской обл. (Калецкая, 1973а).

Явное предпочтение при устройстве берлог медведи отдают ельникам и островам (гривам) соснового или смешанного леса среди болот. Приверженность к таким участкам прослеживается во всех северо-западных областях России, но особенно ярко проявляется в северной части Карелии, где преобладают сосновые леса и моховые болота. Южнее медведи нередко устраивают берлоги в лиственных лесах с очень густым вторым ярусом или подростом ели. Нередко берлоги находят в небольших участках леса среди вырубок (в недорубах), случается, что они располагаются и на открытых лесосеках и даже полянах в лесу (табл. 16).

Таблица 16

Сравнительная характеристика биотопического распределения медвежьих берлог в Европейской части России, абс. (%)

Стация	Регион			
	1	2	3	4
Сосновый лес	2 (2,6)	9 (9,5)	5 (14,7)	14 (13,9)
Старый еловый лес	37 (48,7)	46 (48,4)	–	17 (16,9)
Молодой ельник	20 (26,4)	21 (22,1)	16 (47,1)	15 (14,9)
Смешанный лес	4 (5,3)	11 (11,5)	11 (32,4)	15 (14,9)
Лиственный лес	–	2 (2,1)	–	2 (1,9)
Острова леса среди моховых болот	–	1 (1,1)	1 (2,9)	14 (13,9)
Опушка леса у мохового болота	6 (7,9)	–	–	4 (3,9)
Недорубы среди вырубок	–	–	–	12 (11,9)
Вырубки, гари, кустарники	2 (2,6)	2 (2,1)	–	8 (7,9)
Поляна в лесу	3 (3,9)	–	1 (2,9)	–
Опушка леса у пашни	2 (2,6)	2 (2,1)	–	–

Примечание. 1 – Олонецкая, Вологодская, Новгородская, Псковская губернии в конце 19 – начале 20 в. (данные из работ ряда авторов, цит. по: Г. А. Новиков с соавт., 1969); 2 – Ленинградская, Новгородская, Псковская области в 1950–1970-е гг. (Новиков и др., 1969; Данилов и др., 1979); 3 – Вологодская обл. (Калецкая, 1973); 4 – Карелия (Данилов, 1991 с дополнениями).

Количественная характеристика биотопического распределения медвежьих берлог весьма затруднительна, поскольку большинство исследователей приводит лишь общее описание размещения берлог в тех или иных биотопах. Г. А. Новиков с соавторами (1969), а вслед за ними и П. И. Данилов с соавторами (1979) попытались выявить и выразить в количественных показателях биотопическую приуроченность местонахождения зимних убежищ медведя на Северо-Западе России. Нашей целью было также проследить – изменилось ли распределение берлог за минувшее столетие в связи с антропогенной трансформацией местообитаний медведя (табл. 17).

Совершенно очевидно, что в таежной зоне Европейской части России медведи предпочитают устраиваться на зиму в еловых лесах. Некоторые различия в стациональном распределении берлог в южной (Новгородская, Ленинградская обл.) и в

северной (север Карелии) тайге объясняются преобладанием на севере сосновых лесов и большой заболоченностью территории, соответственно, здесь больше берлог найдено в сосняках и островах леса среди болот. Довольно велико на севере и число берлог на вырубках, в том числе и в недорубах. Это связано с тем, что массивные рубки леса в более южных областях прошли раньше чем на севере, и после восстановления леса эти территории перешли в другую категорию биотопов. Сравнение распределения берлог по биотопам в начале 20-го столетия и в конце его, т. е. за период наиболее интенсивной трансформации лесов в результате рубки, мелиорации, строительства дорог, населенных пунктов, дачных кооперативов и пр., при сохраняющейся высокой плотности населения вида, не выявило каких-либо изменений в биотопическом распределении медвежьих берлог (см. табл. 16).

Таблица 17

Изменение местонахождения и типа берлог медведя на Северо-Западе России в течение 20 столетия

Типы берлог, их местонахождение	1880–1890-е гг.		1960–1990-е гг.	
	абс.	%	абс.	%
Открытая	23	26,1	52	38,0
Полугрунтовая	1	1,1	13	9,5
Грунтовая	7	7,9	26	19,0
В буреломе, под корневыми выворотами, в дупле и т. д.	54	61,5	41	29,9
В стоге сена, в сооружениях человека и т. п.	3	3,4	5	3,6

Примечание. Данные за 1880–1890 гг. обобщены Г. А. Новиковым (Новиков и др., 1969); за 1960–1990 гг. суммированы данные Г. А. Новикова из той же работы и наши материалы (Данилов, 1991б, 2005).

Уникальное явление отмечено на севере Карелии – это устройство берлог и зимовка медведей на малых островах посреди озер. Имеются в виду именно мелкие лесистые острова – от 0,2 х 0,5 до 0,5 х 1–2 км на больших озерах, расположенные в 100–250 м от берега. Медведи бывают на них и летом, но постоянно не живут и приплывают сюда уже поздней осенью перед ледоставом. Было найдено 17 таких берлог на озерах Поньгома, Топозеро, Пяозеро. На крупных островах 500–1500 га медведи не только устраивают берлоги, но и проводят все лето или большую его часть.

Типы берлог или способы устройства зимних убежищ варьируют от самых простых – открытых лежек в снегу, до довольно сложных сооружений, вырытых в земле или «гнезд», устроенных из ветвей ели, других деревьев, лесной ветоши, накрытых сломанными и загнутыми молодыми деревьями. Часто звери используют различные естественные укрытия – бурелом, ветровал, пни, прикомлевые дупла и т. п. и даже сооружения человека.

Большинство авторов, описывая берлоги, дают и собственную классификацию убежищ, выделяя до 10–12 типов берлог. Сознвая, что двух одинаковых берлог не бывает, мы, тем не менее, попытались все их многообразие свести к 3 группам типов: закрытые, полужакрытые и открытые берлоги (рис. 42).

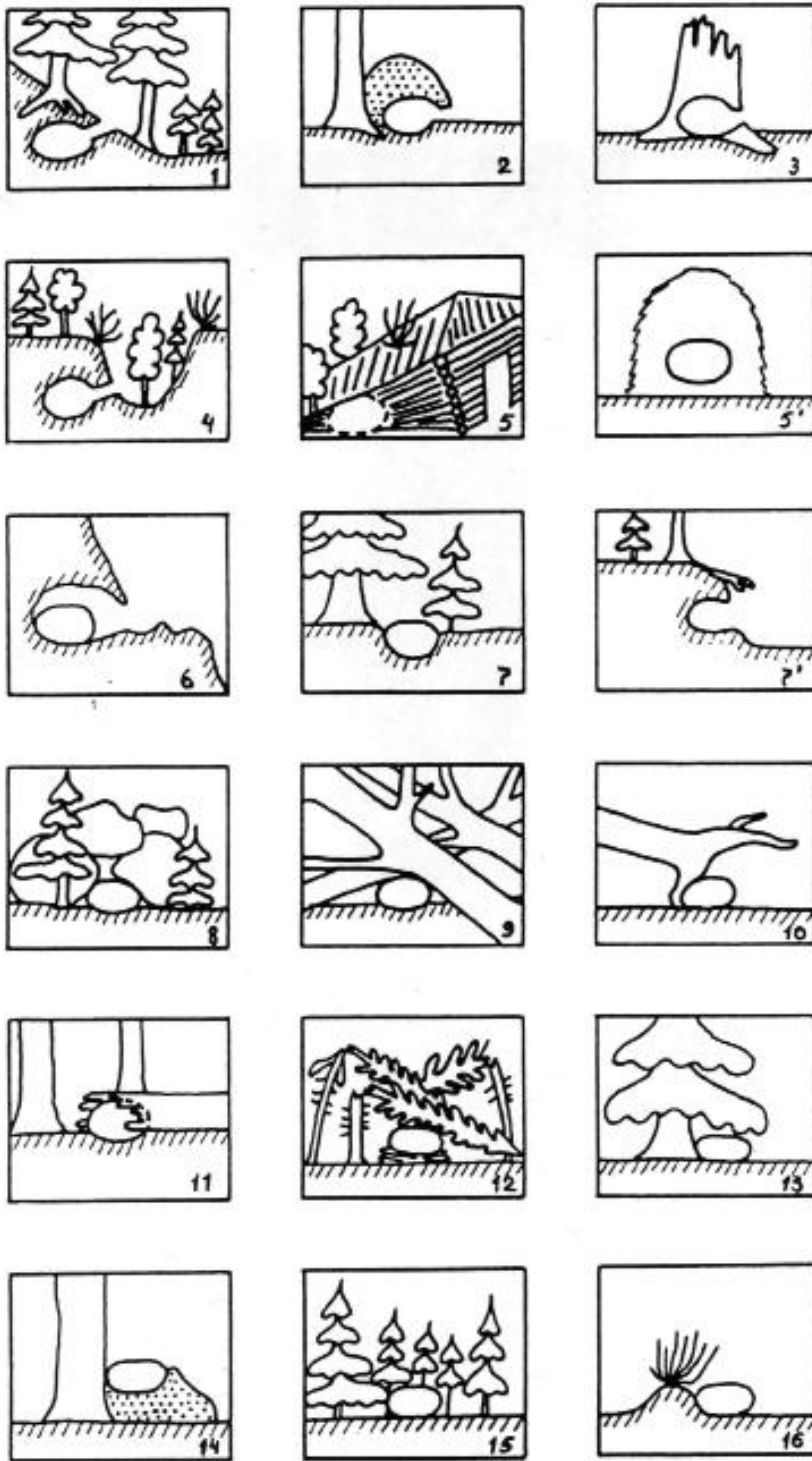


Рис. 42. Типы берлог медведя на Европейском Севере России:
 1–6 – закрытые, 7–12 – полузакрытые, 13–16 – открытые (по: Данилов, 1991)

Преобладание того или иного типа берлог в разной местности определяется комплексом факторов – климатическими условиями (температура, высота и продолжительность залегания снегового покрова), особенностями рельефа и почвы, характером лесного покрова (состав, возраст и полнота насаждений, захламленность, наличие подроста и подлеска). Мы проанализировали типы берлог медведей в 37 регионах бывшего Советского Союза. Оказалось, что открытые и полузакрытые (верховые) берлоги преобладали в восьми из них. Эти территории расположены в подзонах южной тайги, смешанных и широколиственных, горных лесов. Общим же для них была продолжительность залегания устойчивого снегового покрова, которая не превышала 160 дней. Именно с этим фактором и согласуется продолжительность зимнего сна медведя, варьирувавшего в этих местностях от 45 до 160 дней (Данилов, 1991б). По-видимому, зимующим в этих местах медведям вполне хватает энергетических ресурсов для нормального теплообмена даже без дополнительной защиты от потерь тепла, которые в верховых берлогах значительно больше, чем в закрытых убежищах.

С течением времени, но главным образом в связи с интенсивной антропогенной трансформацией биотопов преобладание того или иного типа берлог, их местонахождение изменяются. Мы попытались проследить такие изменения в течение минувшего столетия на Северо-Западе России, так же как это было сделано при анализе биотопического распределения берлог медведя (см. табл. 17).

Оказалось, что в прошлом медведи чаще устраивали берлоги в естественных укрытиях – буреломе, ветровале, под корневыми выворотами и пр. В настоящее время преобладают убежища открытого типа – верховые берлоги в молодняках без подобной естественной защиты. Это объясняется изменениями в возрасте, структуре и характере лесов. В результате рубки значительно сократились площади спелых и перестойных лесов, обычно сильно захламленных буреломом, ветровалом и естественным опадом, а на их месте сформировались молодые и средневозрастные насаждения, что и вызвало отмеченные изменения. Однако медведи весьма успешно приспособились к новым экологическим условиям, о чем свидетельствуют незначительные изменения в их распределении и численности.

В местностях, где медведи ложатся в пределах своего участка обитания, звери начинают готовить берлоги за 1–1,5 месяца до залегания. Часто медведь предпринимает 2–3 попытки сделать берлогу, а иногда и строит 2–3 убежища. В последующем он регулярно их проверяет, и если берлога открыта человеком и тот наследил возле нее, медведь в эту берлогу не ложится.

Медведи весьма консервативны в выборе места для устройства берлог, независимо от того, где ложится зверь – на участке обитания или вне его. Берлоги разных лет, в которых зимует один и тот же зверь, располагаются довольно близко друг от друга. На юге Карелии нам был известен медведь, устраивавший четыре года подряд берлоги на склоне холма площадью 30 x 100 м. На одном из островов оз. Топозера были найдены 5 берлог разных лет, располагавшихся в 30–70 м друг от друга и принадлежавших, очевидно, одному зверю.

Большинство медведей уходят в берлоги «под снег», т. е. перед самым его выпадением или в тот же день. По пути к берлоге зверь запутывает след, ход его

делается извилист, он пересекает сильно захламленные участки леса, густые еловые молодняки; на этом пути встречаются настолько истоптанные зверем участки – «топки», что выправить след можно только «обрезая» его по чистым местам.

Многолетние наблюдения показывают, что время залегания медведей в берлоги сильно варьирует в зависимости от сроков наступления зимы. В отдельные годы, когда становление снегового покрова задерживается и конец осени бывает довольно теплым, многие звери продолжают бодрствовать до середины ноября. В обычные по срокам наступления зимы большинство зверей залегает в берлоги в южной и средней Карелии в конце октября – начале ноября, причем весь процесс укладывается в 7–10 дней.

Наиболее ранние даты добычи медведей на берлогах – 8, 19, 20, 25, 30 октября. Некоторые звери довольно долго не ложатся в берлоги и даже продолжают посещать овсы. Самые поздние сроки добычи медведей на овсах – 23, 28 ноября и 4 декабря (Данилов и др., 1979).

Самый ранний выход медведя из берлоги зарегистрирован 14 марта 1972 г. Известные еще три случая встреч следов медведей, вышедших из берлог – 25, 29 и 31 марта. Средние сроки выхода – это вторая декада апреля; различаются они по годам не более чем на 5–7 дней.

На севере Карелии сроки залегания в берлогу и выход из нее отличаются на 7–10, а иногда и на 15 дней от таковых в южных районах. Существуют и вполне четкие половые различия. Двумя неделями позже всех выходят из берлог медведицы с медвежатами. Они же и залегают на такой же срок раньше остальных зверей. Многие исследователи считают, что и беременные медведицы залегают в берлоги на 10–15 дней раньше прочих.

Исходя из средних сроков залегания и выхода из берлог, расчетная продолжительность зимнего сна медведя в Карелии составит 160–170 дней. Это полностью соответствует снежному периоду, который на юге Карелии длится в среднем 159, а на севере – 186 дней.

Первые дни после выхода медведь держится вблизи берлоги, устраивая здесь основательные лежки – «досыпает», затем уходит и начинается активный период его жизни.

Питание. Роль в биоценозе. Анализ содержимого желудков, состава экскрементов, следов жировок (кормодобывающей деятельности) медведя свидетельствует о чрезвычайно широком спектре питания зверя при очень значительных сезонных различиях.

Весной, после выхода из берлоги, большую роль в питании хищника играет падаль. Это главным образом трупы лосей, утонувших при переходе водоемов по льду и всплывших после его таяния, погибшие подранки, а также остатки добычи волков и браконьеров. О значительных масштабах такого источника пищи свидетельствуют такие данные: в Карелии ежегодно находят 10–20 утонувших лосей, что составляет 10–22 % от общего числа лосей, найденных погибшими по разным причинам. Кроме того, 12–17 % погибших лосей составляют жертвы браконьеров, а 27–49 % гибнет от волков. Такую добычу медведи съедают полностью, оставляя лишь шерсть или куски трубчатых костей.

Весной медведь выступает не только как собиратель падали, но ведет себя и как активный хищник. Основной его жертвой становятся в это время стельные лосихи. Успешной охоте хищника в первые 2–3 недели после его пробуждения часто способствуют благоприятные погодные условия. Это, прежде всего, утренние насты, выдерживающие медведя, но не лося, и позволяющие хищнику легко догонять лосей, особенно стельных лосих. Из 19 лосей известного пола и возраста, задранных медведем в апреле – начале мая, стельных лосих было 14. Немногим позже – в начале – середине мая жертвами медведя становятся главным образом лосята.

С началом вегетации растений дефицит кормов медведя постепенно исчезает. До появления ягод травянистые растения и беспозвоночные составляют основу медвежьего рациона. В ягодный сезон пища медведя на 60–100 % состоит из плодов малины, черники, брусники, черемухи, рябины, клюквы. В конце лета по мере созревания овса в желудках зверей наряду с ягодами все чаще встречается овес. В середине–конце осени заметно возрастает плотоядность медведя, хотя по-прежнему велико значение ягод и овса в их питании (табл. 18). В это время увеличивается и количество корма, потребляемого медведем.

Таблица 18

**Значение основных кормов в питании медведя в Карелии, встречаемость, %
от общего числа исследованных желудков (по: Данилов, 1994)**

Вид корма	Август (62)	Сентябрь (73)	Октябрь (30)	Ноябрь (11)	Всего (176)
Ягоды	32,3	8,2	23,3	36,4	21,3
Зерно (овес)	14,5	34,2	20,0	9,1	23,4
Ягоды и зерно	40,3	34,2	13,4	–	31,1
Мясо копытных	1,6	–	20,0	18,1	5,1
Растительные и животные корма	11,3	23,4	23,3	36,4	19,9
Средний вес содержимого желудка, кг	4,3	5,2	4,8	5,4	5,2

Несмотря на очевидную всеядность, медведь в определенные сезоны ведет себя как хищник, особенно в северной тайге. Сравнение питания медведя на севере и юге Северо-Запада России выявило заметные географические различия в его хищничестве. Так в Лапландском заповеднике копытные в рационе хищника составляют 20,7 % (Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951), в Карелии – 13,1, Ленинградской обл. – 4,6, Новгородской и Псковской областях – 3,6 % (Данилов и др., 1979).

Подобным же образом изменяется и активность нападения медведя на лосей, учтенная по материалам гибели последних по разным причинам. Наибольшая она – в Мурманской обл. и на севере Карелии (табл. 19). Даже в пределах Карелии различия между севером и югом достоверны. В южных областях – в Псковской, Новгородской гибель лосей по этой причине минимальна (Данилов, 1986; Данилов и др., 1993).

Гибель лосей от медведей на Северо-Западе России (по: Данилов и др., 1993)

Район исследований	Погибло лосей		Уровень значимости различий (P)
	абс.	%	
Кольский п-ов	6 (29)	20,7 7,5	0,5
Северная Карелия	53 (280)	18,9 2,9	0,05
Южная Карелия	104 (1079)	9,6 1,2	0,005
Новгородская и Псковская области	20 (521)	3,7 0,8	

Примечание. Цифры в скобках – общее число лосей, погибших по разным причинам.

На севере отчетливее выражена и сезонность хищничества медведя (рис. 43). Как уже отмечалось, нападения на лосей совершаются преимущественно весной, по насту. Именно весной медведь и наносит наибольший ущерб популяции лося, нападая на стельных лосих, а несколько позже «собирая» новорожденных лосят. Такая деятельность хищника по данным канадских исследователей является наиболее существенным фактором смертности телят и причиной гибели 50 % приплода лося в Альберте, Канада (Boitani, 1992).

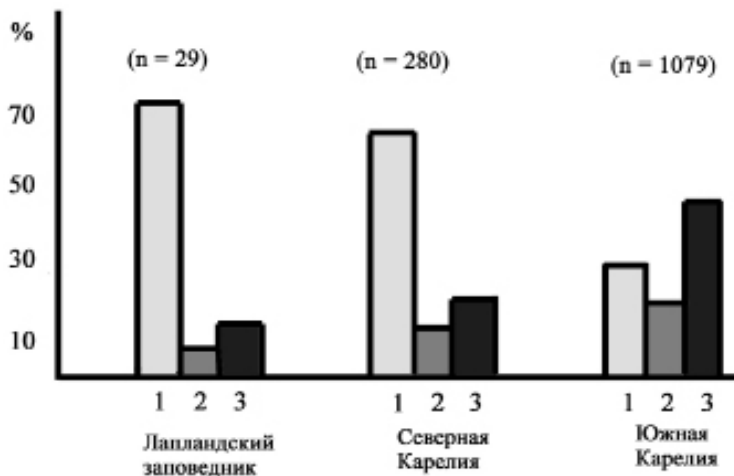


Рис. 43. Сезонность хищничества медведя: 1 – весна, 2 – лето, 3 – осень. По оси ординат – доля лосей, заданных медведем, % от общего числа лосей, найденных погибшими

Осенью отмечается второй пик хищничества медведей, который на севере выражен слабее чем на юге (см. рис. 43). Очевидно, более сильное проявление хищничества медведя на севере в значительной мере вынужденная реакция вида на ограниченные кормовые возможности северной тайги весной, когда после выхода медведей из берлог снег еще долго покрывает землю. Осенью медведи здесь в достатке обеспечены ягодами – черника, вороника, брусника, рябина, клюква, – урожаем которых одновременно бывает крайне редко.

Другие копытные, обитающие на изучаемой территории: северный олень, кабан, косуля, становятся добычей медведя значительно реже. По свидетельству А. А. Насимовича и О. И. Семенова-Тян-Шанского (1951), в Лапландском

заповеднике в конце 1930-х и в 1940-е гг. не было известно ни одного достоверного случая добычи медведем северного оленя. В последующие годы обстановка в заповеднике и на значительной части Кольского п-ова изменилась. Возросла численность дикого северного оленя, а вслед за тем и результативность нападения на него хищника. Вследствие этого с 1958 по 1980 гг. медведями было убито 36 диких оленей (Семенов-Тян-Шанский, 1982). В Карелии успешное нападение на оленей за последние 20 лет зарегистрировано всего 11 раз.

За более чем двадцатилетний период (1960–1982 гг.) по всему ареалу кабана на Северо-Западе учтено всего 8 кабанов, задранных медведем (Данилов и др., 1979; Русаков, Тимофеева, 1984). Интересные наблюдения, касающиеся взаимоотношений этих видов, были сделаны на овсяных полях, где несколько раз наблюдали и медведей, и кабанов, кормившихся одновременно. Кабаны при этом не проявляли признаков беспокойства. Известны даже случаи, когда крупный секач прогонял с поля небольшого медведя.

Таким образом, основным объектом хищничества медведя на изучаемой территории – это лось. Однако прямая количественная оценка роли медведя в регулировании численности лося весьма затруднительна. Можно лишь косвенно представить ее масштабы, проведя параллель между хищничеством волка и медведя. На севере Карелии гибель лосей от медведей приблизительно равна таковой от волка, а иногда даже превосходит ее и составляет 4–5 % от общей численности лося. На юге республики этот показатель для медведя в несколько раз меньше, чем для волка. В целом по Карелии одинаковое по масштабам воздействие обоих хищников на популяцию лося наблюдается лишь в отдельные годы (Данилов, 1981, 1994). Расчет, построенный на этих данных, показал, что размер ущерба популяции лося от медведя в Карелии составляет в среднем 3 % от общей численности, но в отдельные годы может достигать 7–8 %. В южных областях Северо-Запада таких потерь население лося не несет.

Краткий анализ хищничества медведя на изучаемой территории подтверждает ранее выдвинутый тезис (Данилов, 1994) о том, что в простых сообществах северной тайги эффект хищничества медведя проявляется более остро, а его влияние на популяцию основной жертвы – лося – приближается к действиям регулирующего фактора. Это позволяет в свою очередь считать, что совокупное действие крупных хищников – волка и медведя на популяцию лося на северной периферии его ареала вполне определенно можно считать фактором, регулирующим состояние популяции лося.

Биоценотические связи медведя не ограничиваются его хищничеством в отношении копытных млекопитающих. Весьма существенна его роль как некрофага и потребителя мелких позвоночных, но особенно беспозвоночных животных. К сожалению, большая часть этой деятельности не поддается количественному учету, за исключением, разве, разрушения муравейников.

По данным Г. А. Новикова, в Лапландском заповеднике медведи разоряют до 40 % насыпных муравейников (Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951). В Архангельской обл. эта величина достигает 50 % (Руковский, Куприянов, 1970). По нашим наблюдениям в южной Карелии весной – в начале лета медведи раскапывают

более 50 % насыпных муравейников, поедая муравьев и их личинок (Данилов, 1981, 1994). Более полные данные К. Ф. Тирронена, собранные в той же местности ($n = 120$), оказались идентичными. Разрушаются главным образом крупные и средние муравейники. Большинство разрушенных муравейников восстанавливается, однако исходных размеров они достигают не ранее чем через год.

Размножение. Структура популяции. Половой зрелости медведи-самцы достигают на четвертом году жизни. Это было показано путем микроскопического анализа генеративных органов зверей (Данилов и др., 1979). Однако самцы в этом возрасте в размножении, по всей вероятности, не участвуют, поскольку едва достигают веса 100–120 кг и, очевидно, отгоняются от самок взрослыми более крупными самцами. Гистологические исследования половой сферы самок ($n = 8$) позволяют говорить о том, что лишь половина медведиц в том же возрасте (3,5 года) становится половозрелой и только половина из них (т. е. 2 самки) участвовали в размножении (Данилов, 1994). По наблюдениям в зоопарках молодые звери обоих полов обычно начинают размножаться в возрасте 4-х с половиной лет (Данилов, Туманов, 1991).

Судя по наблюдениям в природе, а также данным из зоопарков, гон у медведей растянут и проходит с конца мая до конца июля. Его продолжительность увеличивается за счет более поздних сроков течки у молодых самок и повторного вступления в размножение медведиц, потерявших по какой-либо причине медвежат.

По наблюдениям в зоопарках, обобщенных И. Л. Тумановым (1981, 1984), из 15 полученных там приплодов в 7 случаях спаривание происходило в мае, в 3-х – в июне и в 5 – в июле, при этом беременность продолжалась от 174 до 257 дней (в среднем – 221). Обращает на себя внимание, что при растянутых сроках спаривания рождение медвежат проходит в сравнительно сжатые сроки. Все медведицы, о которых только что говорилось, принесли медвежат в период с 25 декабря по 31 января. Таким образом, продолжительность беременности у медведя определяется главным образом длиной латентной стадии в развитии зародыша (Данилов, Туманов, 1991).

В природе такие точные данные получить невозможно, поэтому и продолжительность беременности медведиц, рассчитанная по средним датам гона и рождения молодых, определяется в 6,5–7,5 месяца.

Медведица приносит от одного до пяти медвежат, чаще двух или трех. Обзор особенностей размножения бурого медведя в 28 регионах прежнего СССР (Данилов, 1988) показал, что 1 медвежонок зарегистрирован у 199 (21,8 %) медведиц, 2 – у 540, 3 – у 162, 4 – у 8, 5 – у 2 (0,2 %). Пять медвежат в помете – явление исключительно редкое, именно поэтому мы считаем возможным повторить здесь отмеченные в литературе и приводимые нами ранее случаи многоплодия медведя.

Г. А. Новиков (Новиков и др., 1969), проанализировав практически всю литературу о медведе Европейской части России до 1960-х гг., пишет, что известно несколько достоверных случаев добычи медведиц с пятью и трех самок с шестью эмбрионами (в Новгородской и Смоленской губерниях). В этой же работе со ссылкой

на В. Г. (1879) приводится случай добычи 29 декабря 1878 г. в Петербургской губ. медведицы с пятью хорошо развитыми эмбрионами. О медведице с шестью эмбрионами, добытой в Новгородской губ., сообщал А. Ширинский-Шихматов (цит. по изд. 1997 г.). Еще о пяти эмбрионах у медведицы из Ленинградской обл. упоминает Г. А. Новиков (Новиков и др., 1970). Летом 1975 г. в Бокситогорском р-оне Ленинградской обл. встречена медведица с 5 медвежатами (Данилов и др., 1979). Выводок из 5 медвежат зарегистрирован в Эстонии (Каал, 1972) и в Иркутской обл. (Хадарин, 1959). Известен такой случай и в Карелии, где в середине января 1966 г. в Беломорском р-оне на берлоге была добыта медведица с 5 недавно родившимися медвежатами (Данилов и др., 1979). Удалось найти подобную информацию и в довольно старой литературе. О подобном случае сообщает Л. П. Сабанеев (1875, цит. по изд. 1988): «По свидетельству академика Миддендорфа в Лифляндии был даже один случай, что медведица принесла в один раз 5 детенышей» (с. 249, сноски 2).

Этим и ограничиваются сведения о многоплодии медведя. Можно заметить, что в отличие от сравнительно многочисленных сообщений об эмбриональном многоплодии медведя известно всего пять встреч самок с 5 медвежатами. Очевидно, потенциальная плодовитость медведя весьма значительна, но она либо не реализуется, либо нивелируется высокой эмбриональной и постэмбриональной смертностью в многоплодных выводках.

Судя по данным встреч медведиц с сеголетками, плодовитость медведя в южных областях Северо-Запада несколько выше, чем на севере. На Кольском п-ове в среднем на размножающуюся медведицу приходится 1,65 медвежонка (Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Макарова, Ермолаев, 1986), в Карелии – 2,10 (Данилов, 1994 с дополнениями), в Ленинградской обл. – 1,97 (Новиков и др., 1969), в Псковской и Новгородской областях – 2,23 (Данилов и др., 1993).

Плодовитость медведя различается по годам, однако, какой-либо закономерности этих изменений выявить не удастся. В Карелии за 30 лет наблюдений (1968–1997) плодовитость, рассчитанная по сеголеткам, колебалась от 1,67 до 2,47 медвежонка на размножавшуюся самку. Максимальные различия в смежные годы достигали 21 %. Вместе с тем на ограниченной территории нашего стационара наблюдались более резкие колебания плодовитости, достигавшие в отдельные годы двукратной величины. Это было связано с интенсивным опромышлением населения медведя, в том числе добычей взрослых медведиц и вступлением в размножение молодых менее плодовитых самок.

Смертность медвежат и в первый, и во второй год жизни невелика (табл. 20). Это в большей мере связано с особенностями поведения матери. Медведица – очень заботливая мать и защищает своих детенышей даже от человека, которого все дикие звери панически боятся. Судя по реакции медведицы на человека, материнский инстинкт и, в частности, защита потомства проявляется сильнее по мере роста детенышей. Так, самки, потревоженные в берлогах, в большинстве случаев убежали, оставляя медвежат, и не возвращались к ним. Но после выхода семьи из берлоги медведица самоотверженно защищает потомство вплоть до нападения на человека.

Плодовитость медведя и смертность медвежат в Карелии (по: Данилов, 1994)

Возраст медвежат	Число встреч самок с количеством медвежат:					Среднее число медвежат	Смертность, %
	1	2	3	4	5		
Новорожденные	4	11	20	1	1	2,57	
Сеголетки	32	89	43	3	–	2,10	18,2
Лончаки	31	27	8	–	–	1,65	21,8

Сеголетки зимуют с матерью. Если они остаются одни, то за зиму теряют до 40 % веса (Пажетнов, 1981) и в большинстве погибают либо в течение берложного периода, либо весной после выхода из берлоги.

Выводок распадается на следующий год во время гона, но после его завершения полуторогодовалые медвежата (лончаки) довольно часто находят мать и продолжают жить возле нее вплоть до залегания в берлогу. Нередко один из них устраивается зимовать по соседству с убежищем медведицы. Такие звери на следующий год присоединяются к матери и принимают на себя частично заботу о медвежатах, становясь так называемыми пестунами.

Медвежата на втором году жизни, отделившиеся от матери, часто продолжают жить на ее участке. К их присутствию вполне терпимо относятся и взрослые самцы, территории которых включают в себя и участки медведиц. Вместе с тем эти молодые звери составляют и наиболее подвижную часть популяции и широко расселяются за пределы территории медведицы. Это в первую очередь относится к молодым самцам. Об этом определенно можно судить по данным финских исследователей. В Финляндии в приграничной с Карелией зоне ежегодно наблюдается приток медведей-иммигрантов. В большинстве это молодые звери в возрасте полутора-трех лет, из них самцы составляют от 55 до 80 % (Pulliainen, 1983; Kojola et al., 2003). Это объясняется тем, что из Карелии, где плотность населения медведя значительно выше чем в Финляндии, избыток молодых зверей выселяется в поисках свободной территории.

Плодовитость животных и выживаемость их потомства в большой мере определяют и экологическую структуру популяции. О половом составе населения медведей обычно приходится судить по данным добычи животных. Этот наиболее массовый и доступный материал имеет ряд существенных недостатков. Главные из них – это избирательность большинства способов охоты в отношении самцов и запрет добычи медведиц, имеющих медвежат. Судя по данным добычи зверей, самцы значительно преобладают над самками. Если обратиться к материалам, позволяющим в большой мере исключить избирательность охоты, то такой диспропорции почти не прослеживается.

Так, по данным добычи медведей в дореволюционный период, когда не было ограничений на добычу зверей ни по полу, ни по возрасту, в южных губерниях Северо-Запада России самцов добывали лишь немногим больше чем самок. Очень близкие к этим цифры получены при анализе полового состава зверей, добытых в 1955–1959 гг. в Карелии. В то время за добычу медведя, в том числе и медвежонка, выплачивали премии, как за уничтожение вредного хищника.

Анализ полового состава в разных возрастных группах показал, что из медвежат, взятых на берлогах, или отловленных сразу после выхода из них, самцов в Карелии было – 28 (52,8 %), а в других областях Северо-Запада – 32 (56,8 %; Данилов, 1988). Соотношение полов, близкое к 1 : 1, среди новорожденных подтверждается и наблюдениями в зоопарках. Согласно И. Л. Туманову (1981), обработавшему материалы зоопарков, в Санкт-Петербургском зоопарке в 11 выводках самцов было 53,6 %, в Московском – в 5 выводках – 45,4, в Таллинском – в 14 выводках – 52,6 %. Еще более убедительные данные находим у Э. Пуллияйна (Pulliainen, 1972), который, ссылаясь на Диттриха и Кронбергера, указывает, что в Лейпцигском зоопарке в разные годы самцов родилось 163 (50,6 %).

Подобное соотношение сохраняется и среди лончаков: в Карелии из 95 зверей этого возраста самцов было 50 (52,9 %; Данилов, 1988). Однако с возрастом доля самцов в популяции увеличивается, что прослеживается даже среди медведей, добытых на берлогах, т. е. при способе охоты с наименьшей избирательностью. Это позволяет предположить, что в первые годы жизни смертность самок выше, чем самцов и что реально в популяции среди половозрелых животных они преобладают над самками.

Для суждения о возрастной структуре популяции медведя и ее динамике мы использовали данные встреч медведей и измерений их следов. Исследования показали, что по ширине передней лапы и ее отпечатка на грунте с достаточной точностью можно выделить четыре возрастных категории зверей: 1 – сеголетки (ширина следа передней лапы 6–9 см), 2 – лончаки – возраст 1 год 2 мес. – 1 год 8 мес. (9,5–11,5), 3 – пестуны и взрослые (12–17), 4 – старые (ширина передней лапы более 17 см). Дополнительно идентифицируются медведицы с сеголетками и лончаками. Последнее, хотя и косвенно, дает представление о доле размножающихся самок в популяции. Располагая данными о числе медведиц с медвежатами-сеголетками и условно принимая, что в среднем за ряд лет потомство ежегодно приносит примерно половина всех половозрелых самок (без учета прохолостания или яловости), можно подсчитать и общую долю взрослых самок в популяции, которая в среднем за ряд лет составляет 18 %. Сеголетков в среднем – 23,5 %, а лончаков – 12,6 %. Наиболее многочисленную группу – 45,1 % формируют взрослые медведи (Данилов, 1988; Данилов, Тирронен, 2011).

Сравнительный анализ полового и возрастного состава популяции медведя в Карелии на протяжении последних 40 лет (рис. 44) позволяет сделать весьма важный вывод – за все это время серьезных изменений возрастной структуры популяции медведя в Карелии не произошло. Даже несмотря на возросший размер использования в начале – середине 1990-х гг. доля взрослых животных, т. е. продуктивной части популяции, сохраняется на прежнем уровне, что и обеспечивает устойчивый пророст населения (Danilov, Jakimov, 1999).

Мы попытались также проследить особенности возрастной структуры популяции на изучаемой территории с учетом географического положения ее частей. Однако, несмотря на то, что и численность, и напряженность использования ресурсов медведя на юге значительно выше, чем на севере, сколько-нибудь заметных различий возрастной структуры населения медведя обнаружено не было.

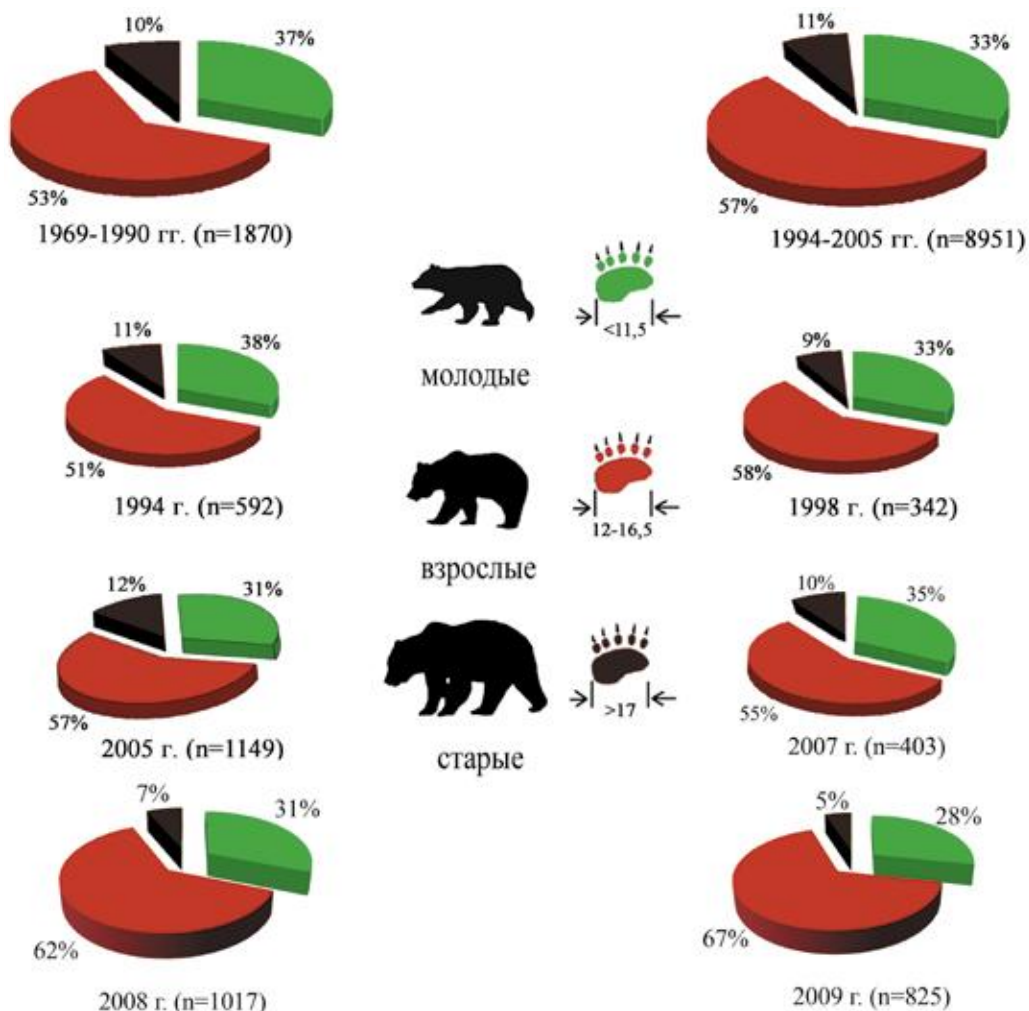


Рис. 44. Возрастная структура популяции медведя в Карелии, по данным измерения ширины следа передней лапы (по: Данилов, Тирронен, 2011 с дополнениями)

Для общей охотхозяйственной оценки возрастной структуры популяции, особенно со стабильной численностью и слабым промыслом, вполне пригодны данные о весе добытых медведей. Такой анализ был сделан нами для Карелии и Ленинградской обл. (для последней с использованием данных Г. А. Новикова с соавторами, 1969). Были выделены следующие весовые и возрастные категории: до 100 кг – молодые, неполовозрелые, 101–200 кг – средневозрастные, т. е. самая производительная часть популяции, и свыше 200 кг – старые звери. Судя по этим материалам, неполовозрелые звери в Карелии составляют 23,8 %, средневозрастные – 66,0 %, остальные – 10,2 % (табл. 21).

Предельный возраст медведя-самца в зоопарке составлял 47 лет, а самой старой самке, принесшей потомство, был 31 год (Юргенсон, 1967). О продолжительности жизни медведя в природе до недавнего времени не было точных данных. Это

удалось сделать Б. П. Завацкому (1981) с использованием метода определения возраста по слоистым структурам зубов. В его коллекции самому старому самцу было 39 лет, а самке – 29. Оба зверя, добытые охотниками, были здоровыми и нормально упитанными. Таким образом, и в природе продолжительность жизни медведя составляет не менее 40 лет.

Таблица 21

**Распределение медведей, добытых в Карелии и Ленинградской обл., по весу тела, % (n)
(по: Данилов, 1988), с дополнениями**

Вес тела, кг	Карелия	Петербургская губ. 1865–1915 гг.	Ленинградская обл. 1926–1967 гг.
до 50	2,3 (6)	12,8 (10)	9,4 (6)
51–100	21,4 (46)	26,9 (21)	28,1 (18)
101–150	40,9 (82)	30,8 (24)	39,1 (25)
151–200	25,0 (49)	15,4 (12)	17,2 (11)
201–250	7,4 (16)	6,4 (5)	4,7 (3)
251–300	2,3 (6)	6,4 (5)	1,5 (1)
301–350			
и более	0,5 (3)	1,3 (1)	–

Примечание. Данные по Петербургской губ. и Ленинградской обл. – Г. А. Новиков и др. (1969).

Очевидно, и сложную возрастную структуру популяции, и значительную продолжительность жизни при длительном сохранении способности к размножению можно отнести к основным гомеостатическим механизмам популяции бурого медведя.

Паразиты. Болезни. Причины гибели. Из эндопаразитов медведя наибольшее распространение в Карелии имеет, по-видимому, *Trichinella spiralis*. Этот паразит и наиболее опасен для человека. Медведей, сильно зараженных трихинеллой, в начале 1960-х гг. добывали преимущественно в южных районах Карелии. Однако по мере развития звероводства и организации звероводческих хозяйств в северных районах увеличивалось и число медведей, зараженных трихинеллой, поскольку заражение паразитом происходило главным образом на звероводческих свалках. В настоящее время звери, зараженные трихинеллой, добываются во всех районах Карелии и составляют от 7 до 12 % от общего числа медведей, отстреливаемых ежегодно.

Врагов в европейской тайге медведь практически не имеет. Известны, однако, 4 случая успешного нападения стай волков на крупных медведей в берлогах. Один произошел в Псковской обл., два – в Ленинградской обл., и один – в Архангельской обл. (Данилов и др., 1979). В Карелии известно два подобных нападения, но в обоих случаях медведю удалось отбиться от волков. Свидетельства подобных «контактов» этих хищников убедительно подтверждаются прекрасными фотографиями, опубликованными в книге Про Kojola «Fighters».

Каннибализм среди медведей в изучаемом регионе редок. Мы располагаем информацией о семи таких случаях. Известны, однако, и они не единичны, факты

поедания погибших от ран зверей другими медведями.

Движение численности. Роль в биоценозе и сфере хозяйственной деятельности человека. Регулярные учеты численности медведя на территории всей Карелии были начаты в 1996 г. Однако срок их проведения невелик и не позволяет делать какие-либо выводы об изменении численности вида и ее причинах. Периодическая оценка населения медведя, проводимая нами с интервалом около 10 лет (I учет – 1976–1977; II – 1987–1988; III – 1995–1996 гг.), и почти сорокалетние учеты на стационарах не выявили сколько-нибудь значительных изменений численности медведя на изучаемой территории.

Если обратиться к данным заготовок медвежьих шкур, как косвенному показателю изменения численности вида, то можно констатировать, что годами максимальной добычи медведя в Олонецкой губ. в 19 столетии были: 1882, 1888, 1891; а в 20-м: 1933, 1940, 1953, 1958. Затем началось падение заготовок сначала из-за крайне низких цен на шкуры (1960–1976 гг.), а в последующем, с 1976 г., в связи с введением лицензионной системы охоты. С тех пор наибольшее число медведей было добыто в 1979, 1987, 1992, 1996, 1998, 2000, 2003 гг. (рис. 45).

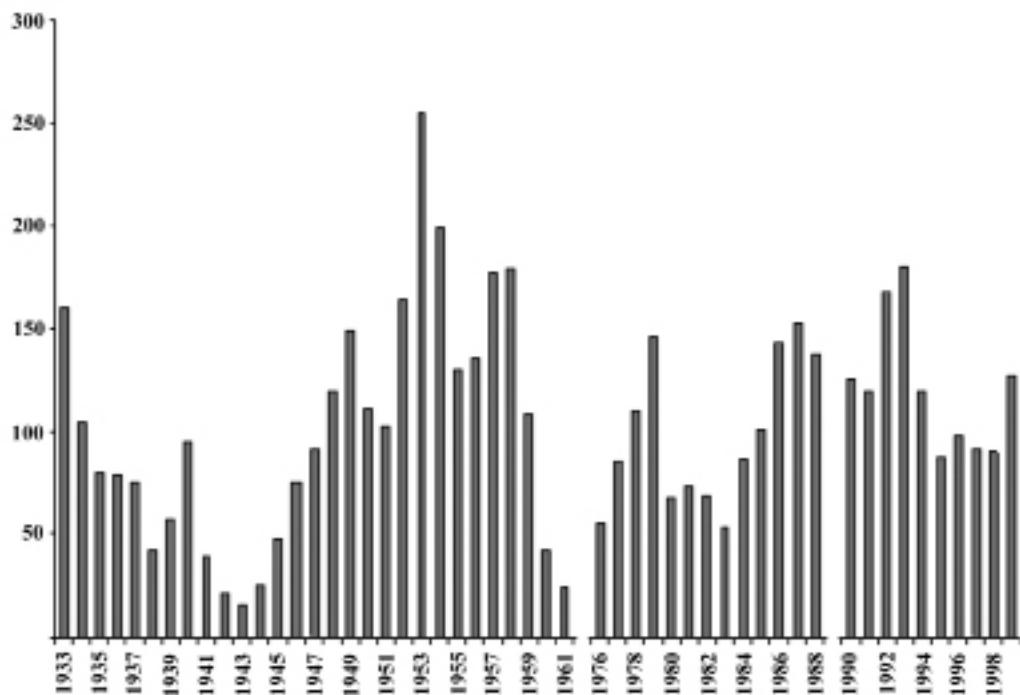


Рис. 45. Заготовки шкур и лицензионная добыча медведя в Карелии: по оси абсцисс – годы, по оси ординат – добыча, экз.

Не отрицая известной субъективности в оценке динамики численности зверей по данным заготовок шкур, мы все-таки считаем возможным сделать на их основе заключение об отсутствии какой-либо периодичности в колебании численности медведя в Карелии.

Общий размер охотничьего использования популяции медведя на всем пространстве Северо-Запада России, в том числе и в Карелии, до недавнего времени был невелик – 3–5 % и не мог влиять на численность вида (рис. 46). Тем не менее, использование ресурсов крайне неравномерно, и на отдельных, наиболее доступных территориях достигает 20–25 % локальной численности. Одновременно в отдаленных, малонаселенных местностях плотность населения медведя весьма значительна, а использование не достигает и 1 % от общей численности. Здесь основным регулятором численности становится расселение молодых животных. Именно в результате дисперсии молодых в приграничных с Карелией и Карельским перешейком зоне Финляндии и регистрируется значительный приток молодых животных, о чем говорилось ранее.

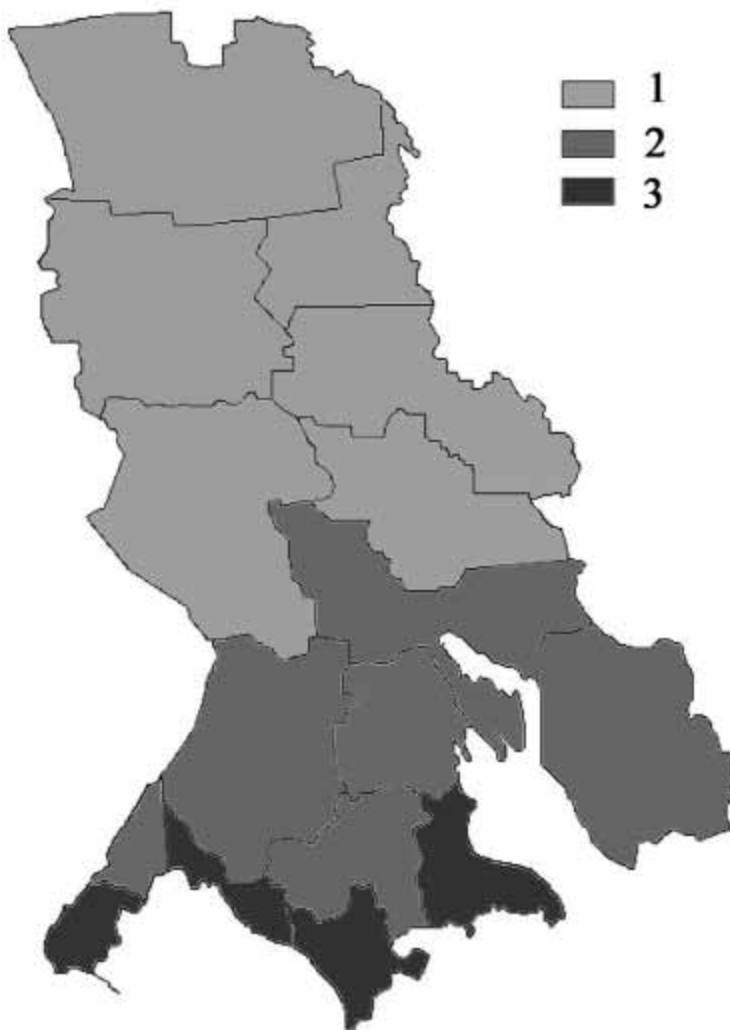


Рис. 46. Использование популяции медведя в Карелии, экз. на 100 км²:
1 – 1,0 и менее, 2 – 1,1–2,5, 3 – 2,6 и более

В последние годы интенсивность использования популяции медведя растет в связи с ростом популярности этой охоты и развитием охотничьего туризма. В связи с этим в ряде мест возникает необходимость обоснованного ограничения размера использования. При этом следует учитывать: состояние численности, стабильность прироста популяции, ее возрастную структуру и емкость угодий.

При расчете последнего показателя нужно, прежде всего, исходить из достаточности жизненного пространства, оценивая его на основе анализа композиции биотопов, территориальной структуры населения медведя и размеров участков его обитания. Именно пространственная организация конкретной популяционной группировки животных должна стать основным экологическим параметром при определении емкости угодий, так как этот показатель включает в себя и кормовые, и защитные свойства территории.

Поскольку молодые, неполовозрелые звери обитают на территориях взрослых, предпочтительнее при охоте изымать именно данную группу животных. Это позволит сохранить стабильность территориальной и социальной структуры популяционной группировки и обеспечит ее долговременное существование. Более того, как показали исследования американских зоологов, подтвержденные впоследствии шведскими специалистами, изъятие крупного самца-резидента приводит к появлению на данной территории нового «хозяина», который активно преследует медведиц с медвежатами-сеголетками и убивает медвежат. Медведица, потерявшая медвежат, довольно быстро приходит в течку, что дает шанс новому резиденту спариться с ней и тем самым начать воспроизводство новых генераций животных. Такая смена резидентов неизбежно ведет хотя и ко временному, но падению численности животных на определенной территории.

Сравнение способов охоты на медведя за прошедшие полвека, когда менялся и статус зверя, и его роль в сфере хозяйственной деятельности человека, и собственно отношение к нему человека показало весьма существенные изменения популярности и добычливости разных способов охоты (рис. 47). Не стало вовсе добычи медведя самоловами и при случайных встречах. Существенно изменилась и охота на медведя с собакой. Если раньше охотники действительно стреляли зверей из-под собак (все медведи, добытые с собакой в 1950-е гг. отстреляны до залегания в берлогу), то в 1970-е и в последующие годы собаки использовались лишь при охоте на берлогах и при доборе подранков (две трети таких зверей отстреляны в декабре, т. е. после залегания медведей в берлоги). Лишь в последние годы в регионе стала возрождаться настоящая охота с собакой, которая находит зверя и удерживает его до подхода хозяина.

Наиболее популярна сейчас охота на овсах или на приваде (см. рис. 47). Для этого во многих охотничьих хозяйствах специально сеют овес и выкладывают привады из рыбных или мясных отходов. Практикуется и довольно добычливая охота на овсах и приваде со светом.

Однако взаимоотношения человека и медведя выражаются не только в виде охоты. В прошлом медведи наносили серьезный ущерб животноводству. По

данным С. Благовещенского (1912), в 1906 г. в Олонецкой губ. медведи задрали 157 лошадей, 55 жеребят, 386 коров и быков, 77 телят, 59 овец. Обычны были такие нападения и в 1920–1940-е гг., а в 1927–1929 гг. был даже объявлен конкурс на большее число уничтоженных медведей (Сосновский, 1970). В 1950-е гг. в Карелии и смежных с нею областях за отстрел и взрослых, и медвежат выплачивались премии (Данилов и др., 1979). Такой порядок существовал до конца 1950-х.

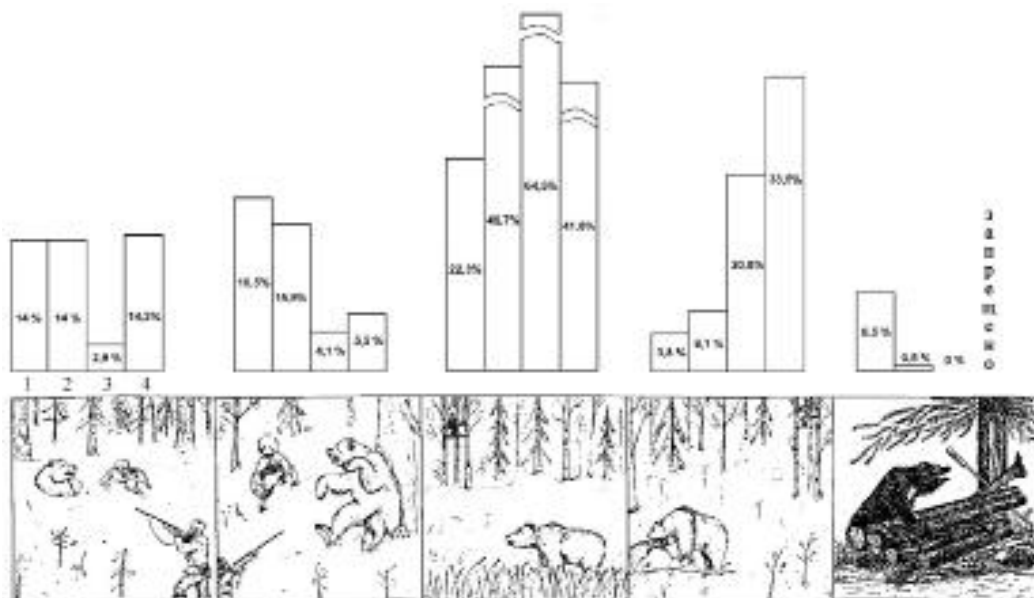


Рис. 47. Способы охоты на медведя в Карелии: 1 – 1955–1959 гг.; 2 – 1973–1976; 3 – 1977–1983; 4 – 1995–1998 гг. (по: Данилов, 2003)

В более позднее время нападения медведей на скот почти прекратились. Годы наибольшего ущерба, нанесенного медведями за последние 50 лет, были 1976–1978 гг. Тогда эти хищники задрали: 2 коров, 21 нетель и 3 овец (Данилов и др., 1993). Одна из причин снижения ущерба домашним животным от медведя – это переселение жителей малых деревень в крупные населенные пункты. В результате исчезли мелкие стада коров и овец, выпасавшиеся в лесу, уменьшилось и общее их поголовье, а лошадей в деревнях просто не осталось.

Следует, однако, иметь в виду, что с ростом фермерских и индивидуальных крестьянских хозяйств, нападение медведей на домашних животных, как и в случае с волком, вероятно, вновь возрастет. И все-таки ценность медведя как охотничьего зверя намного превосходит наносимый им ущерб. До конца пока неизвестно, но, несомненно, и проверено народной медициной лечебное действие медвежьего жира и желчи. Весьма привлекателен медведь и как объект учебного и экологического туризма. Все это в совокупности позволяет оценить значение этого зверя в жизни человека как положительное.

СЕМЕЙСТВО КОШАЧЬИ – FELIDAE

Рысь – *Lynx lynx* L.

Рысь, населяющая Карелию, характеризуется средними размерами тела и черепа. Длина тела взрослых зверей – 99,5 (88,5–120) см, вес – 16,8 (12,2–26) кг (n = 12). Половой диморфизм в размерах тела не выражен, но проявляется в некоторых краниометрических показателях. Так кондилобазальная длина черепа самцов – 139,7 (132,4–157,0), скуловая ширина – 104,3 (98,2–111,1) мм (n = 18), самок, соответственно – 122,2 (125,6–239,2) и 99,9 (94,9–105,8) мм (n = 13).

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северная граница ареала рыси находится в пределах Кольского п-ова, об этом убедительно свидетельствуют данные, собранные О. А. Макаровой за более чем 30-летний период. Установлены не только факты встреч и добычи, но и размножения хищника (Макарова, Хохлов, 1990).

Наибольшее число и самые северные встречи рыси отмечались на Кольском п-ове в конце 1960 – начале 1970-х гг. (рис. 48). Затем последовал период, когда рысь не отмечалась на полуострове несколько лет. В начале 1980-х звери и их следы вновь регистрируются в разных районах области. Затем наступил почти 10-летний перерыв, когда информации о встречах рыси на полуострове не было, а следующая серия сообщений относится уже к началу 1990-х гг. (Данилов и др., 2003).

Известны заходы ее и в лесотундру почти до 69° с.ш. Периодически хищник отмечается до северного предела тайги. Таким образом, к местам постоянного обитания рыси в Мурманской обл. можно отнести лишь самые южные ее районы, примыкающие к Карелии. Очевидно, северную границу ареала вида можно провести по условной линии, соединяющей населенные пункты: Ковдор – Полярные Зори – Умба (см. рис. 48).

В соседних странах эта кошка встречается еще севернее. В Финляндии рысь глубоко (за 69° с.ш.) проникает в Лапландию (Siivonen, 1975). В Норвегии следы рысей и самих животных неоднократно регистрировали в районе Варангер-фьорда, близ российско-норвежской границы до 70° с.ш. (Wikan, 1994). Западнее – в норвежских провинциях Нурланн, Тромс и Финнмарк – к северу от Полярного круга существует устойчивая популяционная группировка рыси численностью около 100 особей (Bo, 1993; Stensli, 1993).

В Карелии рысь распространена повсеместно, но на севере встречается весьма редко и далеко не ежегодно. В течение 40 лет наблюдений в Лоухском р-оне – самом северном в Карелии, граничащим с Мурманской обл., следы рыси регистрировались: в конце 1960-х – начале 1970-х, в конце 1980-х, в начале и в конце 1990-х гг.

Совершенно очевидно совпадение по времени встреч рыси и ее следов на Кольском п-ове и на севере Карелии, более того, прослеживается 7–10-летняя периодичность регистрации здесь животных. Это дает основание связать наблюдаемые циклы с колебаниями численности зайца-беляка – основной жертвы рыси в северной тайге. В Карелии максимальная численность зайца наблюдалась в начале 1960-х, 1970-х, 1980-х и 1990-х гг. Вслед за этими подъемами – в середине названных

десятилетий в средней и южной Карелии наблюдалась и высокая численность рыси. Таким образом, появление рыси в северных районах, по всей вероятности, связано не только с успешным размножением местных малочисленных животных, но также с расселением молодых животных из более южных районов.



Рис. 48. Распространение и численность рыси в Кольско-Карельском регионе, экз. на 1000 га: 1 – 0,01–0,05, 2 – 0,06–0,15, 3 – 0,16–0,25, 4 – 0,26 и более, 5 – встречи зверей и их следов (по: Данилов и др., 2003)

Распределение рыси на севере Карелии в высшей степени мозаично (рис. 49). Такое же мозаичное распределение вида характерно и для Финляндии, хотя северная граница ареала вида здесь проходит значительно выше. Это объясняется и ландшафтно-климатическими особенностями, и более высокой численностью зайца-беляка: Северная Финляндия – 13,5, Северная Карелия – 4,8 следа на 10 км маршрута (Danilov et al., 1996), а также присутствием на севере Финляндии весьма многочисленных домашних северных оленей. Последние и стали основной жертвой рыси на севере Финляндии, чем и обеспечили существование хищника в столь высоких широтах.

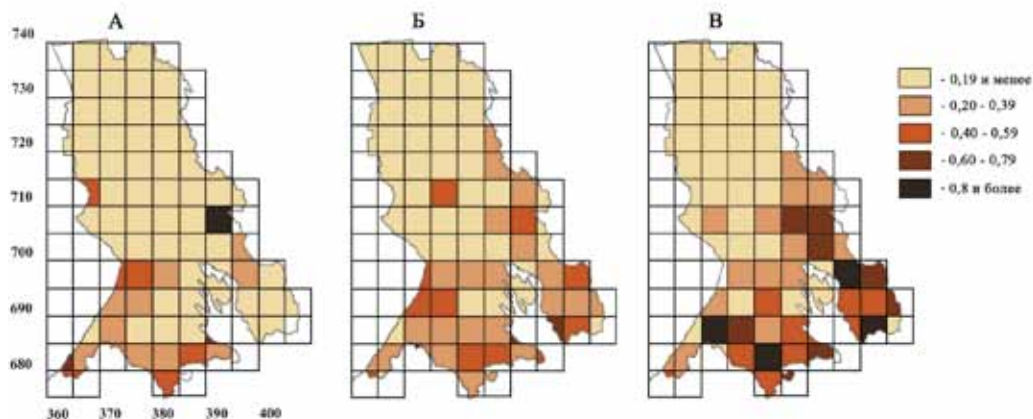


Рис. 49. Распределение и численность рыси в Карелии в 1990–2014 гг.:

А – год наименьшей численности, Б – средние показатели за годы наблюдений, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута

Численность рыси на севере Карелии невелика. По многолетним наблюдениям она оставляет в среднем 0,02 следа на 10 км. Это связано в первую очередь с низкой плотностью населения зайца-беляка. Последнее в свою очередь определяется ландшафтно-климатическими условиями территории – преобладанием сосновых лесов и моховых болот, частыми возвратами холодов весной и затяжными дождями в начале лета.

В средней части Карелии, где численность зайца выше, соответственно, увеличивается и численность хищника (0,3 следа на 10 км). Подобная же тенденция прослеживается и на юге республики. Так, при относительной численности беляка, рассчитанной за ряд лет – 17,1 следа на 10 км, соответствующий показатель для рыси составляет 0,7. С наибольшей плотностью хищник населяет Приладожье, Прионежье и Заонежье (см. рис. 49). Здесь в некоторых урочищах численность рыси достигает 0,5–0,8 экз. на 1000 га.

Всего в Карелии в разные годы насчитывалось от 600 до 850 рысей. Это несколько меньше величины, названной нами ранее (Данилов и др., 1979), однако, отражает общее состояние популяции вида, численность которого значительно сократилась по сравнению с 1960–1970-ми гг. (Данилов и др., 2003).

Рысь использует самые разнообразные биотопы. Вместе с тем отчетливо прослеживается предпочтение, отдаваемое зверем смешанным, лиственным и еловым лесам, перемежающимися старыми, зарастающими вырубками, пожнями. Высокая плотность населения хищника отмечена также в мозаичных угодьях, сформировавшихся в окрестностях старых, заброшенных хуторов и деревень в прошлом весьма многочисленных в южной Карелии. В таких местах зарастающие мелкоконтурные поля, луга и сенокосы сменяются перелесками, небольшими массивами хвойных и смешанных лесов. Весьма значительны здесь и площади старых подсек, возобновившихся лиственными и смешанными лесами с густым подсадом ели, чередующиеся с рубками различной давности. Тяготение рыси к таким биотопам прослеживается при анализе троплений ее следов в районе наших мониторинговых наблюдений, где преобладают вышеперечисленные угодья (табл. 22).

Таблица 22

Использование рысью биотопов, данные троплений на экспериментальном участке (177,9 км) (по: Данилов и др., 2003)

Биотопы	Доля данного биотопа на участке	Пройдено по следам рыси, км	Ход зверя по данному биотопу, %
Сосняки зеленомошный и лишайниковый	13,4	5,5	3,1
Сосняки сфагновые и моховые болота	11,3	1,8	1,0
Ельники разных типов	6,7	42,5	23,9
Хвойно-лиственные леса	19,4	65,5	36,8
Лиственные спелые леса	22,1	15,5	8,7
Зарастающие рубки	19,3	26,7	15,0
Побережья озер и других водоемов	6,1	3,9	2,2
Лесные сенокосы, поля и их окраины	1,7	16,5	9,3

На севере, где преобладают сосновые леса и моховые болота, а большие пространства рубок еще не облесились, заяц-беляк зимой концентрируется по окраинам небольших полей, сенокосов, старых рубок, т. е. в угодьях, расположенных вблизи населенных пунктов. Здесь же встречаются и следы рыси. Таким образом, на севере рысь приурочена к стадиям антропогенного ландшафта, т. е. демонстрирует хорошо выраженную синантропность.

Участок обитания. Характер использования пространства. В поисках пищи рысь может проходить довольно значительные расстояния. Тем не менее, охотничьи переходы зверей в течение почти всего года, за исключением периода гона и совпадающего с ним по времени расселения молодых, совершаются в пределах занимаемых ими участков обитания.

Изучение охотничьих перемещений хищников путем троплений их следов (n = 138), из них сотрудниками Лаборатории зоологии выполнено 30 троплений суточных ходов, показало, что длина суточного хода рыси сравнительно невелика. В среднем за годы наблюдений в Карелии она составила 5,7 км, с более чем двукратными колебаниями по годам (см. рис. 13).

Отдельные переходы зверей достигали 13 и даже 15 км. Однако, судя по характеру передвижений, это были так называемые кросс ходы зверей, не живущих постоянно на территории, по которой они проходили. Такие перемещения животных отличались прямолинейностью и малым числом охот. Как правило, эти звери не караулили и не скрадывали добычу, а нападали на зайцев или рябчиков, только наткнувшись на них. При этом они быстро прекращали преследование жертвы, если нападение не удавалось, и продолжали движение в прежнем направлении, не задерживаясь даже в самых «заячьих» угодьях.

Размер перемещений рыси находится в тесной связи с обилием основных жертв и их доступностью (Данилов, 1974, 1975, 1994; Данилов, Русаков, 1974; Данилов и др., 1979, 2003). В Карелии, где в питании хищника ведущую роль играет заяц-беляк, эта зависимость прослеживается особенно четко и приобретает характер закономерности. Например, в годы наиболее глубокой депрессии численности зайца – 1967, 1968 и 1994, 1995 гг. длина хода хищника составляла, соответственно: 8,6, 8,4 и 9,5, 7,4 км, а в годы наивысшей численности жертвы – 1973 и 1974 гг. – всего 3,9 и 3,2 км (значение коэффициента корреляции – 0,65). Вместе с тем, существует, по-видимому, определенный порог численности зайца, до которого длина хода хищника сокращается незначительно и остается близкой к средним многолетним значениям. Судя по нашим материалам, этот порог для средней тайги лежит в пределах 10–13 следов на 10 км маршрута.

В пределах изучаемого региона наблюдались достоверные различия в длине охотничьего хода рыси между средней и южной Карелией. В средней Карелии длина хода составляла 7,2 ($n = 30$), а в южной – 5,5 ($n = 108$) км. Средняя Карелия целиком расположена в подзоне северной тайги, а показатель учета зайца-беляка не превышал за все годы наблюдений 13,6 (в среднем – 8,6) следа на 10 км маршрута.

Подобные сравнения длины охотничьего хода рыси в средней тайге, в которой и расположены южные районы Карелии, с таковым в южной тайге и подзоне смешанных лесов (Ленинградская и Псковская области) не выявили достоверных различий этого показателя. Даже в самой южной на Северо-Западе России Псковской обл. средняя протяженность суточного хода хищника составляла 5,3 км (Данилов и др., 1979).

Суточные перемещения рысь обычно совершает в пределах участка обитания, размеры которого значительно варьируют. За сутки зверь осваивает только часть участка, в среднем 520 (19 – 2268) га (измерялась как площадь прямоугольника, построенного по касательным к крайним точкам хода), за двое суток – в среднем 770 (84–3150), за трое – 1800 (830–3500) за четверо – 2500 (1800–4700) га. По наблюдениям на стационаре на такой же площади – 2500 га пара рысей держалась в течение 10 дней и в дальнейшем их следы регулярно встречались на этой территории.

Стационарные наблюдения за зимними перемещениями зверей, проводившиеся с января по апрель (полные и частичные тропления ходов, маркировка постоянных переходов, картирование всех перемещений), позволили определить размер участка обитания хищника в южной Карелии в 3200 (2500–4700) га.

Территорию участка обитания рыси можно условно разделить на 2 зоны – центральную (основную) и периферийную. Угодья центральной части хищник обходит с интервалом в 6–8 дней, а в периферийной зоне появляется 1–3 раза в месяц. Именно в пределах этой зоны и происходит частичное перекрытие участков зверей, живущих по соседству. Чаще всего это бывает, когда рядом с самцом живет одиночная самка или самка с молодыми. В таком случае их участки совмещаются на значительной площади, хотя участок самца намного превосходит участок самки. Более того, самец нередко выходит даже за пределы этого большого участка, тогда как самка обычно не покидает своей территории.

Перекрытие смежных участков взрослых самцов наблюдается только в периферийных зонах. Лишь в период гона, когда самцы в поисках самок покидают свои участки, они пересекают при этом и территории, занятые другими самцами. Такие переходы самцов в конце февраля – марте достигали 7–10 км по прямой.

Перемещаясь по участку, рысь предпочитает идти по просекам, старым заброшенным дорогам, тропам, по краю полей, возвышенному берегу реки или озера. Не избегает она и проселочных проезжих дорог, но с редким движением транспорта и людей. Звери охотно пользуются лыжней или следом, проторенным снегоходом, и нередко проходят по ним 1,5–2 км. Переходы рысей через дороги, тропы, просеки, реки, цепочки лесных пожень поразительно постоянны, причем одним и тем же путем пользуются не только «хозяева» территорий, но и звери, появляющиеся после исчезновения первых.

Конфигурация суточного хода рыси весьма разнообразна. Наиболее часто встречается зигзагообразный рисунок следа – 72,2 %. Значительно реже круговой и петлеобразный – 12,3 %, еще реже прямолинейный – 9,3 и дугообразный – 6,2 % (рис. 50).

Большая часть пути хищника пролегает по заячьим угодьям. Пара рысей или самка с молодыми

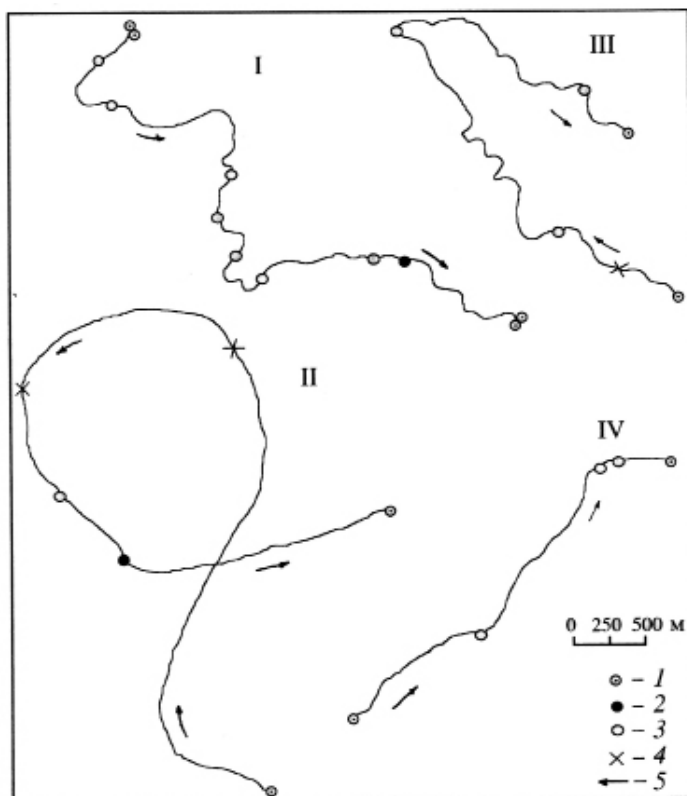


Рис. 50. Типы охотничьих ходов рыси:

I – зигзагообразный (самка с сеголетком, 6000 м), II – круговой (самец, 11000 м), III – дугообразный (самка, 5450 м), IV – прямолинейный (самец, 3550 м)

до начала охоты, особенно в период глубокоснежья, идут след в след, а приступая к охоте, расходятся и выполняют друг для друга функции загонщиков. Судя по тому, насколько точно сходятся звери, охотящиеся вместе, а встречаются они в большинстве случаев в местах жировки зайцев, хищники прекрасно знают свой участок и легко ориентируются на местности (рис. 51).

Внезапно потревоженная человеком рысь лишь первые 50–100 м уходит на махах, а затем переходит на шаг, однако застать ее врасплох удастся крайне редко. Обычно зверь, услышав человека, покидает лежку и уходит своим обычным

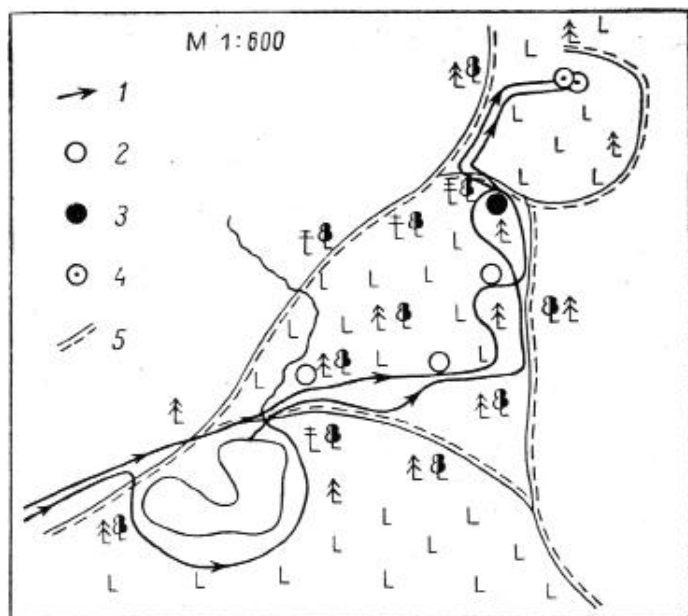


Рис. 51. Схема охоты двух рысей: 1 – следы рысей, 2 – неудачная охота на зайца, 3 – удачная охота на зайца, 4 – лежка, 5 – лесные дороги (по: Данилов и др., 2003)

аллюром – рысью или размеренным, но спорым шагом. Поймав среднюю по величине жертву (заяц, глухарь, тетерев), хищник обычно утаскивает ее в густое труднодоступное место, где и поедает. Расстояние, на которое зверь уносит добычу, невелико и чаще всего не превышает 200–300 м. Но если рысь поймала жертву вблизи населенного пункта или места, часто посещаемого людьми, она может унести ее за 1,5–2 км. Один из прослеженных нами хищников, поймав кошку на окраине села, унес ее за 1,2 км, перейдя при этом озеро, и укрылся с добычей в густом, заметенном снегом хвойно-лиственном мелколесье. Другой хищник – крупный самец, подкараулив и схватив небольшую собачку, унес ее за 2 км в густой еловый подрост на небольшом холме, покормился здесь, а остатки добычи закопал в снег. Отдыхал он в двух метрах от этого места, затем потревоженный ушел. Третий случай – пара рысей поймала зайца почти в центре нежилой деревни, и одна из них унесла добычу по открытому полю на 700 м, и только в перелеске между полями заяц был съеден.

Наблюдения, выполненные в процессе троплений, показали, что при успешной охоте рысь часто относит ее на некоторое расстояние и либо остается на дневку возле добычи (15 случаев из 59), либо, покормившись, уходит и в эту ночь, как правило, больше не охотится. Такой путь – от места удачной охоты до дневки не превышал трети всего суточного хода.

Завершая охотничий поиск, рысь останавливается на отдых, выбирая место с хорошим обзором. Большинство осмотренных лежек (25 из 61) располагались на

верхней трети склона холма в лесу, но в непосредственной близости (30–50 м) от более открытого пространства – вырубка, поляна, болото, редица. Примерно столько же – 21 лежка – были найдены на самой кромке леса и более открытого пространства, 9 раз животные устраивались на отдых, на берегу озера или ламбы на краю густого мелколесья, 4 лежки встречены на открытом пространстве – на пожне и поляне в лесу, но и в этих случаях 3 из них находились у стены полуразрушенного сенного сарая, а 1 – у стожка сена, наконец, в двух случаях звери лежали возле разрушенного дома на краю нежилой деревни.

Питание. Роль в биоценозе. Особенности поведения. Основу питания рыси в Карелии составляют: заяц-беляк – 49,2 %, тетеревиные птицы – 19 % (главным образом тетерев и рябчик) и мелкие млекопитающие – 6,3 % (Данилов и др., 1979). Более крупные животные, такие как копытные, становятся добычей рыси довольно редко.

Однако плотность населения копытных, доступных для рыси на всем Северо-Западе, невелика. Северный олень здесь наиболее многочисленен в Мурманской обл. и на севере Карелии, где рысь встречается не ежегодно или редко. Далее к югу, где хищник обычен, северные олени, напротив, встречаются спорадически. Кроме того, дикие северные олени юга Мурманской обл. и Карелии принадлежат к лесной форме, это довольно крупные осторожные животные, больших стад они не образуют, и добыть их хищнику гораздо труднее, чем мелких одомашненных оленей (тундровая форма) из многочисленных стад в Финляндии, Норвегии, Швеции (Haglund, 1966, 1968; Nyholm, 1996a). Именно одомашненные олени на севере этих стран составляют основу питания хищника, и именно поэтому предел распространения рыси лежит здесь значительно севернее, чем в Европейской части России. Очевидно, встречаются также особи, специализирующиеся на добывании северных оленей. Так, в Финляндии, в районе Куусамо (населенный пункт, расположенный примерно на широте пос. Лоухи в Карелии), один крупный самец рыси за зиму зарезал 8 оленей (личн. сообщ. E. Nyholm). На севере Швеции, в области домашнего оленеводства, северный олень – основной объект питания рыси зимой (Haglund, 1966, 1968).

В Карелии рысь лишь изредка добывает северных оленей. Их доля в рационе хищника здесь составляет 6,3 %. Есть несколько сообщений о добыче рысью молодых кабанов, описан также случай успешного нападения крупного кота на самку-сеголетка лося (Данилов и др., 2003).

В Новгородской, Псковской областях рысь более успешно охотится на кабанов (2,5–6,6 %) и косуль (2,5–3,3 %). В Ленинградской обл. также известны случаи нападения рыси на кабанов и акклиматизированных пятнистых оленей.

В последние 10–15 лет ординарной добычей рыси в Карелии стал бобр. Южнее это произошло намного раньше. Наблюдения в Ленинградской и Псковской областях в течение ряда лет показали, что отдельные звери специализируются на добывании бобров, подкарауливая их у вылазов из воды. Так в Ложголово (Ленинградская обл.) в течение нескольких лет крупный самец появлялся у бобровых поселений и охотился там на бобров, подстерегая жертву у вылазов. Лежка-засидка хищника располагалась обычно в 3–5 м от бобровой тропы и в 7–10 м от воды, так что хищник нападал на бобров, когда у тех не было возможности скрыться в воде.

Караулил он их долго – края лежек бывали слегка обледеневшими. В последние несколько лет поступили многочисленные сообщения об успешной охоте рыси на бобров из разных районов Карелии.

Географические различия в составе пищи рыси на территории Северо-Запада России проявляются не только в большом разнообразии крупных и мелких животных в рационе хищника на юге, но и в довольно значительном участии в его питании здесь тетеревиных птиц. В итоге в южных областях региона рысь – большой эврифаг, чем, например, в Карелии, где она кормится в основном зайцами.

Как показали материалы троплений, абсолютное большинство нападений, предпринимаемых хищником, приходится на зайца-беляка – 72,8 %, около 20 % – на тетеревиных птиц и лишь 6,2 % – на прочих животных. Успешность же охоты на основных жертв – зайцев и тетеревиных птиц примерно одинакова (табл. 23).

Таблица 23

Характеристика охотничьей деятельности рыси в Карелии по данным 138 троплений (по: Данилов, 1994)

Вид добычи	Число нападений на добычу		Среднее число охот на 1 км хода
	абс.	из них удачных, %	
Заяц-беляк	177	31,6	0,2
Тетеревиные птицы	51	35,3	0,06
Прочие животные	15	46,7	0,02

Близкие данные о результативности охоты рыси в Ленинградской обл. приводят Г. А. Новиков с соавт. (1970): из всех охот на зайцев успешных было – 29,2 %, на тетеревиных птиц – 31,8 %. И в Швеции (Haglund, 1966) только каждая третья охота рыси на зайцев завершается успешно.

Весьма примечательно, что результативность охоты канадской рыси на зайца такая же, как у европейской на Северо-Западе России. В различные по кормности годы она составляет 24–36 % (Brand et al., 1976).

Многолетние наблюдения за охотничьей деятельностью рыси в Карелии позволяют предположить, что эффективность охоты хищника не зависит от плотности населения основной жертвы. Более того, создается впечатление, что на сокращение численности жертвы хищник реагирует увеличением успешности охоты. Так, в южной Карелии при средней многолетней численности зайца-беляка за анализируемые годы – 16,5 следа на 10 км маршрута – доля успешных охот на этот вид жертвы составляла 25,7 % (от общего числа охот на зайца). В те же годы в средней Карелии при численности зайца – 8,6 следа на 10 км – результативность охот хищника более чем в два раза выше и составляет 68 % (Данилов, 1994).

Иной подход к расчету эффективности, а именно определение числа успешных охот на километр хода рыси, также убеждает в справедливости высказанного предположения. В южной Карелии индекс успешности охоты рыси на зайца (число успешных охот на 1 км хода) составил 0,061, а в средней – 0,078, при показателе общего числа охот на данный вид жертвы, соответственно, 0,238 и 0,115. Вместе с тем, как отмечалось выше, протяженность суточного хода хищника в средней Карелии достоверно больше, чем в южной.

Несмотря на добычливость собственной охоты, рысь не пренебрегает падалью, о чем свидетельствует анализ остатков пищи, среди которых на долю падали приходится 5,9 %, а также далеко не единичные случаи отравления хищников на волчьей приваде в 1960–1970-е гг. (Данилов и др., 1979).

В годы дефицита основных кормов рыси иногда концентрируются вблизи населенных пунктов и особенно звероводческих хозяйств. В это время они нередко заходят на территории норковых и песцовых ферм, на окраины деревень и поселков. Известны и заходы рыси в большие города – Петербург (Новиков и др., 1970), Петрозаводск (Марвин, 1959). В Петрозаводске отмечено также появление отдельных животных в 1967, 1968, 1997, 2002 и 2007 гг. В малокормные годы учащаются нападения рысей на домашних животных, в том числе кошек и некрупных собак (Данилов, 1967в; Данилов и др., 1979).

Взрослая рысь в сутки (в случае удачной охоты) съедает не более половины крупного или примерно 2/3 молодого зайца-беляка. Тетерева она съедает целиком, оставляя лишь лапы, крылья, перья и кишечник, которые зарывает в снег. Судя по этим наблюдениям, взрослая рысь за сутки потребляет 1–1,5 кг корма.

Используя данные троплений, мы попытались на примере южной Карелии рассчитать число зайцев, добываемых одной рысью в течение снежного периода, и определить, таким образом, величину изъятия или пресс хищника на популяцию жертвы в зависимости от численности последней. Считая продолжительность снежного периода 160 дней и добычливость рыси за одну «рысе-ночь» – 0,5 зайца, получаем, что один хищник за сезон ловит около 80 беляков.

В результате другого условного расчета основанного на нормах кормления зверей в зоопарках, мы получили одинаковые количественные данные о числе зайцев, “необходимых” одной рыси на весь снежный период. Зимой взрослому зверю в зоопарке требуется 1,2–1,3 кг мясного корма (Обухова, Шахназаров, 1949; Стоянова, Сваринская, 1964; Андреевская, 1964). Произведя несложные арифметические действия, определяем, что на 160 дней одному взрослому зверю требуется 192 кг корма, проведя перерасчет этой величины на средний вес зайца-беляка (3,1 кг), получаем величину, практически совпадающую с названной выше – почти те же 80 зайцев⁶.

Выполненный расчет весьма условен, но он позволяет заключить, что в годы с высокой и средней плотностью зайца рысь не способна лимитировать его численность. Лишь в годы пессимума жертвы деятельность хищника может несколько задержать подъем популяции зайца, не усугубляя, однако, ее депрессию. Более того, в этой ситуации срабатывает принцип обратной связи, и численность хищника сокращается (см. рис. 13).

Роль рыси в регулировании численности тетеревиных птиц несущественна. Расчет, аналогичный проведенному по зайцу, показал, что в среднем один хищник за снежный период ловит всего 15–20 птиц (всех видов тетеревиных). При средней плотности их населения в конце зимы в среднетаежной подзоне – 35–40 на 1000 га (Данилов и др., 1996) добыча рыси составит не более 1–3 % суммарной осенней численности этих птиц.

⁶ Количественная оценка влияния хищника на популяцию основной жертвы – зайца-беляка – приводится в очерке экологии зайца.

Деятельна рысь вечером, ночью и ранним утром, т. е. в период активности основной жертвы – зайца-беляка. Известно всего три случая встречи рыси днем – в 10, 13 и 16 часов, но все они произошли летом.

Возможно, что весной и летом в период длительного светового дня активность хищника не имеет четкой цикличности, поскольку и активность его жертв в это время носит неопределенный характер.

Массовых перемещений хищников в определенном направлении в изучаемом регионе не отмечено. Большие по протяженности переходы зверей, напоминающие странствия, наблюдаются главным образом на северных окраинах ареала. Их причины обсуждались выше. По времени они совпадают с периодом размножения и расселения молодых.

Другая причина увеличения протяженности суточных переходов зверей также обсуждалась выше – это «неурожай» зайца, в такие годы наблюдается и некоторая концентрация животных вблизи населенных пунктов.

Вероятно, вследствие большой подвижности, а также способности уживаться в близком соседстве с человеком и в измененном им ландшафте, рысь в ряде стран Европы довольно быстро восстанавливает ареал и численность естественным путем и успешно акклиматизируется после реинтродукции.

Размножение. Структура популяции. Особенности размножения рыси на Северо-Западе России, в частности, становление половой зрелости, половые циклы самцов, размножения животных в неволе (по материалам Московского, Рижского и Ленинградского зоопарков) довольно подробно описаны нами ранее (Данилов и др., 1979, 2003). Принимая также во внимание специфику данного издания, мы сочли необходимым привести здесь лишь дополнительные данные главным образом по плодовитости и структуре популяции, т. е. показатели, по которым можно судить о состоянии популяции вида в регионе.

Самцы и самки рыси становятся половозрелыми и впервые принимают участие в размножении в возрасте 20–21 месяца.

Период гона растянут и приходится на конец февраля – март. Однако самцы приходят в состояние половой активности несколько раньше этого срока и сохраняют способность к продуктивному спариванию до конца мая и даже до июля. Об этом свидетельствует процесс активного сперматогенеза в семенниках самца, пойманного в Карелии на звероферме в начале мая. По наблюдениям В. К. Стояновой и В. Г. Сваринской (1964) в Рижском зоопарке рыси спаривались во второй половине марта; беременность продолжалась 60–70 дней, а котята рождались в конце мая – начале июня. В Московском зоопарке покрытие самок отмечалось с 8 по 24 марта, а рождение молодых в мае и даже в начале июня, при продолжительности беременности в 67–74 дня (Рымарева, 1933). Продолжительность беременности (материалы Ленинградского зоопарка), рассчитанная от времени первого спаривания, варьирует от 54 до 73, составляя в среднем 65 дней.

Интересен феномен повторного спаривания рысей в случае гибели потомства. В Рижском зоопарке одна самка после родов 4 июня 1959 г. съела котят, через месяц спаривалась повторно и 9 сентября благополучно родила одного котенка (М. Стоянова, Сваринская, 1964). О повторном позднем гоне рысей (24 апреля – 7 мая 1959 г.) в Ленинградском зоопарке сообщает также В. С. Андреевская (1964).

Судя по этим сведениям, рысь, как и многие другие хищные млекопитающие, в случае резорбции эмбрионов или гибели молодняка в раннем возрасте способна вновь спариваться в тот же год и давать повторный приплод.

В естественных условиях в выводке рыси обычно бывает 1–3 котенка, 4 и тем более 5 котят на Северо-Западе не отмечено. В среднем на одну рожавшую самку приходится 1,78 котенка (табл. 24).

Таблица 24

**Плодовитость рыси в северо-западных областях России
(по: Данилов и др., 2003)**

Место исследований	Количество выводков с данным числом детенышей, % (n)			Среднее число котят на самку
	1	2	3	
В природе	43,6 (31)	39,4 (28)	17,0 (12)	1,73
В зоопарках	25,0 (3)	41,7 (5)	33,3 (4)	2,08
Всего	41,0 (34)	39,7 (33)	19,3 (16)	1,78

Смертность в первые месяцы жизни даже в условиях зоопарков составляет около 40 %, в итоге к концу осени – началу зимы в среднем на самку остается немногим более одного котенка.

Среди новорожденных рысят в Ленинградском зоопарке значительно преобладали самки – 40 % (n = 25). Близкое соотношение полов сохраняется и среди сеголетков, добытых охотниками – 43,1 % (n = 51, $\chi^2 = 0,9$). В промысловой пробе взрослых животных, напротив, больше было самцов – 60,7 % (n = 61, $\chi^2 = 2,8$).

Сеголетки, судя по тем же данным добычи зверей (n = 112), составили в пробе 45,5 %. Однако эти данные, возможно, завышают долю молодых в популяции, что происходит в результате избирательности промысла, т. е. более частого попадания их в капканы.

Движение численности. Как уже отмечалось, изменение численности рыси по годам согласуется с обилием зайца-беляка. Особенно тесная корреляция прослеживается там, где этот вид жертвы составляет не менее 50 % рациона хищника. В исследуемом регионе это прежде всего южная и средняя Карелия.

Размах колебаний численности рыси в Карелии по годам невелик, от 0,2 до 0,6, при среднем многолетнем показателе – 0,4 следа на 10 км маршрута. Последовательность изменений численности хищника подчиняется общеизвестному правилу – подъемы наблюдаются уже на фоне падения численности жертвы. Периодичность колебаний та же, что и у зайца-беляка – 9–10 лет (рис. 13). Влияние других биотических факторов (враги, конкуренты и др.) незначительно и описано нами довольно подробно ранее (Данилов и др., 1979), здесь же мы считаем возможным отметить лишь некоторые аспекты взаимоотношений рыси с другими хищниками.

Волк – единственный на Северо-Западе враг рыси. Вместе с тем, случаи активного преследования и атак рыси волками единичны, хотя уровень численности волка и рыси на большей части изучаемой территории довольно высок. Более того, в течение многолетних наблюдений на стационарах, расположенных в разных частях региона, регулярно отмечались следы волков и рысей в одних и тех же местах, но взаимосвязи численности этих хищников не обнаружено.

О конкуренции рыси и волка можно говорить, имея в виду только период выкармливания волками потомства (до участия прибылых в коллективных охотах), когда жертвами волка становятся главным образом мелкие и средние животные. В остальное время основная жертва волка – лось, т. е. добыча, недоступная рыси.

Наиболее интересны взаимоотношения рыси с лисицей. Лисица – не только активный потребитель общих для обоих хищников кормов, но и нахлебник рыси. По наблюдениям на юге региона, лисица нередко доедает остатки добычи рыси, последняя же в свою очередь преследует лисицу и уничтожает ее (более подробно это обсуждалось в очерке экологии лисицы).

Использование. Охрана популяции. Рысь – ценный охотничий зверь, а значение ее в охотничьем хозяйстве в последние годы все менее и менее определяется стоимостью продукции этой охоты, т. е. шкуры рыси, но все более ценностью ее как охотничьего трофея.

Собственно промысел рыси и в прошлом никогда не имел существенного значения в охотничьем хозяйстве региона. Даже в годы максимальной добычи животных и централизованных заготовок шкур рыси (1950-е – начало 1960-х гг. нашего столетия), во всех областях Северо-Запада в год заготавливали не более 500, а в среднем – 415 шкур. Их относительная стоимость в общем объеме пушных заготовок не превышала в те годы 1 %.

В середине 70-х гг. пушные заготовки, в том числе и шкур рыси, стремительно сокращаются. В целом они уменьшились в 4 раза. Именно тогда чрезвычайно возрос спрос и цены на рысьи шкуры на мировом рынке. На Ленинградском пушном аукционе цена за шкуру возросла со 130 долларов США в 1968 г. до 815 в 1977 г. (Пастушенко, 1969, 1977). Одновременно увеличились цены и на внутреннем, так называемом «черном» рынке, что, очевидно, и стало причиной сокращения заготовок потребительской кооперацией.

В настоящее время централизованных заготовок пушнины, равно как и свободного рынка, не существует, весьма низки и цены на всю так называемую «дикую» пушнину, поэтому определить размер добычи рыси в регионе совершенно невозможно. Судя по различным косвенным данным, в год на всем Северо-Западе добывается не более 100–120 рысей.

В последние годы, в связи с глубокой депрессией численности хищника на севере региона, предприняты некоторые меры по охране рыси: с 1982 г. полностью запрещена охота в Мурманской обл., а с 1995 г. – в Карелии.

Предложено и обсуждается в областных Комитетах по охране природы изменение статуса рыси и перевод ее в лицензионный вид охотничьего зверя на всем Европейском Севере России.

СЕМЕЙСТВО КУНЬИ – MUSTELIDAE

В отряде хищных млекопитающих фауны России семейство Куньих занимает ведущее место по количеству видов, их численности, роли в биоценозах, хозяйственному значению.

Семейство объединяет чрезвычайно разнообразные жизненные формы: типичного норника – барсука; наземных хищников – ласку, горностая, лесного хорька, росомуху; полуводных зверей – европейскую и американскую норку, выдру, и, наконец, лесную куницу, ведущую полудревесный образ жизни.

Большинство видов принадлежит к числу ценных пушных зверей. Многие представители семейства оказывают существенное регулирующее воздействие на популяции мышевидных грызунов – вредителей сельского и лесного хозяйства, переносчиков трансмиссивных заболеваний человека и сельскохозяйственных животных.

Особый интерес представляет изучение роли куньих в биоценозах как наиболее широко распространенных, многочисленных и эврибионтных животных. В высокоорганизованных охотничьих хозяйствах некоторые виды куньих выступают как активные враги боровой и водоплавающей дичи и численность их необходимо регулировать.

Многие стороны экологии видов изучены довольно хорошо, в том числе и в региональном аспекте, вместе с тем закономерности и механизмы динамики численности, функционирование в экосистемах и значение в сфере хозяйственной деятельности человека требуют расширенного мониторинга популяций. Частично эта задача выполнялась в процессе исследований в Карелии, их результаты и будут изложены ниже в видовых очерках.

Горностай – *Mustela erminea* L.

Наши прежние исследования (Данилов, 1968; Данилов, Туманов, 1976а; Данилов и др., 1977) позволяют отнести горностая, обитающего в Карелии, к среднерусскому подвиду. Вес тела взрослых самцов ($n = 19$) – 209 (174,3–268), самок – 114,1 (105–145) г, длина тела и кондилобазальная длина черепа, соответственно: самцов – 253,1 (237–270) и 47,3 (44,4–49,9), самок – 221,2 (195–239) и 42,2 (39,4–44,8) мм.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северный предел распространения вида совпадает с береговой линией Баренцева моря. В Карелии горностай распространен повсеместно, в том числе и на крупных островах Белого моря, Ладожского и Онежского озер.

Плотность населения вида в южных районах несколько выше, чем в северных. В последних показатель учета горностая в среднем составлял 1,0 следа на 10 км маршрута, в центральных – 1,2, а в южных – 1,7. Относительно невысокая численность вида (0,6–1,7 на 10 км) характерна для наименее освоенных в сельскохозяйственном отношении районов с господством сосновых лесов и моховых болот (Лоухский, Калевальский, Кемский, Беломорский). Выше численность (0,8–3,2 на 10 км) в южных: Лахденпохском, Питкярантском, Олонецком, Пряжинском, Прионежском районах, территории которых вследствие интенсивной антропогенной трансформации представляют для горностая более благоприятную среду обитания. Это – сельскохозяйственные угодья, опушки леса, смешанные насаждения по берегам водоемов, заброшенные сенокосы и пожни, возобновляющиеся вырубки и другие мозаичные биотопы. Вместе с тем, в отдельные годы, когда численность основных жертв горностая – мышевидных грызунов – на юге республики находится в минимуме, соответственно, и численность хищника здесь бывает ниже, чем в северных районах (рис. 52).

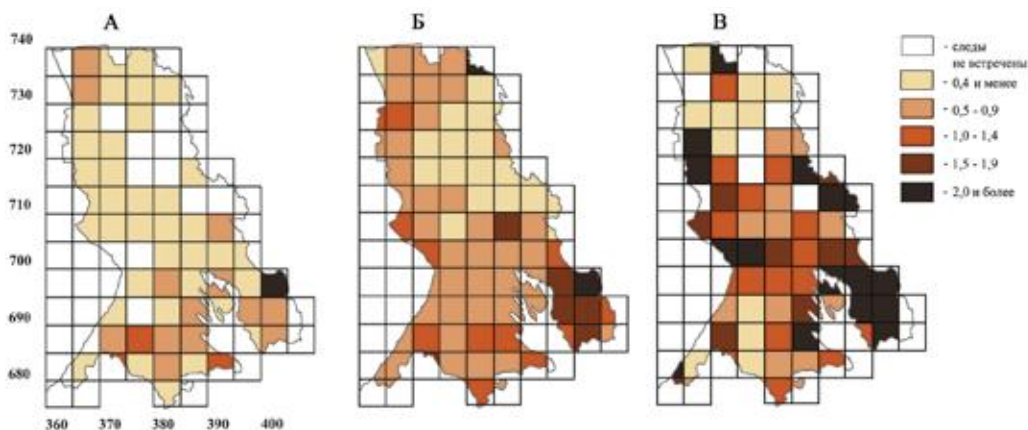


Рис. 52. Распределение и численность горностая в Карелии в 2012 г.:

А – год наименьшей численности, Б – средние показатели за годы наблюдений, В – год наибольшей численности, следов на 10 км маршрута

Горноста́й встречается во всех ландшафтах и биотопах. Тем не менее, его биотопическая приуроченность определяется плотностью населения его основных объектов – мышевидных грызунов. В высоких широтах, где спектр биотопов довольно узок, наибольшая плотность основных жертв горностая наблюдается по берегам водоемов, на окраинах полей и населенных пунктов (Насимович, 1948в). К югу эта особенность заметно нивелируется. Увеличивается мозаичность и вариабельность биотопов с высокой плотностью мышевидных грызунов, вследствие чего распределение хищника принимает диффузный характер (табл. 25).

Таблица 25

Биотопическое распределение горностая в Карелии зимой, следов на 10 км

Биотоп	Абс.	%
Ельники-зеленомошные и приручейниковые	2,9	15,8
Ельники-долгомошные и болотно-травяные	0,4	2,2
Сосняки-зеленомошные	0,7	3,8
Сосняки лишайниковые	0,1	0,6
Спелые смешанные леса	3,9	21,3
Смешанные молодняки и лиственное мелколесье	1,8	9,9
Вырубки и гари	4,6	25,1
Окраины полей, сенокосов и населенных пунктов	3,9	21,3

Стациальное распределение горностая изменяется по годам в соответствии с изменением численности мышевидных грызунов. Так в годы «неурожая» основных жертв горностая и при низкой численности последнего его распределение носит выраженный очаговый характер, когда хищники встречаются преимущественно в стациях переживания полевков – по окраинам сельскохозяйственных угодий, на опушках леса, по берегам водоемов, окраинам населенных пунктов. В годы обилия полевков следы хищника встречаются во всех типах угодий.

Участок обитания. Обеспеченность кормом определяет не только стацциальное распределение вида, но и пространственную структуру популяции и отдельные ее элементы – протяженность охотничьего хода зверьков, размеры их индивидуальных участков, гнездовые и временные убежища и др.

По нашим прежним наблюдениям (Данилов, Русаков, 1974; Данилов, Туманов, 1976а; Данилов и др., 1977) протяженность охотничьего хода самцов горностая в Карелии в среднем равнялась 2,6 (n = 20), самок – 2,0 (n = 9) км. При высокой численности мышевидных грызунов средняя длина охотничьего хода была почти вдвое меньше и составила: самцов – 1,5 (n = 8), самок – 1,0 (n = 4) км. В годы со сравнительно низкой численностью основных жертв протяженность охотничьих перемещений хищников возросла: самцов до 4 (n = 9), самок – 3 (n = 3) км.

В соседней с Карелией Архангельской обл. протяженность суточного хода самцов в среднем составляла 2,8 км (n = 15), а самок – 0,6 км (n = 4); площадь же участка обитания колебалась от 21 до 160 га (Вайсфельд, 1972).

В Карелии площадь участка обитания зверьков в годы обилия корма была: у самцов – 10–15, у самок – 7–10 га. В годы же с низкой численностью жертв возрастала до 25–30 га у самцов и 20 га у самок (Данилов, Русаков, 1974).

Данные, близкие к нашим, получены также в Финляндии (Siivonen, 1956). Там район охоты самца составляет в среднем 20 га (n = 11), самки – 7 га (n = 29).

На севере – в Лапландском заповеднике, где численность мелких млекопитающих существенно ниже, чем на юге Карелии, участки обитания в кормные зимы не превышают 100 га, тогда как в голодные годы достигают нескольких квадратных километров (Насимович, 1948в).

Охотничьи территории зверьков, живущих по соседству, как правило, не перекрываются (рис. 53). В годы высокой численности горностая нейтральные зоны между индивидуальными участками почти не выражены, а в годы низкой численности они могут достигать 3 и более километров. В такие годы отмечается не только увеличение размеров охотничьих участков, но также их смена (Данилов, Туманов, 1976а).

Гнездовые жилища и временные убежища горностая располагаются в самых разнообразных местах (табл. 26).

Таблица 26

**Местонахождение убежищ горностая, % встреч
(по: Данилов, Туманов, 1976 с дополнениями)**

Убежище	Тип убежищ	
	временные (n = 44)	гнездовые (n = 14)
Разрушенные постройки человека	25,0	35,7
Груды камней	17,5	–
Дупла упавших деревьев	20,0	35,7
Кучи хвороста и валежника	15,0	21,4
Под корнями деревьев	15,0	2,5
В берегах рек	7,5	–

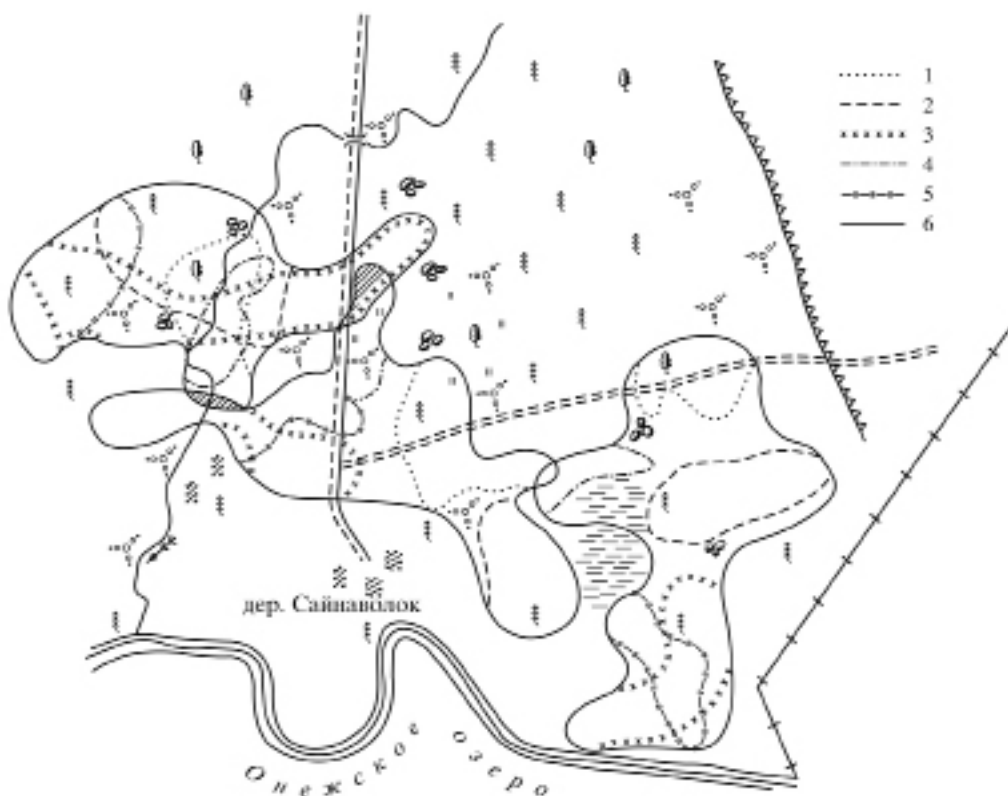


Рис. 53. Схема размещения участков обитания горностаев, живших по соседству:
1–5 – границы суточных охотничьих участков, 6 – границы участков обитания

Гнездо горностая имеет шаровидную форму. Оно состоит из сухой травы, шерсти и обрывков шкурок рыжих, серых и водяных полевок, реже серых крыс. Зимой постоянных жилищ хищник, по-видимому, не имеет.

Питание. Суточная и сезонная жизнь. Особенности поведения. Основу питания горностая в Карелии в течение круглого года составляют мышевидные грызуны. Из них встречи полевок, включая ондатру, зимой достигают 66,6 % (n = 56). Заметное место занимают птицы, главным образом воробьиные: летом – до 28,5 %; земноводные и рептилии встречаются редко и только летом – 9,5 %, как и растительные корма.

Сезонные различия в питании невелики. Летом набор кормов несколько разнообразнее за счет включения в рацион ящериц, лягушек, ягод.

Сравнительный анализ географических особенностей питания горностая (от Баренцев моря до Чудского озера) показал, что при высокой и средней численности мелких млекопитающих, различия в составе пищи хищника, обнаружены только в видовом составе жертв, что определялось их доминированием среди населения мелких млекопитающих в разных зонах. Но в годы «неурожая» на севере очень важное значение в жизни горностая приобретают растительные корма.

По наблюдениям А. А. Насимовича (1948в) в голодную для горностаев осень 1939 г. в Лапландском заповеднике до и после выпадения снега зверьки питались главным образом плодами ягодных кустарничков и можжевельника (85 %) и насекомыми (28 %), из которых половину составляли личинки ручейников. Из растительных кормов чаще всего поедались плоды можжевельника (72 %), в основном однолетние, черники (57 %), морошки (37 %), вороники (30 %). Брусника, в изобилии росшая в заповеднике, среди остатков пищи горностаев не была отмечена. В южных областях Северо-Запада России и в Карелии ничего подобного обнаружено не было. Южнее Карелии рацион хищника несколько разнообразнее, главным образом за счет добычи воробьиных птиц.

Суточное потребление корма возрастает по мере роста зверьков. По наблюдениям в неволе, когда корм давался животным в избытке, они съедали: в возрасте 6–8 недель – самцы – 70 г, самка – 49, в возрасте 10–12 недель – 86 и 60 г (А. Н. Сегаль, личн. сообщ.). Горностаи старше года, по данным И. Л. Туманова (Данилов, Туманов, 1976а), потребляли в сутки в среднем: самцы – 92, самки – 68 г корма. О суточной потребности в корме можно косвенно судить и по весу содержимого желудка, который в среднем ($n = 13$) равен 3,8 г. Иными словами, за охоту горностаю, видимо, достаточно поймать одну рыжую полевку.

Запасы корма горностаю нам находить не приходилось. Однако, судя по наблюдениям в неволе (исследования Д. В. Терновского (1972) по изучению хищничества у Куных), при обилии добычи горностаи создавали запасы из убитых ими мышей (99 и 45 мышей), а затем в течение довольно продолжительного времени – до 19 дней кормились этими запасами.

Случается, что горностаю кормится у остатков добычи более крупных хищников. Об этом свидетельствуют находки в его желудках и экскрементах перьев глухаря, шерсти зайца, а также факты питания у остатков добычи куницы и рыси, отмеченные при троплении последних. Питается горностаю и падалью, что неоднократно отмечалось ранней весной у остатков лосей, задавленных медведем, а также поздней осенью – в начале зимы у внутренностей этих копытных, оставленных охотниками.

Суточная деятельность горностаю, как и большинства мелких хищников, определяется, прежде всего, активностью его жертвы и погодными условиями. Основные объекты охоты горностаю в Карелии – рыжие и серые полевки. Они активны преимущественно в утренние и вечерние часы, соответственно, и деятельность хищников приурочена к этому времени.

Регистрация встреч зверьков в бесснежный период позволяет говорить о двух периодах активности горностаю в течение суток: утреннего – с 5 до 10 и вечернего – с 16 до 22 часов. Зависимость активности горностаю от погодных условий особенно отчетливо проявляется зимой. В сильные морозы (при температуре ниже -30°C) зверьки редко покидают убежище. Зимой 1966 г. удалось установить, что при понижении температуры воздуха до -27 – 32°C животные не выходили на охоту по два-три дня подряд (Данилов и др., 1977).

Сезонная жизнь горностаю распадается на два периода: первый – одиночная жизнь (осень, зима); второй – гон и семейная жизнь (весна–лето). Осенью наблю-

дается увеличение подвижности животных за счет расселения молодых. Весной самцы совершают большие переходы в поисках самок. Самки же в это время привязаны к месту гнездования, а летом к гнезду с молодыми.

Охотничий наброд горностая извилистый, с частыми возвращениями к уже исследованным местам и пересечениями собственных следов. В поисках добычи он тщательно обследует места возможного пребывания мышевидных грызунов: пустоты под валежником, кучи хвороста, разрушенные постройки, стога и копны сена, груды камней, основания пней и деревьев и пр. Зимой хищник нередко охотится под снегом, проходя под ним до 40–50 м (табл. 27).

Таблица 27

Поведение горностая во время охоты (по: Данилов, Туманов, 1976)

Характер активности	Дата и протяженность охотничьего хода, м			
	11.02, 1800	13.02, 1600	15.02, 3300	17.02, 2500
Заходы (число раз) под:				
валежник	2	1	1	4
груды камней	3	4	5	–
поваленные деревья	1	2	–	3
кусты	2	5	2	4
стога сена	1	–	1	–
Нырки в снег	4	6	7	9
Ход под снегом, м	9	41	47	15
Пересечений своего хода, число раз	3	4	10	2

Горностай хорошо плавает. В случае преследования собакой быстро и легко забирается на кусты и деревья, иногда на высоту до 15 м.

Передвигается горностай прыжками, длина которых зависит от плотности снега и достигает у крупных самцов 100–110 см. Хорошая опушенность лап зверька позволяет ему легко двигаться даже по рыхлому, глубокому снегу. Так, на одном участке в одно и то же время были встречены следы: куницы, американской норки и горностая. Первая проваливалась на 6–8 см, норка на 12–15, а горностай – лишь на 1–2 см.

Обычный аллюр горностая с явно выраженной двутактностью – один длинный и один короткий прыжки. Чаше следы задних лап перекрывают следы передних, но нередко горностай «троит» и «четверит» на ходу. Лапы расставляет широко, при этом ширина следа – 3–5 см, длина «двойки» – 5–8 см, «тройки» – 7–10 см, «четверки» – 8–15 см.

Размножение. Сроки становления половой зрелости горностая, очевидно, сильно варьируют в зависимости от климатических особенностей территории. Так, по наблюдениям в Казанском зоопарке (Григорьев, 1938), в Казахстане (Лавров, 1944), в Англии (Deaensly, 1935), в Германии (Muller, 1954, 1970) самцы и самки достигают половой зрелости и спариваются в первый же год жизни. В Новосибирске (Терновский, 1972) также наблюдалась течка и спаривание подопытных самок в возрасте 2–4 месяцев.

В Карелии, т. е. значительно севернее упомянутых территорий, горностаи впервые приступают к размножению в конце первого – начале второго года жизни, т. е. размножаются уже перезимовавшие зверьки. Это было установлено путем

микроскопических исследований половой сферы животных. У всех молодых зверьков и самцов, и самок, добытых с июня по сентябрь, признаков активизации половой сферы не обнаружено. В то же время в семенниках взрослых самцов, добытых с мая по июль, наблюдался активный сперматогенез. Происходившие макроизменения выражались в 3–4-кратном увеличении размеров и веса семенников. Взрослые самки в мае были лактирующими. Состояние органов размножения этих самок позволяют считать, что они были в стадии предтечки. В июне в яичниках находили уже желтые тела беременности. Следовательно, период течки приходится на конец мая – июнь. Соответственно, и гон происходит в это же время (Данилов и др., 1977).

Рождение молодых отмечается в середине – конце апреля, а на севере – в середине мая. Таким образом, общая продолжительность беременности составляет 10 месяцев. Среднее количество молодых в выводке – 7,1. Судя по данным встреч молодых с самкой, к концу выводкового периода на одну самку в среднем остается 4,7 щенка из чего следует, что отход молодых в течение первых трех месяцев жизни составляет 37 % приплода (табл. 28).

Таблица 28

Плодовитость горностая на Северо-Западе России (по: Данилов и др., 1977)

	Число щенков в выводке											
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	среднее
Число гнезд	1	3	1	6	3	2	3	–	1	7	1	7,1
Число нераспавшихся выводков	2	6	6	4	3	2	1	–	–	1	–	4,7

Семейная жизнь горностая продолжается 3–4 месяца. Распад выводков и расселение молодых происходит в конце лета. Последние нераспавшиеся выводки были встречены 20 июля и 7 августа. Вместе с тем 23 июля наблюдали пару молодых отдельно от выводка. В более поздние сроки – в августе и сентябре находили лишь одиночных особей или молодых зверьков в паре.

Большинство исследователей, ссылаясь на встречу или добычу самца близ гнезда с молодыми, считают, что он участвует в выкармливании молодняка. Три случая добычи нами самцов близ гнезд со щенками как будто подтверждают это. Однако их нахождение у гнезда можно толковать и как присоединение самца к самке перед гоном или в период гона. Д. В. Терновский (1977) и вовсе истолковывает это как специальные поиски самцами гнезд и спаривание еще со слепыми самками. Такие наблюдения были выполнены Д. В. Терновским при содержании зверьков в неволе.

В популяции горностая в большей или меньшей степени преобладают самцы. Из пробы в 200 зверьков, отловленных в промысловые сезоны, 55,9 % пришлось на долю самцов. При просмотре шкурок на заготовительных пунктах (n = 87) самцов было 60,9 %. Однако при оценке полового соотношения в природе следует учитывать особенности поведения зверьков разного пола, способы лова и их избирательность. Что касается возрастной структуры промысловой выборки из популяции, то на долю прибылых пришлось 41,1, а взрослых – 58,9 %.

Анализ небольшой пробы ($n = 32$) зверьков, возраст которых был определен И. Л. Тумановым по слоистым структурам костей с точностью до года, показал, что на долю годовиков пришлось 25,6 %, двухлеток – 21,9, трехлеток – 31,3, четырехлетних – 18,1, пятилетних зверьков не было, а возраст самого старого самца был определен в 6 лет (Данилов и др., 1977).

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. В. И. Шахматова (1964) обнаружила у горностая в Карелии 7 видов гельминтов, преимущественно нематод (6 видов). Большинство из них являются общими с паразитами, выявленными у других куньих – лесного хорька, европейской норки, лесной куницы, что, очевидно, объясняется сходным характером питания и мест обитания этих видов. Наиболее часто у горностая паразитируют нематоды родов *Filaroides* и *Skejbingylus*. При сильном заражении последними у зверьков часто отмечается перфорация черепа в области лобных пазух.

С целью выяснения зараженности горностая нематодами в 1970-е гг. в Северо-Западном отделении ВНИИОЗ были исследованы 53 тушки горностаев, отловленных в Ленинградской обл. Результаты анализа показали слабую их инвазированность филяроидеями, ее экстенсивность составляла 11,3 %. Интенсивность инвазии также была незначительной. В среднем на зараженного зверька приходилось 1–2 очага. Скрябингилезная инвазия была значительно выше. Экстенсивность ее достигала 65 %; при этом доля зараженных самцов была значительно выше, чем самок (77 и 43 %, соответственно). Интенсивность гельминтизации была также довольно высокой и составляла в среднем 7,2 экз. (Данилов, Туманов, 1976а).

Болезни горностая остаются малоисследованными. Имеются, правда, сведения о его невосприимчивости к туляремии (Дунаева, 1954).

Врагами горностая можно считать всех более крупных, чем он сам хищников из семейств Куньих и Собачьих, они же, включая и ласку, составляют и основную конкуренцию горностаю в потреблении мелких млекопитающих. Остатки горностая находили также в погадках филина и уральской неясыти.

Движение численности. Численность горностая значительно колеблется по годам. Основным фактором, определяющим эти флуктуации, является состояние кормовой базы хищника.

На севере изменения его населения выражены гораздо отчетливее, чем на юге и полностью определяются численностью основных объектов его питания – мышевидных грызунов. В Карелии эта зависимость также просматривается довольно отчетливо (рис. 54). Южнее, где спектр питания хищника расширяется за счет других кормов, эта зависимость сглаживается.

В северных регионах подъемы и спады численности горностая следуют с запазданием на год за пиками и спадами численности мышевидных грызунов. Это связано с интенсивностью размножения хищника (числа самок участвующих в размножении и плодовитости), зависящей от условий его жизни в предшествующем году.

Флуктуации численности имеют не совсем определенную ритмику. Просматриваются два цикла – один с продолжительностью 3–4 и второй 6–7 лет. Амплитуда колебаний достигает 6-кратной величины (рис. 54). Ведущим фактором, определяющим эти колебания, следует признать кормовой. Его влияние достоверно и по результатам дисперсионного анализа составляет 26 % при $P > 0,99$.

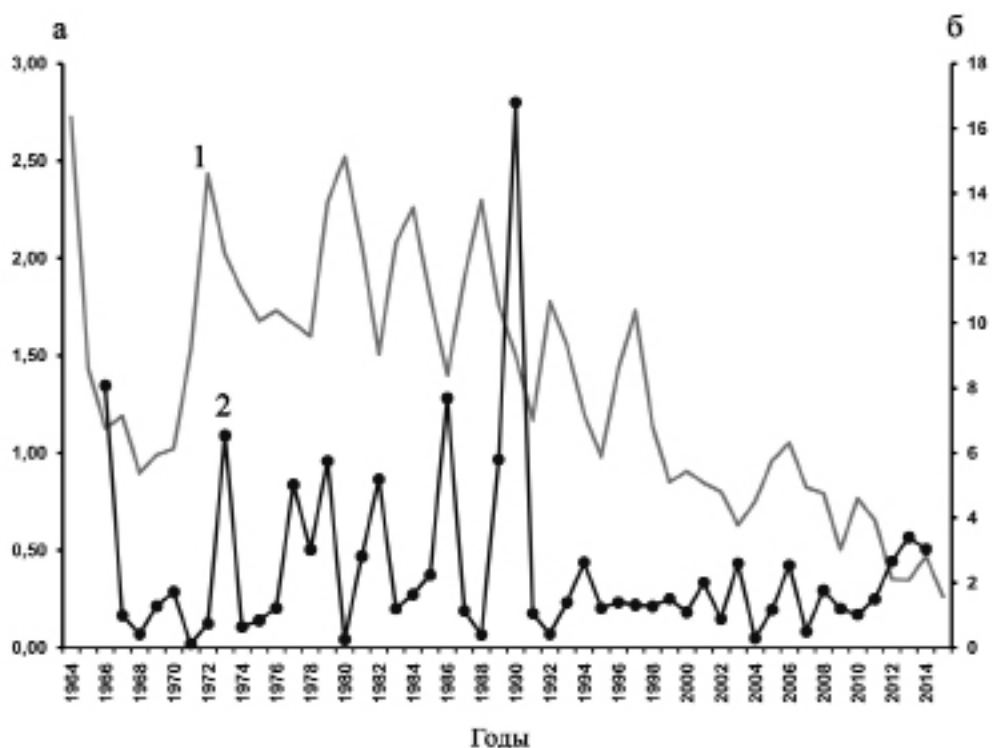


Рис. 54. Изменение численности горностая (1) и мышевидных грызунов (2): по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность горностая, следов на 10 км, по оси ординат б – численность мышевидных грызунов, экз. на 100 ловушко-суток (по: Ивантер, Макаров, 2001; Якимова, 2012, с дополнениями)

Некоторое представление о динамике численности дают также материалы о заготовках шкурок горностая. Судя по промежуткам между годами наибольших заготовок, периодичность пиков численности вида лежит в пределах 4–7 лет.

Практическое значение. Совсем недавно – в 1930-е гг. прошлого столетия в Карелии заготавливали до 8,5 тыс. шкурок горностая в год (в среднем 2,1 тыс.). В настоящее время горностай как один из пушных зверей утратил свое значение.

Это объясняется крайне низкой закупочной ценой за шкурку зверька при одновременной трудоемкости промысла, но главным образом изменением контингента охотников и почти полного исчезновения из их рядов так называемых промысловиков, добывавших пушных зверей капканами и прочими самоловами. Очевидно, сказались также запрещение использования для отлова зверей ногозахватывающих капканов и активная кампания, призывающая отказаться от использования в одежде естественных мехов, развернутая в странах Западной Европы.

Лесной хорек – *Mustela putorius* L.

Лесной хорек, населяющий Карелию, относится к номинальному подвиду – *Mustela putorius putorius* L. Средний вес взрослых самцов осенью, т. е. в период наибольшей упитанности – 931 г (n = 29), самок – 450 г (n = 13), при средней длине

тела, соответственно, 397 и 328 мм и кондилобазальной длине черепа – 65,5 и 55,1 мм. При содержании в неволе некоторые хорьки достигают веса почти полутора кг (Данилов, Туманов, 1976а).

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северная граница ареала лесного хорька проходит в Карелии по условной линии, соединяющей поселки: Реболы – Сумпосад (устье р. Шуи) (рис. 55). Немногим более ста лет назад хорек был весьма редок даже в северных уездах Петербургской губ., а в Олонецкой губ. встречался лишь на самом юго-востоке – в районе с. Шелтозера и Шокши (61° 20' с.ш.; Кесслер, 1868). Однако еще в 1960-е гг. в Карельском краеведческом музее хранился экземпляр хорька, добытого в 1855 г. близ Петрозаводска – 61° 40' с.ш.

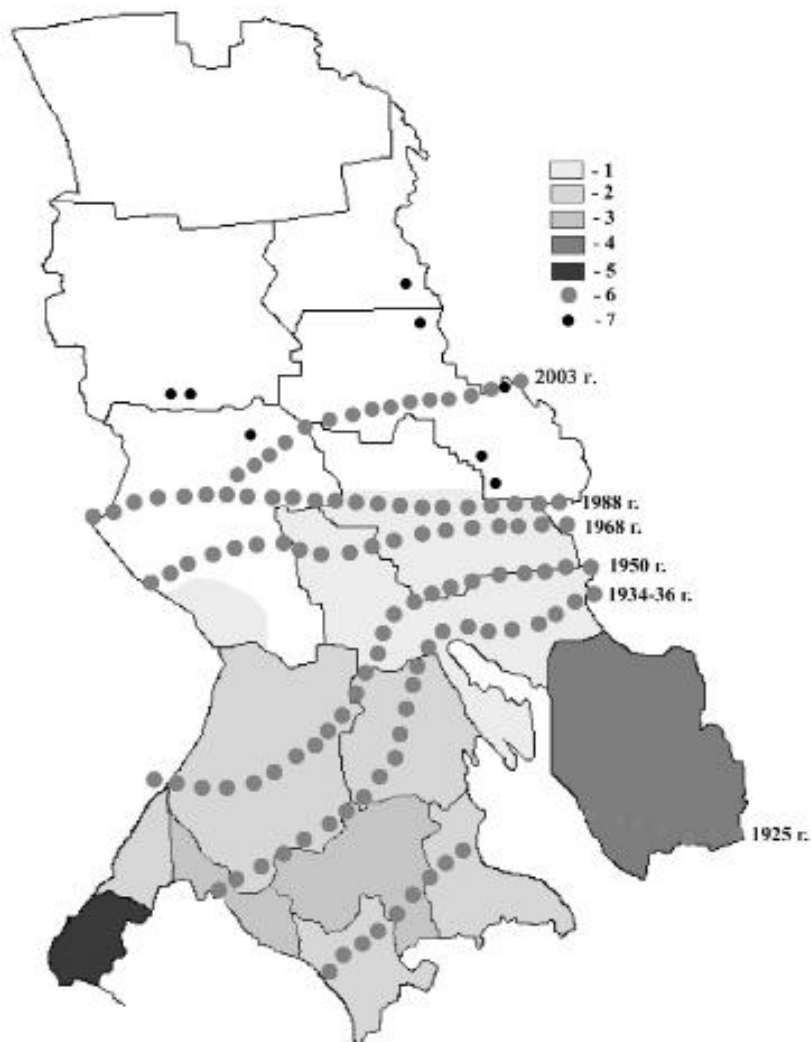


Рис. 55. Распространение и численность лесного хорька в Карелии:

1 – 0,10 и менее, 2 – 0,11–0,30, 3 – 0,31–0,50, 4 – 0,51–0,80, 5 – 0,81 и более следов на 10 км, 6 – серная граница распространения, 7 – места добычи зверьков в 1980–1990 гг. (по: Данилов и др., 2003)

Все последующие годы с большей или меньшей интенсивностью экспансия хорька на север продолжалась (см. рис. 55). В итоге к началу 1970-х гг. северная граница распространения вида проходила по линии, соединяющей поселки: Лендеры – Ругозеро – Надвоицы (Данилов, Русаков, 1969; Данилов и др., 1973). Однако еще раньше было известно о нахождении выводка хорька под г. Кемью (Паровщиков, 1959) и хотя этот единичный случай не позволял проводить границу выше названной линии, он стимулировал дальнейший сбор информации о распространении вида. В минувшие годы были получены достоверные сведения о добыче хорьков: на берегу оз. Контоки и Нюк-озера (Pozdnjakov, 1997), повторные добычи зверьков в окрестностях пос. Реболы, на побережье Белого моря: в устье р. Шуи, пос. Хвойный, Виремга, Маленга, Сумпосад, Юково, Лапино, Воренжа (Данилов и др., 2003). Это и позволило провести современную северную границу ареала хорька в Карелии по условной линии: Реболы – Сумпосад (устье р. Шуи).

Южнее – в Муезерском и Сегежском районах хорь встречается гораздо чаще, хотя в процессе зимних маршрутных учетов его следы регистрируются не каждый год. Вместе с тем еще в конце 1980-х гг. в Сегежском р-оне заготавливали 20–30 шкурков зверьков ежегодно, а в 1987 г. даже 45 экз. И в других центральных районах Карелии – на севере Суоярвского и Медвежьегорского этот вид редок и встречается спорадически. Только в Пряжинском и более южных районах, в том числе Пудожском, численность вида достигает промысловой – 0,4–0,9 следа на 10 км маршрута (см. рис. 55).

Экспансию хорька в первой половине 20-го столетия многие отечественные исследователи (Лавров, 1935; Исаков, 1939; Строганов, 1949; Марвин, 1959; Паровщиков, 1959) объясняли изменениями ландшафтно-экологической обстановки в результате антропогенной трансформации среды обитания животных. Финские зоологи (Siivonen, 1956, 1972, 1979; Kalela, 1961) связывали происходящее с потеплением климата. Ряд российских авторов считает, что имеют значение оба фактора (Насимович, 1967; Данилов, Русаков, 1969, 1972; Данилов, Туманов, 1976а; Данилов и др., 1973, 1979, 2003), хотя и они ведущим называют все-таки антропогенные изменения среды обитания животных.

К таким изменениям следует, прежде всего, отнести сведение старовозрастных хвойных лесов. В результате происходит замена их вырубками разного возраста и смешанными молодняками. На вырубках повышается урожайность ягодных кустарничков. На открытых местах появляется разнообразная травянистая растительность. Вследствие лесосушительной мелиорации происходит зарастание канав травянистыми растениями, лиственными деревьями и кустарниками. Одновременно на севере идет необратимый процесс оставления малых населенных пунктов и зарастания окружающих их мелкоконтурных сельскохозяйственных угодий мелколесьем. Все эти изменения улучшают условия жизни мышевидных грызунов, воробьиных птиц, земноводных, пресмыкающихся, а, следовательно, и хорька.

На северной периферии ареала – в южной и средней Карелии распределение лесного хорька по станциям обнаруживает явную приуроченность его к местам, наиболее освоенным и заселенным человеком. Наибольшее число встреч

зверьков и следов их пребывания зарегистрировано на окраинах населенных пунктов, сельскохозяйственных угодий, вдоль дорог, а также на вырубках, по берегам водоемов и в лиственных разреженных лесах. Исключительно редко его следы можно встретить в сосновых насаждениях (табл. 29).

Таблица 29

Биотопическое распределение лесного хорька в снежный период, следов на 10 км маршрута

Биотоп	Абс.	%
Ельники-зеленомошные и приручейниковые	0,17	8,6
Сосняки-зеленомошные	0,02	1,0
Спелые смешанные леса	0,33	16,9
Вырубки и гари	0,56	28,6
Окраины населенных пунктов, поля и сенокосы	0,88	44,9

С продвижением к югу синантропные тенденции у хорька несколько ослабевают, это отмечал еще Г. А. Новиков (Новиков и др., 1970).

Однако и южнее Карелии – в Ленинградской, Новгородской, Псковской областях он довольно часто живет у деревень и поселков (18,0 % встреч), но предпочитает угодья, примыкающие к побережью водоемов (49,6 %), реже его следы встречаются в смешанных разреженных лесах (11,6 %), по опушкам леса и на лугах (10,4 %), возле болотных массивов (7,2 %) и на вырубках (2,6 % от общего числа встреч). Нередко хорек встречается в крупных городах и на их окраинах. Известно несколько случаев добычи его в Петрозаводске, на Крестовском о. в Петербурге, на окраинах Новгорода и Пскова (Данилов, Туманов, 1976а).

Участок обитания. Жилища. В Карелии были вытроплены охотничьи наследи всего 5 зверьков. В процессе охоты они проходили от 2 до 5 км. Невелика оказалась и территория, осваиваемая хищником за время охоты – 4–9 км².

По данным О. С. Русакова (Данилов, Русаков, 1972), собранным в более южных областях Северо-Запада России, длина охотничьего хода хищника колеблется от 0,2 до 7,5, составляя в среднем 4 км (n = 24). Наибольший радиус поиска (расстояние от места выхода зверька на охоту до самой дальней точки охоты хищника по радиусу) оказался равным 5,5 км, а площадь участка обитания варьирует от 1 до 25 км².

При высокой плотности населения хищника участки зверьков, живущих по соседству, соприкасаются, при низкой – разделены нейтральной зоной, иногда довольно значительной.

Для гнезд и временных убежищ хорьки используют различные укрытия (табл. 30). Гнездовые убежища у них довольно постоянны, есть также убежища, выполняющие функции временных, но навещаются зверьки в них неоднократно.

Особое предпочтение в выборе мест для устройства гнезда хорьки отдают постройкам человека. Очевидно, это объясняется хорошими защитными свойствами таких убежищ, а также большой численностью здесь синантропных грызунов, что позволяет самке в выводковый период добывать пищу, не уходя далеко от гнезда.

Местонахождение гнездовых убежищ лесного хорька, % от общего числа

Укрытие	Карелия (n = 17)	Южные области Северо-Запада (n = 17)
Постройки человека	35,3	26,4
Пустоты под корнями деревьев	17,6	14,9
Норы по берегам рек и ручьев	–	14,0
Стога и скирды	5,9	8,3
Кучи хвороста и валежника	17,6	7,4
Дупла поваленных деревьев	–	5,8
Груды камней	5,9	5,8
Пустоты под пнями	–	5,0
Штабеля дров и поленицы	–	4,1
Старые окопы, землянки	11,7	3,3
Макровозвышения по берегам водоемов	–	2,5
Под мостами через небольшие реки и ручьи	–	2,5
В старых муравейниках	5,9	–

Примечание. Данные по южным областям О. С. Русакова (Данилов, Русаков, 1972).

Питание. Основу рациона лесного хорька составляют три компонента – мышевидные грызуны, лягушки и птицы. Наибольшее значение в питании имеют мышевидные грызуны, доля которых зимой достигает 89 %. Подобное предпочтение отмечено и в ряде других частях ареала хищника: в Московской обл. – 95,8 % (Лавров, 1935), в Татарстане – 74,8 % (Григорьев, Теплов, 1939), в Литве – 74,8 % (Мельджюнайте, 1963). Однако в отличие от состава питания хорьков в этих регионах в желудках хищников из северо-западных областей, в том числе и Карелии, гораздо чаще встречаются остатки земноводных (лягушек). Рыбы среди кормов хорька встречаются нечасто (7,1 %).

Сезонные различия в питании довольно значительны. Это связано с разной численностью жертв и их доступностью. Если летом значительную долю с питания составляют лягушки, то зимой в Карелии этот вид корма выпадает полностью. Объясняется данное явление тем, что карельские реки и ручьи мелководны, с порожистым руслом и быстрым течением и в них нет условий для зимовки лягушек. Южнее – в Псковской обл. лягушки обнаруживаются в желудках и экскрементах зверьков зимой лишь вдвое реже, чем летом (Данилов, Русаков, 1972).

Из мышевидных грызунов жертвами хорька становятся преимущественно серые полевки, поскольку именно эти виды преобладают в сравнительно открытых биотопах, которые предпочитает и хорек. Крупных животных – зайца, ондатру хорек добывает редко.

В осенне-зимнее время хорьки нередко делают запасы корма. Такие склады, обнаруженные в Карелии, содержали: первый – 18 лягушек, второй – 9 полевков, третий – 3 серых крысы, четвертый – 1 рыжую полевку и 4 лягушек. Крупные склады корма были найдены О. С. Русаковым в Псковской обл. Они содержали 54 и 47 лягушек. Нередко хорьки живут вблизи крупной падали или посещают ее в течение длительного времени.

В поисках пищи хорьки активны главным образом в ночное время. Днем они находятся в укрытии, однако при недостатке корма могут продолжать охоту и днем. Суточная активность зверей в значительной мере определяется погодными условиями. В метели и сильные морозы они могут несколько дней не покидать своего убежища. При содержании зверьков в неволе (на норковой ферме) в сильные морозы (-25°) хорьки не выходили из гнездовых домиков и не поедали корма. В такие дни они крепко спали, свернувшись в клубок.

Характер охотничьего поиска животных во многом определяется типом биотопа. На полях и в лесу ход хорьков в графическом изображении обычно имеет резко выраженные изломы и нередко пересекается. У зверьков, живущих по берегам рек, ход следует изгибам русла. Однако и в тех и в других случаях животные обследуют всевозможные укрытия, под которыми могут скрываться их жертвы – поваленные деревья, кусты, засыпанные снегом, подледные пустоты и т. п.

Размножение. Структура популяции. В изучаемом регионе половой зрелости хорьки достигают в конце первого года жизни. Это было показано нами путем изучения макро- и микроизменений половой сферы самцов и самок (Данилов, 1965, 1968; Данилов, Русаков, 1972; Данилов, Туманов, 1976а). В том же возрасте половая зрелость наступает у хорьков при содержании в неволе в Западной Сибири (Терновский, 1977).

Начало активного сперматогенеза у самцов зафиксировано в марте, а его окончание – в середине – конце июня. Наиболее интенсивное продуцирование зрелых половых продуктов отмечается в апреле. В это время семенники имеют максимальные размеры и вес (рис. 56).

С активизацией половой сферы связано и изменение подвижности животных, выражающееся в увеличении суточных перемещений самцов, что наблюдается в Карелии в середине марта, а в более южных областях Северо-Запада – уже в конце февраля. Следы хорька в этот период встречаются даже в несвойственных ему станциях – сосновых борах, моховых болотах, на льду озер.

Затухание сперматогенеза и половой активности самцов хорька начинается в конце июня, а уже через месяц сперматозоиды исчезают из семенных

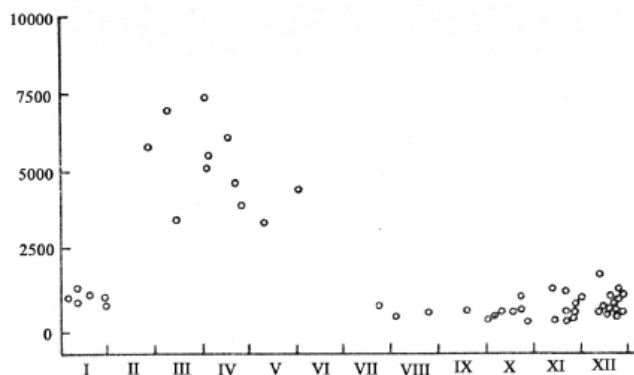


Рис. 56. Изменение веса пары семенников с придатками у лесного хорька в течение года:

по оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – вес семенников, мг

канальцев. Таким образом, наиболее активно процесс выработки зрелых половых продуктов у самцов хорька в Карелии проходит с начала апреля до начала июня. В южных областях этот процесс начинается и завершается на 2–3 недели раньше.

Весьма примечательно, что аналогичен последнему и ход сперматогенеза лесного хорька во Франции, где активный сперматогенез реги-

стрируется в марте–апреле (Audy, 1976) и в Англии (Walton, 1976). По материалам последнего исследователя первые сперматозоиды в придатках семенников зарегистрированы в феврале, интенсивное продуцирование спермы отмечали в марте–апреле, затухание этого процесса происходило в июне, а в июле сперматозоидов даже в канальцах семенника уже не было.

Состояние, близкое к проэструсу, регистрируется у самок в начале марта, а все молодые и взрослые самки, отловленные в конце апреля, были беременны.

Сроки половой активности самцов, как и у большинства изучаемых видов заметно перекрывают таковые самок. Если последние находятся в течковом состоянии главным образом в апреле, то самцы способны к спариванию до июня.

Таким образом, гон у лесного хорька в Карелии начинается в конце марта и протекает преимущественно в апреле, южнее – в Псковской обл. – проходит с конца февраля до середины – конца апреля. Близкие к этим сроки гона зарегистрированы и в Новосибирске в вольерных условиях. Там по наблюдениям Д. В. Терновского (1977) брачный период зарегистрирован с начала апреля до начала июня (последнее плодотворное спаривание произошло 3 июня).

Очевидно, такие сроки гона: конец марта – конец мая являются общими для животных, обитающих в пределах 56–60° с.ш. Это тем более вероятно, что многими экспериментальными исследованиями доказана полная зависимость половой активности хорьков от фотопериода (Tomson, 1951; Denovan and Harris, 1953; Krohn and Zuckerman, 1956; Harvey and Macferlane, 1958).

Продолжительность беременности составляет 40–43 дня. Шенение происходит в конце весны (май) – начале лета (июнь). Плодовитость колеблется от 1 до 12 детенышей. У большинства самок бывает по 3–8 щенков (79,8 %). Средняя плодовитость составляет 6,1 щенка на самку (Данилов, Русаков, 1972):

Число щенков в выводке	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Число выводков	1	8	16	25	32	37	30	22	16	8	4	4
% от общего числа выводков	0,5	3,9	7,9	12,3	15,8	18,2	14,8	10,8	7,9	3,9	2,0	2,0

Растут молодые довольно быстро и в возрасте 1,5–2 месяцев уже могут оставлять гнездо и следовать за матерью. Первые выводки в природе встречены 25 и 29 июня. Выводковая жизнь продолжается сравнительно долго, последние встречи нескольких зверьков вместе приходятся на 15, 17 и 30 октября.

Из числа шкурок хорька, осмотренных на заготовительных пунктах Карелии (n = 34), самцов было 56 %. В южных областях Северо-Запада их было еще больше – 59,5 % (n = 215). Из тех же проб молодые зверьки составляли всего 52 %. Столь значительная доля животных старших возрастов свидетельствует о недоиспользовании ресурсов вида.

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. Хорьки, обитающие в Карелии, заражены пятью видами гельминтов (Шахматова, 1964). Экстенсивность заражения достигает 80 %. Исследования О. С. Русакова и И. Л. Туманова в южных областях Северо-Запада России позволяют оценить зараженность хорька наиболее патоген-

ными видами гельминтов – легочными паразитами – филяриидесами и паразитами лобных пазух – скрябингилюсами. Экстенсивность зараженности хорька этими паразитами оказалась весьма значительна: филяриидесами – 30 % и скрябингилюсами – 86 % (n = 50).

Хорек – хищник довольно агрессивный, более того, выделения его мускусных желез, обладающие резким, отталкивающим запахом, часто спасают его от нападения хищников более крупных. Во время охоты с собакой иногда приходилось видеть, как собака, атаковавшая хорька и задавившая его, после этого отрыгивала содержимое своего желудка. Из реальных врагов хорька можно назвать лисицу и рысь, о нападении этих хищников есть единичные рассказы охотников-промысловиков.

Наиболее серьезным конкурентом хорька следует считать американскую норку. По многим экологическим особенностям – биотопической приуроченности, относительной синантропности, частым охотам в прибрежных лесах – этот хищник довольно близок с хорьком. Нам и знакомым охотникам неоднократно доводилось добывать и хорька, и американскую норку в одних и тех же местах и в один и тот же капкан. В начале 1980-х гг. в период очень глубокой депрессии численности хорька, повторившейся затем в начале 1990-х, мы даже были склонны объяснять это явление именно конкурентными отношениями с американской норкой. Однако последовавший после этих падений рост численности хорька не позволяет настаивать на этом предположении.

Движение численности. Сколько-нибудь выраженной периодичности колебаний численности лесного хорька в Карелии не просматривается. Это объясняется главным образом особенностями динамических процессов в популяциях на периферии ареала вида, где состояние окраинных популяционных группировок очень неустойчиво. Именно в таком состоянии и находится население лесного хорька в Карелии, соответственно, здесь и на смежных территориях популяция хищника представляет собой некоторую конгрегационно распределенную группировку. Лишь на самом юге республики можно проследить некоторую связь колебаний численности хорька и основных его жертв – мелких млекопитающих (рис. 57). Подъемы и спады численности следуют через 3–4 и 6–7 лет. Даже значительно южнее – в Псковской обл. четкой зависимости изменений численности хищника от обилия основных его жертв не прослеживается. Здесь объяснением данного явления может служить большее разнообразие жертв и их обилие, что обеспечивает хищнику благополучное существование даже в случае «неурожая» мышевидных грызунов.

Практическое значение. Заготовки шкурок лесного хорька в прошлом составляли довольно существенную часть всей «дикой» пушнины, добываемой в Карелии. В отдельные годы охотники ловили до 800 (1937 г.) и даже 1200 зверьков (1922 г.). Однако уже в 1960-е гг., когда уровень пушных заготовок был довольно высок, заготавливали не более 300 шкурок хорька в год. В наши дни в период полной деградации пушного промысла этих зверьков добывают единично. Вместе с тем лесного хорька и его гибридов с европейской норкой и хорьком фуру после убедительной демонстрации успешного разведения их в неволе, выполненной Д. В. Терновским, стали культивировать и на звероводческих фермах.

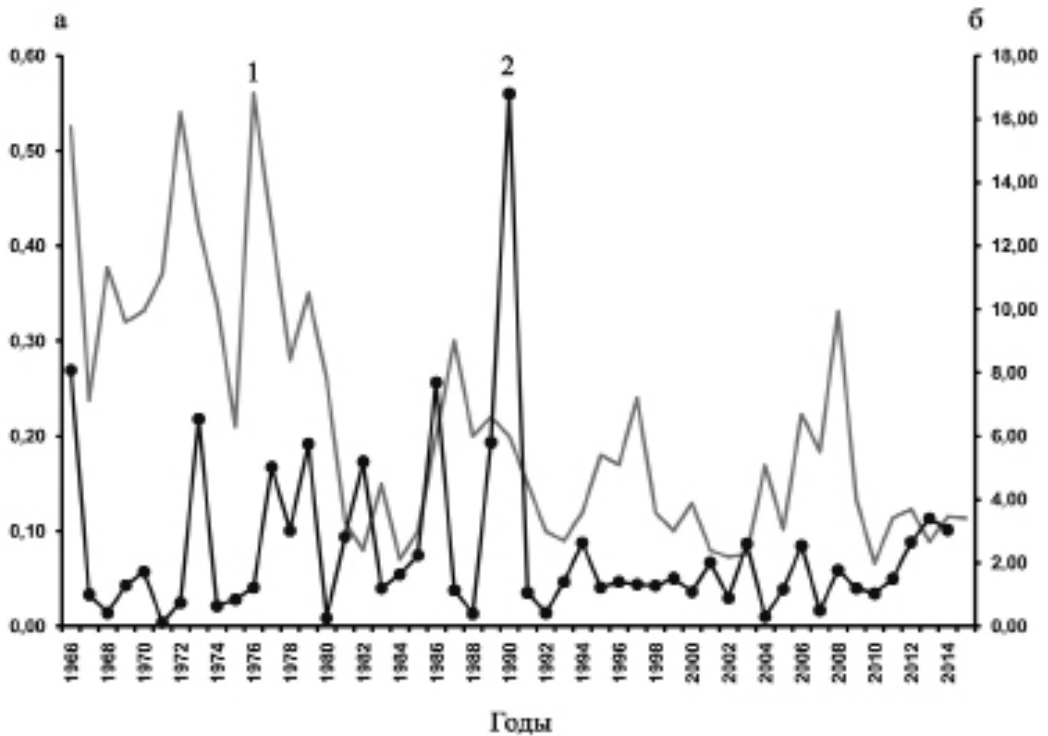


Рис. 57. Изменение численности лесного хорька (1) и мышевидных грызунов (2) в южной Карелии в 2001–2012 гг. По оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность хорька, следов на 10 км (по: Данилов и др., 2010, с дополнениями), б – численность мышевидных грызунов, экз. на 100 ловушко-суток (по: Ивантер, Макаров, 2001; Якимова, 2012, с дополнениями)

Представляет интерес и другая сторона разведения хорьков. Эти животные хорошо приручаются и, очевидно, в сельской местности могли бы использоваться на малых животноводческих фермах и в индивидуальных хозяйствах для борьбы с крысами, разумеется, при условии, что в них не содержится домашняя птица.

**Норки: Европейская – *Mustela lutreola* L.
и Американская – *Mustela vison* Briss.**

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. В недалеком прошлом европейская норка обитала на большей части Карелии, а северная граница ее распространения почти совпадала с административной границей Карелии и Мурманской обл. (Данилов и др., 1973). Существование европейской норки в Карелии в настоящее время весьма сомнительно. Единственно возможный район ее обитания – это восточная часть Пудожского р-на возле границы с Архангельской обл. (рис. 58).

Существующий очаг обитания европейской норки на Северо-Западе России сохранился лишь на части территорий Псковской, Новгородской и Ленинградской областей (Туманов, 2003).

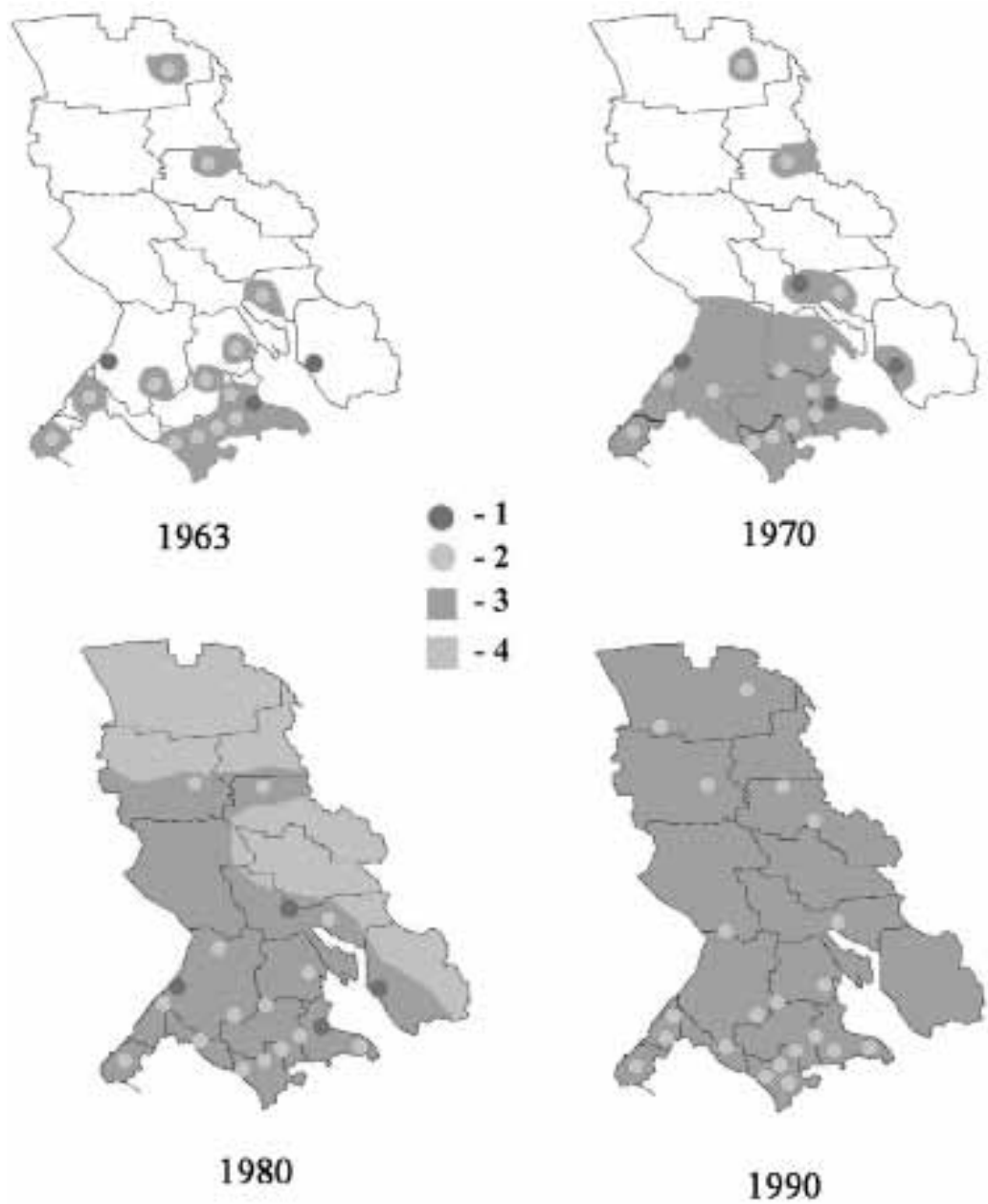


Рис. 58. Расселение и современное распространение американской норки в Карелии: 1 – места выпусков, 2 – звероводческие фермы, 3 – территории постоянного обитания, 4 – встречи – редки (по: Данилов, 1992)

В настоящее время вся Карелия, Мурманская обл. и большая часть Ленинградской обл. заселены американской норкой. Она полностью заместила здесь аборигенный вид (Данилов, 1964, 1969, 1972; Захаров, 1969; Туманов, 1972; Данилов, Туманов, 1976а, б).

Интродукция американской норки на Европейском Севере России началась в 1934 г., когда в окрестностях Петрозаводска в реки Шапша и Машезерка было выпущено 45 зверьков. Вслед за тем в Терском р-оне Мурманской обл. в притоки р. Оленицы – Удебный и Майручей было выпущено 83 норки.

Работы по интродукции американской норки возобновились в Карелии почти через 30 лет. В 1962 г. 64 зверька выпустили в реки Соан и Вельякан (Суоярвский р-он), в 1963 г. 73 экз. расселили по р. Шалице (Пудожский р-он) и, наконец, в 1965 г. 145 норок по берегам рек Кягма, Урокса (Сегежский р-он) и Вичка (Медвежьегорский р-он) (см. рис. 58).

Однако к тому времени значительная часть территории Карелии, а также Мурманской обл. уже была заселена американской норкой (Данилов, 1964, 1969; Захаров, 1969) и необходимости в этих выпусках не было. Акклиматизация американской норки шла весьма успешно, но этот успех никак нельзя объяснить расселением зверьков, выпущенных в 1930-е гг., и их потомков.

Исследования, выполненные в Карелии (Данилов, 1964, 1969, 1972), в Мурманской (Захаров, 1969) и Ленинградской областях (Новиков, 1970; Туманов, 1972; Иванов, Туманов, 1974), убедительно показали, что основными источниками акклиматизации нового вида послужили звероводческие хозяйства.

Ориентировочный подсчет норок, убежавших со звероферм, дает некоторое представление о масштабах этой интродукции. Расчет, основанный на материалах, полученных из зверосовхоза, показал, что всего в природу за 1950–1980-е гг. попало не менее 10 000 зверьков (20 звероферм, разводившие норок, существовали в Карелии 30 лет, ежегодно из каждого зверосовхоза убегало от 10 до 20 норок) (Данилов, 1975). Со середины 1980-х гг. началась интенсивная деградация звероводства в Карелии, особенно разведения норок. Соответственно, и приток в природу зверьков из мест их разведения сократился или прекратился вовсе.

Аналогичен был процесс появления и акклиматизации американской норки во всех странах Северной Европы: в Финляндии, Норвегии, Швеции, Дании, Исландии (Tenovuо, 1963; Pedersen, 1964; Westman, 1966; Gerell, 1968, 1971; Cleeland, 1970). Там выпусков норок не проводилось, но широко практиковалось их разведение на фермах, в результате вид широко распространился, местами достигает высокой плотности, стал одним из главных врагов дичи в прибрежных биоценозах. В некоторых странах разрешено уничтожение американской норки в течение круглого года.

В настоящее время процесс акклиматизации американской норки на большей части ее нового ареала можно считать завершенным. Вид прочно вошел в состав прибрежных биоценозов Старого Света, вытеснив и заместив при этом аборигенную европейскую норку на большей части ее ареала.

Успех акклиматизации американской норки на Европейском Севере объясняется, на наш взгляд, несколькими причинами.

1) На протяжении более чем 50 лет в природу постоянно попадали животные из звероводческих хозяйств, пополняя тем самым естественные популяции.

2) Американская норка – вид более экологически пластичный. Она заселила весь Кольский п-ов, где никогда не было европейской норки. Новый вид обладает рядом физических (более крупные размеры) и физиологических (диапауза в развитии зародышей) преимуществ перед европейским сородичем.

3) Начальная стадия акклиматизации нового вида совпала с периодом глубокой депрессии численности аборигенного, что было вызвано его перепромыслом в 1930-е гг. на всем Европейском Севере (Siivonen, 1956, 1972; Новиков, 1970; Данилов, 1972б; Туманов, Терновский, 1972).

4) Может быть, определенную роль сыграло и непродуктивное скрещивание видов, когда более крупные самцы американской норки спаривались с самками европейской, однако зародыши погибали и резорбировались. Такое явление было неоднократно зарегистрировано Д. В. Терновским (1977).

5) Заслуживает специального внимания и изучения предположение Д. В. Скуматова (2005) о возможном заражении аборигенных зверьков алеутской болезнью, губительной для них, тогда как для американской норки она не столь опасна, поскольку вид и вирус коэволюционировали в течение длительного времени.

Американские норки, обитающие в Карелии, имеют довольно крупные размеры тела и черепа. Сравнение их линейных и весовых показателей с таковыми зверьков, обитающих в разных регионах России и разводимых в неволе, выполненное нами ранее (Данилов, 1969а), показало, что дикие американские норки из Карелии крупнее алтайских (Терновский, 1958) и башкирских (Павлинин, 1962) и близки к татарским (Попов, 1949). В период расцвета звероводства в Карелии были добыты три очень крупные норки: вес одного самца достигал 2150 г, другого – 1793 г и самки – 980 г; кондилобазальная длина черепа одного из самцов равнялась 75 мм, а самки – 64,2 мм. Их появление лишней раз подтверждает, что основными источниками племенного материала для акклиматизации служили зверосовхозы (Данилов, Туманов, 1976а).

В связи с изложенным мы считаем возможным повторить здесь сравнение некоторых промеров черепов зверьков разного происхождения, сделанное нами ранее (Данилов, 1969а). Оказалось, что норки, разводившиеся в 1936 г. в Кольском зверосовхозе (Новиков, 1938) и выпущенные в окрестностях Петрозаводска, были почти одинаковы по некоторым промерам черепа с европейскими норками, но значительно меньше зверьков, разводившихся в Карелии в Святозерском зверосовхозе в 1963 г. (рис. 59). Последнее, что совершенно очевидно, стало результатом селекции или искусственного отбора.

Однако самые значительные различия между европейской и американской норками прослеживаются в строении черепа. Детали этих различий были описаны нами ранее (Данилов, Туманов, 1976а), в последующем они были уточнены и детализированы (Данилов, 2009).

Распределение американской норки в Карелии определяется природными условиями ее территории. Последний специальный учет норки в Карелии был осуществлен в конце 1990-х гг. Судя по этим материалам, численность норки на севере республики колеблется от 1,5 до 3 экз. на 10 км береговой линии водоемов. На юге она почти вдвое выше – 4–6 экз. (рис. 60).

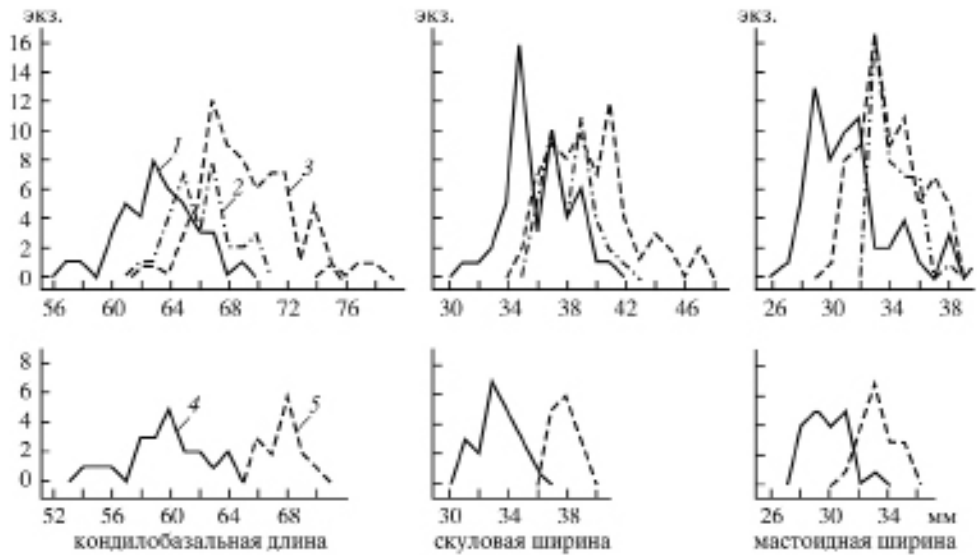


Рис. 59. Сравнительная характеристика некоторых промеров черепа европейской и американской норки:

1 – европейская норка, 2 – американская норка, выпущенная в Карелии, 3 – американская норка из США, 4 – американская норка из Кольского зверосовхоза (1939 г.), 5 – американская норка из зверосовхоза «Святозерский», Карелия, 1963 г. По оси абсцисс – измерение, мм, по оси ординат – количество материала, экз. (по: Данилов, 1969а)

Своеобразие гидрографических условий территории Карелии, а именно обилие водоемов разного типа – ручьи, реки, разной величины озера, часто соединенные между собой и с сильно изрезанной береговой линией, многочисленные каналы лесосушительной и сельскохозяйственной мелиорации в значительной мере затрудняет выделение угодий, предпочитаемых американской норкой.

К типичным станциям американской норки, как и норки европейской следует отнести лесные ручьи и речки с незамерзающими участками – порогами и перекатами, с невысокими, но сухими и захлапленными берегами. На крупных реках она селится редко и встречается в местах впадения в них мелких притоков, ручьев, мелиоративных каналов.

В отличие от аборигенного вида американская норка не избегает, а даже предпочитает селиться на озерах (рис. 61).

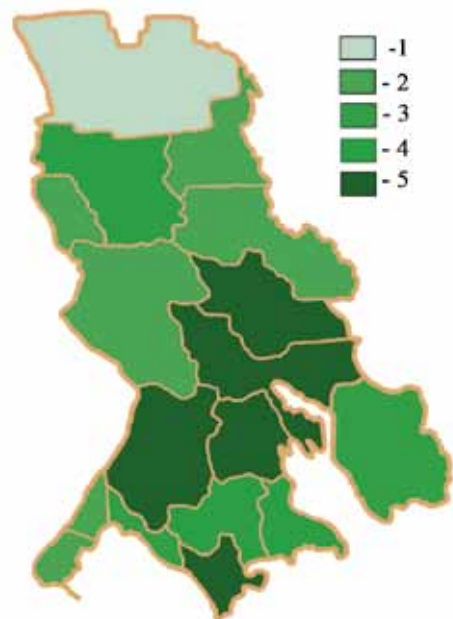


Рис. 60. Распределение и численность американской норки в Карелии:

1 – 2,0 и менее, 2 – 2,1–3,0, 3 – 3,1–4,0, 4 – 4,1–5,0, 5 – 5,0 и более экз. на 10 км береговой линии (по: Данилов, 2010)

Другая особенность стаиального распределения, отличающая новый вид от европейской норки, – это частое поселение американской норки близ человеческого жилья, что характерно для вида и на его родине – в Северной Америке. Возможно, что такое поведение является также следствием доместикиции американской норки, продолжающейся уже более 100 лет.

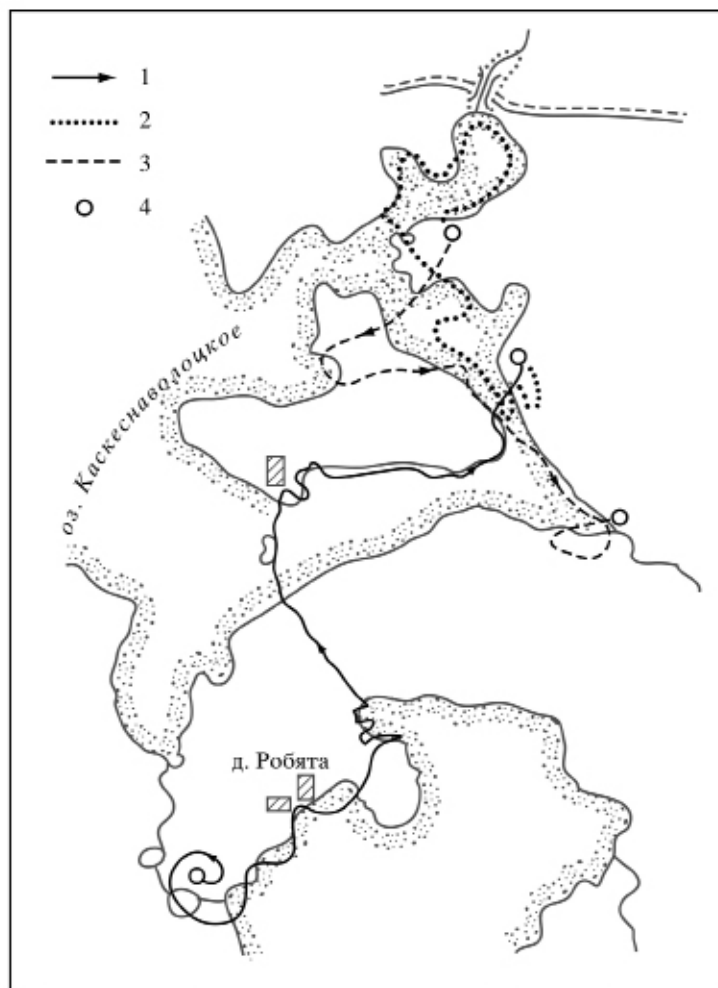


Рис. 61. Схема трехдневного охотничьего хода американской норки:
1–3 – перемещение зверька, 4 – место дневки

Первое время после побега со звероферм зверьки довольно долго держатся вблизи них и на окраинах населенных пунктов. В известной мере это объясняется отсутствием у беглецов опыта самостоятельного добывания пищи, высокой численностью синантропных грызунов возле человеческого жилья, а иногда и присутствием домашней птицы в некоторых дворах. Однако подобный синантропизм хищника прослеживается и у потомков беглецов многих поколений.

Изучение распределения норки по угодьям в значительном удалении от источников ее акклиматизации – зверосовхозов – также показало хорошо выраженную приуроченность ее обитания к населенным пунктам. Так из 16 норок, отловленных за два осенних сезона на одном из стационаров в Карелии (на площади 1500 га) 6 (37,5 %), из них поймано в деревне под жилыми и нежилыми домами и другими постройками, при этом зверьков ловили на одном месте по 2–5 раз.

Вблизи населенных пунктов при отсутствии промысла наблюдается и повышенная плотность животных. На уже упомянутом опытном участке обитало 11 зверьков, а на подобной же территории, но в значительном удалении от населенных пунктов – всего 7 (учет проводился по индивидуальным участкам). Другой пример – в процессе учета норки в Суоярвском р-оне в окрестностях пос. Тойвола на участке р. Тарасйоки в 6 км мы зарегистрировали 7 норок. В 30 км вверх по реке численность зверьков была в два-три раза меньше (0,3–0,4 экз. на 1 км береговой линии).

Известны также случаи встреч и добычи американских норок в городской черте городов Кондопоги, Беломорска, Сортавалы и даже Петрозаводска.

Участок обитания. Жилища. Размеры и характер освоения территории у норок имеют ряд видовых особенностей. Из 8 индивидуальных участков европейских норок, измеренных в южной Карелии, наибольший занимал 3 км побережья реки, а наименьший – 1 (в среднем – 2,4) км. Площадь охотничьей территории зверька при удалении его от уреза воды не более чем на 200 м, составила в среднем 48 га. Протяженность охотничьего хода в начале зимы колебалась от 0,8 до 4,0 (в среднем – 2,8) км (Данилов, Туманов, 1976а, б).

По наблюдениям И. Л. Туманова в южных областях Северо-Запада России, где обеспеченность пищей значительно лучше, чем в Карелии, длина охотничьего хода самцов ($n = 7$) составляла 0,4–3,5 (в среднем – 1,6) км. У самок ($n = 5$) охотничий поиск был меньше – 0,7–2,8 (в среднем – 1,2 км). Площадь участка обитания составила в среднем у самцов – 32, самок – 26 га.

Изучение особенностей освоения европейской норкой пространства, проведенное с помощью радиотелеметрии в юго-западной Европе (Garin et al., 2002), показали, что самцы ($n = 5$) в разные месяцы занимали участки реки протяженностью от 2 (в октябре) до 11 (в марте), в среднем 5,8 км (расчет сделан по графикам, приводимым в статье). Участки самок ($n = 2$) простирались на 0,6 и 3,6 км течения реки и входили в участки обитания самцов.

Европейская норка живет довольно оседло, редко совершает переходы по суше с одного водоема на другой, а ее жировочный след обычно тянется вдоль берега реки без далеких заходов в прибрежные леса.

В район обитания американской норки может входить отрезок побережья одного крупного водоема (река, озеро) с одним или несколькими мелкими водоемами (ручьи, канавы, ламбы) или без них, иногда это совокупность мелких водоемов (рис. 61).

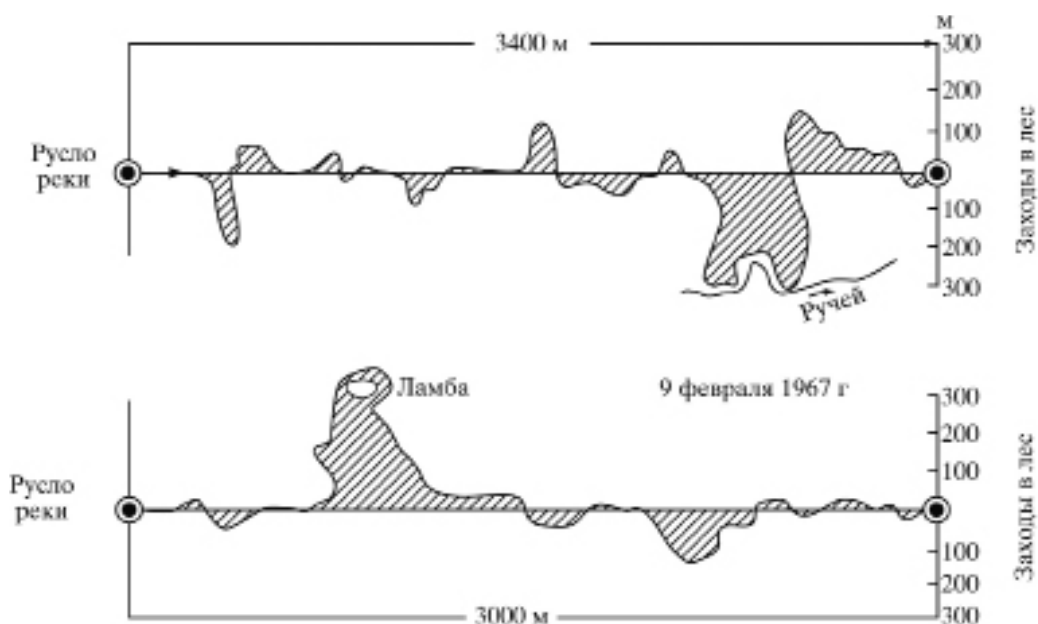


Рис. 62. Схема освоения американской норкой пространства: осевая линия – условное русло реки (по: Данилов, 1972)

В большинстве случаев каждый зверек занимает изолированный участок. Нарушение границ участка наблюдается осенью – молодыми в период расселения и весной самцами во время гона. При расселении молодых перекрытие и даже совмещение участков обитания продолжается довольно долго. Так, при мечении животных осенью – до середины – конца ноября в одни и те же живоловки нередко попадались разные зверьки, а в местах отлова норок, содержавшихся некоторое время на стационаре, встречались свежие следы других животных. Стабилизация границ участков происходит в середине декабря.

Предгонные и гонные перемещения самцов продолжаются с конца февраля до конца марта, а в северных районах и до середины апреля. В предгонный период значительно возрастает длина суточных перемещений животных – до 10–12 км. В противоположность этому в начале – середине зимы длина охотничьего хода американской норки в Карелии в среднем за ряд лет составляет 3,8 (0,6–10) км ($n = 16$). Изучение перемещения американской норки с помощью радиотелеметрии на юго-западе Шотландии и (Duntstone, Birks, 1983) показали, что территории особей одного пола никогда не перекрываются, участки самок могут входить частично или полностью в участки самцов. Каждый зверек использовал участок морского побережья протяженностью всего 0,5–1 км, авторы, однако, замечают, что размеры территорий, занимаемых зверьками, живущими на реках больше, чем на побережье. На территории, занимаемой особью-резидентом, выделялись 1–2 сердцевидных участка, на которых животные проводили большую часть времени.

Для охотничьего поиска американской норки в наших таежных условиях характерны постоянные и глубокие заходы в прибрежные леса, хотя основной ее маршрут пролегает вдоль берега водоема (рис. 62). Довольно часто зверьки совершают и прямые переходы с водоема на водоем через лес. В начале зимы по еще неглубокому снегу такие перемещения достигают 3–5 км. Такое поведение совершенно не свойственно европейской норке.

В суровые зимы с ранним замерзанием, а часто и промерзанием мелких водоемов происходят откочевки норок с верхнего и среднего течения рек в устьевые участки, где в таких случаях отмечается совместное обитание нескольких зверьков. Такое явление наблюдалось и у европейской, и у американской норки, а случилось оно, как правило, после сухого лета, когда уровень воды в водоемах сильно падал, а сильные морозы в начале зимы приводили к промерзанию водоема. С выпадением глубокого снега и снижением температуры воздуха до -20° активность норок сокращается, уменьшаются и размеры участков обитания.

Гнездовые и временные убежища норок располагаются в самых разнообразных местах, но всегда хорошо защищенных от непогоды и крупных хищников (табл. 31). На участке обитания зверька есть, как правило, 1–3 регулярно посещаемых норы, в которых он и остается на дневку. Норка не бросает совсем убежище, даже будучи потревоженной и выгнанной из него, возвращается в это укрытие и в последующем.

Таблица 31

**Местонахождение постоянных и временных убежищ американской норки
(по: Данилов, Туманов, 1976)**

Укрытие	Число убежищ, абс. (%)	
	постоянных	временных
Под корнями деревьев и пней	27 (48,8)	10 (20,0)
В грудях камней у берега водоема	1 (2,3)	9 (18,0)
Под разрушенными постройками	4 (9,3)	9 (18,0)
В норах по берегам водоемов	5 (11,6)	4 (8,0)
В кучах валежника	1 (2,3)	8 (16,0)
В дуплах упавших деревьев	8 (18,7)	3 (6,0)
В ондатровых хатках и норах	3 (7,0)	7 (14,0)

Помимо основных убежищ каждый зверек имеет еще несколько дополнительных укрытий, которые использует периодически. Очевидно также, что животные иногда останавливаются на дневку в случайных убежищах. Нам приходилось находить зверьков в кучах хвороста на вырубках, под копной сена на сенокосах в окрестностях населенных пунктов и в поленицах дров. Все эти укрытия находились в 50–70 м от водоема. Наличие на участке нескольких постоянных и временных убежищ позволяет животным останавливаться на дневку в ближайшем из них. Норка довольно редко возвращается в то же укрытие, из которого вышла на охоту.

Самки, очевидно, более привязаны к определенному жилищу нежели самцы, о чем мы могли судить по наблюдениям за животными обоих полов почти одновременно зимой 1965 г. В течение 10 дней февраля из трех самок, бывших под наблюдением, две трижды дневали в одних и тех же убежищах. При наблюдении

за тремя самцами только один из них в течение недели останавливался на дневку в посещаемой ранее норе. Интересно, что при повторном заселении освободившихся по какой-либо причине участков, новые зверьки используют те же убежища, где до них уже жили норки.

Питание. Суточная и сезонная жизнь. Состав пищи европейской и американской норки имеет много общего и характеризует их как довольно широких эврифагов. В питании хищников в течение года представлены мелкие млекопитающие, земноводные, рыбы, ракообразные, меньшее значение имеют птицы. Растительные корма встречаются редко и в небольшом количестве (табл. 32).

Таблица 32

Состав пищи американской норки на Северо-Западе России, встречаемость, % от общего числа исследованных проб (по: Данилов, Туманов, 1976)

Вид корма	Карелия (n = 118)	Ленинградская область		Весь регион (n = 322)
		снежный период (n = 74)	бесснежный период (n = 130)	
Млекопитающие	27,1	64,9	32,3	37,9
в том числе:				
ондатра	3,4	6,8	2,3	3,7
водяная полевка	2,5	4,0	6,2	4,3
рыжие полевки	8,5	4,1	1,5	4,7
серые полевки	1,7	1,4	2,3	1,9
мышевидные грызуны (ближе не определенные)	11,0	48,6	19,2	23,0
крот	–	–	0,8	0,3
Птицы	20,3	9,5	7,7	12,9
в том числе:				
тетеревиные	6,0	8,1	1,5	4,7
водоплавающие	4,1	–	0,8	1,9
воробьиные	6,0	1,4	5,4	4,7
домашняя птица	4,2	–	–	1,6
Амфибии (лягушки)	17,8	16,2	40,8	26,7
Рыбы	42,4	23,0	14,6	26,7
Рак речной	9,3	4,1	13,1	9,6
Насекомые	2,5	–	34,6	14,9
Растительные корма	4,2	1,4	4,6	3,7

Сравнение качественного состава кормов американской норки в Карелии и других областях Северо-Запада выявил ряд особенностей питания хищника, связанных с ландшафтно-климатическими условиями территорий. Так основу питания хищника на Кольском п-ове составляют рыбы, лемминги и другие мышевидные грызуны; в Карелии и в Ленинградской обл. довольно большое значение имеют также земноводные и птицы, в последней в бесснежный период весьма существенна и роль насекомых, встречаемость которых достигает 34,6 % (Данилов, Туманов, 1976а).

Наблюдаются значительные сезонные изменения питания норки во всех регионах. Они в ряде мест более существенны, нежели географические. Так летом в

питании животных в Ленинградской обл. млекопитающие встречаются почти вдвое реже, чем зимой – 32,3 и 64,9 %, тогда как земноводные более чем в два раза чаще – 40,8 и 16,2 %, соответственно. Рыбы летом ловятся норкой заметно реже (14,6 %), чем зимой (23,0 %), с большой охотой норки поедают летом также раков (Данилов, Туманов, 1976а).

Такие изменения связаны с доступностью тех или иных кормов и простотой их добывания. Это в первую очередь относится к членистоногим, которые представляют собой значительный пищевой резерв норки. К аналогичному выводу пришел Р. Герелл (Gerell, 1968), изучавший питание американской норки в Швеции, где летом по данным названного исследователя встречаемость членистоногих в желудках и экскрементах норок составляет 30,8 %.

Европейские и американские норки нередко устраивают небольшие запасы пищи. Инстинкт запасаения, очевидно, более выражен у самок. П. И. Данилов и И. Л. Туманов (1976б) сообщают о нескольких складах корма в гнездовых жилищах норок. У европейской норки в самом крупном складе было 23 лягушки; у американской – по сообщению Р. С. Поляковой в Лапландском заповеднике найдено 26 тушек норвежских леммингов.

Некоторые исследователи (Альтшуль, 1970; Новиков, 1970) указывают, что американская норка довольно часто нападает на ондатру и наносит существенный ущерб популяции этого грызуна. В наших материалах по питанию американской норки ондатра встречается нечасто, однако, судя по полевым наблюдениям, этот хищник может нанести значительный урон поголовью ондатры на отдельных водоемах. В Северной Америке – на родине обоих видов – ондатра – важный корм хищника, а его пресс на популяцию грызуна увеличивается от лета к осени (Viljugreinetal, 2001).

По наблюдениям финских зоологов американская норка стала главным врагом водоплавающих птиц в шхерах (Tenovuо, 1963; Kauhala, 1996а, б). Наши материалы не позволяют сделать подобный категоричный вывод, однако, осенью в убежищах зверьков неоднократно приходилось находить полусъеденных уток.

Суточная активность норок во много определяется фотопериодом, свойственным тому или иному сезону, особенностями погодных условий и физиологическим состоянием животных. Осенью зверьки наиболее активны в вечернее и утреннее время (с 16 до 22 и с 5 до 10 часов). Такая цикличность сохраняется до февраля. В конце зимы – начале весны, т. е. с началом гонного периода подвижность норок, особенно самцов, возрастает. В это время зверьков можно встретить в любое время суток. Самки и в это время ведут более скрытый образ жизни.

В весенне-летний период, особенно в высоких широтах, где нет выраженно-го темного времени, нет и выраженной ритмичности суточной активности норок, хотя наибольшее число регистраций зверьков приходится все-таки на утренние и вечерние часы.

Изучение активности норок в южной Швеции с помощью биотелеметрии (Gerell, 1969) показало, что самки в течение всего года активны главным образом ночью, лишь в период выращивания молодых зверьки активны и днем. Норки, сбегавшие со зверофермы, деятельны преимущественно днем.

В мае–августе зверьки ведут относительно оседлый образ жизни, а их перемещения ограничены территорией постоянного участка обитания. В сентябре – начале октября молодые зверьки еще держатся в районе индивидуального участка матери, а затем начинают интенсивно осваивать новые территории. В декабре–январе они мало показываются на поверхность, часто ходят пустоледкой и под снегом. Это особенно характерно для северных территорий с сильными морозами и глубокими снегами. Максимальная, измеренная нами длина прохода норки под снегом равнялась 150 м, пустоледкой же зверьки могут проходить по 500–600 м, что составляло почти четверть их суточного хода.

Наблюдения за одной самкой в сильные морозы (-30 – -40°) и глубоком снеговом покрове в течение 4-х дней показали: два дня (10 и 13 февраля) норка не показывалась на поверхность, два других (11 и 12 февраля) она выходила из убежища, несколько раз пересекала ручей и вновь скрывалась под снегом. Суточный наслед ее в эти дни по поверхности не превышал 50 и 60 м (Данилов, 1969а).

Обе норки плохо приспособлены к передвижению по глубокому снегу. Весовая нагрузка на единицу площади опоры у них значительно больше, чем у наземных хищников семейства.

В случае опасности американская норка легко забирается на деревья на высоту 4–7 м, этого нельзя сказать о норке европейской. Плавают они одинаково хорошо.

Характерной чертой поведения американской норки следует признать устройство «снежных горок». Однако в отличие от выдры у норки они не игровые, а служат для облегчения спуска по глубокому снегу с холмистых берегов и используются однократно.

Размножение. Структура популяции. Размножение американской норки изучено весьма детально, что связано с многолетним разведением ее на фермах. Но и особенности репродукции европейской норки исследованы также довольно полно, особенно интересные данные по репродукции вида и его гибридизации получены Д. В. Терновским (1977) при содержании и разведении европейской норки в неволе.

Размножение видов отличается рядом особенностей, которые не только обеспечивают преимущество нового вида над аборигенным в пределах ареала последнего, но и позволяют американской норке успешно существовать значительно севернее европейской.

Половой зрелости и самцы, и самки обоих видов достигают на первом году жизни.

Связанное с размножением увеличение подвижности европейской норки в природе становится заметным в начале марта. Подобные же явления в жизни американской норки зарегистрированы несколько раньше – в конце февраля.

Изменения органов размножения у самцов европейской норки начинаются уже в декабре. В начале февраля в гонадах формируются первые сперматозоиды, а во второй половине этого месяца – начале марта зрелые половые продукты образуются особенно интенсивно и заполняют каналы придатков семенников.

У самцов американской норки увеличение размеров семенников и активизация процессов производства половых продуктов также начинается в декабре. К началу февраля семенники сильно увеличены, а в их каналах появляются сперматозоиды.

Начинается активный сперматогенез, достигающий наибольшей интенсивности в феврале. Сперматозоиды в гонадах присутствуют до начала июня. Таким образом, активный сперматогенез у американской норки протекает с февраля по май включительно (Данилов, Туманов, 1972).

Опираясь на опубликованные ранее данные (Данилов, Туманов, 1976а, б), можно заключить, что течковый период у самок европейской норки приходится на апрель (самки, добытые 29.04, 05.05 и 06.06, были на ранних стадиях беременности). В неволе продуктивное спаривание самки наблюдали в Московском зоопарке во второй половине апреля (22 и 25.04) (Рубецкая и др., 1933). В Новосибирске самое раннее результативное спаривание европейских норок в неволе происходило 27.03, а самое позднее – 24.06 (Терновский, 1977).

Таким образом, наиболее активный процесс сперматогенеза и течка у европейской норки в средней и южной тайге приходится на конец марта – апрель, следовательно, и гон проходит в те же сроки.

Характерные гистологические изменения в половой системе самок американских норок, означающие активизацию эстрального цикла, отмечены уже в начале января. В середине – конце февраля у всех исследованных самок наблюдалось предтечковое или течковое состояние. Все исследованные самки, добытые в середине–конце марта были беременны (Данилов, Туманов, 1976а).

Итак, гон у американской норки в южной Карелии и на смежных с нею территориях начинается в конце февраля и заканчивается в начале апреля.

Беременность у европейской норки протекает без задержки имплантации и продолжается 40–45 дней (Рубецкая и др., 1933; Терновский, 1977).

Развитие зародышей у американской норки протекает с кратковременной диапаузой. Ее продолжительность зависит от времени спаривания. По данным М. Д. Абрамова (1961), у зверьков, спаривавшихся 16–28 февраля, беременность продолжалась 63–72 дня, а у покрытых после 8 марта – 40–58 дней.

Рождение молодых у европейской норки приходится на конец мая – начало июня. Щенение американских норок происходит в конце апреля – середине мая.

Таким образом, самки американской норки приходят в охоту и спариваются несколько раньше европейских. Этим иногда объясняют нескрещиваемость видов. Однако, как мы уже писали (Данилов, Туманов, 1972), несостоятельность такого довода становится очевидной, если учесть, что самцы обоих видов приходят в состояние гона в одно и то же время и одинаково долго сохраняют способность к продуктивному спариванию, т. е. период половой активности самцов намного перекрывают сроки течки самок обоих видов. Более того, как показали эксперименты Д. В. Терновского (1977), межвидовое спаривание возможно, хотя и заканчивается резорбцией эмбрионов.

Особенность беременности американской норки – задержка имплантации зародышей – является, на наш взгляд, одной из главных причин успешного освоения этим видом территорий, находящихся за северным пределом ареала европейской норки. Как показали работы канадских исследователей (Bruce, Derek, 1974), продолжительность периода между спариванием и имплантацией оплодотворенной яйцеклетки удлиняется при увеличении светового дня. Следовательно, продол-

жительность фотопериода высоких широт удлиняет диапаузу и задерживает появление на свет щенков американских норок до более позднего и благоприятного времени, нежели это имело бы место при сравнительно короткой беременности европейской норки.

По плодовитости европейская и американская норки практически не отличаются друг от друга⁷:

Число щенков в выводке	2	3	4	5	6	7	Среднее
Европейская норка							
Слепые щенки в гнездах	–	2	6	6	2	1	4,7
Нераспавшиеся выводки	3	5	5	2	1	–	3,5
Американская норка							
Слепые щенки в гнездах	2	9	20	12	11	–	4,3
Нераспавшиеся выводки	7	10	19	3	1	–	3,3

Смертность молодых в первые месяцы жизни также одинакова – 24 и 26 % соответственно (Данилов, Туманов, 1976б).

По материалам И. Л. Туманова (Данилов, Туманов, 1976б) в промысловой пробе из популяции европейской норки (n = 486) самцов было 52,4 % ($\chi^2 = 1,2$, P = 0,30), т. е. соотношение полов у этого вида близко к 1 : 1.

Иное соотношение самцов и самок оказалось среди американских норок, добытых охотниками. Самцы в среднем за ряд лет значительно преобладали над самками, составляя 65 % (n = 666, $\chi^2 = 28,4$, P > 0,999). Очевидно, данное явление объясняется спецификой промысла – избирательностью капканного лова. Так из 120 зверьков, добытых только капканами, самцов было 84 экз.

Среди добытых европейских норок, возраст которых был определен (n = 83), сеголетки составляли 29 %. Из 88 американских норок сеголетков было 35 %.

Паразиты, болезни. Враги и конкуренты. Изучение зараженности европейской норки гельминтами в Ленинградской и Псковской областях, выполненное И. Л. Тумановым (Данилов, Туманов, 1976а), показало, что экстенсивность инвазии нематодами составляла в среднем за ряд лет 77,1 % (n = 33). Большая часть зверьков (24 экз.) были заражены скрябингилюсами и только у 11 особей отмечены филироидесы. Интенсивность инвазии довольно высокая. В среднем на одного зараженного зверька приходится 2,3 (1–8) очага филироидеса и 10,2 (2–33) скрябингилюсов.

Инвазированность американской норки по сравнению с европейской невысокая. Более того, во всех районах акклиматизации американской норки на территории бывшего Советского Союза этот зверек заражен гельминтами значительно слабее, чем на родине – в Северной Америке. Так, в СССР у него отмечено 17 видов паразитов, а в Северной Америке – 46 (Контримавичус, 1969). По-видимому, это объясняется тем, что интродукция американской норки происходила главным образом за счет животных, выращенных в звероводческих хозяйствах, и, как правило, дегельминтизированных.

В Карелии гельминтофауну норок изучала В. И. Шахматова (1964). Как оказалось впоследствии, основной материал был получен исследователем из

⁷ По: Данилов, Туманов, 1976б, с дополнениями.

мест обитания норки американской, но по незнанию ситуации с распределением видов все гельминты были отнесены к норке европейской. Видимо поэтому у последней и был обнаружен *Macracanthorhynchus ingens*, отмеченный впервые на территории России. Ранее этот вид наблюдался только у норок в Северной Америке. По данным В. И. Шахматовой норка в Карелии инвазирована на 86 %, 10 видами гельминтов. Наиболее часто встречаются нематоды (7 видов), реже трематоды (2 вида) и акантоцефалы (1 вид). Преобладают следующие гельминты: *Capillaria hutori* (51,4 %), *Skrajabingylus nasicola* (21,7 %), *Capillaria mucronata* (20,8 %) *Filaroides martis* (6,4 %) (Шахматова, 1964).

Норка – довольно сильный и агрессивный зверек, особенно беглецы из звероводческих хозяйств и их потомки, достигающие веса полутора и более кг. Случаи нападения других хищников на норку довольно редки, хотя убийство зверьков, попавших в капканы, рысью, волком и даже лисицей в прошлом, когда существовал регулярный промысел пушных зверей, были довольно обычны. Наиболее серьезными врагами норки следует считать бродячих собак, которые разрушают гнездовые жилища и давят молодняк.

Бликие трофоценотические связи имеются у норок с рядом других куньих – выдрой, хорьком, горностаем и даже куницей, нередко охотящейся по берегам водоемов. Однако в острых конкурентных отношениях находятся только оба вида норок – европейская и американская. Даже с лесным хорьком отношения этих хищников не носят агонистического характера, в этом убеждают также факты отлова в одни и те же живоловки попеременно то лесного хорька, то американской норки.

Движение численности. Практическое значение. Об изменении численности европейской норки в прошлом приходится судить только по данным пушных заготовок. Наибольшее число шкурок этого вида в Карелии было заготовлено в 1924–1925, 1932 и 1936–1937 гг. Наиболее отчетливо увеличение заготовок выражено в первом и последнем случаях. В начале 1950-х гг. на заготовительные пункты стали поступать шкурки американской норки, но заготовители не разделяли шкурки по видам, и в заготовках все они фигурировали под названием – «дикая норка». Таким образом, статистические данные стали неприемлемы для суждения о ходе численности европейской норки. Этот пробел восполняют материалы учетов 1969–1987 гг., приводимые И. Л. Тумановым (2003) для Псковской обл. Однако ни первые, ни вторые не позволяют говорить о какой-либо цикличности в изменении численности вида, хотя амплитуда колебаний по годам достигает 4–5 крат.

Наблюдения за состоянием численности американской норки на модельных водоемах в Карелии (рис. 63) позволяют, хотя и со значительной долей условности, говорить о 7–10-летней периодичности колебаний численности, при этом их размах по годам не превышает 2–3 крат.

В Ленинградской обл., по данным И. Л. Туманова (2003), подъемы и спады численности американской норки происходили с интервалом 5–6 лет (см. рис. 63), размах колебаний также не превышал трехкратной величины.

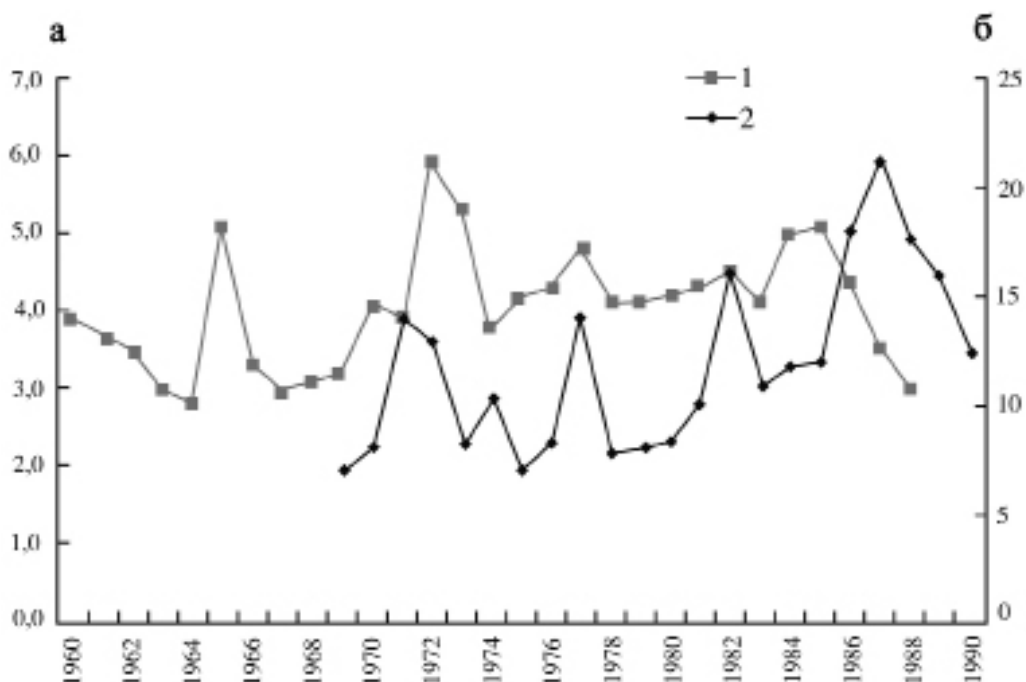


Рис. 63. Изменение численности американской норки на модельных водоемах в южной Карелии (1) (по: Данилов, 1992) и в Ленинградской обл. (по: Туманов, 2003):

по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – численность в Карелии, экз. на 10 км береговой линии, по оси ординат б – в Ленинградской обл., экз. на 1000 га

Шкурки норок занимали в балансе пушных заготовок Карелии довольно значительное место. В отдельные годы в республике добывали по 10–11 тыс. норок. Однако ни добыча, ни закупка шкурок зверьков в настоящее время не регламентируются и не регулируются никакими государственными организациями. Сохранилось значение этого вида как объекта любительской охоты с лайками, которая постепенно восстанавливает свою популярность даже среди городских охотников.

Лесная куница – *Martes martes* L.

Подвидовая принадлежность куниц, обитающих на Северо-Западе России, в том числе и Карелии, уточненная нами ранее (Данилов, Туманов, 1976а), позволяет считать, что здесь обитает западноевропейская куница – *M. m. martes* L.

Вес взрослых особей, добытых в Карелии и Ленинградской обл., колеблется: самцов ($n = 37$) – от 950 до 1560 г, при длине тела 395–570, хвоста – 200–240 мм; самок ($n = 29$) – от 730 до 1100 г при длине тела 375–440 и хвоста 190–235 мм. Кондилобазальная длина черепа самцов ($n = 72$) в среднем – 83,0, самок ($n = 30$) – 76,8 мм; скуловая ширина, соответственно: 47,2 и 43,4 мм (Данилов, Туманов, 1976а).

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северный предел распространения лесной куницы лежит за границами лесной зоны. По долинам рек вид проникает до самого побережья Баренцева моря.

В юго-западной части Карелии (Лахденпохский р-он и муниципальная территория г. Сортавалы) куница была полностью истреблена в начале прошлого столетия и вновь появилась здесь лишь спустя почти 50 лет (Марвин, 1959).

Несмотря на чрезвычайно сильные изменения, произошедшие в структуре лесов, распределении спелых и перестойных насаждений на территории Карелии за минувшие десятилетия, значительного перераспределения вида в республике не произошло (рис. 64). Это объясняется весьма широкой эвритопностью вида.

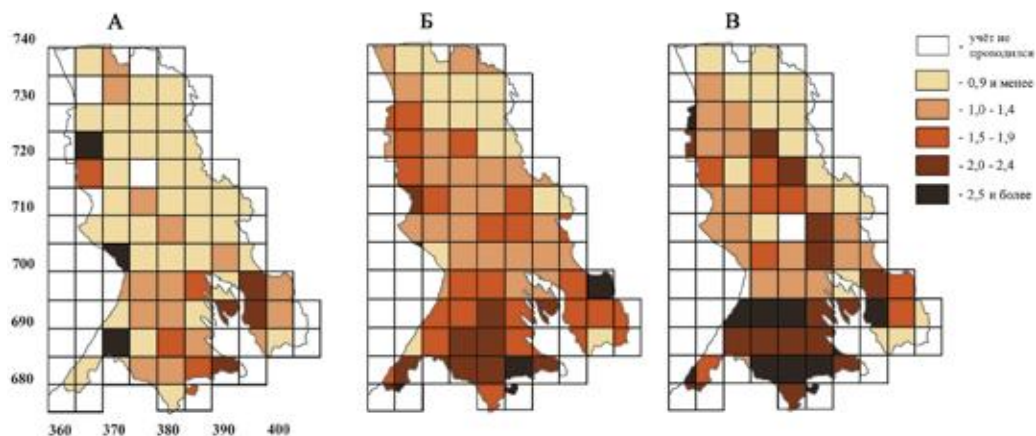


Рис. 64. Распределение и численность лесной куницы в Карелии в 1990–2014 гг.: А – год наименьшей численности, Б – средние показатели за годы наблюдений, В – год наибольшей численности; следов на 10 км

Численность вида в Карелии возрастает с севера на юг. С наибольшей плотностью куница населяет южные, средние и северо-западные территории Карелии (см. рис. 64). По данным зимних учетов численность куницы колеблется по районам в среднем за годы наблюдений (1964–2014 гг.): на севере – 0,3–2,7 (Лоухский р-он), в средней Карелии – 0,4–3,5 (Суоярвский р-он), на юге – 0,6–3,0 (Питкярантский р-он) следа на 10 км маршрута.

Куница встречается во всех типах угодий, но предпочтение отдает спелым еловым насаждениям с примесью лиственных пород, смешанным лесам, соснякам со значительным участием в составе ели, осины, березы, а также зарастающим вырубкам, т. е. угодьям с высокой численностью основных жертв – мелких млекопитающих, белки, рябчика. Лиственных молодняков, открытых болот, необлесившихся вырубков она избегает (табл. 33).

В отдельные «урожайные» на мышевидных грызунов годы наблюдается увеличение частоты встреч следов куницы в местах с повышенной численностью полевков – зарастающие вырубки, окраины полей, пограничные линии смешанных лесов с открытыми и полукрытыми стациями и др. Куница не избегает и окрестностей населенных пунктов, особенно старых нежилых деревень с заброшенными полями, сенокосами и фрагментированными лесами.

**Биотопическое распределение лесной куницы зимой в Карелии
(по: Данилов, Ивантер, 1967)**

Биотоп	Число следов на 10 км	
	абс.	%
Сосняки-зеленомошные	2,9	15,4
Сосняки лишайниковые	0,3	1,6
Сосняки сфагновые и моховые болота	0,2	1,1
Ельники-зеленомошные	3,7	19,3
Ельники приручейные	4,3	22,7
Смешанные леса	2,7	14,3
Лиственные леса	2,3	12,2
Зарастающие вырубki с недорубами	1,8	9,5
Лиственное мелколесье	0,3	1,5
Поля, сенокосы, окрестности населенных пунктов	0,4	2,2

Участок обитания. Жилища и убежища. Изучение пространственной структуры популяции куницы показало довольно четкую обособленность участков обитания зверьков одного пола, но значительное перекрывание вплоть до включения всей индивидуальной территории самки в участок самца. Вместе с тем, при наличии большого количества корма в одном месте (павший или зарезанный, но оставленный почему-либо волками лось) здесь могут собраться и кормиться от 2 до 5 зверьков разного пола. Подобное поведение характерно и для соболя. Этой особенностью с успехом пользовались в недалеком прошлом охотники, промышлявшие соболя в Сибири. Убив лося, они оставляли большую часть туши зверя нетронутой, а через некоторое время расставляли возле нее капканы и ловили затем до 15–20 соболей. Подобное поведение – концентрация зверей при концентрации корма, – характерно для большинства хищников, о чем упоминалось здесь же при описании особенностей экологии лисицы, медведя, лесного хорька.

Куница бродит довольно широко. Вместе с тем протяженность суточных перемещений животных в значительной мере зависит от обилия основных жертв хищника. В северных и центральных районах Карелии, где численность животных – основных компонентов зимнего питания куницы – мелких млекопитающих, белки, тетеревиных птиц – в среднем существенно ниже, чем на юге республики, соответственно, протяженность суточных перемещений и размеры охотничьих участков больше, нежели на юге (табл. 34).

Таблица 34

Протяженность суточного хода и размеры охотничьих участков куницы в Карелии

Район наблюдений	Длина хода, км	Площадь участка, км ²
Север (n = 17)	7,7 (2,1–16,0)	5,2 (0,12–23,9)
Центр (n = 36)	7,2 (1,1–17,8)	3,6 (0,3–12,2)
Юг (n = 31)	5,5 (1,3–14,9)	2,3 (0,12–11,3)

Еще больше длина охотничьего поиска куницы на Кольском п-ове, где по наблюдениям А. А. Насимовича (1948а) в среднем (n = 6) она равнялась 11,5 (7–17) км. Несколько противоречат этим данным материалы, полученные в лесной зоне Финской Лапландии (Pulliainen, Heikkinen, 1980). Там средняя длина хода зимой 1976–

1977 г. ($n = 10$) составляла 3,7 (1,1–8,4) км, а в 1977–1978 г. ($n = 12$) равнялась 6,3 (0,8–28,2) км. Объяснение таких различий, очевидно, кроется в резких изменениях состояния кормовой базы и условий добывания пищи в разные годы, что подтверждается вышеприведенным материалом финских исследователей.

В самой южной из областей Северо-Запада России – Псковской длина суточного хода хищника ($n = 8$) составила – 4,3 (1,2–10,0) км (Данилов, Туманов, 1976а).

Аналогичное сравнение географической изменчивости размеров участков обитания куницы в пределах Северо-Запада России показало еще более существенные различия. По наблюдениям А. А. Насимовича (1948а) на Кольском п-ове размер участка обитания, занимаемого одной куницей, колеблется от 30 до 50 км². На севере Карелии площадь такого участка может быть определена в 15–20 км². Расчет сделан исходя из того, что за сутки куница осваивает 1/4–1/3 площади всего участка обитания. Соответственно, на юге республики размер индивидуального участка составит 7–9 км². На юге региона – в Псковской обл. средний размер участка обитания ($n = 8$) определен в 0,9 (0,3–3,0) км².

Подобное же сравнение, сделанное Н. Н. Граковым (1981) для Европейской части России, продемонстрировало идентичные изменения протяженности охотничьего поиска куницы и размеров площади, осваиваемой ею в снежный период:

Регион	n	Длина хода, км	Площадь участка, км ²
Европейский Север	23	7,0 (3,0–12,0)	? (3–10 и более)
Верхняя Печора	25	7,1 (1,6–13,4)	6 (?)
Кировская обл.	14	5,6 (4,0–12,5)	5,6 (4–6)

Несомненно, существуют различия длины охотничьего хода и размеров индивидуальных участков самцов и самок. По данным Э. Пуллияйна (Pulliainen, 1984) в Финляндии размер участка обитания самок в течение снежного периода колебались от 3 до 14 км², а самцов – от 5 до 82 км².

Мы попытались проследить зависимость длины охотничьего поиска куницы от «урожайности» тех или иных жертв хищника. Оказалось, что прослеживается, хотя и не всегда отчетливо, обратная связь длины хода куницы и численности мелких млекопитающих. Однако даже такой слабой связи длины хода хищника с численностью его «традиционной» жертвы – белки, по имеющимся у нас материалам, установить не удалось, так же как нет такой связи и с численностью тетеревиных птиц. Только при синхронном увеличении или падении численности двух-трех основных пищевых компонентов такая связь проявляется довольно отчетливо, но такое случается довольно редко.

В течение зимы длина охотничьего хода куницы увеличивается, при этом значения данного показателя в начале и в конце зимы различаются с большой степенью достоверности. Так, в Карелии длина хода куницы, измеренная до 15 февраля, составила 4,7 км ($n = 12$), а в конце зимы (с 15 февраля до 10 марта) – 6,5 км ($n = 20$) при уровне значимости различий $P > 0,95$ (Данилов, 1975б).

Значительно увеличивается также и размер участка, осваиваемого зверьками в это время. Так, по данным уже цитированного Э. Пуллияйна площадь участка самца в начале зимы (декабрь), измеренная в течение 36 дней наблюдений,

составляла 5–15 км², и возрастала до 82 км² в феврале–марте. У самок эти изменения варьировали, соответственно, от 3–8 км² в декабре до 14 км² в феврале–марте.

Необходимо, однако, учитывать, что увеличение подвижности зверей в этот период связано не только с ухудшением доступности корма и снижением численности основных жертв, но также с активизацией половой сферы самцов, имплантацией зародышей у самок и, соответственно, увеличением подвижности зверьков, т. е. проявлением ложного гона.

Выбор куницей места дневки в снежный период в большой мере зависит от погодных условий и наличия различного рода укрытий. По наблюдениям А. А. Насимовича (1948а) на Кольском п-ове, где число дуплистых деревьев весьма ограничено, лишь в трех случаях куница останавливалась на дневку в дуплах стоящих деревьев (табл. 35).

Таблица 35

Местонахождение зимних убежищ куницы в Карелии и на смежных территориях

Укрытие	Число убежищ, абс. (%)		
	Кольский п-ов	Карелия	Ленинградская обл.
На деревьях	4 (10,3)	25 (44,6)	23 (57,5)
в том числе:			
в дуплах	3 (7,7)	19 (33,9)	12 (32,5)
в беличьих гайнах	1 (2,6)	6 (10,7)	10 (25,0)
На земле	35 (89,7)	31 (55,4)	17 (42,5)
в том числе:			
в дуплах упавших деревьев	1 (2,6)	8 (14,3)	1 (2,5)
в кучах валежника	20 (51,2)	13 (23,2)	8 (20,0)
под корнями деревьев, в горах камней, в разрушенных постройках человека	14 (35,9)	10 (17,9)	9 (22,5)

Примечание. Кольский п-ов – данные А. А. Насимовича (1948а), Ленинградская обл. – Г. А. Новикова (Новиков и др., 1970).

В Карелии куница почти одинаково часто останавливается на дневку и на деревьях, преимущественно в дуплах осин и в наземных укрытиях. В Ленинградской обл. она чаще устраивается на деревьях – в дуплах осин и в беличьих гайнах. В Архангельской обл., по данным Н. Н. Гракова (1966), общее количество верховых убежищ хищника почти такое же, как в Карелии и Ленинградской обл., однако там куница чаще останавливается на отдых не в дуплах, а в беличьих гайнах, что, очевидно, связано с меньшим числом старых осин в составе лесов. По наблюдениям того же исследователя (Граков, 1981) прослеживаются сезонные особенности выбора убежищ куницей. В начале зимы куница чаще останавливается на дневку в верховых убежищах (от 57 до 95 % случаев). Во вторую половину зимы при высоком снеговом покрове зверьки чаще отдыхают в наземных убежищах – валежнике, прикорневых пустотах, дуплах упавших деревьях (72–81 % всех убежищ).

Гнездовыми или выводковыми жилищами куницы чаще служат дупла старых сухих или засыхающих, но стоящих осин. Из 8 найденных выводков 6 располагались именно в таких убежищах, 1 – в дупле старой осины, лежащей в штабеле брошенных на вырубке бревен, и 1 – в беличьей гайне.

Питание. Наиболее полный обзор особенностей питания куницы в пределах ее ареала на территории прежнего СССР: состава кормов куницы, встречаемость их в ее питании, его сезонных особенностей выполнен Н. Н. Граковым (1981). В его монографии питание куницы в Карелии характеризуется со ссылкой на нашу с Э. В. Ивантером статью, опубликованную в 1967 г. С тех пор число данных по питанию куницы значительно увеличилось, и мы считаем возможным привести их здесь в сравнении с таковыми соседних территорий (табл. 36).

Таблица 36

**Состав пищи куницы в Карелии и на смежных территориях, встречаемость, %
от числа исследованных проб**

Вид корма	Кольский п-ов		Карелия		Ленинградская обл., снежный период
	снежный период	бесснежный период	снежный период	бесснежный период	
Млекопитающие	72,7	92,8	86,8	92,5	78,1
в том числе:					
землеройки	4,3	6,5	10,9	8,8	3,7
крот	–	–	2,6	1,4	0,9
ёж	–	–	–	–	2,8
мышевидные грызуны	54,6	76,7	37,4	70,6	55,9
белка	6,0	2,0	19,8	10,3	7,4
заяц-беляк	5,1	5,8	5,5	1,4	3,7
падаль	2,7	1,8	10,6	–	3,7
Птицы	45,3	13,2	36,0	32,2	15,5
в том числе:					
тетеревиные	27,1	4,9	25,4	8,8	9,2
воробьиные и пр.	8,4	4,9	8,4	17,6	4,5
яйца птиц	9,8	3,4	2,2	5,8	1,8
Амфибии (лягушки)	1,4	3,4	6,6	20,5	–
Рептилии (ящерицы)	–	4,9	–	1,4	–
Растительные корма	22,4	19,0	10,3	30,8	8,3
в том числе:					
ягоды					
кустарничков	15,4	18,3	4,4	30,8	4,6
ягоды рябины	7,0	0,7	5,9	–	3,7

Примечание. Кольский п-ов – данные А. А. Насимовича (1948), Ленинградская обл. – Г. А. Новикова (Новиков и др., 1970).

В рацион куницы на сравниваемых территориях входит более 40 видов корма, но основное место принадлежит млекопитающим. Несмотря на то, что их видовой состав разнообразнее на юге, основу везде составляют фоновые виды мышевидных грызунов – рыжие и серые полевки, из насекомых – обыкновенная бурозубка и крот, из более крупных – белка, заяц-беляк.

Сезонные изменения питания выражаются в сокращении набора видов, особенно кормов сезонного происхождения – ягод, земноводных и пресмыкающихся, насекомых, воробьиных птиц, их яиц и птенцов. Особенно четко эти различия проявляются в высоких широтах. По данным А. А. Насимовича (1948а) на Кольском п-ове питание куницы в разные сезоны состояло из следующих групп корма, %:

	Бесснежный период (n = 147)	Снежный период (n = 214)
Полевки	89	44
Птицы	18	44
Тетеревиные	6	33
Гады	6	1
Насекомые	14	8
Плоды и ягоды	17	17
Падаль	1	14

Изменяется состав кормов, но главным образом их долевое участие в питании куницы по годам. Это связано с колебаниями численности жертв и урожайности растительных кормов. Так, в Карелии в годы «урожая» белки (1962–1963) ее встречаемость в питании хищника достигала 42,2 %, а в следующий за тем год депрессии численности этого грызуна составляла всего 9,5 %. В пятикратном размере изменялась также встречаемость остатков насекомоядных в желудках и экскрементах куницы в годы их высокой и низкой численности (Данилов, Туманов, 1976а).

Еще большие различия встречаемости отдельных видов корма, в частности, белки и ягод, достигающие 30–50-кратных величин, прослеживаются в Финской Лапландии (Pulliainen, 1980).

Сравнение питания самцов и самок, проведенные Н. Н. Граковым (1981), не выявили каких-либо различий ни в составе, ни в размерах жертв этих групп животных.

Однако если качественный состав питания самцов и самок не отличается, то их упитанность зимой, по нашим наблюдениям в Карелии (n = 323), различалась довольно значительно. Среди самцов преобладали особи с хорошей – 54,3 % и очень хорошей упитанностью – 63,5 %, а у самок – с хорошей – 45,7 и средней – 55,0 % упитанностью. Более того, зверьки с плохой упитанностью встречались только среди самок (Данилов, Туманов, 1976а).

Куница охотится в сумерках и ночью. Днем встречается редко и преимущественно в летнее и осеннее время, в период выхода молодых из гнезд и во время их расселения.

Охотится куница преимущественно на земле. Передвижения ее по деревьям непродолжительны и связаны с охотой на белку или остановкой на дневку. Из 412 км пути куницы, прослеженного в Карелии в 1960-е гг., «верхом» зверьки прошли лишь 8 км (2 %). Число заходов на деревья колебалось от 2 до 22 на 10 км хода (Данилов, 1968). Примерно такие же сведения находим у Н. Н. Гракова (1981), который пишет, что только 1,3 км (1 %) прослеженного пути куницы прошли «грядой» или по деревьям. Однако и цитированные данные, и наши материалы относятся к 1960-м гг., когда на Европейском Севере спелых и перестойных лесов было втрое больше чем сейчас. В настоящее время куница в процессе охоты поднимается на

деревья так же часто, но передвигается по их кронам крайне редко, поскольку участки спелых хвойных насаждений, в которых хищник мог бы передвигаться «верхом», преследуя белку или уходя на дневку, невелики и разбросаны среди зарастающих вырубок, молодняков и средневозрастных насаждений.

Лесная куница – один из самых успешных «охотников» среди хищников, обитающих в наших лесах. Более 60 % ее охот заканчиваются удачно (табл. 37).

Таблица 37

Характеристика охотничьей деятельности куницы в Карелии, % удачных охот

Жертва	Северная Карелия (n = 80)	Южная Карелия (n = 150)
Белка	20,0	18,6
Мышевидные грызуны	36,3	26,6
Тетеревиные птицы	6,2	14,7
Прочие животные	1,2	3,4
Всего	63,7	63,3

В данной таблице представлены сводные материалы троплений исследователей и охотников-корреспондентов. Но и по личным наблюдениям успешность охот куницы оказалась лишь немногим ниже: удачных охот за зайцем было 5,2 %, мышевидными грызунами – 57,9, тетеревиными птицами – 26,3 %. Результативность охот за белкой (их было 10) установить не удалось. Всего успешных охот было более 50 % и только две куницы из 19 не добыли пищи на земле (Данилов, 1968).

Ближкие к нашим данные находим у Г. А. Новикова (Новиков и др., 1970). Из 17 куниц, за которыми велось наблюдение, лишь один зверек ничего не поймал за всю охоту. По материалам финских исследователей (Nyholm, 1970), успешных охот у куницы бывает не менее 50 % от общего их числа.

Охотничий путь куницы не столь извилист как у более мелких куньих – горноста, хорька, тем не менее, в местах охоты на мышевидных грызунов ее следы часто пересекаются, зверек двигается шагом, залезает под валежник, в кучи порубочных остатков, исследует каменные гряды. После охоты зверек некоторое время перемещается почти по прямой, используя при этом пограничные зоны биотопов. Форма суточного наследа разнообразна (рис. 65). Периодичность посещения одних и тех же районов охоты – 5–7 дней.

Сезонных перемещений куницы, напоминающих кочевки, ни в Карелии, ни в других областях Северо-Запада не отмечено. Вместе с тем Н. Н. Граков (1981), ссылаясь на многочисленные сведения охотников-корреспондентов, сообщает об очень высокой подвижности куниц в осенне-зимний сезон 1950–1951 гг. Эти перемещения животных имели определенное направление и выглядели как миграция. Автор предполагает, что это было связано с низкой численностью и мышевидных грызунов, и белки, а само явление напоминало «голодные» миграции соболей, описанные Г. И. Монаховым (1967). Очевидно, было бы правильнее назвать подобные перемещения куниц непериодическими перемещениями, поскольку никакой цикличности этих явлений в жизни вида на равнинных территориях не наблюдается.

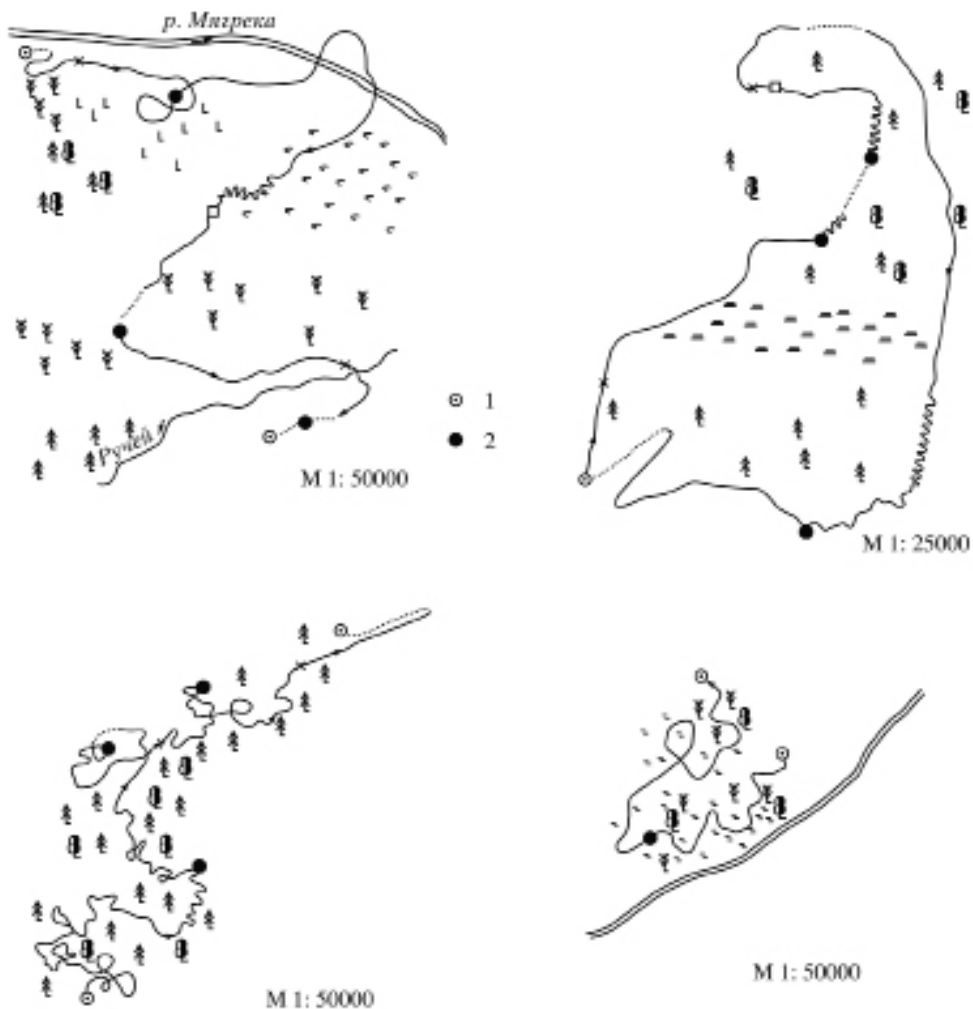


Рис. 65. Типы охотничьих ходов лесной куницы:

1 – место дневки, 2 – успешная охота

Размножение. Структура популяции. Половой зрелости часть зверьков достигает на втором году жизни. По наблюдениям разных исследователей таких животных может быть от 10–15 % (Старков, 1947; Данилов, 1967г), до 35–82 % (Грибова, 1956; Котов, Рябов, 1963; Граков, 1981), что, очевидно, связано с географическим положением регионов и их ландшафтно-климатическими особенностями. У остальных самок течка наступает на третьем году. В неволе, в том числе и при разведении зверьков на фермах, большинство самок приходят в течку на третьем году жизни (Граков, 1981).

Основные явления в жизни куниц, связанные с размножением – сроки гона, рождения молодых, продолжительность беременности – были установлены еще П. А. Мантейфелем (1928, 1933, 1934). В последующем они были значительно уточнены и дополнены.

По нашим наблюдениям в природе, «ложный гон» или увеличение подвижности самцов в Карелии начинается в марте. В это время активизируются и процессы образования и формирования в семенниках самцов – сперматоцитов 2-го порядка и сперматид – клеточных элементов, предшествующих появлению зрелых половых продуктов – сперматозоидов, которые впервые зарегистрированы в придатках семенников в конце мая. Обратное развитие генеративного эпителия семенных канальцев начинается уже в конце августа. Таким образом, сперматозоиды присутствуют в семенниках взрослых самцов в течение июня–августа (Данилов, Туманов, 1972). Очевидно, все это время самцы сохраняют способность к продуктивному спариванию.

У взрослых самок активизация физиологического состояния генеративных органов – подготовка к имплантации зародышей – начинается в конце февраля. Этот процесс и собственно имплантация продолжается до середины – конца марта, переходя затем в собственно беременность, которая продолжается около полутора месяцев.

Рождение молодых приходится на конец апреля – начало мая, о чем свидетельствуют и данные нахождения щенков в гнездах в природе, и рождение их в неволе (Данилов, Туманов, 1976а). Вместе с тем, известны и очень ранние сроки щенения куниц. Так, Н. Н. Граков (1981) приводит случаи появления молодых на биостанции ВНИИОЗ 27 марта и 2 апреля.

Судя по состоянию половой сферы взрослых самок, предтечковое состояние у них начинается в конце мая – начале июня; с этого времени и начинается гонный период. Наиболее активно он проходит в конце июня – июле и завершается в начале августа.

Плодовитость куниц в Карелии в среднем составляет 3,3 щенка на самку ($n = 34$). Наиболее обычны пометы из 3 (41 %), 4 (24 %) и 2 (20 %) щенков (Данилов, 1967г). Максимально известное число щенков в выводке – 8 было зарегистрировано в соседней с Карелией Архангельской обл. и некоторых других регионах (Граков, 1969).

Изучение полового состава зверьков в промысловых пробах свидетельствует о некотором хотя и незначительном преобладании самцов в популяции куницы в Карелии. Из 1286 шкур и тушек самцов здесь было 53,8 % (Данилов, 1967г). Близкое соотношение самцов и самок, по результатам анализа такого же материала, регистрировалось и во всех соседних с Карелией регионах: в Ленинградской обл. ($n = 220$), самцов было 52,3 % (Новиков, 1970), в Архангельской обл.: по тушкам ($n = 238$) – 51,5, по шкуркам ($n = 690$) – 52,6, в Вологодской ($n = 282$) – 52,1 % (Граков, 1981).

В отдельные годы соотношение полов изменяется весьма существенно. Так, в течение пяти охотничьих сезонов в начале 1960-х гг. в Карелии самцы составляли: 1961 – 47,8 %, 1962 – 60,0, 1963 – 50,6, 1964 – 52,2, 1965 г. – 58,6 % (Данилов, Ивантер, 1967). Это были годы высокой численности и самого высокого уровня опромышления ресурсов вида, когда в год добывали от 2500 до 3500 куниц.

Прослеживаются различия полового состава в разных возрастных группах животных. У щенков в гнездах соотношение, равное 1 : 1, среди зверьков до 2-х лет преобладают самки, однако, среди куниц старших возрастов, напротив, самцов было значительно больше, чем самок:

Возраст животных	n	Доля самцов, %	Доля зверьков, % данного возраста
Молодые:	74		43,5
до 2-х месяцев	23	52,2	
6–9 месяцев	51	45,1	
Взрослые:	96		56,5
1,5–2 года	41	43,9	24,1
2,5–3 года	30	60,0	17,6
3,5 года и старше	25	80,0	14,8

Аналогичные изменения половой структуры популяции лесной куницы в 1949–1962 гг. описаны Н. Н. Граковым (1970, 1981) на Европейском Севере России. Как и в нашем примере, среди зверьков в возрасте одного года самки преобладали (в среднем – 54,5 %), но затем во всех возрастных группах они составляли в среднем 40,8 %. Автор предполагает, что это связано с ростом численности вида в годы сбора материала.

Подобные возрастные изменения соотношения самцов и самок могут быть также связаны с большей естественной смертностью взрослых самок, интенсивно расходующих энергетические ресурсы организма в период выведения потомства и вступающих в зиму с худшей упитанностью, чем самцы, о чем говорилось выше.

Возрастной состав куниц, добытых в процессе промысла, несколько отличается от приведенного выше, поскольку первые данные включают и самых молодых зверьков, число которых к началу промысла станет меньше. По результатам изучения промысловой пробы (n = 195) сеголетков было – 35,9 %, животных в возрасте 1,5–2 года – 27,7, 2,5–3 года – 19,5, а старше 3-х лет – 16,9 % (Данилов, 1968).

Наиболее детально возрастной состав населения куницы Европейской части России, но опять-таки по данным добычи животных, был проанализирован Н. Н. Граковым (1981). По его мнению, с которым нельзя не согласиться, эти данные в большой степени зависят от времени сбора материала и интенсивности опромышления ресурсов вида в том или ином регионе. В разных районах доля сеголетков изменялась от 21,2 до 83,5 %. В первом случае очевиден перепромысел и следующая затем низкая численность вида, во втором – слабое опромышление и благополучное состояние популяции.

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. Куницы в Карелии заражены гельминтами на 89,1 %. Большинство зверьков инвазировано нематодами – 87,7 %, реже цестодами – 9,6 % и трематодами – 6,1 % (Шахматова, 1964). Наиболее распространенные и, по-видимому, патогенные среди всех гельминтов – это *Skrjabingylus petrovi* и *Filaroides martis*. Экстенсивность заражения куницы в Карелии первым – 71,0 % и вторым – 56,3 %. Е. К. Когтева и В. Ф. Морозов (1970), изучавшие зараженность куниц скрябингилюсами и филяроидесами в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях, получили очень близкие к карельским данные. Интенсивность скрябингилюсной инвазии на Северо-Западе России была довольно значительна – в среднем на одного зверька приходилось 11,6 гельминтов, а максимальное их число было 53 экз. Интенсивность филяроидесной инвазии составляла от 1 до 7 очагов. По мнению цитированных выше авторов, существует некоторая связь численности куницы и экстенсивности ее зараженности – в годы высокой

численности она увеличивается, а в годы низкой – снижается. К такому же заключению пришел несколько раньше и Н. Н. Граков (1962). Он же отмечает, что скрябингилез поражает животных, зараженных филяриидесом более интенсивно, что усиливает вредное воздействие этих гельминтозов. Это выражается прежде всего в снижении упитанности зверьков. Так, на Европейском Севере (сборы Н. Н. Гракова, 1981) более половины – 52 % зверьков, не имеющих гельминтов, были хорошей упитанности – 38 % – средней и только 10 % – плохой. Среди животных, имеющих паразитов, с хорошей упитанностью было 22,1 %, со средней – 47,3 % и плохой – 30,6 % особей. Именно подобное косвенное влияние гельминтов, ведущее к ослаблению организма, очевидно, и является главным отрицательным воздействием паразитов, поскольку прямых указаний на гибель зверьков по этой причине никто из исследователей не приводит.

Опасных врагов, способных повлиять на ход численности куницы, у нее нет. Отношения куницы с другими хищниками и более мелкими, и крупнее ее, не носят острого конкурентного характера и не оказывают влияния на ее численность. Широкий спектр ее питания, включающий и значительное количество растительных кормов, в том числе и зимой (рябина), дают кунице значительное превосходство над другими хищниками с преимущественным питанием одной группой корма, такой как, например, мышевидные грызуны.

Движение численности. Численность куницы за обозримый период изменялась довольно значительно, о чем свидетельствуют и данные пушных заготовок, и результаты учетов численности (рис. 66).



Рис. 66. Изменение численности лесной куницы в Карелии:

по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – заготовки шкурок, шт. (2), по оси ординат: б – численность, следов на 10 км (1)

Если считать, что годы максимальных заготовок шкурок куницы совпадали с годами наивысшей ее численности, то с начала 1920-х гг. таких подъемов было семь. Они приходились на 1922, 1932, 1947, 1956–1957, 1965, 1976 и 1985 гг. (см. рис. 66), демонстрируя 8–10-летнюю периодичность. Более того, последние три подъема действительно совпадали с пиками численности куницы, установленными путем зимних учетов животных.

Резкое снижение численности куницы, которое немедленно сказалось на заготовках ее шкурок, произошло в 1934–1938 гг. После этого, в 1939 г. промысел куницы был запрещен. В результате охраны численность вида постепенно восстанавливалась и к началу 1950-х гг. достигла максимума. С того времени и до середины 1960-х гг. численность куницы сохранялась на высоком уровне. В эти же годы максимальных размеров достигла и добыча куницы (см. рис. 66), хотя заготовки шкурок колебались по годам с интервалом в 2–3 года. Подобное явление отмечалось и в других областях Северо-Запада (Морозов, 1970б) и, очевидно, свидетельствует о естественных динамических процессах в популяции хищника.

Материалы учетов куницы (см. рис. 66) не позволяют с уверенностью говорить о существовании четкой периодичности динамики ее численности, вместе с тем и по этим данным прослеживаются флуктуации населения вида, с подъемами, следующими через 8–12 лет.

Среди факторов, определяющих изменение численности куницы, в первую очередь следует назвать охотничий промысел. Чрезмерный пресс охоты в начале 20-го столетия привел к длительной и глубокой депрессии численности вида, что и потребовало специальных мер охраны.

Естественные факторы, в том числе и обеспеченность кормами, очевидно, обуславливают малые 2–3-летние и «большие» 8–12-летние циклы изменения численности, при этом значение имеет общее состояние кормовой базы, а не какой-либо одной группы кормов. Данное предположение объясняется отсутствием четкой зависимости между численностью куницы и обилием в отдельности – белки, мышевидных грызунов, тетеревиных птиц и рябины. Все наблюдавшиеся подъемы численности вида следовали за годами, благоприятными по сумме 2 или 3 групп кормов хищника.

Мы считаем возможным вслед за Н. Н. Граковым (1981) повторить, что предполагать влияние внутривидовых механизмов регуляции численности куницы на Европейском Севере России оснований нет. Одновременно следует признать обоснованным мнение этого исследователя, высказанное им в цитированной выше монографии, о том, что абиотические факторы, определяющие динамику численности этого вида, следует признать первичными, а внутривидовые – вторичными.

Практическое значение. В недалеком прошлом куница в стоимостном выражении составляла основу пушных заготовок многих регионов Европейского Севера России. Этот зверек всегда был желанной добычей охотника и обеспечивал его заработок от охоты. Сейчас, когда централизованных закупок пушнины больше нет, у охотников появилась возможность обеспечить пушиной свою семью, что многие и делают. Возрождается и постепенно вытесняет капканный промысел

охота на куницу с собакой, при этом все чаще охотники используют карело-финских лаек (финский шпиц). Эти собаки одинаково хорошо работают и на глухаря, и белку, и куницу, а охота на куницу все больше и больше приобретает спортивный характер.

Росомаха – *Gulo gulo* L.

Размеры обитающей в Карелии и на Кольском п-ове росомахи соответствуют таковым номинальной формы – *Gulo gulo gulo* L. Вес тела взрослых самцов ($n = 8$) в среднем 11,5 (10,4–12,5) кг, самок ($n = 4$) – 9,6 (9,1–10,2) кг. Длина тела самцов – 794 (750–820) мм, хвоста – 188 (180–200), у самок те же показатели составляли – 767 (750–785) и 185 (180–190) мм (Данилов, Туманов, 1976а).

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Северная граница распространения росомахи проходит далеко за пределами Карелии и совпадает с береговой линией Баренцева и Белого морей. Известны встречи зверей и на крупных островах Белого моря. Южная граница ареала еще в 1960-е гг. проходила по северным районам Ленинградской обл. (Данилов и др., 1973, 1979). Однако уже в конце 1970-х гг. отмечены только единичные встречи следов росомах на северном и северо-восточном побережье Ладожского озера. В следующие десятилетия в Карельском Приладожье следы хищника наблюдали только в 1984, 1986 и 1988 гг. (в последнем всего 5 следов на 2057 км маршрута). С тех пор и до самых последних лет, т. е. почти 20 лет следы хищника в южных районах Карелии не встречались. В начале нового столетия одиночные заходы росомах были зарегистрированы в процессе зимних учетов: в 2001 г. на муниципальной территории г. Сортавалы в р-оне пос. Вяртсиля, в 2002 г. в Питкярантском р-оне, окрестности д. Погранкондуши, в 2003 г. – в Прионежском р-оне, близ д. Шокши (рис. 67). С уверенностью можно утверждать, что это были именно заходы, а не процесс восстановления ареала.

Сокращение ареала и численности вида происходило и в Ленинградской обл., где росомаха стала встречаться лишь единично даже в самых северных и лесистых районах – Подпорожском и Лодейнопольском – уже в начале 1980-х гг.

Восточнее – в Вологодской обл. южная граница ареала вида проходит несколько южнее. Следы росомахи, по данным Б. В. Новикова (1993), регулярно встречались в конце 1980-х гг. в пограничном с Карелией Вытегорском р-оне. Вместе с тем он же (Б. В. Новиков) пишет, что в Архангельской обл., где росомаха отмечается регулярно, она «не посещает обычно только Каргопольский и Коношский районы». Это кажется несколько странным, поскольку и в Пудожском р-оне Карелии, граничащим с Каргопольским р-ом, и в Вытегорском р-оне Вологодской обл., расположенном южнее Каргопольского, росомаха обитает постоянно.

Суммируя приведенные данные, приходится констатировать, что всего за 25–30 лет вид отступил на север на 50–70, а местами на 100 км (см. рис. 67).

В Карелии росомаха обычна в северных районах – Лоухском, Калевальском, Кемском, Беломорском, реже встречается в Муезерском, Сегежском, Суоярвском и Медвежьегорском районах. В среднем в подзоне северной тайги относительная численность вида – 0,2 (0,07–0,22) следа, а в отдельных районах в те же годы достигала 1 следа (0,96 – Лоухский р-он, 1970 г.) на 10 км маршрута.

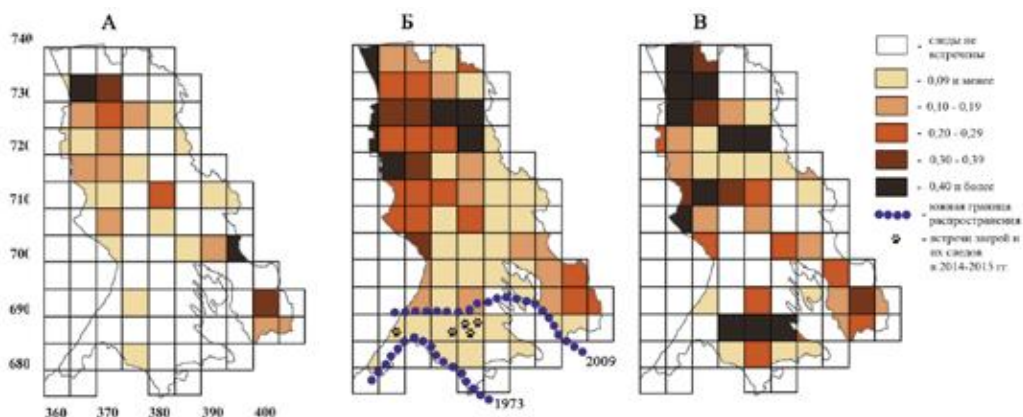


Рис. 67. Распространение и численность росомахи в Карелии:

А – год наименьшей численности, Б – средние показатели за годы наблюдений (1990–2014 гг.), В – год наименьшей численности, следов на 10 км

В подзоне средней тайги относительная численность хищника почти на порядок ниже и в среднем составляет – 0,023 (0,005–0,055) следа на 10 км маршрута. При этом годы наибольших значений показателя учета в последнее десятилетие в северной и в средней тайге совпадают и приходятся на 2003–2004 гг. Это позволяет предположить, что появляются первые признаки роста численности вида в обеих подзонах (рис. 68).

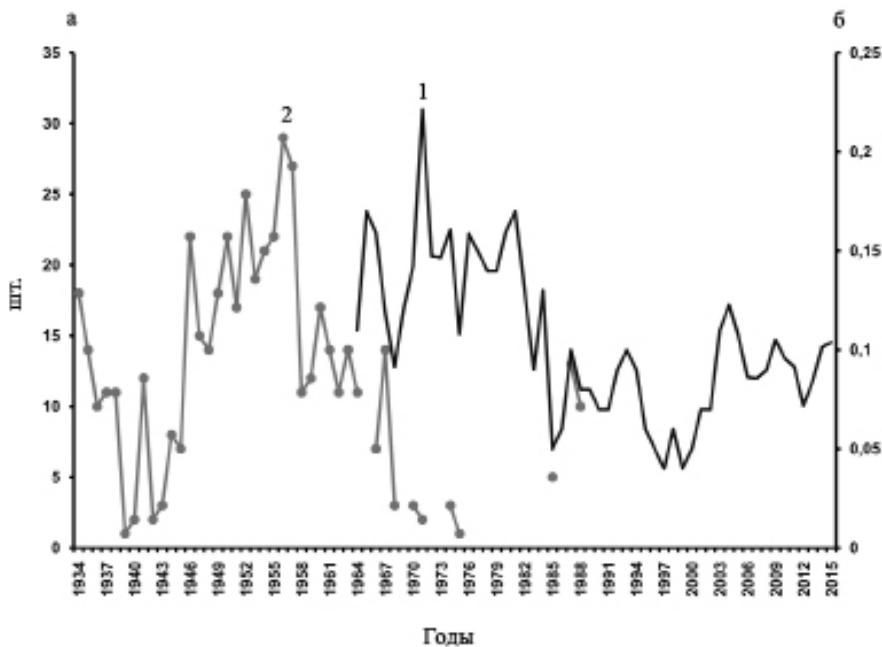


Рис. 68. Изменение численности росомахи в Карелии:

по оси абсцисс – годы; по оси ординат: а – заготовки шкур, шт. (2), по оси ординат: б – численность, следов на 10 км (1)

Общая численность вида в пределах Северо-Запада России в конце 1960 – начале 1970-х гг. оценивалась в 700–1000 экз. (Данилов, Туманов, 1976а). Однако уже в начале – середине 1980-х гг. на Кольском п-ове оставалось всего 200 (Макарова, 1984), а в Карелии – 200–230 зверей (Данилов, 1994). В настоящее время наметилась тенденция роста численности вида, что произошло, очевидно, благодаря почти десятилетнему запрету охоты на росомуху во всем Карело-Мурманском крае.

Значительно, почти вдвое, увеличилась численность росомыхи и в соседней Финляндии. В 1980-е гг. там насчитывалось 60–70, а в середине 1990-х уже более 120 зверей (Nyholm, 1996b).

Росомаха – вид эвритопный, к тому же ходит она очень широко и, перемещаясь, посещает все типы угодий. Существует некоторая сезонная изменчивость размещения животных в зависимости от наличия корма в тех или иных биотопах и прежде всего от распределения оленей.

На Кольском п-ове, по наблюдениям А. А. Насимовича (1948г), зимой росомаха держится преимущественно в борах, на старых гарях и в горных тундрах. Летом ее распределение более равномерно и животные встречаются и в горной тундре, и в лесной зоне – в борах, ельниках, по берегам рек и озер.

По нашим наблюдениям в Карелии (Данилов, Туманов, 1976а) в конце зимы росомаха тяготеет к соснякам различных типов (29,1 % от 195 км – общей протяженности вытروпленных ходов зверей), гладким и с редким сосняком болотам (27,6 %) и зарастающим вырубкам (21,7 %). Заметно реже ее следы отмечены в ельниках (12,9 %), по берегам и на льду водоемов (7,4 %) и в лиственных лесах (1,3 %). В конце зимы, когда лесные северные олени часто кормятся древесными (бородатыми) лишайниками, которые наиболее обильно покрывают ели, произрастающие узкими полосками ельников по берегам рек, здесь же встречаются и следы росомых.

Участок обитания. Жилища. Относительная равномерность распределения росомыхи по станциям в известной мере объясняется ее большой подвижностью. В Карелии, по материалам троплений 10 зверей, их суточный ход колебался от 2,5 до 35, составляя в среднем – 19,5 км (Данилов, Туманов, 1976а). Сходные данные приводятся и В. П. Тепловым (1955) для Печоро-Илычского заповедника, где средняя длина охотничьего хода хищника ($n = 12$) равнялась 21 (8–45) км.

Б. В. Новиков (1993), ссылаясь на материалы Окского госзаповедника и Госохотучета РСФСР, указывает, что в соседней с Карелией Архангельской обл. средняя протяженность охотничьего хода хищника составляет 18,8 км ($n = 10$). Таким образом, в северотаежных регионах длина охотничьего поиска хищника в среднем составляет 20 км.

Наибольшая протяженность хода, измеренная П. Кроттом (Krott, 1959), изучавшим росомуху в Шведской и Финской Лапландии, равнялась 70 км. О весьма значительных размерах даже части пути росомых, превышавших 20 км и прослеженных в Лапландском заповеднике, сообщают А. А. Насимович (1948г) и О. И. Семенов-Тян-Шанский (1982). Они считают росомуху зверем широко кочующим и оценивают размер его индивидуального участка в 200–2000 км². В противоположность этому П. Кротт, изучавший росомуху, как уже упоминалось, на севере

Швеции и Финляндии, т. е. в условиях, сходных с таковыми в Лапландском заповеднике, считает росوماху не бродячим, а вполне оседлым зверем. Одновременно он пишет о том, что размеры участка обитания хищника очень изменчивы – от 200–300 до 1000–1600 км². Структура же участка, по мнению этого исследователя, относительно постоянна, а территория самца может включать в себя 2–3 меньших по площади участка самок (Krott, 1959).

По нашим наблюдениям, у росوماхи, в противоположность другим куньим, охотничьи участки не имеют ни строгих границ, ни нейтральных зон между ними. Это заключение совершенно совпадает с мнением А. А. Насимовича (1948г), который считает, что «...охотничьи участки росوماх почти никогда не бывают разобцены или сколько-нибудь обособлены».

Площадь обитания особи, по мнению цитированного выше А. А. Насимовича, может включать в себя территорию всего Лапландского заповедника, простиравшегося в те годы на 140 тыс. га. В то же время здесь в марте 1941 г. на площади 4 × 5 км жило оседло не менее трех росوماх. Причина была в том, что на этой территории тогда лежало несколько туш домашних и диких оленей, зарезанных волками.

Эти звери обычно охотятся в одиночку, но при наличии крупной добычи собираются по несколько особей (2–4) и держатся вокруг этой добычи пока не съедят всю. Мы имели возможность трижды наблюдать подобные скопления хищников. Об этом же сообщают охотники-корреспонденты (Данилов, Туманов, 1976а).

В районах северного оленеводства росوماха постоянно держится вблизи больших стад оленей, сопровождая их во время кочевков. В этих случаях звери ведут бродячий образ жизни, не имея постоянного участка обитания, за исключением времени выведения потомства.

На протяжении всего года росوماха постоянных жилищ не имеет. Это объясняется почти ежедневными длительными перемещениями, которые звери совершают в поисках пищи. Временными убежищами для зверей служат лесные завалы, ниши и пустоты в скалистых местах, в укрытиях за ветровальными деревьями. Из лежек росوماх, зарегистрированных во время троплений, 4 располагались в расщелинах скал, 3 – в корнях ветровальных елей, 2 – в нагромождениях валежника на краю вырубке, 2 – на небольшом возвышении на открытой вырубке, 2 – в густом мелком ельнике, 2 – на островке леса среди болота у комля старой сосны и густой ели, 1 – на берегу озера у валежины, 1 – у развалин охотничьей избушки.

Гнездовые жилища, часто их называют берлогами, устраиваются в хорошо защищенных от непогоды местах и частично достраиваются зверем: выкапывается ложе, сгребается подстилка из старых листьев, мха, сухой травы и т. д. Из 7 известных гнездовых убежищ 4 располагались в расщелинах скал и нагромождениях камней, 2 – в буреломе под стволами упавших деревьев, 1 – под ветровальной елью. Одно из гнезд было найдено в апреле. Оно представляло собой углубление, выкопанное в снегу до самой земли, на которой без всякой подстилки лежали 4 щенка росوماхи.

Интересные данные по местонахождению и устройству выводковых нор (берлог) в Финляндии приводит Э. Пуллиайнен (Pulliainen, 1968). Большинство из 31 берлоги представляли собой норы 1–40 м длиной, выкопанные в снегу, т. е. щенки

росомах были защищены от холода толщиной снега, плотным мехом и тем, что держались скученно, в клубке; 81 % всех убежищ находились на склонах холмов.

Питание. Состав пищи росوماхи в Карелии значительно отличается от такового в других частях ее ареала. На Кольском п-ове (Насимович, 1948г) основу ее питания составляют копытные звери, встречаемость которых в питании хищника в разные годы варьирует от 45 до 74 %, при этом доля северного оленя составляет, соответственно 25–74 %. Даже в лесной зоне встречаемость оленя в питании росомахи составляет 32 %. Велика здесь также составная часть тетеревиных птиц, особенно глухаря в лесной зоне (32 %), а в годы интенсивного расселения бобра и роста его численности встречаемость этого грызуна в питании росомахи достигала 10 %.

Вследствие малочисленности волков на Кольском п-ове, остатками добычи которых обычно пользуются росомахи, они вынуждены чаще и активнее охотиться самостоятельно.

В Карелии в желудках и экскрементах росомахи остатки северного оленя встречаются в полтора раза реже, чем лося (табл. 38). Это объясняется меньшей численностью оленя в Карелии и отсутствием здесь домашнего оленеводства, с одной стороны, а с другой – более высокой численностью лося, что сопровождается высокой численностью волка и большим размером использования популяции лося, а, соответственно, и большим числом остатков жертв волков и промысла лося, которыми и кормятся росомахи.

Таблица 38

Состав зимней пищи росомахи в Карелии и на Кольском п-ове, встреч, %
(по: Данилов, Туманов, 1976; Насимович, 1948)

Вид корма	Карелия	Кольский п-ов (1940–1941 гг.)
Млекопитающие	97,4	82
в том числе:		
лось	36,9	–
северный олень	23,7	74
заяц-беляк	13,2	–
мышевидные грызуны	7,9	22
домашние животные	15,7	–
Птицы (тетеревиные)	10,5	28
Растительные корма	5,2	3

В последние годы, очевидно, вследствие повсеместного распространения и роста численности бобров в Карелии, росомаха все чаще пытается охотиться за этими грызунами. Мы неоднократно регистрировали подходы росомах к бобровым полыньям и попытки разрушить бобровые хатки. Известны также случаи разрушения хищниками ондатровых хаток, однако были эти охоты успешными или нет, осталось неизвестно.

Во всех описаниях зоологов, рассказах охотников, наблюдавших охоту росомах на крупных животных, главным образом оленей, говорится о длительном пресле-

довании жертв и отдельных особенно травмированных животных, и целых стад. В этом отношении совершенно справедливо высказывание О. И. Семенова-Тян-Шанского (1982) о том, что в любом стаде найдется несколько слабых или больных животных, которые рано или поздно и становятся жертвами хищника.

Росомаха – преимущественно сумеречное и ночное животное. Однако в марте–апреле в северных районах Карелии и в Мурманской обл. росомаху нередко встречали в дневное время. Некоторые исследователи: П. Кротт (Krott, 1959), А. А. Насимович (1948г) и О. И. Семенов-Тян-Шанский (1982) считают, что у этого зверя нет четкого суточного ритма.

Зимой росомаха обычно охотится в одиночку. Весной, в период гона иногда наблюдали охоту пары зверей. При наличии крупной добычи росомахи могут собираться по 2–4 особи и вместе кормиться остатками жертвы, пока она не будет съедена полностью. Эта особенность поведения росомахи привела в ряде мест к драматическому сокращению численности или полному исчезновению этих животных. Это произошло в годы широкого использования фторацетата бария для уничтожения волков. Нам известны неоднократные случаи гибели 2–3 росомах, кормившихся у волчьей привады, «заряженной» ядом, и в Карелии, и на севере Ленинградской обл.

Ход зверя во время охоты прямолинейный, без резких отклонений в стороны. Однако от крупной добычи росомахи далеко не уходят, в результате местность в радиусе 2–3 км от туши оленя или лося бывает испещрена следами хищников. Они часто ходят по лыжне следам снегохода, оленьим и лосиным тропам.

Мы проанализировали действия росомах в процессе охоты по материалам троплений зверей на севере Карелии (Данилов, Туманов, 1976а). На 195 км пути отмечены следующие действия зверей:

Кормилась у туши лося	3 раза
Кормилась у туши оленя	2 раза
Откопала из-под снега внутренности лося и кормилась	3 раза
Преследовала оленей (двигалась по их следам)	20 км
Шла по следам лосей	7,5 км
Подшла по выходной тропе волков к остаткам зарезанного ими лося и кормилась	2 раза
Шла по следам лисицы (около 500 м), откопала и доела остатки ее добычи (заяц)	1 раз
Охотилась на зайца	3 раза
из них удачно	1 раз
Охотилась на тетеревиных птиц (в лунках)	11 раз
из них удачно	2 раза
Подходила к старым лункам тетеревов	7 раз
Копалась в снегу	17 раз
Шла по лыжне	5 км

В случае необходимости росомаха легко взбирается на деревья, где иногда прячет остатки добычи. Так, в феврале 1974 г. в окрестностях Костомукши на сосне, на высоте 2,5 м, в развилке сучьев была обнаружена обглоданная задняя нога лося. Судя по следам, лось был зарезан волками, значительная часть туши съедена ими.

Росомаха, подобрав остатки, вес которых составлял не менее 25 кг, затащила их на дерево. Таким образом, хотя росомаха и не делает настоящих запасов пищи, но при ее обилии растаскивает часть корма, пряча в снегу или на деревьях.

Размножение. Результаты гистологического анализа генеративных органов молодых росомах, выполненного нами ранее (Данилов, Туманов, 1976а), позволяют констатировать, что и самцы и самки становятся половозрелыми в возрасте 2 лет. Подтверждение этому находим в работах американских исследователей (Write, Rausch, 1955; Rausch, Pearson, 1972), которые считают, что половая зрелость большинства самцов и самок наступает в 14–15 и лишь у некоторых в 28–29 месяцев. Вместе с тем П. Кротт (Krott, 1959, 1960) считает, что в природе и самцы и самки росомахи становятся половозрелыми лишь в четырехлетнем возрасте, но первая течка в неволе им отмечалась у самки в возрасте 3-х лет. Столь позднее вступление в размножение особей вида с довольно короткой продолжительностью жизни вызывает некоторые сомнения.

Активизация половой сферы самцов, свидетельствующая о первых признаках гона, становится заметной в начале февраля, а уже в начале – середине марта семенники вырабатывают зрелые половые продукты, т. е. самцы становятся способны к продуктивному спариванию.

Взрослая самка, добытая в середине февраля, была беременна. Другая, добытая через месяц, находилась в состоянии, близком к предтечке, а микроскопический анализ генеративных органов самки в начале апреля свидетельствовал о наступлении эструса.

Эти данные, а также внешние проявления гона – характерные метки на следах самок, встречи парных следов животных позволяют считать, что гон у росомах в Карелии приходится на апрель–май. В Финноскандии, по мнению Э. Пуллиайнена (Pulliainen, 1968), спаривание росомах происходит в конце мая – июне.

Сравнительный анализ сроков гона и рождения молодых, проведенный нами ранее, не позволил выявить сколько-нибудь значительных географических различий показателей размножения росомах. Так в местностях, прилегающих к Полярному кругу (Таймыр, Архангельская обл., Печоро-Илычский заповедник, Карелия, Финляндия, Аляска), гон растянут и проходит с апреля по сентябрь. В средних широтах – в зоопарках Москвы и Копенгагена спаривание росомах наблюдали в июне–июле, т. е. в пределах тех же сроков (Данилов, Туманов, 1976а).

Беременность протекает с длительной задержкой имплантации и, по наблюдениям в зоопарках, длится 7–9 месяцев.

Молодые – в среднем 2,5 (1–4) появляются в конце зимы – начале весны (февраль–апрель). Э. Пуллиайнен (Pulliainen, 1968) сообщает о находке новорожденных щенков в Финской Лапландии в конце января и в начале февраля, оговариваясь при этом, что массовое щенение имеет место в конце февраля – марте. По нашим наблюдениям и сведениям охотников-корреспондентов, из 8 гнезд со щенками в одном был 1 щенок, в трех – 2, в двух – 3, в одном – 4 щенка. По тем же данным к осени на одну самку остается 2 щенка, т. е. отход молодняка в первые полгода жизни не превышает 20 %. По данным В. Я. Паровщикова (1964) плодовитость росомахи несколько меньше – в среднем – 2,2 щенка (n = 6).

Э. Пуллияйнен (Pulliainen, 1968), обобщая данные по плодовитости росوماхи в Северной Европе, основанные на подсчете щенков в 161 выводке, определяет средний размер выводка в 2,5 щенка. При этом в Финляндии по данным разных авторов это показатель варьировал от 2,2 ($n = 13$, Krott, 1959) до 2,6 ($n = 46$, Siivonen, 1956; $n = 37$, Pulliainen, 1968), а в Швеции был – 2,5 щенка ($n = 38$, Zetterberg, 1945).

В конце осени или несколько позже происходит распад выводков. Повзрослевшие щенки держатся некоторое время в пределах материнского участка. По свидетельству В. П. Теплова (1955) молодые росوماхи, добытые в начале зимы, по размерам существенно не отличаются от взрослых и могут охотиться самостоятельно.

В промысловой пробе всего из 22 тушек и шкур росوماхи самцы составляли 68 %, сеголетов было 22 %. В материалах цитированного выше В. П. Теплова ($n = 28$) самцов было 17 экз. (61 %).

Движение численности. Численность росوماхи в Карелии не оставалась постоянной, однако заметить какую-либо периодичность ее изменений по данным статистики пушных заготовок и учета численности (см. рис. 68) весьма затруднительно. Если принять, что годы максимальных заготовок шкур соответствуют максимальной численности вида, как это очевидно для ряда других пушных зверей, то подъемы и спады численности росوماхи следовали через 9–12 лет (см. рис. 68).

В начале – середине 1980-х гг. в Карелии началось драматическое сокращение численности и области распространения росوماхи. Причины мы уже называли – это широкое и бесконтрольное использование яда при попытке регулирования численности волка в 1960–1980-е гг., а также активное преследование росوماх с использованием снегоходов, которые особенно широко стали распространяться в Карелии и на Кольском п-ове именно в начале 1980-х гг.

В настоящее время охота на росوماху в Карелии запрещена, наблюдается постепенный рост численности вида. Одновременно увеличивается, хотя и медленно, численность хищника на Кольском п-ове и в Финляндии (Nyholm, 1996b; Pulliainen et al., 1998).

Барсук – *Meles meles* L.

Барсук, обитающий в Карелии и на смежных территориях, характеризуется довольно крупными размерами тела и черепа и относится к среднерусской форме. Вес тела животных очень сильно изменяется по сезонам, в результате в конце осени звери весят почти вдвое больше чем в начале лета. В среднем взрослые самцы ($n = 18$) весят 8,6 (6,1–22,3) кг, самки ($n = 14$) – 8,2 (5,3–20,5) кг, при длине тела, соответственно, самцов – 718 (583–890), самок – 686 (598–782) мм.

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. В Карелии проходит северная граница распространения вида, однако, изобразить ее линией, соединяющей крайние точки добычи животных, весьма затруднительно. Самым северным пунктом добычи барсука в Карелии по-прежнему остается названное М. Я. Марвиным (1959) место между деревнями Рувозеро и Тумча Лоухского р-она (66°10' с.ш.). Здесь же у М. Я. Марвина находим список деревень, в окрестностях которых в разные годы добывались барсуки: Сундозеро, Ладвозеро, Лувозеро, Рагозеро, Войница, Пизьмогуба, Поньгогуба (рис. 69). Мы располагаем

также данными о добыче зверей в 1960–1970-е гг. близ пос. Кестеньга Лоухского р-она, д. Вокнаволок, пос. Калевала (Калевальский р-он). Все вышеназванные места расположены южнее первого пункта. Более того, на значительной территории северо-западной части республики (Лендеры, Реболы, Костомукша) этот зверь охотникам-карелам неизвестен вовсе. Нет сведений о барсуке также из северо-восточной части Карелии, в том числе из Прибеломорья (Кереть, Гридино, Поньгома).

Совершенно очевидно, что на севере Карелии барсук чрезвычайно редок, а распространение его носит очаговый характер. Одна из причин такого распространения – полное отсутствие дождевых червей и в названной местности, и на значительной территории других северных районов Карелии. Очевидно, правильным будет считать самой северной местностью редких, но регулярных встреч барсука в Карелии район пос. Калевалы, а далее на восток шоссе, соединяющую этот поселок и г. Кемь, что будет несколько южнее границы, названной нами ранее (Данилов и др., 1973; Данилов, Туманов, 1976а).

Очевидно, уместно заметить, что ряд авторов северную границу барсука проводят через южные районы Мурманской обл. (Наумов и Лавров, 1941; Громов и др., 1963; Бобринский и др., 1965; Колосов и др., 1965; Флинт и др., 1965) и только В. Г. Гептнер (1967) указывает, что на Кольском п-ове барсука нет. Судя по всему, единственным к тому же шатким основанием для заключения об обитании барсука на юге Мурманской обл. послужило достаточно вольное толкование кратких замечаний на сей счет Ф. Д. Плеске (1887). Характерно, что М. И. Владимирская (1964) вовсе не упоминает барсука среди зверей Мурманской обл., а О. И. Семенов-Тян-Шанский (1982) сообщает со ссылкой на сведения, полученные от саамского охотника, о единственной добыче в конце зимы 1924 г. по насту забежавшего барсука близ Осинового озера, в нескольких километрах к югу от Лапландского заповедника. (Однако эти данные вызывают некоторые сомнения уже потому, что, заключая заметки о барсук в Мурманской обл., О. И. Семенов-Тян-Шанский пишет: «Саамы не знают барсука и своего названия для него не имеют».)

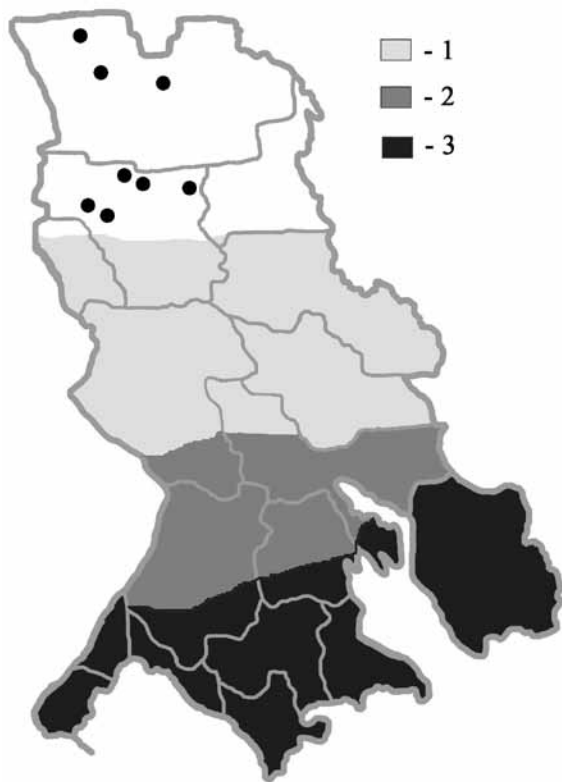


Рис. 69. Распространение и численность барсука в Карелии:

1 – 0,05–1, 2 – 1,2–1,9, 3 – 2,0 и более экз. на 1000 га; точки – места встреч и добычи зверей за пределами постоянного обитания

В соседней Финляндии (Kauhala, 1995, 1996b) северная граница ареала проходит по линии, соединяющей города Кеми и Кухмо, последний располагается значительно южнее пос. Калевала, где барсуков добывали неоднократно (см. рис. 69). Вместе с тем в цитированных выше работах находим сведения о добыче в 1995 г. самки барсука в районе населенного пункта Киттила (Kittila) – 67° 50' с. ш., а также сведения о продвижении барсука на север в течение 1945–1993 гг. Там же сообщается о распространении барсука на север в Швеции и Норвегии за то же время, т. е. с начала 1940-х гг., на значительно большее расстояние (300 км).

Однако еще ранее, в начале 20 столетия (1912 г.) барсук был зарегистрирован в Финляндии в районе населенного пункта Тервола (Tervola) – 66° 25' с.ш.; зверей постоянно встречали также в р-оне Куусамо – 65° 55' с.ш., где по мнению Э. Нихольма (Nyholm, 1972), очаги обитания барсука существуют постоянно.

Очаговый характер распределения барсука прослеживается и на северном пределе его ареала в Карелии. Подобное явление свойственно для периферии ареала многих видов млекопитающих и птиц, вследствие чего вычерченная линией область распространения вида, рисует ее весьма условно.

Численность барсука на севере Карелии незначительна и возрастает по мере продвижения к югу. На севере – на пределе ареала, в среднем встречается – 0,01 колонии на 1000 га, в центральной части республики – 0,3, а в южной – 0,5, а местами (Заонежье, Прионежье, Приладожье) достигает 1,5 колонии на 1000 га (Данилов, Туманов, 1971, 1976а). Если принять, что в одной норе живут в среднем 4 зверя, то плотность населения животных составит: на севере – 0,04, в центральной части – 1,2, в южной – 2,0 экз. на 1000 га. Однако учеты, проводимые в конце 1960-х – начале 1970-х гг. на пробных площадях в южной Карелии, дали значительно более высокие показатели, варьировавшие по годам от 2,34 до 3,75 экз. на 1000 га (Данилов, Туманов, 1976а). Особенно высокая численность барсука наблюдалась в заповеднике «Кивач», где по данным Э. В. Ивантера (1973) насчитывалось 2,5 колонии на 1000 га.

Повторение учетов на старых пробных площадях в южной Карелии в последние годы показало увеличение численности вида, которая составила в 2000–2004 гг. 5 экз. на 1000 га.

Распределение барсучьих городков по угодьям в Карелии обнаруживает явное предпочтение, отдаваемое зверями смешанным лесам. Обычны они также в ельниках-зеленомошных и разнотравных с примесью осины, березы, с хорошо развитым подлеском. Барсучьи норы в сосняках очень редки. Вместе с тем, по наблюдениям в Ленинградской обл. барсучьи колонии с одинаковой частотой встречаются и в еловых, и в сосновых лесах (Новиков, 1970).

Такие различия в биотопическом распределении барсука объясняются, очевидно, геоботаническими особенностями сравниваемых территорий. В южных и западных районах Ленинградской обл. сосновые леса представлены преимущественно высокобонитетными сосняками-зеленомошниками со значительной примесью ели, осины, березы и хорошо развитым подлеском. Располагаются они на хорошо дренированных супесчаных и суглинистых почвах. Сосновые же насаждения

Карелии – это главным образом низкополнотные сосняки-беломошники, сфагновые, верещатники и скальные. Условия норения в таких угодьях неблагоприятны, невысока и кормность таких биотопов.

Барсучьи поселения на вырубках – явление довольно редкое и, как правило, это старые колонии, сохранившиеся после рубки леса.

Большинство барсучьих поселений приурочено к холмистой местности. Крутизна склона холма не имеет решающего значения при выборе животными для устройства нор. Приходилось встречать норы на склонах крутизной и в 45° и 5–6°. Все осмотренные колонии располагались на юго-западных или западных склонах, реже – на южных. Это объясняется более ранним их прогреванием и освобождением от снега весной. Выходы из нор не имеют строгой ориентации. Все колонии располагаются недалеко от водоемов или болотистых низин.

Участок обитания. Жилища. Размер участка, занимаемого семьей барсуков, определить практически невозможно без использования радиотелеметрического оборудования. В наших условиях мы можем судить об этом лишь по косвенным показателям – данным о добыче, встречах зверей, тропления части их пути ранней весной и летом, дистанции между соседними городками. Нам известны случаи добычи барсуков (вне поселений) и в непосредственной близости от городка, и в значительном – более 2 км от него. Летом 1966 г. на юге Карелии были прослежены 1,5 км пути зверя по проселочной дороге. При этом ближайшее поселение находилось в 5 км от места встречи следов. Следы зверей приходилось неоднократно встречать и следовать по ним по 300–500 м, причем находились эти следы в 1–2 км от известных нор барсуков.

Весной, в период выхода из нор, барсуки проходят значительно большие расстояния. Наибольшая протяженность такого пути, прослеженного по насту, 25 апреля 1974 г. равнялась 8 км. Барсук вернулся в ту же нору, из которой вышел, при этом удалении следов зверя от нее достигало 2,5 км. Очевидно, радиус наиболее активной деятельности барсуков составляет не менее 3 км.

Расстояние между соседними поселениями на территории, где ведутся стационарные наблюдения, при достоверном отсутствии между ними других колоний колебалось от 3 до 7 км.

Барсуки живут исключительно в норах. Случаи нахождения зверей в других убежищах очень редки и в них находили, как правило, зверей, потревоженных или выгнанных из нор. Нам известно три случая добычи барсуков в начале апреля под стогами сена в Заонежье. В одном случае это была самка с двумя слепыми почти голыми детенышами, в двух других – одиночные самцы. Подобные случаи известны и в соседней Ленинградской обл. (Новиков, 1970; Данилов, Туманов, 1976а).

П. К. Горшков (1973), изучавший барсука в Татарстане, считает, что весеннее выселение барсуков из постоянных нор во временные убежища – явление довольно обычное и, возможно, связано с большим количеством эктопаразитов, скапливающихся в норах за зиму.

Размеры поселений барсука варьируют в зависимости от их возраста, особенностей грунтовых условий и числа зверей, живущих в них. Глубина залегания ходов под землей зависит от уровня залегания грунтовых вод. В Карелии в осмотренных

поселениях гнездо располагалось на глубине около 1 м (70–100 см). Наибольшая глубина была 1,7 м. Южнее – на юге Ленинградской, в Псковской обл. гнездовые камеры нередко находятся на большей глубине – до 2–2,5 м (Данилов, Туманов, 1976а).

Средний по величине барсучий городок занимает площадь 100–150 м². Наибольшая площадь самого старого поселения, известного более 20 лет, составляла 750 м². Количество ходов, ведущих в убежище зверей, в значительной мере соответствует возрасту поселения. В молодых 2–3-летних колониях бывает 2–4 входа. В городках, существующих более 5 лет, наименьшее количество ходов было 8, а наибольшее – 32, включая старые, обвалившиеся и не посещаемые ходы.

Средние по величине поселения имеют длину ходов от 8 до 21 м, при их диаметре 30–40 см. Размеры гнездовой камеры – 40–70 см в поперечнике и высотой до 50 см. Ее дно выстлано сухой травой, листьями, мхом, мелкими веточками. Толщина подстилки 10–30 см.

Расширение и чистка старых и рытье новых нор начинается в конце августа – сентябре. В это время около старых поселений, в 2–5 м от выходов, можно обнаружить старую подстилку, вытащенную зверями из гнезда, свежерытую землю, выброшенную из нор, и торные тропы, ведущие к городку.

Питание. Суточная и сезонная жизнь. Особенности поведения. Питание барсука чрезвычайно разнообразно. Наиболее часто в желудках и экскрементах барсуков встречаются насекомые (табл. 39). Это чаще всего жуки-навозники, майские и июньские хрущи, жужелицы, листоеды, долгоносики, шмели и осы.

Таблица 39

Питание барсука в Карелии, встречаемость данного вида корма в пробах (n = 48)

Вид корма	Абс.	%
Млекопитающие	24	50,0
Заяц-беляк	1	2,0
Рыжие полевки	15	32,2
Серые полевки	6	12,5
Насекомоядные	2	4,1
Падаль	2	4,1
Птицы	13	27,1
Тетеревиные	4	8,2
Воробьиные	9	18,7
Земноводные и пресмыкающиеся	9	18,7
Насекомые	46	95,8
Жуки	25	52,0
Шмели и осы	8	16,8
Кузнечики	4	8,4
Личинки насекомых	9	18,7
Растительные корма	14	29,1

Весьма значительную долю среди беспозвоночных составляют дождевые черви, однако их остатки даже в желудках не идентифицируются. В связи с этим интересно мнение М. Штуббе (Stubbe, 1970), который, говоря о значительном количестве дождевых червей, потребляемых барсуком, высказывает сомнения о полезности деятельности барсука для леса.

Из других групп корма, имеющих существенное и, очевидно, даже большее, чем насекомые, значение в жизни барсука – это мелкие млекопитающие и земноводные. Довольно часто барсуки поедают птиц, особенно гнездящихся на земле. В конце лета – осенью большое значение для барсука приобретают ягоды, они становятся основными наживочными кормами для барсука так же как и для медведя. Так же как и медведь, барсук выходит, хотя не столь часто и нерегулярно, на овсы и кормится поспевающим зерном. В процессе поисков пищи звери часто раскапывают кротовые ходы, очевидно, это делается и для сбора беспозвоночных, попавших в ходы, и с целью поимки самого крота, который в пище барсука имеет, очевидно, значительно большее значение, чем об этом можно судить по данным таблицы. Такого мнения придерживается и О. С. Русаков (1970), который сообщает, что из 284 ходов крота, учтенных им на барсучьих тропах в Ленинградской обл., 209 были разрыты барсуками.

Поисками пищи барсук занят преимущественно в утренние и вечерние часы. В Карелии, в условиях белых ночей, переход от вечернего периода активности к утреннему сглажен. Наибольшее количество встреч зверей и свежих следов (учетные маршруты повторялись по дорогам через 1,5–2 часа) приходится: вечером – на 19–21, утром – на 4–7 часов.

Осенью звери довольно часто встречаются и во второй половине дня, после 15–16 часов, когда они больше времени тратят на поиски пищи и дольше находятся вне нор. В целом осенняя активность приходится утром на 8–10, а вечером – на 16–19 часов. Такое увеличение активности связано с большей потребностью животных в пище для накопления резервов жировых запасов для зимовки.

Весной барсуки бывают активны и днем. По-видимому, в это время на кормежку выходят, прежде всего, молодые, годовалые звери, теряющие за зиму до 44 % веса (Данилов, Туманов, 1976а).

Сезонная смена образа жизни барсука выражена очень отчетливо. Активный период жизни зверей продолжается до конца октября. Последние известные случаи добычи зверей вне нор датируются 14, 25 октября и 7 ноября. Чем дальше на север, тем отчетливее выражена сезонность жизни зверей и непрерывность зимнего сна. В Карелии выходы зверей зимой из нор в период оттепелей крайне редки и звери во время таких выходов не удаляются от жилищ далее 50–70 м. В более южных частях ареала барсука на Северо-Западе России, где проводились аналогичные наблюдения, такие выходы животных случаются ежегодно (Данилов, Туманов, 1976а).

Первые выходы зверей из нор после зимнего сна наблюдались в Карелии в середине апреля, а массовые – в первой декаде мая, соответственно продолжительность зимнего сна составляет здесь 6 месяцев. В более южных и западных частях ареала, где продолжительность зим значительно короче, короче и зимний сон барсука. Даже в Псковской и Новгородской областях продолжительность сна на целый месяц меньше, чем в Карелии (Данилов, Туманов, 1976а). Еще южнее сон зверей в течение зимы прерывается (иногда неоднократно), некоторое время звери ведут активный образ жизни и вновь уходят «досыпать» (Лихачев, 1956; Корчмарь, 1962; Гептнер и др., 1967; Горшков, 1970), а в Крыму барсуки не спят вовсе (Алгульян, 1940).

Размножение. Структура популяции. Половой зрелости самцы барсука на северной периферии ареала вида достигают в двухлетнем возрасте. Микроскопический анализ гонад годовалых самцов, добытых в мае–июле, т. е. в период наивысшей половой активности взрослых животных, показал их полную инфантильность. У самцов в возрасте 2 лет и старше в те же сроки наблюдается выраженная половая активность, проявляющаяся в нахождении в канальцах семенников и придатков зрелых половых продуктов (Данилов, Туманов, 1972).

По сведениям многих авторов в южных и западных частях ареала самцы барсука становятся половозрелыми почти на год раньше. По наблюдениям В. И. Осмоловской (1948) в Московском зоопарке годовалые самцы покрывали самок. К сожалению, осталось неизвестным, были такие спаривания продуктивными или нет. Исследования, выполненные в Англии и Германии, позволяют считать, что способность самцов к размножению наступает на втором году жизни (Neal, 1948; Harrison, Neal, 1956; Stubbe, 1970a, b). Вместе с тем в Молдавии, по мнению Н. Д. Корчмаря (1962), самцы участвуют в размножении только с трехлетнего возраста.

По данным цитированных выше исследователей, а также некоторых других (Fischer, 1931; Unger, 1955; Canivenc, 1966; Canivenc et al., 1968) в Центральной Европе, Англии, Швеции самки барсука становятся половозрелыми и участвуют в размножении уже на втором году жизни.

Наши материалы по размножению барсука, которые подробно обсуждались ранее (Данилов, Туманов, 1972, 1974, 1976a), дают основание считать, что в средних широтах Европейской тайги большинство самок барсука, так же как и самцов, становится половозрелыми в двухлетнем возрасте.

Сразу после завершения зимнего сна и выхода зверей из нор (апрель) в гонадах самцов имеются зрелые половые продукты – сперматозоиды, т. е. функциональное состояние животных может быть определено как предгонное.

В мае–июне наблюдается наиболее активное продуцирование зрелых половых продуктов, очевидно, в это время и проходит собственно гон. Активный сперматогенез у барсука продолжается до конца лета. В первой декаде августа гонады зверей еще находились в активной фазе и содержали сперматозоиды. Однако уже в конце сентября органы размножения находятся в состоянии покоя.

Эструс или течка самок отмечается в мае–июне. Некоторые из самок, добытые во второй половине июня, уже находились в состоянии метэструса и одновременно продолжали лактацию. В яичниках у них находились желтые тела беременности на стадии интенсивной васкуляризации, т. е. спаривание этих животных произошло совсем недавно.

Одновременно некоторые кормящие самки, судя по состоянию их органов размножения, находились в предтечковом состоянии, а у одной из самок начальная фаза течки зафиксирована в начале июля. Это позволяет говорить о растянутости сроков гона, а также предположить, что активная лактация задерживает развитие яйцеклеток и их овуляцию. Вместе с тем, французские исследователи (Canivenc, 1966; Canivenc et al., 1968) показали, что 80 % самок спариваются вскоре после родов (январь–февраль). Но примерно в тех же широтах – в Центральной Европе (Unger, 1955), а также в Англии (Harrison, Neal, 1956) спаривание возможно и в июле.

Растянутасть сроков размножения барсука в нашем регионе объясняется, во-первых, спариванием в разные сроки зверей разного возраста – родивших, впервые вступающих в размножение, а также не размножавшихся в предшествующий год и, во-вторых, географической изменчивостью сроков размножения вида.

Молодые у барсука в Карелии появляются в апреле – начале мая. Таким образом, беременность продолжается 10–11 месяцев.

Средняя плодовитость барсука в изучаемом регионе – 3,0 (2–5) щенка на самку ($n = 28$). К осени остается в среднем 2,3 щенка, т. е. отход молодняка за выводковый период составляет всего 23 %. Барсучата остаются в родительских поселениях до конца лета, затем некоторые из них остаются и зимуют вместе с родителями, другие отделяются и проводят первую зиму в неглубоких, просто устроенных норах.

Паразиты. Болезни. Враги и конкуренты. На северном пределе распространения в Европейской части России барсук инвазирован 8 видами гельминтов, среди которых преобладают нематоды (Шахматова, 1964). Почти все гельминты барсука известны и как паразиты других куньих. Даже считавшийся до недавнего времени специфичным для барсука – *Aelurostrongylus falciformis* обнаружен В. И. Шахматовой и у куницы в Карелии.

В отношении патогенности гельминтозных инвазий для барсука определенного мнения нет. Интересно, что у барсуков не найдены паразиты лобных пазух – скрябингилюсы, характерные для всех остальных куньих (Контримвичус, 1969), тогда как легочные гельминты, также свойственные куньим, встречаются очень часто.

Болезни барсука изучены довольно слабо. М. Штуббе (Stubbe, 1970) считает, что главный фактор, ограничивающий численность этих зверей в Европе – инфекционные заболевания. Заслуживает особого внимания сообщение этого исследователя о легкой восприимчивости барсуков к бешенству и переносу ими этого заболевания. В бывшей ГДР за 10 лет – с 1955 по 1965 гг. санитарной службой страны бешенство установлено у 200 особей барсуков.

Врагов у барсука немного. К ним следует отнести всех крупных хищников – медведя, рысь и росомаху, но главным образом волка. Очевидно, опасны особенно для молодых зверей и крупные бродячие собаки, и тем более стаи собак. Об этом можно судить уже потому, что крупные западносибирские и восточносибирские лайки давят барсуков в одиночку.

Пищевых конкурентов барсук почти не имеет. Только медведь употребляет многие корма, общие с барсуком. Заслуживает внимания факт обитания в барсучьих городках лисицы и енотовидной собаки. Последняя нередко поселяется в заброшенных норах барсучьих поселений и вполне мирно сосуществует с их владельцами. Оставление барсуком нор после поселения в них лисицы – это мнение бытует среди охотников – нами не отмечено. Более того, Г. Н. Лихачев (1956) приводит ряд случаев, когда барсук выгонял лисицу из своего городка, уничтожая ее выводки.

Движение численности. Практическое значение. Численность барсука не остается неизменной, однако, отсутствие надежных методов учета и неизученность причин, определяющих изменение численности, не позволяют говорить о каких-либо закономерностях этих изменений. Следует лишь заметить, что

наиболее разрушительное воздействие на популяцию барсука оказывает деятельность человека и, прежде всего, охота с разрушением нор. Следствием этого явилось, например, значительное сокращение численности вида в Ленинградской обл. в 1950–1960-е гг. Это, очевидно, усугубилось и сильными засухами этих лет. В результате дождевые черви и почвенные насекомые ушли в нижние почвенные горизонты (Русаков, 1965), т. е. стали недоступны для барсука. Это значительно ухудшило кормовую базу животных и сказалось на общем состоянии популяции.

В Карелии существенных изменений численности барсука за годы наблюдений не зарегистрировано. Основные естественные факторы, определяющие распространение, распределение и численность барсука – это продолжительность зимы и достаточное количество корма; на севере, прежде всего, дождевых червей и лягушек.

Охота на барсука в Карелии никогда не носила характера промысла. В разные годы здесь заготавливали от 8 до 60 шкур. Однако многие охотники добывают барсука не столько из-за шкуры, сколько из-за жира, который используется в народной медицине. Цена на барсучий жир в последние годы возросла многократно, в результате охота на этого зверя стала приносить охотнику доход, значительно превышающий таковой от добычи пушных зверей.

Вполне съедобно и мясо барсука, однако, используя его в пищу, необходимо помнить, что добытое животное может быть носителем трихинелл, а, соответственно, источником заражения этим паразитом.

В последние годы в Карелии и в соседних регионах значительно возросло число норных собак, некоторые из них представляют охотничьи линии и используются при охоте на лисицу, енотовидную собаку, но очень редко на барсука. Можно лишь надеяться на изменение ситуации, рост популярности этой охоты и увеличение добычи барсуков. Современное состояние его популяции вполне позволяет это сделать. В качестве примера интенсивного и многолетнего использования популяции вида можно привести Финляндию, где ежегодная добыча этих зверей в течение 15 лет составляет в среднем около 10 тыс. (Kauhala, 1996b).

В российской литературе барсук характеризуется как животное полезное, истребляющее вредных в лесном и сельском хозяйстве насекомых. Однако некоторые западные исследователи полагают, что это понятие применительно к барсуку неприемлемо. Так М. Штуббе (Stubbe, 1970), опираясь на материалы Г. Нотини (Notini, 1948), считает, что барсук является не только переносчиком бешенства, но и вредным для сельского и лесного хозяйства животным, поскольку он истребляет дождевых червей, улучшающих аэрацию почвы.

В наших северных условиях подобная деятельность барсука вряд ли наносит сколько-нибудь заметный урон этим видам деятельности человека. Что же касается бешенства, то случаи этой болезни в Карелии неизвестны. Сам же зверь и следы его жизнедеятельности чрезвычайно интересны с точки зрения экологического образования и туризма, тем более, что он прекрасно уживается в непосредственной близости с человеком и даже в пределах населенных пунктов.



Заяц-беляк в предзимье. Фото Э. Кемила (E. Kemila)



Заяц-русак на лежке. Фото Э. Кемила (E. Kemila)



В годы неурожая ели «кислая шишка» (прошлогодняя) становится для белки жизненно важным кормом. Фото В. Петухова



Ондатры осенью часто кормятся вместе. Фото О. Русакова



Кормовая хатка ондатры. Фото П. Данилова



Жилая хатка ондатры. Зверьки использовали в качестве основания старую лодку. Фото П. Данилова



Евразийский (европейский) бобр. Фото А. Тюлина



Североамериканский (канадский) бобр. Внешне эти разные виды ничем не отличаются друг от друга. Фото П. Данилова



Хатка бобров.
Фото Ф. Федорова



Бобровая плотина на магистральном канале сельскохозяйственной мелиорации.
Фото Ф. Федорова



Поселение бобров в придорожной канаве. Фото Ф. Федорова



Бобровый кормовой участок. Фото Д. Панченко



Енотовидная собака возле временного убежища. Фото О. Русакова



Красная лисица летом.
Фото Д. Панченко



Последний выход медведя на овсы.
Фото Г. Тикка



Испуганные медвежата часто спасаются на деревьях.
Фото К. Тирронена



Медвежья берлога под старым муравейником. Фото Д. Ивантера



Следы медведей на литорали,
Белое море. Фото П. Данилова



Следы рыси вдоль опушки леса.
Фото П. Данилова



Рысь охотится преимущественно скрадом или из засады.
Фото Э. Кемила (E. Kemila)



Росомаха – редкий зверь на всем Европейском Севере. Фото Э. Кемила (E. Kemila)



Барсук в поисках пищи. Фото М. Федорова



Выдра с трудом перемещается по глубокому снегу. Фото Э. Кемила (E. Kemila)



Горностайчик в возрасте четырех месяцев. Фото П. Данилова



Американская норка. Фото О. Нюгрена (O. Nygren)



Лоси часто спасаются от нападения гнуса на мелководье. Фото В. Петухова



Лоси зимой. Фото Д. Панченко



Крупная самка кабана. Фото П. Данилова



Картофельное поле, разрытое кабанами в декабре. Фото К. Нюгрена (K. Nygren)



Косули на шуйских полях. Фото Г. Тикка



Лесные северные олени, испуганные вертолетом. Фото Д. Панченко



Олени, спасаясь от гнуса, уплывают на острова озер. Фото Д. Панченко



Белохвостые олени, выпущенные в Финляндии в 1930-е гг., стали появляться на Карельском перешейке (Ленинградская обл.) и в северо-западном Приладожье (Карелия).
Фото Х. Миккола (H. Mikkola)

Выдра – *Lutra lutra* L.

Размеры тела, черепа, внешние признаки позволяют отнести выдру, обитающую на всем Северо-Западе России, в том числе и в Карелии, к номинальному подвиду – *Lutra lutra lutra* L. Самцы значительно крупнее самок, хотя размах колебаний размеров и веса животных довольно велики. Вес тела взрослых самцов ($n = 15$) в среднем равен 7,8 (4–10) кг, длина тела – 853 (640–1270), хвоста – 417 (330–588), кондилобазальная длина черепа – 112,6 (107,7–120,2) мм; самок ($n = 13$), соответственно: 5,1 (3,6–6,7) кг, 665 (580–1090), 390 (320–525), 106,7 (102,7–110,5) мм (Данилов, Туманов, 1976а).

Распространение. Численность. Биотопическое распределение. Выдра распространена в Карелии повсеместно. В недавнем прошлом, в 1960–1970-е гг. на севере и в центральной части республики численность была 0,6–0,8, а в южных районах – 1,1 экз. на 10 км береговой линии водоемов. Особенно богаты выдрой были восточные районы – Пудожский и часть Медвежьегорского, где на отдельных участках рек Водлы, Илексы, Лексы, Немины насчитывалось 1,5–2,5 экз. на 10 км береговой полосы (Данилов, 1969б).

Последние 40 лет численность вида постоянно сокращается. Это особенно заметно на юге региона. По материалам учета 1999–2000 гг. относительная численность выдры составляет на севере и в средней Карелии – 0,5, на юге, за исключением Пудожского района – 0,25 экз. на 10 км береговой линии водоемов (рис. 70).

Биотопическое распределение вида определяется главным образом образом гидрологическим режимом водоема, возможностью добывания корма, защитностью стаций. Этим требованиям наиболее соответствуют реки шириной 10–20 м и более с незамерзающими участками порогов и перекатов, а также озера в местах впадения и вытекания из них рек и ручьев.

Встречается выдра и на мелких реках и ручьях, однако долго на них не задерживается, а посещает лишь походом. Нередко ее следы можно видеть и в лесу, иногда в значительном удалении от водоема, где она обитает постоянно. Нам приходилось тропить такие ходы до 4-х км длиной. Как правило, они вели к другой реке, озеру или выходили на ту же реку, значительно спрямив повороты ее русла. Обычно же выдра далеко от воды не уходит.

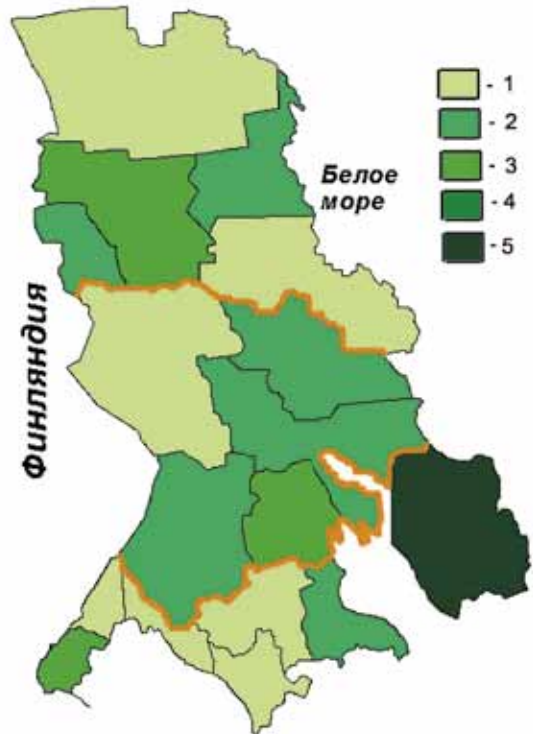


Рис. 70. Распределение и численность выдры в Карелии, учеты преимущественно 1998–1999 гг.: 1 – 0,2 и менее, 2 – 0,3–0,5, 3 – 0,6–0,8, 4 – 0,9–1,1, 5 – 1,2 и более экз. на 10 км береговой линии (по: Данилов и др., 2001 с дополнениями)

Регулярно встречается выдра и на побережье Белого моря. Здесь места ее обитания приурочены к устьям рек и речек.

Близость человеческого жилья, по-видимому, мало беспокоит выдру. Об этом свидетельствуют сообщения охотников о встрече и даже добыче зверей у прорубей на реках и озерах в 30–50 м от домов. Более того, в конце 19 столетия выдру довольно часто наблюдали не только в черте, но даже в центре г. Санкт-Петербурга – на Неве и Фонтанке. Подборку публикаций о таких встречах сделал Г. А. Новиков (Новиков и др., 1970).

Участок обитания. Жилища. Участок обитания выдры занимает разные по протяженности отрезки реки в зависимости от кормности и защитности местообитаний. Нередко в него входят и близко расположенные озера и ламбы. Из 13 определенных участков обитания хищника минимальный составил 3 км, максимальный – 10, а средний – 7 км береговой полосы.

Значительно большие размеры участков обитания приводят финские исследователи: 10–30 км побережья водоема для самцов и около 10 км – для самок и семейных групп (Wikman, 1996). Вместе с тем в Эстонии (Laanetu, 1973) средняя протяженность территории обитания семьи выдр составляет 6,5 км, т. е. очень близка по размерам к таковой в южной Карелии.

О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1982) считает, что у выдры на Кольском п-ове нет выраженных индивидуальных участков, и территории соседей перекрываются; перемещения же животных могут достигать протяженности 25 км.

На водоемах, где зимой мало выходов на поверхность – порогов, перекатов, продухов они используются не одним зверем, но и живущими по соседству. Такие выходы, очевидно, играют роль пограничных вех и возле них всегда много помета выдр.

В местах с ограниченными кормовыми ресурсами выдра совершает довольно продолжительные и регулярные перемещения. Периодичность таких кочевок 7–15 дней.

С первыми оттепелями (конец февраля на юге, конец марта – на севере) подвижность выдр увеличивается. В это время звери проходят значительные расстояния по льду и берегам водоемов (до 15 км), часто их следы бывают парными – приближается время гона.

Жилища выдры всегда находятся возле воды. Самостоятельно она очень редко роет норы, но активно расширяет и дооборудует естественные прикорневые пустоты, старые бобровые норы, иногда занимает также и старые хатки.

Из 8 осмотренных нами гнездовых нор выдры все представляли собой довольно простое убежище с 1–3 выходами в воду. Длина ходов от воды к камере зависит от крутизны берегового склона. Она колебалась от 40 см до 2,5 м; размеры гнездовой камеры варьировали: высота 25–60 см, глубина (длина) – 40–130, ширина – 20–50 см. Во всех гнездах была подстилка из сухой травы.

Питание. Суточная и сезонная жизнь. В течение всего года основным кормом выдры служит рыба (табл. 40). Значительную долю во все сезоны составляют также земноводные (лягушки), зимой их встречаемость даже возрастает. Это объясняется тем, что выдра хорошо знает зимовочные скопления лягушек. В двух случаях при троплении выдры, охотившейся на небольшой речке, было собрано 11 экскрементов, содержащих только кости лягушек.

Питание выдры в Карелии, встречаемость, % от числа исследованных проб (n = 74)

Вид корма	Бесснежный период	Снежный период
Млекопитающие	11,6	7,5
В том числе:		
ондатра	2,9	2,5
водяная полевка	2,9	–
мышевидные грызуны, ближе не определенные	2,9	5,0
землеройки	2,9	–
Птицы	8,7	5,0
в том числе:		
воробьиные	2,9	2,5
тетеревиные	2,9	2,5
водоплавающие	2,9	–
Амфибии (лягушки)	35,3	50,0
Рыбы	88,1	90,0
в том числе:		
лосось	5,8	–
окунь	38,2	37,5
плотва	–	7,5
щука	14,7	10,0
рыбы, ближе не определенные	29,4	35,0
Рак речной	5,8	2,5
Моллюски	2,8	–
Насекомые	17,6	22,5
Растительные корма	5,8	–

Довольно редко в желудках и экскрементах выдры попадают раки и моллюски, хотя на отдельных водоемах, богатых раками, последние могут составлять основу питания хищника. Такое мы наблюдали на р. Суне в районе усадьбы заповедника «Кивач», на реках Нива и Пяла и оз. Пялозеро в Кондопожском р-оне Карелии.

Насекомые зарегистрированы в довольно большом количестве проб. Чаше других встречаются остатки жуков-плавунцов, личинки ручейников и стрекоз. Иногда попадают дождевые черви. Так, по сведениям И. Л. Туманова (Данилов, Туманов, 1976а) у одного самца, добытого летом в Ленинградской обл., содержимое желудка состояло только из дождевых червей при 1/5 его наполнения. Довольно часто хитиновый покров насекомых встречается в экскрементах выдры в жаркое, сухое лето, когда заметно мелеют, а порой и пересыхают мелкие реки и их притоки, и насекомые становятся легкой добычей хищника. Вполне вероятно, что роль насекомых и червей в питании хищника более значительна, чем принято думать.

Сравнение материалов по питанию выдры в Карелии и на территориях, расположенных севернее (Кольский п-ов) и южнее (Ленинградская и Псковская области), показало, что в более южных областях в рационе хищника заметно большую долю составляют млекопитающие, птицы, земноводные и раки, но относительно меньшую – рыбы, особенно летом. Здесь же на юге выдра уничтожает довольно

много ондатры, особенно молодых зверьков (Альтшуль, 1963). На севере, напротив, основа жизни выдры – рыбы, в том числе лососевые, последние здесь составляют 31 % всей пищи выдры, за ними следуют налим и щука – 23 % и травяная лягушка – 17 % (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). Объяснение такому соотношению групп корма в питании выдры вполне очевидно и следует из распространения и обилия тех или иных животных в разных ландшафтно-климатических условиях.

Сезонные изменения в питании животных незначительны. Летом выдра несколько больше поедает птиц и млекопитающих. Моллюски и растительные остатки отмечены только в летней пище зверей. Случается, что поздней осенью – в начале зимы выдра кормится и падалью – это преимущественно остатки лосей, добытых охотниками.

Как уже упоминалось, подвижность выдр в конце зимы – начале весны (февраль–март) заметно увеличивается. В это время значительно чаще можно встретить следы зверей, пересекающие озера, или участки леса без каких-либо признаков поиска добычи.

Суточный ритм жизни выдры – зверя осторожного и скрытного – проследить в природе очень трудно. Данные о встречах животных позволяют говорить о том, что летом – в начале осени у животных проявляются два периода активности в течение суток – утренний и вечерний. Весной и летом, т. е. в период белых ночей зверя можно увидеть в любое время дня и ночи.

Продвигаясь вдоль реки, выдра часто пользуется одними и теми же переходами, особенно срезая меандры речного русла. Часто этими путями следуют и другие особи. М. Я. Марвин (1959) приводит случай, когда охотник К. П. Лявкуев в 1937 г. на одной такой тропе добыл капканом за сезон 7 выдр.

Одна из интереснейших повадок выдры – спуск со снежных горок. Нам пришлось встречать их в виде укатанных желобов со следами грязи, коротких спусков с крутого берега на лед и, наконец, длинные спуски с холмов, петляющие между деревьями. Обычно они в нескольких местах прерываются, и зверь переходит на прыжки, видимо, разгоняясь. Наибольшая длина такого спуска была около 100 м, а непрерывного – 50 м. По-видимому, укатанные желоба – это игровые горки, которые служат также для чистки меха. Длинные спуски зверь, очевидно, совершает для облегчения передвижения по рыхлому снегу, в котором сильно проваливается. Выдру, идущую по глубокому снегу, может догнать даже человек, идущий на лыжах.

Размножение. Структура популяции. Размножение выдры до сего времени остается изученным весьма слабо. Среди исследователей нет единого мнения ни по одной из основных характеристик размножения: возраста наступления половой зрелости, сроков гона, продолжительности беременности, времени появления молодых и др.

Обобщая литературные сведения и собственные, ранее опубликованные данные по размножению выдры, мы суммировали их по основным показателям репродукции вида и представили в виде табл. (табл. 41), за исключением сроков становления половой зрелости, обсуждаемых ниже.

**Географические особенности сроков размножения выдры
(по: Данилов, Туманов, 1976 с дополнениями)**

Страна и регион	Сроки		Источник
	гона	рождения молодых	
Англия	весь год	весь год	Ferry, 1956
Ирландия	« «	« «	Farley, 1967
Шотландия	« «	« «	Jenkins, Harper, 1982
Бывшая ГДР	« «	« «	Zimpel et al., 1959
Швейцария	« «	« «	Stemmler-Morath, 1970
Дельта р. Волги	февраль–апрель	июнь–июль	Гептнер и др., 1967
Краснодарский край	ноябрь–март	февраль–май	Рябов, 1959
Украина	ноябрь–март	февраль	Корнеев, 1959
Московский зоопарк	июль	« «	Мантейфель, 1947
Марийская республика	февраль–апрель	май–июнь	Попов, 1960
Эстония	февраль–март (конец весны)	май–июнь (осень)	Laanetu, 1973
Калининская обл.	февраль–апрель	май	Гептнер и др., 1967
Ленинградская обл.	февраль	июнь–август	Новиков и др., 1970
Карелия	ноябрь, март–апрель, февраль–март, апрель–июнь	июнь–июль, апрель–июнь,	Марвин, 1959
Архангельская обл.	февраль–апрель,	август–октябрь	Данилов, 1969б
Северо-Запад России	февраль–апрель,	ноябрь–март	Данилов, Туманов, 1976
	январь–март, апрель–июнь	апрель–ноябрь, июль,	Паровщиков, 1960, 1962
	февраль–апрель	апрель–июнь,	Туманов, 1971
	февраль–июнь	август–ноябрь	Данилов, Туманов, 1976
Верховья р. Печоры	февраль–июнь	ноябрь–март	“ “
Новосибирск	ноябрь–февраль	ноябрь–март	Теплов, 1953
Дальний Восток	октябрь–апрель	?	Терновский, 1977
Сахалинская обл.		август–октябрь	Васенева, 1976
		август–декабрь	Вшивцев, 1972

По мнению большинства исследователей, выдра становится половозрелой на 3-м году жизни. Вместе с тем известны случаи полового созревания на 2-м году (Корнеев, 1959; Строганов, 1962; Юргенсон, 1967). А. Я. Васенева (1976), изучавшая размножение выдры на Дальнем Востоке (исследовано 48 особей), также пишет, что у большинства выдр половая зрелость наступает в 2-летнем возрасте, а иногда и раньше. В Шотландии, при содержании животных в неволе, наблюдали спаривание животных в возрасте около 21 месяца (Jenkins, Harper, 1982), в Ирландии (Farley, 1967) самцы достигают половой зрелости при весе тела 5,5 кг, а самки – 3,8 кг. Такой вес соответствует возрасту зверей 2 года и старше. Случай раннего полового созревания и спаривания канадской выдры (*Lutra canadensis*) в возрасте 15 месяцев приводит и Э. Лиерс (Liers, 1958). Однако это был единственный случай за 40 лет наблюдений автора за выдрами в неволе; обычно же половая зрелость у самок наступала в возрасте 2-х лет.

Все исследованные нами животные и самцы, и самки, находившиеся в состоянии половой активности или близком к нему, были старше 2 лет. Только у одной самки, возраст которой был определен как 1+, отмечено состояние половой сферы, соответствующее проэструсу (Данилов, Туманов, 1972, 1974, 1976а). Вывод из этого краткого обзора очевиден – только у отдельных зверей половое созревание наступает раньше 2-летнего возраста (возможность и результативность их спаривания не обсуждается), т. е. это исключение из правила, что наблюдается почти у всех изучаемых видов. В норме выдра становится половозрелой в возрасте 2-х лет и старше.

Время гона выдры, по данным ряда авторов (см. табл. 41), приходится на конец зимы – начало весны, по данным других – длится с конца осени до начала весны. Большинство западноевропейских зоологов считают, что у выдры нет определенных сроков гона, а спаривание, равно как и роды, могут происходить в любое время года. Вероятно, растянутость сроков гона, характерная для выдры, наиболее выражена в районах с мягким, без резких сезонных колебаний климатом. В регионах с континентальным климатом сезонность размножения более отчетлива.

Наши наблюдения, изложенные более подробно в ранее упомянутых работах, показывают, что с удлинением светового дня и наступлением первых оттепелей (февраль–март) подвижность выдр увеличивается. В это время они проходят значительные расстояния по льду водоемов. Следы взрослых животных часто бывают парными или строенными.

Результаты микроскопических исследований гонад взрослых самцов, добытых в середине ноября, в феврале, марте и апреле, свидетельствуют о их готовности к спариванию – в канальцах семенников отмечен активный сперматогенез а канальцы придатка заполнены спермой. Летом – в июле состояние органов размножения самцов близко к покою.

Мы считаем (Данилов, Туманов, 1972, 1976а), что цикл морфологических изменений в гонадах взрослых самцов проходит следующим образом: пассивный сперматогенез – конец августа – октябрь, активный сперматогенез – ноябрь–май, редукция сперматогенного эпителия и покой – июнь – начало августа.

У молодых самцов, достигших половой зрелости и впервые участвующих в размножении, сперматогенез проходит в иные сроки: в марте у них наблюдается лишь начальная стадия активного сперматогенеза, в мае–июне – активная фаза и массовое продуцирование зрелых половых продуктов. О дальнейших изменениях, происходящих в органах размножения животных этого возраста, можно судить лишь по косвенным показателям – размерам семенников. Их максимальные размеры сохраняются до июля, что позволяет считать, что активное продуцирование сперматозоидов в гонадах молодых самцов продолжается до конца лета.

Заметные изменения в половых органах самок, свидетельствующие об активизации их функционального состояния, которое может быть названо как предтечковое, наблюдается в конце зимы – начале весны. Но уже в конце марта у взрослых животных зафиксированы все признаки течки.

В это же время состояние органов размножения молодых самок (возраст 2+) можно охарактеризовать как конец анэструса – начало проэструса, т. е. самое начало активизации полового цикла. Очевидно, эти самки впервые начали бы размножаться в данном весеннем сезоне.

Активизация половой сферы взрослых самок отмечается также в конце осени – начале зимы (октябрь–декабрь), в это время в яичниках самок содержатся крупные зрелые фолликулы, по размерам равные таковым в период течки. Состояние органов размножения молодых самок (1+) в этот период характеризуется, как полный покой, что позволяет предположить, что у молодых зверей по сравнению с взрослыми сроки гона несколько сдвинуты (Данилов, Туманов, 1974).

Ориентировочными сроками спаривания выдры на Северо-Западе России, в том числе и в Карелии, можно считать: для взрослых животных – конец зимы – начало весны (февраль–апрель), а для впервые вступающих в размножение – весна – начало лета (апрель–июнь).

Щенение выдры, судя по находкам гнезд со слепыми щенками, происходит так же как и гон, в два более или менее выраженных срока: весной – в начале лета (апрель–июнь) и в конце лета – осенью (август–ноябрь) (рис. 71).

Очевидно, весной щенятся взрослые самки, гонящиеся в марте, т. е. беременность у них длится около 13 месяцев. В конце лета – осенью при той же продолжительности беременности щенятся самки, впервые участвующие в размножении. Если данное предположение справедливо, то выдры спариваются и приносят потомство через год. Подобного мнения придерживается и Н. Лаанету (Laanetu, 1973), а также некоторые другие исследователи, аргументируя такую периодичность размножения длительным пребыванием молодых с матерью.

У канадской выдры, по наблюдениям Э. Лиерса (Liers, 1951, 1958), в неволе продолжительность беременности колеблется от 9,5 до 12,5 месяцев. Это позволяет предположить, что растянутость сроков щенения объясняется длительным периодом гона, но, возможно, и значительными колебаниями продолжительности беременности, как это уже отмечалось (Павлов, 1964), которая, очевидно, может варьировать за счет продолжительности диапаузы.

Среднее число молодых в выводке, рассчитанное для всего Северо-Запада России (Данилов, Туманов, 1976а) – 2,6 (1–4; n = 39) экз. на самку. Известно всего 4 случая обнаружения гнезд с четырьмя щенками. И только у М. Я. Марвина (1959) встречаем сообщение о добыче в 1944 г. в Сегежском р-оне Карелии самки выдры с 5 молодыми. К осени на одну самку остается в среднем 2 детеныша (n = 26). Таким образом, естественный отход молодняка в первые месяцы жизни составляет 23 %.

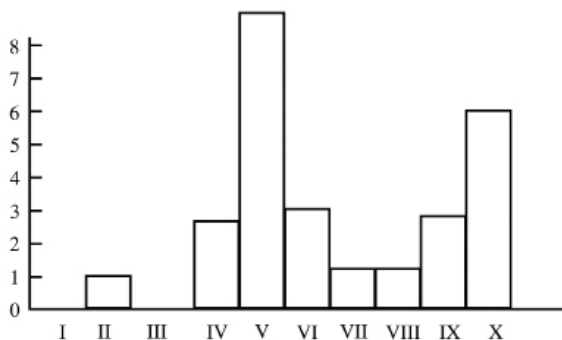


Рис. 71. Сроки щенения выдры в Карелии (по данным находок гнезд со слепыми щенками): по оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – число случаев

Различий в подвижности самцов и самок выдр в природе не наблюдается, поэтому о соотношении полов в популяции с достаточной степенью достоверности можно судить по данным промысла. Из 235 шкур и тушек зверей самцам принадлежали 125 (53,3 %).

Враги и конкуренты. Выдра – один из наиболее крупных представителей прибрежных биоценозов и врагов у нее очень немного. Более того, возможность скрыться в воде, куда за ней не может последовать ни один из более крупных хищников и потенциальных ее врагов (волк, рысь), почти полностью исключает случаи гибели ее от этих зверей. На Кольском п-ове на выдру зимой иногда нападает росомаха (Владимирская и др., 1953; Семенов-Тянь-Шанский, 1982).

К врагам выдры в Карелии следует отнести бродячих собак. Это обычно собаки, находящиеся с хозяевами в лесу весной и летом на рыбной ловле. Для взрослой выдры бродячие собаки не представляют серьезной опасности, однако, они могут принести значительный вред молодяку, раскапывая норы или нападая на отбившихся выдрят. Многие известные нам гнезда выдры со щенками были найдены именно такими собаками; в двух случаях они успели задавить по выдренку.

Выдра, по-видимому, легко уживается с бобрами и нередко пользуется их старыми, нежилыми норами, хатками и ходами.

Серьезных пищевых конкурентов у выдры нет. Близкий с норкой спектр питания еще не свидетельствует о конкуренции этих видов. К такому же выводу пришли Н. Д. Григорьев и Ю. Е. Егоров (1969), специально изучавшие трофические связи этих видов. К аналогичному выводу пришел и С. Эрлинг (Erlinge, 1972) на основании наблюдений в Швеции, но лишь относительно летнего периода, когда в питании выдры преобладают рыбы – до 66 % и раки – до 47 %; у американской же норки в это время в помете преобладают остатки мелких млекопитающих – до 67 % и раки – до 61 %, тогда как рыбы встречены лишь в 5 % образцов. Однако зимой, когда оба вида в значительной мере питаются лягушками, конкуренция между ними усиливается. Автор считает, что выдра имеет преимущество в этой конкуренции, поскольку лучше приспособлена к водной среде и лучше ловит рыбу.

Очевидно, лишь на водоемах с высокой плотностью популяции американской норки можно ожидать более острой конкуренции этих хищников.

Движение численности. Регулярных учетов численности выдры на больших территориях не ведется. Некоторое представление об изменении численности вида можно составить на основании анализа пушных заготовок. Судя по этим материалам, наблюдается некоторая периодичность подъемов и спадов численности вида с 9–10 летней периодичностью. Годами наибольших заготовок шкур выдры и, очевидно, высокой численности вида в Карелии были: 1928, 1937, 1947, 1956, 1965, 1976 и 1987.

Как уже говорилось, за годы наших наблюдений численность выдры в изучаемом регионе сократилась весьма значительно. Однако этот процесс на территории, значительно превышающей Карелию, наблюдался в Финляндии, где падение численности выдры началось в 1960-х гг. (Wikman, 1996), в Норвегии и Швеции – в конце 1950-х гг. (Erlinge, 1972; Heggberget et al., 1979). Причины данного явления – общие для всей Фенноскандии. Это и загрязнение водоемов, ведущее к сокращению

обилия рыбы, и высокий пресс охоты, и антропогенная трансформация местообитаний, особенно районов гнездования.

Сокращение численности выдры потребовало принятия мер по ее охране. Охота на нее была запрещена сначала в южных районах Карелии, а затем и по всей территории республики. Вид занесен в Красную книгу Карелии и Красную книгу Восточной Фенноскандии. Однако о заметных положительных результатах от принятых мер говорить пока нет оснований.

ОТРЯД ПАРНОКОПЫТНЫЕ – ARTIODACTYLA

На Европейском Севере России представители этого отряда встречаются повсеместно, вплоть до арктических островов, однако число видов здесь невелико. Это кабан, косуля, лось и два подвида северного оленя – лесной и тундровый. Распространение первых двух видов носит очень ограниченный характер – здесь находится северный предел их обитания, и, напротив, почти по границе северной и средней тайги проходит южная граница распространения лесного северного оленя. Дикий тундровый северный олень обитает на Кольском п-ове, формируя два изолированных стада (субпопуляции) – западное (р-он Лапландского заповедника и смежные территории) и восточное – территория, лежащая к югу от р. Поной. Там его распространению на север препятствует домашнее оленеводство, теснящее «дикаря» на юг. Только лось распространен на Европейском Севере России по всей лесной зоне, а по долинам рек проникает далеко в тундру, достигая берегов Баренцева моря.

В 1958 г. на Карельском перешейке Ленинградской обл. были выпущены пятнистые олени. В последующем здесь сформировалась небольшая, но вполне жизнеспособная группировка нового вида. Было налажено ограниченное использование поголовья и одновременно создан очаг обитания оленя на Курголовском п-ове. Однако развал охотничьего хозяйства в 1990-е привел к почти полному истреблению этих зверей. Сейчас положение несколько улучшилось. Не исключено появление этих животных в Карельском Приладожье.

Возможно появление на Карельском перешейке и в юго-западной Карелии белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus* Zimm.), интродуцированного в Финляндии еще в 1930-е гг. Вид широко расселился в юго-западных и южных провинциях этой страны (численность популяции составляет более 40 тыс. экз.). Отдельные животные и небольшие группы белохвостых оленей встречаются в последние годы в непосредственной близости от российско-финляндской границы, а на Карельском перешейке известны даже случаи добычи этих зверей.

Однако реальными используемыми охотничьими зверями в изучаемом регионе можно назвать только кабана и лося, в недалеком прошлом в Карелии (1980-е гг.) в эту группу входил лесной северный олень, а на Кольском п-ове и сейчас охотятся на оленей восточного стада. Использование ресурсов этих видов в разные годы претерпевало всевозможные изменения от полного и необоснованного запрета до использования на всей территории обитания вида, независимо от фрагментированности распределения животных на пределе распространения и почти полного их отсутствия в некоторых районах, соседних с теми, где ведется охота.

Парнокопытные и в прошлом, и сейчас – это самые популярные объекты охоты, имеющие одновременно и наибольшее экономическое значение в охотничьем хозяйстве изучаемого региона.

Кабан – *Sus scrofa* L.

Расселение. Распространение. Численность. Биотопическое распределение.

Первое сообщение о появлении кабанов в Карелии поступило из бывшего Сортавальского р-она (ныне Лахденпохский). Там в 1969 г. близ станции Хиитола была зарегистрирована довольно большая группа – 15–17 зверей (Данилов, 1974б, 1979). Совершенно очевидно, что пришли они из Ленинградской обл., где за два года до этого на Карельском перешейке кабаны встречались в районе пос. Сосново, за р. Вуоксой, а еще через год в Приозерском р-оне, возле пос. Мельниково (Тимофеева, 1970) и на восточном берегу оз. Балахоновского (Русаков, 1979а, б). Очень скоро – в 1972 г. кабаны проникли и в Финляндию (Erkinaro et al., 1982). Это так называемое «западное направление экспансии», когда животные расселялись вдоль Ладоги, по Карельскому перешейку, игравшему роль своеобразного экологического коридора. Дальнейшее расселение продолжалось уже в разных направлениях, в том числе и на север, и восток, в Карелию – в Сортавальский, Суоярвский, Питкярантский районы. Здесь животные нашли вполне благоприятные условия, поскольку именно эти территории были освоены человеком в далеком прошлом. Здесь и в наши дни довольно значительные площади полей заняты овощными и зерновыми культурами.

Вслед за первым сообщением о кабанах на юго-западе Карелии в ноябре 1970 г. в районе пос. Пай был отстрелян молодой 3–4-летний кабан. Почти в то же время поступило сообщение о встречах следов и самого зверя в районе д. Матвеева Сельга, расположенной близ административной границы с Ленинградской обл. (Данилов, 1974б). Затем последовала целая серия сообщений о кабанах здесь же в Прионежском, а также в Олонецком районах. Со всей очевидностью можно констатировать, что и сюда эти звери проникли именно из Ленинградской обл., поскольку на севере области, в Лодейнопольском р-оне кабанов регистрировали уже накануне – в 1968 и 1969 гг. (Русаков, 1979). Это направление расселения кабана в Карелии мы условно называем «восточным направлением экспансии». И здесь расселение животных шло по своеобразному географическому и экологическому коридору, т. е. довольно узкой территории между Ладожским и Онежским озерами, издавна освоенной в сельскохозяйственном отношении.

И, наконец, весной 1971 г. недалеко от г. Пудожя, на берегу р. Водлы, были найдены трупы двух кабанов (рис. 72). Эти звери попали сюда уже из Вологодской обл., которая также подверглась экспансии этих животных и к середине 1970-х гг. была полностью заселена ими. Пройдя эту область, кабаны продвигались дальше на север, в Архангельскую обл., где уже в начале 1970-х гг. достигли верховьев Северной Двины (Варнаков, 1978). Таким образом, расширение ареала вида на север шло широким фронтом, захватившим также и Коми Республику, и Волго-Вятский край (Фадеев, 1979).

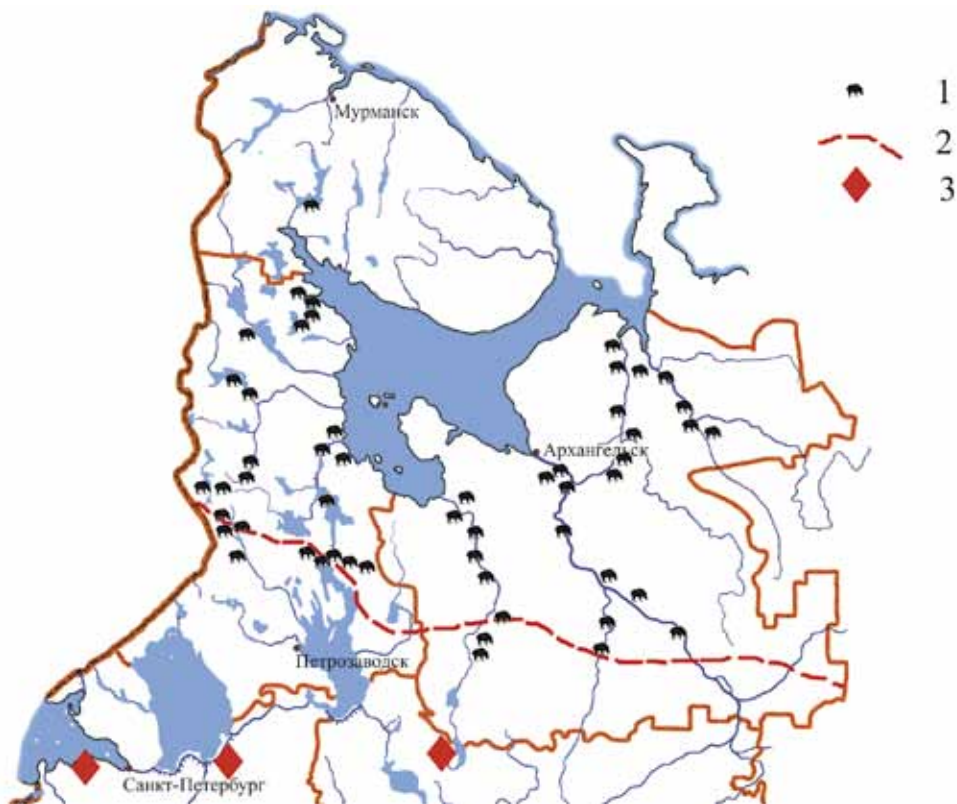


Рис. 72. Динамика ареала и современное распространение кабана на Европейском Севере России:

1 – места встреч и добычи зверей, 2 – северная граница регулярных зимовок и размножения, 3 – находки костей кабана на местах стоянок неолитического человека (по: Данилов, Панченко, 2012)

Мы не ставили целью обсуждать хронологию и детали расселения кабана на Европейском Севере России, это было сделано во всех подробностях ранее (Иванов, Русаков, 1970; Тимофеева, 1970; Фадеев, 1970, 1974, 1979; Русаков 1972, 1979; Русаков, Тимофеева, 1984). Считаем целесообразным, однако, привести два случая очень раннего (1950-е гг.) появления кабанов далеко за пределами даже заходов, зарегистрированных в то время.

О первом из них сообщает В. Г. Холостов (1956): 21 января 1953 г. в р-оне д. Одины (примерно на половине дистанции между Архангельском и Великим Устюгом) был отстрелен кабан, чучело которого было выставлено в Архангельском краеведческом музее. Названное место отстоит от регистраций дальних заходов кабанов на 700 км к северу!

Еще одно раннее появление кабана далеко за пределами постоянного обитания было зарегистрировано в Финляндии в январе 1956 г. на побережье Финского залива возле г. Эспоо. Зверь был найден мертвым, однако достиг он берега живым, о чем свидетельствуют следы на снегу; погиб он от истощения (Erkinaro et al., 1982). Есть все основания полагать, что происходит этот кабан из Эстонии.

Продвижение кабана на север Карелии наиболее интенсивно происходило в 1970-е гг. Уже в начале этого десятилетия кабанов встречали в окрестностях г. Петрозаводска, в Кондопожском и Медвежьегорском районах, в Пудожском р-не на северном побережье Онежского озера. Тогда же были зарегистрированы дальние заходы кабанов: в 1974 г. недалеко от г. Беломорска видели трех зверей, а в мае 1975 г. в 30 км к югу от станции Лоухи (66° с.ш.) был сбит секач из группы 5–6 зверей. По свидетельству местных жителей звери зимовали здесь уже вторую зиму. Сверхдальние заходы зверей, единичные случаи зимовки и даже единственный случай размножения кабана отмечались в северных районах Карелии и в последующем (Данилов и др., 2003) (см. рис. 72). Однако стремительное расселение вида не привело к его закреплению на севере республики и не рассматривается нами как расширение ареала вида, прежде всего потому, что здесь нет ни регулярных зимовок, ни даже эпизодического размножения животных.

Исходя из сказанного, современную северную границу ареала кабана в Восточной Фенноскандии можно провести по условной линии, соединяющей города: Оулу – Каяни – Куусамо (Финляндия) – пос. Поросозеро – г. Медвежьегорск – д. Данилово (Карелия) – север Каргопольского р-она (Архангельская обл.).

Замечательно, что в Финляндии (Erkinaro et al., 1982; Wikman, 1996) предел распространения вида лежит значительно севернее, чем в Карелии, объясняется это тем, что северные районы Финляндии освоены в сельскохозяйственном отношении значительно лучше, чем север Карелии, где подобные угодья представлены лишь небольшими огородами в самих населенных пунктах и сенокосами в ближайших их окрестностях.

Появление и стремительное распространение кабана в Карелии и в других северных регионах России – явление до сих пор малопонятное. И в очень далеком прошлом – 3–2 тыс. лет до нашей эры и в исторически обозримый период – 2–3 столетия назад – кабана ни в Карелии, ни в прилежащих областях не было.

Самые северные находки костей кабана среди кухонных остатков на стоянках древнего человека это – южный берег Ладожского озера (Иностранцев, 1882), южное побережье Финского залива (Поляков, 1882), у берегов оз. Воже (Верещагин, 1979) (см. рис. 72). Среди костных остатков, собранных археологами в Карелии на стоянках древнего человека (с мезолита до эпохи железа), костей кабана не обнаружено (Верещагин, 1979). Это кажется немного странным, поскольку 6 тыс. лет назад территория современной Карелии почти целиком была покрыта южно-таежными лесами (Елина, 1999), т. е. условия обитания для кабана были вполне благоприятны. Тем не менее, кабанов в Карелии ни в до-, ни в историческое время не было. Единственное, но не прямое упоминание о кабанах в Карелии находим у М. Я. Марвина в книге «Млекопитающие Карелии» (1959). Он пишет: «... В связи со славянской колонизацией Карелии, начавшейся в XI в., развиваются охотпромысел и земледелие. В результате усиленного промысла в течение второго тысячелетия нашей эры на территории Карелии были совершенно уничтожены кабан, бобр и соболь» (с. 20). Вот это общее замечание, не основанное на фактическом материале и прямо противоречащее сведениям, содержащимся во всех сводках по млекопитающим и специальных работах по кабану, и стало основанием для

А. А. Данилкина (2002), чтобы включить Карелию в естественный ареал кабана. В подтверждение нашей позиции считаем также возможным заметить, что в начале колонизации севера новгородцы осваивали вовсе не территорию современной Карелии, а Карельский перешеек, часть которого (бассейн р. Вуоксы) в прошлом называлась Передняя Корела. Здесь у ладожского истока р. Вуоксы в 1301 г. ими была основана крепость «Корела», ставшая центром управления всей Карельской землей. Пространство между Ладогой и Онегой в те годы еще не осваивалось новгородцами (Жуков, 2008). Из этого следует, что не могли славяне истребить каких-либо животных на территории современной Карелии, где их в то время не было.

Считалось, что кабана и не могло быть севернее изолинии средней максимальной глубины снегового покрова в 40 см и продолжительности его залегания свыше 160 дней (Формозов, 1946). Самым ближним к Карелии регионом, где кабаны жили постоянно, в исторически обозримый период была Прибалтика.

В соседней с Карелией Ленинградской обл. первые кабаны были замечены в 1947–1948 гг. (Иванов, 1962). Всего 20 лет потребовалось виду, чтобы оккупировать всю территорию области (Тимофеева, 1970; Русаков, 1972, 1979а, б; Русаков, Тимофеева, 1984), появиться в Карелии и еще 6 лет, чтобы достичь Северного полярного круга (Данилов, 1979; Данилов и др., 2001, 2003). При этом скорость расселения по территории Карелии составила 70 км в год. В Финляндии расселение шло с несколько меньшей скоростью – 50 км в год (Erkinaro et al., 1982). Это, опять-таки, связано с более развитым сельским хозяйством в этой стране на тех же широтах, а в южных и западных провинциях Финляндии еще и климат значительно мягче, т. е. условиями жизни для кабана более благоприятны, чем в Карелии.

Из видимых причин, объясняющих экспансию кабана на север, можно назвать:

- формирование высокой плотности населения вида на соседних территориях, откуда и происходило расселение животных. В данном случае это Прибалтика, Белоруссия, Тверская и Ярославская области;
- сказалась, очевидно, и серия теплых и малоснежных зим в конце 1960 – начале 1970-х гг.;
- сыграла свою роль и высокая подвижность этих животных, а, следовательно, и появление их в значительном удалении от мест постоянного обитания. Такое поведение объясняется не только особенностями экологии вида, но и скудостью естественных кормов кабана на Европейском Севере и трудностью их добывания, вследствие раннего и глубокого промерзания почвы (Данилов, 2003).

Однако эти объяснения даже их автору не кажутся достаточно убедительными при объяснении столь феноменального явления, как расселение кабана в 1950-е – 1970-е гг. на севере Европы. Они могли бы быть приняты как объяснение локальных и даже региональных изменений распространения и численности вида, но не явления такого сверхкрупного масштаба.

Очевидно, ближе к истине предположение, высказанное Г. А. Новиковым Е. К. Тимофеевой (1975), поддержанное в последующем О. С. Русаковым (Русаков, Тимофеева, 1984) и П. И. Даниловым (2003). Это предположение объясняет наблюдаемое явление известной гипотезой о «волнах жизни», т. е. многолетних (веко-

вых) и, вероятно, периодических колебаний ареала и численности вида. Подобное наблюдалось в 1950–1960-е гг. с лосем на всем пространстве его ареала, что будет обсуждаться позднее.

Биотопическое распределение. Участок обитания. На северном пределе ареала в распределении кабана по угодьям хорошо выражена приуроченность животных, особенно зимой, к станциям окультуренного ландшафта. Наибольшее число встреч животных и следов их пребывания в этот период приходится на поля, сенокосы, окраины этих угодий, дренированные участки болот, незамерзающие болота и заболоченные берега водоемов. Из лесных угодий следы зверей и места их отдыха чаще регистрируются в ельниках (табл. 42). Подобное распределение вполне объяснимо, поскольку естественных кормов кабана на севере крайне мало и звери вынуждены искать их на землях сельскохозяйственного назначения, где остается какое-то количество зерна или овощей после их уборки. В таких угодьях значительно выше также численность дождевых червей. В ельниках, особенно насаждениях с густым подростом и участками сомкнутых молодняков, животные днюют, устраивая зимой из лапника лежки гнездового типа, что делают и одиночные звери, и семьи кабанов. Защитные качества подобных лесов разнообразны – животные оказываются защищенными от ветра, выше здесь температура воздуха зимой и меньше вероятность нападения хищников.

Таблица 42

**Местонахождение зимних мест отдыха (лежек) кабанов
(по: О. С. Русаков, Е. К. Тимофеева, 1984)**

Биотоп	Число встреч	%
Ельники	152	52,4
Сосняки	12	4,2
Смешанные леса	20	6,9
Лиственные леса	10	3,4
Болото моховое (с сосной)	33	11,4
Болото тростниковое	30	10,4
Берега водоемов	13	4,4
Поле, луг (стога и скирды соломы и сена)	16	5,5
Зрастающие вырубki и гари	4	1,4

Кабаны – звери очень подвижные, поэтому их проходные следы встречаются во всех биотопах, но жировочными станциями являются преимущественно сельскохозяйственные угодья. Это и картофельные поля, которые звери посещают и сразу после посадки картофеля, и в первые дни после появления всходов, когда формируется корневая система растений и в ней происходит концентрация дождевых червей, и накануне цветения, и, наконец, после уборки клубней. Нередко и зимой кабаны «перекапывают» эти поля. Поля с другими овощными культурами в Карелии невелики по площади и не столь часто посещаются кабанями.

Зерновые в Карелии практически не культивируются, однако, однолетние – овес, овсяно-гороховые и овсяно-виковые смеси занимают довольно значительные

площади, а вследствие особенностей технологии уборки на них остается довольно много зерна и гороха. Горох исключительно привлекателен для кабанов, и звери посещают такие поля с конца лета (времени уборки) до начала – середины зимы.

В Карелии значительные площади таких полей размещаются на мелиорированных землях (бывших болотах). Их окружение – это заболоченные леса, с густыми зарослями кустарников и лиственных молодняков по всему периметру дренированных территорий. В таких местах кабаны часто остаются и на дневку.

Весьма привлекательны для кабанов зимой и непосредственно окрестности населенных пунктов, что опять-таки связано с дефицитом корма в естественных местообитаниях. Здесь животные кормятся у силосных ям и буртов с картофелем и другими овощами, отходами, выносимыми с животноводческих ферм и просто на свалках и помойках. Зимовки кабанов на поселковых и городских свалках известны возле городов: Беломорск, Муезерка, Сегежа, Кондопога, Петрозаводск. Такие зимовки отмечались и в Ленинградской обл. вблизи многих деревень, г. Старого Петергофа и даже у Кронштадта (Русаков, Тимофеева, 1984). Таким образом, на северном пределе ареала кабан проявляет отчетливо выраженную приуроченность к стациям антропогенного ландшафта и даже синантропность.

Протяженность суточных перемещений кабанов зимой варьирует довольно значительно и определяется наличием достаточного количества корма и его доступностью. Часто такие перемещения ограничиваются переходами от места дневки (гайна) до ближайших картофельных или овсяно-гороховых полей и составляют 1,5–2 км. Иногда же звери, совершая переходы от одних полей к другим, проходили по 7–11 км. В период глубокого снега кабаны передвигаются преимущественно по натоптаным ими же тропам, связывающим места кормежки и отдыха. В районе гайна такие тропы образуют довольно густую и запутанную сеть. Размеры участка обитания семьи на севере также зависят от количества и местонахождения корма. Нам довелось в течение двух зим наблюдать за группой кабанов, живших возле крупной коровьей фермы, в окрестностях которой располагались мелкоконтурные, но многочисленные частные картофельные поля, а в непосредственной близости от нее силосные ямы. Остатки коровьего корма вместе с подстилкой также вывозились недалеко от фермы. Площадь, осваиваемая животными за всю зиму, не превышала 4 км².

По данным троплений кабанов в Ленинградской обл. зимой (январь–март) длина суточного хода составляет 0,2–8,5, в среднем 3,4 км (n = 28; Русаков, 1979б). Там же, при обеспеченности пищей животные держались на площади от 1 до 7,6 км². Значительно меньше размеры участков, осваиваемых семьей в более южных регионах. По многолетним наблюдениям С. А. Царева (2000) в Белгородской обл. они варьируют от 0,5 до 1,6 км².

Зимой на отдых кабаны устраиваются в густых местах, хорошо защищенных от непогоды, особенно от ветра, хищников и человека, к которым подойти бесшумно просто невозможно. Однако случается, что звери устраиваются на отдых прямо на обочине лесных дорог в разрытых ими муравейниках. Мы встретили 7 таких лежек, принадлежащих одиночным зверям, в двух случаях звери оставили их при приближении автомобиля всего на 10 м.

Летом звери устраиваются на отдых в зарослях тростника, злаков, кипрея, малины. По данным О. С. Русакова и Е. К. Тимофеевой (1984) на Северо-Западе такие лежки на открытых местах составляли 53 % (n = 248) и лишь 28 % лежек было найдено в лесу (15 % в ельниках и 13 % в других типах насаждений). Всего 19 лежек было зарегистрировано на моховых болотах и лишь 13 – на зарастающих вырубках.

По наблюдениям тех же исследователей летние лежки подстилки обычно не имеют и представляют собой углубление в земле, часто по краям лежки сооружается валик из разрытой земли, дерна. Лежки с подстилкой из травы, веток, листьев принадлежат свиньям с поросятами. Иногда звери отдыхают прямо в собственных порослях.

Зимой большинство мест отдыха располагалось в ельниках или смешанном лесу с примесью и подростом ели. Часто они устраиваются непосредственно у стволов крупных елей под низкорастущими ветвями (см. табл. 42). Иногда лежка устраивается под прикрытием выворотня, в таком случае углубление от корней устилается ветвями елей.

С наступлением морозов и выпадением снега семья по-настоящему «строит» гнездо. Для этого звери разрыхляют лесную подстилку и верхний слой почвы, при этом образуется небольшое углубление, затем лежка выстилается еловым лапником, скусанным с соседних деревьев, молодые елочки иногда вырываются с корнями и укладываются по краям гнезда. Такие гнезда звери используют в течение длительного времени – до месяца и более, достраивая и увеличивая его за счет высоты подстилки и стен.

Одиночные и пары зверей довольно часто устраиваются в муравейниках, срывая их верхние части и углубляя ложе, в результате образуется гнездо с валиками по бокам, хорошо удерживающее тепло, особенно если такой муравейник располагается под густой старой елью, что случается довольно часто. Крупные секачи строят гнезда отдельно. Они очень напоминают верховые медвежьи берлоги и представляют собой ложе из толстого слоя лапника (до 70–90 см), диаметром до 1,5–2 м.

Случается, что одиночные молодые самцы, так называемые «одинцы» днюют в копнах и стогах сена и соломы. Первые кабаны, обнаруженные в Карелии, вели себя именно так (Данилов, 1974б).

В Ленинградской обл. из 115 лежек кабанов, построенных самими животным, было 95. Из них 46 располагались на земле с подстилкой, 42 – на муравейниках, 7 – на земле с подстилкой, стенами и «крышей». 12 находились на земле без подстилки и 8 – в стогах сена или соломы (Русаков, Тимофеева, 1984).

Питание. Кабан – зверь всеядный. В его рационе наряду с растительными кормами представлены и наземногняздящиеся птицы (их яйца и птенцы), и мелкие млекопитающие, и даже остатки крупных млекопитающих (падаль). Значительное место в его питании занимают беспозвоночные животные – дождевые черви и насекомые.

Мы попытались сравнить характер питания кабанов на Северо-Западе России (Русаков, 1979; Русаков, Тимофеева, 1984), в Финляндии (Erkinaro et al., 1982) и в Карелии (наши данные). В самых суровых условиях из сравниваемых регионов

живут кабаны в Карелии. В южных областях Северо-Запада России и в Финляндии животные находят и естественные корма – орехи лещины, желуди, здесь же площади, занятые разнообразными сельскохозяйственными культурами, в том числе и зерновыми, многократно превышают таковые в Карелии.

На Северо-Западе отмечено поедание кабанами 52 видов травянисто-кустарниковых растений, 11 – древесно-кустарниковых пород, несколько видов мхов, грибов, древесных лишайников и 4 группы животных кормов: дождевые черви, насекомые, птицы и мелкие млекопитающие, падаль. Из всего этого разнообразия наиболее важную роль играют травянистые растения (62,2 % встреч, от 4018 случаев регистраций поедей), главным образом, болотные и полуводные и сельскохозяйственные культуры. Животные корма составляют 29,8 % встреч, а плоды, побеги и кора деревьев и кустарников – 6,9 % (Русаков, Тимофеева, 1984).

Таковыми данными по Карелии мы не располагаем, поскольку в процессе наблюдений регистрировали лишь кормежки кабанов у различных источников пищи. Подобные же материалы приводят и финские исследователи, что позволяет сравнить состав питания в экстремальных и менее суровых условиях жизни зверей (табл. 43).

Таблица 43

Места жировок кабана в Финляндии (Erkinaro et al., 1982) и Карелии (наши данные), абс., (%)

Места жировки	Финляндия	Карелия
Картофельные поля	42 (40,0)	36 (27,3)
Поля с прочими овощами	9 (8,6)	8 (6,1)
Зерновые поля	24 (22,9)	30 (22,7)
Свалки, скотные дворы, силосные бурты и ямы	5 (4,8)	9 (6,8)
Места подкормки дичи	6 (5,7)	17 (12,9)
Кора, корни и ветви деревьев	9 (8,6)	9 (6,8)
Муравейники	7 (6,6)	13 (9,8)
Падаль	3 (2,8)	3 (2,3)
Всего	105 (100,0)	132 (100,0)

В течение года состав кормов изменяется весьма существенно. Это происходит вследствие начала роста разных видов растений, оживления и размножения насекомых и дождевых червей, роста и созревания сельскохозяйственных культур.

Весьма полный обзор сезонных изменений питания кабана сделан для северо-западных областей, т. е. ближайших к Карелии территорий, О. С. Русаковым и Е. К. Тимофеевой (1984). Мы считаем возможным привести здесь краткое описание этих явлений для общей характеристики питания кабана в течение года. Это вполне обосновано, поскольку состав фитоценозов и запас растительной массы предпочитаемых кабанами растений в Карелии во многом сходны с таковыми в Ленинградской обл.

Весной, с появлением проталин на склонах южной экспозиции, на обочинах дорог, открытых вырубках и берегах водоемов кабаны поедают значительное количество корневищ папоротников, хвощей, гравилата, сабельника, одуванчика, клевера и других трав.

В мае – начале июня в рационе кабанов большую долю – до 34 % составляют почвенные беспозвоночные – дождевые черви и личинки жуков. Это очень важный калорийный корм, который позволяет животным быстро восстановиться после голодной зимы и обеспечивает существование и рост поросят. В это же время кабаны начинают посещать картофельные поля. Их привлекают не только клубни, но главным образом дождевые черви, которые собираются в развивающейся корневой системе картофеля, при его всходах.

В конце лета, по мере созревания картофеля, овса и гороха кабаны начинают активно посещать такие поля. Но и летом дикие травянистые растения сохраняют большое значение в жизни зверей. В это время они в значительном количестве поедают корневища дудника, одуванчика, клевера, стебли и листья осок, тростника, камыша, сныти и других трав.

Осенью, после копки картофеля и уборки зерновых звери продолжают посещать эти угодья, но все большую роль в их жизни начинают играть водно-болотные растения – побеги и корни тростника, белокрыльника, хвощей, камыша, рогоза, калужницы, вахты, осок. Именно эти растения обеспечивают кабанов кормом и в начале зимы до глубокого промерзания почвы.

С наступлением морозов, увеличения снегового покрова и глубины промерзания почвы кабаны испытывают большие трудности с добыванием корма, и их основными кормовыми станциями становятся незамерзающие, заболоченные берега озер, рек и ручьев, мелиоративных канав, где они продолжают кормиться хвощами, осоками, вахтой, сабельником, тростником. Но и этих кормов катастрофически не хватает, и звери начинают питаться аварийными кормами, корой оставленных на вырубках осин, побегами ели, ветками ивы, березы, трутовиками, древесными лишайниками.

В таких условиях звери в большой мере существуют за счет запасов подкожного и мышечного жира, и теряют за зиму от 30 до 50 % веса тела. Многие животные, особенно молодняк данного года рождения не выдерживают таких суровых условий и погибают от бескормицы. В отдельные годы, когда выпадение снега и становление снегового покрова задерживалось, но стояли сильные морозы, почва уже в конце ноября промерзала на глубину 15–20 см, что делало невозможным добывание корма молодыми животными. Если в последующем – в середине – конце зимы выпадали еще и глубокие снега, кабаны гибли целыми семьями. Такими были в Карелии зимы 1980–1981, 1981–1982 и 1993–1995 гг., когда численность кабана в республике сокращалась в два–три раза.

В процессе добывания корма кабаны активны в сумеречное, ночное и пред-рассветное время. Там, где животных не беспокоят, они выходят на поля засветло; в конце лета – начале осени это случается в 20–21 час и позже. Поздней осенью животные активны в течение ночи и заканчивают жировку на рассвете в 7–9 часов.

Зимой кабаны кормятся и в дневное время, а часть ночи проводят на лежках. В местах, где зверей часто беспокоят, они демонстрируют выраженную ночную активность, а днем отдыхают.

Размножение. Структура популяции. Половой зрелости кабаны и самцы и самки на Северо-Западе России одоствигают в конце второго года жизни, т. е. в 19–20 месяцев (Русаков, Тимофеева, 1984). Самки в этом возрасте впервые участвуют в размножении, но молодые самцы отгоняются взрослыми секачами и, как правило, начинают размножаться лишь в 4 года. Самцы в возрасте 2–3-х лет живут в период гона отдельно от семьи и совершают иногда очень большие переходы.

Гон кабанов на северном пределе ареала проходит в ноябре–декабре, хотя по свидетельству О. С. Русакова (1980) признаки активности, проявляемой самцами, становятся заметны уже в октябре. Самые поздние проявления гона наблюдались до середины января. В целом же по Карелии и Ленинградской обл. из 56 наблюдений гона 10,7 % данных приходится на октябрь, 39,2 – на ноябрь, 44,6 – на декабрь и 5,4 % – на январь (Русаков, Тимофеева, 1984).

Беременность у свиной длится в среднем 4,5 месяца (112–140 дней). Сроки появления молодых растянуты так же как и время гона. По данным уже цитированных авторов и в тех же регионах поросята появляются: в марте – 3,5 % случаев, в апреле – 27 %, в мае – 48,4, июне – 21,1 % (n = 85), т. е. массовый опорос происходит с конца апреля до начала июня. Рано и поздно рожденные поросята в большинстве погибают от холодов и бескормицы.

Средняя плодовитость кабана, рассчитанная по числу поросят в выводке, в Карелии и Ленинградской обл. различается незначительно, составляя, соответственно, 6,0 и 6,2 (2–12) поросят на размножавшуюся самку. Однако смертность молодых в первые месяцы жизни весьма значительна и по расчетам О. С. Русакова в годы депрессии численности к зиме может достигать 70 %. В годы роста численности популяции смертность поросят была почти вдвое меньше и к концу зимы погибало около 34 % сеголетков.

Поросята весь первый год держатся с матерью. В этой же семейной группе можно встретить и 2–3-летних самок, а в период гона к ним присоединяется и секач. Размер группы или стада (гурта) кабанов на севере невелик и в Карелии по нашим данным составляет 4,3 экз. (n = 39). По данным О. С. Русакова средняя величина группы еще меньше – 3,8 экз. По мере продвижения к югу стадность растет и составляет 5,5 в Ленинградской обл., 6,5 и 6,7 в Новгородской и Псковской областях, соответственно. Одиночные звери в зависимости от сезона составляют 17–25 % встреч (Русаков, Тимофеева, 1984).

По мнению О. С. Русакова и Е. К. Тимофеевой среди кабанов, обитающих на северном пределе ареала, преобладают самцы. При этом исследователи приводят интересную динамику полового состава, связанную с возрастом. Среди эмбрионов (n = 48) самцов было вдвое меньше (16), чем самок (32), среди поросят (n = 62) самцы уже несколько преобладали, составляя 54,8 %, у подсвинков это преобладание выражено еще сильнее – из 70 добытых животных самцов было 62,8 %, подобное же соотношение зарегистрировано в промысловой пробе взрослых, когда на долю самцов пришлось 60,7 % (n = 272). Авторы считают, что нечто подобное существует и в природе и аргументируют это тем, что при добыче поросят и подсвинков отличить самцов от самок довольно трудно, таким образом, избирательность отстрела исключается (Русаков, Тимофеева, 1984).

По данным этих же исследователей возрастная структура населения кабана северо-западных областей России не остается постоянной и варьирует в зависимости от состояния популяции. В годы подъема численности в 32 стадах (254 кабана) поросята составляли 51,2 %, подвинки – 15,4, взрослые звери – 33,3 %. В годы спада численности в 18 стадах (107 кабанов) доля поросят была – 45,8 %, подвинков – 9,3, взрослых животных – 44,9 %. В среднем же за 20 лет наблюдений поросята составляли 45–55 %, подвинки – 10–15, средневозрастные звери (3–5 лет) – 25–30 и старые (6 лет и старше) – 5–10 %. Такая структура характерна для осеннего периода, т. е. до охотничьего сезона и до естественного отхода молодняка зимой (Русаков, Тимофеева, 1984).

Движение численности. В первые годы после появления численность кабанов в Карелии увеличивалась довольно быстро: 1975 г. – 65–70, а в 1980 г. уже 400–450 зверей. Тогда же сформировались стабильные очаги постоянного размножения и обитания вида в южных районах республики с наиболее развитым сельским хозяйством. Однако в зимы 1980–1981 и 1981–1982 гг. вследствие раннего промерзания почвы и высокого уровня снегового покрова, сложились крайне тяжелые условия зимовки для кабанов. В результате наблюдался массовый падеж животных, сокращение численности и области распространения вида. Затем население кабана вновь возросло и в 1990 г. достигла максимума – тысячи зверей (Марковский, 1995). Однако возникший в те же годы на всем Европейском Севере России тяжелый кризис сельского хозяйства привел к тому, что значительно сократились площади и набор выращиваемых сельскохозяйственных культур, в частности, прекратились посевы однолетних – овса и гороха. Дефицит кормов немедленно сказался на поголовье кабана и усугубился повторившимися в 1993–1995 гг. тяжелыми для животных зимами. После этого численность вновь несколько возросла и в настоящее время в Карелии насчитывается около 650 кабанов (Данилов, Панченко, 2012).

Анализ данных зимнего маршрутного учета показал, что и уровень численности и ее изменения даже в районах Приладожья (Лахденпохском и Олонецком) далеко не одинаковы (рис. 73). Объясняются эти различия, очевидно, особенностями ландшафтно-экологических условий и прежде всего их геоморфологическими, а вслед за тем и геоботаническими составляющими. В Лахденпохском р-оне преобладают ельники на суглинках и супесях высоких классов бонитета с богатым травянисто-кустарничковым покровом, подлеском, а часто и с густым подростом. В таких лесах довольно многочисленны почвенные беспозвоночные и дождевые черви. Эти уголья обеспечивают кабана и кормами, и убежищами. Территория Олонецкого р-она покрыта преимущественно сосновыми лесами, произрастающими на песчаных почвах, которые значительно беднее беспозвоночными, не столь разнообразна и обильна в них и травянистая растительность. Различаются эти территории и по температуре воздуха, и высоте снегового покрова.

Даже этот простой экскурс в историю кабана в Карелии убеждает в том, что основными лимитирующими факторами дальнейшего распространения вида и самого его существования на рассматриваемой территории являются факторы, постоянно действующие: дефицит корма, температура и снег; последние определяют доступность корма, что выражается в промерзании почвы, толщине снегового

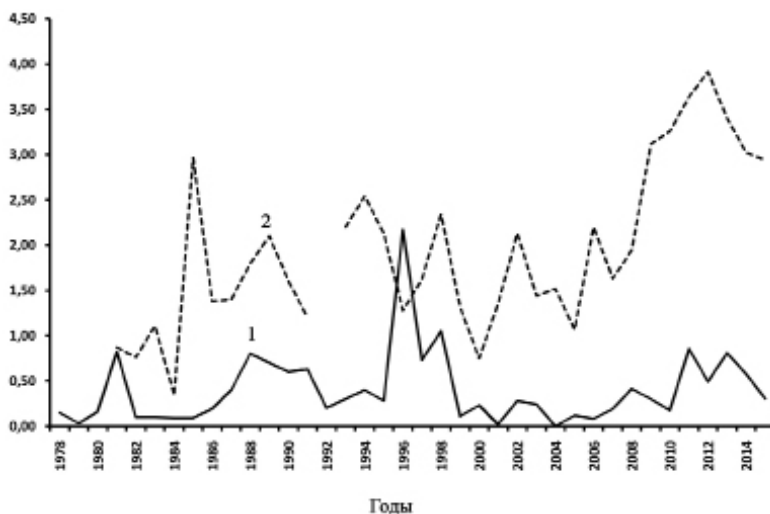


Рис. 73. Изменение численности кабана в Олонецком (1) и Лахденпохском (2) районах Карелии, следов на 10 км

покрова и продолжительности его залегания. Лимитирующее действие температуры и снега выражаются не только в ограничении доступности корма, но и в ограничении подвижности животных и значительных потерях ими тепла.

Появление кабанов в Карелии, их расселение, успешные зимовки и размножение в течение более 40 лет ставят вопрос – смогут ли они и в дальнейшем существовать здесь? Однозначного ответа пока дать нельзя. Вряд ли следует ожидать сплошного заселения и длительного благополучного существования этих зверей даже в южных районах республики. Главное тому препятствие – вышеназванные лимитирующие факторы, к которым следует добавить также и влияние крупных хищников и, прежде всего, довольно многочисленных волков.

Кабаны могли бы существовать более или менее нормально и стать популярными объектами любительской охоты в организованных охотничьих хозяйствах, где в тяжелое для животных время следует организовать подкормку и охрану зверей.

Целесообразность повсеместной помощи кабанам в районах их обитания весьма сомнительна. Дело в том, что кабан в карельских условиях, не находя достаточного количества естественного корма, наносит довольно ощутимый ущерб сельскому хозяйству, раскапывая картофельные поля и участки с другими корнеплодами. Особенно страдают от кабанов небольшие картофельные поля сельских жителей, расположенные обычно в непосредственной близости от леса.

Подобная деятельность кабанов вызывает необходимость отстрела животных, наносящих ущерб сельскохозяйственным культурам, поскольку другие меры – различные отпугивающие средства – малоэффективны.

Косуля – *Capreolus capreolus* L.

Согласно В. Г. Гептнеру (1961) северная граница восстановленного (в сноске к очерку автор называет его максимальным, с. 183) ареала косули проходит по южному и северо-восточному берегу Финского залива, захватывает Карельский

перешеек (в следующей сноске на той же с. В. Г. Гептнер замечает, что на перешейке косуля бывает только заходом и границу более регулярного ее обитания следует проводить по р. Неве), далее по берегу Ладожского озера доходит до устья р. Сясь, поворачивает на Тихвин – от него идет по Рыбинскому водохранилищу на г. Ярославль или г. Данилов. Того же мнения придерживается и О. С. Русаков (1969, 1979б). Примерно также описывает северную границу распространения косули и Е. К. Тимофеева (1985).

Палеонтологические находки в виде остатков немногочисленных костей косуль на стоянках неолитического человека (Иностранцев, 1882; Верещагин, 1979) позволяют считать, что одним из самых северных пунктов, где этих зверей добывали 5 тыс. лет назад, был южный берег Ладожского озера (г. Новая Ладога – 60° 07' с.ш.), что находится в 70–80 км от южной границы современной Карелии.

В восточной части европейского ареала вида самая северная находка костей косули среди кухонных остатков на стоянках древнего человека – это оз. Воже (Вологодская обл.) расположенное на той же широте, что и южная граница Карелии (60° 40' с.ш.). У Н. К. Верещагина (1979) находим также упоминание северного Приладожья, как места встреч остатков костей косули, но без точного указания места обнаружения этих фрагментов.

Таким образом, северный предел постоянного обитания косули в далеком прошлом можно провести несколько севернее границы, названной В. Г. Гептнером (1961), но вовсе не так далеко на север как это было сделано А. А. Данилкиным (1999). Вот как он описывает северную границу исторического ареала косули на севере Европы:

«Накопленный фактический материал с учетом современного распространения позволяет достаточно точно провести контур естественного максимального (восстановленного) ареала рода *Capreolus* (рис. 22). На северо-западе он охватывает Англию и север Скандинавского полуострова, **выходит на восток его к Кандалакше** (выделено мной), Онежское озеро огибает с юга и по линии Кострома – Нижний Новгород – Киров доходит до западных склонов Уральского хребта...» (Данилкин, 1999; с. 53).

Очевидно, выделенная часть предложения не что иное как неудачное выражение автора, поскольку, если читать его буквально, то получается, что в область распространения косули входила большая часть территории современной Финляндии (даже часть ее Лапландии) и Карелии! Очевидно также, что в цитируемом предложении после слов «...на восток его ...» упущено слово «далее»? В противном случае г. Кандалакша относится к Скандинавскому п-ову!

Проверив неоднократно состав животных, чьи костные остатки были найдены на местах самых крупных стоянок первобытного человека, в его могильниках, изображения зверей среди наскальных рисунков в Карелии, Кольского п-ова и Финляндии, я не нашел никакого подтверждения обитания косули в наших северных краях в прошлом. Нет таких данных и в работах финских зоологов (Siivonen, 1972; Siivonen, Sulkrava, 1994; Helle, 1996; Kankaanpaa, 1999; Luoma, 2004) (рис. 74).

Обзор истории косули в Карелии приходится начинать с таковой на территории Финляндии, в прошлом долгие годы находившейся под юрисдикцией России, а в наши имеющей с Карелией восьмьсоткилометровую границу, через которую постоянно происходит взаимный обмен животными. О косуле в Финляндии имеется и значительно больше информации, приводимой в работах названных выше исследователей.

В 16 столетии косуля была обычна, хотя и немногочисленна в прибрежных губерниях этой страны. Наступившее в 17-м столетии похолодание, так называемый “малый ледниковый период” привело к полному исчезновению этих животных. Их возвращение, по мнению финских ученых, началось в начале 1900-х гг. Первую косулю встретили в 1912 г. возле д. Руокалаhti (40 км от ж/д станции Иматра (Финляндия). Однако более регулярно животные стали встречаться на Карельском перешейке и северном побережье Ладожского озера в 1930-е гг. Еще более частыми стали их заходы на Карельский перешеек в 1950-е гг. Тогда же, очевидно, довольно много животных проникло в Финляндию, где их группы встречали в районе ж/д станции Нуямаа, которая расположена в непосредственной близости от пос. Вяртсиля на российской стороне, населенных пунктов Сиипола и Мехиккеля (Siivonen, 1972). Объяснение этому явлению находим у Е. К. Тимофеевой (1970) и О. С. Русакова (1979б), отмечавших, что рост населения косули на Северо-Западе России начался именно в 1930-е гг., достигнув наибольшего уровня в конце 1940-х – начале 1950-х гг. Именно в этот период косули встречались по всему Карельскому перешейку.

Однако этот путь расселения существовал очень недолго (уже в конце 1950-х косули исчезли на Карельском перешейке). Но появление этих копытных и рост их численности в Финляндии не прекратились. Почти в те же годы, но в большем количестве и более интенсивно животные расселялись из Швеции, проходя вдоль побережья Ботнического залива. Этот поток не ослабевает и сейчас, что не удивительно, если принять во внимание, что численность косули в ряде провинций Швеции достигает 350 экз. на 1000 га!



Рис. 74. Распространение косули в Карело-Мурманском крае:

1 – 1–2 встречи, 2 – 2 и более случаев регистрации животных

Кроме естественного расселения с 1985 по 1993 гг. в трех южных провинциях Финляндии было выпущено 168 зверей. Они успешно адаптировались к местным условиям и довольно быстро расселяются на север и восток. В итоге косуля встречается теперь на большей части Финляндии (Wikman, 2009). В исторических документах 18–19 вв. о косуле в российских губерниях, лежащих восточнее Финляндии, в том числе в Лодейнопольском и Вытегорском уездах Олонецкой губ., находящихся частично в пределах исторического ареала вида, никаких сведений нет.

Исключение составляет лишь утверждение С. В. Кирикова (1960), который пишет о том, что косуля встречалась еще в конце 18 в. на значительной части Петрозаводского у. (Олонецкая губ.), в том числе в р-оне Святозерского и Сязозерского погостов (деревни: Черनावолок, Важинская Пристань, Риксельга, Курмойла, находящиеся ныне в Пряжинском р-не Карелии) (см. рис. 74). Однако ни в одной из старых фаунистических работ (Озерецковский, 1792; Кесслер, 1868; Поляков, 1873) такой информации мы не находим. И в более поздних сводках и обзорах фауны Европейского Севера России эти сведения не получили подтверждения. Очевидно, их следует отнести к дальним заходам животных за пределы ареала, как это имеет место в наше время и будет обсуждаться ниже. Но предварительно нельзя не вспомнить неоднократные и в ряде случаев успешные опыты завоза и выпуска косуль или их акклиматизации в пределах изучаемого региона в 19 и 20-м столетиях.

Первые и весьма общие сведения о косулях, их подпуске в уголья в царских охотах и поместьях дворян в Петербургской губ. отражены в хрониках царских охот Н. Кутепова (1911). В них говорится о том, что в разные годы на территории Петербургской губ. содержалось большое количество косуль. Что касается выпусков зверей в те годы то в:

1828 г. – в Петергофском зверинце среди других зверей было 35 косуль;

1850-е гг. (начало–середина) – в Лисинской охоте были неоднократные подпуски косуль, в результате во второй половине этого столетия здесь было добыто 320 зверей;

1863 г. – выпуск в Гатчинской охоте (завезены из Прибалтики, число – неизвестно);

1886 г. – в Гатчинской охоте выпущены 59 косуль (преимущественно сибирских), они успешно размножались, с ежегодным приростом в среднем 26 %; в 1909 г. их стало 1068 экз.;

1889 и в 1890 гг. – 12 и 20 зверей выпущены в Гатчинской охоте;

1909 г. – 24 косули выпустили в Гатчинской охоте.

Несмотря на эти подпуски, число косуль в крае в начале 20-го столетия заметно сократилось. Последующие изменения численности и области распространения вида до 1970-х гг. детально прослежены О. С. Русаковым (1979а, б) и Е. К. Тимофеевой (1970, 1985). Вот как это выглядит в кратком изложении:

Начало 20-го столетия – численность косули на Северо-Западе стала сокращаться.

Начало – середина 1920-х гг. – повсеместная депрессия вида. В это время северная граница его распространения проходила по южному побережью Финского

залива, далее по Неве и вдоль южного берега Ладожского озера до р. Сясь, затем резко поворачивала на Тихвин, а далее – в Новгородскую обл. (Лавров, 1929).

Конец 1920-х – начало 1930-х – численность увеличивается.

В военные годы, очевидно, истреблена во многих районах (в Финляндии – увеличение численности и области распространения).

В послевоенные годы – численность возрастает, достигая наибольшей величины в конце 1940-х – начале 1950-х.

1950-е гг. – численность стремительно сокращается до минимальной в 1955–1960 гг.

1964 г. – 7 сибирских косуль из Киргизии выпущены в Тосненском р-оне Ленинградской обл. Предполагается, что они разбрелись и погибли.

1960-е гг. – идет рост населения вида, достигшего в начале 1970-х почти такого же высокого уровня, как и в начале 1950-х гг.

Далее для общей характеристики хода численности вида в южных областях региона мы использовали данные, приводимые А. А. Данилкиным (1999) со ссылкой на Главохоту РСФСР и Охотдепартамент РФ, как источник информации, а также В. С. Мирутенко (2004, 2007, 2010), обобщившего аналогичные данные за последние годы. Из таблиц, опубликованных А. А. Данилкиным, следует, что наибольшей численности вид достиг в изучаемом регионе в конце 1970-х гг. Однако уже в 1981 г. начинается сокращение населения косули, продолжавшееся до конца этого десятилетия, но не достигшее минимальных значений, а вслед за тем, в начале 1990-х последовал новый, возможно, самый значительный рост численности вида. В результате в трех южных областях Европейского Севера – Ленинградской, Новгородской и Псковской в 2007 г. население косуль оценивалось почти в 14 тыс. особей (Мирутенко, 2007).

Появление косули далеко за пределами северной границы исторического ареала в наше время было впервые зарегистрировано нами в Карелии в непосредственной близости от Петрозаводска осенью 1964 г. (61°42') (Данилов, 1974). Наиболее вероятное место, откуда мог прийти зверь – это Ленинградская обл., где к этому времени косуля встречалась в ряде южных и западных районов и на Карельском перешейке (Соколов, 1959; Тимофеева, 1970) (см. рис. 74).

Второе появление косули в Карелии датируется осенью 1968 г. По сообщению председателя Сортавальского общества охотников П. Е. Галушкина, двух косуль видели в сентябре и октябре сначала у оз. Пюхя-ярви, а несколько позже – у местечка «Госконюшня». Одинаково вероятен их приход из Финляндии или Карельского перешейка Ленинградской обл.

Третий заход четырех косуль, очевидно, из Финляндии (или опять-таки с Карельского перешейка), отмечен в р-оне пос. Вяртсиля Сортавальского р-она (рис. 74). Появились звери осенью 1969 г., но с наступлением зимы исчезли.

Следующий заход четырех косуль, очевидно, из Финляндии, отмечен в р-оне пос. Вяртсиля бывшего Сортавальского р-она, появились звери осенью 1969 г., а с наступлением зимы исчезли (см. рис. 74).

Заход еще двух косуль в Карелию, но уже на востоке республики, зарегистрирован осенью 1970 г. Заметили зверей в окрестностях г. Пудожя. По сообщению

охотоведа района В. Т. Сидорова, путь косуль прослеживался от оз. Муромского, расположенного на крайнем юго-востоке Карелии близ административной границы с Вологодской обл., откуда, по всей вероятности, звери и пришли. В начале зимы животные держались в ельнике, а кормились кустарничками черники, раскапывая еще неглубокий снег. Потом они переместились на окраины сенокосов, где жили и кормились у стогов сена. Звери благополучно перезимовали и оставались в этом районе весну, лето и осень. Дальнейшая их судьба неизвестна.

В ноябре 1971 г. в окрестностях пос. Гирвас Кондопожского р-она неоднократно видели четырех косуль, которые жили на небольшом участке зарастающих сенокосов, кормились сеном и побегами ивы.

На следующий год стало известно о вторичном появлении косули близ пос. Вяртсиля, она заходила даже в поселок и, очевидно, также пришла из Финляндии.

В том же 1972 г. в Заонежье (Медвежьегорский р-он), близ д. Вегаруксы, были обнаружены остатки косули, зарезанной волками. Это самый северный заход косули в Карелию в то время (62°15' с.ш.).

В 1975 г. вновь поступило сообщение о косуле, встреченной в районе пос. Вяртсиля, в том же году одиночный зверь появился в окрестностях Петрозаводска, возле Бесовецкого аэропорта. Здесь в долине р. Шуи косуля и провела всю зиму.

С тех пор и до середины 1990-х гг. о косулях в Карелии ничего известно не было. Следующая волна заходов началась в 1995 г. Ранней осенью этого года у д. Обжи, на побережье Ладожского озера (Олонецкий р-он), были сначала зарегистрированы следы косуль, а несколько позже охотовед района В. Игнатъев видел и самих животных. С тех пор следы косуль и самих зверей ежегодно регистрируют в этой местности. Более того, в 2004 г. стало известно о косуле и в Питкярантском р-оне, почти на 70 км в северо-западном направлении от д. Обжи (вдоль Ладоги). В названные места животные могли попасть только из Ленинградской обл., перебравшись через Свирь и пройдя Верхнесвирский заповедник.

В 1998 г. косулю вновь видели недалеко от пос. Вяртсиля. Весной 2004 г. косуля уже в третий раз появилась в районе Бесовецкого аэропорта (окрестности г. Петрозаводска). Здесь же весной 2007 г. опять наблюдали двух косуль. И, наконец, весной 2008 г. 2 косули зарегистрированы в районе пос. Шуя.

В последующие годы, до лета 2015 г. здесь, в пойме р. Шуи, где расположены обширные поля с включением перелесков и зарослей кустарников, косуль одиночных и группу в 3–4 зверя наблюдали ежегодно. Другой «центр» ежегодных (2009–2015 гг.) встреч следов и самих животных находится в р-оне населенных пунктов Крошнозеро – Эссойла – Курмойла. Последняя – та самая деревня (Сямозерского погоста), которую упоминает С. В. Кириков (1960) как место встреч косуль в 18 в. (см. рис. 74).

Некоторые позже чем на юге, косули начали появляться и в северных районах Карелии. Первые такие встречи произошли в 1986 и 1987 гг. у самого Белого моря. В первом случае косуля жила зимой возле г. Кеми, во втором животное было отстреляно браконьером в окрестностях с. Гридино (Кемский р-он) (см. рис. 74). Здесь же, недалеко от г. Кеми, косуля жила зимой 2005–2006 гг. И вновь в Прибеломорье уже целая группа зверей зарегистрирована в декабре 2005 г. близ г. Беломорска.

Судя по следам, в группе было 6 косуль. В марте в той же местности 3 зверя пытались переплыть р. Выг, при этом один из них утонул. Это была взрослая самка средней упитанности. При ее вскрытии обнаружены 2 эмбриона.

Немногим раньше, в 2004 г. 2-х косуль видели у оз. Ципринга (в 20 км восточнее оз. Паанаярви), а в 2006 г. у д. Кокосалми также видели 2-х зверей. И, наконец, известно две встречи этих животных недалеко от финляндской границы – в сентябре 2006 г. возле пос. Реболы (Муезерский р-он) и летом 2007 г. у пос. Войница (Калевальский р-он). В последние 2011–2015 гг. косуль регулярно видели в окрестностях г. Костомукши.

Подводя итог перечислению встреч косуль в Карелии, нельзя не отметить, что они концентрируются в определенных местах: на западе – это р-он пос. Вяртсиля (5 случаев), в южной Карелии – окрестности Петрозаводска (13), на юго-востоке – окрестности д. Обжи (10), на северо-западе – Костомукша (7) и на северо-востоке – в Прибеломорье (6) (см. рис. 74). По-видимому, источниками расселения животных были в первом случае – Финляндия и Карельский перешеек, во втором – Ленинградская обл., на севере – вновь Финляндия, а в самом восточном Пудожском р-оне – звери появились из Вологодской обл. Очевидно, экологическими руслами, по которым продвигались животные, были в первом случае – берег Ладожского озера и северо-восточное побережье Сайминской группы озер, во втором – р. Свирь и берег Ладожского озера, в третьем – р. Свирь и берег Онежского озера и в четвертом р. Оуланка-Оланга и далее берега озер Пяозеро и Топозеро, а также система озер Куйто и р. Кемь.

Известны и чрезвычайно интересны факты появления косуль значительно севернее Карелии – на территории Мурманской обл. Все они, за исключением двух последних встреч животных в 1998 и 2003 гг. близ Кандалакши, описаны О. И. Семеновым-Тянь-Шанским (1982). Тем не менее, мы считаем возможным повторить их здесь, чтобы у читателя сложилось единое представление о времени, источниках, путях (экологических руслах) и результатах этих заходов.

Первые сведения о появлении косули в Мурманской обл. возле Пояконды (Кандалакшский заповедник) относятся к 1968 г. Затем в марте 1971 г. в пос. Пинозеро (близ Кандалакши) забрел истощенный самец косули и в ту же ночь погиб. В январе 1974 г. здесь же появился еще один самец косули, его содержали на ферме до апреля, затем выпустили, но в ту же ночь он был убит браконьером. Еще одна косуля была поймана в 1976 г. в районе Мурмашей. В сентябре 1977 г. сам автор книги «Звери Мурманской области», из которой мы и почерпнули эти сведения, О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1982) нашел следы одной или двух косуль в Лапландском заповеднике. И, наконец, в октябре 1979 г. в долине р. Канды, западнее Кандалакши была найдена нога косули, очевидно, убитой браконьерами.

Привлекает внимание совпадение сроков появления косуль в Карелии и в Мурманской обл. – большинство из них приходится на начало – середину 1970 гг., а следующая волна – на конец 1990-х – середину-конец 2000-х гг. Примечательно также, что все звери пришли почти в одно место – в р-он Кандалакши и следовали, очевидно, одним и тем же путем. Вероятно, пришли они из р-она Куусамо (Финляндия), где косули появились еще в самом начале 1970-х гг. (Kankaanraa, 1999), а

перемещались животные, по-видимому, вдоль р. Оуланки – Оланги, используя ее как экологическое русло, что отмечается довольно часто при расселении животных, особенно копытных. Далее по территории Карелии их путь пролегал вдоль побережья самых крупных северных озер Пяозеро и Топозеро, а в р-он Кандалакши по берегам озерно-речной системы Кукас (см. рис. 74).

Трудно предположить причины появления косуль так далеко за пределами мест их постоянного обитания. Это ни дисперсия молодых, поскольку все зарегистрированные животные были взрослыми, ни выход животных из районов высокой численности, поскольку повсеместно на периферии ареала вида: в Финляндии, в центральных и даже южных районах Ленинградской, Вологодской и Тверской областей плотность населения косули очень невелика; не свойственны косуле и большие перемещения в процессе жизнедеятельности.

Несмотря на довольно многочисленные заходы косуль в Карелию, Вологодскую, Архангельскую и даже Мурманскую области ожидать сколько-нибудь постоянного их обитания даже на юге этих территорий не приходится. Скудные и однообразные зимние корма, суровые и многоснежные зимы (в северных районах средняя многолетняя высота снежного покрова – 60 см, а продолжительность его залегания – 160–180 дней) многочисленные хищники – волк, рысь – вот основные причины, препятствующие жизни косули на севере. Исключение могут составлять высокоорганизованные охотничьи хозяйства с полувольным содержанием животных и их подкормкой в течение всей зимы. Единственное, что хотя бы отчасти облегчает и объясняет сверхдальние заходы зверей – это насты, образующиеся на севере в конце зимы. В условиях дефицита кормов и необходимости значительных перемещений в процессе жировки, именно насты облегчают дальние переходы животных.

Общее же объяснение всплеска численности и многочисленных заходов животных далеко за пределы их исторического ареала, начавшихся в 1970-е гг., мы видим все в тех же многолетних колебаниях численности или «волнах жизни вида».

Особенности экологии. Биология косули на северном пределе ее ареала в Европейской части России почти не изучена. Исходя из сведений, приводимых Е. К. Тимофеевой (1970, 1985), О. С. Русаковым (1979б), весьма ограниченных наших материалов, а также данных некоторых финских исследователей, мы и составили краткое описание некоторых особенностей экологии этого вида.

Во всех местах современного обитания в регионе косуля предпочитает мозаику биотопов из лесных полян, перелесков, сенокосов, полей, мелкоконтурных лесных массивов, вырубок, побережий водоемов. Крупных лесных массивов животные избегают. Для них обычные и даже предпочитаемые станции – это сельскохозяйственные угодья и их окружение.

Наблюдаются сезонная смена станций и связанные с этим перемещения животных. Летом косули предпочитают сравнительно открытые биотопы – поля, сенокосы, пустоши, лесные поляны и даже сады и огороды, хотя держатся животные преимущественно по окраинам этих открытых и полуоткрытых пространств. Часто встречаются звери на побережье водоемов, среди молодых зарастающих вырубков, на лесных дорогах. В это время года основу питания косуль составляют травянистые растения – дикорастущие и культивируемые человеком. Это преимущественно

зонтичные, сложноцветные, злаки, осоки, охотно поедают звери клевер, иван-чай, медуницу, тростник и др. Злаковые используют преимущественно в начале лета до высыхания и затвердевания стеблей растений. Часто животные пасутся на озимых и яровых хлебах, на полях с однолетними овсяно-гороховыми и овсяно-виковыми травяными смесями и на многолетниках с клевером, тимофеевкой, овсяницей и др. Кормятся косули также листьями ив, подроста клена, осины, дуба, ильма.

Зимой звери чаще встречаются в лесных угодьях, разреженных сосняках зеленомошных, смешанных насаждениях того же типа, расчлененных вырубками разной давности, полянами и сенокосами. Регулярно бывают по берегам озер, рек, с давних времен освоенных человеком для сельскохозяйственных нужд.

Именно такие станции обеспечивают животных кормами в виде травянистых растений, ягодных кустарничков (черника, брусника, голубика, вороника), вереска, верхушечных и боковых побегов кустарников и молодняка ив, клена, дуба, осины, березы, рябины, сосны, ели, можжевельника. Случается (хотя все реже и реже), что в таких местах до глубокой зимы остаются стожки сена, у которых звери остаются надолго.

Зимой серьезным недостатком излюбленных косулей биотопов, таких как кустарниковые заросли, зарастающие вырубки, некошенные поля становится снег, зависающий на растениях. Тем самым увеличивается его высота, что затрудняет передвижение животных.

Интересны особенности биотопического распределения и кормового поведения косуль в Финляндии, где даже в северных губерниях довольно хорошо развито сельское хозяйство, носящее хуторской характер, и где посевы, посадки сельскохозяйственных культур часто расположены в обрамлении бордюров из участков леса или кустарников. Косули держатся в таких угодьях во все сезоны года. В этой стране ведется также интенсивное восстановление лесов путем посадки хвойных пород (ель, сосна), в том числе и на значительной части неиспользуемых сельскохозяйственных земель. В такой ситуации косули, живущие в этих угодьях, начинают наносить серьезный ущерб сельскому и лесному хозяйству. На сельскохозяйственных землях это выражается в повреждении зерновых культур, но особенно плантаций клубники, на которых косули объедают у растений верхушечные побеги и цветочные почки. Заметен ущерб и в лесном хозяйстве посадкам сосны и ели, особенно 2–3-летним саженцам, выращенным в специальных горшочках. У них животные обкусывают верхушечные побеги и хвою, что приводит к гибели растений. Разумеется, масштаб ущерба зависит, прежде всего, от плотности населения животных, т. е. в северных районах он минимален.

Радикальные изменения, происходящие в сельском хозяйстве нашей страны в последние годы, существенно изменяют и условия обитания диких животных. Это касается, прежде всего, оставления населением малых и средних деревень. Вслед за тем следует запустение полей, сенокосов, садов, огородов, что приводит к образованию огромных по площади угодий, вполне благоприятных для косули, одновременно они позволяют организовать широкомасштабные биотехнические работы, направленные на создание кормовых и защитных участков для многих диких животных, в том числе и косуль.

Период размножения косули на периферии ее ареала довольно растянут, но обычно наиболее активно гон протекает в августе–сентябре. Наибольшее число самок покрывается в течение месяца. Самцам (козлам) косули свойственна ограниченная полигамия. Как правило, гон протекает в пределах индивидуального участка самца. Если на этой территории обитает одна самка, самец после ее оплодотворения может остаться с ней, либо начинает поиски другой за пределами своего участка. Сильные самцы могут покрыть несколько самок. В течение гона самцы много сил тратят на поиски самки, ее преследование, мечение территории, кормятся мало и сильно худеют.

Беременность продолжается 9–10 месяцев, из которых 5 приходится на латентную стадию развития плода или диапаузу, характерную также для развития эмбрионов ряда представителей сем. Куньих, Медвежьих. Продолжительность диапаузы может изменяться в зависимости от сроков гона, кратности покрытий, возраста самки и возможно от воздействия неблагоприятных внешних факторов. В результате растянутости гона и вариабельности продолжительности латентной стадии сроки отела весьма изменчивы. Случается, что козлята появляются уже в начале апреля, но массовый отел приходится на май, а поздние роды бывают в июне и даже в июле.

Самка приносит 1–2, редко 3-х козлят, исключительно редко бывает 4 козленка. О. С. Русаков (1979б) сообщает о случае обнаружения у косули, добытой в Псковской обл., 5 нормально развитых эмбрионов! В среднем плодовитость в южных областях Европейского Севера довольно высока и составляет 1,7 детеныша на самку (Русаков, 1979б). Как и у всех млекопитающих у молодых самок косуль плодовитость ниже, а наиболее высока она в среднем возрасте – 3–5 лет. Прирост населения к началу осени составляет в разные годы от 20 до 30 %. Соотношение полов обычно равное.

Косуля – животное, ведущее групповой образ жизни. Считается, что в многоснежных районах и в многоснежные годы стадность животных выше. Однако в изучаемом регионе чаще встречаются одиночные животные или небольшие группы из 2–5 зверей. В среднем стадность составляет 3,2 экз. (Русаков, 1979б). Это, очевидно, объясняется скудостью кормов, их низкой урожайностью, а также ограниченной площадью пригодных для животных биотопов.

Основной фактор, лимитирующий как распространение, так и само существование косули – глубина и продолжительность залегания снегового покрова. Известны многочисленные факты массовой гибели животных в многоснежные зимы даже в местах вполне благоприятных для жизни косуль. Так, в Эстонии в особенно суровую зиму 1939–1940 гг. пало примерно 40 % поголовья зверей. В северо-западных областях России по той же причине в отдельные годы гибнет около трети населения косуль.

Весьма существенна в жизни косули роль биотических факторов и в первую очередь хищников. Судя по анализу причин гибели животных главное «долевое участие» в ней принимают волки. У О. С. Русакова (1979б) находим такие данные: из 82 косуль, найденных погибшими от разных причин в северо-западных областях России, 19 (23,2 %) зарезали волки, 12 (14,6 %) – рыси, 4-х затравили собаки.

В ряде европейских стран, где волки либо отсутствуют вовсе, либо численность их очень ограничена, главным врагом косуль становится рысь. Она по-настоящему специализируется на добыче этих копытных, что наблюдается, например, в соседних с нами странах – Финляндии и Норвегии (Pulliainen, 1981; Birkeland, Myrberget, 1980). Для козлят реальную опасность представляет и лисица, а в некоторых западноевропейских странах этого хищника считают одним из главных врагов косули. В наших условиях значительно более опасны для косуль собаки, содержащиеся беспривязно в городах и в сельских населенных пунктах. Весной и летом такие собаки сбиваются в стаи и наносят опустошительный урон всем видам дичи в окрестных лесах.

Другими причинами гибели, относящимися к биотическим факторам, могут стать болезни, в том числе и развивающиеся в форме эпизоотий, такие как чума, ящур, сибирская язва, однако численность косули, да и ряда других диких копытных на севере невелика, так что нет здесь и благоприятных условий для развития этих болезней. Различные виды гельминтов могут поражать желудочно-кишечный тракт, печень, легкие зверей и если сами и не ведут к их гибели, то вызывают ослабление организма, что в суровых условиях северной периферии ареала может закончиться смертью зверей. Летом на животных нападают многочисленные кровососущие насекомые, паразитируют на них личинки носоглоточного овода, оленья кровососка, клещи.

Косуля – очень интересный объект спортивной охоты. Однако вследствие низкой численности ее населения на Европейском Севере России, особенно в годы депрессий, охота на нее здесь то открывается, то закрывается. Возможности развития этой охоты очень ограничены и требуют серьезных материальных и трудовых затрат. Наиболее целесообразна и результативна организация такой охоты в южной части Псковской обл., где и климатические, и кормовые условия значительно более благоприятны для косули, чем в северных областях. В последних косули могли бы выжить только при постоянной подкормке, внимательной охране от хищников особенно в суровые, многоснежные зимы. Надеяться же на благополучное существование этих животных в естественной обстановке даже в южных районах Ленинградской и Вологодской областей не приходится. Это, однако, не снимает с арендаторов охотничьих угодий и охотников обязанности заботиться об этих замечательных животных в трудное для них время.

Лось – *Alces alces* L.

Лось – самый крупный представитель семейства Оленей. В Карелии по данным Г. А. Троицкого (1974) и В. А. Марковского (1986, 1995) длина тела взрослых самцов 268 (238–300) см, высота в холке – 196 (172–213) см (n = 68), самок, соответственно, 254,6 (235–286) см и 187,7 (158–206) см (n = 60).

Распространение. Численность. В данном разделе мы довольно подробно описываем распространение лося, в том числе и на северном пределе его ареала, что не относится непосредственно к территории Республики Карелия. При этом мы исходим из того, что изучение ареала лося, его динамики имеет чрезвычайно большое значение для познания общих зоогеографических явлений, но главным

образом для изучения экологии, особенно экологической валентности вида и путей его адаптаций к экстремальным условиям, которые, как правило, вид встречает на пределе распространения. С учетом хозяйственной значимости лося интересна и чисто практическая сторона этой проблемы.

Лось был широко распространен по территории Карело-Мурманского края еще 5–6 тыс. лет назад, когда большую часть пространства от Балтийского до Белого и Баренцева морей покрывала тайга. Тогда в Карелии среднегодовые температуры превышали современные на 2–2,5 градуса, а на большей части ее территории произрастали южно-таежные еловые и сосновые леса с участием широколиственных пород (Елина, 1999; Юрковская, Елина, 2009; Elina et al., 2011) (см. рис. 4). О его широком распространении в крае в те далекие годы свидетельствуют также многочисленные археологические и палеозоологические находки. Самые заметные и известные из них – это наскальные рисунки, изображающие как самого лося, так и целые сцены охоты на этого зверя (они датируются 5–6 тыс. лет до наших дней).

Такие рисунки найдены совсем недавно (1973 г.) на крупных валунах и выходах «бараньих лбов» на берегах р. Поной и оз. Канозере на Кольском п-ове (Гурина, 1997; Лихачев, 1999). Это самые северные из петроглифов. И, наконец, совершенно замечательные по близости к натуре изображения животных, композиции сцен охоты и всех участников этого действия встречаются среди петроглифов Белого моря и Онежского озера в Карелии. Изображения некоторых из них мы приводили в первой главе настоящей книги. Здесь же хотелось лишь заметить, что среди Беломорских и петроглифов Кольского п-ова изображения лосей, отнюдь, не малочисленны (как это имеет место с изображениями северных оленей на Онежском озере), что свидетельствует не только о широком распространении, но и о высокой численности лося и на севере современной Карелии, и на Кольском п-ове. Весьма многочисленны рисунки лосей на скалах в Финляндии, но это именно рисунки или так называемые писаницы, выполненные охрой или иной краской, но не вырубленные в камне (Taavitsainen, 1980).

Очевидно, область распространения вида на севере простиралась до самых берегов Баренцева моря, о чем свидетельствуют также находки зубов лося в неолитических захоронениях людей на Большом Оленьем о. в Кольском заливе Баренцева моря. Эти зубы использовались древними жителями края в виде украшений (Гурина, 1956).

Похолодание, последовавшее за субатлантическим периодом, стало причиной отступления лесов и формирования на этих пространствах тундры. Оно повлекло за собой и отступление лося на юг.

Данные о распространении лося в северных регионах России в историческое время очень невелики. Археологические находки говорят о том, что лось продолжал оставаться одним из самых важных объектов охоты для человека на протяжении первых веков нашей эры. Так, среди кухонных остатков Приладожских поселений 10–12 вв. кости лося составляли 45,6 % всех остатков костей диких животных (Верещагин, 1967). Несколько больше информации о лосе в Средние века есть в соседней Финляндии. Для общего понимания динамики вида на Европейском Севере я считаю возможным привести здесь некоторые исторические материалы, касающиеся этой и других соседних стран.

В начале 16 в. лось населял всю территорию Финляндии, о чем сообщается в одном из первых документов, характеризующих распространение лося в этой части Северной Европы. Но в течение этого столетия происходило сокращение его численности (Melander, 1920), а к концу 17 столетия, несмотря на меры защиты, принятые правительством, лось полностью исчез из юго-западной Лапландии (Voionmaa, 1947). В то время наиболее высокая численность лося сохранялась вблизи юго-восточной границы современной Финляндии. В начале 18 в. изменилась политика управления популяцией вида, что привело к почти полному уничтожению его ресурсов на больших территориях внутри страны (Mela, 1900). Запрет охоты в 1808 г. способствовал некоторому увеличению численности лося, однако открытие охоты в последующем привело к повторному снижению поголовья этих зверей по всей Финляндии, что и продолжалось до середины 19 в.

Примерно в то же время произошло повсеместное, за исключением центральных районов, исчезновение лося в Швеции. Даже в тех местах, где звери сохранились, численность их была очень низка (Dahl, 1979). Чрезмерное преследование человеком привело и в Норвегии к практически полному исчезновению лося к 1800 г. (Lykke, 2005).

Сведения о северном пределе распространения лося в Европейской части России даже в историческую эпоху крайне скудны и не позволяют хотя бы приблизительно очертить границу ареала вида в 18–19 вв. Эти сведения чаще представлены описаниями состояния населения вида, мерах по его использованию и охране в тех или иных административно-территориальных единицах Российского государства.

Наиболее полный обзор состояния населения лося в Петербургской губ. сделала Е. К. Тимофеева (1974), а посему история лося в этом регионе в 18–19 вв. в настоящем очерке – это краткое хронологическое изложение приводимых выше названным автором материалов. В начале 18 в. численность лося здесь была невелика, а в 1714 г. Петр I приказал запретить охоту на этого зверя по всей Петербургской губ., одновременно пообещав за каждого живого лося 5 рублей! В 1737 г. уже императрица Анна Иоанновна издала закон, которым запрещалось ловить и стрелять лосей не только в Петербургской, но также в Выборгской и Новгородской губерниях. После 1740 г. охота на лосей была запрещена во всем Российском государстве. Но уже в конце этого столетия, по свидетельству Н. Я. Озерецковского (1792, цит. по изд. 1989 г.), лось был (т. е., очевидно, стал) весьма многочислен по берегам Ладожского озера.

Несмотря на определенные противоречия мнений разных авторов о состоянии населения лося на протяжении 18 столетия, большинство из них едины в том, что в конце 18 – начале 19 столетий произошло падение численности лося на всем Европейском Севере России.

Сокращение численности лося продолжалось и в первой половине 19 в. (Тимофеева, 1974; Русаков, 1979б), а северная граница распространения вида отступила к югу и проходила в то время приблизительно по 64–65° с.ш. (Гептнер, 1961).

Во второй половине 19 столетия произошло повсеместное увеличение численности вида и некоторое восстановление ареала (Тимофеева, 1974; Русаков 1979а, б; Данилов, 1986, 2005). Были отмечены лоси на Кольском п-ове: один был добыт

в р-оне Имандры в 1860 г., второй – около Сенгельского погоста в 1879 г. (Плеске, 1887). Ф. Плеске тогда же высказывал мнение, что лось в Лапландии в те годы бывал лишь заходом. С ним согласился и О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1948). Однако О. С. Русаков (1979б) выразил сомнение в справедливости такого заключения. Он ссылается при этом на А. А. Силантьева (1898), писавшего о торговле в Лапландии лосиными шкурами в 1869 и 1891 гг.

Сведения о лосях в Карелии с 1850-х и до 1930-х гг. обобщил Н. М. Кулагин (1932). Он пишет, ссылаясь на К. Ф. Кесслера (1868), что в 1860-х гг. на лосей охотились в Петрозаводском у., хотя лоси были там сравнительно редки. Вместе с тем немногим позже на юго-востоке Олонецкой губ. численность лосей довольно значительно возросла. Так И. С. Поляков (1873; цит. по изд. 1991) писал о лосях на юго-востоке Пудожского и севере Вытегорского у. Олонецкой губ. (ныне Пудожский р-он Карелии и Вытегорский р-он Вологодской обл.): «...В последнее время лось показывается чаще, и одному старому полеснику удалось за один день класть на месте стадо в шесть штук» (с. 105). О том же явлении и в тех же местах немногим позже упоминал также А. Иванов (1876).

В Петербургской губ. рост поголовья лося начался в 1860-е и до 1880-х гг. нарастал постепенно. Сначала звери стали обычны на побережье Ладожского озера (Андреев, 1875 цит. по: Тимофеева, 1974), а с середины 1880-х и до конца столетия лось стал многочислен повсеместно. Е. К. Тимофеева (1974), обобщившая многочисленные сообщения о лосях, опубликованные в то время в «Охотничьей газете» и журналах, пишет: «Лосей стреляли в ближайших окрестностях Петербурга – за Охтой, в Колтушах, у Лисьего Носа, Левашова, Петергофа ... А также в районах Ораниенбаума, Тосно, Лисино, Луги и др.» (с. 97, разрядка наша). По ее заключению рост поголовья был обусловлен не только увеличением продуктивности местного населения животных, но также подкочевкой зверей с Карельского перешейка.

В начале 20 в. на всем пространстве европейского ареала лося происходит сокращение его численности, достигшее критического уровня к началу 1920-х гг. (Кулагин, 1932; Бутурлин, 1934; Юргенсон, 1935; Гептнер, 1961; Русаков, 1979б). Возможно, одной из причин происходившего явления в крае стал массовый падеж лосей, вызванный неизвестным заболеванием, подобный тому, как это случилось в 1907 г. в Олонецкой губ. (Благовещенский, 1912). Вслед за некоторым ростом поголовья в 1914–1917 гг., о чем упоминает М. Я. Марвин (1959), вновь произошло резкое сокращение численности вида в годы Гражданской войны и последовавшей затем разрухи (Юргенсон, 1935; Кончиц, 1935; Марвин, 1959). Особенно впечатляют данные, приводимые О. С. Русаковым (1979б), относящиеся к территории нынешнего Тосненского р-она Ленинградской обл. (бывшая Лисинская царская охота). На упомянутой территории площадью 32 тыс. га еще в 1917 г. насчитывали около 200 лосей, а к 1921 г. здесь осталось всего 3 зверя.

В результате массового истребления животных к началу 1920-х гг. лось стал редок на севере России повсеместно. Аналогичная ситуация сложилась в те годы в Финляндии и в Скандинавии. Однако и тогда на севере Европы сохранялись территории со сравнительно высокой численностью лося, выполнявшие функции

так называемых «территорий выживания». Они сыграли очень важную роль в восстановлении населения лося после депрессии. В Финляндии эти участки располагались на юго-западе и северо-востоке страны (Pulliainen, 1974). На российской стороне они локализовались: на Кольском п-ове – к западу от оз. Имандра (этот район почти совпадает с территорией Лапландского заповедника), а также в р-оне Кандалакши; в Карелии – вокруг озер Куйто, в районе населенных пунктов Сумский Посад (в сезон 1909–1910 гг. здесь было добыто 40 лосей (Рогачев, 1911), Маленга, Ключина Гора – Гимолы, на северо-западном побережье Ладожского озера и юго-востоке Пудожского р-она (д. Колодозеро, Глубокое). В Ленинградской обл. такими местами можно назвать Карельский перешеек, северное побережье Ладоги и южное – Финского залива, а также районы Лахты, Мги, Кингисеппа (Данилов, 2005; Данилов, Панченко, 2013; Nygren et al., 2008). Особенность локализации этих территорий в том, что все они прилегают к крупным водоемам. Их значение как мест выживания и последующего восстановления численности лося, по крайней мере, на территории России, сохранялось и в период депрессии популяции лося в наши дни – в 1990-е гг.

В 1919 г. охота на лосей в России была запрещена и довольно скоро после этого началось восстановление ареала и численности вида. На Кольском п-ове уже в 1926 г. лоси встречались в Монче-тундре и Туадаш-тундре; в 1928 г. их регистрировали в Чуна-Тундре, а в 1929 г. в Монче-тундре, к западу от Имандры было добыто 10 лосей. В том же году в междуречье рек Нявки и Чуны было обнаружено уже несколько десятков этих зверей. В эти же годы лоси вновь появились и во многих районах Карелии, в том числе и на севере – в Ухтинском (ныне Калевальском) и Тунгудском (ныне Беломорском) районах (Кулагин, 1932).

В 1930-е гг. продолжался рост численности лося и дальнейшее расселение его на север. В 1933 г. животные были зарегистрированы на берегу Кольского залива. Это была самая северная точка встреч лосей в то время. Тогда же летом лоси появлялись на берегу Кольского залива, в нижнем течении р. Вороньей, у Лязозера, Енозера, проникая и в тундру (Семенов-Тян-Шанский, 1948б). Более того, летом 1943 г. В. С. Дребенцов (1959) наблюдал лосиху с теленком в стаде коров в устье р. Вороньей. Очевидно, и численность зверей на Кольском п-ове была довольно значительной уже в 1940-е гг. Так, по материалам учетов, выполнявшихся в 1940 и 1941 гг. в Лапландском заповеднике, численность лося в местах зимовок зверей была 3,7 и 4,6 экз. на 1000 га, соответственно (Семенов-Тян-Шанский, 1948б). Об уровне численности вида в те годы можно также судить по данным добычи лосей на п-ове в 1941–1945 гг., тогда было отстреляно 4500 зверей (Дребенцов, 1959). В 1960-х гг., по свидетельству О. И. Семенова-Тян-Шанского (1982), лось достиг северного предела распространения и занял свой прежний ареал (Гептнер и др., 1961). По данным О. А. Макаровой (1984) северную границу распространения вида в те годы можно было провести: от истоков р. Печенги к окрестностям г. Колы, устью р. Уймы, севернее р. Поной до пос. Каневка и далее на юг до Белого моря по р. Стрельне.

Судя по описанию О. И. Семенова-Тян-Шанского (1982), особенностью распространения лося на севере в 1960-е гг. было обитание его по долинам рек:

Лотты, Поной, Колы, Вороньей и Стрельны и тем самым проникновение в тундру значительно дальше границы леса.

По данным О. С. Русакова (1979б), ссылающегося на сведения охотников-корреспондентов и главного охотоведа Мурманской обл. Р. С. Захарова, лоси в этот период в отдельные годы оставались зимовать на побережье Баренцева моря и в лесотундре по долинам рек, заросших ивняком, и даже жили оседло на п-ове Рыбачий.

Очевидно, характерной особенностью ареала лося в период наибольшей численности и расширения области распространения стало формирование популяционных группировок зверей за границами их постоянного обитания, т. е. мозаичность и ленточность ареала на его периферии. Аналогичное явление, а именно постоянное обитание лося в поймах и долинах водоемов наблюдалось и на южном пределе ареала лося. Здесь же стало характерным заселение лесом искусственных насаждений и островных лесов. Таким образом, водоемы и их побережья служат лосям не только экологическими руслами расселения, но и местами их постоянного обитания, своеобразными резерватами для дальнейшего расселения (Danilov, 1987).

Сведения о лосях в Карелии в те же 1850-е и до 1940-х гг. обобщил еще Н. М. Кулагин (1932). Он пишет, ссылаясь на К. Ф. Кесслера (1868), о том, что в 1860-х гг. на лосей охотились в Петрозаводском у., но лоси были там сравнительно редки.

Примерно в это же время начинается рост поголовья лося на всем Европейском Севере России (Кеппен, 1882; Туркин, Сатунин, 1900). Высокая численность лося сохранялась до конца столетия, в том числе и на смежной с Карелией территории Петербургской губ. (Тимофеева, 1974).

Однако в начале 20 в. здесь также произошло резкое сокращение поголовья этих копытных, охватившее значительную территорию и достигшее кульминации к началу 1920-х гг. (Русаков, 1979б).

Вместе с тем, К. Рогачев (1911, цит. по: Кулагин, 1932) сообщает о добыче большого числа лосей (30–40 зверей) в сезон 1909–1910 гг. в р-оне Сумского Посада (ныне Беломорский р-он Карелии). Можно лишь предположить, что упомянутое выше сокращение численности, в том числе и массовый падеж лосей в Петрозаводском у. Олонецкой губ. от неизвестной болезни, отмеченный С. Благовещенским (1912), охватили лишь южные районы Карелии и большую или меньшую часть нынешней Ленинградской обл. Это позволяет также думать, что изменение численности вида в южных областях Северо-Запада России и на севере региона имеет временные различия. Подтверждение этому находим и в современных данных по динамике численности вида с 1958 г. и по наши дни (см. далее).

После упоминавшегося закрытия охоты на лося началось восстановление его населения, ставшее заметным в конце 1920-х гг.

В 1930–1940-е гг. продолжался рост численности лося, который, очевидно, был несколько приостановлен в годы Второй мировой войны, но не прекратился совсем. Об этом свидетельствуют весьма успешные действия специальных бригад охотников, снабжавших воинские части мясом лося в годы войны, а также учеты, выполненные М. Я. Марвиным почти сразу после войны, в 1946 г. в центральных районах Карелии. Эти учеты продемонстрировали весьма высокую относительную численность вида – 3,9 следа на 10 км маршрута. Если для определения

плотности населения лося в те годы использовать пересчетный коэффициент последних лет, который варьировал от 0,71 до 0,75, то получим – 2,8–2,9 экз. на 1000 га лесной площади. Это значительно превышает средние показатели плотности населения вида в настоящее время даже в ряде южных районов Карелии.

Довольно медленный рост численности лося в Карелии продолжался до 1950-х гг., но в следующее десятилетие произошло заметное увеличение его поголовья. Именно в эти годы начались регулярные зимние маршрутные учеты численности охотничьих животных, в том числе и лося, на территории бывшего Советского Союза. В России они продолжают и сейчас. Рост населения вида в послевоенные годы на Европейском Севере России происходил в разных частях в разное время: в Ленинградской обл. – в конце 1940-х – в 1950-е гг., с пиком в начале 1960-х, а в Карелии несколько позднее – в конце 1950-х – начале 1960-х, с пиком в середине 1970-х гг. (Тимофеева, 1974; Русаков, 1979; Данилов, 1975а, б, 1989, 2003, 2005) (рис. 75). К 1970-м гг. интенсивный рост численности лося охватил не только Европейский Север России, но огромное пространство от берегов Норвежского моря до Охотского (Danilov, 1987).

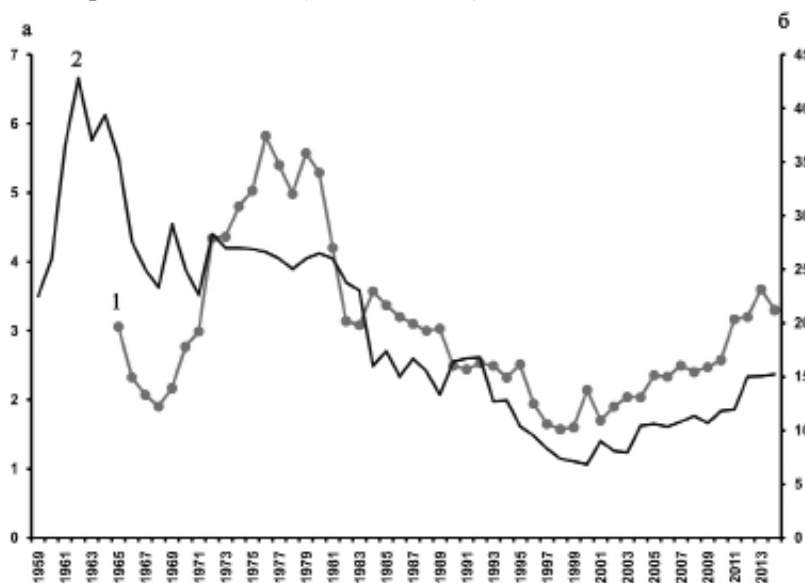


Рис. 75. Динамика численности лося в Карелии (1) и Ленинградской обл. (2): по оси ординат: а – численность в Карелии, следов на 10 км маршрута (по: Данилов и др., 2010 с дополнениями), б – численность в Ленинградской обл., тыс. экз. (по: Русаков, 1979а, б, 1990; Ломанова, 2011)

Далее динамика численности лося в Кольско-Карельском регионе выглядела так. В конце 1970-х гг. на Кольском п-ове произошло сокращение численности лося: по данным авиаучета в 1971 г. здесь насчитывалось около 12, а в 1979 г. – лишь 5,8 тыс. экз. Причиной этого снижения считается перепромысел 1970-х. В 1983 г. охота на лося на Кольском п-ове была закрыта на 5 лет. В последующие годы начался рост поголовья, что позволило в 1988 г. вновь открыть охоту. В 1990-е численность

достигла максимума – 10 тыс. экз. (Хохлов, 2009). С начала нового тысячелетия численность лося на Кольском п-ове сохраняется в пределах 4–6 тыс. особей (Ломанов, Ломанова, 2004; Ломанова и др., 2009, 2011).

В Карелии наиболее интенсивный рост населения лося наблюдался в 1970-е гг. Ее кратковременная стабилизация закончилась в начале 1980-х, затем последовало длительное сокращение поголовья, переросшее в депрессию 1990-х гг. Только в новом тысячелетии начался рост численности вида, достигшей во второй декаде 21 столетия уровня 1960-х гг. (см. рис. 75).

Распределение лося по территории республики всегда было неравномерным (рис. 76). Кроме того, за годы наблюдений происходило и перераспределение животных по территории, связанное, главным образом, с рубками леса на больших площадях и изменением структуры лесных площадей в Карелии (см. рис. 77).



Рис. 76. Распространение и численность лося в Карелии на разных фазах динамики его населения:

а – 1960-е – начало подъема, б – 1970-е – быстрый рост поголовья, в – 1980-е – годы высокой численности, г – 1990-е – падение численности, д – 2010-е – медленный рост поголовья. 1 – 1,4 и менее, 2 – 1,5–2,4, 3 – 2,5–3,4, 4 – 3,5–4,4, 5 – 4,5 и более следов на 10 км

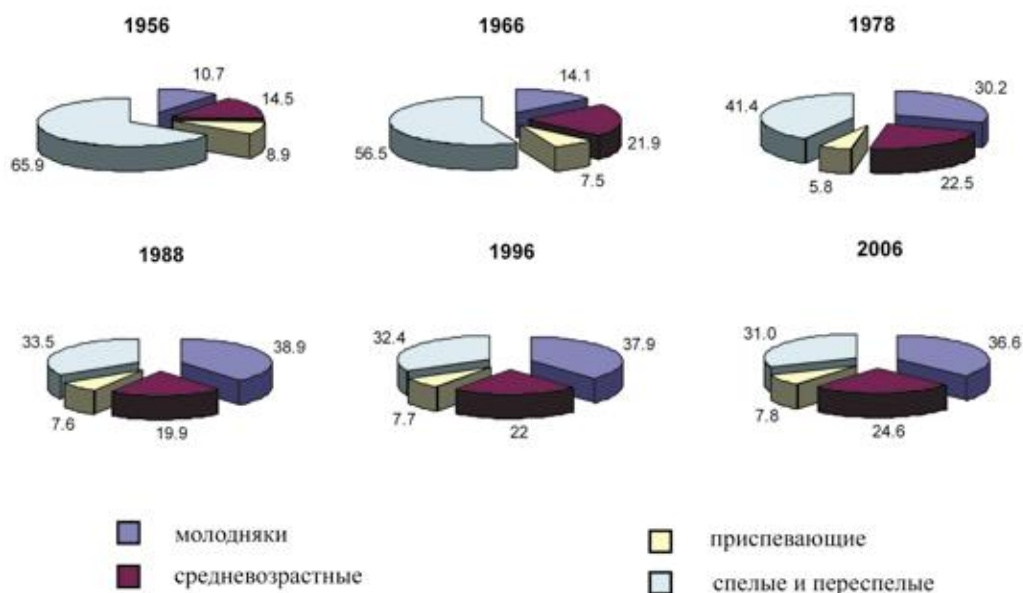


Рис. 77. Структура лесов Карелии: 1956 и 1966 гг. (по: Ананьев и др., 2015), 1961 и 1978 гг. (по: Некрасов и др., 1979), 1988, 1996 и 2006 гг. (по: Гос. докл. о сост. окруж. прир. среды Республики Карелия: 1993, 2000 и 2009 гг.)

В период с конца 1940-х до начала 1960-х гг. основные рубки леса в Карелии были сконцентрированы в южных районах республики. На их месте через 5–7 лет сформировались хорошие лосиные угодья (вырубки, зарастающие преимущественно лиственными породами с куртинами недорубов, чередующиеся с массивами леса). В те годы здесь еще сохранялись довольно значительные площади лесных сенокосов, пожен и мелкоконтурных полей). С наибольшей плотностью лоси населяли тогда Приладожье (Лахденпохский, Питкярантский, Олонецкий р-оны), Прионежье (Прионежский р-он), Заонежье (Медвежьегорский р-он) (см. рис. 76, а).

В 1960–1970-е гг., особенно после завершения строительства Западно-Карельской железной дороги (Петрозаводск – Лендеры) основные рубки сместились в центральные районы Карелии. В результате сукцессии древесно-кустарниковой растительности на вырубках и здесь уже в начале – середине 1970-х гг. сложились вполне благоприятные условия для жизни лося, увеличилась и численность зверей (см. рис. 76, б).

Постепенное смещение больших объемов и площади рубки леса на север, происходившее в те же 1970-е и 1980-е гг., способствовало и росту численности лося в северных районах, при одновременном сокращении населения вида на юге, где к тому времени лесные насаждения, возникшие на вырубках 1940–1960-х гг., перешли в стадию жердняков и потеряли ценность для лося (см. рис. 76, в, г). Тем не менее, и в этот период и даже во время депрессии популяции 1990-х гг. лось оставался довольно многочисленным в Приладожье, Прионежье и Заонежье, т. е. в тех самых «местах выживания», о которых упоминалось ранее.

Биотопическое распределение лося характеризуется хорошо выраженной сезонной сменой стадий, что определяется сезонными изменениями кормности

и защитности угодий. К последней характеристике, т. е. защитности, применительно к лосю следует отнести и глубину снежного покрова, которая определяет возможность быстро передвигаться в случае опасности.

На Европейском Севере России летом лось встречается во всех типах ландшафтов и биотопов от равнинных и горных тундр Кольского п-ова до фрагментированных смешанных лесов Псковской обл., близких по облику к лесостепным ландшафтам. Тем не менее, летом в Карелии лось предпочитает полуоткрытые станции – прибрежные леса, непосредственно берега водоемов, окраины молодых 5–7-летних вырубок, моховые болота, сырые пожни и сенокосы, т. е. угодья, обеспечивающие животных кормами и хотя бы частично спасающие их от нападения кровососущих насекомых.

Зимой на первое место в жизни зверей выходят зарастающие вырубки разных типов 5–20-летней давности, возобновившиеся лиственными и хвойно-лиственными породами. Особенным предпочтением пользуются сосновые молодняки естественного и искусственного происхождения с примесью осины, ивы, рябины, березы. Часто встречаются звери и их следы на зарастающих ивнякам пожнях и небольших по площади сенокосах, расположенных в Карелии, как правило, в поймах малых речек и ручьев и окруженных спелыми смешанными елово-березовыми и елово-осиновыми насаждениями на слабовсхолмленном рельефе. Важное место в зимней жизни лося играют небольшие по площади лесные болота, на окраинах которых обычны ивняки и сосновый подрост.

Совершенно специфическими и уникальными по кормности и защитности (от человека) угодьями стали для лося заболоченные сосняки после проведения в них лесоосушительной мелиорации. Ранее в таких станциях лоси встречались редко и преимущественно проходом. После дренирования этих территорий, занимающих в Карелии 650 тыс. га, кавальеры канав, особенно магистральных (их протяженность указана ранее), покрылись кустарниками ив, порослью осины, рябины, березы, в непосредственной близости от канав местами появился многочисленный сосновый подрост, это и превратило заболоченные сосняки в прекрасные лосиные угодья, которые по-прежнему остались труднодоступными для человека. На протяжении последних 30–35 лет в южных и центральных районах, где лесомелиоративные работы проводились особенно широко, наблюдается постоянное присутствие лосей в этих угодьях, а в отдельные годы и концентрация животных.

Своеобразны и также очень привлекательны для лося старые мелиорированные поля, расположенные в Карелии, главным образом в Приладожье, на территории, которая до Второй мировой войны принадлежала Финляндии (такие же угодья весьма обширны и на Карельском перешейке Ленинградской обл.). Большинство этих прежде сельскохозяйственных земель заброшены и не используются даже как сенокосы. На этих площадях сначала канавы, а теперь и сами поля зарастают ивняками и лиственными молодняками, становясь одними из лучших лосиных угодий.

В Карелии с ее тысячами озер побережья этих водоемов играют также большую роль в жизни лося. Зимой животные кормятся по самой кромке берегов озер, поросших, как правило, ивняком, лиственным мелколесьем и можжевельником. Звери передвигаются непосредственно по льду, где глубина снега меньше. Такое

поведение чаще наблюдается в конце зимы, в период глубокоснежья. Здесь же на берегу или прямо на льду они устраиваются и на лежку. На всхолмленных берегах озер южной экспозиции, где снег тает в первую очередь, часто происходит и ранний отел лосих. Таким образом, побережье водоемов первыми принимают на себя функции стаций переживания для лося.

В конце зимы, в период глубокоснежья, иногда усугубляющегося настами, лоси часто концентрируются в сосновых молодняках и на вырубках, покрывшихся хвойно-лиственным мелколесьем. На севере Карелии местами концентраций часто становятся также скальные сосняки с многочисленным подростом сосны, который уничтожается лосями за 3–4 зимовки большого числа животных. Как ни странно, концентрации, особенно на севере, наблюдаются и на сфагновых болотах с сосновым редколесьем. На юге большинство таких болот дренированы и засажены сосной, что сделало их особенно привлекательными для лосей.

Смена стаций на всем пространстве Карелии выражена в большей или меньшей степени. Перемещения животных в процессе этой смены вполне могут быть классифицированы как миграции, поскольку представляют собой периодическое выселение и возвращение животных на прежнее место, что по классификации перемещений животных, разработанной Ю. Одумом (1975), и есть миграции. Описываемые далее перемещения животных в Карелии вполне укладываются как миграции и в классификационную схему, предлагаемую К. П. Филоновыми (1983).

Предзимние или раннезимние миграции лосей на севере республики обычно начинаются в конце ноября, в южных районах это происходит примерно на две недели позже. И на севере, и на юге сроки перемещения лосей сдвигаются иногда на 2–3 недели в зависимости от времени становления снегового покрова. Случаются и приостановки в движении животных. На юге Карелии это обычно происходит в начале декабря, в период оттепелей, которые наступают с удивительным постоянством в одно и то же время. Активные и массовые перемещения животных начинаются после того как глубина снега в летних стациях превысит 15–20 см.

Основным фактором, определяющим раннезимние миграции лося в Карелии, следует признать именно глубину снега, поскольку снежные насты образуются уже во время нахождения лосей в зимних стациях и влияют только на суточные перемещения животных. Кормовые же достоинства летних и зимних местообитаний лося в настоящее время в Карелии, вся территория которой пройдена рубками, практически равноценны.

С целью изучения сезонных миграций – их сроков и путей передвижения животных, а также для выявления мест зимних концентраций были выполнены специальные исследования, в которые были вовлечены специалисты Карелохотуправления, Госкомприроды, Республиканского общества охотников. Повторно были обработаны материалы авиаучетов лося прошлых лет (Данилов, Марковский, 1998).

Характерной особенностью зимних миграций лося в Карелии является их чрезвычайно большая вариабельность и по направлению, и по длине, при сравнительно небольшой 7–60 км протяженности (рис. 78). Установлено, что наибольшие по длине миграции лоси совершают на севере региона. Здесь же удалось проследить и динамику миграций лося за период наблюдений.

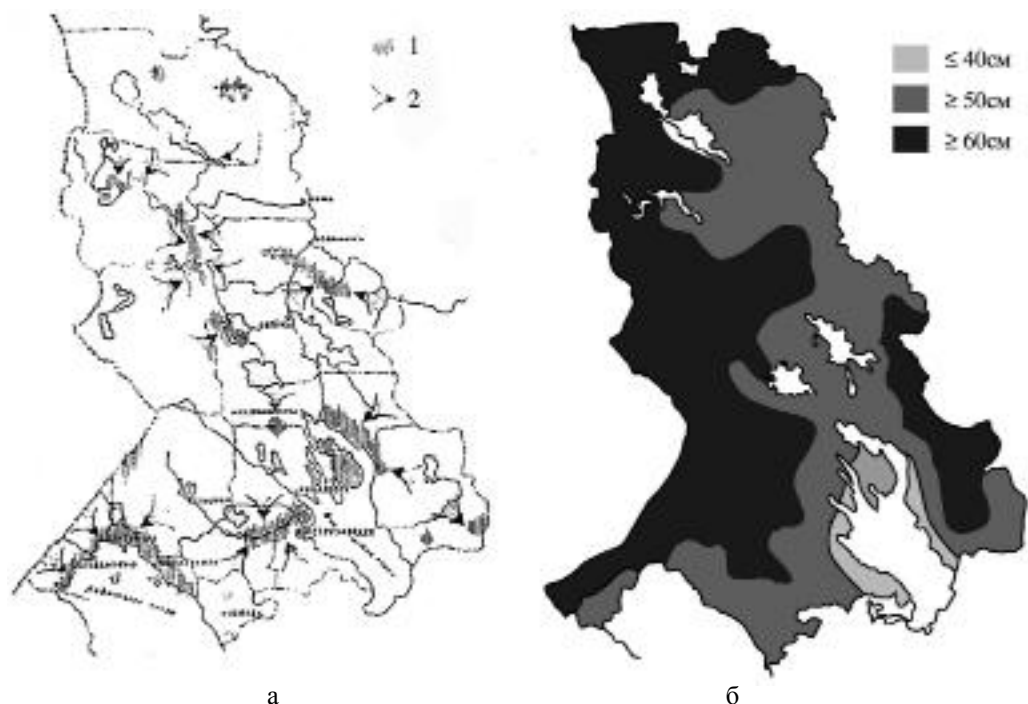


Рис. 78. Зимние концентрации и сезонные перемещения лося в Карелии (а) и высота снежного покрова (б):

1 – места зимних концентраций, 2 – пути раннезимних перемещений (по: Данилов, Марковский, 1998 с дополнениями)

В начале – середине 1960-х наблюдались хорошо выраженные сезонные перемещения лосей от побережья Белого моря в западном и юго-западном направлениях. Звери достигали района озер Куйто, где и оставались на зимовку.

В начале – середине 1970-х гг. интенсивность миграционного потока этого направления ослабла. Лоси стали оставаться в летних местах обитания или задерживаться на полпути к прежним зимовкам – между автомагистралью Петербург – Мурманск и железной дорогой того же направления (в р-оне озер Энгозеро и Кереть). Происходило это потому, что большие по площади вырубки начала 1960-х гг. в Прибеломорье, а также вдоль авто- и железной дорог восстановились и превратились к тому времени в хорошие лосиные уголья, которые и задерживали животных.

С другой стороны, этот феномен может быть объясним повсеместно высокой численностью животных в те годы, при которой многие звери оставались на зимовку в летних местах обитания, нивелируя таким образом интенсивность миграции. Подобные и иные закономерности распределения животных на разных фазах динамики численности обсуждались нами ранее.

Так или иначе, но в середине 1980-х гг. миграции лосей на севере Карелии возобновились в том же направлении и в те же места зимовок. Предполагается, что это произошло потому, что большая часть вырубок в Прибеломорье и в полосе между авто- и железной дорогами переросли и превратились в жердняки, т. е.

малопригодные для обитания лося уголья. Всего несколькими годами позже, т. е. в начале 1990-х гг., и численность лося стала катастрофически сокращаться по всей Карелии. Таким образом, и здесь мы имеем альтернативное объяснение причин, восстановление сезонных перемещений зверей.

В южных и центральных районах Карелии характерны разнонаправленные сезонные перемещения лосей и относительно короткие дистанции миграций. Из всего многообразия направлений на юге республики можно выделить: 1 – движение животных в процессе раннезимних миграций в южном и восточном направлениях в Приладожье, 2 – в юго-западном и западном – в Заонежье, 3 – в юго-западном – в р-он Наветренного пояса (см. рис. 78).

Ранневесенние или обратные перемещения животных начинаются в конце марта и завершаются в конце апреля – самом начале мая, т. е. до наступления времени отела.

Различия раннезимних и ранневесенних миграций лосей заключаются в том, что сроки и интенсивность движения животных в начале зимы растянуты и занимают значительно больше времени. Как уже отмечалось, в оттепели, особенно сильные, сопровождающиеся таянием и даже полным сходом снега, животные останавливаются и задерживаются в местах, где их застала эта оттепель. Но и без оттепелей звери двигаются медленно и разрозненно, кормятся и задерживаются в благоприятных местах на 1–3 дня, и такие остановки они совершают на своем пути неоднократно. В отдельные годы, если приостанавливается и задерживается выпадение снега, такие перемещения, начавшись в конце ноября, завершаются лишь в начале января.

Ранневесенние миграции проходят в более сжатые сроки, животные двигаются почти не задерживаясь даже в кормовых местах и к середине – концу апреля достигают мест отела. Нельзя не заметить, что сезонные – раннезимние и ранневесенние перемещения лосей в общих чертах – по продолжительности миграций, поведению зверей в их процессе во многом сходны с осенними и весенними миграциями птиц.

В настоящее время общий характер сезонных перемещений лося в Карелии сохраняется. Однако масштабы миграций и количество животных, собирающихся в районах зимних стойбищ, значительно сократились, по сравнению с годами наибольшей численности лося.

Участок обитания. Большинство исследователей при определении размера участка обитания лося и характера освоения им пространства опираются на данные троплений животных. Этот метод дает исключительный по разнообразию материал, характеризующий многие стороны зимней жизни лося. Однако остается неизвестным ни размер суточных перемещений животных в бесснежный период, ни площадь участка обитания особи или семейной группы в этот период, ни особенности использования территории при взаимоотношении с другими особями. Весьма затруднительно собрать также данные по сезонным перемещениям животных, особенно при сравнительно дальних их миграциях.

Все это стало возможным изучить, используя инструментальные методы, в частности, радиотрекинг. Такие работы были выполнены нашими коллегами в Финляндии. Учитывая общность ландшафтно-экологических условий Финляндии и Карелии, и, очевидно, популяционное единство или близость животных, населяющих эти территории, мы сочли возможным привести здесь эти данные.

Исследования выполнялись в провинции Оулу (рис. 79). Здесь в 1993–1997 гг. 73 лося (37 самцов и 36 самок) были помечены радиоошейниками. По результатам наблюдений за мечеными животными было установлено, что средний размер летнего участка обитания, на котором «средний» лось проводит почти 5 месяцев, составил 1400 га. Зимой участок, на котором зверь живет около 4,5 месяцев, в среднем равнялся 1200 га. Дистанция между летними и зимними местообитаниями у разных зверей независимо от пола колебалась от 7 до 55, составляя в среднем – 15 км. Характер освоения животными пространства своего участка обитания прослеживается при чтении рисунка (см. рис. 79), взятого нами из той же работы С. Хейккинена (Heikkinen, 2000).

Наблюдения за самкой лося, не менявшей местообитаний по сезонам, т. е. за животным, не вовлеченным в миграции, были выполнены в южной Финляндии (Heikkilä et al., 1996). Они показали, что размер территории, осваиваемой зверем, изменялся по сезонам года, составляя в целом 4154 га, при этом зимой лосиха использовала только 71 % площади участка или 1888 га. Ядро же участка, наиболее интенсивно осваиваемое животным в течение всего года, занимало всего 9,8 % (408 га) всего индивидуального района обитания (см. рис. 79).

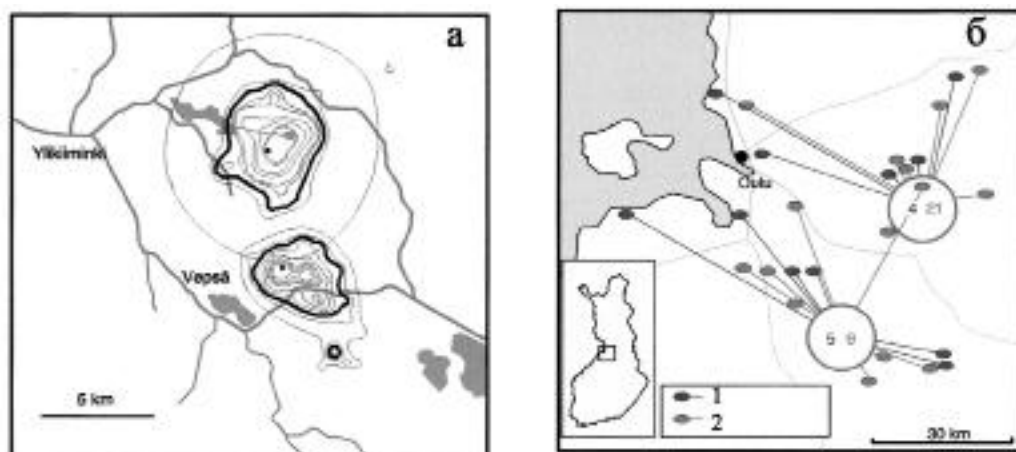


Рис. 79. Участки обитания и сезонные перемещения лосей в Финляндии (по: Heikkinen, 2000):

а – пример использования лосями территории, ядро участка очерчено толстой линией; б – движение взрослых зверей к летним территориям, цифры в скобках – сколько лосей оставалось на зимних территориях (не мигрировало): 1 – самцы, 2 – самки

Аналогичные наблюдения за самками лося ($n = 17$), выполненные в центральной Швеции (подзона средней тайги), в районе, где сезонные перемещения животных не выражены, показали, что индивидуальные различия размеров участков обитания зверей в зимнее время варьировали от 100 до 1160 га. Весьма значительны также сезонные изменения размеров осваиваемой животными территории. Зимой участок обитания почти вдвое меньше летнего – 490 против 910 га, в то же время последний составлял лишь немногим больше 70 % площади годового участка.

В пределах последнего были выявлены 1–2 ключевых района, на которые приходилось 85 % всех локаций, но всего 50,4 % общей площади участка обитания. Участки зверей, живших по соседству, перекрывались в среднем немногим более 30 % их площади (Cederlund, Okarma, 1988).

Тропления лосей, выполнявшиеся в течение ряда лет в районе наших исследований, позволяют в некоторой мере охарактеризовать суточную активность животных и связь их подвижности с высотой снегового покрова в течение февраля и марта.

В среднем за годы наблюдений (1969–1992 гг.) в районах с глубиной снега 60 см и более протяженность жировочного (суточного) хода лося оказалась ($n = 43$): в феврале – 830 (1430) м, в первой половине марта (до начала миграционной активности) – 650 (1180) м. На территории, где глубина снега в среднем не превышала 50, а в ряде мест и 40 см, аналогичные показатели составили ($n = 208$): в феврале – 1150 (2200) и в марте – 1200 (2000) м, что с большой степенью достоверности еще раз подтверждает обратную связь протяженности суточных перемещений животных с высотой снегового покрова. Если принять, что лось в процессе жировки осваивает полосу шириной 2,5 м, то площадь используемого им пространства составит в глубокоснежных районах Карелии – 2100 в феврале и 1600 м² в марте, а в малоснежных районах – 2900 и 3000 м², соответственно. Таким образом, в условиях глубокоснежья, независимо от причин различий глубины снега (сезонных или территориальных), лоси ходят меньше и при перемещении по участку обитания, и непосредственно при кормежке.

Пропорциональное увеличение жировочного хода в составе суточного с увеличением глубины снега убедительно показано Е. К. Тимофеевой (1974). По данным этого исследователя в первой половине зимы (ноябрь–декабрь) жировочный ход составлял в среднем 51–59 % (897 м) от всей длины (1540 м) суточного хода ($n = 19$), в конце же зимы его составляющая увеличивается до 82–83 % от общей длины хода (1287 м; $n = 25$). Более того, Е. К. Тимофеева, проведя хронометраж подвижности лосей в разных условиях, пишет, что в конце зимы «...звери буквально не делают лишнего шага без крайней необходимости и стараются как можно дольше кормиться на одном месте. В результате значительно возрастает число скусенных побегов на 100 м жировочного пути» (Тимофеева, 1974, с. 120).

Питание. Питание лося в Карелии и на всем Европейском Севере России изучено досконально. Поэтому здесь мы приводим лишь данные, дающие представление о спектре кормов в разных частях республики, леса которых различаются по породному составу и основным таксационным характеристикам. Эти параметры, а также особенности лесопользования определяют и основные показатели лесовозобновления, а вслед за тем и питание лося. Кроме того, обсуждаются и некоторые материалы по влиянию лося на лесную растительность.

Исследования проводились в Прионежье, Заонежье, Пудожском и Пряжинском районах Карелии. В Прионежье (численность лося в период сбора материала – 3,5 экз. на 1000 га) преобладают еловые леса, в Заонежье (численность – 4,3) – смешанные елово-сосновые, в Пряжинском р-оне (численность – 2,9) – смешанные

сосново-еловые насаждения. В Пудожском р-оне (численность 3,4) в местах исследований преобладали сосняки, в том числе и вторичные, возникшие в процессе естественного возобновления.

Основу зимнего питания лося в Карелии, как и на всем пространстве Северо-Запада России составляют осина, ивы, сосна, рябина, береза. Ель в Карелии поедается крайне редко. Можжевельник используется животными преимущественно в сильные морозы. Несмотря на общность рациона животных в местах проведения работ просматриваются и некоторые различия в питании лося в названных районах. Так, в Заонежье и в Пряжинском р-оне основу питания зверей составляет осина (40 % и более), на втором месте – сосна (до 25 %), довольно значительно также участие рябины и ивы (до 15 %). В Пудожском р-оне среди зимних кормов преобладает сосна (несколько более 40 %) и осина (около 30 %), довольно значительная часть приходится на березу (почти 15 %), на остальные породы остается чуть более 10 %. Промежуточное положение занимает состав зимних кормов лося в Прионежье, где несмотря на преобладание в питании зверей осины (чуть более 50 %), значительную часть рациона составляет сосна (31 %), всем остальным породам принадлежит немногим более 10 % (Данилов, Анненков, 1975).

Интерес представляет также сравнение качественного состава питания животных в разных местах жировки (табл. 44). Оно особенно отличалось у животных, кормившихся в культурах сосны и вдоль дренажных канав в заболоченных сосняках. Однако различия эти объясняются только обилием сосны на вырубках с культурами этой породы и почти полным ее отсутствием на канавах, где, напротив, было изобилие ив.

Таблица 44

Зимнее питание лося в Карелии, % от общего числа поедей

Порода	Район исследования					В среднем
	Прионежье	Заонежье	Пряжинский р-он			
			вырубка	культуры	канава	
Сосна	32,5	17,7	2,2	45,9	1,9	23,6
Береза	0,9	9,4	6,7	3,0	16,3	5,0
Осина	54,0	56,0	51,3	32,2	9,3	48,1
Рябина	2,2	10,9	18,4	6,7	1,0	11,7
Ивы	9,5	4,2	19,5	11,0	71,0	9,5
Ольха серая	0,9	0,6	1,1	0,3	–	0,7
Ель	–	–	0,8	0,9	–	0,8
Можжевельник	–	1,2	–	–	0,5	0,7

В бесснежный период основу питания лося составляют травянистые растения, в том числе полуводные и водные, а также ягодные кустарнички, особенно черника. Последняя поедается лосем поздней осенью и зимой до тех пор, пока не скроется под снегом.

Непреодолимый интерес в связи с питанием лося представляет проблема – «лось и лес». В 1960–1980-е гг., т. е. в период наибольшей численности лося, в районах республики с выраженной зимней концентрацией животных и без нее были

выполнены специальные исследования для оценки степени повреждения лосем молодых растений разных пород. Пробные площади закладывались в тех же районах: Прионежье, где зимней концентрации не наблюдалось, в Заонежье и в Пудожском р-оне, где, напротив, зимние концентрации животных были хорошо выражены. Как и следовало ожидать, наибольшее число деревьев всех пород повреждались животными в тех районах, где наблюдались зимние концентрации (табл. 45). В этих местах на пастбищах оказались поврежденными не только деревья предпочитаемых пород, но и береза, которая в наших условиях при избытке зимних кормов на многочисленных вырубках поедается лосями весьма неохотно.

Таблица 45

Сравнительная характеристика повреждений лосем древесно-кустарниковых растений на вырубках, в районах с выраженной зимней концентрацией (1) и без нее (2), % от числа деревьев данной породы

Район наблюдений	Порода				
	Осина	Сосна	Ива	Береза	Рябина
Прионежье (2)	60,3	21,6	23,2	2,0	25,1
Заонежье (1)	81,3	72,3	63,4	14,7	72,3
Пудожский район (1)	70,0	52,6	60,0	33,8	54,5

Изучение особенностей питания лося в разных участках молодняков сосны, сформировавшихся на вырубках в процессе их естественного или искусственного возобновления, показало, что наиболее сильно растения повреждаются лосями на окраинах густых молодняков и внутри разреженных молодняков. Вместе с тем наиболее сильные повреждения, что выражается в обламывании стволиков, получают сосны внутри густых молодняков, и происходит это вследствие слабого развития боковых ветвей в загущенных молодняках. Близкое по смыслу заключение сделал В. В. Червонный, изучая повреждение сосны лосем на Карельском перешейке в экотонах и в глубине леса. Оказалось, что на пробах, примыкающих к полям, пострадало 74 % сосен, вдоль дорог – 71, тогда как в лесу – 64 % (Червонный, 1975).

Оценивая ущерб сосновым молоднякам от лося, следует учитывать, что если повреждение боковых побегов не ведет к гибели деревьев, то обкусывание верхушечного побега или всей мутовки или обламывание стволика вызывает гибель сосны или образование уродств.

Чаще всего повреждения отмечались на высоте 0,7–3 м. Культуры сосны и поросль других пород высотой до 0,5 м повреждаются редко, поскольку в конце зимы, когда лоси чаще кормятся сосной, такие растения бывают закрыты снегом.

В результате проведенного обследования мы пришли к заключению, что, несмотря на довольно высокий процент поврежденных лосем деревьев большинства пород, гибель их невелика: сосны – 6–10 %, осины – 3–5, березы – до 1 %. В сильно угнетенном состоянии находилось: сосны – 15–37 %, осины – 20–30, рябины – 25–30, березы – 3–7 %. При этом кормовая база в местах исследований была

использована примерно на 1/3. Было также замечено, что осветление культур сосны на некоторых вырубках вызвало резкое увеличение повреждений сосен лосями (до 95 %), при этом больше всего деревьев было повреждено в год проведения рубок ухода (Данилов, Анненков, 1975). Это позволяет предположить, что причиной данного явления стало исчезновение разнообразия древесно-кустарниковой растительности, т. е. лишение лося выбора корма, а также формирование более открытых пространств.

Размножение. Структура популяции. Размножение лося изучено весьма детально, особенно на западе его ареала – в странах Фенноскандии, Прибалтийских государствах, Белоруссии, на Северо-Западе и в центральных областях России. Сведения, собранные в природе, были значительно дополнены наблюдениями за размножением животных в условиях их полувольного содержания в Печоро-Илычском заповеднике и на Костромской лосеферме и при других попытках domestikации лося. Вместе с тем наиболее динамичные характеристики воспроизводства популяций – участие в размножении разных возрастных групп, потенциальная и фактическая плодовитость, эмбриональная и детская смертность и ряд других вопросов требуют исследований и наблюдений мониторингового характера.

С этих позиций наиболее интересно рассмотреть особенности размножения лося на разных фазах динамики численности популяции и попытаться сделать это в сравнительно-географическом аспекте. Такая попытка была предпринята нами ранее на основании обзора литературы, освещающей эти процессы на территориях, близких к Карелии по условиям обитания лося, а также анализа собственных данных (Данилов, 1986; Danilov, 1987). Здесь мы приводим ряд материалов из тех публикаций с некоторыми изменениями и дополнениями.

Половой зрелости часть самцов и самок достигают в полуторагодовалом возрасте, большинство же молодых становятся способными к размножению в два с половиной года⁸. Однако как в первой, так и во второй возрастных категориях молодые самцы, даже становясь половозрелыми, в размножении, как правило, участвуют лишь в популяциях или популяционных группировках животных с нарушенной экологической структурой. При нормальном половом и возрастном составе населения они обычно отгоняются от самок более крупными быками.

Доля участия в размножении полуторалетних самок весьма изменчива и определяется условиями обитания животных (климат, корма) и плотностью популяции.

В западных и южных частях ареала, т. е. в более благоприятных условиях обитания вида, эта доля значительно больше, чем в северных и восточных. Так, в Белоруссии, при благоприятных условиях зимовки и на фазе роста численности популяции 44,8 % животных этого возраста имели эмбрионы: 34,4 % по одному и 10,4 % по два (Козло, 1983). В Карелии с ее более суровыми условиями даже в годы подъема численности, размножающиеся полуторалетние самки составляли только 33,4 % (Марковский, 1978). В еще более суровых условиях Печорской

⁸ Совсем недавно стало известно, что в Швеции у отдельных самок-сеголетков зарегистрирована беременность (Sand, Cederlund, 1994).

тайги, на фазе подъема численности лося, полутора-двухлетние стельные лосихи составляли 28 % от всех самок этого возраста. В годы падения численности их не было вовсе, а в среднем за ряд лет таких самок было 18,7 % (Язан, Кнорре, 1964; Язан, 1972).

Вместе с тем в Швеции, в сравнительно мягком климате в среднем за ряд лет доля полуторалетних, впервые размножающихся самок была почти такой же, как в Карелии 31,2 % (Sand, Cederlund, 1994, 1996).

Очевидно, основными лимитирующими факторами в данном случае становятся климатические, и в первую очередь глубина снега. Так, Х. И. Линг (1973), обсуждая динамику продуктивности популяции лося в Эстонии, отмечает, что тяжелая зимовка сдвигает возраст становления половой зрелости и участия в размножении с 1,5 до 2,5 лет. Косвенным подтверждением этого стали наблюдения в Швеции. Оказалось, что в суровые, многоснежные зимы (более 70 дней с глубиной снега больше 50 см), особенно в конце сезона, лоси теряют в весе, слабеют. У лосят такие потери составляют 17 % веса тела, тогда как в мягкие и нормальные зимы всего 4 % (Cederlund et al., 1989).

Время гона лося в зависимости от широты местности варьирует незначительно. Различия между севером и югом в Карело-Мурманском крае составляют всего две-три недели. Невелики эти различия и на больших территориях. Так, П. К. Филонов (1983), обобщая имеющиеся в литературе сведения о сроках гона в пределах ареала вида, заключает, что весь период гона длится до двух с половиной месяцев.

Начинается гон в изучаемом регионе в конце августа (обычно в это время можно услышать первые стоны быков) и заканчивается в конце октября. Даже в самом начале ноября молодые быки откликаются и подходят на вабу. Разгар гона в Карелии приходится на вторую-третью декаду сентября.

Растянутость сроков гона в северных широтах носит выраженный адаптивный характер, что неоднократно подчеркивалось многими исследователями. Реализуется эта адаптация включением в размножение возможно большего числа самок, в том числе впервые участвующих в размножении и приходящих в течку позже взрослых, а также самок, которые по какой-либо причине не пришли в течку в нормальные сроки. Но для севера с его неустойчивой погодой (частый возврат холодов в конце весны – начале лета) появление потомства в разные сроки особенно важно.

Для лося, как и для большинства других видов млекопитающих, характерна значительно большая продолжительность половой активности самцов по сравнению с самками. Это обеспечивает оплодотворение возможно большего числа самок и способствует реализации максимума репродуктивного потенциала популяции.

В целом представление о сроках гона лося на Европейском Севере России дают диаграммы на рис. 80, в основу которого положены данные О. И. Семенова-Тян-Шанского (1948б, 1982), Е. К. Тимофеевой (1974), О. С. Русакова (1979б), В. А. Марковского (1978, 1995), С. А. Евтихова с соавторами (1980), П. К. Филонова (1983), В. М. Глушкова (1987) и наши материалы.

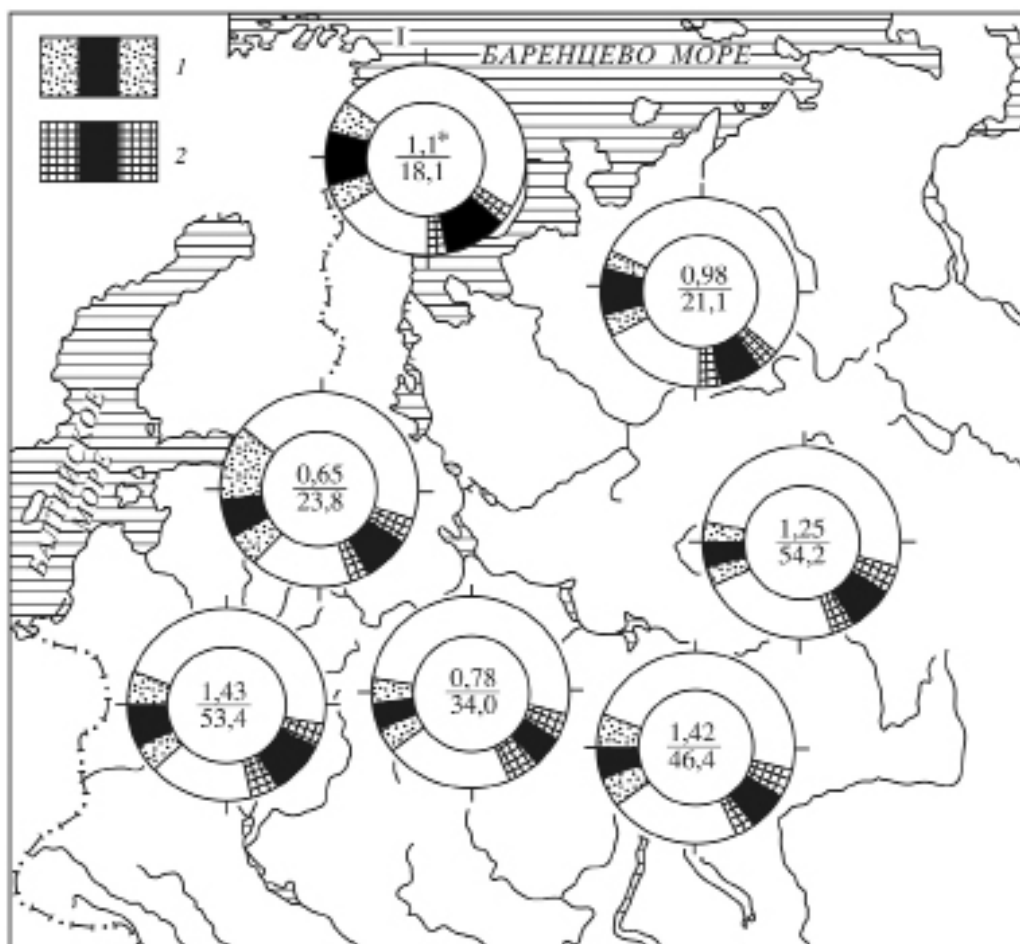


Рис. 80. Особенности размножения лося в Европейской части бывшего СССР (по: Danilov, 1987): 1 – сроки гона, 2 – рождение молодых (черный цвет – 80 % случаев); в числителе – число эмбрионов на взрослую самку, в знаменателе – % самок с двумя эмбрионами

Брачное поведение лося большинство исследователей характеризуют как ограниченную полигамию, которая, однако, реализуется главным образом в популяциях с нарушенной или специально формируемой половой структурой.

Продолжительность беременности лося – 226–243 дня – наиболее постоянный показатель размножения лося, одинаковый и в пределах его ареала Евразии, и в Северной Америке. Появление молодых приходится на конец весны – начало лета и варьирует в тех же пределах, что и сроки гона (см. рис. 80).

Плодовитость – один из самых изменчивых показателей размножения. Она определяется целым рядом экзогенных факторов, но регулируется, по всей вероятности, популяционными механизмами.

Показатели плодовитости можно условно разделить на две группы: 1 – потенциальная плодовитость, которая обычно оценивается по числу эмбрионов на стельную и отдельно на половозрелую лосиху, по доле (%) участия самок в

размножении или противоположному показателю – яловости и доле самок с двумя эмбрионами и более; 2 – фактическая плодовитость, т. е. реализованная популяцией, определяется отдельно по числу телят на кормящую и на взрослую самку, а также по доле (%) самок с двумя сеголетками и самок без потомства.

Потенциальная плодовитость в большей мере зависит от плотности и структуры популяции, фактическая же определяется главным образом условиями жизни беременных животных и гибелью телят в первые дни жизни.

Вариабельность показателей плодовитости по регионам и годам весьма значительна, тем не менее, прослеживается некоторая зонально-географическая закономерность – увеличение плодовитости лося с севера на юг. Эта особенность отмечалась рядом авторов и была продемонстрирована В. В. Червонным (1975) для Европейской части России за период 1962–1966 гг. Анализ литературы, содержащей сведения по плодовитости лося за более поздние годы, показал, что данная особенность сохраняется на протяжении длительного времени и на разных фазах динамики численности вида (табл. 46).

Таблица 46

**Ландшафтно-географическая изменчивость плодовитости лося
в Европейской части бывшего СССР (по: Данилов, 1986)**

Ландшафтная зона	1962–1966 гг.		1966–1972 гг.		1975–1980 гг.	
	число эмбрионов на самку	самки с 2 эмбрионами, %	число эмбрионов на самку	самки с 2 эмбрионами, %	число эмбрионов на самку	самки с 2 эмбрионами, %
Тайга	0,76	31	0,73	24,6	0,74	31,1
Смешанные и широколиственные леса	0,94	42	1,05	45,8	1,0	32,0
Лесостепь	1,06	46	1,04	46,4	1,1	39,4

Изменчивость плодовитости по годам мы попытались показать на примере отдельных регионов. Так, в Московской обл. в 1967–1980 гг. на одну беременную самку приходилось от 1,15 до 1,43 эмбриона, в пересчете на половозрелую самку эти различия были еще больше – от 0,27 до 1,38, при яловости 78,4 и 2 % (Филонов, 1983).

В Белоруссии в те же годы число эмбрионов на стельную лосиху изменялось от 1,0 до 1,72, а на половозрелую – от 0,83 до 1,46 при яловости 23,5 и 15,3 % (Козло, 1983).

В Карелии по данным Г. А. Троицкого плодовитость лося с 1959 по 1989 гг. колебалась почти в тех же пределах – от 1,0 до 1,64 эмбриона на стельную лосиху при яловости 45 и 18 % (Троицкий, 1974; Марковский, 1995).

В тех же пропорциях варьируют по годам и показатели фактической плодовитости. Так, по данным Х. И. Линга (1973), в Эстонии число телят-сеголеток на самку с приплодом, т. е. рожавшую, колебалось от 1,23 до 1,52, а в пересчете на половозрелую самку от 0,35 до 0,82, при яловости, соответственно, 61 и 48 %.

Анализируя возрастные изменения плодовитости, все авторы, работавшие с большим фактическим материалом, отмечают, что наибольшая плодовитость свойственна лосихам в возрасте 4,5–7,5 лет (табл. 47). Для данной возрастной группы характерна и наименьшая яловость, т. е. именно эти животные являются наиболее продуктивной частью популяции.

Таблица 47

Связь плодовитости лося с возрастом самок

Показатель	Возраст, лет									
	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10 и старше
Карелия (Марковский, 1978)										
Число эмбрионов на беременную самку	1,0	1,2	1,3	1,4	1,4		1,3		1,0	
Доля самок с двумя эмбрионами, %	0,0	7,5	13,7	22,5	23,8		15,4		0,0	
Яловость, %	66,6	51,8	45,3	41,4	45,2		46,1		66,6	
Печорская тайга (Язан, 1972)										
Число эмбрионов на беременную самку	1,17	1,13	1,14	1,23	1,58		1,22		1,14	
Доля самок с двумя эмбрионами, %	16,7	12,5	13,5	22,6	58,2		21,4		14,3	
Яловость, %	84,6	42,8	11,9	10,2	5,2		12,5		17,6	
Ленинградская и Псковская обл. (Русаков, 1979а, б)										
Доля самок с двумя эмбрионами, %	–	6,2	15,8	27,8	38,1	41,2	33,4	20,0	16,7	25,0
Яловость, %	100	68,8	36,8	22,2	14,3	23,5	22,2	30,0	33,3	41,7
Белоруссия (Козло, 1980, 1983)										
Число эмбрионов на беременную самку	1,25		1,48		1,63			1,47		
Доля самок с двумя эмбрионами, %	18,5		40,0		59,7			39,5		
Яловость, %	27,7		17,2		4,5			16,3		

Зависимость плодовитости лося от плотности его населения отмечалась многими исследователями для разных частей ареала (Заблоцкая, 1964; Приклонский, Червонный, 1970; Язан, 1972; Линг, 1973, 1974; Тимофеева, 1974; Филонов, 1977, 1983; Русаков, 1979б; Семенов-Тян-Шанский, 1982). Такая связь прослеживается вполне отчетливо, однако, как справедливо замечает К. П. Филонов (1983), зависимость здесь очень сложная и корректируется изменениями: кормовой базы в результате сукцессии лесной растительности или истощения пастбищ при повышенной плотности лосей, а также интенсивностью и избирательностью промысла.

Примерами связи плодовитости с плотностью населения при минимальном влиянии прочих факторов служат материалы, полученные в заповедниках.

О. И. Семенов-Тянь-Шанский (1982) в результате почти 50-летних наблюдений за лосем в Лапландском заповеднике отмечает, что в 1930-е гг., в период интенсивного расселения лося и роста его численности на Кольском п-ове, среди всех самок с телятами лосих с двойнями было 45 %. В 1940-х гг., при плотности лося, близкой к предельной, этот показатель снизился до 30 %, в 1960-е гг. на фазе падения численности он сократился до 12 %, а в 1970-е при депрессии численности и на фоне деградации кормовой базы – до 6 %.

В Центрально-Черноземном заповеднике (Филонов, 1977) на фазе роста численности лося в 1963–1964 гг. на стельную лосиху приходилось 1,83 эмбриона, а в годы максимальной численности и истощения кормовых ресурсов (1968–1969) лишь 1,25 эмбриона на беременную самку.

Подобная же связь прослеживается и в эксплуатируемых популяциях, что укладывается в общую схему: высокая плодовитость лося характерна для фазы роста его численности, по мере насыщения угодий плодовитость сокращается, приближаясь к минимуму на фазе падения численности.

Фактическая или реализуемая популяцией плодовитость, как уже отмечалось, зависит от условий зимовки стельных лосих: состояния кормовой базы, температуры воздуха, снежности, паразитологической ситуации, фактора беспокойства со стороны человека и хищников (главным образом волка). Влияние фактора беспокойства особенно губительно в сочетании с глубокоснежьем.

Действие всех этих факторов выражается не только в ухудшении общего состояния беременных животных и следующей повышенной эмбриональной смертностью, но также в появлении ослабленного потомства после трудной зимовки.

Обсуждая последствия зимовки, особенно влияние на прирост популяции суровых глубокоснежных и затяжных зим, все исследователи отмечают сокращение приплода после суровых зим по сравнению с годами, близкими к норме (Теплов, 1948, 1960; Кнорре, 1959; Зыкова, 1964; Линг, 1973, 1974; Филонов, 1977, 1983; Козло, 1980; Кудряшова, 1980).

В суровых условиях Печорской тайги, по расчетам, приводимым К. П. Филоновым (1977), доля сеголетков в популяции находится в тесной отрицательной зависимости с высотой снежного покрова ($r = -0,79$; $t = 3,84$).

Л. Ю. Зыкова (1964), оценивая плодовитость лосей в Окском заповеднике в годы с разной высотой снежного покрова, обнаружила весьма существенные различия всех показателей размножения животных (табл. 48).

По данным Л. М. Кудряшовой (1980), работавшей там же, повышенная эмбриональная смертность наблюдается уже в первые месяцы тяжелой зимовки лосей. С ноября по январь число эмбрионов на беременную самку сократилось с 1,73 до 1,2, а доля самок с двумя эмбрионами – с 73,4 до 41,7 %. Эти цифры выглядят особенно убедительными, поскольку в первые месяцы охоты на лосей многие охотники при вскрытии животных не находят эмбрионы, что сказывается и на показателях плодовитости, рассчитанной по сведениям, приводимым в лицензиях. В январе же не заметить крупный эмбрион просто невозможно.

**Зависимость показателей размножения лося от условий зимовки животных
(по: Зыкова, 1964)**

Показатель	Многоснежные годы (снег выше 60 см)	Малоснежные годы (снег ниже 40 см)
Процент «детных» лосих	58	65
Процент лосих с двумя телятами	47	58
Число телят на одну «детную» лосиху	1,50	1,65
Число телят на одну лосиху	0,8	1,1
Процент молодых в популяции	34	44

Х. И. Линг (1973), анализируя многолетнюю динамику продуктивности лося в Эстонии, с высокой степенью достоверности показал, что различия плодовитости и продуктивности популяции в годы с хорошими и неблагоприятными условиями зимовки достигают двукратной величины. Более того, после тяжелой зимы рождаются ослабленные телята с пониженной жизнеспособностью, а их половое созревание задерживается на год, что сказывается на продуктивности популяции и на следующий год.

Таким образом, даже в зоне смешанных и широколиственных лесов, т. е. в более благоприятных условиях жизни лося, чем в подзонах средней и северной тайги нивальный фактор остается фактором, лимитирующим размножение и прирост популяции лося.

Снижение плодовитости и повышенная эмбриональная смертность отмечаются также при неблагоприятной паразитологической ситуации, что в свою очередь, часто бывает следствием перенаселения лося. Так, в Сосновском охотничьем хозяйстве (Ленинградская обл.) в 1964 г. при чрезмерной плотности населения лося (53 экз. на 1000 га – данные М. А. Кима (1967) наблюдалась сильная зараженность лосей цистицеркозом, в результате чего отмечалось снижение плодовитости животных, а самок с двумя эмбрионами не было вовсе (Гагарина, Назарова, 1965). Возможно, в данном случае причиной сокращения плодовитости выступила совокупность факторов – крайне высокая плотность населения, что обсуждалось выше, и собственно зараженность животных паразитами.

Другой пример, иллюстрирующий аналогичное явление и наблюдавшееся в Дарвинском заповеднике, приводит К. П. Филонов (1983). Там в 1964–1968 гг. была эпидемия дерматомикоза, в результате чего, по мнению К. П. Филонова, встречаемость двоен у лосих сократилась на 33 %, а яловость увеличилась на 36 %.

Обсуждая плодовитость лося, нельзя не остановиться на многоплодии лосей, т. е. регистрации у самки трех и даже четырех эмбрионов и рождения трех и четырех телят. Явление это редкое, хотя и отмечалось во многих регионах Европейской части России, как в прошлом, так и в настоящем (Бутурлин, 1890; Кнорре, 1959; Зарипов, Знаменский, 1964; Павлов, Язан, 1967; Херувимов, 1969; Линг, 1974; Перовский, 1974, 1976; Тимофеева, 1974; Козло, 1980, 1983; Филонов, 1983; Данилкин, 1999). Анализ этого биологического явления в географическом аспекте (использованы сведения, обобщенные М. Д. Перовским (1976), П. Г. Козло (1983) и К. П. Филоновым (1983), показывает, что многоплодие чаще отмечается в южных и центральных

районах Европейской части России, где доля самок с тремя эмбрионами составляет 0,28–1,69 % от всех исследованных, тогда как дальше на север (Республика Коми, Вологодская, Кировская, Тверская, Ленинградская области) всего 0,06–0,22 %.

Если рассматривать многоплодие в качестве одного из показателей потенциальной плодовитости лося, то это явление вполне согласуется с общим более высоким уровнем размножения лося в южных частях ареала. Случаев многоплодия лосей в Сибири и на Дальнем Востоке не отмечено.

Структура популяции лося, ресурсы которого используются весьма интенсивно, это основной показатель состояния популяции, который служит инструментом ее управления. Однако оценка структуры популяции по данным отстрела, (самый массовый и доступный материал) не дает даже приблизительного представления об истинном половом и возрастном составе населения лося.

В России основная причина этого – отстрел преимущественно крупных зверей. Так в Карелии сеголетки в 1970-е гг. составляли 0,9 %, а лончаки – 10,6 % (Марковский, 1978). В Ленинградской обл. в 1967–1968 гг. обе эти возрастные группы не превышали 0,6 % всех добытых зверей (Тимофеева, 1974).

Однако данные отстрела не могут быть использованы для оценки истинной структуры населения также и в странах с высоким уровнем управления популяциями (Финляндия, Норвегия, Швеция). В данном случае причина также заключается в выборочном отстреле, но значительного числа сеголетков, с целью поддержания высокого уровня продуктивности популяции.

Анализ соотношения самцов и самок в Карелии в эмбриональный период развития лося в среднем за многие годы (Троицкий, 1974; Марковский, 1995; наши данные) показал лишь незначительное преобладание самцов – 53,3 % (n = 143). Довольно близкие данные находим у О. С. Русакова (1979) – 54 % самцов на Северо-Западе России, у П. Г. Козло (1983) – 53,7 % в Белоруссии, у А. А. Данилкина (1999), приводящего эти данные по ряду областей Европейской части России – 55,2 % (средние данные). Интересно, что среди новорожденных телят на лосефермах (Печоро-Илычской и Костромской) доля самцов составляет – 51,7 % (n = 935; Данилкин, 1999).

Однако эти цифры характеризуют только особенности лося как вида, поскольку половое соотношение в разные годы, даже среди эмбрионов, варьирует весьма значительно. Это убедительно продемонстрировал О. С. Русаков для Северо-Запада России (табл. 49).

Таблица 49

**Соотношение полов у эмбрионов лося на разных фазах динамики его численности
(по: Русаков, 1979а, б)**

Фазы динамики численности	Самцы	
	абс.	%
Бурный рост поголовья (1959–1963 гг.)	29	58,6
Медленное снижение численности (1964–1966 гг.)	17	52,9
Заметное падение численности (1967–1970 гг.)	26	46,2
Рост и стабилизация численности на сравнительно высоком уровне (1971–1975 гг.)	28	57,2

Представляются вполне обоснованными также и предположения автора, объяснявшего обнаруженное явление внутривидовыми механизмами регуляции численности лося. Они направлены на стабилизацию населения вида, в результате в период депрессии рождается больше самок, вслед за тем происходит рост численности лося и, напротив, в период чрезмерной плотности (перенаселения) животных рождается больше самцов, в результате в последующие годы прирост популяции сокращается.

Подобные же изменения половой структуры, выступающие как механизмы саморегулирования в популяции лося на разных фазах динамики численности, но уже среди взрослых животных, были показаны П. Г. Козло (1983). По данным этого исследователя, на фазе роста численности населения вида самцы составляли 61,7 % ($n = 3476$). На фазе относительной стабилизации популяции самцов было 54,5 %, т. е. почти столько же, сколько и самок. В период депрессии самцов было уже меньше, чем самок – 40,4. Таким образом, и в данном примере при низком уровне численности, популяция «выгоднее» производить больше самок с тем, чтобы численность ее вновь вернулась к оптимальной.

Оценка полового состава зверей старше 5–6 месяцев, т. е. после начала охотничьего сезона возможна по данным анализа лицензий и по результатам регистрации пола зверей при встречах с ними. В Карелии ($n = 14\ 500$) во все годы среди добытых животных устойчиво преобладали самцы. Их доля варьировала от 64,0 до 52,6 %, составляя в среднем 56,2 %.

Во всех смежных с Карелией регионах соотношение полов среди добытых лосей за тот же более чем 50-летний период близко к приведенному выше. Существует мнение, что большая доля самцов среди добытых животных объясняется избирательностью отстрела быков, особенно в первую половину сезона, когда они еще носят рога. Однако устойчивое преобладание самцов в добыче в течение столь длительного периода и на столь большой по площади территории свидетельствует о их реальном преобладании в популяции. В противном случае, как совершенно справедливо замечает О. С. Русаков (1979б), если бы дело было только в избирательности отстрела преимущественно быков, то за столь продолжительное время большинство животных этого пола были бы истреблены.

Возрастной состав изымаемой части населения лося и вовсе не дает представления об истинной структуре популяции, поскольку в первые годы после открытия охоты на лосей существовало ограничение отстрела коров с телятами, а в последующем, когда мясо добытых животных стали сдавать (за определенную плату) в торговую сеть, охотникам и вовсе стало невыгодно добывать телят-сеголеток. В результате, как уже отмечалось, их доля в общей добыче лосей в Карелии в среднем за все годы составила 0,9 % (Марковский, 1995).

По данным встреч животных (с августа до ноября), опять-таки в среднем за все годы наблюдений, включая данные Г. А. Троицкого и В. А. Марковского, доля сеголеток составляла 18,7 % (15,6–24,0), лончаков – 9,3 % (7,9–13,2).

Возрастная структура населения лося, так же как и половая, в большой мере зависит от динамических процессов, происходящих в популяции – на фазе ее

роста доля сеголеток бывает наибольшей и, напротив, в период спада численности и депрессии в популяции значительно преобладают животные старших возрастов.

Здесь, очевидно, будет уместным привести данные О. С. Русакова (1979б), подтверждающие этот вывод. Согласно регистрации встреч 2118 зверей наибольшая доля молодых животных в популяции лося на Северо-Западе России (сеголеток – 18,1 % , лончаков – 12,1 %) была именно в период бурного роста поголовья лося на Северо-Западе, а наименьшая (14,9 и 7,2 %), соответственно, в период падения численности.

Аналогичные данные, характеризующие возрастную структуру лося в Белоруссии на разных фазах динамики численности, находим и у П. Г. Козло (1983). И здесь – в период подъема численности популяция «молодеет», в годы депрессии – «стареет».

Приведенные материалы даже без привлечения подобных же сведений по другим регионам России убеждают в том, что экологическая структура популяции лося сложна и динамична. Изменчивость полового и возрастного состава населения животных определяется факторами естественными – экзогенными и эндогенными, последние при этом выполняют стабилизирующие функции и обеспечивают гомеостаз популяции. Другая группа факторов – антропогенные. Они действуют опосредованно через создание и улучшение или, напротив, сокращение и ухудшение местообитаний, а также непосредственно – регулируя структуру населения вида при экологически обоснованном управлении популяцией и, напротив, разрушая даже ее естественное состояние. Первое осуществляется путем направленного изъятия разных возрастных групп и животных того или иного пола, чем и достигается наибольшая продуктивность популяции. Примеры такого успешного управления популяциями лося в течение многих лет демонстрируют охотники Норвегии, Швеции и Финляндии (Naagenrud et al., 1987; Nygren, Pesonen, 1993).

В нашей стране охота или прямое воздействие антропогенного фактора, до недавнего времени, показывало пример не только экстенсивного, но деструктивного использования населения лося, при котором постоянно изымались преимущественно крупные звери или наиболее продуктивная часть популяции при одновременном ее омоложении и снижении годовичного прироста. Однако и сейчас при определенной квоте добычи сеголетков, контроля за возрастом добытых животных не ведется.

Движение численности. Предваряя обсуждение хода численности лося в Карелии, необходимо рассмотреть причины гибели или смертности лося как факторы, определяющие изменение численности вида. Такой анализ был сделан ранее (Данилов, 1986), здесь его содержание дополнено новыми данными.

Причины смертности лося принято условно подразделять на естественные и антропогенные. К первым относят: гибель от хищников, болезней, при переправах через водоемы, от травм и т. д. Ко вторым (не считая промысловое изъятие) – потери от браконьеров, пулевые ранения или погибшие подранки, что по существу также следует отнести к браконьерству, столкновения с транспортом и т. п. Довольно часто причину гибели зверя установить не удается, в таком случае эти данные группируются в категорию не установленных причин.

В конце 1950-х – начале 1960-х гг. отмечалась довольно четкая географическая закономерность в преобладании тех или иных причин смертности лося. С севера на юг уменьшалась гибель лосей от волков и в водоемах и, соответственно, увеличивалась смертность от антропогенных причин (Заблоцкая, 1967).

Сравнение этих данных с более поздними материалами, относящимися преимущественно к концу 1960-х – 1970-м гг., показывает, что со временем эти различия практически исчезают (табл. 50). Судя по данным о гибели животных в 1990-е гг., относящимся только к Карелии, в отдельные годы по вине человека гибло даже больше животных, чем от волков (рис. 81).

Таблица 50

**Причины гибели лосей в Европейской части бывшего СССР,
% от общего числа лосей, найденных погибшими**

Географический район	Всего лосей, найденных погибшими, экз.		Причины гибели					
			естественные		антропогенные		не установлены	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Северо-европейский	329	1589	66,5	56,2	16,5	30,5	17,0	13,3
Западно-европейский	295	1218	33,9	51,5	54,9	29,9	11,2	18,6
Центрально-европейский	583	422	16,3	45,9	48,3	33,9	35,4	20,2

Примечание. I – 1958–1964 гг. (по: Заболоцкой, 1967); II – конец 1960-х – 1970-е гг. (по: Балеишис, 1973; Троицкий, 1974; Филонов, 1976; Русаков, 1979а, б; Белянин, 1980; Данилов, 1981; Лавров, 1982; Семенов-Тян-Шанский, 1982).

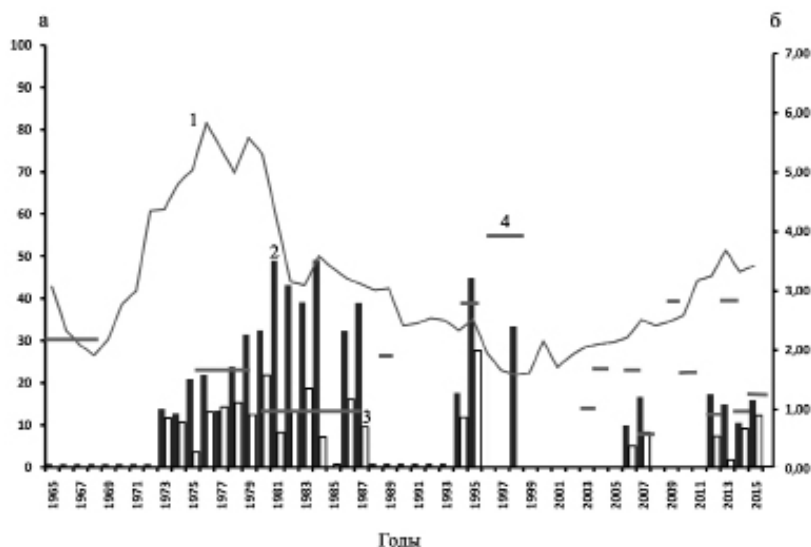


Рис. 81. Динамика численности (1) и гибель лосей: от волков (2), медведей (3) и браконьеров (4): по оси абсцисс – годы, по оси ординат: а – гибель лосей, % от общего числа зверей, найденных погибшими, б – численность лосей, следов на 10 км, горизонтальный штрих – уровень гибели лосей от браконьеров, % от общего числа зверей, найденных погибшими

Нивелирование размеров потерь популяции лося от естественных и антропогенных причин происходит, во-первых, вследствие повсеместного роста численности волка и, соответственно, увеличения гибели лосей от этого хищника, во-вторых, интенсивное освоение человеком Европейского Севера России в 1950–1970-е гг. повлекло за собой и рост смертности лосей от антропогенных причин, главным образом браконьерства.

Гибель от хищников. Деятельность хищников – одна из основных причин естественной смертности большинства растительноядных животных. Популяции лося на большей части ареала вида несут наибольшие потери от волка, и только на северном пределе распространения лося гибель от медведя превосходит таковую от волка.

При изучении взаимоотношений в системе «хищник-жертва» обычно наибольшее внимание уделяется определению величины потерь в популяциях жертвы, избирательности и сезонности хищничества, совокупного действия хищничества и других факторов, а также проблемам регулирования численности волка.

Общие размеры потерь поголовья лосей от волка варьируют весьма значительно и зависят от плотности населения жертвы и хищника, экологической ситуации (состояния и распределения кормовых стаций, снежности) и ряда антропогенных факторов. По данным длительных стационарных наблюдений, в том числе в заповедниках, расположенных в непосредственной близости от Карелии, этот показатель изменяется от 0,6 % в Лапландском заповеднике (Семенов-Тян-Шанский, 1982) до 76,1 % в Дарвинском (Филонов, Калецкая, 1982). Среднегодовые потери популяции лося в заповедниках, расположенных в разных природных зонах, колеблется от 0,73 до 10,3 и даже до 12 % общей численности лося (Калецкая, 1973; Филонов, 1983, 1989; Лавровский, 1990).

Расчет среднегодовой смертности лосей от волков в эксплуатируемых популяциях затруднен невозможностью абсолютного учета жертвы и хищника на больших территориях и низкой вероятностью обнаружения погибших животных. Если судить о ней по доле лосей, зарезанных волками, в процентах от общего числа лосей, найденных погибшими по разным причинам, а также по частоте обнаружения останков лосей в процессе троплений хищников, то эта величина на опромышляемых территориях составит 5–7 % от общей численности жертв.

Второй способ расчета потерь популяции лося от волков основан на прямой регистрации волчьей добычи в процессе зимних троплений хищников. Установлено (Данилов, 1981, 1994), что зимой стая волков из 5–6 зверей в среднем за месяц режет 2 лосей. Продолжительность снежного периода в Карелии – 6 месяцев, таким образом, стая за это время убивает 12 лосей. Расчет нами был сделан для начала 1980-х гг., тогда численность волка в Карелии в марте (материалы ЗМУ) составляла 600 экз. Прирост популяции хищника к началу следующей зимы – 150–170 прибылых, а общая численность волка к тому же времени будет 750 зверей. Волков-одиночек и пар в популяции – 35 %, т. е. стайных волков остается 490 экз. Стайность волка в Карелии в середине зимы, в среднем за ряд лет – 4,2 экз. ($n = 102$), следовательно, число стай будет – 100–110, а расчетная гибель лосей от этих хищников $12 \times 100 = 1200$ голов или 5–6 % от численности

лосей, оцениваемой в те годы в 22–25 тыс. животных. Таким образом, и этим способом расчета получены очень близкие к первому данные по количественной оценке хищничества волка.

Сравнение хищнической деятельности волка в нашем регионе с ее проявлениями в странах с более разнообразным составом и высокой численностью жертв, показывает, что и там размеры потерь популяции лося сопоставимы с таковыми в нашем регионе. Так, по наблюдениям в центре Скандинавского п-ова (район исследований располагается на границе Швеции и Норвегии) общие потери населения лося от хищников составили 5 % от общей его численности. Наблюдения велись за одной стаей (других волков в районе исследований в то время не было), насчитывающей в среднем за все годы 5 волков, плотность населения лося (учет по экскрементам) составляла 15 экз. на 1000 га (Olsson et al., 1997).

Судя по нашим наблюдениям в Карелии и О. С. Русакова в Ленинградской обл., просматривается связь и прогрессирующее увеличение гибели лося от волка при высокой численности жертвы (см. рис. 30).

Большинство исследователей, изучавших хищничество волка, считают, что имеется определенная избирательность в его охоте на лосей, в результате чего чаще гибнут телята и лосихи. Особенно значительна – 63 % ($n = 32$) гибель молодых животных – телят и лончаков от волка оказалась в восточной части провинции Северная Карелия (Финляндия), соседствующей с Карелией (Nygren, 1980).

Столь же велика доля телят, зарезанных волками и в центральной Скандинавии – 51 % ($n = 65$). Животные следующей возрастной группы – 1 и 2 года составляли здесь 25 % от всех жертв волка, вместе с тем наиболее «ценная» часть популяции звери 3–7 лет представлены в волчьей добыче всего 5 %; 8–12 лет – 15 % и только 3 лося старше 12 лет (1–14 и 2–20 лет) стали жертвами волка. Там же в добыче волков значительно преобладают самки (всех возрастов) – 76 % (Olsson et al., 1997).

Подобное явление, хотя и менее четко выраженное, прослеживается в Карелии и на смежной с ней территории Ленинградской обл. (Тимофеева, 1974; Русаков, 1979а, б; Данилов и др., 1979; Данилов, 1981).

Однако селективная роль волка в большой мере определяется условиями существования копытных и, прежде всего, снежностью и состоянием снегового покрова. В многоснежные зимы, когда в конце февраля – марте глубина снега достигает 90–100 см, легкой добычей даже пары волков становятся в первую очередь стельные лосихи и телята⁹. Так, из 79 лосей, зарезанных волками в Карелии в марте в местах зимних концентраций копытных – в Заонежье и Приладожье – 58 (75,6 %), были лосихи и телята (Данилов, 1994).

Наблюдается довольно четкая зависимость численности волка от таковой лося, особенно в северных регионах, где лось – основная жертва волка (см. рис. 30). Однако согласованность хода численности хищника и жертвы еще не дает основания считать волка главной причиной снижения численности лося. В большинстве случаев последнее связано с комплексом факторов и прежде всего с изменениями состояния кормовой базы в связи с сукцессией вырубок и прессом охоты легальной и

⁹ Недавно, по наблюдениям в Финляндии, стало известно, что и одиночный матерый волк в период глубокого снега в состоянии справиться со взрослым лосем (I. Kojola личн. сообщение).

нелегальной. На фоне отрицательного действия названных факторов деятельность волка ускоряет и усугубляет процесс падения численности лося, но именно в период снижения численности популяции жертвы. Отрицательное влияние волка имеет и другие аспекты. Как было показано, его хищничество носит избирательный характер и жертвами чаще становятся молодые животные и лосихи. Последнее, т. е. гибель самок, соответственно отражается и на приросте популяции.

Косвенно отрицательное влияние волка на лося выражается в его действии как фактора беспокойства, т. е. в распугивании и преследовании лосей в случае неудачных охот хищников или нападении на группу лосей. В период глубокого снега эта деятельность волка ведет к физическим перегрузкам, истощению лосей, повышенной эмбриональной смертности.

Представляет интерес также роль волка как переносчика ряда гельминтов, в том числе патогенных для лося (Литвинов, 1975; Овсякова, 1976; Козло, 1983).

Наряду с отрицательным влиянием волк в ряде случаев может оказывать и некоторое положительное действие на население лося. Выражается оно в элиминации больных, истощенных, увечных животных, в изъятии значительной части молодых. Последнее при отсутствии реального управления популяций со стороны человека в какой-то мере обеспечивает сохранение кормов и лучшие условия зимовки для производительного ядра популяции и поддерживает высокий потенциал размножения.

Ущерб, наносимый лосю другим крупным хищником – медведем, носит хорошо выраженную географическую специфику. Потери популяции жертвы уменьшаются с севера на юг (см. табл. 19). Это связано, во-первых, с тем, что на севере сохраняется довольно высокая плотность населения медведя и, во-вторых, с относительным однообразием и бедностью кормовой базы медведя в северных экосистемах.

На севере отчетливее выражена и сезонность хищничества медведя (см. рис. 43). Как уже отмечалось, нападения на лосей совершаются преимущественно весной, по насту, затрудняющему передвижение жертв, но не препятствующему бегу медведя. Именно весной медведь и наносит наибольший ущерб популяции лося, нападая на стельных лосих, а несколько позже «собирая» новорожденных лосят. Около 70 % ($n = 19$) жертв медведя в Карелии в апреле – это стельные лосихи, а в начале – середине мая – новорожденные лосята – 65 % ($n = 11$).

Очень высока смертность молодых лосей – 58 % (от общего числа лосей (52), задранных медведями в Вологодской обл. (Дарвинский заповедник; Филонов, 1989). Довольно значительна она в Швеции, где по данным Ю. Свенсона (Swenson et al., 1998) она составляет 25 % приплода, хотя гибель взрослых лосей там не превышает 3 %.

Интересно сравнительное сопоставление размеров смертности сеголетков лося от медведя в Европейской тайге с таковым в Канаде и на Аляске. По данным канадских исследователей медведи – бурый (гризли) и черный американский медведь (барibal) являются наиболее существенным фактором смертности лосят и причиной гибели 50 % приплода лося в Альберте (Voitani, 1992). Однако здесь необходимо принять во внимание значительно более высокую плотность населения именно черного американского медведя в Альберте, чем бурого на севере Европы, и хищнические наклонности этих видов.

На Аляске лосята в добыче медведя составляли 47 % от общего числа убитых ими лосей (Ballard et al., 1981), что оказывается даже несколько меньше, чем в европейской тайге (Дарвинский заповедник; Филонов, 1989).

Осенью отмечается второй пик хищничества медведя, который на севере выражен слабее, чем на юге. Очевидно, хищничество медведя на севере есть в значительной мере вынужденная реакция медведя на очень ограниченные кормовые возможности местообитаний севера особенно весной, когда даже после выхода медведей из берлог снег еще долго покрывает землю.

Однако прямая количественная оценка роли медведя в регулировании численности лося весьма затруднительна. Можно лишь косвенно представить ее масштабы, проведя параллель между хищничеством волка и медведя. Если на севере Карелии гибель лосей от медведей приблизительно равна таковой от волков, а иногда даже превосходит ее и составляет 4–5 % от общей численности лося, то на юге республики данный показатель для медведя в несколько раз меньше, чем для волка. В целом по Карелии одинаковое по масштабам воздействие обоих хищников на популяцию лося наблюдается лишь в отдельные годы. Расчет, построенный на этих данных, показал, что размер ущерба популяции лося от медведя в Карелии составляет 2–3 % от общей численности лося (Данилов, 1994).

Анализ хищничества медведя на всей территории Северо-Запада России подтверждает ранее выдвинутый тезис (Данилов, 1981) о том, что в простых сообществах лесотундры и северной тайги эффект хищничества медведя проявляется более остро, а его влияние на популяцию основной жертвы – лося – приближается к действию лимитирующего фактора.

Расчет совокупного воздействия волка и медведя на лося в Карелии позволяет оценить размер потерь популяции лося в 9–10 % от общей численности. В 1970–1980-е гг. – в период высокой численности копытных это выражалось в 2000–2500, а в настоящее время – в 1300–1500 лосей. В прошлом это равнялось легальной добыче, а сейчас составляет три четверти таковой.

Других крупных хищных зверей – рысь и росомуху можно лишь условно отнести к врагам лося. Известны только единичные случаи нападения рыси на лосей, главным образом, на телят и ослабленных животных. Росомуха чаще чем рысь нападает на лосей, но и ее роль в лимитировании численности этих копытных ничтожна. Заслуживает внимания лишь потребление и растаскивание росомухой волчьей добычи, что вынуждает хищников добывать «лишних» лосей.

Завершая рассмотрение роли крупных хищных зверей в жизни их основных жертв, нельзя не заметить что взаимоотношения в системе «хищник-жертва» в конечном итоге сказываются на функционировании экосистем в целом. Но проблема крупных хищников в биоценозах не утрачивает своей актуальности и с исчезновением их из состава фаунистических комплексов. Напротив, она становится еще острее в связи с нарушением механизма функционирования экосистем и в конечном итоге отражается на их биологической продуктивности.

Болезни. Паразиты. Этот фактор как причина гибели лосей подробно рассмотрен в обзорных работах К. П. Филонова (1977, 1983). Установлено, в частности, что некоторые болезни и высокая зараженность лосей гельминтами, хотя и редко,

но могут привести к гибели животных. Однако в большей мере это отражается на общем состоянии зверей и в сочетании с другими факторами (тяжелые условия зимовки, хищники и др.) становятся одной из причин повышенной эмбриональной смертности и далее снижением плодовитости и прироста популяции.

В Карелии известен лишь один случай массовой гибели лосей от неустановленной болезни. Это случилось в 1907 г. (Благовещенский, 1912).

В 1960-е гг. в ближайшем соседстве с Карелией – на Карельском перешейке Ленинградской обл. зарегистрирована эпизоотия ящура (Тимофеева, 1974). В Карелии тогда больных животных отмечено не было.

Среди прочих естественных причин смертности лосей определенное значение имеет гибель зверей в водоемах. Лоси тонут в реках и озерах главным образом в период ледостава, что в отдельные годы совпадает с началом раннезимней миграции. Второй пик гибели животных приходится на весну и также совпадает с миграциями животных.

В северных регионах, особенно в Карелии и на Кольском п-ове, для которых характерна густая сеть рек и озер, в том числе и очень крупных, а также регулярные сезонные миграции лосей, они тонут в десятки раз чаще, чем на юге.

В Карелии смертность лосей в водоемах колеблется по годам от 10,3 до 45,7 % от общего числа лосей, найденных погибшими, т. е. размер смертности животных по этой причине может быть сравним с таковым от волков (Данилов, 1994).

Антропогенные причины гибели. Влияние человека на популяцию лося на Европейском Севере особенно возросло в середине – конце прошлого столетия. Первой причиной косвенного характера стало интенсивное освоение огромных массивов северных лесов и замена их молодняками лиственных и хвойно-лиственных пород. Это, несомненно, ускорило и рост численности лося. Данный фактор действовал перманентно на протяжении почти полувека, когда размер лесопользования на севере долгое время превышал площадь расчетной лесосеки (см. рис. 15).

Большое значение в те годы имела также технология рубки леса. В 1950-е и до 1980-х гг. на вырубленных пространствах, как правило, оставались довольно значительные участки недорубов, что не только увеличивало мозаику угодий и улучшало их защитность для лося, но превращало эти участки в настоящие островки спасения для всех видов птиц и зверей. В 1980-е гг. требования к рубке леса стали более строгими и недорубов на делянках больше не оставляли. В результате значительные по площади территории становились полностью непригодными для обитания лося на 3–5 лет, и до 10–15 лет оставались малопригодными для животных угодьями.

В начале 1990-х гг. размеры лесопользования сократились более чем вдвое, соответственно, вдвое сократились сейчас и площади зарастающих вырубок – лучших лосиных угодий. Возможно, это также сыграло свою роль (в совокупности с другими факторами) в сокращении численности лося в конце 1980-х – начале 1990-х гг.

Одновременно с негативным, хотя и косвенным воздействием этого фактора на первое место вышла другая причина сокращения численности лося в конце прошлого столетия – это браконьерство. Небывалый расцвет нелегальной охоты

произошел в результате глубокого экономического кризиса, особенно в сельском хозяйстве, что породило массовую безработицу и создало «армию» местных браконьеров, активно действующую и поныне.

Другой формой браконьерства стала возникшая еще в годы существования так называемых «мясных» лицензий стрельба зверей без «закрытия» лицензии. Тогда бригады, добывавшие лосей и сдававшие в торговлю их мясо, имели достаточное количество лицензий, которые зачастую при отстреле лося не «закрывались», а мясо добытых зверей бригада распределяла по своему усмотрению. Такого рода браконьерство еще более возросло в наши дни, вследствие полной бесконтрольности охоты на лося (см. рис. 81).

Попытки проследить ход численности лося на изучаемой территории и смежных с ней регионах и выявить факторы, ее определяющие, предпринимались неоднократно (Русаков, 1969, 1979б; Троицкий, 1974; Данилов, 1975, 1981, 1986, 1989, 1998, 2003; Марковский, 1978, 1995). Однако единого и устоявшегося по этому поводу мнения до сих пор так и не сложилось.

Что касается хронологической констатации изменений численности лося, то с полным основанием можно утверждать, что очевидный рост численности вида в Карелии начался в середине – конце 1950-х гг. Южнее – в Ленинградской, Новгородской, Псковской областях, по данным, обобщенным О. С. Русаковым (1979б), этот процесс начался несколько раньше – в конце 1940-х – начале 1950-х гг. Наибольшей численности население лося здесь достигло в начале – середине 1960-х гг. (см. рис. 75). Подобный же ход численности лося наблюдался и еще южнее – в Белоруссии и Прибалтике (Линг, 1967, 1973; Козло, 1983).

Многие исследователи, констатируя тогда стремительное распространение и рост численности вида, пытались объяснить это явление. В большинстве таких объяснений, в том числе и наших (Данилов, 1986; Danilov, 1987), главной причиной считалось увеличение площадей предпочитаемых лосем местообитаний, а именно – зарастающих вырубок, возникших после интенсивных рубок 1940–1950-х гг., что действительно имело место.

Когда в 1980-е гг. началось падение численности вида, мы опять-таки стали искать видимые причины этого. Происходившее явление чаще всего объяснялось сукцессией биотопов, влиянием крупных хищников, перепромыслом, в том числе и браконьерством.

На региональном уровне это действительно имело место. Так по нашим наблюдениям и расчетам в конце 1970 – начале 1980-х гг., когда прирост популяции лося составлял 18–20 %, а ее использование складывалось из легального изъятия – 5–8 % (колебания по годам), потерь от крупных хищников и других естественных причин также 8–9 %, сохранялась относительно стабильная и довольно высокая численность лося. Однако в середине 1980-х возросло легальное использование популяции, и почти одновременно включился еще один мощный антропогенный фактор – браконьерство. В конце 1970-х потери популяции лося по этой причине составляли 6–9 %, но уже в середине – конце 1980-х достигли 29–33 %, а в конце 1990-х и вовсе перевалили за 50 % от общего числа лосей, найденных погибшими по разным причинам (см. рис. 81). Такой ущерб может быть сравним лишь

с гибелью от волка и по аналогии с последним оценен в 5–6 % от общей численности популяции. Очевидно, в результате включения этого фактора и началось стремительное падение численности лося в республике.

Однако анализ изменений численности лося на всем севере Европейской части России, а также в странах Фенноскандии (Т. Nygren, 1987, 1996; Myrberget, 1990; Cederlund, Markgren, 1987; Т. Nygren, Pesonen, 1993) (рис. 82), где численность крупных хищников невелика, почти нет браконьерства, а управление популяцией лося более совершенно, чем в России, заставляет искать другие причины.

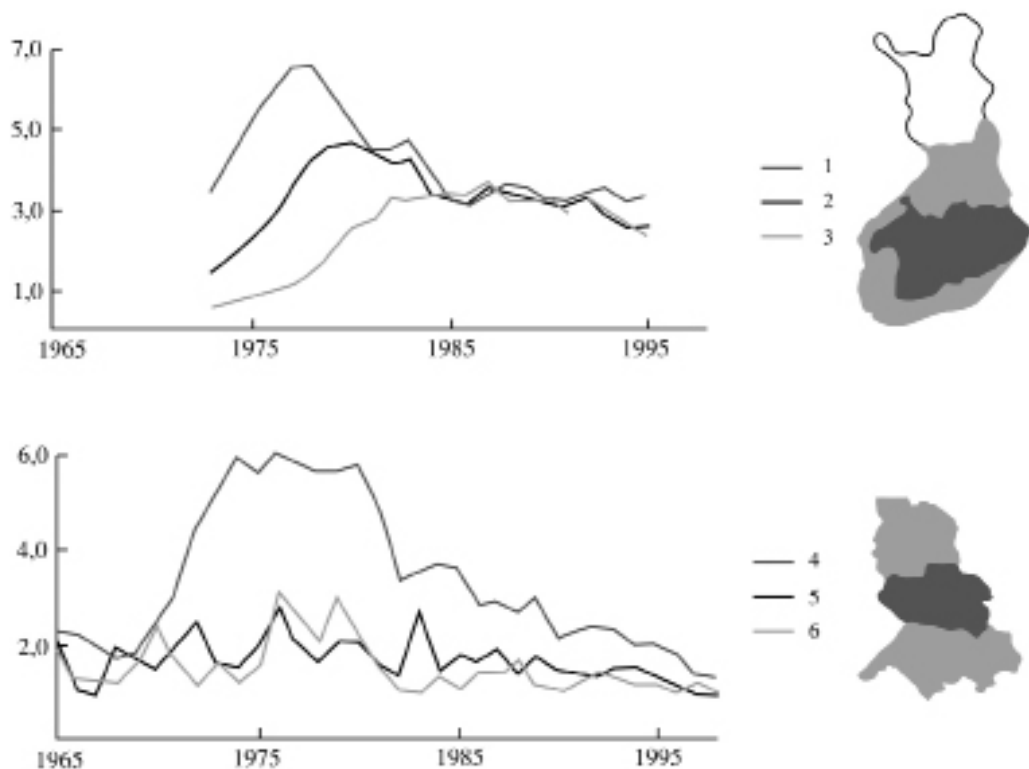


Рис. 82. Изменение численности лося в Финляндии (по: Т. Nygren, 1996) и в Карелии (по: Данилов, 2003), следов на 10 км:

1 – южная Финляндия, 2 – средняя, 3 – северная Финляндия, 4 – южная Карелия, 5 – средняя, 6 – северная Карелия

Мы предполагаем, что наблюдаемый процесс – это проявление многолетних периодических изменений численности, так называемых «волн жизни», характерных для вида. Анализ исторических и литературных источников позволяет с большой долей вероятности говорить о существовании столетних циклов изменений численности и распространения лося на больших площадях с пиками, приходящими на третью четверть столетия (рис. 83).

Практическое значение. В доисторическую эпоху значение лося для человека в ряде регионов превосходило значение всех прочих животных, о чем свидетельствуют материалы, приводимые в первой главе настоящей книги. И в историческое

время до самых наших дней значение лося в жизни человека не ограничивается только охотничьим, хотя оно по-прежнему остается главным. Весьма велика роль лося в функционировании многих процессов в биоценозах. Это наиболее ярко проявляется в его влиянии на лесную травянистую и древесно-кустарниковую растительность, во взаимоотношениях с крупными хищниками, для которых в бореальных лесах лось – основная жертва, в поддержании очагов некоторых экто- и эндопаразитов.

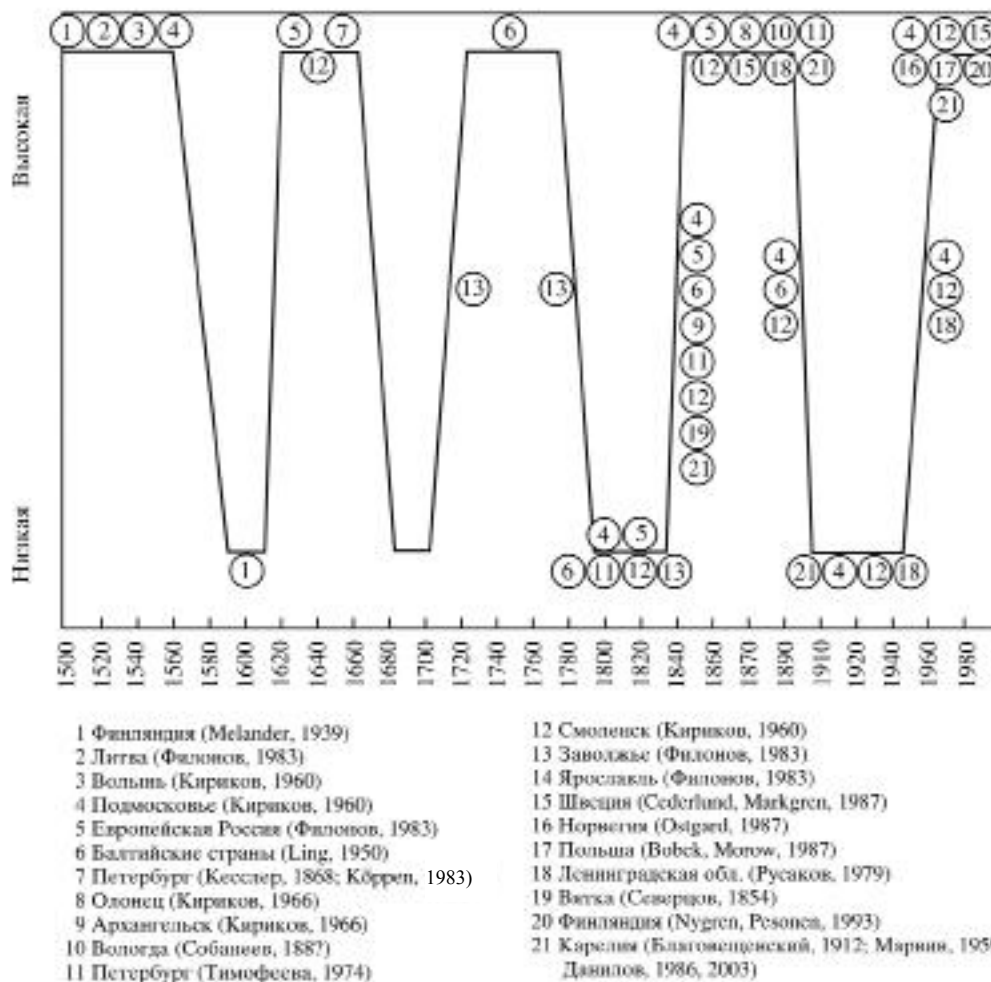


Рис. 83. Многолетние периодические колебания численности лося на больших площадях (по: K. Nygren et al., 2008)

Во многих странах с высокой численностью лося, густой сетью автодорог и насыщенностью их транспортом чрезвычайно большое значение придается предотвращению столкновений автотранспорта с лосями, которые во многих случаях заканчиваются тяжелыми последствиями и для людей, и для животных. В нашем регионе, где скоростных дорог становится заметно больше, а густота потока автотранспорта возросла многократно, эта проблема становится все более актуальной.

Все эти стороны взаимоотношений лося с человеком, а также с разными компонентами биоценозов, членом которых оказывается лось, неоднократно обсуждались в монографиях и региональных сводках, многочисленных статьях, на специальных симпозиумах и конференциях. Поэтому мы считаем возможным не рассматривать здесь эти вопросы, а лишь коротко проследить хронологию охоты на лося в Карелии и сравнить условия обитания и управления популяцией лося в Карелии и в Финляндии, по материалам, опубликованным нами ранее (Данилов, 1989) и относящимся к тем годам, когда численность вида в нашем регионе была на сравнительно высоком уровне.

Ограниченное использование лося в Карелии началось в 1952 г. Тогда в зимний сезон 1952–1953 гг. было добыто 300 лосей (из Справки начальника Госохотинспекции при Министерстве сельского хозяйства К-Ф ССР Я. Первозванского).

К сожалению, в те годы не было систематических учетов лосей на больших площадях, и численность зверей могла быть установлена только в процессе охоты загоном, что методически очень сходно с учетом лосей прогоном – методом, иногда применяемым и сейчас. Так, в начале 1960-х гг., учитывая зверей во время охот, в которых мне довелось участвовать, удалось установить, что плотность населения лося в окрестностях Петрозаводска была 7–10 зверей на 1000 га. Нередко в одном загоне, а это 1–2 км², на линию стрелков выходило 7–10, а случалось и 15–17 лосей. Конечно же, лимит отстрела в 400–500 лосей был очень мал, но увеличить его мешала ложная забота об охране животных, очень популярная тогда в правительственных кругах Автономной Республики Карелия. В результате в ряде мест на юге республики возникло локальное перенаселение вида, истощение зимних пастбищ, а закончилось все сокращением численности лося на этих территориях.

Однако это сокращение происходило на фоне общего роста поголовья лосей в республике. Абсолютная численность зверей (аэровизуальный учет) изменялась тогда в среднем по периодам:

Годы	Учено лосей	Добыто лосей
1952–1955	?	758
1952–1953	?	300
1953–1954	?	160
1954–1955	?	298
1961–1965	10900	432
1966–1970	11500	482
1971–1975	22600	636
1976–1980	24800	1162
1981–1985	22300	1866
1986–1988	25600	2079
1991–1995	14200	1289
1996–2000	11200	413

Для сравнения статуса и использования лося в Карелии и в Финляндии мы взяли 1987 г. (табл. 51).

**Некоторые показатели состояния популяции лося и его использования
в Карелии и Финляндии в 1987 г. (по: Данилов, 1989)**

Показатели	Карелия	Финляндия
Общая площадь (без внутренних водоемов), тыс. га	13000	30540
Лесная площадь, тыс. га	9600	22000
Численность лося тыс. экз.		
послепромысловая	27,9	73,2
предпромысловая	33,9	115,2
Годичный прирост, тыс. экз. (%)	5,9 (21)	42,0 (33,1)
Средняя послепромысловая плотность населения лося экз. на 1000 га:		
общей площади	2,0	2,6
лесной площади	2,6	3,5
Плодовитость, телят на 100 самок	65	81,5
Соотношение самцов и самок	1 : 1	1 : 1,55
Продолжительность сезонов охоты	1.10–15.01(01.02)	1(15)10–30.11(15.12)
Добыто лосей в сезон 1986–1987 г., тыс.	1,89	45,432
Погибло от хищников тыс. экз.	2,5	0,6
Погибло от браконьеров, утонуло и пр.	1,0	
Итого изъято, тыс. экз.	5,4	49

Тогда в Финляндии (Nygren, 1987) послепромысловая численность лосей была почти в 3 (2,8) раза выше, чем в Карелии, при плотности населения варьировавшей по провинциям от 1,2 до 4 экз. на 1000 га, а добыто лосей было почти в 25 раз больше чем в Карелии.

Чтобы разобраться в причинах столь значительных различий, необходимо проанализировать хотя бы основные показатели условий обитания животных и особенностей использования популяций.

Территория Финляндии (без внутренних водоемов) в 2,4 раза превышает такую Карелии и если расчет численности лося выполнить на условно равные территории, то окажется, что лосей в Финляндии не в 2,8 раза больше, а всего на 16 тысяч зверей!

Ландшафтно-климатические условия преобладающей части территории Финляндии значительно более благоприятны, а площадь лучших лосиных угодий в пять раз больше, чем в Карелии.

Ландшафтные особенности Финляндии выражаются в большем природном разнообразии – участки леса там перемежаются полями, сенокосами, вырубками разного возраста, посадками сосны, дренированными участками болот и заболоченных территорий. Такая мозаика формирует большую протяженность бордюрных или опушечных линий (экотонов), вдоль которых в изобилии произрастают любимые лосем осины, ивы, рябины, можжевельник. Наряду с кормностью многократное чередование открытых и полуоткрытых пространств с участками леса обеспечивает хорошую защитность угодий.

Заметно богаче по видовому составу и массе травянистая, кустарничковая и древесно-кустарниковая растительность южных и юго-западных провинций Финляндии. Здесь липа, клен и даже дуб встречаются не только в подлеске, но и

в составе лесообразующих пород. В Карелии лишь в Приладожье, да и то очень редко, можно встретить клен и липу в подлеске. Менее разнообразна у нас и кустарниковая растительность.

Климат провинций Финляндии, населенных лосем с высокой плотностью, значительно мягче, чем в Карелии. Эти территории приурочены к побережью Финского и Ботнического заливов. Здесь меньше высота снегового покрова и продолжительность его залегания, а температура воздуха зимой и весной, т. е. в наиболее ответственные периоды жизни молодняка выше, чем в Карелии, что при высокой плодовитости определяет и высокий прирост популяции, который здесь составляет почти 40 тыс. лосят.

Потенциальная плодовитость лося в Карелии лишь немногим меньше чем в Финляндии, но реальное число телят на 100 самок, особенно по прошествии лета, т. е. к сезону охоты – почти в полтора раза меньше. В Финляндии их 82,7, а в Карелии 65 особей. Причина здесь в том, что значительный урон молодняку наносят многочисленные у нас хищники – волки и медведи.

Существенную роль в сохранении поголовья и высоких норм добычи играют принципы и методы (стратегия и тактика) управления популяцией. Всей практикой ведения охотничьего хозяйства в Финляндии и странах Скандинавии установлено, что добыча значительной части молодняка (лосята-сеголетки) обеспечивает постоянно высокий потенциал размножения и прирост популяции при одновременной «экономии» зимних кормов, которые главным образом и являются лимитирующими. Это происходит оттого, что лосенок-сеголеток съедает веточного корма лишь немногим меньше взрослого зверя.

Добыча лосят-сеголеток в Финляндии доходит до 40–45 % от общего числа отстрелянных животных, в Карелии – не превышала 2 % (в наши дни – 10–15 %).

Установлено также, что максимальная продуктивность популяции достигается, если на одного самца приходится 1,3–1,5 самки. В Финляндии это соотношении 1 : 1,55, в Карелии 1 : 1.

И, наконец, очень важный тактический прием – продолжительность охотничьего сезона. У нас он начинался¹⁰ 11 октября и продолжался до 15 января, а нередко и до 1 февраля. В Финляндии он на месяц-полтора короче: начинается с 1(15) октября и заканчивается 30 ноября или 15 декабря. Сокращение сроков охоты, т. е. устранение этого мощного фактора беспокойства, вызывающего стрессовое состояние животных, обеспечивает лучшую сохранность эмбрионов, лучшую выживаемость молодняка и лучшие кондиции взрослых животных, а в конечном итоге и общее благополучие популяции.

Успешное управление популяцией определяется также доступностью угодий для охотников. В Финляндии сеть дорог разного типа, но обычно проезжих для легкового автомобиля, в несколько раз гуще даже лесовозных «усов» в лесах Карелии, однако и по ним можно передвигаться лишь на транспорте повышенной проходимости. Соответственно и освоение ресурсов лося у нас неравномерное, требует больших материальных и трудовых затрат.

¹⁰ Вскоре после публикации этих материалов в журнале «Охота и охотничье хозяйство» сезон охоты на лося в Карелии был ограничен двумя снежными месяцами (01.11–31.12), однако, в 2014 г. Управление охотничьего хозяйства РК, по настоянию Москвы, вернулось к прежним срокам.

После этого краткого сравнения встает вопрос – можно ли построить управление популяцией лося в Карелии так же как это делается в Финляндии? Ответ на этот вопрос – можно, но для этого необходимо: 1 – сократить численность волка в 4–5 раз, 2 – изменить стратегию использования поголовья: довести соотношение самцов и самок до 1 : 1,5 и увеличить долю сеголетов в добыче до 25–30 %, 3 – организовать равномерное и пропорциональное использование запасов вида по всей территории республики.

Лесной северный олень – *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.

Таксономическое положение дикого северного оленя, обитающего в Карелии, и обоснованность выделения его в самостоятельный подвид было предметом исследований и обсуждения в течение довольно продолжительного времени до тех пор, пока не были выполнены совместные российско-финляндские исследования, базировавшиеся на довольно большом краниологическом и молекулярно-генетическом материале, собранном по всей Восточной Фенноскандии. Это было необходимо, поскольку во всех частях, составляющих этот естественно-географический регион: в Финляндии, на Кольском п-ове, в Карелии и на части Архангельской обл. существовало, а в двух первых и продолжает существовать домашнее оленеводство. При этом в Финляндии и на Кольском п-ове разводят тундровых оленей, а оленеводство ведется путем вольного выпаса животных, когда дикие и одомашненные олени легко смешиваются и производят потомство, которое ведет себя как дикие животные и часто пополняет население диких оленей. Таким образом, в зонах контактов диких и одомашненных животных в Финляндии и на Кольском п-ове вполне возможно существование гибридных животных. В Финляндии принимаются решительные меры, помогающие минимизировать такие случаи. Это выражается в создании специального забора, отделяющего зону домашнего оленеводства от территории обитания диких оленей (рис. 84).

В Карелии история оленеводства иная. Здесь родоначальниками, основой для одомашнивания служили те же лесные олени. Так было до 1950-х гг., когда в 1951 и 1958 гг. в оленеводческий район были пригнаны коми-ижемские тундровые олени из Ловозера (см. рис. 84)¹¹. В результате разведения этих животных в районах прежнего оленеводства в Карелии появились и гибридные животные. Прекращение домашнего оленеводства, естественная и искусственная (избирательный отстрел) селекция привели к тому, что в наши дни среди оленей Карелии животные с выраженными признаками ижемского типа не встречаются.

Результаты исследований по определению таксономического положения оленей Карелии (Nakala et al., 1996; Vainola et al., 2001; Баранова и др., 2016)

¹¹ Ижемские одомашненные олени появились на Кольском п-ове в 1887 г. в результате переселения 5 (или 4-х) семей коми из Большеземельской тундры (Печорский у. Архангельской губ.). Их эмиграция с 9000 стадом оленей началась в 1883 г. Двигались они вдоль берега Белого моря. Центральная часть и горло Белого моря никогда не замерзают вследствие приливно-отливных изменений уровня воды и сильного течения (Лоция Белого моря). Все «гипотезы» о пересечении переселенцами этой преграды по льду неосновательны. Во время долгого пути почти половина животных погибла (по некоторым сведениям олени были заражены копыткой) в результате Ловозерского погоста (ныне с. Ловозеро Мурманская обл.) достигло около 5000 животных (Чарнолуцкий, 1930; Ушаков, 1972).

убедительно показали, что животные, формирующие южные стада (субпопуляции): Руна-Лендерское, Кухмо-Каменноозерское, Ньюозерское, Выгозерское, Водлозерское (рис. 85), принадлежат к чистой форме лесного северного оленя – *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb¹².

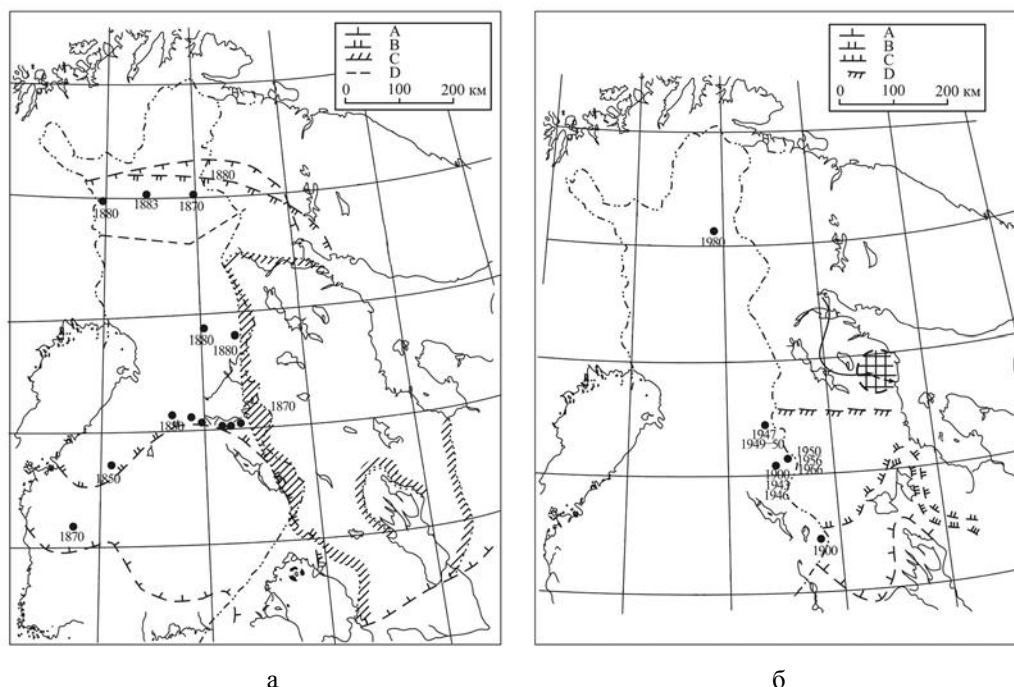


Рис. 84. Распространение лесного северного оленя в Восточной Финляндии: а – до конца 19 столетия: А – 17 столетие, В – 18 столетие, С и точки – вторая половина 19 столетия, D – южная граница распространение копытки; б – с начала и до конца 20 столетия: А – начало столетия, В – 1930-е гг., С – 1950-е гг., D – южная граница домашнего оленеводства, линия со стрелкой – путь перегона домашних (ижемских) оленей из Ловозера

Длина тела взрослых самцов лесных северных оленей – 175 (144–214) см, высота в холке – 129 (116–141) см (n = 25), самок, соответственно – 166 (126–188) см и 120 (111–132) см (n = 30). Кондилобазальная длина черепа самцов в среднем – 386,3 мм, скуловая ширина – 169,9 мм (n = 18), самок – 328,0 мм и 148,0 мм (n = 5).

Среди лесных северных оленей встречаются очень крупные особи, вес тела самцов достигает 200 кг и более (205, 210, 215); самки, как и у большинства видов семейства Оленьих почти вдвое меньше самцов. В Карелии от 10 до 15 % важенок не имеют рогов (камолые). Приведенные размеры тела и черепа оленей принадлежат животным именно из этих субпопуляций.

История. Распространение. Численность. Для воссоздания более полной картины динамики ареала вида на изучаемой территории, понимания особенностей этого процесса и факторов, его определяющих, мы рассматриваем ход этого

¹² Лесной северный олень имеет более крупные размеры по сравнению с тундровым, отличается от него заметной высоконогиестью, формой и размерами рогов. Корона рогов лесных оленей более узкая, V-образная, надлобные отростки отходят от основного ствола выше надглазничных (рис. 85).

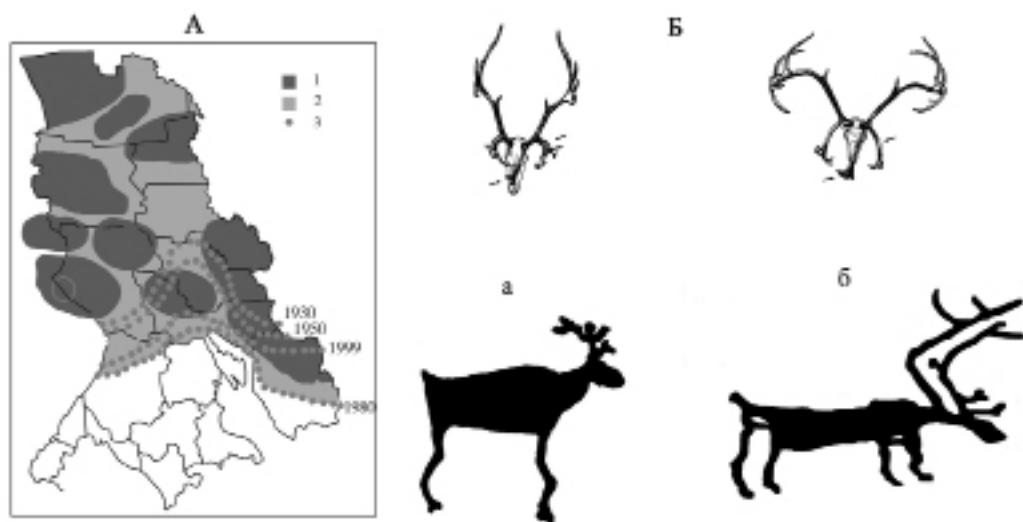


Рис. 85. Распространение и структура популяции лесного северного оленя в Карелии:

А: 1 – район обитания стада (субпопуляции), 2 – территория, населенная оленями, принадлежность которых к стаду не установлена, 3 – южная граница распространения в разные годы. Б: особенности строения рогов и общего габитуса лесного (а) и тундрового (б) оленей (по: Сиивонен, 1979; Савватеев, 1970; Жульников, 2006)

явления на всей территории Восточной Фенноскандии, которая включает в себя: Финляндию, Республику Карелия, Мурманскую обл., часть Архангельской обл. до р. Онеги и часть Ленинградской обл. – Карельский перешеек и север – до р. Свири.

Лесной северный олень после исчезновения из Европы, связанного с оледенением, вновь проник сюда, расселяясь из Сибири, где он выделился в самостоятельный подвид еще в ледниковый период. На основании изучения палеозоологического материала он был в последующем классифицирован как *R. t. constantini* (Banfield, 1961; Siivonen, 1972a, b). Эта форма распространялась на запад вплоть до северной Швеции и сформировалась в ныне существующий подвид *R. t. fennicus* (Siivonen, 1972a, b).

Наиболее ранние сведения о существовании лесного северного оленя на территории Восточной Фенноскандии и его значении в жизни древнего человека датируются 4–3 тыс. лет до нашей эры. Источниками таких сведений стали находки археологов при раскопках стоянок и могильников древнего человека, а также его рисунки на скалах – петроглифы (Карелия, Кольский п-ов) и писаницы (Финляндия).

Эти материалы позволяют составить некоторое представление о распространении северного оленя в далеком прошлом, распределении животных, способах охоты на них и даже о ее масштабах. Можно, например, со всей определенностью утверждать, что олени в то время обитали не только на всей территории Фенноскандии, но и значительно южнее, а также то, что их численность на юге была гораздо ниже, чем на севере. Об этом можно судить по частоте встреч костных остатков и поделок из костей оленя на местах стоянок древнего человека, в его захоронениях, а также среди наскальных изображений на берегах Онежского озера и Белого моря

(Иностранцев, 1882; Линеvский, 1939; Равдоникас, 1936, 1938; Гурина, 1956; Савватеев, 1970; Верещагин, 1979; Монтонен, 1986; Kivikas, 2009).

Ранее уже отмечалось, что среди петроглифов Онежского озера изображения северных оленей довольно редки, они представлены одиночными фигурами или группами по 2–3 зверя. Весьма примечательно, что среди рисунков животных на скалах в Финляндии (писаницах) вовсе нет изображений северных оленей (Kivikas, 2009). М. Монтонен (1986), обсуждая распространение лесного северного оленя в Финляндии в каменном веке, цитирует К. Ф. Мейандера и вполне соглашается с ним в том, что «...весьма сомнительно, чтобы в центральной и южной Финляндии вообще водились тогда олени ... лесной олень, вероятно, более поздний пришелец» (Монтонен, 1986, разрядка моя).

На скалах Беломорья рисунки оленей встречаются чаще, а в ряде случаев изображены целые стада этих животных (см. рис. 5). Очевидно, олени здесь, на севере, были многочисленнее чем на юге, а охота на них носила характер массовой добычи зверей на путях миграций.

В историческое время область распространения лесного северного оленя наибольшей была, очевидно, в начале 17 столетия. В те годы он населял почти всю территорию Восточной Фенноскандии (Siivonen, 19726; Данилов и др., 1986; Neikura et al., 1997). Однако уже в первой половине 18 столетия северный олень начинает исчезать с некоторых территорий Финляндии.

Первыми были район Сайменского озера (Montonen, 1974) и западная оконечность Ботнического залива (Tegengren, 1952). К концу этого столетия (см. рис. 84) олень исчез уже со всей территории, лежащей южнее оз. Оулу, за исключением Суоменселькя и узкой полосы вдоль современной государственной границы России и Финляндии (Montonen, 1974).

Однако на территории Карелии, а также значительно южнее и восточнее ее олень был вполне обычен. Тем не менее, именно в 18 в. произошли наиболее существенные изменения в судьбе вида, а в конце этого столетия почти угасла саамская культура, основанная на использовании ресурсов дикого оленя (Tegengren, 1952).

Интенсивная охота с оленями-манщиками, проводившаяся с июля по сентябрь, и охоты по насту сказались на численности диких животных настолько, что в законоуложениях об охоте Финляндии в 1763 г. впервые упоминается, что охота на лесного северного оленя запрещалась с 25 марта. Очевидно, на сокращении поголовья оленей на севере сказалось также то, что в 18 в. огнестрельное оружие стало доступным для среднего саама. И, наконец, в 1750–1752 гг. в лесной Лапландии прошла губительная для оленей эпидемия копытки, упоминания о которой остались в летописных документах. Эта эпизоотия привела почти к полному исчезновению оленя на очень большой территории. В последующие годы поголовье оленя в какой-то мере восстановилось, но в 1810–1812 гг. последовала новая эпидемия той же болезни (Montonen, 1974).

Существенное значение в судьбе северного оленя сыграло также прогрессирующее сведение спелых лесов в связи с подсечной системой земледелия. Это было связано не только с ростом людского населения и необходимостью возделывания новых земель, но определялось самим принципом подсечной системы – исполь-

зованием подсечных участков непродолжительное время, оставление их по мере истощения и разработка новых площадей, в то время как старые подсеки возобновлялись листовенными породами.

Тем не менее, на юго-востоке Фенноскандии, по свидетельству К. Ф. Кесслера (1868), даже в середине 19 столетия северные олени были обычны между озерами Онежским и Ладожским (см. рис. 84). В Пудожском же уезде их было больше чем лесей и за охоту по насту из стада добывали 5–15 зверей (Р-въ, 1866). Более того, по данным И. С. Полякова (1871), олени в те годы встречались и значительно южнее – до Вытегры (ныне Вологодская обл.) и Новой Ладоги (ныне Ленинградская обл.). Вместе с тем, по мнению того же автора, высказанному в более поздней работе (Поляков, 1876), уже в начале 1870-х гг. численность северного оленя в Олонецкой губ. заметно сократилась. С этим согласуются и данные о добыче этих животных, приводимые А. А. Силантьевым (1898). В 1826 г. в Олонецкой губ. было добыто 1081, а в 1882 г. – лишь 766 оленей. С приведенными выше данными никак не согласуется мнение С. В. Кирикова (1966), писавшего, что уже в 18 в. северного оленя в Олонецком у. не было.

Очаговый характер и обитание животных было приурочено к территориям с большими массивами боров-беломошников, моховых болот и заболоченных сосняков. Более того, как справедливо отмечает О. С. Русаков (1979б), вследствие большой подвижности оленей и свойственным им сезонным миграциям, они могли в тот или иной год появляться или исчезать на отдельных территориях. Очевидно, этим и объясняются встречи оленей в середине 19 в. в Петербургской и смежных с ней губерниях вплоть до станции Бологое (Туркин, Сатунин, 1900–1902), а также оз. Ильмень и ст. Боровичи (Кириков, 1960). Именно в середине 19 столетия зарегистрировано появление стад оленей на Валаамском архипелаге и на побережье Ладожского озера, в районе Импилахти. В конце этого столетия южная граница сплошного ареала вида проходила по р. Свири (Ильин, 1900). Вместе с тем оленей уже не было в наиболее развитых в сельскохозяйственном отношении районах – в Приладожье, на Олонецкой равнине и в Заонежье.

К тому времени в Финляндии на месте бывшего почти сплошного ареала вида остались последние очаги его обитания. К 1870 г. олень занимал здесь лишь узкую полосу вдоль российской границы – к северу от Ладожского озера и до оз. Куоляярви. Даже на кряже Суоменселькя, когда-то славившимся оленьими стадами, уже в середине 19 в. олени встречались только случайно. Почти не стало оленей и в лесной Лапландии.

Вместе с тем, по утверждению М. Монтонена (Montonen, 1974, 1986), на исконных промысловых землях около Оулуярви, Вуолиеки и Пюхъяннан Тавасткенкя в 1880 г. встречались группы из 10–20 оленей, как летом, так и зимой. В р-оне Кухмо и в таежных лесах около Иломантси, где ранее находились места отела животных, еще до 1900 г. держались разрозненные группы оленей. При сложившемся положении в 1913 г. олень на всей территории Финляндии был взят под охрану.

В последующие годы вплоть до середины 1950-х гг. в ряде мест в Финляндии регистрировались одиночные звери и небольшие группы оленей (Vanninen, 1972; Montonen, 1974; Sulkava, 1979).

Сведения о распространении оленя в Карелии в начале 20 в. крайне скудны. Так С. Благовещенский (1912) сообщает, что в 1907 г. северный олень полностью исчез в Петрозаводском у. вследствие какой-то эпидемии. По мнению М. Я. Марвина (1959) значительное сокращение численности и ареала северного оленя произошло в период строительства Мурманской железной дороги (1914–1915 гг.). Годы Первой мировой и Гражданской войн стали катастрофическими для поголовья оленей по всей Карелии. В дальнейшем значительное отрицательное воздействие на популяцию оказало строительство Беломорско-Балтийского канала, а вслед за тем и интенсивное освоение северных лесов (Сегаль, 1962).

На севере Карелии серьезным фактором, лимитировавшим распространение и рост численности дикого северного оленя во все годы, было домашнее оленеводство. Оленеводы активно преследовали и уничтожали диких оленей, чтоб сократить потери домашних животных, уходивших в лес за «дикарями». Именно поэтому во все годы существования оленеводства к северу от линии Кемь-Калевала, т. е. южной границы оленеводческой области, дикий лесной северный олень встречался очень редко (Сегаль, 1962; Данилов, 1975в). В послевоенные годы в результате длительного запрета охоты и охраны оленя численность его в Карелии увеличилась, расширилась и область распространения (см. рис. 85). Однако даже тогда считалось (Сегаль, 1962), что для Карелии характерен замкнутый ареал лесного северного оленя, приуроченный к средней части республики. С севера он ограничен шоссейной дорогой Кемь – Калевала и областью домашнего оленеводства, с востока – линией Мурманской железной дороги, а на западе – государственной границей с Финляндией. Однако это мнение нам кажется недостаточно обоснованным уже потому, что в 1940–1950-е гг. дикие олени встречались также к востоку от Мурманской железной дороги – в Сегежском, Медвежьегорском и Пудожском районах, о чем упоминает и М. Я. Марвин (1959). По его же данным группы диких оленей встречались и к северу от дороги Кемь – Калевала.

Но особенно заметное расширение ареала и рост численности оленя начались в 1960-е гг. Это стало следствием долгой охраны животных, а также прекращения домашнего оленеводства. Развал домашнего оленеводства и неизбежное при этом одичание части оленей, несомненно, способствовали восстановлению поголовья и области распространения дикого северного оленя в Карелии. Его численность по данным авиаучетов 1965 г. была немногим более 3000 зверей.

В Финляндии в те же годы оленей все чаще встречали в р-оне Кухмо, около Иломанси, близ Суомусалми, а в феврале 1975 г. во время авиаучета лося в окрестностях оз. Руна было обнаружено 170 оленей! Тогда же Т. Хелле (Helle, 1975) оценивал численность оленей в этом районе в 250 особей. Столь быстрый рост населения оленей произошел, очевидно, в результате подкочевки большого числа животных со стороны Карелии, когда начались работы по освоению Костомукшского железорудного метсорождения. В последующие годы здесь насчитывали не более 20 особей. Но самый большой очаг обитания оленей в Финляндии сформировался в те годы в р-оне Кухмо, где уже в 1969 г. насчитывали до 90 зверей. (Harinen, 1967; Vanninen, 1972; Sulkava, 1979).

До середины 1970-х гг. в Карелии происходил постоянный рост численности лесного северного оленя, затем она стабилизировалась и оставалась на довольно высоком уровне с незначительными изменениями по годам. Тогда с наибольшей плотностью олени населяли Калевальский, Муезерский, Кемский районы, несколько ниже их численность была в Лоухском, Беломорском, Сегежском районах; в Суоярвском, Медвежьегорском и Пудожском районах они встречались еще реже и небольшими группами. Вместе с тем именно на востоке двух последних районов область распространения оленя в Карелии смыкалась с районами обитания диких животных того же подвида в Архангельской обл., формируя единый ареал лесного северного оленя. К сожалению, в последние годы в приграничной с Карелией зоне Архангельской обл. численность оленей катастрофически сократилась (Данилов и др., 1986; Марковский, 1995; Nakala et al., 1996; Данилов, 2003).

Резко, более чем вдвое, уменьшилась численность оленя в Карелии в середине-конце 1990-х гг. Сократилась и область распространения вида на юге (см. рис. 85), хотя характер распределения животных по территории республики сохранился прежним.

По результатам авиа- и наземного учетов 2003 г. общая численность лесного северного оленя в Карелии оценивалась в 2500 экз. (Данилов, 2003). Последняя инвентаризация с помощью тех же методов в 2014 г. определила население вида в 2400 экз. (Панченко и др., 2016).

Питание. Т. Б. Саблина (1989), изучавшая питание оленя в Прибеломорье, называет 112 видов растительных организмов, относящихся к лишайникам, травянистой, древесной и кустарниковой растительности, кустарничкам, грибам, которые поедаются северными оленями в Карелии. Она же выделяет 5 кормовых периодов, отличающихся составом кормов, особенностями их поедания и характером поиска корма. Ниже мы приводим их кратное описание.

Малоснежный период. Животные держатся преимущественно в ягельных борах, на верховых ягельных болотах. В смешанных елово-сосновых насаждениях, на вырубках, где нет сплошного возобновления древесной растительности. Основной корм – ягель, листья типчака, щучки, осок, вейника.

Глубокоснежный период. Зарегистрировано 30 видов растений, поедаемых оленем в этот период. Они питаются преимущественно ягелем, бородачатыми лишайниками, реже вереском, багульником, морошкой, карликовой березой, хвоей сосны.

Весенний период. В весеннем питании оленей зарегистрировано 54 вида растений. Лишайники остаются одним из основных кормов, но значительно возрастает роль веточного корма в питании животных: ветки березы, карликовой березы, осины, а также кустарнички черники, толокнянки, голубики, вереск; на открывающихся болотах олени едят пушицу, листья морошки.

Летний период. Разнообразие поедаемых оленями кормов увеличивается до 86 видов. В это время олени едят очень немного ягеля и основу питания составляют травянистые растения. Веточные корма олени летом почти не едят, но охотно кормятся листьями и концевыми побегами ягодных кустарничков, в этот сезон появляется и новый вид корма – грибы.

Осенний период. С первыми сильными заморозками олени уходят в лес, где кормятся ягелем, брусникой, черникой, по берегам озер и рек начинают копытить

корни вахты и калужницы, едят и довольно много опавших листьев. Всего в этот период в рационе животных насчитывается 78 видов растений.

Детальное исследование питания лесного северного оленя в течение всего года было выполнено финскими зоологами в р-оне Кухмо (Сулкава и др., 1989). Часть животных этой субпопуляции, названной нами Кухмо-Каменноозеским стадом, приносит потомство и летует на территории Карелии, т. е. особенности питания этих животных характерны и для оленей, обитающих в средней Карелии.

В результате изучения установлено, что лишайники (в основном ягель) – один из основных кормов оленя. Их соотношение с другими кормами мало меняется в составе экскрементов во все месяцы года (18–24 %). Доля мхов увеличивается в период глубокого снега с января по март (17–27 %). Количество трав и осок в мае и декабре превышает 40 %, в январе–марте – 30–35, меньше всего их в июле–сентябре – 14–23 %. Листьев кустарников и кустарничков больше всего летом – 13–21 %. Вместе с листьями съедаются и одревесневшие части побегов, из-за этого наибольшая встречаемость древесных остатков в составе экскрементов регистрируется в вегетационный период (рис. 86).

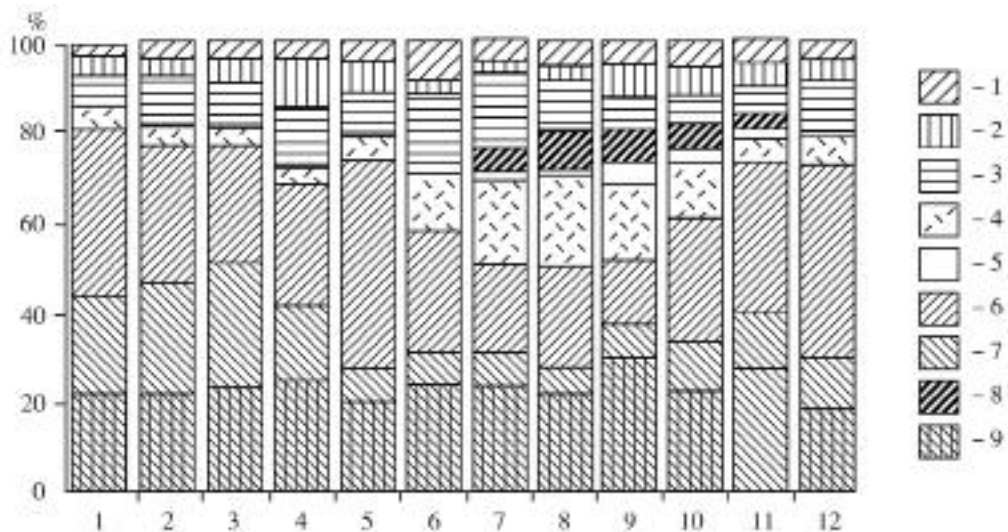


Рис. 86. Питание лесного северного оленя в р-оне Кухмо (Финляндия) на основании анализа экскрементов:

1 – неопределяемые остатки, 2 – естественный опад, 3 – одревесневшие остатки, 4 – злаки и листья, 5 – хвощи, 6 – травы и осок, 7 – мхи, 8 – грибы, 9 – лишайники (по: Сулкава и др., 1989)

Сравнение характера питания оленей в Прибеломорье и в центре Восточной Фенноскандии обнаруживает различия лишь в летнем питании животных – в Прибеломорье выражена сезонность в потреблении лишайников, а именно сокращение поедания их летом.

С изучением питания оленя непосредственно связана и общая оценка состояния его кормовой базы, и определение оленеемкости угодий. Такие попытки предпринимались и ранее. Так Л. П. Язвиков (1934), обследовав частично некоторые

северные лесные и болотные угодья, а затем используя таксационные материалы лесоустройства, определил оленеемкость пастбищ северной Карелии почти в 100 000 голов. Однако эти цифры, как совершенно справедливо заметил В. Д. Лопатин (1962), мало отражают кормовые возможности зимних оленьих пастбищ, поскольку были получены только путем арифметического расчета.

В 1955 г. в северной Карелии было проведено геоботаническое обследование территории, что в сочетании с оригинальной методической обработкой материалов лесоустройства, примененной В. Д. Лопатиным (1962), позволило ему выделить 11 участков площадью от 11 до 240 тыс. га, наиболее богатых зимними кормами. Суммируя оленеемкость зимних пастбищ на этих участках, автор приходит к выводу, что в северных районах Карелии могут прокормиться 16–17,5 тыс. оленей.

Последняя инвентаризация зимних кормов оленей проводилась в 1986–1988 гг., когда совместными усилиями российских и финских зоологов удалось определить запасы двух наиболее широко распространенных и используемых оленями видов лишайников: *Cladonia alpestris* и *Cladonia rangiferina* на 13 участках в северной и средней Карелии, в районе обитания стад – Топозерского, Поньгома-Куземского, Калевальского, Ньюкозерского, Лексозерского, Рууна-Лендерского и Выгозерского. Оценка запасов лишайников проводилась по специальной методике, разработанной финскими учеными (Matilla, Helle, 1978).

Биомасса ягеля кг/га определялась по эмпирическим формулам, при этом указывалась покрытие площади ягелем (%) и степень использования его оленями. Пробные площади закладывались в различных местах: берега озер, острова, лишайниковые болота, сосняки беломошные и скальные, в глубине леса и на окраине, на восстанавливающихся вырубках (Анненков и др., 1989).

Используя данные по продуктивности ягельников, полученные во время этих исследований (табл. 52), мы оцениваем оленеемкость пастбищ северной и средней Карелии не более чем в 10–12 тыс. животных.

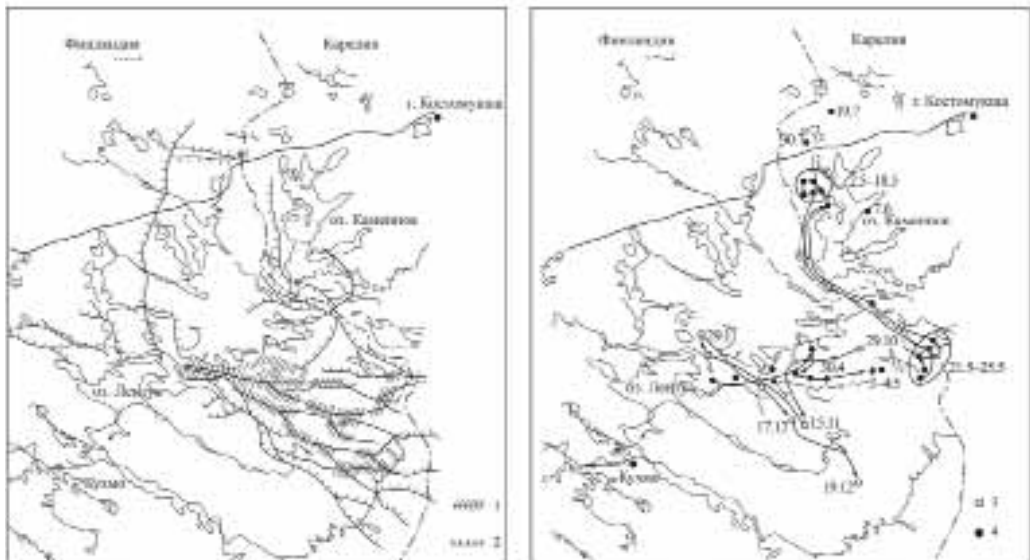
Участок обитания. Сезонные перемещения. Освоение пространства лесным северным оленем имеет хорошо выраженный сезонный характер. Это связано с сезонной сменой местообитаний, а также с изменением социального образа жизни – стадного зимой и одиночного, семейного или мелкими группами – летом. Но главное – это обеспеченность кормом. Известно, что на единице площади летних пастбищ может прокормиться в 4–5 раз больше оленей, чем на такой же площади зимой (Друри, 1949). Таким образом, чтобы обеспечить свое существование зимой, олени должны в 4–5 раз увеличить площадь участка обитания.

Наиболее полные сведения об индивидуальном использовании территории были получены при слежении за радиомечеными животными.

Весенние кочевки оленей начинаются в центре зимних местообитаний в начале апреля. При передвижении животные выбирают легкопроходимые места, двигаясь по грядам, сосновым борам, замерзшим болотам, а также по льду водоемов. Основные пути сезонных перемещений животных Кухмо-Каменноозерской и Поньгома-Куземской субпопуляций в качестве примера представлены на рисунке (рис. 87).

Характеристика ягельников северной Карелии (по: Анненков и др., 1989)

Район, место	Число линий/ квадратов	<i>Cladonia alpestris</i>		<i>Cladonia rangiferina</i>		Общая масса, кг/га	% пот- равлен- ности
		% покрытия	масса, кг/га	% покрытия	масса, кг/га		
Сегежский							
Ондозеро	9/53	19,7	1522,6	21,7	710,9	2233,5	–
Кемский							
Поньгома							
– материк	6/37	13,5	606,2	19,4	512,4	1118,6	6,2
– прибрежная полоса	4/17	22,0	1426,4	40,6	1207,5	2633,9	5,5
– острова	5/20	20,6	1093,1	20,5	492,4	1585,5	36,2
Калевальский							
Куново	5/25	61,4	4047,5	21,4	515,7	4599,2	12,7
Нюк	4/19	46,0	2528,0	27,8	476,3	3004,3	–
Лоухский							
Топозеро	4/20	17,6	412,1	25,4	372,1	784,2	76,1
Муезерский							
Лендеры	5/25	25,4	1455,0	29,2	776,3	2231,3	–
Реболы	4/20	7,0	239,2	9,0	170,6	409,8	–
Тикшезеро	10/50	25,2	1532,3	20,5	689,3	2271,7	–
Ровкульское	6/30	24,15	1183,7	26,3	794,5	1978,2	–
Кемский							
Кузема	21/105	20,5	1378,3	11,3	306,7	1685,0	4,0



а

б

Рис. 87. Основные пути сезонных перемещений оленей Кухмо-Каменноозерской субпопуляции (стада) (а) и летний участок обитания оленя, состоящий из двух частей (б):

1 – пути движения животных, 2 – восточная граница отела в 1980-е гг., точки – современные места отела, 3, 4 – регистрации животных (по: Heikura et al., 1985; Данилов и др., 1986с)

В начале миграции движение оленей бывает довольно медленным. Об этом можно судить по скорости перемещения животных, оставляющих место зимовки последними (почти на 3 недели позже), но достигающих летних местообитаний почти одновременно с первыми. Передвижение оленей чередуется с короткими остановками, вызванными погодными условиями (глубоким снегом, активным снеготаянием, сходом льда на водоемах), а позднее отелом самок. Общая продолжительность пути 4–5 недель. За это время звери проходят от 40 до 100 км. Средняя дистанция кочевки оленей Кухмо-Каменноозерского стада – 62 км (табл. 53) (Пуллиайнен и др., 1986).

Олени Поньгома-Куземского стада в период сезонных кочевок проходили также от 40 до 100 км, в среднем – 56 км (Блюдник и др., 1989).

Наблюдения показали, что молодые, неполовозрелые животные часто значительно отклоняются от основных, постоянных маршрутов, что можно рассматривать как знакомство с местностью и выбор пути. У таких зверей передвижение даже по знакомой территории длиннее средней протяженности пути взрослых животных, четко придерживающихся определенных маршрутов.

Расположение и размеры летних участков обитания значительно варьируют. В отдельных случаях эти территории можно рассматривать как состоящие из двух разобщенных друг от друга участков, но чаще район обитания состоит из одной площади размером от 75 до 200 км². Средний размер летнего участка обитания, состоящего из двух частей, равен 82 (34 и 48) км² (табл. 53).

Другой пример – летние участки обитания трех важенок, живших на берегах оз. Топозера и часто посещавших острова, составляли без учета водной поверхности: 6, 7,8 и 6,5 км² (основной для измерения площади также составляли радиотелеметрические наблюдения). Для участков обитания этих животных характерна весьма значительная протяженность береговых линий. Суммарно, с учетом береговой линии островов и мелких внутренних водоемов она колебалась от 13 до 24 км.

Посещение и продолжительное пребывание оленей на островах крупных озер, многочисленных на севере Карелии, одна из особенностей экологии лесных северных оленей в Карелии. На островах животные спасаются от кровососущих насекомых и от хищников. Удаленность островов от материка колеблется от 50 до 1700 м, а перемещаясь с острова на остров, животные иногда удаляются от материка до 5–8 км.

По летним местообитаниям олени передвигаются небольшими группами или поодиночке. Размер группы зависит от пола входящих в нее животных. Взрослые самцы обычно держатся парами или тройками, важенки с телятами сеголетками и годовиками образуют группы до 10–13 животных. По мере приближения гона размеры групп увеличиваются, удлинняются и суточные переходы оленей. Однако перемещения животных во время гона не могут рассматриваться как начало осенних кочевок. Они не имеют определенного направления и совершаются почти в пределах летних стаций. Осенняя кочевка начинается в конце гона. По продолжительности она более растянута, чем весенняя, но также имеет четко выраженную направленность.

Сроки перемещений и размер летних участков обитания оленей по данным радиотелеметрических наблюдений (по: Пуллиайнен и др., 1986)

№ особи	Начало весенней миграции	Миграционный путь, км	Появление на летних станциях	Расстояние между летними и зимними станциями, км	Площадь летнего участка обитания, км ²		Начало зимней миграции	Возвращение на зимние станции
					А	В		
444	8.04	54		25	200		25.10	11.11.83
	2.04	44					30.10	
687	30.04	70	15.05	29	16	24	12.10	
445	5.04	76	28.05	38	180			15.11.84
648	27.04	56	16.05	25	30	60	25.10	19.12.84
443	12.04	50	27.04	42	30	64	4.10	14.12.83
	2.04	60	4.05	42	140		19.11	12.12.84
686	5.04	40	7.05	39	96		26.09	5.10.84
649	5.04	94	15.05	30	75		8.11	4.01.85
647	27.04	28	4.05	0	15			4.12.84
446	2.04	99	22.05	23	96		8.10	6.11.84
442	(8.04)	50	(22.04)	30			28.11	8.12.83
	24.04	78	17.05	35	60	42	8.10	12.12.84
X		62		33	34	103	48	
±		6		2	9	16	9	

Зимние участки обитания оленей в большинстве случаев состоят из двух частей; их средние размеры 75 и 68 км². На этих территориях животные находятся в постоянном и довольно быстром движении, совершая значительные суточные перемещения (Heikura et al., 1985; Пуллиайнен и др., 1986).

Несмотря на выраженную сезонную смену местообитаний, часть животных весной не кочует и остается на местах зимовок. В Кухмо таких животных бывает 1–2 %. И в Куземе летом отмечается присутствие взрослых животных, а иногда и самок с телятами (Пуллиайнен и др., 1986; Блюдник и др., 1989). Очевидно также, что часть животных остается зимовать в летних местообитаниях, несмотря на их многоснежность и небольшие запасы ягеля.

Наряду с выраженными и большими по протяженности сезонными миграциями у оленей некоторых стад в Карелии существуют и не столь значительные перемещения, которые укладываются в 15–30 км. Такое поведение характерно для оленей Топозерской популяционной группировки. Довольно значительная часть составляющих ее животных зимует непосредственно на берегах Топозера и его

многочисленных островах, а часть уходит на зимовку в заболоченные леса на юго-запад, удаляясь от берегов озера всего на 15–25 км.

Размножение. Структура популяции. Половой зрелости олени, и самки и самцы достигают на втором году жизни. Однако если большинство полуторалетних самок участвуют в размножении, то самцы этого возраста могут покрывать самок только при отсутствии в группе взрослого быка-хирваса. У домашних оленей случаи раннего полового созревания самок бывают чаще, особенно при благоприятных условиях существования (Друри, Митюшев, 1963).

Гон лесного северного оленя даже в центральной части Восточной Фенноскандии продолжается довольно долго. Начало его приходится на середину сентября (встречи первых гаремов), окончание – на конец октября – начало ноября. Беременность продолжается в среднем 223 (192–246) дня. Массовый отел начинается в конце апреля и заканчивается в начале мая. Обычно самка приносит одного теленка, два олененка у важенки – явление исключительно редкое.

Несмотря на, казалось бы, низкую плодовитость северного оленя, прирост его популяции в Карелии во время подъема численности вида (1971–1981), рассчитанный по сеголеткам, дожившим до конца зимы, составлял около 12 %. В последующее десятилетие прирост популяции не превышал 3–4 %, что произошло в результате возросшего пресса волка, численность которого в те годы особенно возросла в центральной и северной Карелии, а также, очевидно, вследствие насыщения местообитаний животными.

Таблица 54

Половой и возрастной состав оленей Кухмо-Каменноозерской субпопуляции (по: Heikura, 1997)

Годы наблюдений	Зарегистрировано, %				Общее число животных
	самцов	самок	телят	годовиков	
1985–1987	26,2	32,1	23,2	18,3	3606
1988–1989	22,9	42,2	20,9	14,0	2207
1993–1994	27,1	36,8	20,9	15,2	3279

Аналогичное изменение прироста популяции наблюдалось и в р-оне Кухмо (Финляндия), где по данным К. Хейкура (Heikura, 1997) в период роста численности оленя (1978–1982 гг.) прирост его популяции достигал 33 %. Однако с 1985 по 1993 гг. стадо ежегодно увеличивалось всего на 3 %.

Ближкие данные по росту численности оленя в субпопуляции лесного северного оленя, реинтродуцированного в центральной части Финляндии, приводит И. Койола. Там опять-таки на фазе роста численности субпопуляции с 1980 по 1992 гг. прирост стада составил 23,2 % (Kojola, 1993).

Наиболее репрезентативные данные по экологической структуре популяции были собраны финскими зоологами в процессе десятилетних наблюдений за животными в р-оне Кухмо. Эти материалы представляют особенный интерес еще и потому, что отражают структуру населения группировки животных не эксплуатируемой человеком, т. е. наиболее близкую к ее естественному составу.

Согласно этим данным, обработанным д-ром К. Хейкура (Heikura, 1997), среди оленей во все годы наблюдений самцов было в полтора-два раза меньше, чем самок. Одновременно доля молодых животных в популяции в разные годы колебалась незначительно: телят – от 20,9 до 23,2 %, годовиков от 14 до 18,3 % (табл. 54).

Вместе с тем в течение года состав регистрируемых животных изменялся весьма существенно, что объясняется особенностями поведения и выбором стадий разными группами животных и, прежде всего, важенок с телятами и быков летом.

Данные по стадности оленей в Карелии были получены главным образом в процессе авиаучетов. Они были обработаны и опубликованы В. А. Марковским (1995). Из приводимых этим автором данных следует, что мелкие стада 6–20 оленей составляют в конце зимы 33,8 % от общего числа встреченных стад ($n = 80$), средние (21–50 особей) – 35 %, крупные (51–100) – 21,2 %. По 5 % приходилось на встречи стад с числом животных больше сотни и одиночных оленей.

Отмечается некоторая связь размеров стад с плотностью населения животных. В районах с высокой плотностью населения оленей зимние стада нередко насчитывают 50–70, а в отдельных случаях до 150–200 особей. В районах с низкой плотностью, в том числе и близ южной границы распространения вида, олени даже в середине зимы встречались небольшими группами по 5–10 животных. И только иногда здесь формируются крупные стада, насчитывающие 70–100 оленей. Для сравнения укажем, что в 2014 г. – при самой низкой численности оленей за более чем 50-летний период наблюдений, стадность, по результатам авиаучета, составляла в среднем 14 (3–58) оленей (Панченко, личное сообщение).

По данным финских исследователей (Хейкура и др., 1989) число животных в стаде изменяется в течение года. Максимальный средний показатель приходится на февраль – 24,2, минимальный бывает в мае – 3,9 экз. На этом уровне он сохраняется все лето и увеличивается с приближением гона. Затем средний показатель стадности возрастает в декабре, к концу осенних перемещений. Распад стад начинается во второй половине апреля, с началом весенних миграций.

Движение численности. Этот процесс в ретроспективе рассматривался при обзоре динамики ареала вида. Здесь остается привести лишь конкретные данные динамики поголовья животных и рассмотреть некоторые причины, определяющие изменение численности.

При анализе хода численности северного оленя в Карелии и сравнении его с аналогичным процессом на смежных территориях независимо от характера использования и охраны животных на их пространствах, прослеживается некоторое сходство изменений численности оленей в Карелии, Финляндии, а также общность причин сокращения численности оленей в Карелии и на Кольском п-ове.

Наибольшей численности население оленя в Карелии достигло в начале 1980-х гг., в течение следующей декады оно держалось на том же высоком уровне, но затем стало катастрофически сокращаться. Основной причиной этого явления стало браконьерство, невиданный ранее расцвет которого начался в конце 1980-х гг. Потери популяции по этой причине достигли в те годы 50 % от общего числа животных,

найденных погибшими. Особенно губительным для животных стало использование браконьерами скоростных снегоходов, при этом большое число животных гибнет, даже не от пуль браконьеров. Известно (Куприянов, 1988), что при преследовании животных на большой скорости у загнанных оленей лопаются кровеносные сосуды легких. После такой погони часть животных погибает, часть – долгое время болеет.

Еще одна причина снижения численности оленя состоит в том, что немногим ранее сокращения численности оленя началось резкое падение численности лося – основной жертвы волка в Карелии, в результате пресс хищников, остававшихся все еще весьма многочисленными, переместился на новую жертву – северного оленя. Совокупное давление этих факторов, очевидно, и стало причиной сокращения численности оленя и отступления его на север.

В Финляндии снижения поголовья оленя восточного очага обитания вида не произошло, но значительно сократился прирост популяции. Это стало, вероятно, следствием истощения ресурсов основного корма – лишайников в результате локального перенаселения оленей в р-оне Кухмо. В конечном итоге началось смещение основного очага обитания животных в западном и северном направлениях. Одной из причин смещения и расширения очага обитания оленей стала также новая линия ИТС, построенная на российской стороне и частично отрезавшая животных от их исконных мест отела и летних стаций.

На приросте же популяции, очевидно, сказалось также и влияние крупных хищников. Из них главным врагом оленей, по мнению К. Хейкура (Heikura, 1997), оказался бурый медведь, который стал причиной гибели животных в 46 % случаев (n = 141), вторым хищником по масштабам ущерба, наносимого оленям, была рысь – 35 %, третьим – росомаха – 12 % и только на четвертом месте оказался волк – 9 %.

Однако очень скоро размеры гибели оленей от волка в Финляндии возросли многократно и в конце 1990-х – начале 2000-х гг. достигли 50 %, при этом прирост популяции оленя сократился с 13 до 7 % (Kojola et al., 2004). Авторы объясняют происходящее значительным ростом численности оленя, но очевиден также и рост численности волка. После того как Финляндия вступила в Европейский Союз этот хищник был взят под охрану на большей части территории этой страны, что не замедлило сказаться на его распространении и численности.

Существуют и другие причины гибели животных, но они не сказываются сколько-нибудь значительно на численности животных.

Использование популяции. Охрана. В конце 1970-х гг. в Карелии было начато ограниченное использование популяции дикого северного оленя. Оленей добывали преимущественно в районах и местах, ранее вовлеченных в домашнее оленеводство, т. е. там, где было наиболее вероятно существование гибридных животных – в Кемском и Лоухском районах. При этом были разработаны рекомендации по отстрелу с описанием признаков одомашненных и гибридных коми-ижемских и карельских оленей.

Стремительное сокращение численности и области распространения подвида, начавшееся в 1920-е гг. и продолжающееся на всей Европейской части его ареала,

стало причиной специального внимания к лесному северному оленю еще на Первой Всесоюзной конференции по акклиматизации животных (1963 г.). Вот как это отразилось в Резолюции этой конференции: «... обратить особое внимание на реакклиматизацию лесной формы северного оленя в таежной зоне Советского Союза». В том же году Л. Н. Мичурин в журнале «Охота и охотничье хозяйство» выступил со статьей «Вернуть северного оленя в наши леса».

Затем эту идею пытались пропагандировать О. С. Русаков (1979б, 1989) и П. И. Данилов (1979, 2003). Был даже предложен проект реинтродукции оленя в южной Карелии и на севере Ленинградской обл. Но только в 2008 г. благодаря настойчивой инициативе Б. В. Новикова и активной поддержке этой идеи Лабораторией зоологии Института биологии КарНЦ РАН началась реализация Проекта полувольного разведения лесного северного оленя на подмосковной базе Московского зоопарка. Летом 2008 г. группа сотрудников Лаборатории зоологии: В. Белкин, Л. Блюдник, К. Тирронен, Д. Панченко, возглавляемая П. Даниловым, при участии Др. Калеви Хейкура (Финляндия) и сотрудника Россельхознадзора Г. Н. Тикка, объединившись с московскими коллегами: С. Царевым, Б. Борисовым, М. Морозовым под руководством Б. Новикова, организовали и провели отлов оленей в Карелии на оз. Топозере. К сожалению, эта субпопуляция, совсем недавно самая многочисленная в Карелии, оказалась в весьма плачевном состоянии. В результате удалось отловить только двух важенок и одного молодого хирваса. Звери хорошо перенесли передержку в корале на места отлова и были благополучно доставлены к месту содержания в Московской обл.

Но очень скоро все животные пали. Тогда Московский зоопарк пошел по другому пути. Были закуплены олени в зоопарках Финляндии (происхождение из Кухмо-Каменноозерской субпопуляции), уже адаптировавшиеся к неволе. Они успешно размножаются, и Московский зоопарк приступил к их расселению.

Для восстановления населения оленей в местах их постоянного обитания предлагается организация сети специализированных заказников на путях миграций животных и во время летовки на островах крупных озер. Для действенной охраны оленя предлагается также возродить ранее существовавший специальный отряд Карелоохотуправления по охране лесного северного оленя.

ГЛАВА 3

ИЗМЕНЕНИЕ ФАУНЫ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ КАРЕЛИИ ЗА ПОСЛЕДНЕЕ СТОЛЕТИЕ

В последние десятилетия опубликовано большое число работ, констатирующих весьма глубокие перемены в составе фауны и изменение границ ареалов отдельных видов на севере Европейской части России (Исаков, 1939; Формозов, 1946, 1935; Насимович, 1955; Паровщиков, 1959; Марвин, 1959; Гептнер и др., 1961, 1967; Охотничьи звери и их промысел, 1970; Новиков и др., 1970; Данилов, 1972, 1976, 1992, 1994, 1998, 2003, 2009; Ивантер, 1975, 2008; Данилов и др., 1975, 1979, 1986, 2010; Данилов, Туманов, 1976; Семенов-Тянь-Шанский, 1982; Макарова, 1984, 2011 и др.).

Становится все более очевидным, что сила влияния ряда антропогенных факторов на популяции, виды, фаунистические комплексы во многом превосходит действие естественных факторов, особенно факторов периодических. Совершенно очевидно также, что действие антропогенных факторов не одномоментно и даже не периодически, но перманентно, а сила их влияния с течением времени лишь возрастает.

Как показали исследования прежних лет, наиболее серьезные изменения фауны наземных позвоночных в 20-м столетии связаны именно с деятельностью человека, такой как изменение биотопов и даже ландшафтов в результате рубки леса, лесоосушительной и сельскохозяйственной мелиорацией, использованием ресурсов охотничьих животных, их воспроизводством, интродукцией новых видов.

Среди перечисленных антропогенных факторов ведущую роль играет преобразование местообитаний животных. Быстрое изменение экологической обстановки на больших территориях влечет за собой фрагментацию или разрушение коренных и формирование производных биогеоценозов, в которых аборигенные виды могут и не найти возможностей для существования. С другой стороны, возникновение новых условий в производных типах биогеоценозов приводит к их освоению новыми видами – представителями других фаунистических комплексов.

Существенное воздействие на изменение распространения животных оказывают также ежегодные и многолетние изменения численности, особенно накопление так называемых «резервов» популяций, искусственное поддержание высокой плотности населения некоторых видов на определенных территориях, работы по расселению и полувольному содержанию (на крупных огороженных территориях) новых видов и охрана животных.

Особенности географического положения Карелии, а именно значительная протяженность ее в широтном направлении, определяет и особенности распространения животных, в частности, концентрацию здесь северных и южных границ ареалов. Почти 40 % видов птиц и млекопитающих встречаются здесь на пределе своих ареалов. Это дает замечательную возможность проследить изменение распространения животных и установить причины, его определяющие, а также изучить особенности биологии и пути адаптаций животных к экстремальным условиям на периферии их ареалов.

За последнее столетие общий облик ландшафтов Карелии сильно изменился. Обширные площади, покрытые массивами коренных лесов, сменились вырубками, облесившимися преимущественно лиственными и смешанными древостоями разного возраста. Расширились площади сельскохозяйственных угодий главным образом за счет крупных массивов осушенных болот при одновременном сокращении последних. Существенно и на больших площадях изменились заболоченные леса в результате лесосушительной мелиорации и т. д. Все это серьезно отразилось на общем облике фауны наземных позвоночных животных и распространении отдельных ее представителей.

Тенденция к освоению северных территорий в последнее время проявляется у ряда представителей фаунистического комплекса смешанных и широколиственных лесов, что связано главным образом с заменой коренных хвойных лесов средней и северной тайги лиственными и смешанными древостоями, появлением больших открытых и полукрытых пространств вырубок и молодняков.

За обозримый период значительно продвинулись на север границы распространения: крота, лесного хорька, барсука, волка, косули. Но совершенно фантастическое и до сих пор малопонятное явление – это стремительное расселение на север кабана, наблюдавшееся в 1960–1980-е и косули в 1990–2000-е гг. на всем Европейском Севере России.

Из видимых причин, объясняющих расселение этих видов на север, можно назвать уже упоминавшуюся ситуацию с формированием высокой плотности населения вида на смежных территориях. В данном случае для Северо-Запада России это Прибалтика, Белоруссия и Тверская область, а для косули еще и Финляндия. Предлагается также в виде гипотезы объяснение этих изменений многолетними периодическими колебаниями численности и ареала, так называемыми «волнами жизни», характерными для вида.

У большинства представителей северо-таежной фауны не отмечается заметных тенденций расселения к югу. Для некоторых охотничьих животных, напротив, наблюдается отступление на север. Это стало следствием как прямого преследования их человеком, так и ростом фактора беспокойства, связанным, прежде всего, со строительством многочисленных садовых кооперативов и многократным увеличением выходов людей в окрестные леса, а также доступностью удаленных территорий в связи с оснащением населения авто- и высокопроходимыми видами иного транспорта. Этими причинами и объясняются сокращение численности и области распространения россомахи, лесного северного оленя, выдры и даже лося.

Иногда в силу изменений экологической обстановки, вызванных естественными или антропогенными факторами или их сочетанием, вид после продолжительного расширения ареала отступает с завоеванных позиций. Так расселение к северу зайца-русака в конце 19 – начале 20-го столетий привело к освоению им территорий Пряжинского, Пудожского, Кондопожского, части Медвежьегорского районов, в том числе Заонежья. Однако кардинальное изменение направления ведения сельского хозяйства в республике в 1950-е гг., а именно прекращение посевов зерновых, сокращение площадей пропашных культур, исчезновения малых населенных пунктов и зарастание окружающих их полей деревьями и кустарниками, при одновременном создании огромных открытых полей на осушенных болотах привело к отступлению зайца-русака на юг Карелии. Здесь он теперь встречается очень редко в самых южных районах, наиболее освоенных в сельскохозяйственном отношении.

Своеобразный характер носит изменение ареала рыси. На севере Карелии этот хищник встречается редко и далеко не ежегодно, т. е. наблюдается определенная пульсация ареала. Прослеживается 7–10-летняя периодичность этих изменений, что дает основание связать ее с колебаниями численности зайца-беляка – основной жертвы рыси в северной тайге. Одновременно на соседних территориях Финляндии рысь обычна, что объясняется, во-первых, тем, что уровень численности зайца-беляка там в 2–3 раза выше, чем в Карелии, а, во-вторых, в Финляндии северные губернии – это область домашнего оленеводства, а довольно многочисленные одомашненные олени входят в число основных жертв хищника.

И, наконец, последнее из рассматриваемых проявлений деятельности человека – это акклиматизация новых видов животных.

Акклиматизация животных, т. е. переселение их за пределы естественных ареалов и вхождение в биоценозы, в которых их ранее не было – это один из самых мощных антропогенных факторов, изменяющих биоразнообразие жизни на популяционном, видовом и экосистемном уровнях.

Происходит это потому, что, во-первых, интродукция новых видов сама по себе численно увеличивает состав фаунистических комплексов территорий, где проводятся выпуски зверей. С новым видом позвоночных животных, как правило, вводятся и новые беспозвоночные, что также вносит свои изменения в биоценоз. Во-вторых, уже на первых этапах акклиматизации новый вид активно ищет и занимает свою экологическую нишу, вступая при этом во взаимоотношения с аборигенными видами и другими элементами биоценоза, членом которого он оказывается. Очень часто между видами – экологическими аналогами эти отношения приобретают характер острой конкуренции, в результате которой один из видов либо исчезает («правило Гаузе»), либо вытесняется на периферию экологической ниши, в зону пессимума, где сохраняется в депрессивном состоянии.

В качестве примера можно сослаться на акклиматизацию американской норки в пределах ареала норки европейской и исчезновение последней на большом пространстве ее прежнего ареала, в том числе и в Карелии. Другой пример – акклиматизация ондатры, занявшей лучшие местообитания и вытеснившей из них водяную полевку. Подобные же отношения возникают при «встрече» енотовидной

собаки и лисицы, канадского и европейского бобров, и если в первой паре побеждает аборигенный вид, то во второй сказать определенно, кто кого вытесняет, пока затруднительно. Взаимоотношения новых видов с другими животными могут принимать также характер, свойственный таковым в системе «хищник-жертва», мутуализма, комменсализма и др. Стабилизация этих отношений в процессе акклиматизации нового вида приводит экологическую систему к устойчивому состоянию, но на качественно иной уровень.

При интродукции растительноядных животных происходят весьма существенные изменения в составе и биомассе продуцентов. Примером тому – ондатра и травянистая водная растительность, бобры и прибрежная древесно-кустарниковая растительность.

Сходные процессы происходят и при реакклиматизации животных, т. е. возвращении их в пределы прежних ареалов, где они отсутствовали продолжительное время. Масштабы изменений, происходящих в результате реакклиматизации в биоценозах, сложившихся за время отсутствия данного вида, зависят от его функциональной активности и степени трансформации экологической ниши, произошедшей за эти годы. В изучаемом регионе к таким наиболее активным видам относится европейский бобр, коренным образом перестраивающий прибрежные биоценозы.

На Европейском Севере России первые опыты по акклиматизации охотничьих животных связаны с их выпусками в царских охотах и других охотничьих хозяйствах (Кутепов, 1911; Северцов, 1941; Новиков, 1970; Русаков, 1979б). Однако планомерные работы по акклиматизации животных начались в России в середине 1920-х гг. Наибольшей активности и самого широкого масштаба они достигли в 1930–1950-е гг.

Движущей идеей этих работ была реконструкция и обогащение фауны с целью более полного использования земли и, в частности, повышение продуктивности охотничьих угодий. В 1920–1930-е гг. эта идея активно пропагандировалась В. Я. Генерозовым, Б. М. Житковым, П. А. Мантейфелем, А. Н. Формозовым и другими известными учеными. Одновременно с идеей обогащения фауны разрабатывались, и проекты восстановления и возвращения в пределы прежнего ареала исчезающих зверей или реакклиматизации животных.

Первоначально внимание было сосредоточено на акклиматизации и реакклиматизации пушных зверей. Это вполне понятно, так как в 1920–1930-е гг. пушнина была одним из источников получения валюты для восстановления и развития народного хозяйства.

О масштабах этих работ можно судить по таким цифрам: за период с 1928 по 1970 г. на территории бывшего Советского Союза было расселено 28 видов пушных зверей, общим количеством превысившем 430 тыс. особей (Улитин, 1999).

Карелия в первые же годы широкой государственной компании по акклиматизации животных стала территорией, где эти работы проводились широко и эффективно. Здесь были выпущены, а также расселились из соседних регионов 4 новых вида пушных зверей: ондатра, канадский бобр, енотовидная собака, американская норка. Появился в Карелии и европейский бобр. Формально его нельзя считать

новым видом – в недалеком прошлом европейский бобр был одним из обычных представителей фауны. Однако за время его отсутствия, которое в большинстве мест продолжалось более 200 лет, сформировались устойчивые прибрежные биоценозы. Возвращение в них бобра привело к кардинальному изменению в их структуре и функционированию, т. е. и в данном случае процесс введения бобра в экосистемы можно считать интродукцией. Это тем более справедливо, поскольку в природу «вернулись» не потомки некогда обитавших здесь животных, а гибридные формы, источниками возникновения которых стали звери из нескольких сохранившихся очагов обитания аборигенных бобров в России.

Итак, за анализируемый период охотничья фауна Карелии пополнилась 7 новыми видами, шесть из них стали реальными охотничьими животными, ресурсы которых позволяют их использовать с разной степенью интенсивности. Вместе с тем в результате акклиматизации произошли серьезные изменения, особенно в околотовных биоценозах. Они выражаются в изменении видового состава и массы травянистой и древесно-кустарниковой растительности, фауны беспозвоночных животных, рыб, птиц, особенно водоплавающих и млекопитающих. Некоторые из этих изменений обсуждались нами ранее в очерках экологии видов.

Вероятно, продолжение интродукции охотничьих животных в Карелии, да и на всем Европейском Севере, нецелесообразно. Гораздо разумнее обратить внимание на воспроизводство коренных жителей наших лесов, имеющих не меньшую хозяйственную, спортивную и эстетическую ценность.

По-видимому, заслуживает внимания восстановление области распространения зайца-русака, но в первую очередь следует приступить к реакклиматизации лесного северного оленя, для которого в Карелии и на севере Ленинградской области есть вполне благоприятные условия для существования. Замечателен в этом отношении уже упоминавшийся пример реинтродукции лесного северного в центральной Финляндии (Суоменселька), где численность сформировавшегося очага (второго после Кухмо) уже превысила 1000 экз.

ГЛАВА 4

О БИОТЕХНИИ И ПРИМЕНЕНИИ ЕЕ МЕТОДОВ В ОХОТНИЧЬЕМ ХОЗЯЙСТВЕ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

Охотничья биотехния – один из основных разделов охотоведения. Эта дисциплина разрабатывает научно обоснованные принципы и методы управления охотничьим фондом, т. е. охотничьими угодьями и населяющими их охотничьими животными с целью неистощительного – неопределенно долгого их использования. Именно научная база позволяет обоснованно и эффективно вмешиваться в природные процессы, протекающие в естественных и антропогенных биоценозах.

Биотехния включает в себя количественную и качественную оценку кормовых ресурсов и их доступности, защитности и гнездопригодности мест обитания, степени выраженности их антропогенной трансформации, «фактора беспокойства», а также ряд биологических и экологических характеристик популяций животных таких как численность и тренды ее динамики, пространственная и экологическая структуры, основные показатели размножения, годичный прирост, смертность, дисперсия молодых, «состояние здоровья» популяций (паразиты и болезни) и некоторые другие.

Однако предметом нашего внимания будет не научная база биотехнии, а ее прикладные аспекты. Прикладные же аспекты биотехнии как науки – это биотехнические мероприятия или биотехнические работы, выполняемые в охотничьих хозяйствах с целью повышения их продуктивности. И не просто увеличение продуктивности угодий и доведение численности дичи на той или иной ограниченной территории до оптимального уровня, но поддержание населяющих ее животных в хорошем состоянии, что в конечном итоге обеспечивает благополучное вынашивание самками потомства и последующее его выживание.

Последняя позиция имеет принципиально-важное значение при решении организации и проведении биотехнических работ и понимании их значения для животных и охотничьего хозяйства. Это приходится подчеркивать, поскольку существует мнение о бесполезности и даже отрицательных результатах биотехнии. Такие представления довольно подробно обсуждал В. В. Петрашев (1998). Но аргументировал он их неэффективностью биотехнических мероприятий в масштабах огромных регионов (Якутия, Красноярский край, Архангельская обл. и др.), где десятки и сотни тонн кормов и минеральных веществ могут быть просто не найдены животными в силу низкой плотности их населения. Немногим ранее он же (Петрашев, 1984) убедительно показал возможность повышения эффективности биотехнических мероприятий. **И, наконец, акцентируя внимание на необходимости и**

эффективности биотехнии на ограниченных территориях и в определенное время, стоит сослаться на заключение Е. К. Еськова с соавторами (2008) о том, что «Эффективность биотехнических мероприятий особенно возрастает в экстремальных экологических ситуациях».

Несмотря на определение рамок предмета обсуждения в данной работе, нельзя не попытаться хотя бы в конспективной форме проследить историю и определить причины появления биотехнии.

Дикие животные и среда их обитания подвергаются постоянному воздействию со стороны человека, воздействию, масштабы и сила которого возрастали по мере развития человеческого общества, его технического прогресса. Выражается оно в прямой и косвенной формах.

Прямое воздействие на диких животных в наше время стало весьма многообразным. Это не просто их добывание, но интродукция, разведение и подпуск в угодыя, регулирование населения тех или иных видов, охрана. Эти действия ведут к изменению видового состава и численности животных сначала на определенной ограниченной территории, а в последующем и на огромных пространствах географического статуса (расселение ондатры, канадского бобра, американской норки, енотовидной собаки, кабана, фазана, канадской казарки и др.).

Косвенное или опосредованное влияние человека на животных – это изменение среды их обитания в результате той или иной его деятельности.

Оба эти проявления антропогенных факторов настолько сильно изменяют и население диких животных, и среду их обитания, что после такого вмешательства некоторые виды либо исчезают, либо становятся редкими и требуют охраны и восстановления. В такой ситуации особенно необходимо восстановление естественной среды и улучшение условий обитания животных, т. е. содействие возрождению их популяций. Очевидно, здесь и кроется ответ на вопрос: Как и почему возникла необходимость биотехнии как науки и ее прикладного использования?

Единого мнения о структуре биотехнии как научной дисциплины и о классификации биотехнических мероприятий среди специалистов нет, равно как нет и принципиальных споров по этим вопросам. Вместе с тем дискуссионными остаются вопросы: включать ли в понятие биотехнии управление популяциями животных с помощью селекционной охоты? Рассматривать ли акклиматизацию как раздел биотехнии? Вместе с тем право на существование этих сторон охотоведения и, более того, необходимость их проведения никогда не оспаривались.

Несмотря на упомянутые разногласия по вышеназванным вопросам большинство авторов делят все биотехнические мероприятия на две группы.

- Первая включает в себя действия человека, которые направлены на улучшение условий обитания диких животных.
- Вторая – это мероприятия по увеличению продуктивности охотничьих животных путем управления их популяциями.

Именно эти задачи были названы П. Б. Юргенсоном (1934) главными в биотехнии. В последующем к содержанию этой дисциплины, ее классификации обращались многие известные охотоведы и зоологи (Рыковский, 1966; Дежкин, 1969; Ларин, 1970; Скалон, 1971; Павлов, 1973; Гусев, 1976; Фолитарек, 1980; Львов, 1984;

Граков, 2001 и др.). Но самое основательное теоретическое обоснование необходимости биотехнических мероприятий, а также пути и методы их практического осуществления сделал Б. А. Кузнецов в книге «Биотехнические мероприятия в охотничьем хозяйстве» (первое издание 1967 г. и второе 1974 г.).

В классификации биотехнических мероприятий Б. А. Кузнецова можно считать десять позиций, объединенных в две группы. Биотехнические мероприятия: «... 1) направленные на увеличение запасов охотничьих животных в угодьях хозяйства; 2) направленные на повышение их продуктивных свойств» (Кузнецов, 1974, с. 6). В данном очерке нас интересуют действия, которые могут быть эффективно использованы при ведении охотничьего хозяйства в наше время. Все они входят в первую группу¹³ и разделены Б. А. Кузнецовым на две подгруппы:

а) имеющие своей целью увеличение плотности заселения угодий охотничьими животными (обычно путем увеличения их емкости);

б) ставящие своей задачей расширение ареалов обитающих в СССР видов охотничьих зверей и птиц и внедрение в фауну новых форм этих животных, завезенных из других стран» (Кузнецов, 1974, с. 6).

Подгруппа «б» включает в себя главным образом акклиматизацию и реакклиматизацию животных, которые рассматривались ранее. Таким образом, мы обсуждаем только мероприятия, направленные «... на увеличение плотности заселения угодий охотничьими животными...». Их, в свою очередь, можно объединить в две категории по объектам приложения или направлениям:

– первая – мероприятия по улучшению кормовых, защитных и гнездовых свойств угодий, сокращению численности хищников и улучшению санитарного состояния животных;

– вторая – мероприятия по регулированию возрастной и половой структуры популяций охотничьих зверей с целью увеличения темпов их воспроизводства.

В результате мы пришли к тем же двум направлениям биотехники, названным в начале рассуждения о сущности этой стороны деятельности охотничьего хозяйства.

За пределами нашей страны все работы, направленные на повышение продуктивности охотничьих угодий и популяций диких животных, называются не биотехническими мероприятиями, а «уходом» или «управлением», но и они делятся на две группы: уход за угодьями (управление угодьями) и уход за популяциями (управление популяциями) (Leopold, 1933; Allen, 1962; Wildlife management techniques, 1969; Ilkka Ala-Ajllos, J. K. Kairikko, 2004).

Эти направления ведения охотничьего хозяйства полностью совпадают с задачами биотехники, названными П. Б. Юргенсоном и Б. А. Кузнецовым, и включают, по существу, те же работы, что и комплекс биотехнических мероприятий, опреде-

¹³ Во вторую группу Б. А. Кузнецов включил специальные мероприятия, такие как искусственный отбор (по трофейным качествам, окраске, плодовитости, поведению, другим признакам), метизацию, освежение крови, замещение популяций, создание новых популяций с высокой продуктивностью. Это по существу методы племенной работы в сельском хозяйстве (животноводстве и звероводстве). Все они, безусловно, применимы и в охотничьем хозяйстве, но на самом высоком уровне его организации. Охотничье хозяйство России таких высот еще не достигло, а посему нас больше интересуют самые ординарные меры, которые могут быть эффективно использованы в наше время.

ленных, а кое-где и проводимых в охотничьих хозяйствах нашей страны. Именно биотехнические мероприятия мы и рассматриваем в данном издании, акцентируя внимание на наиболее приемлемых и эффективных способах и приемах, традициях и технике их проведения в северных регионах Европейской части России.

Самые важные достоинства угодий, обеспечивающие жизнь зверей и птиц, это их кормность, защитность и гнездопригодность. При разработке комплекса биотехнических мероприятий последние две характеристики часто бывает целесообразно объединить в одну – защитность. Понятие «защитность» включает в себя не только защищенность особей или их групп, но также их убежищ, мест произведения и воспитания потомства, т. е. ту самую гнездопригодность, в результате на практике при оценке угодий используется именно этот термин. И в данном очерке рассматриваются только два показателя, характеризующие местообитание диких зверей – кормность и защитность.

Необходимость и эффективность тех или иных мероприятий определяются ландшафтно-экологическими особенностями территории, плотностью населения «главных», «охотформирующих» видов дичи, интенсивностью ведения охотничьего хозяйства и, конечно, его экономической базой. Используя такие неэкологичные и неблагозвучные термины как «главные» и «охотформирующие» виды, я имею в виду прежде всего направление ведения охотничьего хозяйства. Так, на большей части Европейского Севера России – в Карелии, Мурманской, Архангельской, Вологодской, Ленинградской областях «главные» охотничьи звери – объекты любительской (спортивной) охоты – это заяц-беляк, лось, медведь, южнее – в Псковской и Новгородской областях к ним добавляются заяц-русак, кабан и косуля. Разумеется, в пределах этих регионов существуют и хозяйства с иной специализацией – водоплавающая, боровая, полевая дичь, но самыми дорогими трофеями остаются копытные и медведь¹⁴. Именно поэтому последующее содержание очерка относится главным образом к копытным охотничьим зверям.

Видовой состав копытных животных Европейского Севера России довольно разнообразен, хотя распространение ряда видов весьма ограничено. Это лось, встречающийся в лесной зоне повсеместно, а по долинам рек проникающий в тундру и даже зимующий там. Дикий северный олень, распространение которого ограничено частью Кольского п-ова (тундровая форма), северными и центральными районами Карелии, а также мозаикой очагов его обитания в Архангельской обл. и Коми Республике (лесная форма). Кабан, который заселил всю территорию Вологодской и Ленинградской областей, уже более 40 лет удерживается в южных районах Карелии и Архангельской обл. и стал здесь – далеко за пределами исторического ареала – охотничьим зверем. Косуля – аборигенный вид в южных

¹⁴ В последние годы все популярнее становится ружейная охота на бобра, ставшего повсеместно весьма многочисленным зверем. Но бобр в России никогда не входил в группу животных, называемых дичью. Это один из первостепенных пушных зверей, о которых мы намеренно не упоминаем в этом очерке, поскольку и сами эти звери, и охота на них всегда относились не к спорту, а к промыслу, цель которого – добыть определенные средства к существованию, а не удовлетворить свои эстетические потребности. Впрочем, последнее все чаще подвергается сомнению и опровергается реальной охотничьей жизнью.

областях края – Псковской, Новгородской; теперь она обычна в Ленинградской обл. и регулярно проникает в Карелию, даже в ее северные районы. Благородный олень, изредка появляющийся из соседних Прибалтийских стран, пятнистый олень, интродуцированный в Ленинградской обл., и, наконец, белохвостый олень, успешно акклиматизированный в Финляндии, заходы которого зарегистрированы на Карельском перешейке Ленинградской обл. и в северо-западном Приладожье Карелии.

Летом и осенью все копытные звери вполне обеспечены разнообразными кормами даже на северном пределе распространения. Это мхи и лишайники, наземные, полуводные и водные травянистые растения, ягодные кустарнички, листва и побеги кустарников и молодняка древесных пород.

Зимой видовой состав, доступность, а в ряде мест и запасы кормов ограничены, и животные, особенно оказавшиеся за пределами их исторического ареала, испытывают дефицит корма и часто оказываются в критическом состоянии. Именно поддержка животных зимой и обсуждается здесь, поскольку в наших широтах трофический фактор в совокупности с доступностью корма, определяющаяся преимущественно снежным покровом, становятся в большинстве случаев лимитирующими и распространение, и численность охотничьих птиц и зверей.

Зимний набор кормов всех Оленей в таежной зоне одинаков. Их «поставляют» наземные и древесные лишайники, ягодные кустарнички, но главным образом лиственные и хвойные древесно-кустарниковые растения – осина, ивы, рябина, береза, сосна и можжевельник. Запасы веточных кормов весьма значительны на вырубках, почти половина которых на севере восстанавливается со сменой пород, т. е. первоначально возобновляются лиственные породы – осина, береза, ивы, рябина, а затем хвойные – ель, сосна. Более того, хвойно-лиственные молодняки формируются на зарастающих ныне полях, сенокосах и пожнях. Особенно обширны такие угодья в окрестностях малых населенных пунктов, оставленных населением, а также на кавальерах канав лесосушительной и сельскохозяйственной мелиораций (рис. 88). Таким образом, ресурсы зимних естественных кормов часто кажутся вполне достаточными, однако их распределение очень неравномерно, а доступность существенно изменяется в зависимости от погодных особенностей зимы. Это вынуждает организаторов и руководителей охотничьего хозяйства разрабатывать зональный или региональный подходы при определении комплекса биотехнических мероприятий.

Биотехнические мероприятия имеют и временную определенность, соответственно, могут быть классифицированы по их временному эффекту, отвечая на вопрос – как скоро мы рассчитываем на результат от их проведения? Здесь мы можем объединить наши действия в две группы:

1. Долгосрочные цели или мероприятия, эффект от которых проявится через определенное время и будет действовать в течение многих лет, это:

- работы по улучшению качества угодий их кормовых достоинств, защитности и гнездопригодности;
- регулирование численности хищников;

- устройство защитных изгородей вдоль автомагистралей и специальных проходов в местах постоянных переходов и миграционных потоков копытных зверей, аншлагирирование территорий охотничьих хозяйств¹⁵.



Рис. 88. Зарастающие магистральные каналы сельскохозяйственной и лесосушильной мелиорации – новые местообитания бобров (а, б, в), лосей (г) и других зверей – следы и лежка косули (д, е) в окрестностях г. Петрозаводска. Фото Ф. Федорова, П. Данилова, Д. Панченко

¹⁵ Специальные сооружения, размещаемые на дорогах, водотоках (каналах), трубопроводах и других коммуникациях, предусматривающие защиту диких животных или обеспечивающие безопасное преодоление ими этих искусственных преград, также следует отнести к биотехническим мероприятиям. Это самые дорогостоящие работы, они намного превышают по своей значимости масштабы территорий охотничьих хозяйств и сферу их деятельности. Такие работы должны выполняться строителями этих коммуникационных сооружений по рекомендациям и под контролем специальных государственных органов, отвечающих за ведение охотничьего хозяйства и охрану животных.

2. Краткосрочные цели с эффектом, достигаемым в течение сезона или года, к ним можно отнести:

- пищевую подкормку, регулярную и в трудное для животных время;
- создание укрытий и гнездовых убежищ;
- профилактика болезней, дегельминтизация.

Ограниченный по времени эффект от применения имеет также минеральная подкормка. Это самостоятельный биотехнический прием и один из главных способов «снабжения» диких зверей жизненно необходимыми для них веществами – солями и микроэлементами, а при включении в солевые брикеты медицинских препаратов, солонцы функционируют как средство профилактики и лечение заболеваний и гельминтозов.

1. **Долгосрочные цели** (улучшение кормовой базы растительноядных животных).

На огромных пространствах Европейского Севера России, покрытых таежными лесами, огромны и ресурсы кормов животных фитофагов. Однако их распределение крайне неравномерно и на большей части территории они «рассеяны» так, что животным для насыщения пришлось бы потратить энергии больше, чем они получили бы за это время с кормом. В процессе развития охотничьего хозяйства были разработаны способы повышения кормности местообитаний животных. Однако все они в большей или меньшей степени трудозатратны и требуют серьезных материальных вложений. В этой ситуации целесообразно попытаться организовать улучшение кормности угодий путем содействия охотничьему хозяйству со стороны отраслей промышленности и сельского хозяйства, использующих природные ресурсы на территории конкретного охотничьего хозяйства.

В большинстве регионов севера на первом месте по силе влияния на местообитания диких животных стоят рубки леса. Сведение спелых древостоев и последующая сукцессия напочвенного покрова и древесно-кустарниковой растительности изменяют видовой состав и численность охотничьих животных и требуют иного комплекса биотехнических мероприятий, нежели в спелых лесах. Однако при этом для улучшения условий обитания животных в первую очередь следует использовать особенности деятельности лесозаготовителей или иных видов лесопользования.

Промышленные рубки в северных лесах ведутся несколькими способами. Основные их типы: сплошные (в трех вариантах – сплошные концентрированные, сплошные узко- и широколесосечные), постепенные и выборочные. Прочие рубки – проходные, санитарные, рубки ухода по площади невелики и в охотничьем хозяйстве имеют местное (локальное) значение, соответственно, и сочетание их с биотехническими мероприятиями – задача каждого охотничьего хозяйства, на территории которого прошли или ведутся такие рубки.

Судя по нормативным материалам по рубкам главного пользования в лесах Карелии (Волков, 1998), а также некоторому личному опыту изучения влияния этих рубок и последующей сукцессии наземного растительного покрова на видовой состав, распределение и численность охотничьих животных (Данилов и др., 1974, 2008; Курхинен и др., 2006) самыми «подходящими» для охотничьего хозяйства следует признать выборочные рубки. В подтверждение сказанному достаточно

процитировать уже упомянутые нормативные материалы, составленные А. Д. Волковым (1998) «Рубки главного пользования...» Раздел 2.2 Выборочные рубки: «...На границах с открытыми пространствами (озерами, болотами, сельхозугодиями, не возобновившимися сплошными вырубками и др.) шириной более 50 м целесообразно оставление не затронутых рубкой опушек шириной от 20 ... до 50 м...» (с. 9; разрядка моя). В результате сохраняется не только мозаика биотопов опушечных линий, но формируется ее «вторая» линия со стороны вырубки.

Со времени введения в практику лесного хозяйства сплошнолесосечных рубок прошло более полувека. За этот период их технология существенно изменилась. В 1950–1960-е гг. на больших по площади делянках оставались иногда довольно крупные участки так называемых «недорубов». Часто они располагались вдоль ручьев, по берегам малых озер, имели ленточную конфигурацию, достигая площади 30 га и длины более 4-х км (Саковец, 1977). По некоторым данным они составляли от 19 до 25 % площади рубок (Марьин, 1957). Происходило это по причине трудности изъятия древесины или небольшого объема ее на этих участках. То были настоящие острова спасения для всех диких животных. В 1970-е, а особенно в 1980-е гг. такие участки перестали оставлять на лесосеках. В результате значительные территории сплошных рубок потеряли какую-либо ценность для зверей, ведущих полудревесный образ жизни (белка, белка-летяга, куница), а также для птиц – глухаря и рябчика.

В 1990-е гг. произошло следующее катастрофическое для диких животных изменение характера рубки леса, но особенно территориальной приуроченности вырубаемых площадей. Общий объем заготовок леса сократился вдвое по сравнению с таковым в 1960–1980-е гг., радикально изменилась и возрастная структура лесов (см. рис. 14). Большая часть этих рубок велась в южных районах края, где сохранилась сеть старых лесовозных дорог и в насаждениях, уже пройденных рубками главного пользования. В результате были вырублены небольшие массивы спелых лесов, сохранившихся после 1950–1960-х гг., в том числе росшие по берегам малых водоемов и в труднодоступных местах, а многие животные лишились значительных территорий, предпочитаемых ими местообитаний.

При рубке леса любым из названных способов возможна минимизация ущерба для животных, а в ряде случаев улучшение кормовых и защитных свойств угодий, так же как при любом способе рубки возможна организация сезонной подкормки зверей в год проведения рубки. Более того, после зимней и ранневесенней заготовки леса в ту же весну – в начале лета на вырубке довольно быстро развивается пневая и корневая поросль осины, березы, ив, рябины, если последние две породы оказываются срубленными. Такая поросль в хорошие годы достигает к осени высоты метра и остается доступной и лосю, и зайцу-беляку даже в конце зимы, при высоком снеговом покрове и поедается ими (рис. 89).

Что можно рекомендовать охотникам в качестве биотехнии, используя при этом даже отрицательные стороны деятельности лесозаготовителей?

1) После рубки леса на лесосеке (делянке) остаются порубочные остатки в виде сучьев и вершинок деревьев, а иногда и целые стволы фаутных деревьев. В нашем случае интерес представляют лиственные породы и, в первую очередь, предпо-

читаемые копытными и зайцами – ивы, рябина, но особенно осина. В прежние времена эти остатки собирали в кучи, относительно равномерно распределенные по вырубке, где их часто находили и обгладывали лоси и зайцы (рис. 90). Сейчас они остаются на месте падения дерева и очистки его от сучьев, т. е. оказываются «рассеянными» по всей площади вырубке. Многие из них не используются животными, потому что оказываются на открытом пространстве, где звери боятся долго находиться, или эти порубочные остатки засыпает снег, и они становятся недоступны для животных. В данном случае охотникам следует организовать сбор и размещение этих остатков в нескольких местах у кромки леса. Они послужат хорошей подкормкой и зайцам, и лосям.



Рис. 89. Порослевое возобновление ивы и осины – зимних кормовых растений копытных и зайца-беляка – эффект «посадки на пень»:

а – на обочине дороги, б – на окраине поля (на заднем плане просматриваются маралы, обгладавшие поросль ивы). Фото П. Данилова, Ф. Федорова



Рис. 90. Лось на вырубке у порубочных остатков – ветви и вершины осин. Фото Г. Тикка

2) «Посадка на пень» – рубка деревьев и кустов подроста и подлеска (осины, рябины, ив) по периметру вырубки, но не углубляясь в лес далее 2-х м. Делать это можно бензопилой, кусторезом, топором или мачете. Лучшее время – весна. В таком случае в тот же вегетационный период поднимается корневая и приствольная поросль этих растений, которая в ту же зиму обеспечивает дополнительным кормом зайцев, а через 2–3 года формирует хорошую кормовую базу для лося, о чем говорилось несколько раньше. Подобные «биотехнические действия» работники лесного хозяйства, а теперь лесопользователи выполняют и сами при проведении рубок ухода за молодняками хвойных культур.

3) Убедить лесорубов в необходимости сохранения на корню старых дуплистых осин, особенно растущих возле стены леса. Такие деревья служат гнездовыми и временными убежищами белке, белке-летяге, кунице, в них гнездятся гоголь и крохаль-луток, дятлы. Случается, что такие деревья падают после штормовых ветров, но и тогда они создают хорошую подкормку лосям, которые находят их очень быстро и не боятся кормиться их корой в отличие от некоторых специально сваленных осин. Именно в стволах ветровальных деревьев или возле них и стоит устраивать минеральную подкормку (солонцы).

4) Специальные работы, направленные на изменение существующих или создание искусственных насаждений для увеличения разнообразия и запасов корма в наших условиях, следует проводить лишь на территориях продолжительного полувольного содержания животных, где ресурсы естественных кормов значительно истощены. Минимальный набор таких мер состоит из посадок древесно-кустарниковых растений, многолетних корневищных травянистых растений, регулярных посевах зерновых, а также «посадки на пень» ив и осины в пределах экотона (см. рис. 89).

В наших широтах на наших бедных почвах лучший результат дает посадка черенками ив козьей и серой. Наиболее подходящие места для таких посадок – прибрежные зоны водоемов, особенно там, где до недавнего времени обитали бобры. В последнем случае на прежде затопленных берегах значительно улучшается плодородие почвы, что происходит в результате оседания на них илистых отложений за годы существования бобрового пруда, сохраняется и высокая влажность почвы, что способствует хорошей приживаемости черенков и их успешному росту. Такие посадки результативны также по окраинам нежилых населенных пунктов и невозделываемых полей в местах с повышенной влажностью почвы.

Бобровые кормовые участки сами по себе – это своеобразные подкормочные площадки для зайцев и лосей, на них они кормятся корой сваленных бобрами осин (рис. 91). Одновременно эти участки, обычно расположенные в пределах затопленных бобрами прибрежных территорий, обладают высокими защитными функциями и не только в годы существования бобрового поселения, но и после оставления участка бобрами, по причине трудной доступности этих участков и для человека, и для хищников.



Рис. 91. Осина, сваленная бобрами и объединенная лосями. Фото Д. Панченко

2. Краткосрочные цели (пищевая подкормка животных)

Биотехния особенно необходима в трудные для животных периоды жизни, что в первую очередь относится к пищевой и минеральной подкормке. Она еще более необходима для животных, завезенных и обитающих за пределами их ареалов, где они испытывают острый дефицит естественных кормов, усугубляющийся суровыми климатическими условиями. В нашем крае это кабан, косуля, благородный, пятнистый и белохвостый олени. Однако помощь этим экзотическим животным следует оказывать «пропорционально» их численности и роли в охотничьем хозяйстве северных территорий.

1. Подкормка местными естественными («подручными») кормами

Это подкормка фитофагов древесно-веточными кормами, произрастающими в местах обитания этих животных. Обычно это срубленные осины, реже древесные формы ив. Их кора и мелкие побеги охотно поедаются лосями и зайцами поздней осенью, зимой в продолжительные оттепели, но особенно ценной для животных такая подкормка становится весной и в первую очередь для зайцев. В конце зимы верхние побеги молодых деревьев и кустов бывают завалены снегом и становятся труднодоступны для зайцев, которые в результате ощущают некоторый дефицит корма. В это время будет просто и эффективно срубить по несколько молодых осинок 15–20 см в диаметре по окраинам полей и вырубок, но следить при этом, чтобы кроны деревьев, где и находятся самые съедобные побеги и кора, не проваливались бы глубоко в снег.

2. Подкормка кормами, заготовленными (запасенными) летом и осенью

На севере набор таких кормов ограничен вениками и сеном.

Веники. Их делают из ветвей (побегов) лиственных пород деревьев, кустарников и травянистых растений, таких как осина, береза, липа, дуб, клен, тополь, ивы, рябина, малина, крапива. В северных лесах набор пород ограничен тремя-четырьмя видами. Обычно это осина, береза, ива, рябина, малина.

Рекомендуется вязать веники из ветвей нескольких пород растений каждый. Заготавливать веники следует не позднее конца июня, когда и питательных веществ в листьях больше, и держатся они на ветвях крепче. Лучшие веники, наиболее охотно поедаемые животными, получаются из ветвей деревьев и кустов, растущих на опушках, а не в глубине лесных насаждений. Имеют значение и размеры веника – длина ветвей в нем должна быть 70–100 см, а диаметр «ручки» 10–20 см.

Сушат веники на вешалах в тени и под крышей. Желательно в процессе сушки смачивать их 10–15 % соевым раствором. Хранить веники следует в подвешенном состоянии в проветриваемом помещении или под навесом. В северных лесах применение подкормки вениками очень ограничено, поскольку здесь нет и главных потребителей этого корма – косуль и оленей, но зайцы-беляки и немногочисленные русаки охотно кормятся ими, особенно подсоленными.

Размещают веники, подвязывая их у основания молодых осин, ив, растущих на опушках, подвешивая на срубленных для подкормки осинах, лежащих на высоких пнях. Можно также подвешивать их под крышу кормушки для зерна или сена, формируя, таким образом, комплексную подкормку животных (рис. 92).

Самый простой и довольно эффективный прием – это подкормка вениками, использованными в бане, в некоторых охотничьих хозяйствах их с успехом используют в конце зимы. Единственная сложность при этом – сбор таких веников, но поедаются они зайцами очень охотно.

Сено. О скирдах и стогах сена на полях, в стожках и копнах на лесных полянах – сена, запасенного местными жителями для домашней скотины, а также о дискуссии 1950–1960-х гг. на тему «Едят ли лоси сено?» – сейчас и помнят-то немногие. Нет стогов, нет стожков, нет и сена, оставленного на остожьях, при его погрузке на сани или опавшего при его перевозке на лесных дорогах – не стало такого сена – не стало и этой своеобразной подкормки животных. Нет и надежды на восстановление (возобновления) такой «подкормки», поскольку нет надежды на возрождение малых деревень Европейского Севера России, оставленных местными жителями, которые и заготавливали это сено для своих домашних животных. Изменились и технологии промышленной заготовки сена, которое скатывают в рулоны и оборачивают полиэтиленом. Однако и пожни, и поляны в лесу, и естественные луга еще сохранились, они не возделываются и представляют для охотничьего хозяйства безмерную ценность. Вот на этих землях и следует заготавливать сено для подкормки диких животных и не только сено.

Лучшим для диких животных считается лесное и луговое сено, т. е. заготовленное там, где эти животные кормятся травянистыми и древесно-веточными кормами, произрастающими в естественных условиях. Но лесное и луговое сено, кроме того, и самое питательное. Так, в 100 кг лесного сена содержится 46,5, лугового –



а



б



в

Рис. 92. Подкормка животных сеном:

а – стационарная кормушка,
б – сено, наброшенное на кусты,
в – раскладка сена и веников для косуль

Фото Д. Панченко, Ф. Федорова

52,3 кормовые единицы, а клеверного и люцернового – 47,2 и 45,3 кормовые единицы соответственно (Кузнецов, 1974); и это несмотря на то, что последнее выращено при соблюдении всех технологий агротехники, а первое – продукт естественный.

Хорошо известно, что домашние животные – крупный и мелкий рогатый скот с удовольствием едят сено, заготовленное вовремя – в период цветения трав, но не перестоявшее на корню или слежавшееся и подопревшее. То же в полной мере относится и к диким копытным животным. С большой охотой дикие звери едят подсолненное сено, поэтому при стоговании сена для подкормки диких животных желательно пересыпать его солью.

Сено для подкормки можно оставлять в стожках, стогуя его определенным способом, или раскладывать в кормушки-ясли, или развешивать на кустах в местах подкормки другими кормами и даже просто растряхивать по снегу (см. рис. 92). Последнее очень важно, поскольку такое сено одновременно получает и определенное количество влаги, необходимое животному. О важности содержания в корме, потребляемом животными, влаги подробно и обоснованно высказывался А. А. Данилкин (2006, 2011).

При современных способах приготовления и хранения сена его использование для подкормки животных становится возможным в так называемых «центрах подкормки», где концентрируются все ее виды. Очевидно, его можно было бы просто раскатывать по снегу, как это делается в южных широтах при вольном содержании крупного рогатого скота.

3. Посев и посадка кормовых травянистых растений

С целью повышения продуктивности угодий и сезонной подкормки животных травянистыми кормами в процессе их произрастания и созревания производится посев и посадка кормовых культур. С этой целью возделываются участки, где могут расти зерновые и овощные культуры. В районах с развитым сельским хозяйством это могут быть окраины крупных полей, поляны в лесу, кавальеры дренажных канав, неудобья, обочины дорог и даже вырубки с поврежденным наземным покровом. В настоящее время в северных регионах в изобилии встречаются необрабатываемые пашни, сенокосы, выпасы и прочие сельскохозяйственные площади, части которых могут быть использованы для посева и посадки кормовых растений для диких животных. Культуры, выращиваемые на таких участках, используются животными в процессе роста растений и созревания и после такового, но могут также заготавливаться на зиму. Кормовые поля следует по возможности равномерно распределять в районе обитания животных, чтобы не создавать их концентрации, которая делает их более доступными для хищников, одновременно обеспечивается и благополучное санитарное состояние животных. Важно при закладке таких полей учитывать распределение животных в осенне-зимний период.

Из злаков и других травянистых растений лучший результат дают посевы овса, гороха, вики, люцерны, люпина, клевера (лучше в смесях).

Из многолетних растений, судя по опыту охотничьих хозяйств России, наиболее перспективны топинамбур и маралий корень. Из корнеплодов для выращивания на таких полях в наших условиях подходят турнепс, свекла, репа, морковь, картофель.

4. Подкормка концентрированными и консервированными кормами

Концентрированные корма – это зерно (чаще используют овес и кукурузу), разного типа концентраты и отходы мукомольной промышленности. Сейчас для выкармливания сельскохозяйственных животных изготавливают разнообразные гранулированные корма. Они доступны, но довольно дороги, поэтому использование и зерна, и концентратов возможно только в высокоорганизованных хозяйствах, ориентирующихся на разведении и поддержании высокой численности кабана, косули и некоторых оленей. Обычно такие корма выкладывают в специально построенные кормушки, защищенные от дождя и частично от снега (рис. 93, 94).

В противоположность концентрированным корма консервированные доступнее и намного дешевле. Это в первую очередь относится к силосу. Основные его потребители – кабаны.

Обычно в охотничьем хозяйстве используют силос, заготовленный для коров, и даже не сам силос, а часть этого продукта, снятого с поверхности силосного бурта или силосной ямы при их вскрытии. Как правило, этот верхний смерзшийся и покрытый снегом слой на корм скоту не берут, так же как не берут и нижний приземный слой. Вот этот-то силос, который ничего не стоит для охотничьего хозяйства, и можно использовать для подкормки кабанов. Подкормку кабанов силосом давно и успешно применяли в неурожайные годы даже в Калужской обл. (Воронин, 1972), где естественных кормов кабана неизмеримо больше, чем на севере современного ареала этого зверя. В период глубокоснежья, когда кабаны перемещаются по собственным тропам, силос можно раскладывать вдоль этих троп, а также возле подкормочных площадок.

В ряде европейских стран с высокоразвитым охотничьим хозяйством специалисты этих хозяйств заготавливают силос самостоятельно и не только из травянистых растений, но также из ветвей и листьев деревьев и кустарников, используя при этом специальное оборудование, размельчающее веточный материал, а затем определенные химикаты для консервации приготовленной массы. Довольно часто такой силос консервируют и хранят в больших полиэтиленовых мешках непосредственно возле кормушек.



Рис. 93. Подкормка зерном (а) и овощами (б)



Рис. 94. Центр подкормки разными кормами

Подкормку, размещаемую на земле (сено, силос, сенаж, веточные корма), лучше выкладывать рассеянно, а зерно и концентраты размещать в нескольких кормушках, отстоящих друг от друга на определенном расстоянии, устанавливаемом эмпирически (см. рис. 93, 94), поскольку при концентрированном размещении кормов взрослые и более сильные животные первыми поедают эти корма, а молодым или ослабленным особям может ничего и не остаться.

5. Подкормка корнеплодами и фруктами

Подкормка этими кормами весьма ограничена по времени. Корнеплоды и фрукты охотно поедают и кабаны, и олени осенью и поздней весной, но как только температура воздуха опускается ниже ноля, эти корма замерзают, а замороженным такой корм животные едят плохо, и, более того, у оленей он вызывает расстройство желудка.

Возвращаясь к уже сказанному, а именно к предложению использовать отходы овощей и фруктов сетевых и просто овощных магазинов, считаем, что такую подкормку можно применять повсеместно в местах обитания кабанов, оленей и даже медведей ранней осенью или постоянно в течение зимы (за исключением медведей, разумеется), но малыми дозами. Последнее возможно либо в очень хорошо обеспеченных и целевых охотничьих хозяйствах, направленных на содержание копытных животных, либо такая биотехника может практиковаться при полувольном разведении тех же копытных зверей.

Минеральная подкормка копытных зверей и зайцев

Это исключительно важный и совершенно особенный прием биотехники, основанный на том, что растительноядные звери нуждаются в минеральных веществах в течение всей своей жизни, и эту потребность охотники стараются

компенсировать, выкладывая соль в уголья, устраивая так называемые солонцы. Существует выраженная географическая и сезонная специфика потребности животных и активности потребления ими минеральных веществ. Хорошо известно, в том числе из охотничьей художественной литературы, о естественных солонцах на Кавказе, Алтае, в Сибири, на Дальнем Востоке. Подобного практически не наблюдается на Европейском Севере России. Суть этих различий, как объясняет Б. А. Кузнецов (1974), состоит в том, что в горных районах растения содержат меньше солей натрия, чем на равнине, а в горном сене их в 4 раза меньше, чем в сене из равнинных районов. У Б. А. Кузнецова мы находим и замечание о том, что

«...Копытные, населяющие хвойные леса, нуждаются в соли больше, чем обитающие в смешанных насаждениях» (с. 83).

Известно также, что в областях с умеренным или избыточным количеством осадков соли интенсивно вымываются из почвы. Но несмотря на те или иные причины региональных различий в содержании солей в растениях, на севере дефицит минеральных солей и микроэлементов в организме обитающих здесь диких растительноядных зверей, наблюдается повсеместно.

Физиологическая сущность солевой потребности организма диких копытных в том, что входящий в состав поваренной соли хлор служит одним из исходных материалов при образовании соляной кислоты желудочного сока животных, а натрий необходим для мышечной деятельности. Остро нуждаются наши копытные и в азоте, и в фосфоре, и в кальции, и в ряде микроэлементов.

Кальций особенно необходим в период размножения, развития эмбрионов и в постэмбриональное время для матери, и для потомства как важнейший строительный материал костяка животных и посредник обмена веществ в организме. Грубые растительные корма, потребляемые многими дикими животными зимой, обычно бедны кальцием. Поэтому и важно пополнять солонцы ранней весной солью с добавлением кальция. В качестве кальциевой добавки можно использовать и «подручные вещества» – пережженную и размолотую кость, костную муку, толченый мел, кормовую известь.

Любопытно, как в некоторых местах копытные удовлетворяют потребность в азоте. На некоторых северных озерах, где обитает ондатра, эти грызуны при постройке хаток используют вахту трехлистную (растение очень богатое азотом). Ранней весной, когда хатки начинают вытаивать из-под снега, лоси, живущие по берегам этих озер, выходят на лед и буквально съедают эти ондатровые «сооружения». Подобное же поведение наблюдалось у северных оленей в России в лесотундре (Лавров, 1957) и в лесной зоне в Швеции (Kelsall, 1970 цит. по Danell, 1996). Зная о неполноценности солевого состава травянистых растений и ягеля севера, поморы Мурманского и Карельского побережья Белого моря запасали на зиму для коров и ездовых оленей сушеные и вяленые головы трески. Олени охотно поедают и просто соленую рыбу, случается, что они даже обгрызают углы охотничьих избушек, «подсоленные» в результате известного поведения людей.

Минеральное голодание диких животных в тундре, тайге и даже в африканских лесах и саваннах – часто выражается в том, что сброшенные рога оленей, лосей и даже бивни погибших слонов обгрызаются грызунами и зайцеобразными (рис. 95). Замечательный случай приводит знаменитый профессиональный охотник Африки Д. Хантер (1960). Он однажды наблюдал двух дикобразов, грызущих бивень мертвого слона. От бивня, весившего по определению Хантера не менее 90 англ. фунтов, оставалось не более 2-х фунтов.



Рис. 95. Рога северного оленя (а) и лося (б), погрызенные грызунами. Фото Д. Панченко, П. Данилова

В охотничьем хозяйстве для компенсации дефицита солей и микроэлементов в рационе растительноядных животных организуют минеральную подкормку в виде солонцов самого разного типа, выкладывая в них просто поваренную соль в виде каменной соли или соли грубого помола или специально изготовленные солевые прессованные брикеты из композиции солей и микроэлементов, необходимых животным (рис. 96).

Размещение солонцов. Размещение минеральной подкормки в природе – очень важный момент биотехнии, поскольку при неправильной ее организации эффект для охотничьего хозяйства будет отрицательным, а для животных просто бесполезным.

Солонцы надо ставить на слегка возвышенных местах, которые животные регулярно посещают. Такие места обычно имеют хороший обзор и животные на них кормятся, отдыхают и вовремя могут заметить опасность. Для того чтобы звери быстрее нашли солонец, его лучше сочетать с пищевой подкормкой, что в лесной зоне обычно выражается в валке осин, еще лучше при этом использовать ветровальные осины, даже прошлогодние, подрубив одно-два «свежих» дерева. В организованных охотничьих хозяйствах с многолетней историей солонцы располагаются в хорошо известных местах и сочетаются с регулярной подкормкой, а также с профилактическими ветеринарными мероприятиями и наблюдениями за животными.



Рис. 96. Солонцы разных типов, используемые в северных регионах России. Фото Д. Панченко

В районах или охотничьих хозяйствах, где выражены сезонные миграции копытных, целесообразно размещать солонцы в известных местах отела и летнего пребывания, а также «дублировать» их в зимних станциях и местах зимних концентраций животных. В последнем случае следует размещать сразу несколько (3–7) солонцов в непосредственной близости (30–100 м) один от другого. Вместе с тем нет необходимости ставить солонцы в местах низкой плотности населения копытных, где соль может остаться неиспользованной.

Нормы расходования соли. Эти показатели имеют выраженный региональный характер. В специальной литературе они неоднократно публиковались, но большинство из них адресованы и применимы главным образом для средней полосы России. Давно, в 1986 г. в ЦНИИЛ Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР были составлены и выпущены «Нормативы основных биотехнических мероприятий» (1986). В этом сборнике приводятся нормы большинства биотехнических мероприятий, в том числе и минеральной подкормки, для основных охотничьих животных по экономическим районам прежнего Советского Союза. Разработаны они на основании экспериментальных

исследований, а также изучения опыта ведения высокоорганизованных охотничьих хозяйств и могут быть использованы как базовые. Обращаясь же к классику российской биотехнии Б. А. Кузнецову и его мнению о количестве – «норме» соли, необходимой, например, одному лосю, мы находим такие цифры «...примерно 7 г в день, или 2,5 кг в год» (Кузнецов, 1974, с. 85).

Итак, выше были схематически изложены основные биотехнические приемы, применение которых возможно и целесообразно при ведении охотничьего хозяйства в лесах Европейского Севера России. Но даже из этого далеко неполного набора биотехнии необходимо сформулировать обязательный минимум мер для всех охотничьих хозяйств.

Среди них:

- минеральная подкормка копытных и зайцев;
- подкормка в критические периоды жизни животных кормами естественного происхождения и выращенными человеком как в данной местности, так и привезенными;
- в тяжелые снега прокладка на снегоходах «троп» в кормовых угодьях копытных;
- регулирование численности волка;
- ограничение фактора беспокойства в самое тяжелое для животных время – зимой. Это в первую очередь планирование туристических маршрутов на снегоходах, ставших очень популярными в последнее время, в стороне от мест зимних концентраций копытных на удалении не менее 1–1,5 км.

Реализация даже этого минимума биотехнических мероприятий возможна в охотничьих хозяйствах любого уровня и при любой численности дичи, для животных она будет полезной. Однако заметный положительный эффект от их проведения можно ожидать только при стройной их системе и значительных затратах.

ГЛАВА 5

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕСУРСОВ ФАУНЫ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ, ИХ ОХРАНА

Территория Карелии располагала и все еще располагает значительными ресурсами охотничьих животных. Во все времена здесь наиболее интенсивно использовались копытные и пушные звери, тетеревиные и водоплавающие птицы, а в далеком прошлом довольно важным промыслом была и добыча морского зверя.

Вместе с тем даже на протяжении последнего столетия характер и размеры использования тех или иных видов и групп видов постоянно изменялся. Причинами этого были естественные колебания численности видов, социально-экономические факторы, акклиматизация животных, законодательные и охранные мероприятия. Существенно менялись и доходы от охотничьего промысла, и участие в нем населения.

Так, в конце 19-го – начале 20-го столетий (1898–1908 гг.) в Олонецкой губ. большую часть дохода от охоты (39 200 руб.) население получало от промысла птицы. В среднем в год добывалось: рябчиков – 67 385 пар, куропаток – 8 488, тетеревов и глухарей – 29 413 пар, т. е. всего более 105 тыс. пар (Благовещенский, 1912).

Доход, получаемый от промысла пушного зверя, был несколько меньше и в среднем за год равнялся 30 667 руб. Он складывался из продажи добытых шкур: медведей – 249, волков – 115, лисиц – 534, куниц – 914, зайцев – 17 008, белок – 105674 шт.

Казалось бы, размер дохода от пушного промысла был невелик, однако в экспорте всей русской пушнины шкурки зверей из Карело-Мурманского края составляли 10 % (Вайман, 1924).

Промысел копытных был ничтожно мал, поскольку численность основного его объекта – лося – была крайне низкой, к тому же добывали лосей в те годы преимущественно охотники из сельской местности и добывали нелегально.

В те годы охотой в Олонецкой губ. занималось 11 280 человек (сведения Статистического комитета губернии) (табл. 55).

Однако автор наиболее полного обзора состояния охотничьего хозяйства в крае в то время С. Благовещенский (1912) считает, что эти цифры не дают даже приблизительного представления об истинном числе охотников, поскольку в статистические данные включались лишь домохозяева, но не учитывались их взрослые сыновья-охотники. Исходя из этого, автор определяет общее число охотников в названное время в Олонецкой губ. в 31 800 человек. Но вслед за тем, он же корректирует эти сведения, замечая, что в этих данных не показаны городские охотники,

так как сведения губернского статистического комитета собирались из волостных правлений. В конечном итоге С. Благовещенский считал, что «... охотой занимается по крайней мере 1/12–1/10 часть всего населения нашей губернии»¹⁶.

Таблица 55

**Численность и состав охотников в Олонецкой губ. в начале 20 столетия
(по: Благовещенский, 1912)**

Уезды губернии	Число охотников		
	на птицу	на зверя	всего
Петрозаводский	748	655	1403
Олонецкий	666	472	1138
Лодейнопольский	763	639	1402
Вытегорский	515	342	857
Каргопольский	1193	1086	2279
Пудожский	1153	1225	2378
Повенецкий	1037	786	1823
Всего:	6075	5205	11280

Здесь же интересно привести данные из той же статьи С. Благовещенского (для сравнения с современными) о плате за охоту, заметив при этом, что автор считал ее необоснованно завышенной (табл. 56).

Таблица 56

Плата за охоту в Олонецкой губ., руб. (по: Благовещенский, 1912)

Способ охоты	Согласно расценкам	
	1892 г.	1902 г.
С ружьем без собаки	1	1
С ружьем и легавой собакой или лайкой	1,5	1,5
С ружьем и одной парой гончих собак	2	2
На медведя, разовый (билет)	–	0,5
На лосей, разовый (билет)	–	3
На лосей, годовой (билет)	–	10

Примечание. В качестве эквивалента считаем возможным привести стоимость в те годы: овцы – 3 руб. и свиньи – 4 руб.

Эта таблица, сложенная из двух таблиц, приводимых С. Благовещенским (1912), требует некоторых разъяснений. Так, согласно расценкам Олонецкого управления государственным имуществом от 1885 г., в Петрозаволском, Повенецком, Пудожском и Каргопольском уездах местным крестьянам охота разрешалась бесплатно. Только в 1902 г. была введена единая такса на охоту, а в 1908 г. была отменена бесплатная охота для крестьян, даже облавная (Благовещенский, 1912).

Превалирование в продукции охотничьего промысла пернатой дичи, длившееся почти столетие (в начале 19-го в. птиц в губернии добывали в год от 99 500 до 240 тыс. шт. – Благовещенский, 1912), завершилось в 1920-е гг. Сократилась

¹⁶ Население губернии насчитывало к тому времени 400 тыс. человек.

прежде всего промысловая добыча тетеревиных птиц. Это объяснялось отсутствием спроса на дичь в больших городах при одновременном увеличении потребления ее местным населением, что было связано с крайне тяжелой обстановкой с продовольствием в годы Гражданской войны и последовавшей разрухой.

Произошли изменения и в контингенте охотников, и в сбыте дичи и пушнины. Тем не менее, по-прежнему была довольно значительной мясо-дичная продукция охоты. Так, только шкурок зайцев-беляков в отдельные годы охотники сдавали до 40 тыс., (добывалось же зайцев, как минимум, вдвое больше, поскольку соотношение товарных шкурок и брака у беляка бывает выше 1 : 3), очевидно, что мясная продукция такого промысла составляла примерно 150 т. Таким же, если не больше, был и объем мясной продукции от охоты на пернатую дичь. Однако практически все добытое потреблялось внутри семьи и не было товаром, поскольку не было и самого рынка.

Численность копытных продолжала оставаться очень низкой, и в 1919 г. был введен запрет на добычу лося.

Таким образом, единственной отраслью охотничьего хозяйства, дававшей товарную продукцию, на долгие годы остался промысел пушных зверей. Ежегодные заготовки пушнины (табл. 57) в стоимостном выражении колебались от 252 до 1 217 тыс. руб. в 1920-е гг. и от 338 до 767 тыс. в 1930-е. Основу же пушных заготовок до конца 1930-х гг. составляли белка, европейская норка, куница и лисица. В конце этого десятилетия начался промысел ондатры.

В годы Великой Отечественной войны заготовки шкурок были минимальными и не отражали ни структуры охотничьего хозяйства, ни состояния популяций охотничьих животных. Но даже в те годы продолжалось увеличение заготовок шкурок ондатры. С одной стороны, это объяснялось стремительным ростом численности грызуна, а с другой – легкостью его добычи, чем могли заниматься и школьники.

В послевоенные годы пушной промысел постепенно возрождается. Однако в его структуре происходят существенные изменения. На первое место выходят куница и акклиматизированная ондатра. Первая – в результате восстановления численности зверька в военные и первые послевоенные годы, когда запасы вида практически не использовались; вторая – вследствие успешного естественного и искусственного расселения. Продолжает сохранять важное значение и белка, однако заготовки ее шкурок сокращаются в 3–4 раза, что объясняется, прежде всего, изменениями, происходящими в структуре лесных насаждений, а именно, сокращении площади спелых и перестойных лесов. Всего в 1950-е гг. пушнины ежегодно заготавливали на сумму от 404 до 949 тыс. руб.

Охота на пушных зверей и заготовки их шкурок достигли расцвета в конце 1950-х – начале 1960-х гг., когда только куниц заготавливали в год более 3000 шкурок (см. табл. 57), а шкурок ондатры по 15–20 тыс. шт.

В конце 1960-х – начале 1970-х заготовки шкурок диких пушных зверей начинают сокращаться. Основные причины этого явления – низкие заготовительные цены на пушнину, что и повлекло за собой оседание ее у населения и «утечку» на так называемый «черный рынок».

Заготовки шкурок пушных зверей в Карелии (среднегодовые по пятилетиям, шт.)

Вид	1922–	1926–	1931–	1936–	1941–	1946–	1951–	1956–	1961–	1966–	1971–	1976–	1981–
	1925	1930	1935	1940	1945	1950	1955	1960	1965	1970	1975	1980	1985
Крот	–	–	19162	29273	8810	27955	19252	11325	31431	113501	14117	7346	9420
Белка	157934	200646	118361	91876	13958	38720	36057	296012	43858	15906	55569	2532	5046
Заяц-беляк	6738	22837	6155	9980	1288	2422	2901	2062	2171	857	911	427	1174
Ондатра	–	–	272	7270	9280	18436	20238	12716	8156	3238	2380	2948	6441
Лисица	777	482	633	674	261	469	559	591	664	451	194	119	78
Горностай	795	3278	1383	866	114	218	107	153	127	108	178	155	479
Хорь	596	396	362	655	74	248	268	400	319	143	105	80	215
Норка	1256	746	981	1088	92	316	178	356	286	588	1648	2664	6414
Куница	876	355	643	182	174	1374	2617	3122	2706	1863	1296	1203	990
Выдра	250	371	199	128	35	116	151	228	118	100	45	21	3

Изменения характера и направления охотничьего хозяйства, произошедшие за рассматриваемый период, не ограничились изменениями в структуре и интенсивности пушного промысла. Еще в предвоенные годы в республике началось восстановление численности лося, а в 1950-е гг. приступили к ограниченному использованию его популяции. Особенно популярной охота на лося стала в начале 1970-х гг., одновременно с быстрым ростом его численности. В эти же годы продукция охоты на лося приблизилась по стоимостному выражению к пушному промыслу, а затем намного превзошла последний, что сохраняется и поныне.

Как ни странно, это стало началом деградации охотничьего хозяйства. Для исправления положения предлагались разные методы. Некоторые из них определенно способствовали его поддержанию. В первую очередь это было закрепление охотничьих угодий за коллективами охотников. В результате в республике уже в конце 1970-х гг. значительная часть охотничьих угодий имела хозяев. Началось также закрепление участков этих охотничьих хозяйств и угодий так называемого Государственного резервного фонда за охотниками, занимающимися промыслом пушных зверей (по типу трапперских участков). Происходило это по следующей схеме: угодья на договорной основе на несколько лет передавались охотнику, и только он имел право на их территории добывать пушных зверей (на пернатую дичь и зайца на этих участках охота разрешалась и другим охотникам). В обязанности охотника входило проведение учета и биотехнических мероприятий и обязательная сдача определенного числа шкурок в заготовительные организации Карелпотребсоюза.

Такая система продержалась до начала 1990-х гг., когда начался общий распад охотничьего хозяйства, завершившийся в наши дни лицензированием права пользования «объектами животного мира в целях охоты». В результате уже сейчас многие лучшие охотничьи угодья переданы во владение крупным промышленным компаниям и частным лицам. Охота все более приближается к привилегированной форме отдыха, доступной далеко не всем гражданам республики.

Следствием этого, а также высокой платы за именные разовые лицензии на право производства охоты, но особенно за так называемые разрешения на охоту в пределах приписанных территорий (прежнее название «путевки» в охотничьи хозяйства) и прочих расходов (табл. 58) число охотников в Карелии сократилось по сравнению с 1970-ми гг. вдвое, 2004 г. их насчитывалось всего 12 тыс. человек, а в наши дни в составе Карельского республиканского общества охотников зарегистрировано около 5 тыс. человек.

Таблица 58

Плата за охоту в Республике Карелия в 2015 г., руб.

Вид дичи	Плата за лицензию (государству)	Плата за путевку (охотпользователю)
Лось:		
взрослый	1500	8500
сеголеток	750	5000
Кабан:		
взрослый	450	3000
сеголеток	225	2000
Бурый медведь	3000	7000
Бобр, барсук, куница	60	не установлена
Глухарь	100	по усмотрению охотпользователя
Тетерев	20	по усмотрению охотпользователя
Прочие виды дичи и пушного зверя	нет	нет

Мы не рассматриваем состояние охотничьего хозяйства в наше время и не прогнозируем его будущее, памятуя о том, что:

«Ходить бывает склизко
По камушкам иным,
Итак, о том, что близко,
мы лучше умолчим»

*А. Толстой «История
Государства Российского
от Гостомысла до Тимашева»*

Одновременно с изменениями, происходящими в охотничьем хозяйстве и использовании ресурсов охотничьих животных, изменялись взгляды на охрану животных и собственно меры охраны.

За обозримый советский и постсоветский периоды охрана охотничьих животных в Карелии носила преимущественно пассивный характер. Выражалось это в регламентировании сроков и способов охоты, временным запрещением добычи некоторых видов, изменениями Правил охоты и т. п.

Первые серьезные и практические шаги были предприняты в середине 1950-х гг., когда были созданы так называемые «егерские участки». Основными задачами этих территорий были регулярные учеты численности животных, их охрана, содействие естественному воспроизводству и регламентированная охота. В начале 1960-х гг. большинство егерских участков были преобразованы в охотничьи заказники, которые как и предшествующие им егерские участки находились в ведении Государственной охотничьей инспекции при Совете Министров Карельской АССР. Именно охотничьи заказники на долгие годы стали единственной реально действующей формой охраны и восстановления численности охотничьих животных. Они бы и оставались таковой, если бы не были нарушены основные принципы их создания и функционирования, о которых будет сказано ниже.

Охотничьи заказники как форма охраны животных известны на протяжении столетий. Они продемонстрировали высокую эффективность при ведении работ по охране редких и малочисленных видов воспроизводству и расселению животных. К сожалению, в последние десятилетия ограниченный штат егерской службы и несоблюдение режима переложного действия заказников далеко не всегда позволяли им в полной мере выполнять свое предназначение.

Всего в Карелии числится 16 охотничьих (зоологических) заказников регионального значения (Правила охоты..., 1999; Хохлова и др., 2000).

В последние годы Лаборатория зоологии Института биологии КарНЦ РАН провела специальные исследования по определению результативности действия заказников и оценке целесообразности их дальнейшего существования. Был также составлен проект сети новых временно охраняемых территорий охотничьего (зоологического) назначения (Данилов и др., 2000, 2003)

Особенности географического положения Карелии, обсуждавшиеся ранее, требуют дифференцированного подхода к планированию и созданию сети охраняемых природных территорий, в том числе и заказников. Прежде всего необходимо учитывать, что северная часть республики лежит в подзоне северной тайги, где преобладают сосновые леса, южная Карелия расположена в среднетаежной подзоне и леса здесь представлены преимущественно еловыми насаждениями.

Таежные подзоны на территории Карелии различаются не только по растительности, но и по видовому составу охотничьих животных, их численности, некоторым особенностям экологии (суточные перемещения, сезонные миграции, сроки размножения и др.). Существенно различны также распределение, плотность людского населения, размещение и характер населенных пунктов, особенности хозяйственной деятельности человека на севере и юге Карелии.

Данные обстоятельства убеждают в необходимости принципиально разного подхода при организации заказников на севере и юге республики; очевидно, что площади временно охраняемых территорий на севере должна быть в полтора – два раза больше, чем на юге.

Кроме того, в основу планирования размещения и организации заказников были положены следующие принципы:

1. Территориальный. Заказники следует размещать относительно равномерно по ландшафтным, зоогеографическим и административным единицам.

2. Функциональный. Основной задачей данных территорий является охрана животных в местах и во время размножения и выведения потомства (тока, места гнездования, отела), переживания неблагоприятных условий (зимовки птиц, зимние концентрации копытных), на путях миграций и в районах предмиграционных конгрегаций животных. Весьма существенна роль заказников в увеличении численности и расселении животных на соседние территории.

3. Переложный. Заказники – не заповедники, срок их действия ограничен, поэтому по истечении действия ограничений на пользование животным миром и выполнения задач временного заповедования этот режим переносится на ближайшую территорию, аналогичную прежней, где и организуется новый заказник; предшествующую же целесообразно перевести в статус охотничьего хозяйства.

В результате разработки проекта было также предложено Комитету по природным ресурсам по Республике Карелия и Карелохоуправлению обратить внимание на развитие заказников с выраженной специализацией, особенно тех, где основными охраняемыми животными являются лось и лесной северный олень на путях их миграций и зимовок.

С охраной животных и управлением их популяциями неразрывно связана проблема крупных хищников в охотничьем хозяйстве. Долгое время отношение к ним было крайне негативно.

Сто лет назад С. Благовещенский (1912), обсуждая сроки и способы охоты в Олонецкой губ., писал: «Конечно, такие хищники, как медведь, волк, хорек, рысь, лисица, должны оставаться вне всяких ограничений. Сюда же нужно отнести и росомуху, закон которой совсем не знает».

И в последующем, долгие годы параллельно с охраной небольшого числа видов пропагандировалась так называемая «борьба с вредными хищниками». Так М. Я. Марвин уже в 1959 г., завершая одну из глав своей книги, писал: «...крайне необходимо организовать в республике массовое уничтожение видов, причиняющих вред народному хозяйству, а именно: из хищных – волка, медведя, рыси и росوماхи...».

Постепенно, однако, трое из перечисленных видов получили статус охотничьих зверей, только волк остается «вне закона» и по все еще действующим правилам охоты подлежит уничтожению в течение круглого года.

Проблема крупных хищников, однако, не утрачивает актуальности и с исчезновением их из состава фаунистических комплексов, напротив, становится еще острее в связи с нарушением механизма функционирования экосистем и их биологической продуктивности.

Исследования, выполненные на Европейском Севере (в том числе и наши), показали, что роль крупных хищников в биоценозах зависит от сложности и многочленности последних. На севере, в простых сообществах лесотундры и северной тайги, где кормовые ресурсы хищников ограничены (особенно получение

животного белка), хищники находятся в тесной зависимости от состояния популяции одной из основных жертв; здесь же более жестко проявляется и сам эффект хищничества.

В сложных экосистемах южной тайги и смешанных лесов такая связь не столь очевидна. Это с высокой степенью достоверности подтверждается на примере бурого медведя: на севере – он активный хищник и его влияние на популяцию лося приближается к действию фактора лимитирующего; на юге – напротив, такой зависимости нет и хищничество медведя почти не ощущается. Эти особенности предопределяют неоднозначность стратегии управления популяциями разных видов в разных условиях существования.

Функционирование хищников в биоценозах в большой мере зависит от характера охотничьего использования популяций их жертв и степени антропогенной трансформации биотопов. При интенсивной эксплуатации популяций копытных (изъятие до 20 %, т. е. в размере годовичного прироста) баланс в системе «хищник-жертва» нарушается и влечет за собой, в первую очередь, сокращение численности копытных. Сохранение популяций последних на сбалансированном уровне требует либо жесткого регулирования численности хищников, либо сокращения лимита промыслового изъятия копытных.

Аналогична на первом этапе и схема изменений взаимосвязей в системе «хищник-жертва» при резкой антропогенной трансформации среды обитания животных, особенно при рубке леса на больших площадях, за которыми следует сокращение численности копытных. Однако по мере сукцессии лесной растительности восстанавливается и возрастает численность основной жертвы крупных хищников в северной и средней тайге – лося, а, следовательно, и баланс соотношения «хищник-жертва».

В заключение этого краткого обзора особенностей использования и охраны охотничьих животных следует подчеркнуть, что в современных условиях сильного воздействия человека на животных и среду их обитания, что наблюдается на всем Европейском Севере России, чрезвычайно важное значение приобретает определение интенсивности и масштабов антропогенных изменений среды обитания, ведущих к фрагментации биотопов и ландшафтов. Это особенно ощутимо на севере с его большими пространствами болот и заболоченных территорий, которые в совокупности с обширными сплошными вырубками создают безжизненные пространства, изолирующие популяционные группировки животных. В этой ситуации только система управления популяциями, построенная на знании экологии животных, их роли в биоценозах, может сохранить их на уровне, обеспечивающем самовоспроизводство на протяжении длительного времени.

Эта система должна включать, в первую очередь, организацию широкого мониторинга численности, распределения, половой и возрастной структуры популяций, их прироста, а также динамики этих показателей при разной напряженности эксплуатации ресурсов видов в разных эколого-географических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Абеленцев В. И.* Лесная куница: Украина и Молдавия // Соболь, куница, харза: размещение запасов, экология использование и охрана. М.: Наука, 1973. С. 186–193.
- Абрамов М. Д.* Разведение норок. М., 1961. 176 с.
- Адлерберг Г. П.* Хищные звери (Carnivora, Fissipedia) Арктики // Звери Арктики. Л., 1935. С. 265–452.
- Айрапетьянц А. Э.* Видовой состав и распределение млекопитающих // Звери Ленинградской области. Л., 1970. С. 19–46.
- Алгульян С. Г.* Питание и сезонные особенности образа жизни крымского барсука (*Meles meles tauricus* Ogn.) // Зоол. журн. 1940. Т. 19, № 3. С. 120–123.
- Альмов В. К.* Зверь «майи» // Карело-Мурманский край. 1931. № 9–10. С. 63–64.
- Альшиуль М. П.* Биология ондатры на Северо-Западе РСФСР и факторы, определяющие ее численность // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л., 1963. Вып. 2. С. 42–98.
- Альшиуль М. П.* Рациональные сроки и способы промысла ондатры в Северо-Западных областях РСФСР // Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 81–83.
- Альшиуль М. П.* Ондатра // Охотничьи звери и их промысел. М.: Лесная промышленность, 1970. С. 113–125.
- Ананьев В. А., Громцев А. Н., Карпин В. А. и др.* Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России. Петрозаводск, 2015. 190 с.
- Андреевская В. С.* Некоторые данные по размножению и постэмбриональному развитию кошачьих в Ленинградском зоопарке // Материалы Прибалтийской конф. Рига, 1964. С. 27–64.
- Анненков В. Г., Блюдник Л. В., Данилов П. И. и др.* Сравнительная характеристика зимних пастбищ лесного северного оленя в Восточной Финноскандии // Лесной северный олень Финноскандии. Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1989. С. 35–46.
- Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н. и др.* Звери Казахстана. Алма-Ата: Изд. АН КазССР, 1953. 536 с.
- Баранова А. И., Панченко Д. В., Холодова М. В. и др.* Генетическое разнообразие дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) в восточной части Кольского полуострова: полиморфизм контрольного региона мтДНК // Известия РАН. Серия Биологическая. 2016. № 6. С. 1–77.
- Белкин В. В.* Биология, состояние запасов и хозяйственное использование зайца-беляка в Карелии: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Петрозаводск, 1982. 22 с.
- Белкин В. В.* Экологическая структура популяции зайца-беляка в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 132–139.
- Белкин В. В.* Материалы к динамике численности зайца-беляка на Европейском Севере России // XXIX Междунар. конгресс биологов-охотоведов, 17–22 августа 2009 г. Сборник тезисов. М., 2009. С. 90, 91 (русск., англ.).
- Белкин В. В.* Экспансия зайца-русака на севере ареала и возможности его расселения // Биологические ресурсы. Ч. 1. Охотоведение. Киров, 2010. С. 98–100.
- Биарм.* Пушной промысел в Карелии // Вестник Карело-Мурманского края. 1925. № 1–2.
- Бибиков Д. И.* Волк и человек: состояние проблемы // Поведение волка (Сб. науч. трудов). М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980. С. 30–38.

Бибииков Д. И., Приклонский С. Г., Филимонов А. Н. Управление популяциями // Волк. М.: Наука, 1985. С. 562–571.

Битрих А. А. Охота и пушной промысел в лесах нашего Севера // Лесной журнал. 1926.

Благовещенский С. И. Охотничий промысел в Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1912 год. Петрозаводск, 1912. С. 51–84.

Благовещенский С. И. Истощены ли пушные богатства Карелии // Советская Карелия. 1930. № 1, 2. С. 17–21.

Блюдник Л. В., Данилов П. И., Марковский В. А. и др. О суточных и сезонных перемещениях лесного северного оленя в Карельской АССР (1986–1988 гг.) // Лесной северный олень Фенноскандии. Матер. 1 Сов.-Фин. симпоз. Петрозаводск, 1989. С. 47–54.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., 1965. 382 с.

Бондарев А. Я. Особенности размножения волков Алтайского края // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 89–90.

Бородина М. Н. Размножение бобров в бассейне рек Пры и Мокши по материалам наблюдений в природе // Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тез. докл. М.: Изд. МГУ, 1961. Ч. 2. С. 14–15.

Бутурлин С. А. О плодовитости лося // Охотн. газета. 1890. № 25. С. 392.

Вайман Л. М. Пушное дело в Карело-Мурманском крае // Вестник Карело-Мурманского края. 1924. № 11. С. 12–14.

Вайсфельд М. А. Экология горностая в холодный период года на Европейском Севере // Зоол. журн. 1972. Т. 51, № 11. С. 1705–1714.

Вайсфельд М. А. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. С. 73–115.

Варнаков А. Какому лесу нужен кабан? // Охота и охотничье хоз-во. 1978. № 1. С. 4–5.

Васенева А. Я. Размножение, половой и возрастной состав популяции выдры на Дальнем Востоке // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИ охот. хоз-ва и звероводства. 1976. Вып. 54/55. С. 9–18.

Ватолин Б. А. О популяции волка в Брянской области и регулировании ее численности // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 91–93.

Верещагин Н. К. Сколько же бурых медведей в СССР // Охота и охотничье хозяйство. 1972. № 11. С. 20–21.

Верещагин Н. К. Копытные звери Северо-Запада России в четвертичном периоде // Копытные Северо-Запада СССР. Л., 1979. С. 5–62.

Владимирская М. И. Экология белки на северном пределе ее распространения // Тр. Лапланд. гос. заповедника. 1948. Вып. 3. С. 125–244.

Владимирская М. И. Какие животные водятся на Кольской земле // Природа Мурманской области. Мурманск, 1964.

Владимирская М. И., Лебедев В. Д., Насимович А. А. Новые данные по экологии выдры // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 59, вып. 3. С. 14–24.

Волков А. Д. Рубки главного пользования и меры содействия естественному лесовозобновлению в лесах Республики Карелия. Петрозаводск, 1998. 52 с.

Воронин А. Подкормка кабанов силосом // Передовой опыт в охотничье-рыболовном хозяйстве. М., 1972. Вып. 3. С. 94–95.

Гагарин В. Г., Назарова Н. С. Результаты гельминтологических исследований лосей Мурманской и Ленинградской областей // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. 1965. Вып. 2. С. 219–230.

Геллер М. Х. Биология уссурийского енота, акклиматизированного на северо-западе европейской части СССР // Тр. НИИ сельск. хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1959. № 9. С. 115–124.

Гептнер В. Г. Барсук. Географическое распространение // Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967. С. 825–830.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк. 1961. Т. 1. 776 с.

Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 1. М., 1967. 1003 с.

Герасимов Ю. А. Зудневая чесотка диких лисиц // Тр. ВНИО. М., 1953. Вып. 13. С. 116–134.

Глушков В. М. Воспроизводство и продуктивность лося и их прогнозирование // Экология. 1987. № 6. С. 31–39.

Горшков П. К. Итоги и задачи изучения барсука в Волжско-Камском крае // Материалы итог. научн. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1970.

Горшков П. К. Температурный режим нор барсука // Матер. научн. совещ. зоологов пед. института. Владимир, 1973.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1992 г. Петрозаводск, 1993. С. 20–23.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1999 г. Петрозаводск, 2000. С. 66–70.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2008 г. Петрозаводск, 2009. С. 98.

Граков Н. Н. Филяроидоз и скрябингилез лесной куницы (*Martes martes* L.) и их влияние на состояние популяций этого вида // Тр. ВНИИ животного сырья и пушнины. М., 1962. Вып. 19. С. 298–314.

Граков Н. Н. Лесная куница на Европейском Севере СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 3. С. 73–81.

Граков Н. Н. Половая, возрастная структура и прирост популяции лесной куницы // Тр. ВНИИ животного сырья и пушнины. Киров, 1969. Вып. 22. С. 3–18.

Граков Н. Н. Лесная куница: Европейский Север // Соболь, куница, харза: размещение запасов, экология использование и охрана. М.: Наука, 1973. С. 143–154.

Граков Н. Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 108 с.

Граков Н. Н. Биотехния в системе управления популяциями охотничьих животных // Акклиматизация и биотехния в системе управления популяциями охотничьих животных. Киров, 2001. С. 12–16.

Грибова З. А. Материалы по размножению лесной куницы в Вологодской области // Тр. ВНИИ охотничьего промысла. Вып. 16. Вопросы биологии пушных зверей. 1956.

Григорьев Н. Д. К биологии размножения горностая *Mustela erminea* L. // Зоол. журн. 1938. Т. 17, № 5. С. 811–813.

Григорьев Н. Д., Егоров Ю. Е. К вопросу биоценологических связей американской норки с речной выдрой в Башкирской АССР // Тр. ВНИИ животного сырья и пушнины. Киров, 1969. Вып. 22. С. 26–32.

Григорьев Н. Д., Теплов В. П. Результаты исследования питания пушных зверей в Волжско-Камском крае // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанск. госуниверситете. 1939. Т. 56, вып. 1, 2. С. 101–195.

Громов Н. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1, 2. М.; Л., 1963. 1102 с.

Громцев А. Н. Основные экологические и лесохозяйственные последствия антропогенной трансформации лесов // Леса и их многоцелевое использование на северо-западе таежной зоны России. Петрозаводск, 2015. С. 61–76.

Гурина Н. Н. Оленеостровский могильник. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1956. 431 с.

Гурина Н. Н. История культуры древнего населения Кольского полуострова. СПб., 1997. 233 с.

Гусев О. К. Биотехния – ядро охотоведения // Охота и охотничье хозяйство. 1976. № 6. С. 1–2.

Дамберг Э. Ф. Охотничье хозяйство в Карелии // Охотник. 1928. № 11.

Данилкин А. А. Олени. М.: ГЕОС, 1999. 552 с.

Данилкин А. А. Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами). М.: ГЕОС, 2006. 366 с.

Данилкин А. А. Фермерское охотничье хозяйство. М.: Товарищество научных изданий, 2011. 132 с.

Данилов Д. Н. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и большим дятлом // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1937. Т. XLVI, вып. 5. С. 293–298.

Данилов П. И. Итоги обследования бобровых поселений средней и южной Карелии // Тез. докл. научн. конф. по итогам работ Института биологии Карел. фил. АН СССР за 1961 г. Петрозаводск, 1962. С. 133–134.

Данилов П. И. Некоторые итоги акклиматизации американской норки в Карелии // Научн. конф. по итогам работ ин-та биолог. Карел. фил. АН СССР за 1963 г. Петрозаводск, 1964. С. 104–105.

Данилов П. И. Когда самцы черного хорька становятся половозрелыми // Научн. конф. по итогам работ Ин-та биолог. Карел. фил. АН СССР за 1964 г. Петрозаводск, 1965. С. 35–37.

Данилов П. И. Влияние бобра на лесную растительность // Лесное хозяйство. 1967а. № 5. С. 76–78.

Данилов П. И. О питании речного бобра в условиях Северо-Запада РСФСР // Сб. науч.-техн. информации ВНИИ животн. сырья и пушнины. Киров, 1967б. Вып. 19. С. 76–79.

Данилов П. И. Некоторые данные по биологии и морфологии рыси // Зоол. журн. 1967в. Т. 46, № 4. С. 631–632.

Данилов П. И. О размножении лесной куницы в Карелии // Научн. конф. по итогам работ ин-та биолог. Петроз. гос. ун-та за 1966 г. Петрозаводск, 1967г. С. 26–28.

Данилов П. И. Сравнительно-экологическая характеристика семейства куньих в Карелии // Конф. молодых биологов Карелии. Петрозаводск, 1968. С. 34–36.

Данилов П. И. Акклиматизация и некоторые черты экологии американской норки в Карелии // Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1969а. Вып. 9. С. 148–158.

Данилов П. И. Биология выдры в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969б. С. 157–166.

Данилов П. И. Роль речного бобра в биоценозе // Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 82–83.

Данилов П. И. Акклиматизация и некоторые черты экологии канадского бобра в Карелии // Экология. 1972а. Вып. 5. С. 102–104.

Данилов П. И. Звероводческие хозяйства как источники акклиматизации американской норки в Карелии // Уч. зап. Петроз. гос. ун-та. Петрозаводск, 1972б. Т. 19, вып. 5. С. 129–138.

Данилов П. И. Появление кабана и косули в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974а. С. 158–160.

Данилов П. И. Характер использования территории некоторыми Carnivora // Первый Междунар. териол. конгр. М., 1974б. Т. 1. С. 175–176.

Данилов П. И. Распространение и численность копытных в Карелии // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1975а. С. 80–82.

Данилов П. И. Состояние резервата канадских бобров в Карельской АССР и его перспективы // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1975б. Вып. 21. С. 105–113.

Данилов П. И. Охотничьи территории некоторых видов кунных и кошачьих // Тр. Второго Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М., 1975в. С. 112–116.

Данилов П. И. Динамика ареала северного оленя в Карелии за последнее столетие // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев, 1975г. С. 69.

Данилов П. И. К истории распространения бобра в Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976а. С. 113–118.

Данилов П. И. Характер распространения и плотность популяций некоторых хищных зверей на северном пределе ареала // Биологические проблемы Севера. Зоология. Петрозаводск, 1976б. С. 97–99.

Данилов П. И. Новоселы карельских лесов. Петрозаводск: Карелия, 1979. 88 с.

Данилов П. И. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 120–135.

Данилов П. И. Ресурсы охотничьей фауны Карелии, их динамика и использование // Биологические ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 94–110.

Данилов П. И. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лося. М.: Наука, 1986. С. 87–104.

Данилов П. И. Демография бурого медведя в СССР // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988. С. 138–154.

Данилов П. И. Почему в Карелии мало лосей? // Охота и охотничье хозяйство. 1989. № 7. С. 12–14.

Данилов П. И. Лось и волк (анализ взаимоотношений на Северо-Западе СССР) // Третий Междунар. симпозиум по лосю. Тез. докл. Сыктывкар, 1990. С. 5.

Данилов П. И. Пространственная организация и территориальные взаимоотношения бурого медведя // Медведи в СССР. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1991а. С. 54–61.

Данилов П. И. Берлоги бурого медведя в СССР // Медведи СССР. Состояние популяций. Ржев, 1991б. С. 56–70.

Данилов П. И. Экологические основы охраны и рационального использования крупных хищников Северо-Запада России: Дис. ...докт. биол. наук. в форме научн. доклада. М., 1994. 69 с.

Данилов П. И. Состояние и динамика популяций ресурсных видов охотничьих зверей Карелии // Материалы III Междунар. симпоз. «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы», 16–20 июня 2002 г., Сортавала, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск, 2003. С. 49–57.

Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.

Данилов П. И. Динамика ареалов и численности охотничьих зверей Карело-Мурманского края // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Материалы симп. Петрозаводск, 2006. С. 56–63.

Данилов П. И., Андреев В. А., Марковский В. А. Состояние популяции канадского и европейского бобров в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974а. С. 144–151.

Данилов П. И., Анненков В. Г. Осенне-зимнее питание лося в Карелии и его влияние на древесно-кустарниковую растительность // Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975. С. 35–37.

Данилов П. И., Белкин В. В., Блюдник Л. В. и др. Млекопитающие // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. С. 135–139.

Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я. и др. Охотничьи животные Карелии (распространение, численность). Петрозаводск, 1996. 38 с.

Данилов П. И., Белкин В. В., Николаевский А. А. Методические рекомендации по организации и проведению учета бурого медведя // Ротапринт. Карельск. филиал АН СССР. Петрозаводск, 1985. 14 с.

Данилов П. И., Гурский И. Г., Кудактин А. Н. Размножение // Волк. М.: Наука, 1985. С. 378–389.

Данилов П. И., Зимин В. Б., Ивантер Э. В. Изменение фауны и динамика ареалов наземных позвоночных животных на Европейском Севере России // Биогеография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. Сер. биология. Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 82–86.

Данилов П. И., Зимин В. Б., Некрасов М. Д. О влиянии способов рубки леса на охотничьих животных // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 180–184.

Данилов П. И., Зимин В. Б., Смирнов Ю. А. и др. Животный мир // Карельская АССР. Природа. Хозяйство. Петрозаводск, 1986. С. 71–94.

Данилов П. И., Ивантер Э. В. Лесная куница в Карелии // Уч. зап. Петрозаводск. гос. унив. 1967. Т. 15, вып. 4. С. 179–197.

Данилов П. И., Ивантер Э. В. Итоги акклиматизации ондатры в Карелии // Проблемы ондатроводства. Киров, 1979. С. 235–237.

Данилов П. И., Ивантер Э. В., Белкин В. В., Николаевский А. А. Изменение численности охотничьих животных в Карелии по материалам зимних маршрутных учетов // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 128–159.

Данилов П. И., Ивантер Э. В., Белкин В. В. и др. Динамика популяций охотничьих животных Карелии // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы (Матер. второго Междунар. симп.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 5–13.

Данилов П. И., Ивантер Э. В., Зимин В. Б. Изменение зоогеографической структуры и пути формирования современной фауны наземных позвоночных Карелии // VIII Зоогеографическая конференция. М., 1979. С. 20–23.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я. Некоторые особенности морфологии и экологии европейского и канадского бобров на Северо-Западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 109–122.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В. и др. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 2001 году. Петрозаводск, 2001. 32 с.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В. и др. Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 2002 году. Петрозаводск, 2002. 31 с.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 200 с.

Данилов П. И., Марковский В. А. Сезонное распределение лося в Карелии. Пути охраны и восстановления численности // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы (Материалы 2-го Междунар. симп.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 48–52.

Данилов П. И., Новиков Г. А., Тимофеева Е. Ж., Иванов П. Д. Современное распространение некоторых видов зверей на Северо-Западе Европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. 1973. Т. 78, вып. 5. С. 5–21.

Данилов П. И., Панченко Д. В. Расселение и некоторые особенности экологии кабана за северным пределом его исторического ареала в европейской части России // Экология. 2012. № 1. С. 48–54.

Данилов П. И., Панченко Д. В. К истории лося на Европейском Севере России (от неолита до наших дней) // Вестник охотоведения. 2013. Т. 10, № 2. С. 123–136.

Данилов П. И., Панченко Д. В., Белкин В. В., Тирронен К. Ф. Роль вырубок в жизни охотничьих зверей на Европейском Севере России // Журн. фундаментальных и прикладных исследований «Естественные науки». № 3 (24). Астрахань, 2008. С. 16–20.

Данилов П. И., Пуллайнен Э., Хейкура К. и др. Лесной северный олень Восточной Фенноскандии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 124–138.

Данилов П. И., Русаков О. С. Особенности экологии черного хоря в Северо-Западных областях Европейской части СССР // Зоол. журн. 1969. Т. 48, № 9. С. 1383–1393.

Данилов П. И., Русаков О. С. Экология и промысел черного хоря в северо-западных областях европейской части СССР // Тр. ВНИИОЗ. Киров, 1972. Вып. 24. С. 113–126.

Данилов П. И., Русаков О. С. Значение оценки кормности угодий при относительных учетах охотничье-промысловых животных // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 174–179.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Региональные особенности динамики запасов экологии и хозяйственного использования горностая (Северо-Запад) // Колонок, горностаи, выдра. М., 1977. С. 79–92.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 164 с.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Северо-Запад европейской части СССР (региональный очерк) // Волк. М.: Наука, 1985. С. 479–483.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Бурый медведь. Северо-Запад Европейской территории России // Медведи. М.: Наука, 1993. С. 21–37.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. и др. Рысь Евразии: эколого-географическая характеристика по регионам. Северо-Запад России // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. М.: Наука, 2003. С. 31–52.

Данилов П. И., Тирронен К. Ф. Мониторинг популяции бурого медведя Северо-Запада России // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком. Матер. VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей. Торопецкая биологическая станция «Чистый лес», 17–21 сентября 2011 г. Великие Луки, 2011. С. 77–92.

Данилов П. И., Туманов И. Л. Репродуктивные циклы самцов некоторых куньих // Зоол. журн. 1972. Т. 51, № 6. С. 871–879.

Данилов П. И., Туманов И. Л. Репродуктивные циклы некоторых Mustelidae (Carnivora) на Северо-Западе СССР // Первый междунар. териол. конгресс. М., 1974. Т. 1. С. 176–177.

Данилов П. И., Туманов И. Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976а. 256 с.

Данилов П. И., Туманов И. Л. Экология европейской и американской норки на Северо-Западе СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976б. С. 118–144.

Данилов П. И., Туманов И. Л. Рост, развитие и особенности размножения бурого медведя // Медведи СССР. Состояние популяций. Ржев, 1991. С. 71–77.

Данилов П. И., Федоров Ф. В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России // Экология. 2015. № 3. С. 212–219.

Дёжкин В. В. Материалы к характеристике размножения европейских речных бобров (*Castor fiber L.*) // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1961. Вып. 12. С. 105–115.

Дёжкин В. В. Некоторые итоги многолетнего изучения динамики и хозяйственного использования воронежской популяции бобров // Вопросы экологии. Т. 6. Вопросы экологии наземных позвоночных. По материалам четвертой экол. конф. С. 54–56.

Дёжкин В. В. Пути и методы повышения продуктивности охотничьих угодий // Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий. М., 1969. С. 9–35.

Дёжкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр. М., 1986. 255 с.

Дребенцов В. С. Животный мир Мурманской области. Мурманск, 1959. 100 с.

Друри И. В. Дикий северный олень Советской Арктики и Субарктики. Л.; М.: Изд-во Главсевморпути, 1949. 79 с.

Друри И. В. Оленеводство. М.; Л.: Сельхозгиз, 1955. 255 с.

Друри И. В., Митюшев П. В. Оленеводство. М.; Л.: Изд. с/х. лит-ры, журналов и плакатов, 1963. 243 с.

Дунаева Т. Н. Экспериментальные исследования туляремии у диких животных (грызунов, хищных и насекомоядных) как основа изучения природных очагов этой инфекции // Зоол. журн. 1954. Т. 33, № 2. С. 296–318.

Дьяков Ю. В. Материалы по биологии размножения бобров хопёрской популяции // Тр. Хопёрского гос. заповедника. Вып. 5. Воронеж, 1961. С. 119–129.

Дьяков Ю. В. Бобры европейской части Советского Союза. М., 1975. 480 с.

Евдонина А. С. Материалы к изучению биологии и питания белки Ленинградской области // Промысловая фауна и охотничье-промысловое хозяйство. М.; Л., 1934. С. 50–75.

Евтихов С. А., Потелов В. А., Коленкин В. Д. Статистика добычи и распределение лося в Архангельской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 152–153.

Елина Г. А. Палеогеография поздне- и послеледниковья Восточной Фенноскандии // Важнейшие результаты научных исследований Карельского научного центра РАН. Тез. докл. юбилейной науч. конф. Карельского научного центра РАН, посвященной 275-летию Российской академии наук. Петрозаводск, 1999. С. 10–11.

Еськов Е. К., Кирьякулов В. М., Фомичев Ю. П. Биотехния в условиях возрастающего техногенного загрязнения среды обитания охотничьих животных // Вестник охотоведения. 2008. Т. 5, № 1. С. 64–74.

Жарков И. В. О классификации бобровых угодий в СССР // Biostatieteel julk. 1970. № 30.

Жульников А. М. Петроглифы Карелии: Образ мира и миры образов. Петрозаводск: Скандинавия, 2006. 224 с.

Жуков А. Ю. Формирование границ Карелии: крестьянское освоение территории и государство (XII–XVII вв.) // Границы и контактные зоны в истории и культуре Карелии и сопредельных регионов. Гуманитарные исследования. Вып. 1. Петрозаводск, 2008. С. 7–19.

Заблоцкая Л. В. Опыт регулирования численности лося в Приокско-Террасном заповеднике и на окружающей его территории // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1964. Сб. 1. С. 156–173.

Заблоцкая Л. В. Причины гибели лосей в различных географических районах // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Вып. 3. С. 105–129.

Заблоцкая Л. В. Использование автомаршрутного учета для изучения динамики зимних стойбищ копытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 45.

Заикин А. Г. Бобры в Ленинградской области // Охота и охотничье хозяйство. 1959. № 6. С. 23.

Заринов Р. З., Знаменский В. А. Численность, размещение и перспектива использования лосиного поголовья в ТАССР // Природные ресурсы Волжско-Камского края (животный мир). М.: Наука, 1964. С. 16–29.

Захаров М. Охотничья фауна в Карелии // Вестн. Мурманского края. 1923. № 42.

Захаров Р. С. Зимний маршрутный учет охотничьих животных в Мурманской области // Учеты охотничьих животных на больших территориях. Пушино, 1969. С. 31–38.

Зимин В. Б., Сазонов С. В. Отряд хищные птицы Falconiformes // Орнитофауна Карелии. Петрозаводск, 1993. С. 34–46.

Зыкова Л. Ю. Движения численности и некоторые сведения по экологии лося в Окском заповеднике // Биология и промысел лося. М., 1964. Вып. 1. С. 127–142.

Иванов А. Промысловая охота на зверей и птиц в Олонецкой губернии // Журн. охоты. 1876. Т. 5, № 2, приложение. С. I–VIII; № 3. С. XVII–XXXI.

Иванов П. Д. Кабаны под Ленинградом // Наша охота. Вып. 2. Л., 1962. С. 445–447.

Иванов П. Д. Волк // Охотничьи звери и их промысел. М.: Лесная промышленность, 1970. С. 68–71.

Иванов П. Д. Канадский бобр на Карельском перешейке Ленинградской области // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1975. Т. 1, вып. XXI. С. 114–120.

Иванов П. Д., Русаков О. С. Кабан // Охотничьи звери и их промысел. Л., 1970. С. 156–159.

Иванов П. Д., Туманов И. Л. Американская норка в Ленинградской области // Сб. науч.-техн. информации ВНИИОЗ. Киров, 1974. Т. 42. С. 24–27.

Ивантер Э. В. Состояние запасов и причины снижения численности ондатры в Карельской АССР // Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 27–28.

Ивантер Э. В. Материалы по размножению ондатры карельской популяции // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. Петрозаводск, 1966. Т. 14, вып. 3. С. 109–116.

Ивантер Э. В. Заяц-беляк в Карельской АССР // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969а. С. 137–156.

Ивантер Э. В. Материалы по биологии и численности лисицы в Карельской АССР // Уч. зап. Петрозаводск. ун-та. 1969б. Т. 17, вып. 4. С. 196–211.

Ивантер Э. В. К экологии белки в Карелии // Вопросы звероводства. Петрозаводск, 1971. С. 139–160.

Ивантер Э. В. К изучению барсука на северном пределе ареала // Тр. Гос. заповедника «Кивач». Вып. 2. Петрозаводск, 1973. С. 164–173.

Ивантер Э. В. Млекопитающие. Петрозаводск, 1974. 216 с.; 2-е изд. 1986. 3-е изд. 2001.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 318 с.

Ивантер Э. В. Закономерности и причины многолетних изменений численности лисицы в Карельской АССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М., 1979. С. 184–186.

Ивантер Э. В. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск, 2008. 295 с.; 2-е изд. 2014. 295 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В., Якимова А. Е. Статистический анализ многолетних изменений численности мелких млекопитающих северо-восточного Приладожья // Тр. Петрозаводского гос. ун-та. Петрозаводск, 2008. С. 5–24.

Ивантер Э. В., Лобкова М. П. Питание белки в Карелии и значение кормового фактора в изменениях ее численности // Вопросы растениеводства и животноводства Карелии. Петрозаводск, 1966. С. 100–108.

Ивантер Э. В., Марвин М. Я. Об итогах исследований фауны наземных позвоночных Карелии // Развитие науки в Карелии за 50 лет Советской власти. Петрозаводск, 1970. С. 175–180.

Ивантер Э. В., Троицкий Г. А. Охотничьи богатства северных лесов. Петрозаводск, 1967. 284 с.

Ильин И. И. Растительный и животный мир // Россия. Полное географическое описание нашего отечества. Озерная область. СПб., 1900. Т. 3. С. 46–69.

Иностранцев А. А. Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. СПб., 1882. 241 с.

Исаков Ю. А. Материалы по фауне млекопитающих средней и северной Карелии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1939. Т. 48, вып. 2/3. С. 37–50.

Каал М. И. Бурый медведь в Эстонии // Экология, морфология, охрана и использование медведей. Материалы совещ. М., 1972. С. 41–44.

Калецкая М. Л. Бурый медведь в Дарвинском заповеднике // Хищные млекопитающие. М., 1981. С. 47–57.

Калецкая М. Л. К экологии бурого медведя в Дарвинском заповеднике // Тр. Дарвин. гос. заповедника. 1973а. Вып. 11. С. 13–40.

Калецкая М. Л. Волк и его роль как хищника в Дарвинском заповеднике // Там же. 1973б. Вып. XI. С. 13–40.

Каньшиев В. Я. Особенности морфологии европейского (*Castor fiber* L.) и канадского (*Castor canadensis* Kuhl.) бобров в северо-западных областях России // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 2. С. 222–230.

Каньшиев В. Я., Никаноров А. С. Ресурсы канадского и европейского бобров (*Castor canadensis*, *C. fiber*) на Северо-Западе СССР и их хозяйственное использование // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988. С. 123–130.

Кеппен Ф. П. Письмо в редакцию // Природа и охота. 1882. № 11. С. 104–106.

Кеппен Ф. П. О прежнем и нынешнем распространении бобра в пределах России // Журнал м-ва нар. просвещения. Части 341–343, июнь–август. СПб., 1902. С. 330–368.

Кесслер К. Ф. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края преимущественно в зоологическом отношении. СПб., 1868. 114 с. (Прил. к Тр. 1-го съезда рус. естествоиспыт.).

Ким М. А. Хозяйство на лося в Сосновском государственном лесохозяйственном хозяйстве // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Вып. 3. С. 153–176.

Кириков С. В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Лесная зона и лесотундра. М., 1960. 156 с.

Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 346 с.

Кириис И. Д. Белка. Киров, 1973. 448 с.

Книзе А. А. Промысел лося в Карельской АССР и в Ленинградской области // Лось и его промысел. М.: Главпушнина, 1935. С. 125–154.

Кнорре Е. П. Экология лося // Тр. Печоро-Илыч. гос. заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1959. Вып. VII. С. 5–122.

Козтева Е. З., Морозов В. Ф. К экологии зайца-беляка на Северо-Западе РСФСР // Тр. ВНИИОЗ. 1972а. Вып. 24. С. 148–161.

Козтева Е. З., Морозов В. Ф. Состояние популяции лисицы и ее промысловое использование на Северо-Западе РСФСР // Тр. ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства. М., 1972б. Вып. 24. С. 170–181.

Козло П. Г. Динамика плодовитости лося (*Alces alces* L.) в Белоруссии // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 6. С. 925–933.

Козло П. Г. Эколого-морфологический анализ популяции лося. Минск: Наука и техника, 1983. 215 с.

- Козлов В. В.* Волки лесостепей Сибири и их истребление. Красноярск, 1966. 129 с.
- Колосов А. В., Лавров Н. П., Наумов С. П.* Биология промысловых зверей СССР. М., 1965. 510 с.
- Контримавичус В. Л.* Гельминтофауна кунных и пути ее формирования. М.: Наука, 1969. 432 с.
- Кончиц А. М.* Качественное и количественное состояние охотничье-промысловой фауны Центрального лесного заповедника // Тр. Центр.-лесн. заповедника. Вып. I. Смоленск, 1935. С. 127–148.
- Кончиц А. М.* Динамика годичных изменений численности охотничье-промысловой фауны Центрально-лесного заповедника // Тр. Центр.-лесн. заповедника. Вып. 2. Смоленск, 1937. С. 45–67.
- Копытов А., Копылов А.* Хорошие перспективы // Охота и охотничье хозяйство. 1962. № 2. С. 28.
- Корнеев О. П.* Выдра на Украине, ее экология и пути рационального использования // Научн. зап. Киевск. гос. ун-та. 1959. Т. 18, вып. 1.
- Корсакова И. Б.* Ондатра // Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров, 1973. С. 356–498.
- Корчмарь Н. Д.* Некоторые данные о распространении, биологии и хозяйственном значении барсука в Молдавии // Вопросы экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинев, 1962. С. 56–63.
- Котов В. А., Рябов Л. С.* Промысловые и ценные млекопитающие предгорных районов Краснодарского края // Тр. Кавказ. гос. заповедника. Майкоп, 1963. Вып. 7.
- Красовский В. П.* Реаклиматизация бобров на реке Хопре // Тр. Хопёр. гос. заповедника. Вып. 2. Воронеж, 1956. С. 73–96.
- Кудряшова Л. М.* Воздействие неблагоприятных погодных условий на плодовитость самок и выживаемость молодняка у лосей // Экология. 1980. № 5. С. 63–67.
- Кузнецов Б. А.* Биотехнические мероприятия в охотничьем хозяйстве. М., 1974. 224 с.
- Кулагин Н. М.* Лоси СССР. Л., 1932. 120 с.
- Куприянов А. Г.* Дикий северный олень Западной Сибири (биология, использование, охота): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 19 с.
- Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В.* Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
- Кутепов Н.* Императорская охота на Руси, конец XVIII и XIX век. СПб., 1911. Т. 5. 291 с.
- Лавров Л. С.* Опыт клеточного разведения бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. Вып. 1. М., 1938.
- Лавров Л. С.* Некоторые наследственные особенности воронежских бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. Вып. 2. Воронеж, 1948. С. 129–154.
- Лавров Л. С.* Канадские бобры в Карелии // Охота и охотничье хоз-во. 1965. № 9. С. 13–16.
- Лавров Л. С.* Бобры Палеарктики. Воронеж, 1981. 270 с.
- Лавров Л. С., Орлов В. Н.* Кариотипы и таксономия современных бобров (*Castor*, *Castoridae*, *Mammalia*) // Зоол. журн. 1973. Т. LII, № 5. С. 734–742.
- Лавров Н. П.* Географическое распространение, биология и хозяйственное значение косули в СССР // Труды по лесному опытному делу. Вып. VI. М., 1929. С. 49–82.
- Лавров Н. П.* Некоторые данные по питанию ондатры // Зоологический журнал. 1933. Т. XII, № 2.
- Лавров Н. П.* К биологии обычного хоря (*Putorius putorius* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44, вып. 7/8. С. 362–372.

Лавров Н. П. К биологии размножения горностая // Тр. Центр. лаб. биологии и охотн. промысла Наркомзага СССР. М., 1944. С. 124–150.

Лавров Н. П. Акклиматизация и реакклиматизация пушных зверей в СССР. М., 1946. 219 с.

Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М., 1957. 530 с.

Лавров Н. П. Итоги интродукции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в отдельные области СССР // Уч. зап. Моск. гос. заоч. пед. ин-та. Вып. 29. М., 1971. С. 101–160.

Лавров Н. П. Динамика ареала и численность бурого медведя в центральных и восточных областях Европейской части СССР за последние 40 лет // Тр. ВНИИОЗ. Вып. 25. 1975. С. 58–111.

Лавровский В. В. Питание волка и его значение на территории Окского биосферного заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. М., 1990. С. 53–108.

Ларин Б. А. Биотехния: Гл. 5. Рациональная эксплуатация и воспроизводство запасов промысловых животных. Гл. 6. Улучшение условий жизни промысловых животных // Охотоведение. Т. 1. Ч. 2. Киров, 1970. С. 125–152.

Лебле Б. Б. Пушные звери Архангельской области. Архангельск, 1953. 112 с.

Линг Х. И. Динамика продуктивности лося в Эстонии // Экология. 1973. № 4. С. 82–83.

Линг Х. И. Многоплодие самок лосей и продуктивность популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, № 4. С. 5–14.

Линевский А. М. Петроглифы Карелии. Петрозаводск, 1939. Ч. 1. 194 с.

Литвинов В. Ф. Болезни лося и кабана // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 150–151.

Лихачев Г. Н. Некоторые черты экологии барсука в широколиственном лесу Тульских засек // Сб. материалов по результатам изучения млекопит. в гос. заповедн. М., 1956. С. 72–94.

Лихачев Г. Н. Открытие века на Канозере // Живая Арктика. Апатиты, 1999. № 3, 4. С. 16–18.

Лобачев В. С., Честин И. Е., Губарь Ю. П. Численность бурого медведя в СССР // Медведи СССР, состояние популяций. Ржев, 1991. С. 145–158.

Ломанов И. К., Ломанова Н. В. Лось // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. М., 2004. С. 12–22.

Ломанова Н. В. Лось // Состояние ресурсов охотничьих копытных животных, медведей, соболя, бобра, выдры и их добыча в Российской Федерации в 2003–2008 гг. М., 2009. С. 5–15.

Ломанова Н. В. Лось (*Alces alces* L., 1758) // Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации. Пермь, 2011. С. 30–35.

Лопатин В. Д. Пастбищные возможности оленеводства в Карелии // Северный олень в Карельской АССР. М.; Л., 1962. С. 166–172.

Львов И. А. Классификация биотехнических мероприятий // Повышение продуктивности охотничьих угодий. М., 1984. С. 5–20.

Макарова О. А. Изменения в фауне копытных и хищных зверей Кольского полуострова за последнее столетие // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск, 1984. С. 12–20.

Макарова О. А., Ермолаев В. Г. Бурый медведь в Мурманской области // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 104–111.

Макарова О. А., Хохлов А. М. Рысь // Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск, 1990. С. 102–103.

- Мантейфель П. А.* К вопросу о размножении соболя в неволе // Пушное дело. 1928. № 10.
- Мантейфель П. А.* Биология размножения соболей и куниц // Бюлл. зоопарков и зоосадов СССР. 1933. № 2.
- Мантейфель П. А.* Собрать. М.; Л., 1934. 108 с.
- Мантейфель П. А., Ларин С. А.* Волк и его истребление. М.; Л.: Физкультура и спорт, 1949. С. 3–56.
- Марвин М. Я.* Акклиматизация ондатры в группе Кончезерских озер Карельской АССР // Тр. Карел. пед. ин-та. 1939. Т. I.
- Марвин М. Я.* Животный мир Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1951. 196 с.
- Марвин М. Я.* Млекопитающие Карелии. Петрозаводск, 1959. 238 с.
- Марковский В. А.* Лось и его промысел в Карелии // Оперативно-информационные материалы. Комплексные исследования биоресурсов Карелии. Петрозаводск, 1978. С. 4–6.
- Марковский В. А.* К морфологической характеристике лоса Карельской АССР // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 121–124.
- Марковский В. А.* Копытные Карелии (современное состояние популяции): Дис. ... канд. биол. наук (в виде научного доклада). Петрозаводск, 1995. 32 с.
- Марьин Е. М.* Лесохозяйственное значение недорубов, оставляемых при сплошных концентрированных рубках в условиях Карелии // Тр. КФАН СССР. Вып. 7. Петрозаводск, 1957. С. 26–45.
- Мельджюнайте С. А.* Куницеобразные хищники Литовской ССР, их биология, численность и хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1963. 22 с.
- Мерц П. А.* Волк в Воронежской области (экология хищника, организация борьбы) // Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехнические мероприятия). М.: МОИП, 1953. С. 117–135.
- Минаев А. Н.* Поведение лоса в условиях доместификации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.
- Мирутенко В. С.* Косуля (*Capreolus capreolus* L., 1758) // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. М., 2004. С. 33–38.
- Мирутенко В. С.* Косули (*Capreolus capreolus* L., 1758, *C. pygargus* Pall., 1771) // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. М., 2007. С. 28–32.
- Михель Н. М.* Ондатра на Кольском полуострове и в Карелии // Тр. НИИ полярн. земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Вып. 12. 1940.
- Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / Под общей ред. П. И. Данилова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 310 с.
- Монтонен М.* От оленьих просторов до оленьих гор. М.: Прогресс, 1986. 203 с.
- Монахов Г. И.* Миграции соболей в Восточной Сибири осенью и зимой 1961/62 г. // Тр. ВНИИ. Вып. 21. Киров, 1967. С. 88–100.
- Морозов В. Ф.* Уссурийский енот. М., 1951. 55 с.
- Морозов В. Ф.* Акклиматизация уссурийского енота (*Nyctereutes procyonoides*) как пример успешного преобразования фауны пушных зверей Европейской территории СССР // Зоол. журн. 1953. Т. 32, № 3. С. 524–533.
- Морозов В. Ф.* Белка // Охотничьи звери и их промысел. М., 1970а. С. 106–113.
- Морозов В. Ф.* Енотовидная собака // Охотничьи звери и их промысел. М., 1970б. С. 78–84.
- Морозов В. Ф.* Лесная куница // Охотничьи звери и их промысел. М., 1970в. С. 30–41.
- Насимович А. А.* Экология лесной куницы // Тр. Лапландск. гос. заповедн. Вып. 3. М., 1948а. С. 81–105.

Насимович А. А. Экология лисицы в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского заповедн. Вып. 3. М., 1948б. С. 37–79.

Насимович А. А. Очерк экологии горностая в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. Вып. 3. М., 1948в. С. 3–38.

Насимович А. А. Новые данные по экологии россомахи в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. Вып. 3. М., 1948г. С. 107–124.

Насимович А. А. Промысловые звери Центрального Алтая // Пушные богатства СССР. Вып. 1. М., 1949. С. 127–148.

Насимович А. А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 403 с.

Насимович А. А. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. С. 116–145.

Насимович А. А., Семенов-Тянь-Шанский О. И. Питание бурого медведя и оценка его роли как хищника в Лапландском заповеднике // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 4. С. 3–12.

Наумов С. П. Колебания численности у зайцев // Вопр. экол. и биоценол. Изд. ЛГУ, 1939. С. 40–82.

Наумов С. П. Экология зайца-беляка. М.: Изд. МОИП, 1947. 207 с.

Наумов С. П., Лавров Н. П. Основы биологии промысловых зверей СССР. М., 1941. 348 с.
Некрасов М. Д., Громцев Н. А., Гейзлер П. С. Лесной комплекс Карелии. Петрозаводск, 1979. 88 с.

Новиков Б. В. Россомаха. М., 1993. 135 с.

Новиков Г. А. Акклиматизация ондатры в юго-восточной Карелии // Тр. Бородинской биол. станции. 1936. Т. VIII, вып. 2.

Новиков Г. А. Европейская норка. Л., 1938. 178 с.

Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 3–180.

Новиков Г. А. Отряд зайцеобразные // Звери Ленинградской области. Л., 1970а. С. 84–105.

Новиков Г. А. Отряд хищные // Звери Ленинградской области. Л., 1970б. С. 178–266.

Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б. и др. Некоторые особенности популяции бурых медведей Ленинградской области // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 6. С. 885–899.

Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б. и др. Звери Ленинградской области. Л., 1970. 359 с.

Новиков Г. А., Тимофеева Е. К. К экологии зайца-беляка на северо-востоке Ленинградской области // Охотничье-промысловые звери. Вып. 1. М.: Россельхозиздат, 1965. С. 178–196.

Новиков Г. А., Тимофеева Е. К. Некоторые аспекты динамики численности и географического распространения лося и кабана // Копытные фауны СССР. М., 1975. С. 14–15.

Нормативы основных биотехнических мероприятий. М., 1986. 38 с.

Мониторинг и сокращение биоразнообразия гаёжных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск, 2010. 310 с.

Обтемперанский С. И. Сравнительный анализ питания енотовидной собаки, лисицы и барсука в Воронежской области // Бюлл. об-ва естествоиспытателей при Воронеж. ун-те. 1956. Т. 10. С. 98–100.

Обухова А. Д., Шахназаров Г. М. О нормах кормления животных семейства кошек // Тр. Московского зоопарка. М., 1949. Т. 4. С. 180–219.

Овсюкова Н. И. Гельминтозы лосей, пятнистых оленей и кабанов // Охотоведение. М.: Лесная промышленность, 1976. С. 143–165.

- Овсянников Н. Г., Бибииков Д. И.* Экологический подход к проблеме волка // Экология, поведение и управление популяциями волка. Сб. науч. тр. М., 1989. С. 115–130.
- Огнев С. И.* Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.; Л., 1947. Т. V. 809 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Озерецковский Н. Я.* Путешествия по озерам Ладожскому и Онежскому. СПб., 1792. (цит. по изд.: Петрозаводск: Карелия, 1989. 208 с.).
- Осмоловская В. И.* К биологии барсуков по материалам Московского зоопарка // Бюл. МОИП. 1948. Т. 53, вып. 2. С. 37–49.
- Охотничьи звери и их промысел в северо-западных областях СССР. М., 1970. 176 с.
- Павлинин В. Н.* Материалы по изменчивости американской норки на Урале // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Вып. 29. Свердловск, 1962. С. 97–119.
- Павлов М. П.* О размножении речной выдры // Сб. науч.-техн. информации ВНИИЖП. Вып. 10. Киров, 1964. С. 59–64.
- Павлов М. П.* Биотехния и ее роль в охотничьем хозяйстве // Охотничье хозяйство СССР. М.: Лесная промышленность, 1973. С. 407.
- Павлов М. П., Язан Ю. П.* Случай многоплодия у лосей // Биология и промысел лося. Вып. 3. М.: Россельхозиздат, 1967. С. 335–336.
- Пажетнов В. С.* Некоторые этолого-экологические особенности бурого медведя // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 187–194.
- Пажетнов В. С.* Формирование пищевого поведения у бурого медведя // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. М.: Наука, 1981. С. 9–11.
- Пажетнов В. С.* Экологические основы охраны и управления популяциями бурого медведя центральной части Европейской России: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М., 1993. 48 с.
- Панченко Д. В., Тирронен К. Ф., Данилов П. И., Баранова А. И., Холодова М. В.* Дикий северный олень Карелии и Кольского полуострова: (статус, управление, сохранение) // Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования». Петрозаводск, 2016. С. 108–109.
- Паровицков В. Я.* Изменения ареалов и новые данные о границах распространения некоторых млекопитающих севера европейской части СССР // География населения наземных животных и методы его изучения. М., 1959.
- Паровицков В. Я.* Враги речного бобра // Тр. Воронежского гос. заповедника. Вып. IX. Воронеж, 1960. С. 99–100.
- Паровицков В. Я.* О биологии россомахи и выдры // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 8. С. 1251.
- Пастушенко М.* Юбилейный пушной аукцион // Охота и охотничье хозяйство. 1969. № 4. С. 4–5.
- Пастушенко М.* 75-й аукцион // Охота и охотничье хозяйство. 1977. № 6. С. 8–10.
- Перовский М. Д.* Потенциальная плодовитость лося в различных ландшафтах // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР, 1-я Всесоюз. конф. Киров, 1974. С. 105–106.
- Перовский М. Д.* Плодовитость лосей в различных ландшафтных зонах европейской части России // Охотоведение. Использование и охрана лесных копытных. М.: Лесная промышленность, 1976. С. 5–23.
- Петрашев В. В.* Пути повышения эффективности биотехнических мероприятий // Повышение продуктивности охотничьих угодий. М., 1984. С. 30–41.
- Петрашев В. В.* Начала нооценологии. Наука о восстановлении экосистем и создании нооценозов. М., 1998. 227 с.

Плеске Ф. Д. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. СПб., 1887. 538 с.

Поляков И. С. Зоогеографическая поездка в Олонецкую губернию // Изв. Рус. географ. об-ва. 1871. Т. 7, вып. 3. С. 125–130.

Поляков И. С. Сообщения о фауне Олонецкой губернии // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1873. Т. IV. Вып. 1.

Попов В. А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison* Br.) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР. Казань, 1949. 140 с.

Порчинский И. О фауне позвоночных Гдовского уезда Петербургской губернии // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1872. Т. 2. С. 371–402.

Поспелов С. М. Лесохозяйственное значение птиц и млекопитающих Лисинского лесного массива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1950.

Приклонский С. Г., Червонный В. В. О плодовитости лося в центральных областях европейской части РСФСР // Экология. 1970. № 2. С. 100–101.

Правила охоты – Приложение к Приказу Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 16 ноября 2010 г. № 512.

Проблемы ондатроводства. Материалы к научно-производственной конф., посвященной пятидесятилетию начала работ по акклиматизации ондатры в СССР. Киров, 1979. 363 с.

Пуллиайнен Э., Данилов П. И., Хейкура К. и др. Сезонные перемещения дикого лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus* Lönbn.) в районе Кухмо (Финляндия) – Каменное озеро (СССР) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 139–151.

Равдоникас В. И. Наскальные изображения Онежского озера. Ч. I. Неолитические стоянки Восточного берега Онежского озера. М.; Л., 1936. 231 с.

Равдоникас В. И. Наскальные изображения Белого моря. Ч. II. М.; Л., 1938. 167 с.

Р-въ П. Охота в Пудожском уезде // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1866 г. Петрозаврдск, 1866. С. 55–58.

Рогачев К. Лоси // Охотничья газета. 1911. № 18. С. 216.

Рубецкая, Щербаков, Зейдель. К биологии европейской норки (*Mustela lutreola* L.) в Московском зоопарке // Бюлл. зоопарков и зоосадов. М., 1933. № 10.

Руковский Н. Н., Куприянов А. Г. О ранневесеннем питании бурого медведя на Онежском полуострове // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 2. С. 311–312.

Русаков О. С. Полезные звери и птицы // Защита растений от вредителей и болезней. Вып. 2. 1965. С. 36–37.

Русаков О. С. Распространение, ресурсы и хозяйственное использование копытных в северо-западных областях Европейской части СССР // Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий. М., 1969. С. 149–169.

Русаков О. С. Горностай, ласка, черный хорь, барсук // Охотничьи звери и их промысел. М., 1970. С. 41–53, 61–65.

Русаков О. С. Динамика численности и ареал кабана в северо-западных областях Европейской части СССР // Материалы конф. ВНИИОЗ. Вопросы экологии. Киров, 1972. Ч. 2. С. 123–126.

Русаков О. С. О роли и некоторых адаптивных особенностях копытных в экосистемах Северо-Запада СССР // Тез. докл. VII Всесоюз. зоогеограф. конф. М., 1979а. С. 271–273.

Русаков О. С. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // Копытные Северо-Запада СССР. Л., 1979б. С. 63–293.

Русаков О. С. Особенности размножения кабана в северо-западных областях СССР // Копытные фауны СССР. М., 1980. С. 199–200.

Русаков О. С. К реакклиматизации лесного северного оленя на северо-востоке Ленинградской области // Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы I Сов.-Финл. симп., 30 мая – 3 июня 1988 г. Петрозаводск, 1989. С. 112–116.

Русаков О. С., Тимофеева Е. К. Кабан. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 207 с.

Рыковский А. С. Биотехнические мероприятия // Основы охотустройства. М., 1966. С. 174–206.

Рымарева Е. К. К биологии рыси // Бюлл. зоопарков и зоосадов. М., 1933. № 3. С. 21–27.

Рябов Л. С. Волк в Воронежской области // V съезд Всесоюз. териолог. об-ва АН СССР (29 января – 2 февраля 1990, г. Москва). М., 1990. С. 107–108.

Саблина Т. Б. Питание северного оленя на карельском побережье Белого моря // Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы I Сов.-Финл. симп., 30 мая – 3 июня 1988 г. Петрозаводск, 1989. С. 26–29.

Савватеев Ю. А. Залавруга. Археологические памятники низовья реки Выг. Ч. I. Петроглифы. Л., 1970. 444 с.

Савватеев Ю. А. Наскальные рисунки Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1983. 216 с.

Саковец В. И. Лесохозяйственная характеристика разрозненного лесоэксплуатационного фонда лесов южной Карелии // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1977. С. 136–140.

Саковец В. И., Германова Н. И., Матюшкин В. А. Экологические аспекты гидролесомелиорации в Карелии. Петрозаводск, 2000. 154 с.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1941. 316 с.

Сегаль А. Н. История северного оленя и оленеводства в Карелии // Северный олень в Карельской АССР. Гл. III. М.; Л., 1962. С. 41–57.

Сегаль А. Н., Орлова С. А. Появление бобров в Карелии // Зоол. журн. 1961. Т. 40, № 10. С. 1580–1583.

Семенов Б. Т. Ареал речного бобра в Архангельской области и перспективы промышленного использования его поголовья // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1975. Вып. XXI. Т. 1. С. 90–98.

Семенов Б. Т. Речной бобр в Архангельской области // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та охотничьего промысла. 1951. Вып. 2.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. Вып. I. М., 1938. С. 177–216.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского заповедника. Вып. II. М., 1948. С. 91–162.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Звери Мурманской области. Мурманское книжн. изд-во, 1982. 175 с.

Силантьев А. А. Обзор промысловых охот в России. СПб., 1898. 619 с.

Сицко А. Бурый медведь: ресурсы, рациональный промысел // Охота и охотничье хозяйство. 1983. № 11. С. 6–7.

Скалон В. Н. Сущность биотехнии // Биологические науки. Алма-Ата, 1971. Вып. I. С. 165–175.

Скуматов Д. В. Европейская норка в России (современное состояние и перспективы сохранения в условиях охотничьего промысла): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2005. 23 с.

Соколов Е. А. Охотничьи животные. Вып. 1: корма и питание промысловых зверей и птиц. М., 1949. 255 с.

- Соловьев В. А.* Бобры в Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1973. 126 с.
- Соловьев В. А., Тюрнин Б. Н.* Некоторые особенности биологии речного бобра в отдельных северных популяциях // Уч. зап. Рязанского гос. пед. ин-та. Т. 105. Рязань, 1971а. С. 95–109.
- Соловьев В. А., Тюрнин Б. Н.* Результаты восстановления речного бобра в бассейнах рек Вычегды, Сысолы и Лузы // Уч. зап. Рязанского гос. пед. ин-та. Т. 105. Рязань, 1971б. С. 126–135.
- Сосновский Г. Г.* Об охоте в Карело-Мурманском крае // Карело-Мурманский край. 1927. № 5/6.
- Сосновский Г. Г.* По медвежьему следу. Петрозаводск, 1970. 155 с.
- Старков И. Д.* Биология разведения соболей и куниц. М., 1947. 132 с.
- Стоянова В. К., Сваринская В. Г.* Наблюдения за рысями в Рижском зоосаде // Матер. Прибалтийской конф. Рига, 1964. С. 21–25.
- Строганов С. У.* Определитель млекопитающих Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1949. 199 с.
- Строганов С. У.* Звери Сибири. Хищные. Новосибирск, 1962. 458 с.
- Строгонова А. С.* Материалы по экологии белки в Ленинградской области // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 7, вып. 3. С. 263–291.
- Сулкава С., Эркинэро Э., Хейкура К., Линдгрэн Э., Пуллиайнен Э.* Изучение питания лесного северного оленя на основании анализа экскрементов // Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы I Сов.-Финл. симп., 30 мая – 3 июня 1988 г. Петрозаводск, 1989. С. 29–34.
- Теплов В. П.* О причинах гибели лосей и факторах, влияющих на её интенсивность // Зоол. журн. 1948. Т. 27, № 1. С. 78–85.
- Теплов В. П.* К зимней экологии россомахи в районе Печоро-Илычского заповедника // Бюлл. МОИП. отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 1. С. 3–11.
- Теплов В. П.* Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Илыч. гос. заповедника. Вып. 8. Сыктывкар, 1960. С. 5–221.
- Терновский Д. В.* Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае. Новосибирск, 1958. 138 с.
- Терновский Д. В.* Исследование репродуктивного цикла у горностая // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Вып. 3. Свердловск, 1972. С. 31–33.
- Терновский Д. В.* Биология куницеобразных (Mustelidae). Новосибирск: Наука, 1977. 279 с.
- Тимофеева Е. К.* Очерки экологии млекопитающих. Отряд парнокопытные // Звери Ленинградской области. Л., 1970. С. 270–322.
- Тимофеева Е. К.* Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л., 1974. 167 с.
- Тимофеева Е. К.* Косуля. Л.: ЛГУ, 1985. 224 с.
- Томилова Т. П.* Экологические основы использования ресурсов зайца-беляка в лесной зоне Европейской части РСФСР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1981. 23 с.
- Томме М. Ф., Ксанфопуло О. И., Семеновская Н. М.* Минеральный состав кормов СССР. 1948.
- Тренин В. В.* Особенности репродукции видов семейства Pinaceae Linde в условиях северо-запада таежной зоны России (на примере Карелии): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 34 с.

- Троицкий Г. А.* Лоси Карелии. Петрозаводск, 1972. 71 с.
- Туманов И. Л.* Распространение и численность норки в северо-западных областях РСФСР // Материалы к научн. конф., посвящ. 50-летию ВНИИОЗ. Киров, 1972. Т. 1. С. 113–115.
- Туманов И. Л.* Уссурийский енот – перспективный вид для клеточного разведения // Биология и патология клеточных пушных зверей. Тез. докл. II Всесоюзн. конф. по звероводству. Киров, 1977. С. 110.
- Туманов И. Л.* Некоторые особенности размножения бурого и белого медведей в неволе // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. М., 1981. С. 59–61.
- Туманов И. Л.* О некоторых репродуктивных особенностях хищных млекопитающих // Вестник зоологии. 1984. № 6. С. 55–60.
- Туманов И. Л.* Статус и стратегия охраны европейской норки на северо-востоке ее ареала // Материалы III Междунар. симп. «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы», 16–20 июня 2002 г., г. Сортавала, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск, 2003. С. 198–201.
- Туманов И. Л., Терновский Д. В.* Проблема европейской норки // Материалы 8-й Всесоюзн. конф. по природной очаговости болезн. животных и охране их численности. Киров, 1972. Т. 2. С. 134–135.
- Туркин И. В., Сатунин К. А.* Звери России. СПб., 1900. Т. I. 506 с.
- Туркин Н. В., Сатунин К. А.* Звери России. М., 1902. 506 с.
- Улитин А. А.* Предисловие к книге «Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР» // Павлов М. П. «Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР». Киров, 1999. С. 5–10.
- Ушаков И. Ф.* Кольская земля: очерки истории Мурманской области в дооктябрьский период. Мурманск: Кн. изд-во, 1972. 672 с.
- Фадеев Е. В.* Естественное и искусственное расселение кабана в Европейской части РСФСР // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1970. № 1. С. 28–34.
- Фадеев Е. В.* Динамика ареала кабана в Европейской части СССР // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров, 1974. С. 119–120.
- Фадеев Е. В.* Динамика ареала кабана // Охота и охотничье хоз-во. 1979. № 2. С. 14–15.
- Федюшин А. В.* Речной бобр. М., 1935. 356 с.
- Филонов К. П.* Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение. М.: Лесная промышленность, 1977. 229 с.
- Филонов К. П.* О численности бурого медведя, волка и рыси в Европейской части РСФСР // Хищные млекопитающие. М., 1981. С. 5–25.
- Филонов К. П.* Лось. М.: Лесная промышленность, 1983. 248 с.
- Филонов К. П.* Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.: Наука, 1989. 253 с.
- Филонов К. П., Калецкая М. Л.* Лось и волк в Дарвинском заповеднике // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 12. С. 1893–1900.
- Флинт В. Е., Чугунов Е. Д., Смирин В. М.* Млекопитающие СССР. М., 1965. 437 с.
- Фолитарек С. С.* Теоретические основы биотехнии и обзор работ Карасукской биотехнической станции // Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск, 1980. С. 8–81.
- Фомичева Н. И.* О питании речного бобра в весенне-летний период // Тр. ВНИИЖП. Вып. 17. 1958. С. 117–122.
- Фомичева Н. И.* Размножение речного бобра // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Вып. 3. М., 1959. С. 5–15.

- Формозов А. Н.* Колебания численности промысловых животных. Л., 1935. 107 с.
- Формозов А. Н.* Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М., 1946. 141 с.
- Хадарин Н.* Пять медвежат // Охота и охотничье хозяйство. 1959. № 1. С. 61.
- Хантер Д.* Охотник. М.: Географгиз, 1960. 224 с.
- Хафтен Я. Ван.* Исследования экологии лисицы в Нидерландах // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970.
- Хахин Г. В.* Бобр бассейна реки Клязьмы и его рациональное использование // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Т. 1, вып. 21. Воронеж, 1975. С. 121–125.
- Хейкура К., Линдгрен Э., Пуллиайнен Э. и др.* Величина и структура стад Кухмо-Каменноозерской территориальной группировки (1985–1987 гг.) // Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы I Сов.-Финл. симп., 30 мая – 3 июня 1988 г. Петрозаводск, 1989. С. 63–68.
- Херувимов В. Д.* Лось (сравнительные исследования на примере тамбовской популяции). Воронеж, 1969. 432 с.
- Хлебович В. К.* Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 1. М., 1938. С. 43–136.
- Холостов В. Г.* Кабан в Архангельской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. LXI, вып. 4. М., 1956. С. 82.
- Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н.* Особо охраняемые природные территории Карелии 2-е изд., перераб. и доп. Петрозаводск, 2000. 310 с.
- Царев С. А.* Кабан. Социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). Вып. 3. М.: Центрохотконтроль, 2000. 114 с.
- Чарнолуцкий В. В.* Заметки о пастьбе и организации стада у лопарей // Материалы комиссии экспедиционных исследований. 1930. 74 с.
- Червоный В. В.* Региональные особенности размножения, гибели и возрастной структуры населения лося в Европейской части // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 31.
- Чиркова А. Ф.* Распространение зудневой чесотки среди лисиц в СССР в связи с географическими факторами // Зоол. журн. 1957. Т. 36, № 5. С. 773–786.
- Чиркова А. Ф.* Лиса (биология, практическое значение) // Млекопитающие Советского Союза. М., 1967. Т. 2, ч. 1. С. 343–383.
- Чиркова А. Ф.* Динамика заготовок и ресурсов обыкновенной лисицы в лесной зоне и на северных окраинах СССР // Тр. ВНИИ охотничьего хоз-ва и звероводства. Вып. 25. 1975.
- Численность и промысел лося в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 161–173.
- Шахматова В. И.* Гельминты куньих Карелии и цикл развития *Taenia intermedia Rudolphi*, 1809: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1964.
- Шварц С. С.* Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969. 198 с.
- Ширинский-Шихматов А. А.* По медвежьим следам // Охота на медведей. М., 1997. С. 17–20.
- Шмит Э.* О жизни волка // Охота и охотничье хозяйство. 1973. № 3. С. 20–21.
- Юргенсон П. Б.* Возможность хозяйственного использования лося // Боец-охотник. 1932. № 9–10. С. 6–8.
- Юргенсон П. Б.* Биологические основы дичеразведения. М.; Л.: КОГИЗ, 1934. 60 с.
- Юргенсон П. Б.* Лось в центральных районах Европейской части СССР // Лось и его промысел. М., 1935. С. 5–102.

Юргенсон П. Б. О влиянии лесной куницы на численность белки в северной тайге // Зоол. журн. 1954. Т. 33, № 1. С. 166–173.

Юргенсон П. Б. К методике количественного учета зайца-беляка // Сб. материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. Изд. МСХ СССР, 1956.

Юргенсон П. Б. Выдры. Биология. Практическое значение // Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967. С. 869–882.

Юргенсон П. Б. Охотничьи звери и птицы. М.: Лесная промышленность, 1968. 308 с.

Юрковская Т. К., Елина Г. А. Восстановленная растительность Карелии на геоботанических и палеокартах. Петрозаводск, 2009. 136 с.

Язан Ю. П. Повинна ли куница в сокращении численности белки? // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 4. С. 633–635.

Язан Ю. П. Прирост популяции бобров в бассейне Верхней Печоры // НТИ ВНИИЖП. Вып. 5 (8). 1963. С. 268–276.

Язан Ю. П. Охотничьи звери Печорской тайги. Киров, 1972. 383 с.

Язан Ю. П., Кнорре Е. П. Проблема хозяйственного использования лосей в СССР // Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедника. Вып. 11. 1964. С. 7–18.

Язвиков Л. Н. Итоги геоботанического обследования оленьих пастбищ в Кестеньгском районе Карельской АССР // Тр. сельхозсекции КНИИ. Т. 1, вып. 1. Петрозаводск, 1934. С. 114–126.

Якимова А. Е. Мелкие млекопитающие в питании хищников Европейской тайги // Уч. зап. ПетрГУ. 2012. Т. 1. С. 32–36.

Allen D. L. Our wildlife legacy. New York. Funk & Wagnals. 1962. 422 p.

Anderson Z. Beaver: A new prey of wolves in Latvia? Comparison of winter and summer diet of *Canis lupus* Linnaeus, 1758 // Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. 1999. N 4. P. 103–108.

Audy M. C. Le cycle sexuel saisonnier du male des Mustelides Europeens // Gen. and Comp. Endocrinol. 1976. Vol. 30, N 1. P. 117–127.

Ballard W. B., Spraker T. H., Taylor K. P. Causes of neonatal moose calf mortality in south Central Alaska // J. Wildlife Manag. 1981. Vol. 45, N 2. P. 335–342.

Banfield A. W. F. A revision of the reindeer and caribou, genus Rangifer // Bull. Nat. Museum Canada. 1961. Vol. 177. P. 1–137.

Bickel E. Zucht kanadischer Biber, *Castor canadensis* Kuhl, 1819, in Kleingehagen // Säugetieierkundliche Mitteilungen (München). 1970. Band 18, N 1. S. 38–41.

Bo T. Gaupe, ensom katt pa vandrings nordover // Ottar. Tromso, 1993. N 3. P. 10–16.

Boitani S. Predation and moose population dynamics: a critique // J. Wildl. Manage. 1992. Vol. 56, N 1. P. 116–127.

Brand Chr. J., Keith L. B., Fischer Ch. A. Lynx responses to changing snow shoe hare densities in Central Alberta // J. Wildlife Manag. 1976. Vol. 40, N 3. P. 416–428.

Brenner F. J. Spatial and energy requirements of beavers // Ohio J. Sci. 1967. Vol. 67 (4). P. 242–246.

Canivenc R. A study of progestation in the European badger (*Meles meles* L.). Comparative biology of reproduction in mammals. London, 1966.

Canivenc R., Bonnin-Laffargue M., Relexans M.-C. Cycles genitiaux de quelques mustellides europeens. Cycles genit. mammifer sauvages. 1968. Ser. physiol., 1.

Cederlund G. N., Bergstrom R., Sandegren F. Winter activity patterns of females in two moose populations // Can. J. Zool. 1989. Vol. 67, N 6. P. 1516–1522.

Cederlund G. N., Okarma H. Home range and habitat use of adult female moose // J. Wildlife Manag. 1988. N 2. P. 336–343.

- Cederlund G., Markgren G.* The development of the Swedish moose population, 1970–1983 // Swedish Wildlife Research, Supplement. 1987. Vol. 1. P. 55–62.
- Chitty D.* Animal numbers and behaviour // Fish and Wildlife. Longmans Canada Limited. 1964.
- Cleeland B.* Adaptable mink // Animals. 1970. Vol. 13, N 4. P. 186–187.
- Dahl E.* Historical aspects of Swedish moose management // Meddelelser fra norsk viltforskning. 1979. Vol. 3, N 8. P. 49–59.
- Danell K.* Introduction of aquatic rodents: lessons of the *Ondatra zibethicus* invasion // Wildlife biology. 1996. Vol. 2. P. 213–220
- Danilov P. I.* Population dynamics of moose in USSR // Swedish Wildlife Research Suppl. 1. 1987. P. 503–523.
- Danilov P. I.* The brown bear in Soviet Karelia // Trans. the 19th IUGB Congress. Trondheim. 1990. P. 566–572.
- Danilov P.* Moose and wolf // Alces. Supplement 1, A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose. 1992a. P. 219.
- Danilov P.* The brown bear of the North-West of Russia // Ninth Intern. Bear Confer. Missoula. MT. Abstracts. Sess. 4. 1992b. P. 1.
- Danilov P. I.* Spatial structure of the brown bear population in the Russian European North // Tenth Intern. Confer. On bear research and management. Abstr. Mora. Sweden. 1995. P. 16.
- Danilov P.* How the brown bear uses the territory in the Russian European taiga // 11th Intern. Confer. on Bear Research and Management. Knoxville, USA. 1998. P. 18.
- Danilov P.* The spatial distribution of the brown bear in Russian Northwest // 13th Intern. Confer. on Bear Research and Management. Jackson Hale. Wyoming. USA. 2001. P. 124.
- Danilov P.* Bear in Russian folk tales // Living with bear, 14th IBA Conference, Steinkjer. 2002. P. 77.
- Danilov P. I.* Wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) in the Russian European North // Rangifer. 11th Arctic Ungulate Conference, Saariselkä, Finland, 24–28 August 2003, Programme and abstracts. 2003. P. 37.
- Danilov P. I., Fyodorov F. V.* A comparison of the engineering activities of the Canadian and the European beaver // Abstracts of 6th Intern. Beaver Symp. (17–20 September 2012, Ivanić-Grad, Croatia). 2012. P. 15.
- Danilov P., Helle P., Annenkov V., Belkin V. et al.* Status of game animal populations in Karelia and Finland according to winter track count data // Finnish Game Research. 1996. N 49. P. 18–25.
- Danilov P., Jakimov A.* Population structure of the brown bear in Russian European North // 12th Intern. Conference on Bear Research and Management. Poina Brasov, Romania. 1999. P. 7.
- Danilov P., Kanshiev V.* The state of population and ecological characteristics of European (*Castor fiber* L.) and Canadian (*Castor canadensis* Kuh.) beavers in the Northwestern USSR // Acta Zool. Fennica. Helsinki, 1983. N 174. P. 97–97.
- Deaensly R.* The reproduction processes in certain mammals. IX Growth and reproduction in stoat (*Mustela erminea* L.) Phil. // Trans. Roy. Soc. 225. London, 1935.
- Elina G. A., Lukashov A. D., Yurkovskaya T. K.* Late Glacial and Holocene palaeogeography of Eastern Fennoscandia. The Finnish environment, 4. Helsinki, 2010. 304 p.
- Englund J.* Yearly variations of recovery and dispersal rates of fox cubs tagged in the Swedish coniferous forests // Teoksessa, In: Zimen, E. (toim./ed). Biogeographica 18: The red fox. 1980. P. 195–208.
- Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E. et al.* Occurrence and spread of the wild boar (*Sus scrofa*) in eastern Fennoscandia // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1982. Vol. 58. P. 39–47.

Erlinge E. S. Interspecific relations between otter *Lutra lutra* and mink *Mustella vison* in Sweden // *Oikos*. 1972. Vol. 23, N 3. P. 327–335.

Farley J. Food of otters (*Lutra lutra*) from Co. Galway, Ireland, and notes on other aspects of their biology // *J. Zool.* 1967. Vol. 166, N 4.

Fischer E. Die Entwicklungsgeschichte des Dachses und die Frage der zwillingsbildung // *Verhandl. Anad. ges. Breslaus Anat. Anz.* 1931. 72.

Garin I., Zuberogoitia I., Zabala J. et al. Home ranges of European mink *Mustela lutreola* in southwestern Europe // *Acta Theriologica*. 2002. Vol. 47, N 1. P. 55–62.

Gerell R. Food habits of the mink, *Mustela vison* Schreb., in Sweden // *Viltrevy*. 1968. Vol. 5, N 5. P. 119–211.

Gerell R. Population studies on mink, *Mustela vison* Schreber, in Southern Sweden // *Ibid.* 1971. Vol. 8, N 2. P. 83–114.

Granit A. W. Bävärn i Finland // *Tidskrift för Jägare och Fiskare*. 1900. Vol. 8. S. 45–55.

Haafien J. Fox ecology studies in the Netherland // *Trans. Of the 1X Intern. Conf. of game biolog.* Moscow, 1970. P. 539–543.

Haagenrud H., Morow K., Nygren K., Stålfelt F. Management of moose in Nordic countries // *Swedish Wildlife Research. Proc. Second Intern. moose symp.* 1987. Part 1. P. 635–642.

Haglund B. De stora rovdjurens // *Viltrevy*. 1966. Vol. 4, N 3. P. 79–310.

Haglund B. De fyra stora rovdjuren // *Kgl. skogs-och lantbruksakad. tidskr.* 1968. Vol. 107, N 3/4. P. 134–147.

Hakala A. V. K., Heikura K., Markovsky V. et al. On the taxonomy and geographical variation of the European reindeer with special reference to the wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus* Lönnberg 1909 // *Aquilo Ser. Zool.* 1996. N 29. P. 3–23.

Harinen R. Onko villipeura palannut? // *Eränkävijä*. 1967. P. 6–11.

Harrison R., Neal E. Ovulation during delay implantation and other reproductive phenomena in the badger (*Meles meles* L.) // *Nature*. 1956. Vol. 177.

Harvey N. E., Macfarlane W. V. The effects of day length on the coat-shedding cycles, body weight, and reproduction of the ferret // *Australian Journal of Biological Sciences*. 1958. Vol. 11, N 2. P. 187–199.

Heggberget T. M. & Myrberget S. Den norske bestand av oter 1971–1977 // *Fauna*. 1979. Vol. 32 (3). P. 89–95.

Heikkilä R., Nygren K., Härkönen S., Mykkänen A. Characteristics of habitats used by a female moose in the managed forest area // *Acta Theriologica*. 1996. Vol. 41, N 3. P. 321–326.

Heikkinen S. Hirven vuosi (The year of the moose) // *Suomen Riista*. 2000. N 46. P. 82–91.

Heikura K. Some aspects on the recent changes in the Kuhmo- Lake Kiitehensjarvi subpopulation of the wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) // *Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship*. Helsinki, 1997. P. 203–211.

Heirura K., Pulliainen E., Danilov P. et al. Wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb., its historical and recent occurrence and distribution in Finland and the Karelian ASSR (USSR) with special reference to the development and moment of the Kuhmo (Finland) – Kamenoje ozero (USSR) subpopulation // *Aquilo Ser. Zool.* 23. P. 23–45.

Helle P. Metsäkauris // *Riistan jäljille*. Helsinki, 1996. P. 100–102.

Helle E., Kauhala K. Supikoiran elinikä ja lisääntymisteho Suomessa (Summary: Age structure and reproductivity of the racoon dog population in Finland) // *Suomen Riista*. Helsinki, 1989. N 35. S. 119–128.

Helle E., Taskinen K. Supikoiran liikkuvuus ja elinpiirin koko Etälä-Suomessa (Summary: Extent of the home range and dispersal in the racoon dog in southern Finland) // *Suomen Riista*. Helsinki, 1981. N 37. S. 101–109.

- Helle T.* Uusin tieto metsäpeurasta // Suomen Luonto. 1975. N 34. P. 29–35.
- Henry D. B., Bookhout T. A.* Productivity of beavers in northeastern Ohio // J. Wildl. Manag. 1969. Vol. 33 (4). P. 927–932.
- Ilkka Ala-Ajlos ja Juha Kairikko.* Rakentamisopas metsästäjille ja riistanhoitalille. Jyväskylä. Gummerus Kirjapaino Oy. 2004. 174 s.
- Juha K. Kairikko, Jaakko Ruola.* White-tailed deer in Finland. Jyväskylä. Gummerus Printing. 2004. 168 p.
- Kalela O.* Nisäkäitten leviämisenopeutta koskevia viimeaikaisia kokemuksia // Fennica. 1961. N 85.
- Kankaanpää S.* Metsäauris-tiheydet riistanhoito-yndistyksissä // Metsästäjä. 1999. Vol. 1. P. 18–21.
- Kauhala K.* Mäyrän levinneisyys ja runsaus Suomessa (Distribution and abundance of badger in Finland) // Suomen riista. Helsinki, 1995. N 41. S. 85–94.
- Kauhala K.* Minkki // Riistan jäljille. Helsinki, 1996a. S. 72–75.
- Kauhala K.* Mäyrä (*Meles meles* L.) // Riistan jäljille. Helsinki, 1996b. S. 54–57.
- Kauhala K.* Rabies ja kettujen ekologia Euroopassa: vertailua alustaviin tuloksiin Suomen pienpetoyhteisöstä (Summary: Rabies and the spatial ecology of red fox in Europe: a comparison with preliminary results of the Finnish carnivore community) // Suomen Riista. Helsinki, 2003. N 49. S. 70–84.
- Kauhala K., Helle E.* Supikoirakannan runsauteen vaikuttavista tekijöistä Suomessa (Summary: Factors affecting the size of raccoon dog populations in Finland) // Suomen Riista. Helsinki, 1992. Vol. 39. S. 102–110.
- Kivikäs P.* Suomen kalliomaalausten merkit. Jyväskylä: Atena, 2009.
- Klein D. K.* Track differentiation for censusing bear populations // J. Wildlife Manag. 1959. Vol. 23, N 3. P. 361–363.
- Kojola I.* Peura ja poroistutusten ekologiaa (Ecology of reindeer introductions) // Suomen Riista. 1993. N 39. S. 74–84.
- Kojola I., Danilov P. I., Laitala H.-M., Belkin V., Yakimov A.* Brown bear population in core and periphery: analysis of hunting statistics from Russian Karelia and Finland // Ursus. 2003. Vol. 14, N 1. P. 17–20.
- Kojola I., Huitu O., Toppinen K. et al.* Predation on European wild forest reindeerv (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland // J. of Zoology. 2004. Vol. 263. P. 229–235.
- Kojola I., Ronkainen S., Hakala A. et al.* Satelliittilähettämiä karhuille // Metsästäjä. 2002. N 5. S. 38–39.
- Kratochvil J.* Changes in the distribution of the lynx and its protection in Čzechoslovakia // Přidovědné práce ústavu in ČSAV Brně. 1968. Vol. 2, N 5/6. P. 4–16.
- Krohn P., Zuckerman E.* Reproduction. Annual review Physiol. 1953. Vol. 15. P. 429–456.
- Krott P.* Der Vielfrass. (Monographik der Wildsaugetiere; Bd. 13). Iena, 1959. 159 s.
- Krott P.* Der Vielfrass. Die neue Brahm-Bücherei, Wittenberg – Lutherstadt, 1960. 56 s.
- Laanetu N.* Saarmas eestis // Eesti loodus. 1973. N 2. P. 73–77.
- Lahti S.* Majava // Suomen nisakkaat. 1972. Vol. 1. S. 285–308.
- Lahti S., Helminen M.* The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl.) in Finland // Acta theriol. 1974. Vol. 19, N 1/13. P. 177–189.
- Leopold A.* Game management. New York. Charles Scribner's Sons. 1933. 481 p.
- Liers E.* Early breeding in the river otter // J. Mammal. 1958. Vol. 39, N 3. P. 438–439.
- Luoma M.* Metsäkauriin ravinnonkaytto ja vahingot maa- ja metsätaloudelle (Summary: Food selection of roe deer and damage caused to agriculture and forestry) // Suomen Riista. 2004. Vol. 50. S. 76–83.

- Lykke J.* Selective harvest management of a Norwegian moose population // *Alces*. 2005. N 41. P. 9–24.
- Mattila E., Helle T.* Keskeisen poronhoitalueen talvilaidunten inventointi // *Folia Forest*. 1978. Vol. 258. P. 1–31.
- Mech D.* Disproportionate sex ratios of wolf pups // *J. Wildlife Manag.* 1975. Vol. 39, N 4. P. 737–740.
- Medjo D., Mech D.* Reproductive activity in nine- and ten-month-old wolves // *J. Mammal*. 1976. Vol. 57, N 3. P. 316–336.
- Mela A. J.* Hirvi. Luonnon Ystävä. 1900. N 4. P. 217–220.
- Melander K. R.* Hirvieläimistä Suomessa ynnä niitten pyytämisestä 16 ja 17 vuosisadalla. Historiallinen arkisto. 1920. Vol. 28, N 2. P. 1–67.
- Montonen M.* Suomen peura. Helsinki, 1974. 117 p.
- Müller H.* Beiträge zur Biologie des Hermelins (*Mustela erminea* L.) // *Saugetierk. Mitt.* 1970. Bd. 18, N 4. S. 293–380.
- Müller H.* Zur fortlanzungs biologie des Hermelins (*Mustela erminea* L.) // *Rev. suisse zool.* 1954. Vol. 61, N 3.
- Murphy B., James D. A.* The effects of light and sympathetic innervation to the head on nidation in mink // HYPERLINK «https://www.researchgate.net/journal/1097-010X_Journal_of_Experimental_Zoology» *Journal of Experimental Zoology*. 1974. Vol. 187 (2). P. 267–276.
- Myrberget S.* Wildlife management in Europe outside the Sovjet Union (Viltstell i Europa utenom Sovjet-Unionen) // *NINA Utredning*. 1990. Vol. 018. P. 1–47.
- Naaber J.* Kahrikkoer // *Eesti Lodus*. 1971. Vol. 14. S. 449–455.
- Naaber J.* Matsalu imetajatefauna olevikust ja tulevikust // *Teoksessa*. In Paakspuu, V. (toim./ ed.), *Eesti NSV Riiklik Looduskaitsealade Teaduslikud Tood 4, Matsalu loodusest*. Valgus. Tallin, 1984.
- Neal E.* The badger. London, 1948. 158 p.
- Notini G.* Biologiska undersökningar över grävling. Uppsala, 1948.
- Nowak M.* Determining the average size and composition of beaver families // *J. Wildlife Manag.* 1977. Vol. 41, N 4. P. 751–754.
- Nygren K.* Susien vaikutuksesta hirvikantaan (Effect of the wolf on the moose population) // *Suomen Riista*. 1980. N 28. P. 71–78.
- Nygrén K., Danilov P., Nugren T.* The dynamics and management of North European moose. Pr. of VI Intern. moose symp. Yakutsk, 2008. P. 93–99.
- Nygren K., Wallen M.-L.* Hirvi. Tietosanakirja. Helsinki, 2001. 163 s.
- Nygren T.* The history of moose in Finland // *Swedish Wildlife Research Suppl.* 1. 1987. P. 49–54.
- Nygren T.* Hirvi (*Alces alces*) // *Riistan jäljille*. Helsinki, 1996. S. 103–108.
- Nygren T., Pesonen M.* The moose population (*Alces alces* L.) and methods of moose management in Finland, 1975–1989 // *Finn. Game Res.* 1993. N 48. P. 46–53.
- Nyholm E.* Näädän elintavoista, saalistuksesta ja ravinnosta // *Suomen riista*. Helsinki, 1970. N. 22.
- Nyholm E.* Mäyrä // *Suomen nisäkkäät 2*. Otava. Keuruu, 1972. S. 264–275.
- Nyholm E. S.* Ilves // *Riistan ialjille*. Helsinki, 1996a. P. 80–83.
- Nyholm E. S.* Ahma // *Riistan ialjille*. Helsinki, 1996b. P. 76–79.
- Olsson O., Wirtberg J., Andersson M., Wirtberg I.* Wolf (*Canis lupus*) predation on moose (*Alces alces*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in south-central Scandinavia // *Wildlife biology*. 1997. Vol. 3, N 1. P. 13–25.
- Osborn D. J.* Age classes and reproduction and sex ration of Wyoming beaver // *J. Mammal*. 1953. Vol. 34, N 1. P. 27–44.

- Pedersen J.* Villiminken i Norge // Tidsskr. norske landbruk. 1964. Vol. 71, N 3.
- Peterson R., Shelton P.* Beaver, wolf and moose interactions in Isle Royale National Park, USA // Acta zoologica fennica. 1983. Vol. 174. P. 265–266.
- Pozdnjakov S.* The mammals of the Nature Reserve Kostomukschski // Finnish-Russian seminar on the joint research in the Nature Reserve Friendship. Kuhmo, 1997.
- Pulliainen E.* Breeding biology of the wolverine (*Gulo gulo* L.) in Finland // Annales Zool. Fenn. 1968. Vol. 5. P. 338–344.
- Pulliainen E.* Distribution and population structure of the bear (*Ursus arctos* L.) in Finland // Ann. Zool. Fenn. 1972. N 9. P. 199–207.
- Pulliainen E.* Seasonal movements of moose in Europe // Nat. Can. 1974. N 101. P. 379–392.
- Pulliainen E.* Winter diet of *Felis lynx* L. in SE Finland as compared with the nutrition of other northern lynxes // Sonderdruck aus Säugetierkunde. Bd. 46. H. 4. 1981. S. 249–259.
- Pulliainen E.* Brown bear immigration into Finland from the East // Proc. of the 6th Inter. Conf. bear Res. and Manag. Washington (D.C.). 1983. P. 15–20.
- Pulliainen E.* Use of the home range by pine martens (*Martes martes* L.) // Acta Zool. Fenn. 1984. Vol. 171. P. 271–274.
- Pulliainen E.* Ecology, status and management of the Finnish wolverine *Gulo gulo* populations // Lutra. 1988. Vol. 31. P. 21–28.
- Pulliainen E., Danilov P., Makarova O.* *Gulo gulo* // Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. P. 191–192.
- Pulliainen E., Heikkinen H.* Näädän talvisesta käyttäytymisestä Metsä-Lapin itäosassa (Behavior of the pine marten (*Martes martes*) in E. Finnish Forest Lapland in winter) // Suomen riista. Helsinki, 1980. N 28. S. 30–36.
- Rausch R., Pearson A.* Notes on the wolverine in Alaska and the Yukon Territory // J. Wildlife Manag. 1972. Vol. 36, N 2. P. 249–268.
- Sand H., Cederlund G. N.* Variation in age and first reproduction in female moose – patterns, causes and consequences // Recent developments in deer biology. Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer. Edinburg, 1994. P. 169.
- Sand H., Cederlund G. N.* Individual and geographical variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*) // Can. J. Zool. 1996. Vol. 74, N 5. P. 954–964.
- Scendsen G.* Seasonal change in feeding patterns of beaver in Southeastern Ohio // J. Wildlife Management. 1980. Vol. 44, N 1. P. 285–290.
- Seal U., Plotka E., Paskard S., Mech D.* Endocrine correlates of reproduction in the wolf. I. Serum progesterone, estradiol and LH during the estrous cycle // Biol. Reprod. 1979. Vol. 21. P. 1057–1066.
- Siivonen L.* Suuri nisäkäskirja. Helsinki, 1956. 800 s.
- Siivonen L.* New results on the history and taxonomy of the mountain, forest and domestic reindeer in Northern Europe // Proc. I Intern. Reindeer-Caribou symp. Univer. Alaska. 1972a. P. 33–40.
- Siivonen L.* Peuran suvun levinneisyys ja rodut // Suomen Luonto. 1972b. N 31. P. 218–233.
- Siivonen L.* Suomen nisäkkäät. Helsinki: Otava, 1972c. Vol. 2. 433 p.
- Siivonen L.* Vesikko. Hilleri // Suomen nisäkkäät, 2. Helsinki, 1972d. Osa 2. S. 199–209, 221–232.
- Siivonen L.* Pohjolan nisäkkäät. Helsinki, 1975. 194 s.
- Siivonen L., Sulkava S.* Metsäkaunis // Pohjolan nisäkkäät. Helsinki, 1994. S. 191–193.
- Stensli O. M.* Forvaltning av store rovdyr // Ottar. Tromsø, 1993. N 3. P. 40–50.

Stubbe M. Population biology of the badger (*Meles meles*) // Trans. of the IX Intern. Congr. of game biology. Moscow, 1970a. P. 74–76.

Stubbe M. Populationsbiologische Untersuchungen am Dachs *Meles meles* L. // Sonderdruck aus Hercynia. 1970b. Vol. 7. N 1.

Sulkava S. Population of the wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus* Lönnb. 1909, in Finland // Proc. 2nd Intern. Reindeer – Caribou symp., Roros, Norway. 1979. P. 681–684.

Svendsen G. Seasonal change in feeding patterns of beaver in Southeastern Ohio // J. of Wildlife Management. 1980. Vol. 44, N 1. P. 285–290.

Swenson J., Sandegren F., Wallin K., Cederlund G. Karhun ja hirven yhteiselo Skandinaviassa // Riistapäivät. 1998. N 149. S. 3–4.

Taavitsainen J.-P. Suomussalmen Värikallio – kalliomaalaus Nämforsenin ja Itä-Karjalan kalliopiirrosten välissä. Kotiseutu 3–4. 1979. P. 109–117.

Tegengren H. En utdöd lappkultur i Kemi lappmark // Acta Acad. Aboensis Humaniora. 1952. Vol. 19, N 4. P. 1–287.

Tenovuo R. Minkki saaristoalueilla // Suomen riista. Helsinki, 1963. N 16.

Unger A. Die Paarungszeit des Dachses // Forst. und Jagd. 1955. Bd. 5, N. 2.

Vainola Risto, Makinen Hannu, Katajisto Pekka. Fennoskandian metsäseuran populaatiogenetiikka: DNA-tuntomerkkit rotupuhtauden tutkimuksessa // Helsingin yliopisto Luonnontieteellinen keskusmuseo Eläinmuseo. Helsinki, 2001. 34 s.

Vanninen E. Kuhmon peurahistoriikki // Suomen Luonto. 1972. N 31. P. 231–232.

Viljugrein H., Lingjærde O. Chr., Stenseth N. Chr., Boyce M. S. Spatio-temporal patterns of mink and muskrat in Canada during a quarter century // J. Anim. Ecol. 2001. Vol. 70. P. 671–682.

Voionmaa V. Hirvet ja hirvenpyynti // Hämmäläinen eräkausi. Werner Söderström Osakeyhtiö. Porvoo, 1947. P. 324–342.

Walton K. C. The reproductive cycle in the male polecat *Putorius putorius* in Britain // J. Zool. 1976. Vol. 180, N 4. P. 498–503.

Westman K. Minkkin levinneisyydestä Suomessa // Suomen riista. 1966. N 20. S. 50–61.

Wikan S. Gaupe I Sør-Varanger // Rapport N 2. 1994. P. 8, Manuscript.

Wikman M. Saukko (*Lutra lutra*) // Riistan jäljille. Helsinki, 1996. S. 64–67.

Wikman M. Riistakannat 2009. Riistaseurantojen tulokset. Helsinki, 2009. 48 p.

Wildlife management techniques. Third edition. Washington, D. C. 1969. 623 p.

Write Ph., Rausch R. Reproduction in the wolverine, *Gulo gulo* L. // J. Mammal. 1955. Vol. 36, N 3. P. 346–355.

Zetterberg H. Två fredlösa // Uppsala. Svenska tryckeribolaget. Stockholm, 1945. S. 19–41.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие автора ко второму изданию	5
Введение	7
Глава 1	
Из истории фауны охотничьих зверей и их изучения в Карелии	10
Глава 2	
Очерки экологии видов	25
Отряд Зайцеобразные – Lagomorpha	25
Отряд Грызуны – Rodentia	41
Отряд Хищные – Carnivora	99
Отряд Парнокопытные – Artiodactyla	249
Глава 3	
Изменение фауны охотничьих животных Карелии за последнее столетие	326
Глава 4	
О биотехнии и применении ее методов в охотничьем хозяйстве на Европейском Севере России	331
Глава 5	
Использование ресурсов фауны охотничьих животных, их охрана	351
Литература	359

CONTENTS

To the reader	5
Introduction	7
Chapter 1	
Historical review of game animals, fauna and its study in Kerelia	10
Chapter 2	
Ecology of species	25
Lagomorpha	25
Rodentia	41
Carnivora	99
Artiodactyla	249
Chapter 3	
Changes of game animals fauna of Karelia for 20-s centuries	326
Chapter 4	
Hanted wildlibe biology and application of its methods in the North of European Russia	331
Chapter 5	
Management of the game animals resources and their protection	351
References	359

Научное издание

Петр Иванович Данилов

ОХОТНИЧЬИ ЗВЕРИ КАРЕЛИИ

Экология, ресурсы, управление, охрана

*Печатается по решению Ученого совета
Института биологии
Карельского научного центра РАН*

*Фото на обложке
Даниила Панченко*

Редактор М. А. Радостина
Оригинал-макет Т. Н. Люрина

Подписано в печать 30.03.2017.
Формат 70x100 ¹/₁₆. Гарнитура Times.
Уч.-изд. л. 37,65. Усл. печ. л. 31,5.
Тираж 300 экз. Заказ № 419.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50