

Н.В. СИДОРЧУК
В.В. РОЖНОВ

ЕВРОПЕЙСКИЙ БАРСУК В ДАРВИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

ТРАДИЦИОННЫЕ И НОВЫЕ МЕТОДЫ
В ИЗУЧЕНИИ ЭКОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ
НОРНЫХ ХИЩНИКОВ



Москва ❖ 2010

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Программа Президиума РАН «Биологическое разнообразие»

Н.В. Сидорчук, В.В. Рожнов

**ЕВРОПЕЙСКИЙ БАРСУК
В ДАРВИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ**

**Традиционные и новые методы
в изучении экологии и поведения
норных хищников**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2010

УДК: 639.113.9:591.152

Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 122 с.

Рассматриваются особенности экологии европейского барсука в северной части ареала вида – в Дарвинском заповеднике (междуречье Мологи и Шексны на территории Ярославской и Вологодской областей). Особое внимание уделено выбору барсуком убежищ и их использованию.

Для изучения экологии и поведения барсука использованы такие новые методы исследований, как установка фотоловушек для регистрации животных на поселениях, их суточной активности и поведения, применение гигрохронов для изучения микроклимата нор, применение промышленного эндоскопа для изучения внутреннего устройства нор.

Рецензенты:

Доктор биологических наук А.Б. Савинецкий
Кандидат биологических наук А.Д. Поярков

Фото на обложке:

ISBN 978-5-87317-705-9

© Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., 2010
© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2010
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2010

Содержание

Введение	4
Глава 1. Барсук Дарвинского заповедника и его таксономический статус	7
Глава 2. Дарвинский заповедник и его особенности для обитания барсука	14
Глава 3. Численность барсука в Дарвинском заповеднике и ее изменения	21
Глава 4. Биоценологические связи барсука в Дарвинском заповеднике ...	28
4.1. Кормовая база и питание барсука	28
4.2. Взаимоотношения барсука с другими млекопитающими и птицами	42
Глава 5. Поселения барсука в Дарвинском заповеднике	51
5.1. Общая характеристика поселений барсука	51
5.2. Устройство поселений барсука в угольных ямах	60
5.3. Микроклимат нежилого зимовального поселения барсука	65
Глава 6. Годовой цикл жизни и использование поселений барсуком в Дарвинском заповеднике	72
6.1. Сезонная активность барсука и динамика использования поселений	72
6.2. Характер суточной активности барсука на поселении и ее сезонные изменения	79
6.3. Поведение барсука на поселении	87
Глава 7. Выбор барсуком места для устройства поселения в условиях Дарвинского заповедника	96
Заключение	104
Литература	110

Введение

Экология и биология европейского барсука (*Meles meles* Linnaeus, 1758) изучены достаточно полно, особенно в Западной Европе. Интерес зарубежных исследователей к этому виду обусловлен разными причинами как общетеоретического, фундаментального характера, так и прикладного. Вследствие значительной изменчивости социальной и пространственной организации популяций этого вида в разных частях ареала, отсутствия очевидных причин формирования группового образа жизни, барсук стал одним из модельных объектов при изучении поведенческой экологии хищных млекопитающих, возникновения и эволюции у них социальности (Kruuk, 1978b; Stopka, Johnson, 2000; Macdonald et al., 2004a). Причины прикладного характера связаны с проблемами охраны барсука в связи с низкой численностью вида в отдельных странах (Revilla et al., 2001a и др.), его эпизоотическим значением (перенос возбудителей туберкулеза крупного рогатого скота) (Cheeseman et al., 1988 и др.). Особенно активно исследования разнообразных сторон жизни барсука велись и ведутся в Великобритании, где результаты исследований зоологов представлены в ряде монографий (Neal, 1948; Kruuk, 1989; Neal, Cheeseman, 1996; Roper, 2010 и др.) и научно-популярных книг (Clark, 2001 и др.).

Особенностям экологии и биологии европейского барсука посвящено значительное количество работ и в нашей стране, хотя направленность этих исследований отличается от западноевропейских – долгое время она определялась промысловым значением вида. В большом числе работ описаны распространение, места обитания, численность барсука в различных точках ареала и основные факторы, ее определяющие (Полякова, Приклонский, 1975; Горшков, 1997 и др.), питание (состав кормов, сезонные, региональные и многолетние изменения в рационе) (Алгульян, 1940; Лихачев, 1956; Калецкая, 1957; Иванова, 1965; Горшков, 1978, 1997 и др.). Некоторое внимание уделено изучению строения поселений барсука и их классификации (Лихачев, 1956; Иванова, 1959; Горшков, 1997 и др.), сезонной активности и особенностям размножения (Осмоловская, 1948; Данилов, Туманов, 1976; Терновский, 1977; Горшков, 1975б, 1997 и др.). Ряд работ посвящен вопросам взаимодействий барсука с другими хищными млекопитающими, в первую очередь с лисцей и енотовидной собакой (Лихачев, 1956; Иванова, 1959, 1965; Ивантер, 1973; Бородин, 1976а, 1985; Горшков, 1975а, 1997 и др.). Исследования таксономического статуса вида позволили отделить европейского барсука от азиатского (Абрамов, Пузаченко, 2006). Несмотря на значительный объем публикаций по разным сторонам биологии вида, комплексные исследования экологии барсука крайне редки. Обычно рассматри-

ваются лишь отдельные ее аспекты (численность, особенности питания и т.д.). Единственная отечественная монография о барсуке написана П.К. Горшковым (1997) на основе почти 40-летних исследований автора на территории Татарстана.

Барсук, выпадающий в зимнюю спячку в районах с холодным климатом, очень привязан к своим поселениям, которые играют важнейшую роль в жизни животного. Привязанность барсука к поселениям отразилась на распространении вида в пределах ареала (Feore, Montgomery, 1999), поскольку наиболее важным фактором, определяющим присутствие барсука в определенной местности, являются благоприятные условия его норения (в первую очередь почвенно-гидрологические характеристики). Распространению барсука в районах с неблагоприятными условиями норения может способствовать деятельность человека, так как животные используют для устройства поселений и различные искусственные неровности рельефа (Горшков, 1997; Чашин, 1997; Соловьев, 2008; Vičik et al., 2000).

Примером района с такими почвенными и климатическими условиями может быть территория Дарвинского государственного заповедника.

В 1947 году в Молого-Шекснинском междуречье завершилось наполнение ложа Рыбинского водохранилища. Это событие ознаменовало появление одного из самых крупных искусственных водоемов в Европе, создание которого привело к коренным изменениям в природе междуречья. Изменился его климат, почвенный покров, растительность и животный мир (Исаков, 1949а). Для изучения этих изменений на затопленной части Молого-Шекснинского междуречья 18 июля 1945 г. был организован Дарвинский государственный заповедник.

Основной задачей зоологов заповедника стало изучение фауны заповедника и численности отдельных видов, что оказалось достаточно сложной задачей. Территория Молого-Шекснинской низменности до ее затопления была неплохо изучена в геологическом, почвенном и ботаническом отношениях, но описанию ее животного мира не посвящено ни одного специального исследования (Исаков, 1949а). В имеющихся фаунистических сводках по смежным регионам практически отсутствовали данные по численности животных (Калецкая, 1957). Поэтому одним из первых направлений деятельности зоологов в заповеднике стало изучение распределения животных по территории и учет их численности (Исаков, 1949б). Такая работа проводится в заповеднике и по настоящее время.

Наряду с изучением прочих видов млекопитающих практически с первых лет существования Дарвинского заповедника здесь ведутся наблюдения и за барсуком. Следует отметить, что с точки зрения почвенно-гидрологических условий данная территория является неблагопри-

ятной для барсука: равнинный рельеф местности, близкий уровень залегания грунтовых вод и высокая степень заболоченности ограничивают возможности для устройства поселений животным. Однако на территории заповедника проявляются замечательные адаптационные возможности барсука к хозяйственной деятельности человека: свои убежища здесь он устраивает в угольных ямах – остатках земляных холмов для выжигания древесного угля. На северо-западе европейской части России промысел выжигания древесного угля был широко распространен и барсук, по-видимому, активно использует угольные ямы для устройства своих поселений. Однако сведения об особенностях строения и микроклимата убежищ барсука в угольных ямах отсутствуют.

Основной целью настоящего исследования было всестороннее изучение особенностей экологии барсука на участке ареала, который отличается неблагоприятностью местообитаний для этого вида. Одна из наших задач состояла в отработке и использовании методов, которые не часто используются в нашей стране при проведении подобного рода исследований. Это и применение гигрохронов для изучения микроклимата поселений, эндоскопа для изучения строения убежищ, использование фотоловушек для регистрации животных на поселениях. В соответствующих главах эти методы описаны достаточно подробно.

В Дарвинском заповеднике за 50-летний период ежегодных осмотров поселений барсука накоплен значительный материал, который также использован в данной работе.

Авторы выражают глубокую признательность к.б.н. Н.А. Завьялову (Государственный природный заповедник «Рдейский»), во многом определившему направление исследований одного из авторов на начальных стадиях его работы, к.б.н. М.Л. Калецкой, ветерану Дарвинского заповедника, которая стояла у истоков териологических исследований в заповеднике и посвятила им всю свою жизнь, за поддержку нашей работы. Авторы благодарят к.б.н. А.В. Абрамова (Зоологический институт РАН) за помощь в краниологических исследованиях, к.б.н. Д.А. Васенькова и Н.А. Васильеву (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) за помощь при изучении строения поселений и при выборе методов статистического анализа, С.А. Кашину (Череповецкий государственный университет) за помощь при проведении копрологического анализа, друзей и коллег А.К. Мухина, Н.В. Писанову, Д.Ю. Милосердова, к.б.н. Ю.Н. Нагайцеву, к.б.н. М.В. Бабушкина, а также сотрудников лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН за ценные советы и обсуждение работы.

Глава 1.

Барсук Дарвинского заповедника и его таксономический статус

Ареал рода *Meles* охватывает значительную территорию – от Британских до Японских островов (кроме о. Хоккайдо) включительно. Такое широкое распространение предопределило значительную географическую изменчивость барсука в пределах ареала, которую отмечали многие исследователи (Гептнер и др., 1967; Абрамов, 2001). На основании существующей изменчивости до настоящего времени было описано огромное число форм барсука (Wozencraft, 2005). При этом одни авторы все формы относили к одному виду, рассматривая их в качестве подвидов (Гептнер и др., 1967), а другие выделяли 2-3 вида, соответствующим образом распределяя по ним описанные формы (Барышников, Потапова, 1990; Абрамов, 2001; Барышников, 2001).

В последнее время опубликовано значительное количество работ, посвященных видовой дифференциации рода *Meles* (Барышников, Потапова, 1990; Абрамов, 2001; Барышников, 2001; Абрамов, Пузаченко, 2006). Молекулярно-генетические исследования подтвердили большую морфологическую изменчивость барсука и выявили значительную генетическую изменчивость вида; на ее основании выделяют четыре группы популяций (не придавая им определенного систематического ранга) (Marmi et al., 2006): европейскую, юго-западную азиатскую, северную и восточную азиатскую, японскую. Однако локальные популяции барсука характеризуются невысоким уровнем генетического разнообразия (Domingo-Roura et al., 2003; Van de Zand et al., 2006).

Согласно современным представлениям (Абрамов, Пузаченко, 2006), которых придерживаемся и мы, в роде выделяют три вида: *Meles meles* (L., 1758) – европейский барсук, *Meles leucurus* (Hodgson, 1847) – азиатский барсук, *Meles anakuma* Temminik, 1844 – японский барсук. Их распространение показано на рис. 1.1.

Европейский барсук *M. meles* разделяется на собственно европейского барсука *M. m. meles* (L., 1758), к которому можно отнести все популяции Европы и европейской части России (на восток до Волги), азиатский подвид *M. m. canescens* Blandford, 1875, к которому относятся барсуки Кавказа, Малой Азии, Копетдага, Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня, и норвежского барсука *M. m. milleri* Baryshnikov, Puzachenko et Abramov, 2003, населяющего юго-запад Норвегии.

Азиатский барсук *M. leucurus* делится на собственно азиатского барсука *M. l. leucurus* (Hodgson, 1847), распространенного от левого бере-

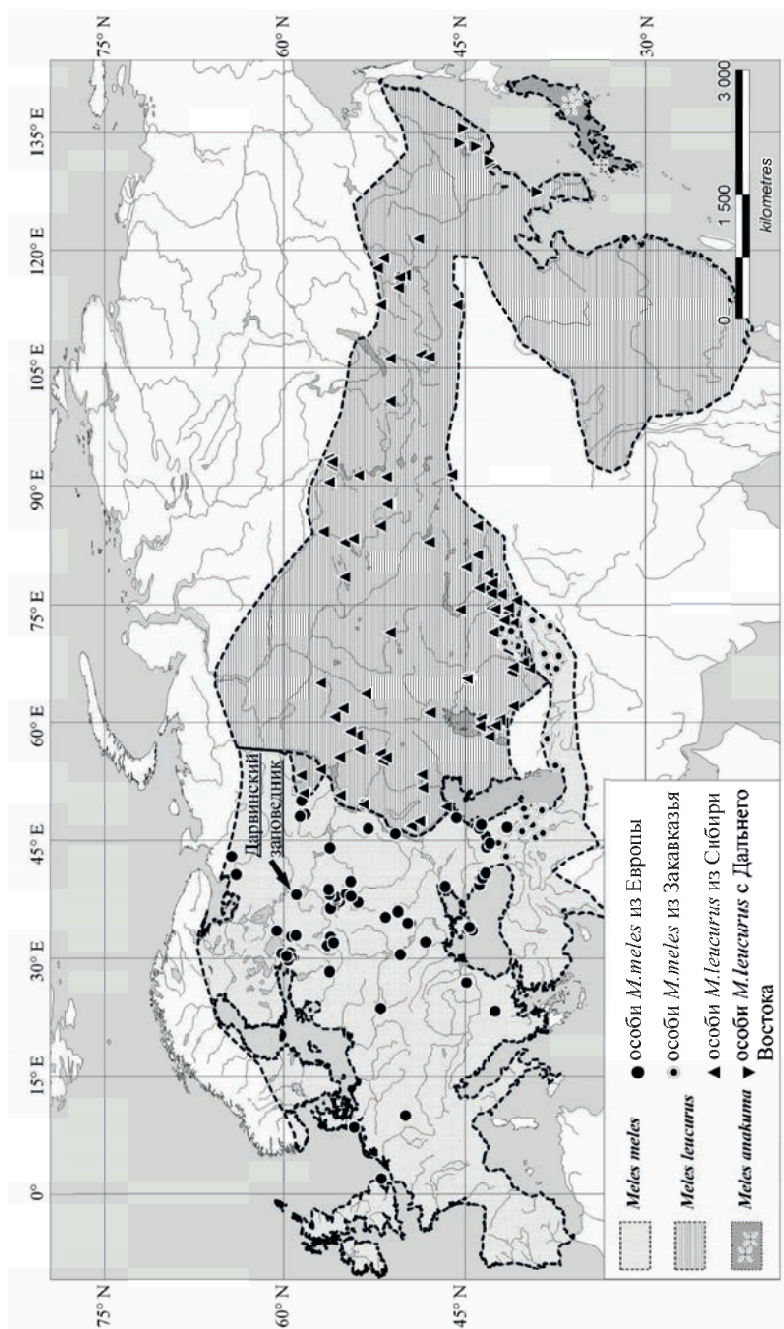


Рис. 1.1. Ареалы видов рода *Meles* (по: Абрамов, Пузаченко, 2006).

га р. Волги до Приморского края, в Казахстане, Средней Азии, Монголии и Китае, и дальневосточного барсука *M. l. amurensis* Schrenck 1859, обитающего в Приморье и на Корейском полуострове.

Географическая изменчивость у японского барсука *M. anakuma*, населяющего Японские острова, не описана.

Европейский, азиатский и японский барсуки хорошо отличаются морфологически как краниологическими особенностями, так и особенностями окраса.

Как показано А.В. Абрамовым и А.Ю. Пузаченко (2006), черепа европейских барсуков самые крупные из исследованных, японских – самые мелкие. Азиатские барсуки, занимая по размерам черепа промежуточное положение между европейскими и японскими, отличаются от них относительно более крупными слуховыми барабанами и удлиненными (но относительно узкими) коренными зубами.

Европейские и азиатские барсуки отличаются некоторыми особенностями зубной системы. По данным Г.Ф. Барышникова и О.Р. Потаповой (1990) у европейского барсука в большинстве случаев присутствует не менее одного первого нижнего или верхнего премоляра. Частота встречаемости двух либо одного верхних премоляров Pm^1 составляет более 65%. Нижний премоляр Pm_1 чаще всего имеется (хотя бы один) во всех возрастных категориях (от 78% у полувзрослых до 67% у старых). Второй нижний премоляр Pm_2 у европейского барсука в подавляющем большинстве случаев имеет два корня. Для азиатского барсука характерно отсутствие обоих первых премоляров (92%), а второй нижний премоляр имеет один корень (Барышников, Потапова, 1990).

Выделенные виды различаются также по особенностям окраски шкур, особенно по характеру лицевой маски. Эти отличия подробно описаны А.В. Абрамовым (2001).

У европейского барсука *M. meles* общая окраска тела довольно светлая чисто-серая, серебристая, бока тела немного светлее середины спины. Окраска головы обычно яркая и контрастная. От кончика морды через глаз идет широкая черная, иногда черно-бурая полоса. Она проходит через ухо, охватывая его сверху и снизу. Между двумя черными полосами идет центральная чисто-белая полоса, она заходит на затылок и частью продолжается на шею. Нос, щеки и вершины ушных раковин белые. Встречаются различные цветовые вариации окраски тела европейских барсуков, в том числе меланисты, альбиносы, хромисты, но характер лицевой маски у всех форм остается неизменным.

Для азиатских барсуков *M. leucurus* характерна светло-серая окраска спины, бока окрашены несколько светлее, брюхо и лапы черные. От конца морды через глаз идет узкая черновато-бурая (иногда чисто черная) полоса. За глазом она несколько суживается и проходит выше уха.



Рис. 1.2. Внешний вид европейского барсука, обитающего в Дарвинском заповеднике.

Таблица 1.1. Морфометрические характеристики черепов барсука из Дарвинского заповедника

Промер	Коллекционный номер									
	3д	1д-180 кв	12д	6д-15 кв	8д-189 кв	9д-189 кв	2д-209 кв	5д-76 кв		
кондолобная длина	130.7	130.4	122.1	128.3	133.4	129.5	131.0	123.7		
длина мозгового отдела	68.1	69.3	66.4	66.6	69.8	69.0	66.7	67.6		
длина лицевой части	87.3	88.0	81.3	83.1	84.6	82.5	90.1	85.2		
наименьшая ширина костного неба	16.1	18.2	15.00	17.3	17.1	15.7	—	16.60		
длина костного неба	74.0	72.9	69.5	71.2	74.4	73.8	71.4	68.4		
длина верхнего зубного ряда	45.4	43.6	—	42.1	45.7	42.8	42.7	40.4		
длина Рm ⁴	8.4	8.4	—	8.8	8.7	8.1	8.3	8.3		
кондило-баранная длина	36.7	35.7	34.7	36.0	37.4	35.9	37.3	34.8		
длина слухового барабана	28.8	29.6	26.3	28.3	27.8	27.8	29.0	27.1		
скуловая ширина	76.2	83.6	75.1	81.4	86.9	85.9	80.1	78.3		
мастоидная ширина	64.2	66.2	59.0	64.7	64.7	62.8	63.3	59.0		
заглазничная ширина	23.2	22.4	23.2	23.8	26.3	27.3	25.0	25.1		
межглазничная ширина	32.5	33.7	31.6	31.8	33.6	33.6	32.6	33.1		
ширина роострума	30.1	33.8	29.7	32.8	35.1	35.0	34.3	31.9		
наибольшая ширина костного неба	40.4	44.3	—	43.4	44.7	41.7	43.4	42.5		
ширина слухового барабана	22.6	23.4	21.8	24.5	25.0	23.6	23.3	21.9		
ширина М ¹	10.4	12.1	—	11.7	11.0	10.7	11.2	10.9		
высота черепа	51.9	57.6	50.8	54.1	57.0	58.6	53.5	54.5		
длина нижней челюсти	91.0	91.3	85.6	90.8	90.5	91.0	—	87.1		
ангулярная длина нижней челюсти	91.2	95.8	87.4	91.3	90.1	94.3	—	87.7		
длина нижнего зубного ряда	51.6	51.3	50.1	50.2	51.1	52.3	—	48.3		
длина М ₁	15.4	16.2	15.3	15.6	15.6	16.7	—	14.8		
высота величечного отростка нижней челюсти	39.3	37.9	36.8	38.5	38.9	36.7	—	37.4		
длина М ¹	14.3	14.0	—	13.4	15.2	12.5	12.4	12.5		
длина верхнего клыка	7.2	8.6	8.5	8.2	9.1	8.3	9.0	8.0		
ширина верхнего клыка	5.5	6.3	5.5	6.4	6.4	6.0	6.7	—		
длина М ₂	5.2	5.8	—	5.4	—	5.6	—	5.5		
ширина М ₁	6.7	6.9	6.4	7.1	7.1	7.4	—	6.9		
длина талониды М ₂	6.5	7.0	—	6.5	7.3	7.3	—	6.9		
длина Рm ₁	4.3	4.7	4.1	5.1	4.5	4.6	—	4.8		

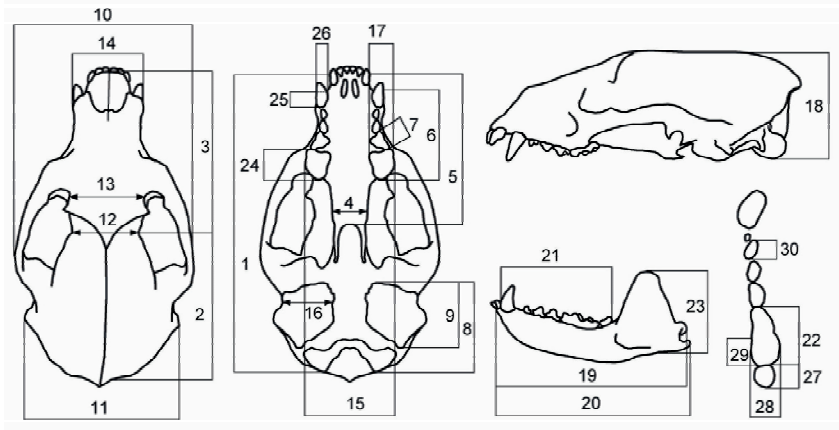


Рис. 1.3. Схема промеров черепа барсука (по Абрамов, Пузаченко, 2006): 1 – кондильлобазальная длина, 2 – длина мозгового отдела, 3 – длина лицевой части, 4 – наименьшая ширина костного нёба, 5 – длина костного нёба, 6 – длина верхнего зубного ряда, 7 – длина Pm^4 , 8 – кондילו-барабанная длина, 9 – длина слухового барабана, 10 – скуловая ширина, 11 – мастоидная ширина, 12 – заглазничная ширина, 13 – межглазничная ширина, 14 – ширина роstrума, 15 – наибольшая ширина костного нёба, 16 – ширина слухового барабана, 17 – ширина M^1 , 18 – высота черепа, 19 – длина нижней челюсти, 20 – ангулярная длина нижней челюсти, 21 – длина нижнего зубного ряда, 22 – длина M_1 , 23 – высота венечного отростка нижней челюсти, 24 – длина M_1 , 25 – длина верхнего клыка, 26 – ширина верхнего клыка, 27 – длина M_2 , 28 – ширина M_1 , 29 – длина талонида M_2 , 30 – длина Pm_2 .

Эта полоска едва доходит до задней стороны уха, иногда же доходит только до передней части уха. Светлая желтовато-белая полоса, проходящая по верху головы между двумя темными, узкая и короткая. Обычно она не доходит до затылка и сливается с окраской шеи и спины уже на темени.

Своеобразную окраску имеют дальневосточные барсуки *M. l. amurensis*. Окраска шкур у них очень темная, сильно выражены бурые тона. Морда тоже темно-бурая, у некоторых экземпляров лицевые полосы почти не различимы.

Для японских барсуков *M. anakuma* характерен светлый желтоватый окрас спины и морды. На морде хорошо заметны темно-коричневые полосы. Полосы короткие, у многих экземпляров даже не доходят до уха и образуют своеобразные темные «очки» вокруг глаз. Центральная полоса желтовато-палевого цвета, короткая, обычно заканчивается между ушей.

Согласно данным А.В. Абрамова и А.Ю. Пузаченко (2006) на севере и северо-западе европейской части России, в том числе и в Дарвинском заповеднике обитает номинальный подвид европейского барсука – *M. m. meles* (L., 1758).

В табл. 1.1 приведены морфометрические характеристики черепов барсука, собранных сотрудниками на территории заповедника и позднее переданных М.Л. Калецкой в краниологическую лабораторию Центрально-Лесного государственного биосферного заповедника, где они хранятся и в настоящее время. На черепе с помощью штангенциркуля по схеме А.В. Абрамова и А.Ю. Пузаченко (2006) измеряли 30 промеров (рис. 1.3). За время собственных исследований в заповеднике авторами найдены еще три черепа барсука. Все они обнаружены на поселениях рядом с выходами после чистки ходов барсуком. Среди находок только один череп оказался полным, но принадлежал молодому животному и поэтому не использован в морфометрическом анализе.

Представленные морфометрические характеристики черепа (табл. 1.1), так же как и особенности окраски шкуры (рис. 1.2) барсука Дарвинского заповедника, укладываются в характеристики номинального подвида.

Отметим в заключение, что при описанных морфологических различиях остается практически неизвестной степень экологической дифференциации видов рода *Meles*, так как сравнительных исследований в этой области практически не проводилось. Можно отметить лишь работу В.А. Соловьева (2008), посвященную характеру распространения европейского *M. meles* и азиатского *M. leucurus* барсуков на стыке их ареалов в Вятско-Камском междуречье и особенностям экологии этих видов.

Глава 2.

Дарвинский заповедник и его особенности для обитания барсука

Участок ареала европейского барсука, на котором расположен Дарвинский заповедник и в котором проводились исследования экологии этого вида, представляет собой северную окраину ареала барсука. Условия обитания здесь не являются оптимальными для этого вида.

Дарвинский заповедник лежит на берегах Рыбинского водохранилища, образованного в результате затопления Молого-Шекснинской низменности. Он расположен на территории Ярославской и Вологодской областей между реками Мологой и Шексой в незатопленной части Молого-Шекснинской низменности, и представляет собой полуостров. Юго-восточный край низменности до отметки 102 м н.у.м. затоплен Рыбинским водохранилищем (Калецкая и др., 1988).

Климатические условия. Территория Дарвинского заповедника, на которой проводились наши исследования, находится в северо-западной подбласти атлантико-континентальной лесной климатической области умеренного пояса (Алисов, 1959). Для климата заповедника характерны прохладное лето (средняя температура самого теплого месяца $+17.4^{\circ}\text{C}$) и умеренно морозная зима (средняя температура самого холодного месяца -12.2°C). Средняя продолжительность зимы 115 дней (за период наблюдений 1948–1995 гг.), в среднем за зиму отмечается 21 день с оттепелями. Установление снежного покрова происходит в первой декаде ноября. Средняя мощность снежного покрова в районе заповедника составляет 35 см в поле и 50 см в лесу, но может достигать 70 см и 100 см соответственно. В среднем за год выпадает 522 мм осадков. Климатическое влияние Рыбинского водохранилища выражается в охлаждающем влиянии весной и отепляющем осенью (Кузнецов и др., 2006).

По своим климатическим условиям Дарвинский заповедник является благоприятным для обитания европейского барсука. Активный период животного в заповеднике длится 7–7.5 месяца. Достаточно длинная и морозная зима определяет продолжительный сон барсука данной популяции (4.5–5 месяцев) (подробнее см. Главу 5).

Рельеф и почвенно-гидрологические условия. Территория, на которой расположен Дарвинский заповедник, представляет собой плоскую слаборассеченную, низменную равнину (рис. 2.1).

Высотные отметки в основном колеблются в пределах 102–107 м н.у.м. Разнообразие в рельеф вносят надпойменные валы реки Мологи и ее притоков, небольшие гривистые и дюнные всхолмления – гривы. В северо-западной части территорию заповедника пересекает Большо-



Рис. 2.1. Характерный рельеф Дарвинского заповедника (фото М.В. Бабушкина).

Дворская гряда с высотными отметками 114–118 м. Гривы вытянуты в северо-западном направлении и имеют длину от 0.5 до 6 км и среднюю высоту 2–3 м (Леонтьев, 1957).

Молого-Шекснинское междуречье на большей части представляет собой озерно-иллювиальную террасу, которая почти на всем протяжении сложена тонкими озерными глинистыми песками. Мощность этих отложений достигает 12–15 м. Сверху они покрыты слоем тонкого более однородного песка 50–150 см толщиной (Леонтьев, 1949). Таким образом, почвы заповедника по механическому составу должны быть отнесены в основном к пылевато-песчаным, реже встречаются песчаные почвы (Фортунатов, 1974). Однако, большую часть территории заповедника занимают торфяники со слоем торфа от 0.5 до 5.5 м. С точки зрения механического состава почв территория заповедника благоприятна для устройства поселений барсуком, так как в большинстве популяций животные предпочитают песчаные почвы для рытья убежищ (подробнее см. Главу 6). Однако с точки зрения режима грунтовых вод условия заповедника крайне неблагоприятны для барсука из-за высокой степени заболоченности. Высокая степень заболоченности низины обусловлена равнинным рельефом, близостью водоупорного горизонта, слабо развитой речной сетью и преобладанием количества выпавших осадков над их испарением (Владыченский, 1968). Глубина залегания зеркала грунтовых вод составляет на большей части заповедника

0-2 м. Режим грунтовых вод на подобных участках зависит в основном от метеоусловий, атмосферных осадков и испарения, а их отток происходит в отдельные понижения рельефа. Подобные условия крайне неблагоприятны для барсука при устройстве поселений. Существование этого вида в заповеднике обусловлено наличием здесь многочисленных угольных ям, в которых барсук и роет убежища (подробнее см. Главу 4).

Растительность. По ботанико-географическому районированию европейской части страны район Молого-Шекснинской низины относится к Валдайско-Онежской подпровинции североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области (Растительность Европейской части СССР, 1980). В настоящее время на территории заповедника выявлено 589 видов сосудистых растений, 148 мохообразных, 66 лишайников и 124 вида грибов (Кузнецов и др., 2006).

Около 30% территории Дарвинского заповедника составляют нелесные земли, из которых на долю открытых болот приходится более 27%. Леса в заповеднике приурочены к берегам рек, вершинам древних дюн и песчаным гривам, поднимающимся среди болот (рис. 2.2, 2.3). Как правило, в гривах расположены и угольные ямы, в которых селится барсук.



Рис. 2.2. Лесная грива на верховом болоте (фото М.В. Бабушкина).



Рис. 2.3. Еловый лес на гриве.

На территории заповедника выделено 45 типов леса, которые были систематизированы в 7 групп типов леса (Леонтьев, 1949). В целом по всем породам леса сфагновой группы составляют 67%. Вместе с долгомошной и топяной группами типов леса насаждения на избыточно увлажненных почвах составляют около 70% покрытой лесом площади заповедника. Преобладают сосновые леса (73.5%), ельников значительно меньше (5.2%), на долю березовых лесов приходится 19.6%, осинников – 1.3%, черноольшаников – 0.4%. Леса заповедника характеризуются низким средним бонитетом – IV. Сосняки V-Vб бонитетов составляют 56.9% площади всех сосновых лесов. Невысок средний бонитет (III) березовых и черноольховых насаждений, и только в ельниках, занимающих повышенные места с хорошо дренированными почвами он выше – II (Леонтьев, 1949).

Болота заповедника относятся к Восточноевропейской провинции Зоны верховых сосново-сфагновых и низинных травяных болот (Боч, Мазинг, 1979). Преобладают верховые сфагновые болота, по краям которых и в межгривных понижениях встречаются участки переходных болот. Низинных болот в заповеднике мало. Они находятся либо на окраине болотных массивов, либо в верховьях рек и ручьев.

Площадь лугов в заповеднике невелика и постоянно сокращается. Более 20000 га территории заповедника занимает зона временного затоп-



Рис. 2.4. Зона временного затопления: а – при низком уровне воды в водохранилище (фото Д.А. Васенькова); б – при высоком уровне воды в водохранилище.

топления – периодически затопливаемая и осушаемая прибрежная полоса. Ее ширина от нескольких метров до 3–5 км, длина – десятки километров (Леонтьев и др., 1957). При низком уровне воды в водохранилище в зоне временного затопления обсыхают обширные песчаные и грязевые отмели (рис. 2.4 а), зарастающие травянистыми растениями (которые служат кормом многим животным, в том числе и барсуку), всходами ивы и березы. При высоком уровне в мелководных заливах появляются заросли земноводных и водных растений (Калецкая и др., 1988) (рис. 2.4 б).

С точки зрения растительности территория заповедника благоприятна для обитания барсука. Наличие на территории заповедника лесных грив обеспечивает защитные условия. Мозаичность растительности (чередование участков верхового болота с лесными гривами) также благоприятна для обитания барсука, так как животное в большинстве случаев предпочитает селиться на окраинах лесных массивов (подробнее см. Главу 6).

Животный мир. Согласно зоогеографическому районированию территория заповедника находится в Верхневолжском южно-таежном регионе Европейской части России (Кузнецов и др., 2006). Фауна Дарвинского заповедника представлена 37 видами млекопитающих, 234 видами птиц, 5 видами пресмыкающихся, 7 видами земноводных и 27 видами рыб (Кузнецов и др., 2006). Насекомые представлены здесь 11 отрядами (Аренс, 1971). Представители всех перечисленных групп животных являются кормовыми объектами барсука в заповеднике.

Потенциальными врагами барсука на территории района исследования является волк (*Canis lupus*) и рысь (*Lynx lynx*). Однако ввиду низкой численности этих видов в заповеднике (Калецкая, Тупицына, 1988) они, вероятно, не оказывают влияния на популяцию барсука. Основным пищевым конкурентом европейского барсука в Дарвинском заповеднике можно считать енотовидную собаку (*Nyctereutes procyonoides*) (Калецкая, 1957).

Отличительной особенностью территории заповедника является низкая численность дождевых червей – одного из основных кормовых ресурсов европейского барсука на большей части ареала вида. Это обусловлено высокой степенью заболоченности территории заповедника. В этих условиях барсук вынужден переходить на иные корма, которые на других участках ареала вида относят к группе второстепенных кормов, что может в свою очередь отражаться на формировании пространственной структуры популяции. Как и все северные области ареала вида, территория заповедника бедна растительными кормами.

Наши исследования европейского барсука были сосредоточены в юго-западной части Дарвинского заповедника, на территории Центрального и

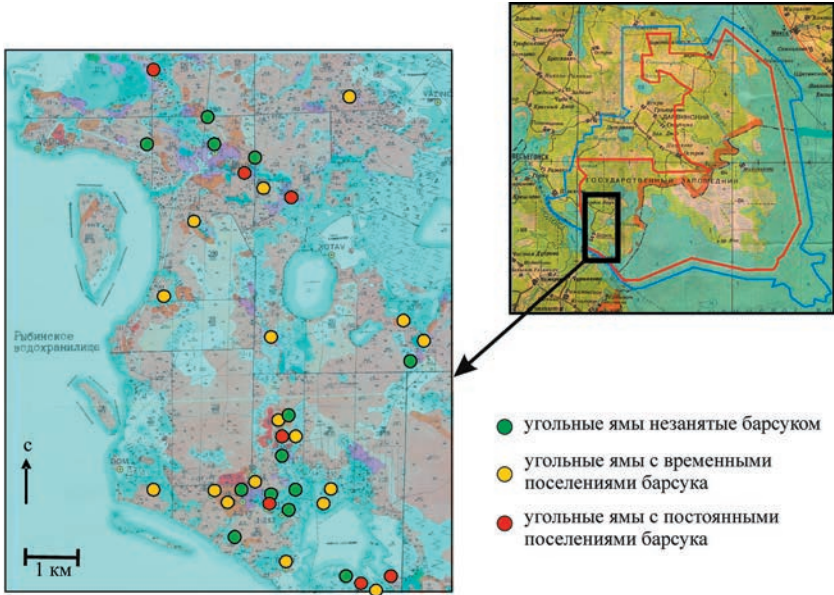


Рис. 2.5. Схема расположения модельного участка на территории Дарвинского заповедника и размещение угольных ям занятых и незанятых поселениями барсука.

Мороцкого лесничеств (рис. 2.5). Описание поселений барсука и незанятых угольных ям проводили на модельной территории площадью 53 км². Для изучения сезонной динамики использования убежищ барсуком и другими норными хищниками внутри модельной территории был выделен участок площадью 28 км², на котором расположено 16 поселений (рис. 2.5).

Глава 3.

Численность барсука в Дарвинском заповеднике и ее изменения

В связи с особенностями биологии барсука (использование им подземных убежищ для дневного и зимнего сна на протяжении всей жизни) для характеристики плотности его популяции в той или иной точке ареала используют два показателя: количество поселений на единицу площади и количество особей на единицу площади. Следует отметить, что в ряде работ по оценке плотности популяции барсука на территории Российской Федерации указывается только один показатель, что существенно затрудняет сравнение этого параметра на различных участках ареала.

В Дарвинском заповеднике за 38 лет ежегодных осмотров учетных поселений барсука накоплен большой материал, позволяющий определить некоторые количественные характеристики популяции этого вида и сопоставить их с таковыми в других частях ареала вида, где они изучались.

Плотность поселений барсука на различных участках его ареала различна и варьирует в широких пределах от 0.4 поселения на 10 км² в польской части Беловежской пущи и парке Альто Мансанарес (Alto Manzanares, центральная часть Испании) до 45.5 поселения на 10 км² в Глошистере (Англия) (Kowalczyk et al., 2000). Соответственно плотности поселений барсука большой изменчивости подвержена и плотность особей этого вида. Например, в Глошистере (Англия) она очень высока – 307 особей на 10 км², на территории континентальной Европы значительно ниже – 1.6 особи на 10 км² в польской части Беловежской пущи (Kowalczyk et al., 2000), 6.7 особи на 10 км² в юго-западной Испании (Revilla et al., 2001a), 7.8 особи на 10 км² в Люксембурге (Schley et al., 2004).

Важно подчеркнуть общую закономерность: наибольшей плотности населения барсук достигает в южных районах Великобритании (Macdonald, Newman, 2002), где средняя плотность его популяции составляет 14.9 поселения на 10 км² и 93.8 особи на 10 км², тогда как на территории континентальной Евразии – 1.7 поселения на 10 км² и 6.3 особи на 10 км² соответственно (Kowalczyk et al., 2000).

В России, на ее европейской территории, наименьшая плотность населения барсука зарегистрирована в северных областях, где преобладают хвойные леса (Полякова, Приклонский, 1975; Королев, 2005). Так, в заповеднике «Кивач» (Карелия) плотность этого вида составляет 2.5 поселения на 10 км² (Ивантер, 1973). При продвижении на юг этот показатель увеличивается и в восточной части Кировской области достигает 5

поселений на 10 км² (Соловьев, 2003). В средней полосе России по данным А.Д. Поляковой и С.Г. Приклонского (1975) численность барсука находится в обратном соотношении с лесистостью территории и возрастает с увеличением ее заовраженности. Подобную зависимость численности барсука от лесной площади отмечает и В.А. Соловьев (2008) в Кировской области. И, наконец, наиболее высока плотность населения барсука в южных и центральных областях средней полосы европейской части России, расположенных в зоне широколиственных лесов и на северной границе лесостепной зоны (Полякова, Приклонский, 1975).

Анализ численности барсука на всем протяжении ареала показал, что она не зависит от широты местности, т.е. температурный градиент не является фактором, определяющим плотность населения вида (Kowalczyk et al., 2000). Однако Д. Джонсон с соавторами (Johnson et al., 2002a) отмечает зависимость численности барсука от показателя разницы между средними температурами января и июля.

При анализе факторов, определяющих локальную численность барсука, исследователями, как правило, учитывается влияние только одного или двух различных факторов, таких как характеристики почвы (Hammond et al., 2001), степень фрагментированности лесной территории (Virgós, 2001, 2002), численность кормовых объектов (Kruuk, Parish, 1982; Kowalczyk et al., 2003a), климатические особенности и характер растительности (как факторы, обуславливающие кормовые условия) (Kruuk, 1989; Da Silva et al., 1993; Virgós, Casanovas, 1999), заповедный режим (Revilla et al., 2001a). Такой подход определяется тем, что в различных точках ареала разные факторы могут оказывать влияние на численность барсука.

Лишь немногие исследователи уделяют внимание взаимодействию различных факторов. Так, в работе Л. Розалино с соавторами (Rosalino et al., 2005a) показано, что в условиях лесных территорий Средиземноморья численность барсука определяется геологическими особенностями местности (наличием мест, удобных для устройства поселений), тогда как кормовые условия и источники воды не оказывают решающего влияния на численность животных. Однако авторы подчеркивают, что присутствие барсука в той или иной местности определяется только сочетанием всех выделенных факторов.

Влияние на численность барсука оказывают, по-видимому, различные заболевания и эпизоотии. В литературе имеются немногочисленные упоминания о падеже барсуков, в результате которых животные исчезали в конкретных местностях на ряд лет (Гептнер и др., 1967). Например, в Англии отмечен падеж барсуков от острого тонзиллита (Neal, 1948). В 1998-2002 гг. наблюдался массовый падеж барсуков в Узбекистане (бассейн р. Пскем) от чесотки (Кашкаров, 2002). Однако в боль-

шинстве случаев причины гибели животных остаются неизвестными и влияние болезней на динамику численности вида мало изучено.

Известна распространенность у барсука гельминтозных инвазий. В Карелии барсук инвазирован 8 видами гельминтов (Шахматова, 1964), в Татарстане обнаружено 16 видов гельминтов (Горшов, 1997), в разных районах Беларуси от 6 до 17 видов (Пенькевич, 2008). Практически везде преобладают нематоды, из них наиболее опасны для барсука возбудители элуростронгилеза и кренозоматоза (Рухлядев, 1948). Эпизоотическое и эпидемиологическое значение имеют также нематоды *Trichinella spiralis*, *Thominx aerophilis* и цестоды *Diphyllobothrium latum*, *Mesocestoides lineatus* (Горшков, 1997).

В Великобритании барсук является переносчиком возбудителя туберкулеза крупного рогатого скота *Mycobacterium bovis* (Cheeseman et al., 1988), носителем *Babesia missirolii*, *Trypanosoma pestanai* (Macdonald et al., 1999), *Eimeria melis* и *Isoospora melis* (Newman et al., 2001). Однако большинство этих паразитов не оказывает влияния на численность животных (Wilkinson et al., 2000; Macdonald et al., 1999), исключением являются кокцидии, заражение которыми может, по мнению некоторых ученых (Newman et al., 2001), приводить к гибели молодых животных. В работах как европейских, так и отечественных ученых имеются также упоминания о встречах барсуков, больных бешенством. Однако в России случаи бешенства у барсуков составляют менее 1% от заболеваемости всех животных и носят случайный характер без наличия самостоятельного эпизоотического процесса (Сидоров, Сидорова, 2003).

В Дарвинском заповеднике специальных исследований заболеваний барсука не проводилось. В зоологической картотеке заповедника зафиксировано несколько находок трупов животных около нор, но причины смерти не были установлены. Редкость подобных находок позволяет предположить, что заболевания вряд ли оказывают существенное влияние на численность барсука в заповеднике.

Большое влияние на численность барсука оказывает деятельность человека. Последствия этого воздействия неоднозначны. С одной стороны хозяйственная деятельность человека может способствовать росту численности барсука посредством улучшения кормовых условий (увеличение биомассы отдельных видов корма или расширение трофической ниши) (Da Silva et al., 1993) или условий норения (Соловьев, 2008; Vičík et al., 2000). Негативное воздействие человека заключается в прямом преследовании, разрушении поселений при охоте (Буневич, 1983; Блузма, Баранаскас, 1986; Шибанов, 1989; Горшков, 1997; Чашин, 1997, 1998). Большое количество барсуков в Западной Европе гибнет на автодорогах (Jefferies, 1975; Davies et al., 1987; Kruuk, 1989, и др.).

Таким образом, можно выделить несколько групп факторов, определяющих численность барсука в той или иной точке ареала: почвенные условия, обилие кормовых ресурсов и деятельность человека. Почвенные условия влияют на возможность устройства поселений барсуком, и, следовательно, определяют само присутствие вида в конкретной точке ареала. Численность барсука в конкретной точке ареала определяется обилием кормовых ресурсов, которое может быть обусловлено характером местообитаний (Nolet, Killingley, 1987; Da Silva et al., 1993; Seiler et al., 1993; Feore, Montgomery, 1999).

Численность барсука на территории Дарвинского заповедника по результатам многолетних учетов можно оценить как очень высокую. Она характеризуется следующими показателями: плотность его поселений составляет в среднем 1.9 поселения на 10 км², а плотность особей – 6.8 особи на 10 км². На прилегающих к заповеднику территориях плотность вида колеблется в пределах 0.5–0.9 особей на 10 км² (Сидоров, Ботвинкин, 2001). Таким образом, численность барсука в заповеднике существенно превышает соответствующие показатели прилегающих территорий.

Столь высокая численность барсука в Дарвинском заповеднике обусловлена, по-видимому, рядом причин. Во-первых, наличием на территории заповедника большого количества угольных ям, что в условиях равнинного рельефа и значительной заболоченности территории создает благоприятные условия для устройства поселений. Кроме того, большое влияние на численность барсука в Дарвинском заповеднике оказывает заповедный режим территории. Так, за первые пятнадцать лет существования заповедника численность барсука здесь увеличилась в пять раз (Калецкая, 1973а). Однако не исключено, что на данном показателе в этот период отражался также и рост степени изученности территории (учет большого количества поселений по мере обнаружения новых).

Результаты регулярных многолетних наблюдений за популяцией барсука в Дарвинском заповеднике позволяют проследить динамику численности этого вида на протяжении 36 лет (рис. 3.1). Самая высокая численность барсука отмечена в заповеднике в 1964 г.; в период с 1964 г. по 1982 г. она снизилась в два раза, затем стала возрастать вплоть до 1992 г., почти достигнув значения 1964 г., после чего на протяжении нескольких лет оставалась относительно стабильной.

Каковы возможные причины выявленных изменений численности барсука в Дарвинском заповеднике?

Основным фактором снижения численности барсука в большинстве случаев считают воздействие со стороны человека. В первую очередь это охота с разрушением поселений, при ограничении или запрете которой чис-

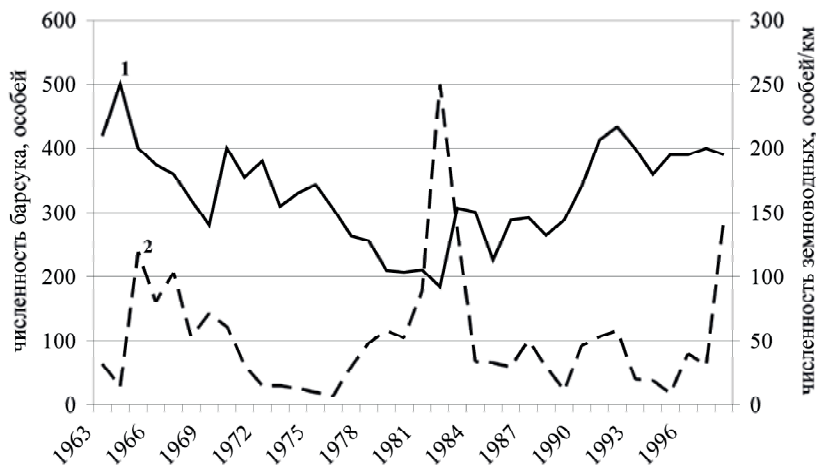


Рис. 3.1. Численность барсука (1) и земноводных (2) в Дарвинском заповеднике в период с 1963 по 1998 гг.

ленность барсука восстанавливается (Горшков, 1997; Macdonald, Newman, 2002). Однако заповедный режим района нашего исследования не позволяет предполагать воздействия со стороны человека.

Значительное влияние на численность барсука может оказывать присутствие кабана (уничтожение им барсуков), как это отмечено П.К. Горшковым (1997) в Татарстане. В Дарвинском заповеднике примеров негативного воздействия со стороны кабана на барсука мы не наблюдали. Более того, после появления этого вида в заповеднике численность барсука через некоторое время стала увеличиваться.

Не связаны изменения численности барсука в заповеднике и с изменением обилия основного пищевого объекта – земноводных (рис. 3.1) (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.25$, $p > 0.05$).

Следует отметить, однако, что подобный подход к выявлению факторов, определяющих динамику численности, в случае барсука является достаточно трудоемким. Основная сложность заключается в широком спектре кормов и трофической пластичности данного вида. Недостаток основного корма барсук может восстанавливать быстрым переключением на другие пищевые объекты, поэтому изменения численности одного или двух кормовых объектов (даже основных) могут не оказывать влияния на динамику численности барсука. Для проведения подобного анализа необходимо наличие данных об изменениях обилия всех видов корма, которые для Дарвинского заповедника отсутствуют.

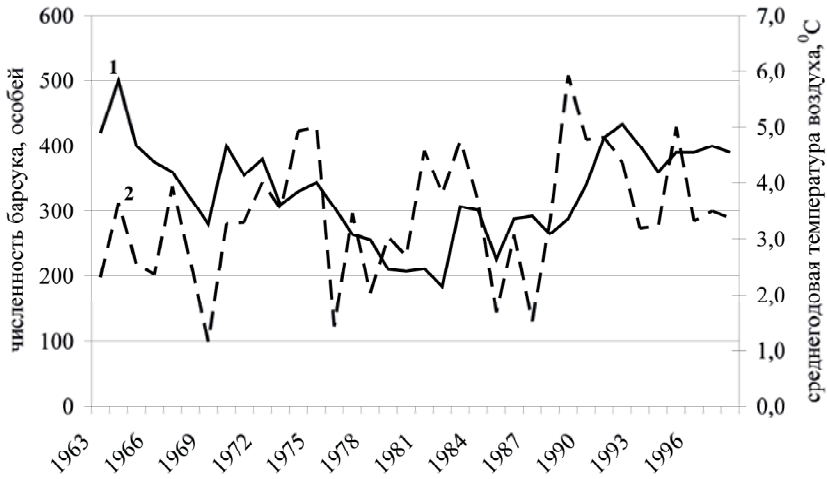


Рис. 3.2. Численность барсука (1) и изменение среднегодовой температуры воздуха (2) в Дарвинском заповеднике в период с 1963 по 1998 гг.

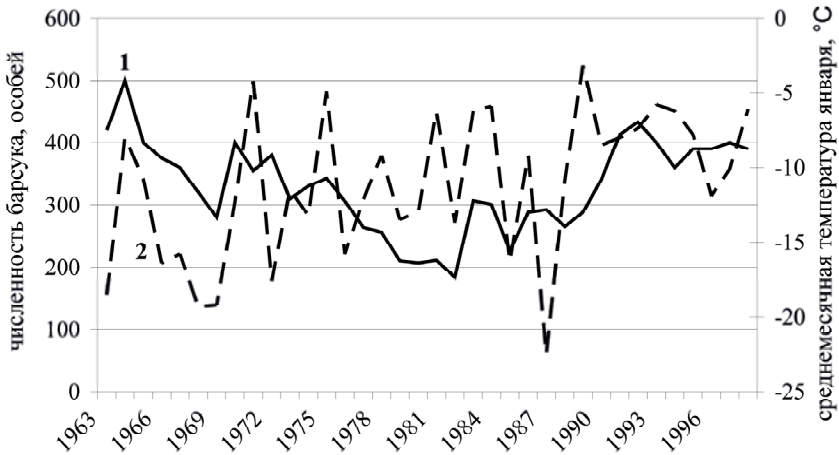


Рис. 3.3. Численность барсука (1) и изменение среднемесячной температуры января (2) в Дарвинском заповеднике в период с 1963 по 1998 гг.

Мы не обнаружили также связи в изменении численности барсука в заповеднике с погодными условиями, в частности, со среднегодовой температурой воздуха (рис. 3.2) (коэффициент корреляции Пирсона $r = -0.01$, $p > 0.05$), хотя для барсука в Финляндии существование такой связи показано (Kauhala, 1995).

Как отмечает К. Каухала (Kauhala, 1995), при более мягкой и короткой зиме потомство у барсука в Финляндии появляется раньше и имеет более длительный период для подготовки к следующей зиме, что способствует росту численности барсука. Д. Макдональд и С. Ньюмен (Macdonald, Newman, 2002), изучавшие барсука в Англии, также считают изменения климата основной причиной увеличения его численности. Эти исследователи показали, что более высокая среднемесячная температура воздуха в январе позволяет уменьшать затраты на терморегуляцию, что способствует увеличению выживаемости барсука. Однако мы не обнаружили выраженной положительной корреляции в изменении численности барсука и среднемесячной температуры января (наиболее холодного месяца года) (рис. 3.3) в Дарвинском заповеднике (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.17$, $p > 0.05$).

Таким образом, на протяжении последних двадцати лет численность барсука в Дарвинском заповеднике остается стабильной и достаточно высокой. Причины изменения численности барсука в заповеднике за предыдущие годы – равномерное падение до 1982 г. и последующее повышение до 1992 г. и затем выходом на плато – остаются невыясненными.

Глава 4.

Биоценологические связи барсука в Дарвинском заповеднике

4.1. Кормовая база и питание барсука

Особенности питания барсука оказывают значительное влияние на формирование пространственной структуры популяции в той или иной точке ареала (Revilla, Palomares, 2002; Stewart et al., 2002 и др.). Поэтому изучение этого аспекта экологии вида важно для характеристики популяции.

Характеристике пищевого спектра барсука посвящено значительное количество работ, выполненных в разных участках ареала вида (Лихачев, 1956; Иванова, 1962; Корнеев, Кричевская, 1965; Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976; Rooper, 1994; Горшков, 1997; Сидорович, 1997; Goszczyński et al., 2000; Fisher et al., 2005; Rosalino et al., 2005b и др.). В целом барсук потребляет широкий набор кормов, как животного, так и растительного происхождения (табл. 4.1). Однако, для отдельных популяций характерно преобладание в питании барсука одного-двух видов кормов, которые различаются в разных частях ареала: дождевые черви в северо-западной Европе (Kruuk, Parish, 1981, Goszczyński et al., 2000), злаки и мелкие млекопитающие в Швейцарии (Fisher et al., 2005), фрукты (Melis et al., 2002) или фрукты и насекомые (Pigozzi, 1991; Boesi, Biancardi, 2002; Rosalino et al., 2005b) в Средиземноморском районе, дождевые черви и земноводные в западной Франции и Венгрии (Henry, 1983, 1984; Fisher et al., 2005; Lanszki, 2004), кролики в Испании (Martin et al., 1995; Fedriani et al., 1998).

Обычно барсука характеризуют как «собирателя», а не как «охотника», так как его кормовыми объектами часто являются животные небольшого размера (дождевые черви, насекомые, амфибии, рептилии, мелкие млекопитающие), более крупные животные поедаются как падаль (Kruuk, 1989). Исключением можно назвать добывание барсуком крольчат в Испании (Martin et al., 1995; Fedriani et al., 1998). В этом регионе крольчата являются основным кормовым объектом барсука на протяжении всего года вне зависимости от колебания их численности. Эта особенность питания послужила основой для характеристики барсука в данной точке ареала как специалиста (Martin et al., 1995).

Специализация в питании описана еще для нескольких популяций барсука. Например, в южной Англии и Польше основу питания барсука составляют дождевые черви (Kruuk, 1989; Kowalczyk et al., 2003;

Таблица 4.1. Состав кормов барсука в разных точках ареала на основе анализа экскрементов

Район ареала	Корма (встречаемость, %)										Источники данных
	млекопитающие	птицы	рептилии	амфибии	рыба	насекомые	ложковые черви	растительные корма	пауля		
Карелия, заповедник Кивач	56.4	33.3	5.1	17.9	-	79.5	-	35.8	-	-	Ивангер, 1973
Ленинградская и Псковская области	58.0	10.0	8.0	15.0	-	62.0	-	14.0	-	-	Туманов, Сметлов, 1980
Дарвинский заповедник	27.1	6.2	5.1	81.1	7.9	63.9	-	92.4	0.7	0.8	Калеская, 1957
Заповедник Тульские засеки	70.0	27.0	4.0	-	0.8	96.0	-	23.8	-	-	Лихачев, 1956
Воронежский заповедник	49.8	5.9	9.4	20.0	-	68.3	-	54.4	-	-	Иванова, 1962
Саратовская область	51.0	16.0	13.7	24.7	-	86.3	+ (нет оценки)	52.0	-	-	Филитичев, Беляченко, 2002
Заповедник Жигули	57.5	2.6	8.8	-	-	98.0	-	50.7	-	-	Геглер и др., 1967
Татарстан	23.8	2.3	6.0	29.6	21.2	82.5	2.2	22.0	2.4	-	Горшков, 1997
Северный Кавказ	19	-	-	-	-	40	+ (нет оценки)	+ (нет оценки)	-	-	Горшков, Хорин, 1988
Украина	16.2	-	-	42.9	-	100	-	10.8	-	-	Корнеев, Кричевская, 1965
Беловеская пуша (Беларусь)	38.1	4.8	-	34.9	-	85.8	-	12.1	-	-	Буневич, 1986
Беларусь	12.4	2.6	-	9	-	42.4	8.8	18	5.8	-	Сидорович, 1997
Беларусь	13.2	15.9	6.2	13.9	0.5	82.5	22.7	34.3	5.3	-	Sidorovich et al., 2000
Шотландия	10.3	9.0	-	5.5	0.3	88.0	97.5	35.4	4.0	-	Kramk, Parish, 1981
Швейцария	30	-	-	-	-	51	67.1	83.6	-	-	Fischer et al., 2005
Беловеская пуша (Польша)	3	1.9	0.6	11.9	0.8	41.2	88.6	22	6.2	-	Goszczyzski et al., 2000
Италия, парк Маремма	>4	>4	незначительно	>4	-	79.4	28.7	64.5	-	-	Pigozzi, 1991
Испания, заповедник Доњяна	70.1	1.9	6.3	9.2	-	70	-	9	-	-	Martin, 1995
Италия, заповедник Lago di Piано	8.0	1.4	>1	>1	-	71.2	30.5	80.5	-	-	Boesi, Biancardi, 2002

Примечание: жирным шрифтом выделены наиболее часто потребляемые корма; подчеркнуты основные корма в отдельных точках ареала (из расчета потребленной биомассы).

Palphramand et al., 2007). В некоторых районах Средиземноморья барсук предпочитает фрукты (Kruuk, de Kock, 1981; Melis et al., 2002).

В других популяциях барсука наблюдается сезонная смена доминирующих видов корма, обусловленная изменением их обилия (Skinner, Skinner, 1988; Pigozzi, 1991; Roper, 1994). Таким образом, в этих регионах барсук в течение года может переключаться с одного вида корма на другие, компенсируя таким образом недостаток основных видов корма. Особенности питания барсука в данных популяциях соответствуют стратегии генералиста – вида, потребляющего несколько альтернативных видов корма в соответствии с их обилием (Hanski et al., 1991).

Таким образом, в разных частях ареала барсук может вести себя и как генералист и как специалист. Принимая во внимание значительную изменчивость пищевого спектра барсука на протяжении его ареала, ряд исследователей характеризуют данный вид как генералиста с выраженными сезонными и региональными специализациями (Virgós et al., 2004; Rosalino et al., 2005b).

Наиболее широка трофическая ниша барсука в средних широтах (45–55° с.ш.), где этот вид потребляет широкий спектр кормов как животного, так и растительного происхождения. Трофическая ниша сужается при продвижении к северу, где в питании барсука преобладают животные корма (дождевые черви и некоторые позвоночные), и к югу, где в питании наибольшее значение имеют растительные корма (Goszczyński et al., 2000).

На территории бывшего СССР изучению пищевого спектра барсука также посвящено значительное количество работ (Лихачев, 1956; Новиков, 1956; Иванова, 1962; Корнеев, Кричевская, 1965; Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976; Горшков, 1978; Туманов, Смелов, 1980; Буневич, 1986; Сидорович, 1997; Филипьев, Беляченко, 2001, 2002; Sidorovich et al., 2000). Однако, как отметил Я. Госджински с соавторами (Goszczyński et al., 2000) в большинстве случаев эти исследования нельзя считать полными, так как они основаны только на макроскопическом анализе экскрементов, тогда как остатки некоторых кормов, например дождевых червей, одного из наиболее важных кормовых объектов барсука, можно обнаружить лишь при микроскопическом анализе. В некоторых российских работах встречаются упоминания о поедании барсуком дождевых червей (Лихачев, 1956; Ивантер, 1973; Горшков, Хорин, 1988; Горшков, 1997; Филипьев, Беляченко, 2001), но оценки их значения в питании барсука нет.

Кроме того, в большинстве перечисленных работ пищевой спектр барсука характеризуется на основе только одного показателя – частоты встречаемости кормов. Однако использование только этого показателя

может привести к переоценке значения в питании отдельных видов кормов, поскольку они могут часто встречаться в экскрементах, но поедаться в небольших количествах, не являясь основными компонентами питания барсука (Goszczuński 1974; Kauhala et al., 1998; Melis et al., 2002; Zabala, Zuberogoitia, 2003).

Во многих современных зарубежных исследованиях используются, как правило, два показателя (процент встречаемости кормов и процент потребленной биомассы), которые дополняют друг друга при анализе питания (Kauhala et al., 1998; Zabala, Zuberogoitia, 2003). Один показатель – процент встречаемости кормов – отражает только постоянство потребления животным определенного вида корма, тогда как о его значении в питании барсука дает представление другой показатель – процент потребленной биомассы корма.

Как правило, период сбора материала по питанию барсука в разных точках ареала составляет 2–4 года (Kruuk, Parish, 1981; Pigozzi, 1991; Martin et al., 1995; Fedriani et al., 1998; Boesi, Biancardi, 2002; Melis et al., 2002; Fisher et al., 2005; Rosalino et al., 2005b и др.). В этой связи среди исследований, выполненных на территории бывшего СССР, следует отметить работу П.К. Горшкова (1997), в которой представлен длительный ряд наблюдений изменения пищевого спектра барсука на протяжении 18 лет.

Общая характеристика питания барсука в Дарвинском заповеднике

Изучению питания барсука в Дарвинском заповеднике уделено внимание в работе М.Л. Калецкой (1957). Однако в ней, как и в большинстве отечественных работ, питание барсука оценивали на основе макрохимического анализа экскрементов с использованием только одного показателя – процента встречаемости кормов.

Для более полной характеристики питания барсука в Дарвинском заповеднике нами, как и в других современных работах (Goszczuński et al., 2000; Kauhala et al., 1998; Rosalino et al., 2005b и др.), использованы два показателя: процент встречаемости кормов (число проб, содержащих остатки определенного вида корма, в процентах от общего числа проб) и процент потребленной биомассы, которые дополняют друг друга при анализе питания (Сидорчук, 2008).

Собранные экскременты обрабатывали стандартным методом: вымачивали и промывали от зольных элементов на мелком сите. Промытые экскременты высушивали и разбирали по кормовым фракциям (Соколов, 1949). Для определения роли дождевых червей в питании барсука Дарвинского заповедника нами проведен микроскопический анализ 24 проб по методике, описанной П.В. Чащиным (2005).

Биомассу потребленного корма рассчитывали на основе коэффициентов перевариваемости, приведенных в работе Я. Госжински с соавторами (Goszczyński et al., 2000): после просушки непереваренные остатки каждого вида корма в пробе экскрементов взвешивали, полученный вес умножали на коэффициент перевариваемости соответствующего вида корма. Этот коэффициент составляет для мелких млекопитающих – 32,8, для мелких птиц – 45,6, амфибий – 49, рептилий – 28,6, жуков – 8, рыбы (падаль) – 100. Для определения биомассы потребленных ягод черники подсчитывали количество непереваренных остатков ягод в пробе и умножали на среднюю массу ягоды (Goszczyński et al., 2000). Ширину трофической ниши барсука в Дарвинском заповеднике характеризовали с помощью индекса Левинса (Goszczyński et al., 2000) и его стандартизованной формы (Fisher et al., 2005):

$B = 1/\sum p_i^2$, где p_i – доля корма; значение индекса Левинса B варьирует от 0 (наиболее узкая трофическая ниша) до n – общее количество групп кормов, в нашем случае 7 (наиболее широкая трофическая ниша).

$BS = (B - 1)/(n - 1)$, где B – значение индекса Левинса, BS – стандартизованный индекс Левинса, позволяет сравнивать состав кормов в разных районах исследований при различном количестве выделенных видов корма; n – количество видов корма. Значение индекса BS варьирует от 0 (наиболее узкая трофическая ниша) до 1 (наиболее широкая трофическая ниша).

Сходство трофических ниш барсука в разные сезоны года оценивали при помощи индекса перекрытия трофических ниш Пианки (Fisher et al., 2005):

$\alpha_{xy} = \sum p_{ix} * p_{iy} / \sqrt{(\sum p_{ix}^2 * \sum p_{iy}^2)}$, где p_{ix} – доля корма в первой выборке, p_{iy} – доля корма во второй выборке. При $\alpha = 1$ трофические ниши полностью перекрываются, при $\alpha = 0$ трофические ниши совершенно различны.

Использование индексов Левинса и Пианки дает возможность сравнивать полученные нами результаты с современными зарубежными исследованиями. Для оценки значимости различий потребления кормов барсуком в разные сезоны использовали общепринятые методы статистики (Глотов и др., 1982; Лакин, 1990).

Пробы экскрементов барсуков отбирались на протяжении полевых сезонов 2001–2007 гг. (одна проба представляла собой содержимое одной или нескольких уборных). Всего собрано 68 проб экскрементов, из них 64 – из уборных у поселений.

Следует отметить, в Дарвинском заповеднике уборные барсука присутствуют у небольшого количества его жилых поселений, что обусловило небольшой объем выборки для характеристики питания. Такая особенность отмечена и в некоторых других популяциях барсука, на-

пример в Беловежской Пуще (Буневич, 1983). Возможно, в подобных случаях уборные могут размещаться внутри поселений. Особенности расположения уборных являются одним из маркеров социальной и пространственной организации популяции барсука. Так, в популяциях с высокой плотностью населения барсука границы участков соседних групп четко обособлены, не перекрываются и маркируются уборными, содержащими различные экскременты животных (Roper et al., 1986; Kruuk, 1989; Stewart et al., 2001; Stewart et al., 2002). В такой ситуации большинство уборных барсука находится на границах участка обитания семейной группы. Эта особенность поведения животных легла в основу метода определения границ семейных территорий с помощью меченых подкормок (bait-marking) (Kruuk, 1978a; Delahay et al., 2000). Данные о размерах групповых территорий барсука, полученные методом подкормки, практически совпадают с данными, собранными при радиослежении (Kruuk, 1978a).

Для популяций барсука с низкой плотностью населения характерны обширные участки обитания групп или одиночных особей от 4 до 14 км² (Kruuk, 1989; Kauhala et al., 2006). В отличие от популяций с высокой плотностью населения барсука, размещение уборных в пределах участка обитания группы или одиночной особи может варьировать. Уборные в таких ситуациях чаще располагаются около наиболее часто используемых барсуком зон участка (например, у поселений) (Feore, Montgomery, 1999). Подобное расположение уборных характерно и для популяции барсука Дарвинского заповедника – его экскременты здесь чаще можно обнаружить недалеко от входов поселений весной и летом, а осенью они редки.

На протяжении всего активного сезона в питании барсука в заповеднике преобладают животные корма. Они отмечены в 98% проб. Наиболее часто барсук поедает земноводных (лягушек, *Rana* sp.), остатки которых встречены в 85% проб (табл. 4.2). Этот вид корма составляет основу питания барсука в заповеднике – 51.0% потребленной биомассы. Так же часто барсук поедает различных насекомых, в основном представителей отрядов жесткокрылых (Coleoptera) и перепончатокрылых (Hymenoptera): их хитиновые остатки отмечены в 87% проб экскрементов. Однако, доля этого вида корма в питании барсука в Дарвинском заповеднике невелика – 5.1% потребленной биомассы. Наибольшее значение в питании барсука имеют представители отряда Coleoptera, а именно жуки-навозники р. *Geotrupes* (4.8% потребленной биомассы). Другие представители отрядов Coleoptera и Hymenoptera отмечены лишь в 17% и 15% проб соответственно, и суммарно составляют 0.3% потребленной биомассы.

Пресмыкающиеся отмечены в 55% проб. Практически с одинаковой частотой барсук поедает и ящериц, и змей (остатки встречены в 36% и 34% проб соответственно). Вклад пресмыкающихся в питание животного не

Таблица 4.2. Состав кормов барсука в Дарвинском заповеднике (n = 68): процент встречаемости (% В), процент потребленной биомассы (% Б)

Вид корма	% В	% Б
Млекопитающие, Mammalia:	45	4.4
отр. Насекомоядные, Insectivora:	16	1.8
сем. Землеройковые, Soricidae:		
бурозубка обыкновенная, <i>Sorex araneus</i>	3	*
бурозубка средняя, <i>Sorex caecutiens</i>	1	*
бурозубка не опр.	6	0.2
сем. Кротовые, Talpidae:		
крот европейский, <i>Talpa europaea</i>	6	1.5
отр. Грызуны, Rodentia:	28	2.7
сем. Хомяковые, Cricetidae		
полевка рыжая, <i>Clethrionomys glareolus</i>	4	0.1
водяная полевка, <i>Arvicola terrestris</i>	4	1.3
полевка не опр.	19	1.2
Птицы, Aves:	39	1.6
птицы не опр.	39	1.0
яйца	30	0.6
Рыба, Osteichthyes:	43	29.7
щука, <i>Esox lucius</i>	3	7.1
синец, <i>Abramis ballerus</i>	4	1.4
лещ, <i>Abramis brama</i>	12	7.7
окунь, <i>Perca fluviatilis</i>	7	8.2
рыба не опр.	18	5.4
Пресмыкающиеся, Reptilia:	55	5.1
сем. ящерицы, Lacertidae	36	3.0
змеи, сем. Columbridae, сем. Viperida	34	2.1
Земноводные, Amphibia:		
сем. лягушки, Ranidae	85	51.0
Насекомые, Insecta:	87	5.1
отр. Жесткокрылые, Coleoptera		
сем. Хрущи, Scarabaeidae		
род Навозник, <i>Geotrupes</i>	84	4.8
род Бронзовка, <i>Cetonia</i>	1	*
род Майский жук, <i>Melolontha</i>	0.7	*
сем. Жужелицы, Carabidae	13	*
сем. Мертвоеды, Silphidae	5	*
род Мертвояд, <i>Oecoeptoma</i>	0.7	*
род Могильщик, <i>Necrophorus</i>	5	*
сем. Листоеды, Chrysomelidae	1	*
сем. Божьи коровки, Coccinellidae	2	*
сем. Карапузики, Histeridae	0.7	*
отр. Перепончатокрылые, Hymenoptera	15	0.2
насекомое не опр.	3	*
Растительные корма:	19	3.1
ягоды черники	19	2.7
ягоды клюквы	1.5	0.4

* – процент потребленной биомассы менее 0.05%

велик – 5.1% потребленной биомассы, из которых 3.0 % приходится на долю ящериц и 2.1% на долю змей.

Остальные корма животного происхождения встречаются в экскрементах барсука с примерно одинаковой частотой: рыба в 43% проб, мелкие млекопитающие в 46% проб, птицы и скорлупа их яиц в 39% проб. Несмотря на близкие значения встречаемости этих видов кормов их доля в питании барсука значительно различается. Рыба составляет 29.7% потребленной биомассы, и, вероятно, самостоятельно барсуком не добывается, а поедается в виде падали. Барсук может подбирать мертвую рыбу на берегу водохранилища, мелкую рыбу, оставшуюся в ямках и бочагах после спада уровня воды, а также остатки добычи черного коршуна и орлана-белохвоста, охотящихся на побережьях Рыбинского водохранилища (Калецкая, 1957; Горшков, 1997). Среди видов рыб, которые удалось определить, наибольший вклад в питание барсука вносят окунь *Perca fluviatilis* (8.2% потребленной биомассы), лещ *Abramis brama* (7.7 % потребленной биомассы) и щука *Esox lucius* (7.1% потребленной биомассы).

Доля мелких млекопитающих и птиц составляет 4.5% и 1.6% потребленной биомассы соответственно. Из млекопитающих, обитающих на территории Дарвинского заповедника, в экскрементах барсука встречены остатки грызунов (рыжая полевка, водяная полевка) и насекомоядных (обыкновенная и средняя бурозубки, крот европейский). Грызуны поедаются барсуком чаще, чем насекомоядные (остатки отмечены в 28% и 16% проб соответственно), и их доля в питании выше (2.7% и 1.8% потребленной биомассы соответственно).

Растительные корма барсука в Дарвинском заповеднике представлены ягодами. В большинстве проб (19%) отмечены остатки ягод черники. Барсук поедает также и клюкву, но значительно реже (остатки отмечены в 1.5% проб). Доля ягод в питании барсука не велика и составляет 3.1% потребленной биомассы. Значение других растительных кормов в питании барсука в заповеднике сложно оценить методом копрологического анализа, поскольку они практически полностью перевариваются. Однако они могут поедаться барсуком. По наблюдениям зоологов Дарвинского заповедника (Завьялов Н.А., Завьялова Л.Ф., личн. сообщ.) барсука неоднократно отмечали кормящимся растениями-временниками в зоне временного затопления.

Значение травянистых растений в питании барсука не совсем ясно. Как и многие хищные млекопитающие, барсук не усваивает лигнин и целлюлозу (Neal, 1986). Вероятно, травянистые части растений могут поедаться барсуком с целью «очистки» кишечника (как это отмечено для других хищных) (Lachat-Feller, 1993) или случайно, при добывании животным других кормов.

Остатки дождевых червей, одного из основных кормовых объектов барсука в Западной Европе (Kruuk, 1989; Goszczyński et al, 2000; Kowalczyk et al., 2003; Palphramand et al., 2007), в экскрементах барсука в Дарвинском заповеднике нами не встречены. Это позволяет предполагать, что дождевые черви не играют значительной роли в питании барсука на территории заповедника, по-видимому, вследствие своей низкой численности.

Таким образом, на территории Дарвинского заповедника барсук потребляет достаточно широкий спектр кормов как животного так и растительного происхождения. Всего нами выделено 30 разновидностей корма, объединенных в 7 групп, сходных с таковыми в других точках ареала (Rooper, 1994; Kruuk, 1989; Goszczyński et al., 2000; Boesi, Biancardi, 2002; Lanszki, 2004; Rosalino et al., 2005b; Palphramand et al., 2007 и др.). Однако, в пределах отдельных групп (например, среди насекомых и растительных кормов) разнообразие потребляемых барсуком в Дарвинском заповеднике кормов достаточно низко по сравнению с данными из других популяций вида (Лихачев, 1956; Горшков, 1997; Rooper, 1994; Goszczyński et al., 2000 и др.).

Наибольшее значение в питании барсука Дарвинского заповедника имеют земноводные и рыба, которые суммарно составляют 80.7% потребленной биомассы. Наличие в пищевом спектре барсука рыбы и значительный вклад этого кормового объекта в питание вида отличает популяцию барсука Дарвинского заповедника от других (Лихачев, 1956; Иванова, 1962; Корнеев, Кричевская, 1965; Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976; Горшков, 1997; Сидорович, 1997; Филипьев, Беляченко, 2001; Rooper, 1994; Goszczyński et al., 2000 и др.). Высокая встречаемость рыбы в питании барсука отмечена только на побережье Куйбышевского водохранилища (Горшков, 1978, 1997), тогда как земноводные являются одним из обычных кормов барсука на протяжении практически всего ареала (табл. 4.1).

Сезонные изменения питания барсука в Дарвинском заповеднике

Доля разных видов кормов в питании барсука может меняться в зависимости от сезона (табл. 4.3). Однако на протяжении всего активного периода барсука в заповеднике основу его питания составляют земноводные. Их доля в питании остается высокой с весны по осень (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 0.9$, $p > 0.05$).

Доля второго по важности кормового ресурса – рыбы – изменяется в течение активного сезона (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 10.00$, $p < 0.05$). Наиболее активно барсук поедает рыбу весной. В этот период остатки рыбы встречены в 58% проб. Рыба состав-

ляют 37.9% всей потребленной биомассы. Вероятно, во время нереста на мелководьях рыба является более доступной для целого ряда хищников (как млекопитающих, так и птиц). Барсук может подбирать остатки их добычи или мертвую рыбу по берегам водохранилища. Летом значение рыбы в питании уменьшается. Ее остатки отмечены в 20% проб, а доля в питании уменьшается до 6.7% потребленной биомассы. Возможно, это связано с окончанием нереста или падением уровня воды в водохранилище и образованием протяженных отмелей (увеличением расстояния до кромки воды). Осенью встречаемость рыбы и ее доля в питании барсука возрастает до 56% и 16.8% соответственно.

Таблица 4.3. Состав кормов барсука в Дарвинском заповеднике в разные сезоны года: процент встречаемости (% В), процент потребленной биомассы (% Б)

Вид корма	весна (n = 33)		лето (n = 25)		осень (n = 10)	
	% В	% Б	% В	% Б	% В	% Б
Млекопитающие, Mammalia:	61	4.2	28	8.7	44	1.8
Насекомоядные, Insectivora						
сем. Землеройковые, Soricidae:						
бурозубка обыкновенная, <i>Sorex araneus</i>	3	0.1	0	0	11	0.02
бурозубка средняя, <i>Sorex caecutiens</i>	3	0.1	0	0	0	0
бурозубка не опр.	9	0.3	4	0.1	0	0
сем. Кротовые, Talpidae:						
крот европейский, <i>Talpa europaea</i>	9	2.1	4	0.1	0	0
Грызуны, Rodentia						
сем. Хомяковые, Cricetidae						
полевка рыжая, <i>Clethrionomys glareolus</i>	9	0.2	0	0	0	0
водяная полевка, <i>Arvicola terrestris</i>	3	0.8	4	3.4	11	1.4
полевка не опр.	24	0.6	12	5.2	22	0.4
Птицы, Aves:	42	1.2	36	4.0	33	0.7
птицы не опр.	18	1.0	20	1.9	22	0.3
яйца	33	0.2	28	2.1	22	0.4
Рыба, Osteichthyes:	58	37.9	20	6.7	56	16.8
синец	6	1.8	0	0.0	11	0.7
щука, <i>Esox lucius</i>	6	10.0	0	0.0	0	0.0
лещ, <i>Abramis brama</i>	21	9.3	0	0.0	22	6.1
окунь, <i>Perca fluviatilis</i>	15	11.6	0	0.0	0	0.0
рыба не опр.	21	5.2	20	6.7	22	10.0
Пресмыкающиеся, Reptilia:	76	6.6	28	1.7	56	1.2
сем. ящерицы, Lacertidae	73	4.3	16	0.7	22	0.6
змеи, сем. Columbridae, сем. Viperida	21	2.3	12	1.0	33	0.8
Земноводные, Amphibia:						
сем. лягушки, Ranidae	94	46.1	76	57.2	78	63.3
Насекомые, Insecta:	85	4.1	88	12.9	89	4.9
Жесткокрылые, Coleoptera						
сем. Хрущи, Scarabaeidae						
род Навозник, <i>Geotrupes</i>	85	3.9	88	11.9	67	4.6
Перепончатокрылые, Hymenoptera	36	0.1	32	0.4	22	0.3
Другие представители отр. Coleoptera и неопределенные насекомые	24	0.1	40	0.6	67	0.01
Растительные корма:	0	0.0	36	8.8	44	11.2
ягоды черники	0	0.0	36	8.8	44	8.9
ягоды клюквы	0	0.0	0	0.0	11	2.3

Встречаемость остатков насекомых в экскрементах барсука остается высокой и практически неизменной на протяжении всех сезонов. Этот вид корма отмечен в 85% проб, отобранных из уборных барсука весной, в 88% проб, собранных летом и в 89% осенних проб. Однако вклад в питание этого корма варьирует в разные сезоны (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 6.29$, $p < 0.05$). Наибольшее значение в питании барсука насекомые играют в летний период, когда их доля составляет 12.9% потребленной биомассы. Вероятно, это обусловлено изменением численности насекомых, достигающей максимума в летние месяцы. Весной и осенью доля насекомых составляет 4.1% и 4.9% соответственно.

На протяжении всего периода активности барсука в заповеднике наибольший вклад в его питание среди насекомых вносят жуки-навозники р. *Geotrupes* (весна – 3.9% потребленной биомассы, лето – 11.9% потребленной биомассы, осень – 4.6% потребленной биомассы). Другие представители отряда Жесткокрылых имеют небольшое значение: их суммарная доля в питании занимает 0.1% потребленной биомассы весной, 0.6% летом и 0.01% осенью. Доля перепончатокрылых также невелика. Несколько большее значение представители этого отряда насекомых приобретают летом – 0.4% потребленной биомассы. Весной и осенью их доля в питании барсука составляет 0.1% и 0.3% потребленной биомассы соответственно.

Пресмыкающиеся чаще отмечаются в экскрементах барсука весной и осенью, когда их кожные покровы и кости встречены в 76% и 56% проб соответственно. Летом барсук поедает рептилий гораздо реже (остатки отмечены в 28% проб). Ящерицы поедаются барсуком чаще весной и летом, змеи – осенью. Значение рептилий в питании барсука выше весной – 6.6% потребленной биомассы (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 10.22$, $p < 0.05$). Из них 4.3% приходится на долю ящериц. Летом и осенью доля пресмыкающихся снижается до 1.7% и 1.2% потребленной биомассы соответственно. В эти сезоны доля змей незначительно превышает долю ящериц.

Мелкие млекопитающие встречаются в экскрементах барсука реже в летние месяцы (остатки зарегистрированы в 28% проб). Весной кости и шерсть грызунов и насекомоядных обнаружены в 61% проб, осенью в 44%. Доля этого вида корма остается низкой в течение всех сезонов (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 5.4$, $p > 0.05$). На протяжении всего активного периода барсука в его экскрементах чаще встречаются остатки грызунов. Доля насекомоядных в питании превышает таковую грызунов только весной, а летом и осенью доминируют грызуны.

Остатки птиц (перья и скорлупа яиц) чаще встречаются в пробах экскрементов барсука весной, когда они отмечены в 42% проб. Летом и осенью встречаемость этого кормового ресурса снижается до 36% и 33%

соответственно. Скорлупа яиц зарегистрирована в экскрементах барсука чаще, чем остатки птиц, весной и летом, осенью оба ресурса отмечены в одинаковом количестве проб (22%). Вклад этих кормов в питание барсука практически одинаков на протяжении всего описываемого периода (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 0.9$, $p > 0.05$).

Растительные корма в питании барсука Дарвинского заповедника представлены ягодами черники и клюквы. Их остатки отмечены в 19% рассмотренных проб. Ягоды появляются в экскрементах летом и осенью, по мере их созревания. Встречаемость ягод и их доля в питании в эти сезоны практически одинакова. Ягоды зарегистрированы летом в 36% проб, осенью – в 44%. Их доля в питании барсука также выше осенью (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 15.82$, $p < 0.05$). Летом барсук поедает в основном ягоды черники. Осенью он собирает также клюкву.

Таким образом, весной в питании барсука в Дарвинском заповеднике обнаруживаются практически все виды корма, кроме ягод (из 7 основных групп кормов). Основными пищевыми объектами в этот сезон являются земноводные и рыба (рис. 4.1). Летом барсук в основном добывает лягушек, увеличивается также значение насекомых, мелких млекопитающих. По мере созревания ягод черники животные собирают и этот корм. Осенью барсук поедает в основном земноводных. Несколько возрастает значение рыбы в питании животного в этот период.

На протяжении всего активного периода барсука в Дарвинском заповеднике его трофическая ниша достаточно узка (значение индекса Левинса B изменяется от 2.25 до 2.75) и практически идентична при сравнении сезонов между собой. Наиболее разнообразно питание барсука весной ($B = 2.75$; $BS = 0.29$) и летом ($B = 2.74$; $BS = 0.29$). Осенью доля земноводных в питании барсука возрастает и трофическая ниша наиболее узка в этот сезон ($B = 2.25$; $BS = 0.21$). Состав кормов и их участие в питании барсука в течение лета и осени практически идентичны (индекс перекрытия трофических ниш Пианки $\alpha = 0.97$). Несколько ниже сходство рационов весеннего и летнего ($\alpha = 0.82$), а также весеннего и осеннего ($\alpha = 0.89$).

Доля различных кормов может значительно варьировать на протяжении года, однако, на протяжении всех сезонов доминирующим видом корма барсука в Дарвинском заповеднике являются земноводные. Стабильное преобладание в питании барсука одного вида корма отмечено также и для других популяций (Kruuk, 1989; Martin et al., 1995; Fedriani et al., 1998; Kruuk, de Kock, 1981; Melis et al., 2002; Kowalczyk et al., 2003; Palphramand et al., 2007).

Трофическая ниша барсука в Дарвинском заповеднике достаточно узка ($B = 2.8$; $BS = 0.30$), что соответствует данным из других частей ареала

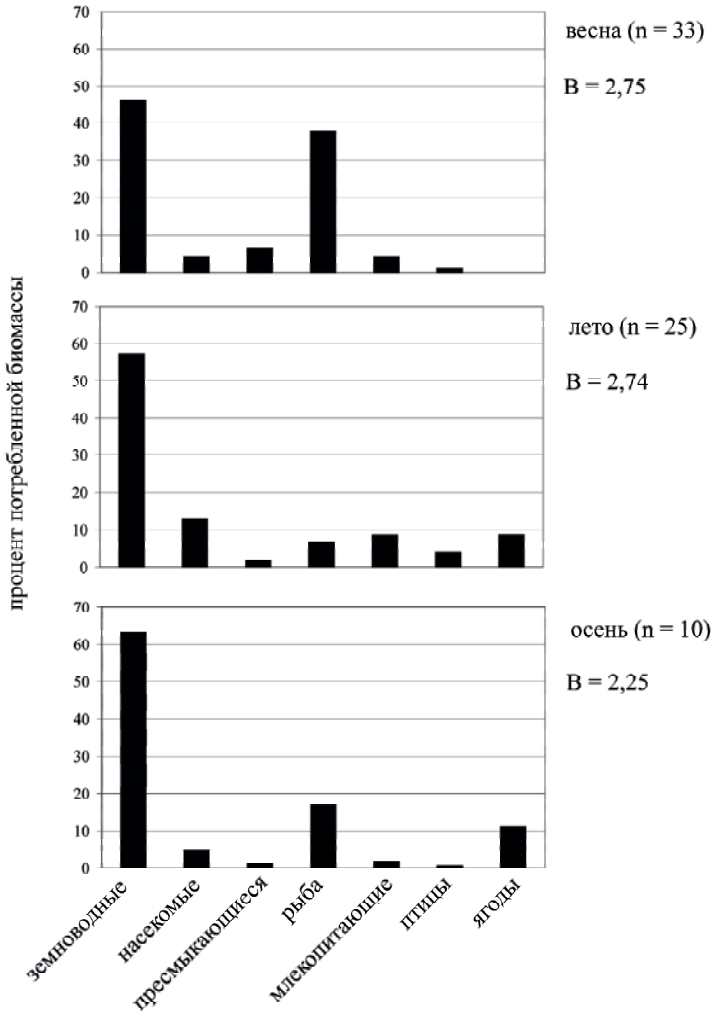


Рис. 4.1. Сезонные изменения пищевого спектра барсука в Дарвинском заповеднике и ширина трофической ниши (B).

(хотя данные по ширине трофической ниши представлены в небольшом количестве работ) (Goszczyński et al., 2000; Lanszki, 2004; Rosalino et al., 2005; Palphramand et al., 2007). Полученные нами данные соответствуют гипотезе Я. Госджински с соавторами (Goszczyński et al., 2000), в соответствии с которой в районе наших исследований (58° с.ш.) в питании барсука должны преобладать корма животного происхождения (дождевые черви и

различные позвоночные). Но в условиях значительной заболоченности территории Дарвинского заповедника основным кормовым объектом барсука здесь служат не дождевые черви, как в западной Европе, а земноводные. Однако, значение индекса Левинса B , рассчитанного для 4 основных групп кормов барсука (Goszczyński et al., 2000) на основании наших данных ($B = 1.18$), ниже такового, предложенного указанными авторами в своей модели (рис. 4.2). Т.е. ширина трофической ниши барсука в районе наших исследований уже предсказанной Я. Госджински с соавторами (Goszczyński et al., 2000), что обусловлено высокой долей позвоночных, а именно земноводных, в питании барсука на территории заповедника.

Таким образом, в терминах трофической экологии барсука в Дарвинском заповеднике можно охарактеризовать как специалиста в питании. Следует отметить, что для наиболее полной характеристики фуражировочной стратегии барсука в Дарвинском заповеднике необходим анализ изменения численности основных групп кормов на протяжении года. Кроме того, как справедливо указывают К. Фишер с соавторами (Fisher et al., 2005) при определении вида как специалиста необходимо учитывать ширину «возможной» трофической ниши. В случае, если разнообразие возможных кормов низко, то более вероятно, что будет выбран один наиболее обильный корм. Следовательно, локально в бедных местообитаниях (например, в засушливых районах Средиземноморья или в Северной Европе) барсук будет с большой вероятностью охарактеризован как специалист. С этой точки зрения

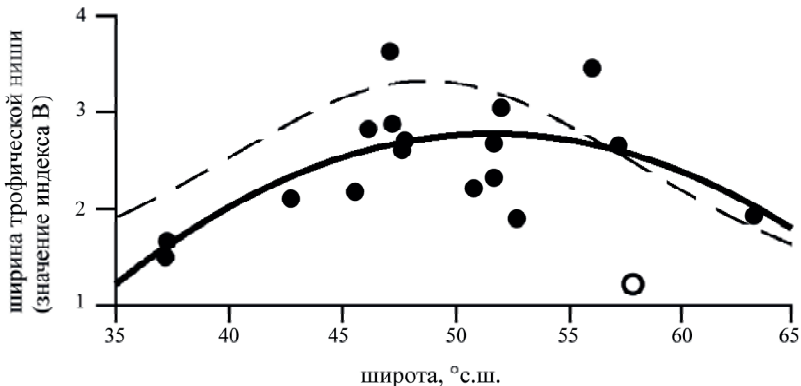


Рис. 4.2. Изменение ширины трофической ниши барсука в зависимости от широты местности, рассчитанной для четырех основных групп кормов (насекомые, позвоночные, растительные корма, дождевые черви) (по Goszczyński et al., 2000, с изменениями): пунктиром показано ожидаемое распределение, сплошной линией – эмпирическое распределение, черные точки – значения индекса B для 17 районов исследования, белая точка – значение индекса B , рассчитанное по данным, собранным в Дарвинском заповеднике.

высокую долю земноводных в питании барсука на территории Дарвинского заповедника можно рассматривать как региональную специализацию, обусловленную скудной для барсука кормовой базой заповедника.

4.2. Взаимоотношения барсука с другими млекопитающими и птицами

Поселения барсука служат убежищами и другим хищным млекопитающим, в первую очередь лисице и енотовидной собаке. Вопросам сравнительной экологии этих видов норных хищников и их взаимоотношениям посвящено значительное количество работ (Лихачев, 1956; Иванова, 1959, 1965; Ивантер, 1973; Бородин, 1976а, 1985; Горшков, 1975а, 1997; Kauhala et al., 1998; Macdonald et al., 2004; Goszczyński, Wojtowicz, 2005; Kowalczyk et al., 2008 и др.).

Для енотовидной собаки и лисицы поселения барсука предоставляют защиту от неблагоприятных погодных условий, особенно в зимний период, когда эти виды могут использовать убежища и одновременно с барсуком (Goszczyński, Wojtowicz, 2005; Kauhala, Holmala, 2006). Например, в Беловежской пуще 88% зимовочных поселений барсука использовались одновременно и енотовидной собакой. При этом оба вида могли пользоваться одними и теми же входами, но разными гнездовыми камерами (Kowalczyk et al., 2008).

В поселениях барсука лисица и енотовидная собака выводят потомство. Как правило, в этих целях оба вида используют нежилые убежища барсука, но иногда отмечается и совместное обитание двух или даже всех трех видов в одном и том же поселении (Лихачев, 1956; Иванова, 1965; Горшков, 1997; Kowalczyk et al., 2008). Сведения о взаимодействии животных в случаях совместного обитания разноречивы. Например, П.К. Горшков (1997) считает, что на территории Татарстана барсук и лисица конкурируют за поселения и лисица может выгнать барсука из убежища. Другие исследователи, наоборот, отмечают агрессию со стороны барсука, когда он уничтожает щенков лисицы или енотовидной собаки, хотя такие случаи редки (Лихачев, 1956; Kowalczyk et al., 2008). Изучение взаимодействий барсука и лисицы на подкормочных площадках показало, что в большинстве случаев животные игнорировали друг друга, но в условиях дефицита корма барсук агрессивно защищал пищу, а лисица всегда уступала, никогда не проявляя агрессии (Macdonald et al., 2004).

В Дарвинском заповеднике на протяжении 38-летнего периода ежегодного осмотра учетных поселений отмечено 50 случаев совместного использования поселений разными видами норных хищников. Чаще всего в одном и том же поселении регистрировали совместное обитание барсука и енотовидной собаки – 27 регистраций. Следы одновременного

присутствия в поселении барсука и лисицы отмечены 12 раз, енотовидной собаки и лисицы – 11 раз.

Эти данные получены в ходе ежегодного учета численности барсука в Дарвинском заповеднике, основанного на однократном осмотре поселений в начале лета. Однако однократный осмотр поселений с регистрацией только следов животных может привести к ошибкам в определении случаев совместного обитания в поселении разных видов норных хищников, так как за такие случаи совместного обитания разных видов могут быть приняты единичные посещения убежища барсука другими норными хищниками, следы которых (отпечатки лап, шерсть на стенках входа и др.) сохраняются долгое время. Для получения более точных сведений об использовании поселений барсука другими видами хищных млекопитающих мы использовали фотоловушки (подробно метод использования фотоловушек для изучения экологии барсука описан в Главе 5).

Случаев одновременного совместного обитания разных видов норных хищников на 6 поселениях, которые постоянно были под наблюдением, нами не было зафиксировано.

С помощью фотоловушек нами зарегистрированы 34 посещения поселений барсука енотовидной собакой (рис. 4.3). Наиболее часто енотовидная собака регистрировалась на поселениях барсука летом в период с 19 по 30 июля. Пик регистрации енотовидной собаки на поселениях барсука в это время связан, по-видимому, с высокой активностью молодых животных. Посещение поселений барсука енотовидной собакой отмечено нами также в мае-начале июня, что может быть связано с поисками убежища для выведения потомства. Так, в этот период нами дважды прослежена смена хозяев поселения. В обоих случаях убежище весной занимал барсук, в конце мая-начале июня фотоловушки регистрировали у входов и барсука, и енотовидную собаку. Когда в июне барсук покидал поселение (причины остались неизвестны), енотовидные собаки практически сразу начинали использовать те же входы, которыми пользовался барсук. Например, при наблюдениях на поселении № 1-202 барсук последний раз был зарегистрирован фотоловушкой 2 июня, а 4 июня енотовидная собака перенесла в этот же вход 7 щенков. После этого в течение июня и июля у входов были отмечены только пары енотовидных собак с потомством (рис. 4.4). В июле на одно из поселений вновь вернулся барсук (енотовидная собака на тот момент уже покинула это убежище).

Посещение поселений барсука лисицей (рис. 4.5) зафиксировано нами 4 раза: дважды в конце мая (как и в случае с енотовидной собакой, это также может быть связано с поисками убежища для выведения щенков) и дважды в августе.

Таким образом, и лисица, и енотовидная собака продолжают посещать поселения барсука даже после периода выведения своего потом-

ства. Посещение и использование одних и тех же поселений барсуком, лисицей и енотовидной собакой очень динамично: животные могут посещать поселения, занятые другим видом, либо использовать одно и то же поселение в разные сроки, сменяя друг друга. Является ли причиной этого конкуренция перечисленных видов хищников за убежища? В условиях Дарвинского заповедника эти норные хищники вряд ли конкурируют за убежища ввиду их большого количества. Так, из 599 учетных угольных ям барсук ежегодно занимает только 10–20%.

Другой причиной использования одних и тех же поселений барсуком, енотовидной собакой и лисицей может быть конкуренция за корм, который находится в районе этих поселений. Со стороны лисицы барсук, вероятно, не испытывает конкуренции за корм. Как отмечает М.Л. Калецкая (1957), наибольшее значение в питании лисицы в Дарвинском заповеднике имеют мелкие млекопитающие и птицы, а для барсука, как нами показано выше, земноводные. Со стороны енотовидной собаки, однако, такая конкуренция вполне возможна, так как в ее питании присутствуют корма, характерные как для барсука, так и для лисицы. Подобная ситуация отмечена П.К. Горшковым (1997) для территории Тагарстана. Можно предположить также, что в Дарвинском заповеднике наиболее напряженные конкурентные отношения характерны для лисицы и енотовид-



Рис. 4.3. Енотовидная собака на поселении, занятом барсуком. 28 мая 2009 г.



Рис. 4.4. Пара енотовидных собак с потомством на поселении, которое ранее использовал барсук. 20 и 24 июня 2009 г.



Рис. 4.5. Лисица на поселении, занятом барсуком. 26 мая 2007 и 8 августа 2008 г.

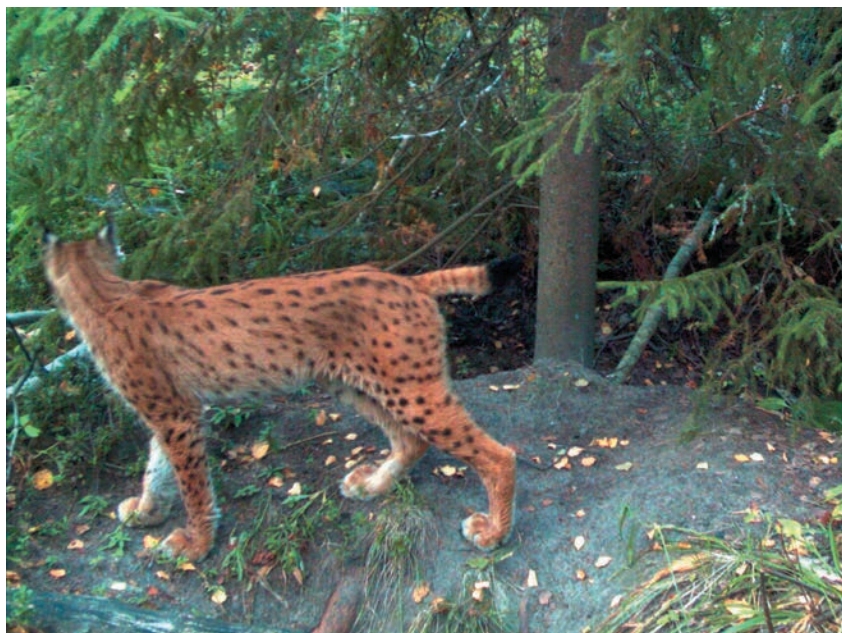


Рис. 4.6. Рысь на поселении, занятом барсуком. 12 сентября 2009 г.



Рис. 4.7. Волк на поселении, занятом барсуком. 15 июля 2009 г.



Рис. 4.8. Лось на поселении барсука. 6 мая 2008 г.



Рис. 4.9. Глухарь на поселении барсука. 27 мая 2008 г.

ной собаки, так как их кормовые спектры более схожи и во многом определяются колебанием уровня водохранилища, поскольку оба хищника предпочитают охотиться у его побережий (Калецкая, 1957).

Кроме енотовидной собаки и лисицы – возможных конкурентов барсука, посещение поселений барсука отмечено также его потенциальными врагами – рысью и волком (рис. 4.6, 4.7). Несмотря на то, что подобные случаи редки, следует отметить, что эти виды посещают как жилые, так и нежилые поселения барсука на протяжении всего активного периода этого вида в Дарвинском заповеднике. Кроме того, нами отмечено несколько случаев использования нежилых поселений барсука волком: при устройстве своего логова он просто расширяет барсучьи ходы.

На угольных ямах, в которых устраивают поселения барсуки, нами зафиксировано также присутствие лосей (рис. 4.8). Эти копытные используют богатую золой почву в качестве минеральной подкормки, что было отмечено ранее (Калецкая, 1973б).

Кроме млекопитающих поселения барсука нередко посещают птицы, в первую очередь рябчики, тетерева и глухари (рис. 4.9), которых привлекают свежие следы чистки нор – взрыхленная почва выбросов, подходящая для принятия пылевых ванн.

Таким образом, использование фотоловушек позволяет получить детальный материал о взаимоотношениях барсука с другими животными на поселениях, в том числе уточнить случаи совместного обитания норных хищников в одних и тех же норах и смены хозяев поселения. Проследить взаимоотношения животных вне поселений гораздо сложнее. Подобные исследования требуют специального оборудования и на территории России не проводились.

Как уже было отмечено выше, при встречах барсука с лисицей вне поселения животные игнорируют друг друга. Потенциально опасными для барсука в Дарвинском заповеднике могут быть встречи вне поселений с хищниками – волком и рысью, тогда как другие животные, по-видимому, не представляют для него опасности.

Глава 5.

Поселения барсука в Дарвинском заповеднике

5.1. Общая характеристика поселений барсука

Поселения играют важнейшую роль в жизни барсука. Он использует их для защиты от хищников во время дневного сна (Kruuk, 1978a; Roper, 1992), неблагоприятных погодных условий в течение активного периода и зимнего сна (Лихачев, 1956; Данилов, Туманов, 1976; Kruuk, 1989; Goszczyński, Wójtowicz, 2001), рождения и выведения потомства (Thornton, 1988; Kruuk, 1989). Некоторые поселения существуют на протяжении сотен и тысяч лет, используются многими поколениями животных и являются объектами для палеобиоценологических (Динесман, 1968) и ботанических исследований (Дворников и др., 1994).

Как правило, подземные убежища барсука отличаются от таковых, например, лисицы или енотовидной собаки размерами и сложностью строения. Нередко они состоят из нескольких изолированных друг от друга галерей ходов (или нор), которые могут располагаться на различной глубине, занимать площадь до нескольких сотен квадратных метров и иметь несколько десятков входов. Принимая во внимание масштабы подземных убежищ барсука, мы вслед за целым рядом зарубежных и отечественных исследователей (Бородин, 1979, 1985; Чащин, 1998; Филиппчев, Беляченко, 2001; Neal, 1948; Thornton, 1988; Kruuk, 1989 и др.) используем для их обозначения термин *поселение*. В отечественной литературе, посвященной экологии барсука, используется целый ряд терминов, обозначающих подземные убежища животного – *нора*, *поселение* – которые являются синонимами. Однако, размеры убежищ барсука часто не сопоставимы с таковыми других животных и использование термина *поселение* вместо *нора* на наш взгляд подчеркивают эти различия.

Выбор места для устройства поселения в той или иной части ареала определяется целым набором факторов (подробнее факторы, определяющие выбор местообитаний барсуком описаны в Главе 6) и в первую очередь наличием благоприятных почвенных условий (Thornton, 1988; Hammond et al., 2001; Revilla et al., 2001b). Соответственно, почвенно-гидрологические условия могут ограничивать распространение вида в отдельных областях ареала (Feore, Montgomery, 1999).

В области с неблагоприятными условиями норения распространению барсука может способствовать деятельность человека. Животные используют для устройства поселений различные созданные им неровности рельефа: выемки и отвалы, оставшиеся от горных разработок (Чащин,

1997), заброшенные землянки (Горшков, 1997), угольные ямы (Калецкая, 1973а), развалины смолокурен (Соловьев, 2008), насыпи автомобильных и железных дорог (Vičík et al., 2000).

С точки зрения природных условий Дарвинского заповедника, которые характеризуются равнинным рельефом, близким уровнем залегания грунтовых вод и высокой степенью заболоченности (подробнее см. Главу 2), его территория является неблагоприятной для обитания барсука. Тем не менее, европейский барсук – обычный обитатель заповедника (Калецкая и др., 1988; Калецкая, Тупицина, 1988).

Благоприятные почвенно-гидрологические условия для устройства поселений барсуком создает наличие на территории Дарвинского заповедника так называемых угольных ям – остатков земляных холмов для выжигания древесного угля (рис. 5.1). На почвенном разрезе такой ямы хорошо видны остатки такого угля и структура почвы (рис. 5.2.)

Угольная яма представляет собой кольцеобразное возвышение (рис. 5.3), размеры которого варьируют в значительных пределах: площадь кольцеобразного возвышения – от 11.6 м² до 314.8 м², высота – от 0.5 м до 4.5 м. Подавляющее большинство поселений барсука в заповеднике расположено в угольных ямах (Калецкая, 1957, 1973а). Из 87 учетных поселений барсука, осмотренных нами в течение 7 полевых сезонов на территории Центрального, Мороцкого и Захарьинского лесничеств Дарвинского заповедника, большая часть (98%) располагается в угольных ямах.

Одним из основных параметров, учитываемых исследователями при изучении поселений норных хищников, является размер убежища. Истинные размеры поселения можно определить только путем его раскопки. Метод изучения поселений норных хищников путем их раскапывания имеет свои плюсы и минусы. Основным его достоинством является возможность детально описать расположение ходов и гнездовых камер относительно почвенных горизонтов и выявить необходимые для животных почвенные условия при устройстве убежища, а также определить протяженность ходов. Но подобные исследования приводят практически к уничтожению поселения. Кроме того этот метод требует значительного времени и затрат сил со стороны исследователя. Поэтому часто для характеристики этого параметра измеряют наземную площадь, занятую входами. Однако необходимо иметь в виду, что реальное соотношение наземной площади, занятой входами, и подземной, занятой собственно ходами, может значительно различаться. Метод определения площади поселения необходимо учитывать при сравнении результатов разных исследований.

Кроме площади поселения отмечают число входов, их размер (ширина, высота), подсчитывают количество выбросов и определяют их размеры (длина, ширина и высота). Количество входов также дает некоторое пред-



Рис. 5.1. Внешний вид угольных ям.



Рис. 5.2. Почвенный разрез угольной ямы.

ставление о размерах убежища, а размеры выбросов – об интенсивности его использования животными. Эти параметры часто используются при функциональной классификации убежищ.

Поскольку площадь поселения барсука часто ограничена площадью угольной ямы (только 13% от общего количества осмотренных поселений имели входы, расположенные за пределами вала), то для поселений этого вида в Дарвинском заповеднике характерны небольшие размеры по сравнению с таковыми в других частях ареала (табл. 5.1).

Общие черты поселений барсука в Дарвинском заповеднике (количество входов, их форма и размеры, наличие выбросов почвы у входов) схожи с таковыми в других точках ареала (Лихачев, 1956; Иванова, 1959; Kruuk, 1989; Roper, 1992; Соловьев, 2008).

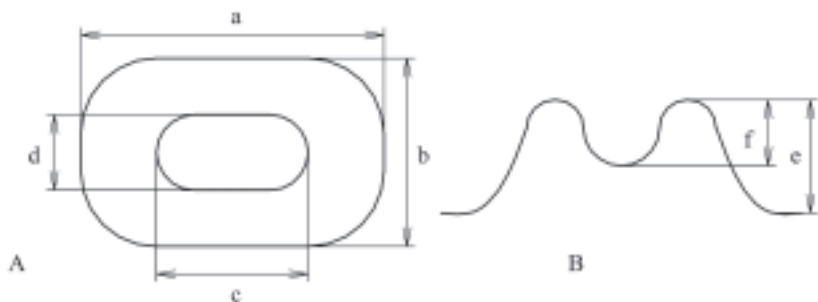


Рис. 5.3. Схема угольной ямы и основных измерений: А – вид сверху; В – вид сбоку в разрезе; а – длина насыпи, b – ширина насыпи, c – длина углубления, d – ширина углубления, e – высота насыпи, f – глубина насыпи.

Количество входов в поселениях барсука в заповеднике варьирует от 2 до 24, в среднем составляя 7 ± 5.9 ($n = 37$).

Размеры входов в поселениях барсука в заповеднике достаточно разнообразны, но имеют определенные пропорции: высота – от 12 до 45 см, ширина – от 11 до 50 см, в среднем они составляют 24.8×29.4 см ($n = 148$). Таким образом, ширина входа превышает его высоту ($t = -5.77$, $p = 0.0001$). Подобная форма хода характерна для поселений барсука и в других популяциях (Новиков, 1956; Граков, 1973; Шибанов, 1989; Минаков, 2004; Соловьев, 2008) и соответствует пропорциям животного.

Для устройства входов барсук в Дарвинском заповеднике использует склоны угольных ям любой экспозиции. Из 255 обследованных нами входов 27.5% имело западную экспозицию, 25.1% – восточную, 23.5% – южную, и 23.9% – северную (рис. 5.4).

Для некоторых популяций отмечается предпочтение барсуком хорошо прогреваемых склонов определенной экспозиции при устройстве поселения в оврагах и других формах рельефа (Лихачев, 1956; Иванова, 1959; Буневич, 1983; Anrys, Libois, 1983; Соловьев, 2003; Дикий, 2004; Минаков, 2004), имеющих относительно большие площади. Отсутствие предпочтений склонов определенной экспозиции при устройстве поселения в угольных ямах, вероятно, связано с отсутствием различий между ними по степени прогревания из-за относительно небольшой площади этих форм рельефа.

Для поселений барсука в Дарвинском заповеднике, так же как и в других частях ареала (Горшков, 1997; Kruuk, 1989; Roper, 1992 и др.), характерно наличие следов чистки ходов и гнездовых камер – выбросов грунта у входов (рис. 5.5). Количество различных выбросов на поселениях барсука в Дарвинском заповеднике варьирует от 1 до 10, в среднем – 3 ± 3.2 ($n = 37$). Форма выбросов одинакова для большин-

Таблица 5.1. Некоторые характеристики поселений барсука в разных участках ареала

Район ареала	Изучено поселений	Средняя площадь поселения, м ²	Средняя длина ходов, м	Источник данных
Дарвинский заповедник	62	90.5	9.8	Наши данные
Северо-запад Европейской части России	20	150	нет данных	Данилов, Туманов, 1976
Воронежский заповедник	4	35-72	11*	Иванова, 1959
Окский заповедник	7	266.5	нет данных	Лавровский, 2005
Заповедник Тульские засеки	3	62.1*	51,7*	Лихачев, 1956
Беловежская пуца (Белоруссия)	80	300	-	Буневич, 1983
Татарстан	11	нет данных	19,7*	Горшков, 1997
Вятско-Камское междуречье	54	362.8	нет данных	Соловьев, 2008
Чехия	132	99.4	нет данных	Vičík et al., 2000

* данные получены при раскопке поселений

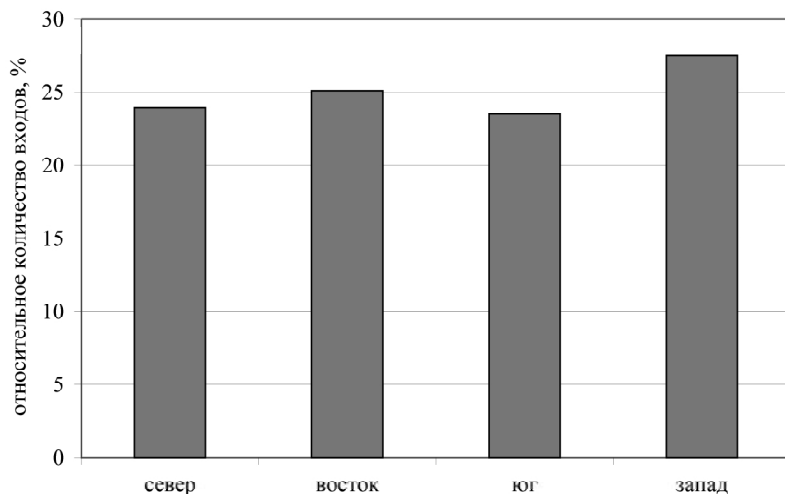


Рис. 5.4. Экспозиция входов в поселениях барсука в Дарвинском заповеднике (n = 255).

ства поселений ($n = 29$): длина превышает ширину, но достоверного уровня эти различия не достигают ($t = 1.13$, $p = 0.26$). Часто на выбросах у поселений барсука в Дарвинском заповеднике, как и в других популяциях (Лихачев, 1956; Буневич, 1983; Соловьев, 2008), можно видеть продольную борозду (рис. 5.5). Наличие борозды соответствует движениям животного при чистке норы (Kruuk, 1989).

Как правило, в пределах участка обитания барсука, как одиночных особей, так и сложных семей расположено несколько поселений (Thornton, 1988; Kruuk, 1989; Rodrigues et al., 1996; Feore, Montgomery, 1999; Revilla et al., 2001b; Kowalczyk et al., 2004 и др.). Стратегия использования поселений в пределах участка обитания в разных точках ареала может быть различной, как и факторы, ее определяющие (Kowalczyk et al., 2004).

Для популяций с высокой плотностью населения (южные районы Англии) характерно наличие двух типов поселений (хотя некоторые авторы выделяют и дополнительные типы): главные и удаленные (Thornton, 1988; Kruuk, 1989). Главные, или постоянные, поселения используются большинством членов семьи на протяжении всего года. Удаленные, или временные, поселения посещаются отдельными животными и непродолжительное время (Kruuk, 1989 и др.). Главные и удаленные поселения значительно различаются по сложности строения (Roper, 1992).

Использование нескольких поселений в пределах небольшого по площади участка обитания в подобных популяциях может быть обусловлено рядом причин. Одной из основных считается накопление эктопаразитов в ходах и гнездовых камерах (Butler, Roper, 1996; Roper et al., 2001). Кроме того, существенное влияние на характер использования поселений оказывают социальные факторы: подчиненные особи используют временные поселения для выведения потомства, так как в главных поселениях доминантные особи могут препятствовать их размножению (Kruuk, 1989; Roper, 1992; Macdonald et al., 1996; Rogers et al., 2003).

Для популяций барсука с низкой плотностью населения (юго-западные и центральные районы Испании, Португалия, северная Ирландия) не характерно функциональное деление поселений. В этих районах барсук устраивает небольшие поселения с малым количеством входов. Ни одно из поселений не используется животными постоянно в течение всего года (Feore, Montgomery, 1999; Virgós, Casanovas, 1999; Revilla et al., 2001b; Rosalino et al., 2005c). Частая смена поселений в пределах большого по площади участка обитания в этих популяциях может быть обусловлена оптимизацией использования кормовых ресурсов (сокращение энергетических затрат на длительные переходы при добывании корма в удаленных частях участка) (Kruuk, 1989; Revilla et al., 2001b; Kowalczyk et al., 2004).



Рис. 5.5. Выбросы грунта у входа в нору барсука, образовавшиеся в результате чистки ходов и гнездовых камер.

На территории России подробных исследований сезонной динамики использования европейским барсуком поселений в пределах участка обитания практически не проводилось. Тем не менее, на основе частоты и продолжительности использования поселений животными некоторые исследователи выделяют постоянные и временные поселения (Лихачев, 1956; Горшков, 1997). У азиатского барсука *Meles anakuma* В.В. Шибанов (1989) выделяет три типа поселений: коренные, формирующиеся выводковые и временные.

Размеры поселений европейского барсука варьируют в зависимости от их возраста и функционального значения (Данилов, Туманов, 1976; Roper, 1992). Главные поселения могут достигать значительных размеров и иметь десятки входов и гнездовых камер, протяженность ходов в них может составлять сотни метров. Удаленные поселения имеют меньшие размеры и более простое строение (Roper, 1992).

За 38 лет ежегодных осмотров поселений европейского барсука Дарвинского заповедника в его зоологической картотеке накоплен достаточно большой материал, на основе которого по длительности существования поселений и по частоте их использования можно выделить различные классы поселений барсука. Для выделения таких классов поселений были рассчитаны следующие индексы (Сидорчук, 2003):

- индекс полноты сведений (ИПС) – отношение количества лет, когда поселение проверялось, к продолжительности общего ряда наблюдений; рассчитывается в долях от единицы. Используя данные расчета, мы проанализировали все поселения барсука района исследования и отобрали те, ИПС которых не меньше 0.5 (т.е. поселение проверялось не менее половины срока общего ряда наблюдений).

- индекс общей заселенности (ИОЗ) – отношение количества лет, когда поселение было заселено (любым видом норных хищников), к количеству лет, когда оно проверялась. По данным расчета отобрали поселения, ИОЗ которых не меньше 0.5.

- индекс заселенности барсуком (ИБ) – отношение количества лет, когда поселение было заселено барсуком, к количеству лет, когда оно было обитаемо.

Используя рассчитанные индексы и собственные наблюдения в течение 7 полевых сезонов, полученную выборку мы разбили на 2 класса: постоянные поселения (ИБ от 0.51 до 1, т.е. барсук занимал эти поселения более половины срока наблюдений за ними) и временные поселения (ИБ от 0.01 до 0.5, т.е. барсук занимал эти поселения менее половины срока наблюдений за ними).

Как отмечено и для других районов ареала (Лихачев, 1956; Thornton, 1988; Kruuk, 1989; Roper, 1992; Горшков, 1997 и др.), постоянные поселения используются барсуком длительное время (по данным зооло-

Таблица 5.2. Характеристика угольных ям с постоянными и временными поселениями европейского барсука

Параметр	Временные поселения (n = 20)		Постоянные поселения (n = 9)	
	min-max	M ± sd	min-max	M ± sd
Площадь угольной ямы, м ² *	43.8-172	120.2 ± 334.3	58.7- 314.8	171.0 ± 75.28
Количество входов*	2-21	5 ± 4.9	3-24	11 ± 6.2
Количество выбросов*	1-5	2 ± 1.3	4-10	7 ± 2.7
Высота насыпи, класс	2-3	2	2-3	2
Обилие подроста, балл	1-3	2	1-3	2

* – отличия достигают достоверного уровня

гической картотеки Дарвинского заповедника до 14 лет подряд) и следы активности животных у входов отмечаются на протяжении большей части активного периода. Здесь рождаются и проводят первые месяцы жизни детеныши барсука. Временные поселения используются барсуком непродолжительное время на протяжении года.

Особенности использования поселения барсуком отражается и на характеристиках самих поселений (размерах, сложности строения и др.). В Дарвинском заповеднике постоянные поселения барсука приурочены к более крупным угольным ямам ($t = -2.4$, $df = 26$, $p = 0.02$) по сравнению с временными (табл. 5.2). Так же как и в других участках ареала, постоянные поселения барсука в Дарвинском заповеднике имеют большее количество входов (от 3 до 24, в среднем 11 ± 6.2), чем временные (от 2 до 21, в среднем 5 ± 4.9). Отмеченные различия статистически значимы (критерий Манна-Уитни $U = 31.0$, $p < 0.05$).

И для постоянных, и для временных поселений барсука в Дарвинском заповеднике характерно наличие следов чистки нор – выбросов грунта у входов, но постоянные поселения животные чистят чаще (от 4 до 10 выбросов, в среднем 7 ± 4.3), чем временные (от 1 до 5, в среднем 2 ± 2.5). Отмеченные различия статистически значимы (критерий Манна-Уитни $U = 2$, $p < 0.05$).

По высоте вала угольных ям, которые занимают постоянные и временные поселения, различия отсутствовали ($\chi^2 = 7.2$, $p = 0.07$), так же как и по степени развития растительности ($\chi^2 = 0.3$, $p = 0.87$). Большинство угольных ям как с постоянными, так и с временными поселениями имели практически одинаковую высоту вала: 2 класс высоты (от 1 до 2 м) и среднюю степень развития подроста на вале.

5.2. Устройство поселений барсука в угольных ямах

При описании поселений барсука в заповеднике мы отметили, что барсук часто селится в невысоких угольных ямах. Мы предполагали, что этот параметр угольной ямы может быть важным при устройстве поселения барсуком, так как глубина залегания ходов и гнездовых камер может оказывать влияние на условия зимнего сна барсука (Лихачев, 1956; Горшков, 1997; Mickevičius, Varanauskas, 1995; Moore, Roper, 2003). В условиях высокого уровня грунтовых вод в заповеднике устройство поселений определенной глубины для успешной зимовки может быть обеспечено при использовании угольных ям. Соответственно, чем выше угольная яма, тем глубже могут располагаться ходы.

Сведения об устройстве поселений барсука в угольных ямах отсутствуют в литературе, а имеющиеся данные о строении поселений барсука в других участках ареала малочисленны (Лихачев, 1956; Горшков, 1997), так как подобные исследования проводятся путем полной или частичной раскопки поселений, что приводит практически к уничтожению поселения. При работе в условиях заповедного режима мы разработали метод, который обеспечивает сохранение поселений при изучении их строения – использование для этих целей видеоэндоскопа.

При изучении поселений барсука в угольных ямах для точного описания расположения ходов мы использовали почвенный щуп (железный прут диаметром 16 мм и длиной 2.2 м) и промышленный видеоэндоскоп ВД 4-6 (рис. 5.6). Использование только щупа при изучении глубины залегания и расположения ходов в поселениях барсука имеет свои ограничения. Эффективность определения расположения ходов и глубины их залегания с помощью щупа зависит от глубины залегания ходов, плотности грунта, а также опыта и физической силы исследователя. Рост силы трения щупа о грунт по мере его уплотнения или увеличения глубины затрудняет точное определение расположения ходов. Данный метод достаточно продуктивен только при определении расположения и глубины залегания ходов, находящихся относительно близко к поверхности и на небольшом расстоянии от входа.

Видеоэндоскоп состоит из рабочей части – гибкого оптоволоконного кабеля диаметром 6 мм и длиной 6 м, оканчивающегося объективом с осветителем, и корпуса с рычагами управления. Конструкция видеоэндоскопа ВД 4-6 позволяет оператору дистанционно отклонять концевую управляемую часть кабеля длиной 5 см с объективом в любом направлении на угол до 90° относительно его продольной оси. Корпус видеоэндоскопа подключается к видеомонитору, на который поступает изображение с рабочей части эндоскопа.



Рис. 5.6. Общий вид промышленного видеоэндоскопа ВД 4-6.



Рис. 5.7. Защитный проволочный каркас для управляемой части видеоэндоскопа с объективом.

Для продвижения гибкого оптоволоконного кабеля по ходам поселения нами была изготовлена штанга длиной 6 м из относительно упругой стальной проволоки диаметром 5 мм, оканчивающаяся защитным проволочным каркасом с внутренним диаметром 15 см (рис. 5.7). В центре каркаса закреплялась подвижная управляемая часть эндоскопа с объективом. Диаметр защитного каркаса позволял проникать практически в любые ходы барсука, так как их размер составляет в среднем 20 см.

Шуп внедряли в грунт поселения в предполагаемом месте прохождения хода на небольшом расстоянии от входа (50–70 см). После этого рабочую часть эндоскопа вводили в ход и на мониторе видеорегистратора фиксировалось попадание шупа в полость хода, далее эндоскоп продвигали по ходу до шупа. После этого шуп извлекали и измеряли глубину залегания хода. Затем шуп снова внедряли в полость хода на расстоянии 20–50 см от конца эндоскопа и действия повторяли. Точки измерения шупом глубины залегания ходов отмечали на поверхности поселения вешками.

Соединяя вешки веревкой, получали проекцию расположения ходов.

Таким методом нами изучено строение 6 временных поселений барсука в Дарвинском заповеднике. Следует отметить, что рассмотрено расположение и протяженность не всех ходов в поселениях. Это обусловлено особенностями работы с эндоскопом, а именно постепенным накоплением деформаций штанги при прохождении изгибов ходов, которое затрудняет дальнейшее продвижение эндоскопа.

На рис. 5.8 представлены примеры

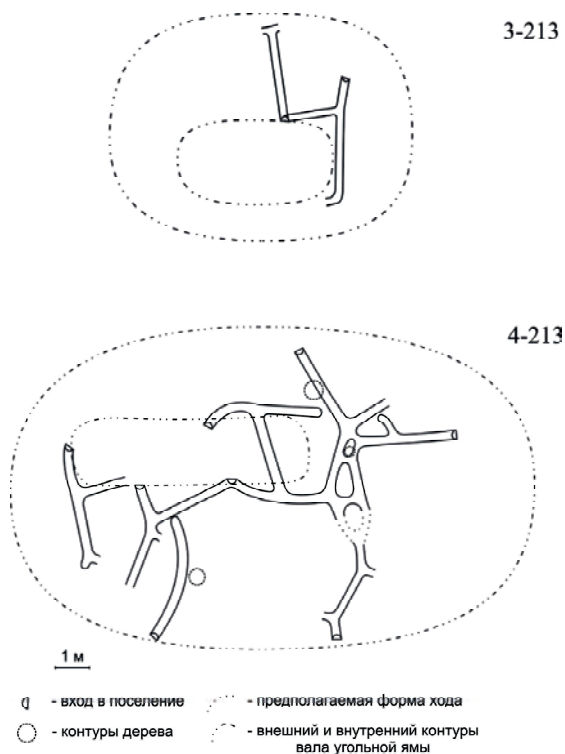


Рис. 5.8. Схема расположения ходов в поселениях барсука (вид сверху).

Таблица 5.3. Характеристика строения поселений барсука в Дарвинском заповеднике.

№ поселения	Число входов	Общая протяженность измеренных ходов, см	Средняя глубина залегания ходов, см	Средняя высота ходов, см
2-200	6	830	71 ± 20.1	21 ± 1.5
1-211	2	350	84 ± 14.1	20 ± 1.9
6 ¹ -213	2	360	57 ± 9.3	19 ± 2.1
6 ⁰ -213	2	400	45 ± 5.3	22 ± 1.6
3-213	2	810	66 ± 13.1	20 ± 1.3
4-213	8	3885	69 ± 18.8	20 ± 1.7

Таблица 5.4. Глубина залегания ходов и гнездовых камер в поселениях барсука и продолжительность его зимнего сна в разных районах ареала.

Район ареала	Глубина залегания	Продолжительность зимнего сна	Автор
Дарвинский заповедник	0.68 м	4.5-5 мес	Наши данные
Северо-запад европейской части России	2-2.5 м	5 мес	Данилов, Туманов, 1976
Воронежский заповедник	0.7 м	-	Иванова, 1959
Заповедник Тульские засеки	1.3-1.6 м	3.5-4 мес	Лихачев, 1956
Северный Кавказ	1.2-2.4 м	4 мес	Горшков, Хорин, 1988
Юго-восточный Азербайджан	0.6 м	на зимовку не залегает	Литвинов, 1998

схем строения поселений № 3-213 и № 4-213 (поселение № 4-213 является самым обширным из изученных).

Глубина залегания ходов в изученных поселениях изменяется от 32 до 115 см и составляет в среднем 68 ± 18.3 см ($n = 74$) (табл. 5.3), протяженность ходов – от 360 см до 3885 см, в среднем 989 ± 1290.6 см. По сравнению с другими точками ареала (северо-запад европейской части России, Тульская область, Воронежская область, северный Кавказ) ходы в изученных поселениях барсука в Дарвинском заповеднике располагаются близко к поверхности и имеют небольшую протяженность (табл. 5.4). Последнее может быть связано с тем, что барсук в заповеднике при устройстве поселения ограничен площадью угольной ямы.

Только в случае 2 из 6 рассмотренных поселений барсук использовал большую часть площади угольной ямы. Следует отметить, что в изученных поселениях барсука в Дарвинском заповеднике не все ходы

образуют сеть, есть изолированные норы. Возможно, наличие нескольких систем ходов и множества входов, их попеременное использование дает барсуку возможность избежать смены поселения при накоплении эктопаразитов (Гептнер и др., 1967; Шибанов, 1986; Butler, Roper, 1996).

Высота ходов в изученных поселениях изменяется от 15 до 25 см, в среднем – 20 ± 1.6 ($n = 42$), что соответствует наблюдениям других исследователей (Лихачев, 1956). Ширина ходов и размеры гнездовых камер не измеряли из-за особенностей применяемой нами методики.

5.3. Микроклимат нежилого зимовального поселения барсука

Сведения о микроклимате убежищ норных видов млекопитающих необходимы для понимания особенностей их экологии и выявления факторов, определяющих распространение таких видов. Особенно важны данные о температурном режиме нор, которые характеризуют температурную нишу вида (Никольский, 2007). Однако работ, посвященных изучению микроклимата убежищ млекопитающих, немного, а в случае барсука они крайне редки (Горшков, 1997; Fowler, Racey, 1988; Moore, Roper, 2003).

До настоящего времени такое положение вещей в значительной мере было обусловлено трудностями технологического порядка: установить в обширном поселении измерительные приборы и снимать с определенной периодичностью соответствующие параметры не представлялось возможным. Измерения температуры необходимо было проводить вручную, что делало подобные исследования трудоемкими.

В последние годы стало возможным использовать термолоттеры и гигрохроны для подобного рода исследований. Такие электронные приборы имеют маленькие размеры, их можно программировать для снятия параметров температуры и влажности с любой периодичностью. Именно такие приборы – гигрохроны DS1923-F5 (Dallas Semiconductor Corp.) мы использовали в нашей работе.

Изучение микроклимата (температуры и влажности) было проведено на примере одного типичного для Дарвинского заповедника поселения, в котором в течение двух предыдущих лет барсук только зимовал, а весь активный сезон проводил в другом убежище. Поселение имеет 2 входных отверстия, идущие от них туннели через 1.3 м соединяются, а в 3 м от входа заканчиваются гнездовой камерой, расположенной на глубине 0.35 м.

Измерения температуры и влажности воздуха в поселении барсука проведены с 21 сентября 2005 г. по 2 мая 2006 г. Один гигрохрон был помещен у свода туннеля на расстоянии 1 м от входа, на глубине 0.6 м от поверхности почвы, второй гигрохрон был установлен в гнездовой камере на

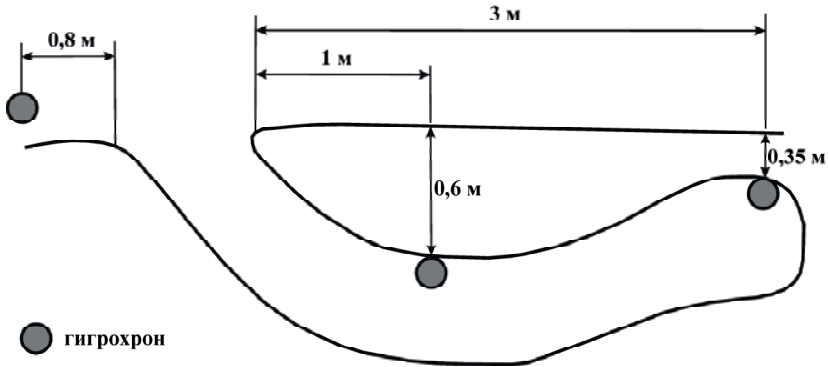


Рис. 5.9. Схема расположения гигромонов в ходе поселения барсука.

глубине 0.35 м от поверхности (рис. 5.9). Для измерения температуры и влажности воздуха приземной атмосферы еще один гигрометр был установлен снаружи в 80 см от входа.

Для установки гигрометров с помощью почвенного бура диаметром 6 см в ранее обнаруженный ход просверливали отверстия (предварительно снимали участок почвы $20 \times 20 \times 5$ см), которые затем закрывали «затычкой» с подвешенным на ней гигрометром. Последний помещался таким образом, чтобы не мешать передвижению животного. Температура и влажность внутри и вне поселения автоматически регистрировались 12 раз в сутки с интервалом в 2 ч. Всего за 225 суток наблюдений с помощью каждого гигрометра сделано по 2700 измерений.

Влажность воздуха. Влажность воздуха в норе на протяжении всего периода наблюдений составляла 100%. За пределами поселения она изменялась от 20.5% до 100%.

Таким образом, влажность воздуха во всех участках поселения была постоянной, тогда как в приземной атмосфере она изменялась в значительных пределах.

Температура воздуха. Результаты измерений температуры воздуха в течение всего периода наблюдений, а также в течение суток (16 января – обычный суточный ход температуры для зимних месяцев), и самого холодного месяца (февраль), приведены на рис. 5.10.

Сезонная динамика температуры воздуха в поселении и за его пределами. Среднесуточная температура воздуха приземной атмосферы в период наблюдений колебалась от $+12.9$ °С (25 сентября) до -27 °С (7 февраля). Период устойчивых отрицательных значений температуры воздуха составил 125 дней с 20 ноября по 28 марта. Разность между крайними значениями среднесуточной температуры воздуха за пределами поселения составила 39.9 °С.

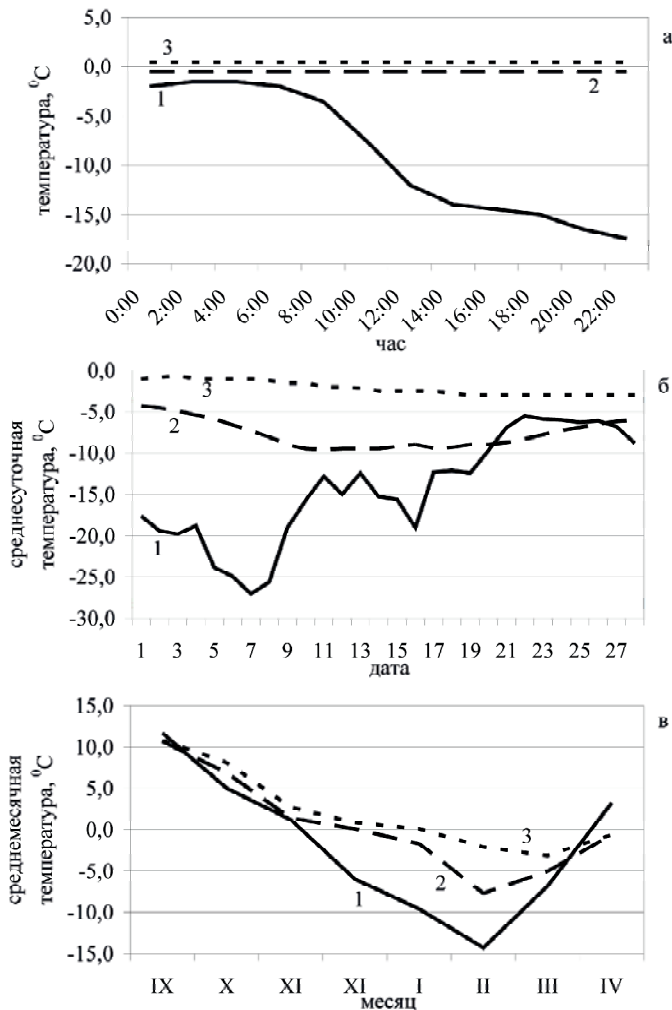


Рис. 5.10. Изменения температуры воздуха в приземной атмосфере (1), ходе поселения (2) и гнездовой камере (3): а – в течение суток (16 января), б – в течение месяца (февраль), в – в течение всего периода наблюдений.

В поселении на расстоянии 1 м от входа среднесуточная температура воздуха с 27 сентября по 11 февраля плавно понижалась с $+11.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-9.6\text{ }^{\circ}\text{C}$, затем плавно возрастала до $-0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (6 апреля). Отрицательного значения температура воздуха в ходе поселения достигла 4 января и не поднималась выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ до конца срока наблюдений. Период отрицательных значений температуры воздуха составил 119 суток. Разность

между крайними значениями среднесуточной температуры воздуха в ходе норы составила 20.8 °С, что почти в 2 раза меньше соответствующей разности для приземной атмосферы.

В гнездовой камере на протяжении периода наблюдений среднесуточная температура воздуха также сначала плавно понижалась от +11 °С (26 сентября – 4 октября) до –3.5 °С (9–15 марта), затем также плавно поднималась до –0.5 °С (7 апреля – 2 мая). Отрицательных значений температура воздуха в камере достигла 21 января и далее не поднималась выше 0 °С до конца срока наблюдений (2 мая температура воздуха в камере составляла –0.5 °С). Период отрицательных значений температуры воздуха в камере составил 102 суток. Разность между крайними значениями среднесуточной температуры воздуха в гнездовой камере составила 14.5 °С, что почти в 3 раза меньше соответствующей разности за пределами норы.

Сопоставление сезонных изменений температуры грунта (почвы угольной ямы, как основного грунта, в котором располагаются норы барсука) и температуры воздуха в норе выявило высокий уровень их корреляции (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.95$, $p < 0.05$). В изменении температуры воздуха в поселении можно выделить два периода (табл. 5.5). С начала наблюдений 21 сентября до 30 ноября температура воздуха в поселении понижается; в этот период температура воздуха (как в гнездовой камере, так и в ходе) зависит от температуры приземной атмосферы. Во второй период, с 1 декабря до 2 мая, температура воздуха в поселении изменяется в незначительных пределах и меньше зависит от температуры воздуха приземной атмосферы, причем эта связь заметно ослабевает при продвижении вглубь поселения. Несмотря на рост температуры воздуха в приземной атмосфере с начала марта и до конца срока наблюдений (начало мая), температура воздуха в поселении начала повышалась лишь в начале апреля, а затем оставалась неизменной, причем одинаковой во всех участках поселения. Температура грунта начала повышаться в конце апреля.

Амплитуда суточных колебаний температуры воздуха. Амплитуда суточных колебаний температуры воздуха приземной атмосферы на протяжении всего периода наблюдений превышала амплитуду суточных колеба-

Таблица 5.5. Коэффициент корреляции Спирмена между среднесуточной температурой воздуха приземной атмосферы и среднесуточной температурой воздуха в разных участках поселения в разные периоды ($n = 224$).

Период	Участки поселения	
	ход	гнездовая камера
21.09-30.11	0.86**	0.80***
01.12-02.05	0.51***	0.16*

* – $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$.

ний температуры воздуха в поселении (рис. 5.10). Вне поселения суточные изменения температуры колебались от 0.5 до 19.5 °С (5.1 ± 3.46 °С), в 40% случаев они превышали 5 °С. В поселении на расстоянии 1 м от входа амплитуда суточных колебаний температуры не превышала 1.5 °С (0.2 ± 0.31 °С) и в 60% случаев составляла 0 °С. Наименьшая амплитуда суточных колебаний температуры отмечена в гнездовой камере – 0.5 °С (0.1 ± 0.22 °С), в 74% случаев изменений температуры не наблюдалось.

Таким образом, амплитуда суточных колебаний температуры воздуха убывает по мере продвижения в глубь поселения. Максимальные суточные изменения температуры приземной атмосферы наблюдались во второй половине апреля – начале мая. В поселении амплитуды суточных колебаний температуры воздуха оставались одинаковыми в течение всего периода наблюдений.

Подводя итог, можно отметить, что полученные нами данные свидетельствуют о том, что температурный режим поселения отличается от температурного режима приземной атмосферы более плавным изменением температуры на протяжении всего периода наблюдений и меньшей амплитудой суточных и сезонных колебаний температуры (рис. 5.10). Это подтверждает общие закономерности температурного режима нор исследованных ранее видов млекопитающих (Mickevičius, Baranauskas, 1995; Горшков, 1997; Никольский, Хуторской, 2001; Никольский, Савченко, 2002; Moore, Roper, 2003).

Как показано в работах А.А. Никольского с соавторами (2001, 2002), температура воздуха в норе находится под влиянием температуры грунта и температуры приземной атмосферы. Полученные нами данные также свидетельствуют о том, что температурный режим грунта и температура воздуха в поселении на протяжении всего периода наблюдений связаны между собой (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.95$, $p < 0.05$).

Основными факторами, обеспечивающими сравнительно постоянную температуру ходов и гнездовых камер, являются глубина их залегания (Лихачев, 1956; Moore, Roper, 2003) и удаленность от входных отверстий (Лихачев, 1956; Горшков, 1997). Ходы в поселениях барсука в Дарвинском заповеднике по сравнению с другими районами ареала (со сравнимой продолжительностью зимнего сна) располагаются ближе к поверхности (табл. 5.4): средняя глубина залегания 16 ходов в 6 изученных нами поселениях составила 0.63 ± 0.2 м, а в поселении, выбранном для наблюдений, гнездовая камера была расположена на глубине 0.35 м от поверхности. Тем не менее, температура воздуха в норе на протяжении большей части периода наблюдений оставалась достаточно высокой и превышала температуру воздуха приземной атмосферы. Небольшая глубина нор барсука в угольных ямах может быть обусловлена свойствами грунта угольных ям. Это предположение нуждается в тщательной проверке, так как предварительные данные по сравнению

температуры угольного и песчаного грунтов получены только по двух точкам. Анализ этих данных показал, что практически на протяжении всего периода наблюдений температура угольного грунта была выше в среднем на $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (критерий Вилкоксона $Z = 9.8$, $p = 0.0001$) (Сидорчук, Рожнов, 2008). Несмотря на то, что различия невелики, этот фактор, тем не менее, может влиять на условия зимовки барсука.

Немаловажным фактором поддержания относительно высокой температуры воздуха в поселении в зимнее время является снежный покров. Теплоизолирующие свойства снега меняются в зависимости от его глубины, при этом наибольшие изменения температуры происходят при глубине около 50 см (Никольский и др., 2000); дальнейшее увеличение глубины снежного покрова слабо отражается на его теплоизолирующих свойствах. На изученном нами поселении барсука глубина снежного покрова в январе и феврале 2006 г. составила 44 см и 63 см соответственно, что вполне достаточно для проявления теплоизолирующих свойств снега. Кроме того, теплоизолирующие свойства снега могут также проявляться в уменьшении теплообмена между воздухом в поселении и приземной атмосферы при установлении снежного покрова, закрывающего вход. Во время наших наблюдений снежный покров в заповеднике установился в начале декабря. В эти же сроки в температурном режиме норы наблюдается переход между двумя отмеченными периодами. С конца ноября температура воздуха в норе изменяется в незначительных пределах и слабо зависит от температуры воздуха приземной атмосферы.

Удаленность гнездовой камеры от входных отверстий обеспечивает стабилизацию ее температурного режима. Амплитуда суточных и сезонных колебаний температуры воздуха убывает по мере продвижения в глубь норы.

Присутствие самого животного в норе в значительной мере определяет ее микроклимат, поэтому температурный режим хорошо отличается в поселениях, занятых барсуком, и нежилых (Горшков, 1997; Moore, Roper, 2003). Например, на территории Волжско-Камского заповедника в норах, где барсук не залег на зимовку, температура воздуха может снижаться до $-4-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как в жилой гнездовой камере температура воздуха даже зимой никогда не падала ниже $0\text{ }^{\circ}\text{C}$; кроме того, при покидании животным убежища после зимовки температура воздуха в нем сразу падает (Горшков, 1997). Можно предположить, что в случае залегания барсука на зимний сон в изучаемом нами поселении температура воздуха в гнездовой камере могла быть выше.

Таким образом, полученные нами данные позволяют охарактеризовать микроклимат нежилого зимовального поселения барсука на протяжении осенне-зимне-весеннего периода, когда наиболее выражены климатические изменения. Для более полной характеристики температурного режима поселений барсука в угольных ямах необходимы данные по температуре и влажности воздуха на протяжении всего года, как в незаселенном, так и в жилом поселениях. Исследования в этом направлении продолжаются.

Глава 6.

Годовой цикл жизни и использование поселений барсуком в Дарвинском заповеднике

Годовой цикл жизни барсука можно условно разделить на следующие периоды: зимний сон, рождение молодняка, выход из поселений по окончании зимовки, гон, расселение молодняка, подготовка к зимовке (накопление жировых запасов, подготовка убежищ) и залегание на зимний сон. Так как ареал вида охватывает значительную территорию, то сроки выделенных периодов подвержены значительной географической изменчивости (Данилов, Туманов, 1976; Горшков, 1997). Кроме того, некоторые из выделенных периодов значительно растянуты во времени и перекрываются с другими. Так, гон у барсука начинается сразу после выхода с зимовки и может продолжаться несколько месяцев (Гептнер и др., 1967). Так как для барсука, как и для многих куньих, характерна латентная стадия в развитии эмбриона, то сроки беременности могут значительно варьировать в зависимости от времени спаривания, но роды всегда приурочены к концу зимовки (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976).

Специальных исследований по периодизации годового цикла барсука в Дарвинском заповеднике не проводилось. В зоологической картотеке имеются некоторые сведения о времени появления и исчезновения следов барсука и встречах молодых животных.

6.1. Сезонная активность барсука и динамика использования поселений

В Дарвинском заповеднике, как и на других северных участках ареала вида, отчетливо проявляются сезонные изменения образа жизни барсука. Особенности сезонной активности барсука в разных участках ареала определяются рядом факторов: климатическими условиями местности (Kowalczyk et al., 2003b; Goszczyński et al., 2005), обилием и пространственным распределением кормов (Kruuk, 1989; Rodrigues et al., 1996; Kowalczyk et al., 2006), физиологическим состоянием животного (например, участием в размножении) (Maurel, Boissin, 1983).

Наиболее выражены сезонные изменения активности барсука в тех районах, где животное залегает в поселениях на зимний сон. На зиму он погружается в оцепенение, но температура тела барсука, в отличие от животных, впадающих в спячку, понижается незначительно (Слоним, 1952). Зимний сон барсука представляет собой переходную форму

между состоянием зимоспящего и непадающего в спячку животного (Слоним, 1971). Это приспособление к существованию в условиях холодного климата умеренных широт с многоснежной зимой, когда корма становятся недоступными (Горшков, 1997; Fowler, Racey, 1988). Осенью перед залеганием на зимовку животные накапливают жировые запасы, которые необходимы им для зимовки. По-видимому, создавать их барсуку позволяет низкий уровень химической терморегуляции и температуры тела (Данилов, Туманов, 1976). В конце лета и начале осени животные активно питаются, с чем связано увеличение наземной активности в течение суток (Гептнер и др., 1967; Горшков, 1976; Kowalczyk et al., 2003b и др.).

Продолжительность зимнего сна обусловлена климатическими условиями, которые определяют состояние кормовой базы и которые различны в разных районах Европы. Самый продолжительный зимний сон европейского барсука в районах с наиболее суровым климатом – в Карелии и на востоке европейской части России – около 6 мес (Данилов, 2005; Горшков, 1976). На северо-западе России продолжительность сна барсука составляет 4–5 мес (Ивантер, 1973; Данилов, Туманов, 1976), в Белоруссии – 4 мес (Сержанин, 1955; Буневич, 1983), в средней полосе европейской части России – 3.5 мес (Лихачев, 1956), в Польше – около 3 мес (Kowalczyk et al., 2003b).

В южных участках ареала барсук на протяжении всего года обеспечен разнообразными кормами и либо вовсе не залегает на зимний сон (Корчмарь, 1962; Fedriani et al., 1999; Rosalino et al., 2005c и др.), либо часто прерывает его выходит из поселения (Горшков, Хорин; 1988; Волченко, 2005). Ритм суточной активности животных здесь более стабилен, но также подвержен сезонным изменениям (Rodrigues et al., 1996; Revilla, Palomares, 2002).

Обычно европейский барсук залегает в зимний сон при наступлении холодов, но сроки могут изменяться в зависимости от упитанности животных. Так, по наблюдениям П.К. Горшкова (1997) взрослые самцы залегают при наступлении первых отрицательных температур, а самки и молодые – постоянных отрицательных температур. Более длительная активность самок и молодых может быть связана с более долгим накоплением жировых запасов (Горшков, 1997).

В Дарвинском заповеднике специальных исследований сроков залегания барсука на зимний сон и пробуждения практически не проводилось. В зоологической картотеке заповедника имеются лишь сведения о датах первой весенней и последней осенней встреч следов животных. Эти данные представлены в табл. 6.1, из которой видно, что даты таких встреч варьируют в разные годы наблюдений. Следует отметить, что эти данные лишь частично отражают реальные сроки залегания

Таблица 6.1. Даты встречи первых весенних и последних осенних следов барсука в Дарвинском заповеднике (по данным зоологической картотеки заповедника).

Год	Дата первой встречи следов	Дата последней встречи следов
1958	1 апреля	-
1959	26 марта	-
1960	23 марта	-
1961	11 апреля	-
1962	8 апреля	-
1963	10 апреля	-
1964	31 марта	-
1965	27 марта	-
1966	4 апреля	3 декабря
1967	21 марта	19 ноября
1968	2 апреля	-
1969	8 апреля	-
1970	6 апреля	26 октября
1971	4 апреля	27 октября
1972	18 марта	10 ноября
1973	10 апреля	-
1974	1 апреля	4 ноября
1975	2 апреля	2 октября
1976	5 апреля	-
1977	24 марта	15 ноября
1978	8 апреля	5 октября
1979	22 марта	25 октября
1981	3 апреля	23 октября
1982	22 марта	18 ноября
1983	1 апреля	4 октября
1984	4 апреля	13 октября
1985	26 марта	10 октября
1986	20 марта	28 октября
1987	2 апреля	-
1988	28 марта	21 октября
1989	2 марта	3 декабря
1990	-	24 октября
1991	29 марта	27 ноября
1992	26 марта	11 октября
1993	-	8 ноября
1994	31 марта	24 октября
1995	20 марта	20 октября
1996	3 марта	8 октября
1997	21 апреля	-
1999	-	31 октября
2000	26 марта	26 октября
2001	17 апреля	17 октября
2002	-	2 ноября

« - » – нет данных.

и пробуждения барсука, так как непосредственно перед залеганием и после пробуждения животные не отходят далеко от поселений и активны только на небольшом пространстве около него (Горшков, 1997).

Таким образом, сроки залегания в спячку и пробуждения у европейского барсука в Дарвинском заповеднике могут быть несколько сдвинуты относительно дат встречи первых весенних и последних осенних следов животных этого вида. Вероятно, этим можно объяснить тот факт, что мы не обнаружили корреляций между датой встречи последних следов барсука осенью и температурными условиями года (средней температурой октября: коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.04$, $p > 0.05$, датой установления отрицательной температуры: коэффициент корреляции Спирмена $R = 0.3$, $p > 0.05$, $n = 25$) (рис. 6.1).

Сон барсука не крепок. Несмотря на незначительное понижение температуры тела в процессе зимовки (Fowler, Racey, 1988), барсук может прерывать сон и в оттепели выходить на поверхность (Лихачев, 1956; Горшков, 1997; Goszczyński et al., 2005 и др.). Подобные выходы животных отмечали и сотрудники Дарвинского заповедника в феврале, иногда даже в январе.

В Дарвинском заповеднике барсук начинает выходить из норы в конце марта-начале апреля. Средняя дата встречи первых следов животных 29–30 марта. Начало весенней активности барсука в заповеднике может варьировать в зависимости от характера весны, а именно от средней

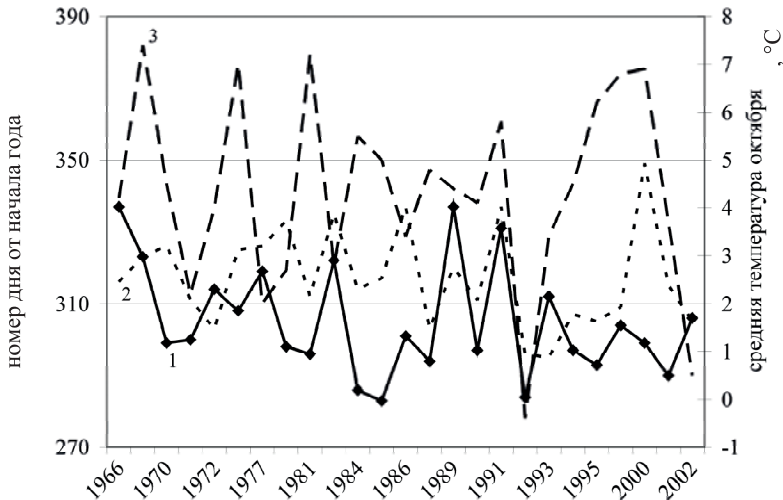


Рис. 6.1. Характер зависимости между датой встречи последних осенних следов барсука (1) и температурными условиями года: датой установления отрицательной температуры (2), средней температурой октября (3).

температуры марта (коэффициент корреляции Пирсона $r = -0.34$, $p < 0.05$, $n = 37$, невысокое значение коэффициента корреляции можно объяснить тем, что истинные сроки пробуждения барсука несколько сдвинуты относительно даты первой встречи следов, как это было отмечено выше). В более теплую весну барсук начинает выходить из поселений раньше, что отмечено и другими исследователями (Лихачев, 1956 и др.).

После пробуждения барсук, активность которого сначала сосредоточена близ его поселения, постепенно увеличивает участок своей активности и посещает другие поселения. Количество поселений, используемых барсуком, варьирует в течение года. В большинстве популяций пик посещаемости животными разных поселений отмечен в весенне-летний период (Goszczyński, Wójtowicz, 2001; Roper et al., 2001; Kowalczyk et al., 2004 и др.).

Подобные результаты получены нами и в Дарвинском заповеднике. Для описания сезонной динамики использования поселений барсуком учетные поселения модельного участка ($n=16$) обследовались нами раз в 14–20 дней в период со второй половины апреля по октябрь на протяжении пяти полевых сезонов (2002, 2003, 2005–2007 гг.). В течение одного сезона каждое поселение осматривалось 8–12 раз. Всего на протяжении пяти полевых сезонов проведено более 500 осмотров поселений модельного участка. Результаты представлены в табл. 6.2.

Как можно видеть из табл. 6.2, во второй половине апреля-мае практически каждый год наблюдений барсук посещал небольшое количество поселений на модельном участке (от 13 до 31% поселений модельного участка). Следы чистки поселений в этот период также редки, но иногда у входов можно было увидеть старую подстилку. Исключение составляет 2007 г., что связано, по-видимому, с температурными условиями года: из-за необычно теплой зимы и раннего начала весны барсук покинул поселения после зимнего сна гораздо раньше, чем в предыдущие годы. Наоборот, весенние сезоны 2003 и 2005 гг. характеризуются низкой посещаемостью поселений барсуком, вероятно, вследствие

Таблица 6.2. Количество поселений используемых барсуком на модельном участке (количество поселений со следами активности барсука / количество поселений со следами чистки).

Период наблюдений	Год				
	2002	2003	2005	2006	2007
Апрель-май	5 / 1	0	2 / 1	4 / 2	8 / 6
Июнь	5 / 4	5 / 3	6 / 2	5 / 4	12 / 9
Июль	3 / 1	4 / 0	4 / 2	5 / 2	7 / 2
Август	3 / 1	3 / 1	3 / 1	4 / 2	6 / 4
Сентябрь	3 / 0	4 / 0	2 / 2	4 / 2	4 / 1
Октябрь	3 / 0	4 / 0	3 / 0	4 / 0	4 / 0

поздних сроков наступления весны (низких среднесуточных температур).

Пик посещаемости поселений барсуком в течение всех лет наблюдений приходится на июнь (в 2006 г. – на июнь-июль). В этот период следы активности животных регистрировались нами в разные годы на 5-12 поселениях, что составляет от 31 до 75% поселений модельного участка. В июне мы наблюдали также наиболее активную чистку барсуком ходов и гнездовых камер.

Уже ко второй половине июля число поселений, посещаемых барсуком, сокращается (от 19 до 44% поселений модельного участка). В этот период животные также реже чистят поселения. В августе число посещаемых барсуком поселений продолжает сокращаться – до 3–6 в разные годы (от 19 до 38% поселений модельного участка). Однако в это время барсук может более активно чистить ходы и гнездовые камеры по сравнению с июлем, а в конце месяца также готовить подстилку.

В сентябре следы чистки поселений мы регистрировали не каждый год, а в октябре они не отмечены нами ни разу. Чаще в это время у поселений мы обнаруживали следы подготовки подстилки к зимнему сну (рис. 6.2). Количество поселений, посещаемых барсуком в сентябре-октябре (от 13 до 25% поселений модельного участка), немного меньше этого показателя для ав-



Рис. 6.2. Подстилка у одного из входов поселения барсука.

густа. Отмеченные различия в числе поселений, используемых барсуком в разные месяцы, достигают достоверного уровня (ранговый дисперсионный анализ Фридмана $\chi^2(N = 5, df = 4) = 11.46, p = 0.021$).

Таким образом, для европейского барсука в Дарвинском заповеднике характерен один временной пик в использовании поселений. Наиболее активно животные посещают убежища в июне, когда на модельном участке мы наблюдали наибольшее количество поселений со следами активности барсука. Уже к середине июля их количество уменьшается. Вероятно, всплеск активности животных может быть связан с периодом гона, когда самцы могут интенсивно перемещаться по территории, совершая более длинные переходы и посещая большее число поселений в поисках самок (Goszczyński, Wójtowicz, 2001).

Такой характер посещения животными поселений может отражаться на результатах учета численности барсука, так как в Дарвинском заповеднике он основывается на однократном осмотре учетных поселений в конце мая-июне, т.е. как раз в период наибольшей активности барсука на поселениях. Таким образом, однократный осмотр поселений барсука без учета особенностей сезонной динамики использования им поселений может привести к ошибкам в определении численности этого вида.

На основании полученных результатов мы можем рекомендовать перенести учет численности барсука в заповеднике на более поздние сроки (август). Однако для более точной оценки его численности необходима двукратная или трехкратная проверка поселений.

В течение года барсук может менять поселения в пределах участка обитания, а также использовать разные части одного поселения (Mickevičius, Baranauskas, 1995). В летний период животные используют практически все пространство поселения (Kowalczyk et al., 2004), периодически перемещаясь в разные его участки (Roper et al., 2001). Подобное поведение для барсука характерно, прежде всего, в популяциях с высокой плотностью населения, где численность групп может достигать 35 особей. Обычно в одной гнездовой камере спят несколько животных (исключение составляют самки с маленькими детенышами) (Kruuk, 1989; Roper et al., 2001). Смена гнездовых камер в таких ситуациях обусловлена накоплением в них эктопаразитов (Butler, Roper, 1996). Осенью площадь поселения, используемая животными, сокращается и достигает минимума зимой, когда животные используют для зимнего сна близко расположенные гнездовые камеры и редко их меняют. Считается, что нахождение во время сна в одной камере нескольких животных сокращает индивидуальные затраты на терморегуляцию (Roper et al., 2001; Kowalczyk et al., 2004).

Использование пространства поселения европейским барсуком в Дарвинском заповеднике мы описывали по косвенным признакам – через

Таблица 6.3. Использование входов барсуком в постоянных поселениях модельного участка.

Номер поселения	Количество входов	2005 г.				2006 г.				2007 г.			
		% используемых входов				% используемых входов				% используемых входов			
		В	Л	О	С	В	Л	О	С	В	Л	О	С
4-196	11	45	82	27	18	54	54	36	18	63	72	36	27
2-197	14	36	86	57	29	14	29	21	7	0	36	21	21
1-209	7	43	57	57	29	71	71	43	43	14	43	0	14
3-209	12	33	58	66	33	42	33	0	8	25	75	17	17
3-211	12	-	-	-	-	100	-	100	100	100	50	50	50

Примечание: В – весна, Л – лето, О – осень, С – в течение всего сезона.

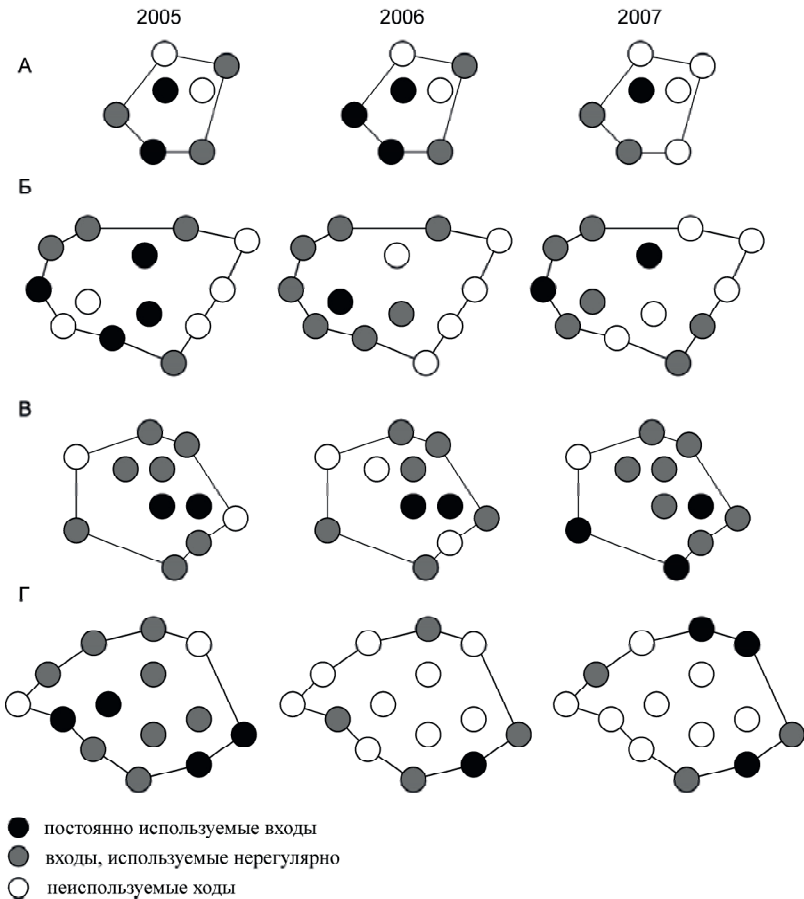


Рис. 6.3. Схема использования входов барсуком в течение активного сезона на некоторых поселениях модельного участка.

регистрацию количества используемых входов и их расположения на пяти постоянных поселениях барсука. Только в одном поселении животные использовали одновременно все входы, но даже в этом случае следы чистки присутствовали не у всех входов. Количество входов, используемых животными в одном поселении в течение активного сезона, варьирует от 1 до 12, что составляет 14–86% от общего числа входов (табл. 6.3).

В постоянных поселениях барсук регулярно (на протяжении всего сезона) использует только 1–4 входа (8–43% от общего числа входов). Одни и те же входы могут использоваться животным на протяжении нескольких лет подряд, но чаще барсук меняет входы (рис. 6.3).

Наибольшее количество входов используется барсуком в летние месяцы (ранговый дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса $H = 6.65$, $p = 0.036$, $n = 39$), когда, вероятно, животными осваивается и наибольшая площадь поселения, что соответствует наблюдениям зарубежных исследователей (Mickevičius, Baranauskas, 1995; Roper et al., 2001; Kowalczyk et al., 2004).

6.2. Характер суточной активности барсука на поселении и ее сезонные изменения

Как правило, для барсука на всем его ареале характерна сумеречная активность (Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Fowler, Racey, 1988; Tuytens et al., 2001; Kowalczyk et al., 2003b; Goszczyński et al., 2005; Rosalino et al., 2005c; Do Linh San et al., 2007 и др.), хотя в некоторых популяциях отмечены случаи и дневных выходов на поверхность (Алгульян, 1966; Гептнер и др., 1967; Горшков, 1997; Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2005; Соловьев 2008; Rodrigues et al., 1996; Fedriani et al., 1999 и др.).

Среди факторов, определяющих суточную активность барсука, обычно рассматривают погодные условия (Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Fowler, Racey, 1988 и др.), а также воздействие на него человека и хищников (Goszczyński et al., 2005; Rosalino et al., 2005c и др.). На большей части Европы численность волка и рыси – основных врагов барсука – невысока, а в некоторых странах эти хищники почти полностью уничтожены. Этот факт заставляет некоторых исследователей (Rosalino et al., 2005c) сомневаться в зависимости характера суточной активности барсука от присутствия этих видов хищных млекопитающих.

Значительное влияние на характер суточной активности барсука оказывают условия освещенности. Многие исследователи отмечают отрицательную связь продолжительности наземной активности барсука и длительности светлого времени суток, а также интенсивности лунного света

(Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Fowler, Racey, 1988 и др.). Барсук появляется на поверхности поселения обычно незадолго до захода солнца или сразу после него, уходит на поиски корма и возвращается в нору перед восходом. Однако в некоторых популяциях в летний период при уменьшении продолжительности ночи, а соответственно и времени на поиск кормов, барсук выходит из поселений засветло (Kowalczyk et al., 2003b и др.). В облачные вечера животные начинают наземную активность раньше, а в ясные лунные ночи позже (Cresswell, Harris, 1988).

В некоторых популяциях ночная активность барсука не связана с условиями освещенности, а обусловлена особенностями климата. Так, в Португалии дневная температура воздуха может достигать +40 °C и, соответственно, ночная активность барсука здесь – результат выбора им наиболее оптимальной температуры (Rosalino et al., 2005c).

Температура воздуха влияет на время начала наземной активности барсука и в других популяциях. В северных частях ареала в теплые летние и зимние вечера барсук выходит на поверхность раньше, а в холодные дни – позже обычного (Fowler, Racey, 1988). Кроме температуры значительное влияние на время выхода барсука из поселения и продолжительность его наземной активности оказывают осадки и ветер. В ветреные или дождливые вечера животные появляются на поверхности земли позже (Cresswell, Harris, 1988). Исключение могут составлять популяции, где основным кормом барсука служат дождевые черви: во влажные ночи черви становятся более доступны для барсука и поэтому он более активен (Kruuk, 1989; Филипьев, Беляченко, 2001).

Кроме погодных условий на продолжительность наземной активности европейского барсука в течение суток оказывают влияние также и особенности кормового спектра этого вида в конкретной популяции (Kruuk, 1989; Kowalczyk et al., 2003b; Goszczyński et al., 2005; Do Linh San et al., 2007). Например, в Польше и Нидерландах животные в среднем активны на протяжении 8 ч и в течение этого периода редко прерываются на «отдых», собирая дождевых червей в подстилке (Kowalczyk et al., 2003b; Do Linh San et al., 2007). Напротив, на юго-западе Испании при такой же продолжительности активности барсука зарегистрированы частые остановки и отдых животных в поселениях, так как на этом участке ареала они добывают крольчат – гораздо более калорийный корм по сравнению с дождевыми червями (Rodrigues et al., 1996). А. Родригес с соавторами (Rodrigues et al., 1996) отмечают также, что значительное влияние на характер суточной активности барсука оказывают сезонные изменения кормового спектра этого вида. Так, продолжительность наземной активности барсука в Испании значительно возрастает в летний период вследствие снижения интенсивности размножения кроликов

(соответственно изменяется время выхода и возвращения в поселение).

Так как в Дарвинском заповеднике основным кормом барсука на протяжении всего активного периода являются земноводные, то, вероятно, характер суточной активности животных здесь не зависит от кормового поведения.

Характер суточной активности барсука меняется на протяжении года (особенно в областях, где животное залегает на зиму в сон) и в разные сезоны решающее значение для характера суточной активности животных могут иметь разные (не только погодные) факторы. Например, П.К. Горшков (1997) отмечает, что на территории Татарстана весной барсук часто выходит на кормежку днем. Вероятно, это связано с необходимостью восстановления животного после зимнего сна, во время которого барсук сильно теряет в весе (Горшков, 1997). Случаи дневной активности барсука обычны в весеннее время и в Испании (национальный парк Доньяна), где барсук не залегает на зимний сон (Rodrigues et al., 1996). Испанские зоологи отмечают также и значительные индивидуальные различия в ритме суточной активности: некоторые животные часто активны днем, тогда как другие практически никогда не показываются на поверхности в светлое время суток.

На северо-западе России (Данилов, Туманов, 1976), в Вятско-Камском междуречье (Соловьев, 2008) барсука часто можно встретить в светлое время суток также и осенью, что авторы связывают с большей потребностью животного в это время года в пище для накопления жировых запасов.

Большое влияние на вероятность появления барсука на поверхности земли в дневные часы оказывает, по-видимому, отсутствие беспокойства со стороны человека. Так, при сравнении времени выхода животных из поселений в двух районах Англии А. Тьюттенс с соавторами (Tuytens et al., 2001) отметили, что в популяции, подвергавшейся в прошлом воздействию со стороны человека, животные появляются на поверхности позже. Е. Нил (Neal, 1948) также приводит пример подобной зависимости, отмечая, что в местности, на протяжении длительного времени редко посещаемой человеком, барсука можно встретить у входов поселения даже днем.

Я. Госжински с соавторами (Goszczyński et al., 2005) считают, что ночная активность барсука в центральной Польше обусловлена именно беспокойством со стороны человека, тогда как на охраняемой территории Беловежского национального парка (восточная Польша) случаи дневной активности барсука нередки (Kowalczyk, 2001).

Таким образом, суточная активность барсука и факторы, ее определяющие, наиболее полно изучены в Европе благодаря использованию современных методов исследований (радиослежение). В отечественных рабо-

тах этот аспект экологии барсука обычно описывали на основании встреч животных или наблюдений около поселений, число которых, как правило, не велико (Горшков, 1997; Соловьев, 2008 и др.).

В наших исследованиях суточной активности европейского барсука в Дарвинском заповеднике мы пытались использовать разные методы регистрации входа и выхода животных из поселений. В частности, замечая следы и взрыхляя почву около входа в поселение и регистрируя появление свежих следов. Второй способ состоял в использовании пластинки с нанесенным на нее слоем древесного угля (который брали непосредственно с выбросов поселений) и установленной перед входом. Однако при использовании данных методов мы можем определить посещение поселения животным только с точностью до дня, тогда как точное время события установить практически невозможно. Кроме того, результаты сильно зависят от погодных условий. Например, угольное покрытие пластинок размывается дождем, и следы животных не фиксируются.

Мы проводили также прямые наблюдения за животными у поселений. Однако, этот метод довольно трудоемок и, к тому же, присутствие наблюдателя около норы может отпугивать животное и менять характер его суточной активности.

Наилучшие результаты для характеристики суточной активности барсука дало использование фотоловушек (модели Wild view Xtreme II, Leaf River DC-2BU и Leaf River DC-3BU, Reconix RapidFire RC55), которые были установлены на поселениях (Сидорчук и др., 2007), хотя такой метод позволяет охарактеризовать суточную активность барсука только на очень ограниченном пространстве – около входов в поселения.

В 2006–2009 гг. наблюдения проводили на 9 постоянных и временных поселениях барсука в период с 20 апреля по 10 ноября. Фотоловушки крепили на стволы деревьев около входов, активно используемых животными двумя способами (рис. 6.4). При первом пространстве, контролируемое камерой, ограничивалось небольшим участком около входа (рис. 6.4 А), чтобы получить фотографии барсука в фас для индивидуального опознания животных по особенностям окраски морды – форме черных полос и ушей (Clark, 2001). При втором способе установки поле зрения камеры покрывало большую площадь (рис. 6.4 Б) для регистрации поведения животных на поселении. Если удобных для крепления деревьев не было, то вкапывали столб, который выпиливали из валежника, находившегося недалеко от поселения. Поселения обследовали один раз в 14–20 дней и при необходимости перемещали ловушки по поселению.

Всего в 2006–2009 гг. в Дарвинском заповеднике отработано 2175 фотоловушко-суток. С помощью 6 фотоловушек получено 604 снимка

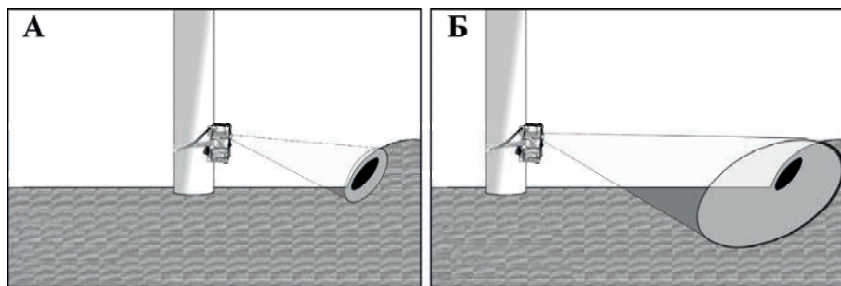


Рис. 6.4. Способы установки фотоловушек на поселениях барсука.

барсука. За одну регистрацию принимали один фотоснимок, на котором можно было точно определить видовую принадлежность животного. В случае получения серии снимков (нескольких последовательных кадров через небольшие промежутки времени в несколько минут) при продолжительной активности барсука всю серию принимали за одну регистрацию, а время этой регистрации определяли по данным «средней» по времени фотографии. Случаи продолжительной активности барсука у входов поселения (груминг, игровые взаимодействия, чистка поселения, подготовка подстилки и др.) описывали отдельно. Всего выделено 290 регистраций.

Для дальнейшего анализа связи суточной активности барсука у входов поселения с условиями освещенности время каждой регистрации перевели с декретного на местное солнечное время (Новиков, 1953).

Далее подсчитывали количество регистраций в разное время суток (утро, день, вечер и ночь). Продолжительность выделенных периодов суток варьирует в течение года, соответственно условия освещенности также сильно различаются на протяжении периода наших наблюдений. Для расчета продолжительности дня и ночи использовали данные о местном солнечном времени восхода и заката. Длительность утренних и вечерних сумерек рассчитывали в процентах от продолжительности дня и ночи (для широты Дарвинского заповедника она составила 15 % от продолжительности дня).

Так как мы не обнаружили межгодовых различий в характере суточной активности европейского барсука на территории Дарвинского заповедника у входов поселений ($\chi^2_{2007-2008} = 5.3$, $df = 3$, $p = 0.15$; $\chi^2_{2007-2009} = 3.7$, $df = 3$, $p = 0.29$; $\chi^2_{2008-2009} = 3.1$, $df = 3$, $p = 0.37$), то данные разных лет при дальнейшем анализе объединили. Барсук в Дарвинском заповеднике может появляться на поверхности в любое время суток (рис. 6.5). Нередко животные покидают убежища днем и могут уходить на поиски пищи. Неоднократные встречи барсуков, кормившихся днем вдали от поселений, зафиксированы сотрудниками заповедника в зоологической картотеке. В формировании по-

добного характера суточной активности барсука определенную роль может играть заповедный режим территории, а также особенности климата, а именно невысокие дневные температуры (средняя температура самого жаркого месяца $+17.4\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Кузнецов и др., 2006).

Активность барсука на поселении в течение суток распределена неравномерно. Наиболее часто животных регистрировали у входов поселений с 4 до 6 ч, что, по-видимому, соответствует времени возвращения животных с кормежки. С 6 ч до 8 ч число регистраций уменьшается и минимум их наблюдается в дневные часы с 8 ч до 14 ч. С 14 ч до 18 ч барсук попадает в поле зрения фотокамер чаще и число регистраций постепенно увеличивается до максимального в период с 18 ч до 22 ч. Вечерний пик активности барсука на поселениях менее выражен, чем утренний: по-видимому, это обусловлено тем, что время выхода животных на кормежку в заповеднике значительно варьирует. С 22 ч до 4 ч наблюдается второй минимум регистраций животных, что может быть обусловлено тем, что это время барсук проводит в поиске корма вдали от поселений. Наличие регистраций животных на поселениях в сумеречное и ночное время позволяет предположить, что в Дарвинском заповеднике во время поиска корма барсук может возвращаться к поселению или посещать временные убежища. Подобный характер активности отмечен для барсука в Испании (Martin et al., 1995; Rodrigues et al., 1996).

Как и в других популяциях (Rodrigues et al., 1996; Goszczyński et al., 2005 и др.), характер активности европейского барсука у входов поселений в Дарвинском заповеднике изменяется в течение периода наблюдений. Весной животные чаще попадали в поле зрения фотокамер в утренние и дневные часы (27% и 45% регистраций соответственно) (рис. 6.6). В летний период животные гораздо чаще появляются на поверхности поселения днем (78% регистраций) (рис. 6.6). Осенью барсук регистрировался у вхо-

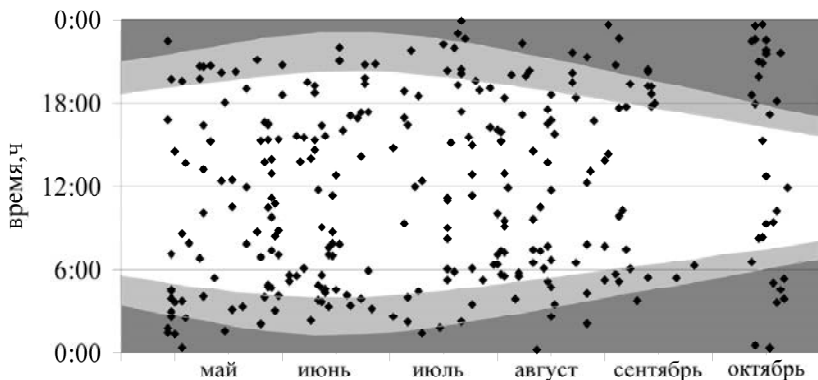


Рис. 6.5. Суточная активность барсука в Дарвинском заповеднике у входов поселений (темно-серым выделены ночные часы, светло-серым – сумерки).

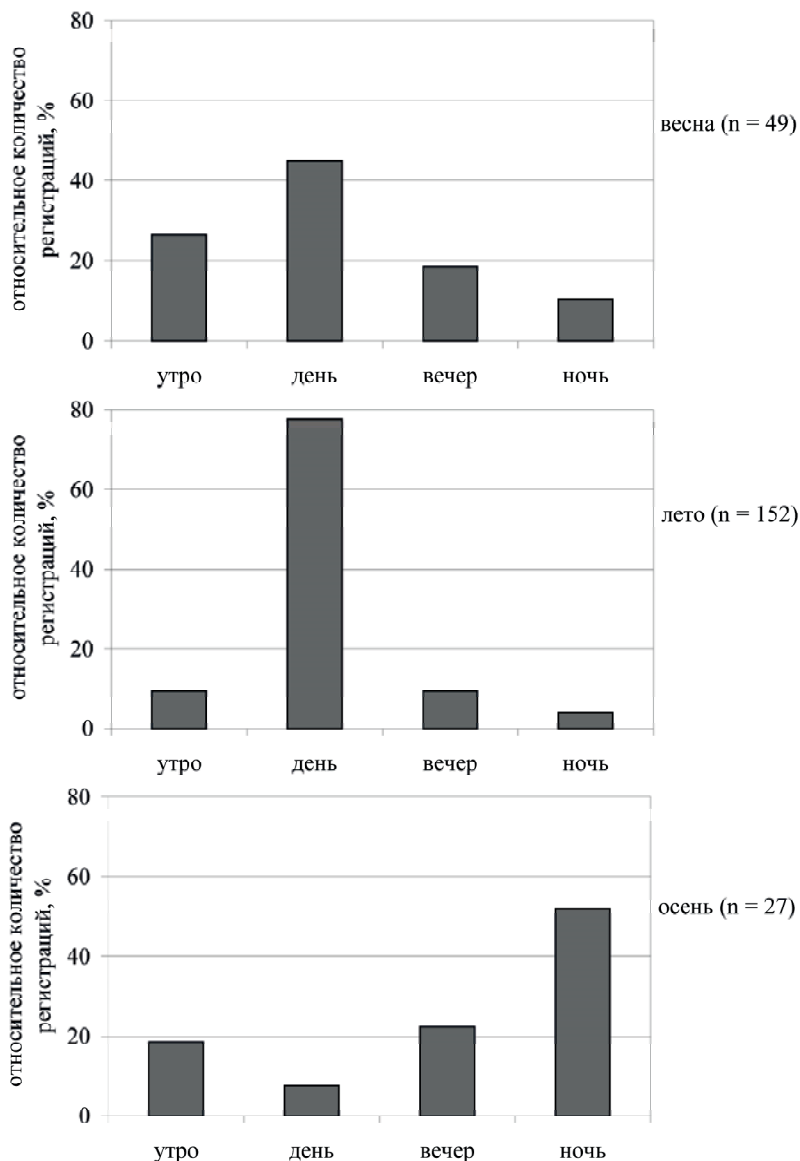


Рис. 6.6. Суточная активность барсука у входов поселений на протяжении разных сезонов года.

дов поселений реже, наибольшая активность в этот сезон отмечена в ночные часы (47% регистраций). Отмеченные различия в распределении активности барсука у входов поселений в разные сезоны года по-

лучили статистическое подтверждение ($\chi^2_{\text{весна-лето}} = 17.0, p = 0.001$; $\chi^2_{\text{весна-осень}} = 13.9, p = 0.003$; $\chi^2_{\text{лето-осень}} = 62.9, p = 0.001$).

Тот факт, что осенью барсук реже регистрируется на поселении днем, связан, по-видимому, с подготовкой животных к зимнему сну. Ряд исследователей (Данилов, Туманов, 1976; Горшков и др., 1997) отмечает, что в это время животные активно кормятся, накапливая жировые запасы, и нередко ищут корм и днем, достаточно далеко отходя от убежищ, и соответственно не фиксируются фотоловушками на поселении.

Для выявления факторов, определяющих характер суточной активности европейского барсука в Дарвинском заповеднике, ее продолжительность и сезонные изменения, необходимы сведения об активности животных не только на поселениях, но и в пределах всего участка обитания. Кроме того, как отметили В. Крессвелл и С. Харрис (Cresswell, Harris, 1988), помимо различных абиотических факторов большое влияние на активность барсука могут оказывать физиологическое состояние животных (например, участие в размножении), социальные взаимодействия в группе и др. Изучение влияния всех возможных факторов требует применения более сложных и дорогостоящих методов изучения и открывает перспективы дальнейших исследований особенностей экологии европейского барсука в Дарвинском заповеднике.

6.3. Поведение барсука на поселении

С точки зрения образа жизни европейский барсук значительно выделяется среди других представителей семейства куньих. На большей части ареала барсук живет в группах, члены которых используют общий участок обитания и поселения в его пределах (Kruuk, 1989; Woodroffe, Macdonald, 1993; Johnson et al., 2002; Kowalczyk et al., 2003a и др.).

Как мы отмечали выше, на некоторых участках ареала европейский барсук может жить в группах численностью до 30 особей. Несмотря на жизнь в таких сложных семьях, большую часть своей наземной активности животные проводят в одиночестве (исключением являются только самки с детенышами). Кроме того, среди хищных млекопитающих, ведущих групповой образ жизни, барсук выделяется скудным вокальным репертуаром (даже при столкновении с опасностью животное никогда не предупреждает других членов группы каким-либо звуками) (Kruuk, 1989).

Основные социальные взаимодействия между членами одной группы происходят в поселениях или на поверхности около входов (Kruuk, 1989 и др.). К ним относятся игры, груминг, мечение секретом подхвостовой железы. Формирование и поддержание группового запаха (нанесение особями друг на друга секрета подхвостовой железы), а также аллогруминг, яв-

ляются механизмами снижения уровня агрессии и сплочения группы (Buesching et al., 2003; Stewart, Macdonald, 2003; Fell et al., 2006). Как правило, уровень агрессивных взаимодействий между членами группы невысок (Macdonald et al., 2002), но при конфликтах животные могут наносить друг другу серьезные ранения (Macdonald et al., 2004b).

На поселении часто можно застать барсука, занятого грумингом, основной целью которого является очистка меха от эктопаразитов (Stewart, Macdonald, 2003). В группах, состоящих из большого числа особей, груминг одной особи после появления на поверхности поселения может занимать до 40 мин, однако, в большинстве случаев продолжительность чистки меха составляет от 40 с до 13 мин, в среднем – 2.3 мин (Stewart, Macdonald, 2003). Наибольшее внимание при самостоятельной чистке меха животные уделяют области живота и груди, а при аллогруминге – области плеч и крестца партнера.

В Дарвинском заповеднике с помощью фотоловушек нами зарегистрирован 31 случай самостоятельной чистки меха барсуком и 6 случаев аллогруминга. Чаще это поведение отмечалось в дневные и вечерние часы. Продолжительность самостоятельной чистки меха составила от 1 до 10 мин, в среднем 3.2 ± 2.2 мин. Аллогруминг длился от 3 до 7 мин, в среднем 5.2 ± 1.5 мин, что практически совпадает с наблюдениями П. Стюарта и Д. Макдональда (Stewart, Macdonald, 2003).

При описании внимания, уделяемого животными при чистке меха разным частям тела, мы взяли за основу схему П. Стюарта и Д. Макдональда (Stewart, Macdonald, 2003). Но так как описание груминга мы проводили по фотографиям, то не всегда было возможно очень точно определить участок тела, который чистит животное. Поэтому для удобства мы внесли изменения в эту схему: объединили в одну зону область крестца и основание хвоста, а также области головы и шеи (рис. 6.7).

Характер чистки меха животными, за которыми велось наблюдение в Дарвинском заповеднике, также аналогичен данным, представленным английскими исследователями (Stewart, Macdonald, 2003). При груминге животные чаще всего чистят мех зубами или вычесывают его в области живота и груди (рис. 6.8 и 6.9), а при аллогруминге – в области плеч партнера (рис. 6.10).

Кроме аллогруминга на фотографиях были зафиксированы и обонятельные контакты животных (рис. 6.11), в частности взаимное обнюхивание животными области крестца. На эту часть тела часто наносится секрет подхвостовой железы при мечении животными друг друга (Kruuk, 1989). Подобное поведение характерно для барсука и, как уже отмечалось выше, одной из его задач является формирование и поддержание «общего» группового запаха, что достигается при так называемом взаимном мечении (животные прижимаются друг к другу в области под-

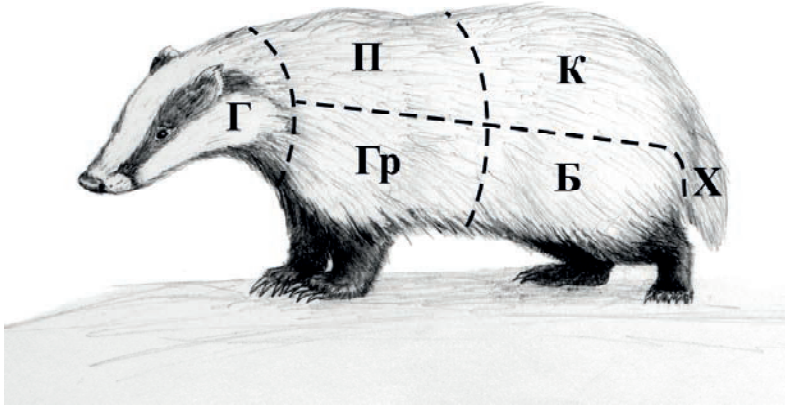


Рис. 6.7. Схема выделения участков тела барсука при описании чистки меха (по: Stewart, Macdonald, 2003 с изменениями): г – голова и шея, п – плечи, гр – грудь, б – брюхо, к – крестец, х – хвост.

хвостовой железы и таким образом «обмениваются» бактериальной флорой) (Buesching et al., 2003). В дальнейшем члены группы оставляют секрет подхвостовой железы на различных объектах и около уборных при обходе своего участка обитания (Kruuk, 1989; Roper et al., 1986). В Дарвинском заповеднике с помощью фотоловушек нам удалось зафиксировать только так называемое последовательное мечение (рис. 6.12), при котором животное наносит секрет на тело партнера, чаще на область крестца (при этом партнер не сразу отвечает подобным поведением). Функция последовательного мечения заключается в распространении группового запаха среди членов семьи, а также индивидуального запаха особи (Buesching et al., 2003), так как секрет подхвостовой железы содержит также информацию о поле и некоторых других характеристиках особи (Buesching et al., 2002). Последовательное мечение зафиксировано нами дважды на одном поселении, где обитала группа из трех животных.

С помощью фотоловушек кроме обонятельных контактов животных мы также зафиксировали миролюбивые взаимодействия на поселениях – игру (рис. 6.13). Эта форма поведения зарегистрирована дважды на разных поселениях (в обоих случаях играли взрослые животные), но продолжительность определена только в одном случае и составила 3 мин. Игре предшествовали обонятельные контакты и аллогруминг.

Продолжительная активность барсука у входов поселений зарегистрирована также при чистке норы и подготовке подстилки (рис. 6.14). Как уже было отмечено выше, поселения играют важную роль в жизни

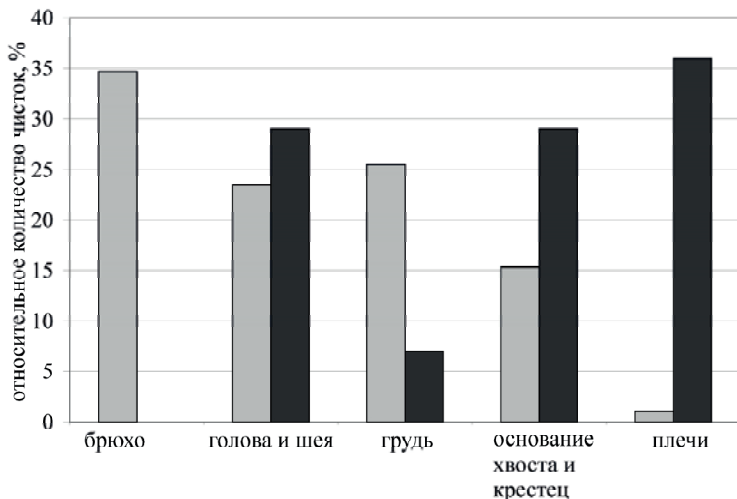


Рис. 6.8. Распределение внимания, уделяемого животными разным участкам тела при самостоятельной чистке меха (светло-серые столбики) и аллогруминге (темно-серые столбики).

барсука. Животные проводят в них более половины всей жизни. Барсук привязан к своему убежищу и может использовать одно поселение на протяжении нескольких лет. При этом животные большое внимание уделяют поддержанию поселения – чистке, расширению ходов и сбору материала для подстилки, хотя участие в этой деятельности принимают лишь небольшое количество животных в группе (Stewart et al., 1999).

Данные о продолжительности и частоте чистки ходов получены нами с одного поселения. Всего с помощью фотоловушек зафиксировано 6 случаев чистки ходов: 5 в июне и 1 в августе. Следует отметить, что эти наблюдения лишь частично отражают общую картину сезонной динамики чистки ходов, составленную на основе многократного осмотра поселений.

Продолжительность чистки ходов составляла от 10 до 83 мин, в среднем 40.8 ± 31.3 мин. Чистка поселения могла проводиться барсуком в любое время суток, но наиболее продолжительными были чистки в утренние и вечерние часы. Несмотря на небольшую продолжительность, дневные чистки могли быть очень интенсивными. Так, во время чистки 21 июня с 14 ч 17 мин до 14 ч 31 мин барсук вытаскивал грунт из входа каждые 2 минуты, в отличие от чисток в вечерние часы, когда животное появлялось из поселения раз в 7–19 минут.

На протяжении всего периода наблюдений с помощью фотокамер нами зарегистрировано только 4 случая подготовки подстилки на двух поселениях. Как правило, материал для подстилки (сухие листья и стебли

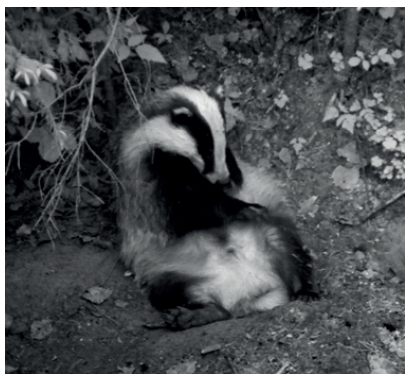
**а****б****в****г****д****е**

Рис. 6.9. Чистка меха барсуком: чистка зубами («блоснение») а – области груди, б – области брюха, в – области крестца; вычесывание лапами, г – области брюха, д, е – области головы и шеи.

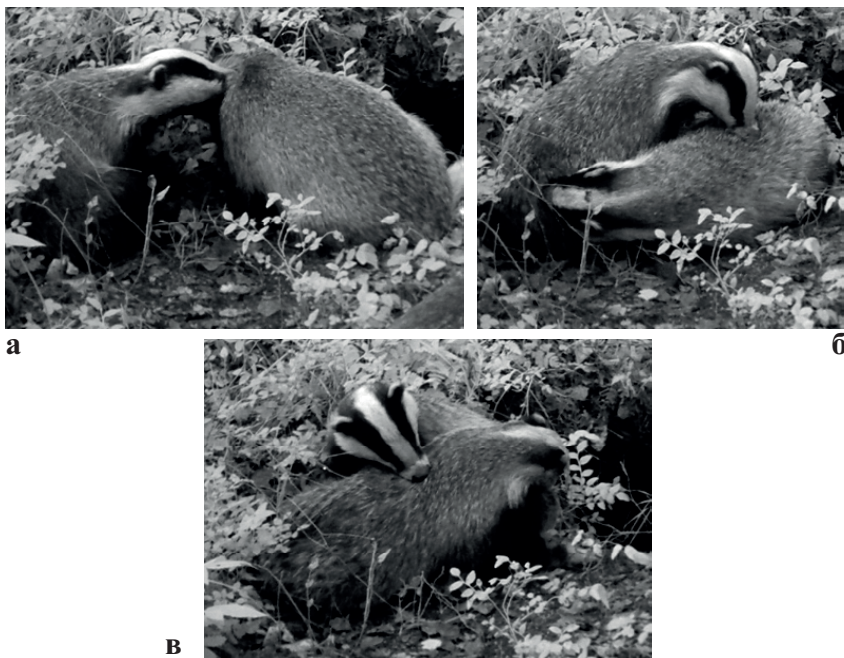


Рис. 6.10. Аллогрумминг: а – выгрызание меха в области шеи партнера, б – выгрызание меха в области крестца партнера, в – выгрызание меха в области плеч партнера.

растений, мох) барсук собирает в непосредственной близости от поселения, выбирая для этого ночи без осадков (Goransson, 1983; Neal, 1948). На протяжении активного сезона барсук может несколько раз менять подстилку или вытаскивать ее из поселения на просушку. Но наиболее часто следы ее у входов в заповеднике заметны в конце лета и осенью, что, вероятно, связано с подготовкой к зимовке. Продолжительность подготовки подстилки может быть различной. Например, при наблюдениях в Дарвинском заповеднике на поселении № 4-196 26 августа барсук заготавливал подстилку на протяжении 20 минут (21 ч 03 мин – 21 ч 23 мин) и затащил 3 клубка растительного материала. 16 октября барсук затащивал подстилку в нору на протяжении 2 часов (00 ч 03 мин – 02 ч 03 мин). За это время животное 13 раз появлялось у входа в нору с новым растительным материалом с периодичностью от 5 до 34 мин. 19 октября барсук готовил подстилку на протяжении 15 мин и за это время затащил в нору только 2 клубка подстилки.

Таким образом, использование фотоловушек при наблюдениях на поселениях позволило нам за достаточно короткий период наблюдений собрать обширный материал, который во многом является уникальным



а



б



в

Рис. 6.11. Обнятельные контакты животных около хода в поселение.



Рис. 6.12. Последовательное мечение партнера секретом подхвостовой железы.



Рис. 6.13. Игровые взаимодействия взрослых животных на поселении.

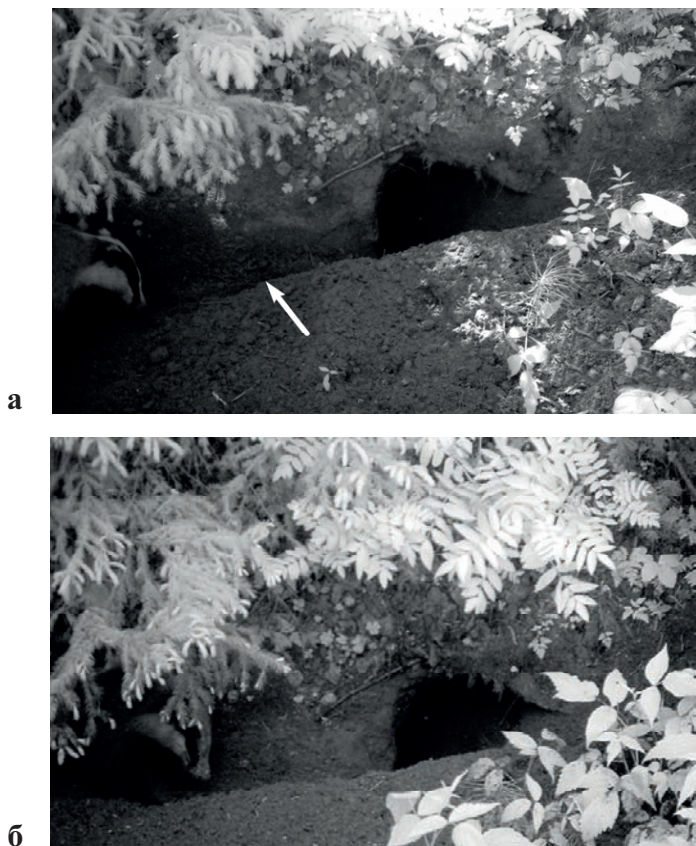


Рис. 6.14. Чистка хода барсуком: а – хорошо видна продольная борозда на выбросе, образующаяся при движении барсука; б – видно как барсук отгребает лапами землю (при чистке он выгребает землю из хода пятак назад).

для территории России. Применение фотоловушек дает возможность систематического сбора данных на протяжении длительного времени при отсутствии постоянного беспокойства со стороны наблюдателя. Этот метод гораздо менее трудоемок по сравнению с длительными визуальными наблюдениями, что делает его очень перспективным при проведении исследований по суточной активности и поведению животных, ведущих скрытный образ жизни.

Глава 7.

Выбор барсуком места для устройства поселения в условиях Дарвинского заповедника

Выбор европейским барсуком места для устройства поселения определяется многими факторами. Наиболее важным, по мнению ряда зоологов, является механический состав почвы (Revilla et al., 2001b; Hammond et al., 2001). Однако часто исследования не подтверждают влияние этого фактора на выбор барсуком места для устройства убежища (Feore, Montgomery, 1999; Virgós, Casanovas, 1999; Vičík et al., 2000) (табл. 7.1). Вероятно, отсутствие избирательности по отношению к механическому составу почвы обусловлено тем, что в пределах сравнительно небольших по площади районов исследования почвы различаются незначительно. Присутствие барсука в определенной точке ареала уже является показателем пригодности почвенно-гидрологических условий данной местности к устройству поселений. Если благоприятные почвы широко распространены в таком районе, то этот параметр не влияет на выбор места для поселения (Feore, Montgomery, 1999; Virgós, Casanovas, 1999).

Статистически подтверждается выбор барсуком определенного типа почвы в районах с мозаичным почвенным покровом (Macdonald et al., 2004b), или при проведении исследования на обширной территории (Jepsen et al., 2005). При сопоставлении результатов различных исследований можно отметить, что в большинстве случаев барсук устраивает убежища в песчаных, легких для рытья почвах (Лихачев, 1956; Бородин, 1976б; Virgós, Casanovas, 1999; Revilla et al., 2001b; Macdonald et al., 2004b и др.), хотя может поселяться и в суглинках (Vičík et al., 2000).

В условиях Дарвинского заповедника почвенные условия, по-видимому, не оказывают сильного влияния на выбор барсуком местобитаний, вследствие значительной однородности территории, которая практически на всем ее протяжении сложена тонкими озерными глинистыми песками, покрытыми сверху слоем более однородного тонкого песка (Леонтьев, 1948, 1957; Фортунатов, 1974). Песок составляет почвенную фракцию и угольных ям, где барсук устраивает свои поселения.

В Дарвинском заповеднике для барсука при выборе им места для устройства поселения более важным фактором является размер угольной ямы. Так, угольные ямы неиспользуемые барсуком, отличаются от заселенных им меньшими размерами: площадь кольцеобразного возвышения варьирует от 11.6 до 113 м², в среднем составляет 65.5 ± 35.8 м². Этот показатель для используемых угольных ям изменяется от 43.8 до

314.8 м², в среднем равен 137.9 ± 54.2 м². Этот параметр отличает не только неиспользуемые барсуком угольные ямы от используемых, но и его временные поселения от постоянных (см. Главу 4).

Заселенные барсуком угольные ямы отличаются от незаселенных более высоким валом (выше 2 м) ($\chi^2 = 8.6$, $df = 3$, $p = 0.039$), а также развитым подростом (67% ям с развитым подростом и 33% с редким подростом). Обилие подроста на угольной яме, на наш взгляд, влияет на их выбор барсуком для устройства поселений, так как значение критерия χ^2 близко к критическому уровню значимости ($\chi^2 = 3.66$, $df = 1$, $p = 0.055$) и не достигает его, вероятно, вследствие небольшого объема выборки.

Большая площадь угольной ямы, по-видимому, дает возможность для устройства большего числа входов, что может быть важно для барсука. Наличие нескольких систем ходов и большого числа входов, их попеременное использование дает барсуку возможность избежать смены поселения при накоплении эктопаразитов в жилых камерах и ходах (Гептнер и др., 1967, Шибанов, 1986; Butler, Roper, 1996).

Кроме того, так как удаленность гнездовой камеры от входных отверстий обеспечивает стабилизацию ее температурного режима (амплитуда суточных и сезонных колебаний температуры воздуха убывает по мере продвижения в глубь норы) (см. Главу 4), то большая площадь угольной ямы позволяет расположить гнездовую камеру на необходимом для успешной зимовки расстоянии от входа.

Влияние этого фактора на размещение поселений барсука, вероятно, носит локальный характер, так как в большинстве популяций убежища размещаются в естественных возвышениях рельефа, размеры которых значительно превышают таковые угольных ям. Это же можно отнести и к такому параметру как высота насыпи угольных ям, который в условиях Дарвинского заповедника также влияет на размещение поселений барсука. По полученным результатам можно сказать, что барсук избегает устраивать свои убежища в угольных ямах, высота которых не достигает 1 м, а в более высоких валах могут располагаться как временные, так и постоянные поселения.

Если рассмотренные нами характеристики угольных ям оказывают влияние на размещение поселений барсука только в условиях Дарвинского заповедника, то остальные рассмотренные факторы часто определяют выбор животным местообитаний в других участках ареала, причем значение каждого из них может варьировать (табл. 7.1).

Одним из подобных условий является наличие на поселениях барсука растительного покрова (подрост деревьев, кустарники и травянистая растительность), повышающего защитные условия местообитания (Иванова, 1959; Virgós, Casanovas, 1999; Vičík et al., 2000). Кроме защитных

Таблица 7.1. Факторы, определяющие выбор барсуком мест для устройства поселений и их значение в разных участках ареала.

Район ареала (источник данных)	Количество проанализированных поселений	Факторы						расстояние до ближайшего соседа
		механический состав почвы	неровный рельеф	экспозиция склона	характер биотопа	наличие растительно-го покрова (подрост, подлесок)	мозаичность местообитания	
Дания (Jepsen et al., 2005)	75	+	+	не изучен	не изучен	+	не изучен	не изучен
Ирландия (Geote, Montgomery, 1999)	79	-	не изучен	не изучен	+	+	+	-
Испания (юго-запад) (Revilla et al., 2001b)	77	+	не изучен	не изучен	+	+	не изучен	-
Испания (центр) (Vireós, Sazonovas, 1999)	26	-	не изучен	не изучен	+	+	+	не изучен
Великобритания (Macdonald et al., 2004a)	279	+	+	+	+	-	не изучен	-
Чехия* (Vizík et al., 2000)	1253	-	не изучен	+	-	+	-	не изучен
Тульские засеки* (Лихачев, 1956)	63	+	+	+	+	-	не изучен	не изучен
Воронежский заповедник* (Иванова, 1959)	56	-	+	+	не изучен	+	не изучен	не изучен
Вятско-Камское междуречье* (Соловьев, 2008)	54	не изучен	+	+	+	не изучен	не изучен	не изучен

Примечание: * статистический анализ данных не проводился, + фактор оказывает влияние на выбор барсуком местообитаний, - фактор не оказывает влияния на выбор барсуком местообитания

функций наличие на поселении развитого подроста и подлеска имеет и другие преимущества. Развитая корневая система растений может препятствовать обрушению входов и тоннелей поселения (Дикий, 2004). В районах с жарким климатом покров кустарников может обеспечивать лучшие микроклиматические условия в поселении, предохраняя от сильного нагревания почвы (Revilla et al., 2001b). Также развитый растительный покров способствует меньшей вентиляции ходов и гнездовых камер в поселении (Roper, Moore, 2003). Важное значение растительного покрова отмечено для большинства изученных популяций (табл. 7.1). Исключение составляет один из районов южной Англии (Витамский лес), где убежища барсука часто располагаются в участках смешанного леса без развитого подроста и подлеска (Macdonald et al., 2004b). Вероятно, это следствие длительного отсутствия естественных врагов на данной территории. В Дарвинском заповеднике барсук также предпочитает занимать угольные ямы с более развитым подростом и подлеском (мы считаем возможным говорить о влиянии этого параметра на выбор животным мест для устройства убежищ, поскольку при статистической проверке этой гипотезы достигнут 5% уровень значимости).

Практически на всем протяжении ареала поселения барсука приурочены к лесным участкам (Лихачев, 1956; Иванова, 1959; Горшков, Зарипов, 1969; Данилов, Туманов, 1976; Kruuk, 1989; Feore, Montgomery, 1999; Virgós, Casanovas, 1999; Vičík et al., 2000 и др.), хотя известны случаи устройства поселений барсуком и в открытых сельскохозяйственных угодьях (Thornton, 1988). Крупных лесных массивов барсук избегает (Гептнер и др., 1967; Бородин, 1981; Zeida, Nesvadbova, 1983), так же как и небольших изолированных островных лесов (Virgós, 2001, 2002; Jepsen et al., 2005). В условиях лесного массива поселения барсука часто приурочены к его окраинам (Гептнер и др., 1967; Бородин, 1985; Горшков, Хорин, 1988; Kruuk, 1989; Feore, Montgomery, 1999; Vičík et al., 2000), однако при прямом преследовании со стороны человека барсук может селиться в самых глубинных участках леса (Милицкий, 1997).

Для некоторых популяций отмечена приуроченность поселений барсука к определенным биотопам (убежища могут располагаться как собственно в предпочитаемых биотопах, так и в непосредственной близости от них). Например, в южных районах Англии, как и на территории Тульских засек, большинство поселений барсука расположено в широколиственном лесу (Лихачев, 1956; Kruuk, 1989), на территории юго-западной Испании – в ясеневом лесу (Revilla et al., 2001b). В Карелии и Чехии барсук чаще устраивает поселения в смешанном лесу (Данилов, 2005; Вийнк et al., 2000), в Мордовском заповеднике – в сосняках (Бородин, 1981). На территории Кировской области большинство поселе-

ний барсука расположено в ельниках (Соловьев, 2008). Подобная связь может быть вызвана различными причинами: наличием предпочитаемого корма, благоприятными защитными условиями. Иногда такая связь объясняется приуроченностью данного биотопа к предпочитаемому барсуком типу почвы (Macdonald et al., 2004b и др.).

Для выявления биотопических предпочтений барсука в Дарвинском заповеднике мы описывали биотопический состав окрестностей используемых и неиспользуемых барсуком угольных ям по материалам лесоустройства (Проект ..., 1991). Для каждого поселения была составлена схема, на которую с плана лесонасаждений (масштаб 1 : 100) перенесены границы таксационных выделов в радиусе 500 м вокруг поселения.

Хотя размер участка обитания барсука в Дарвинском заповеднике значительно превышает выбранный нами масштаб, характеристики окрестностей поселения могут быть важны для барсука в периоды его ограниченной активности перед залеганием на зимний сон и выходом с зимовки, когда животные не отходят далеко от поселения и кормятся в его окрестностях (Goszczyński, 2005). Кроме того, как отмечает В.Г. Гептнер с соавторами (1967), барсук наиболее активен в радиусе около 400-500 м от норы, т.е. площади около 100 га.

В описании растительного покрова окрестностей угольных ям для каждого лесного выдела учитывали площадь, формулу древостоя, бонитет, тип леса, тип условий местопроизрастания (по Проект ..., 1991) (для выделов зоны временного затопления отмечалась только площадь). Площадь выделов, входящих в круг с радиусом 500 м, не полностью определялась с помощью палетки.

На основе анализа типа условий местопроизрастания и формулы древостоя в окрестностях используемых и неиспользуемых барсуком угольных ям выделено 9 биотопов (Ремезов, 1955): березняк умеренного увлажнения, березняк избыточного увлажнения, ельник умеренного увлажнения, сосняк умеренного увлажнения, сосняк избыточного увлажнения, верховое болото, переходное болото, низинное болото, зона временного затопления; кроме того, отдельно рассматривалась площадь, занятая водами Рыбинского водохранилища.

По результатам многомерного шкалирования (StatSoft Inc., 2001) можно отметить, что биотопический состав окрестностей поселений барсука и неиспользуемых угольных ям не отличается (рис. 7.1). Полученные результаты не дают основания для формулировки выводов о предпочтении барсуком тех или иных биотопов что, вероятно, связано со значительной однородностью территории (преобладанием влажных и переувлажненных биотопов).

Важной характеристикой местности, определяющей выбор места для устройства поселения европейским барсуком, является мозаичность ме-

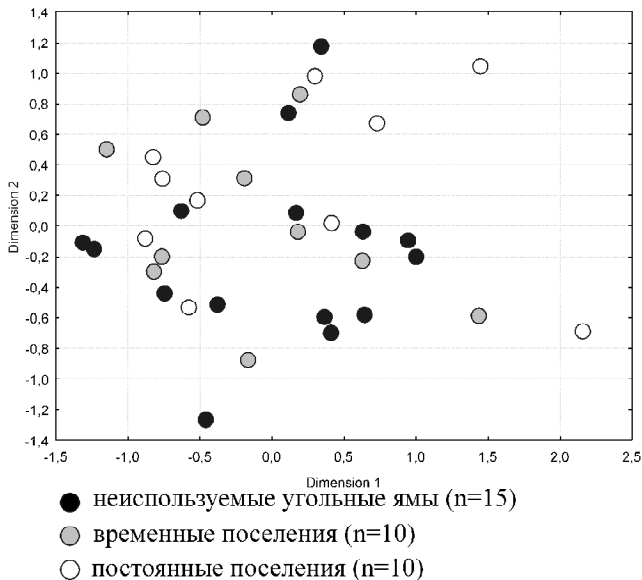


Рис. 7.1. Сходство биотопического состава окрестностей угольных ям.

стообитания, а именно сочетание лесных участков с открытыми пространствами (часто ими служат различные сельскохозяйственные угодья – пастбища, посадки культур) (Zeida, Nesvadbova, 1983; Macdonald et al., 1996; Bičik et al., 2000; Kowalczyk et al., 2000; Borowski, 2001; Jepsen et al., 2005). Предпочтение барсуком на некоторых участках ареала мозаичных местообитаний обусловлено тем, что в лесных участках барсук находит благоприятные защитные условия для устройства поселений, а на пастбищах – основной корм (дождевые черви) (Kruuk, 1989; Seiler et al., 1995 и др.).

Значение такого параметра как протяженность экотонов (Бородин, 1981), который отражает мозаичность местообитания, в окрестностях угольных ям в Дарвинском заповеднике оценивали с помощью дискриминантного анализа (StatSoft Inc., 2001; Ким и др., 1989), в который включили также площадь вала угольных ям.

В анализе оценивались две дискриминантные функции. Статистически значима только первая дискриминантная функция, которая объясняет 86% дисперсии. Данная функция взвешивается наиболее тяжело такими переменными, как площадь угольной ямы и протяженность экотона лес-болото, и отделяет используемые угольные ямы от неиспользуемых (рис. 7.2).

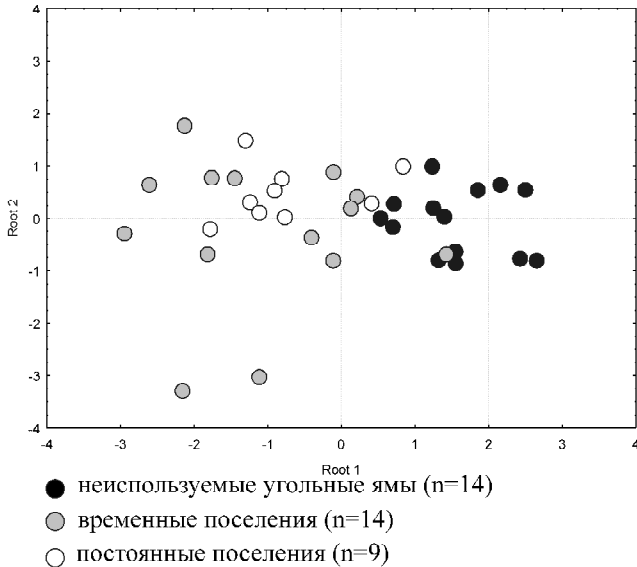


Рис. 7.2. Распределение используемых и неиспользуемых барсуком угольных ям в пространстве осей дискриминантного анализа.

Значение экотона лес-болото определяется наличием здесь основного кормового объекта барсука в заповеднике – земноводных. Их доля в питании барсука в заповеднике составляет более 50% потребленной биомассы (см. Главу 3). В условиях значительной заболоченности территории заповедника наибольшей численности земноводные достигают в краевых участках болот, граничащих с лесными участками (Николаев, 2007).

В засушливых участках ареала одним из наиболее важных факторов, определяющих расположение поселений барсука, является наличие близости источников воды (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976; Астафьев, Потиха, 1979; Virgós, Casanovas, 1999; Филипъчев, Беляченко, 2001; Соловьев, 2003). В условиях значительной заболоченности территории заповедника, этот фактор, скорее всего, не оказывает влияния на выбор местообитаний барсуком.

Важным параметром, определяющим выбор барсуком места для устройства поселения, может быть также, по-видимому, близость других жилых убежищ (Doncaster, Woodroffe, 1993), которую можно оценить по расстоянию до ближайшего соседа. Однако значение этого фактора рядом исследований не подтверждается (Feore, Montgomery, 1999; Revilla et al., 2001b), а некоторые зоологи и вовсе не учитывают его при описа-

нии размещения убежищ барсука (Virgós, Casanovas, 1999; Vičík et al., 2000). Это может быть связано со значительными трудностями при оценке данного параметра (возможно, необходимо знать не только размеры и расположение участков разных групп, но и историю возникновения поселений). Поскольку мы не обладаем даже точными сведениями о размере участка обитания барсука в заповеднике, то не можем включать данный параметр в исследование.

Подводя итог этой главы можно сказать, что наиболее важными факторами, определяющими пространственное распределение поселений европейского барсука в Дарвинском заповеднике, являются протяженность экотона лес-болото в окрестностях угольной ямы, площадь и высота вала угольной ямы и, вероятно, наличие на ней развитого подроста и подлеска.

Заключение

Присутствие европейского барсука в Дарвинском заповеднике – на территории малопригодной для его обитания с точки зрения почвенно-гидрологических условий, и достаточно высокая плотность по сравнению с прилегающими участками – яркий пример высокой экологической пластичности вида. Она позволяет барсуку заселять самые разнообразные местообитания в пределах различных климатических зон при наличии подходящих условий для устройства поселений.

В Дарвинском заповеднике такие благоприятные условия создает наличие большого количества угольных ям, в которых барсук и устраивает свои убежища. Использование эти видом угольных ям отмечено также в Кировской области, а так как промысел выжигания древесного угля был широко распространен, то барсук, по-видимому, активно использует угольные ямы для устройства своих поселений на всем северо-западе европейской части России.

Устройство барсуком убежищ в угольных ямах приводит к некоторым особенностям в строении поселений. В условиях высокой степени заболоченности и близкого уровня залегания грунтовых вод для большинства поселений характерно отсутствие входов вне вала угольной ямы. А так как размеры угольных ям по сравнению с другими элементами рельефа (овраги и пр.) малы, то и для поселений барсука в Дарвинском заповеднике характерны небольшие размеры по сравнению с таковыми в других частях ареала.

Приуроченность поселений барсука на территории заповедника к небольшим по площади формам рельефа обусловила наличие избирательности по отношению к размерным характеристикам угольных ям при устройстве убежищ животными. Барсук в заповеднике предпочитает селиться в крупных угольных ямах. Вероятно, большая площадь угольной ямы дает возможность для устройства более обширного поселения. Возможно, наличие нескольких систем ходов дает барсуку возможность избежать смены поселения при накоплении эктопаразитов в жилых камерах и ходах, как это наблюдается в других популяциях. Кроме того, большая площадь угольной ямы позволяет расположить гнездовую камеру на необходимом для успешной зимовки расстоянии от входа.

Интересной особенностью жилищ барсука на изучаемой нами территории является близкое залегание ходов и гнездовых камер к поверхности почвы (по сравнению с убежищами в других популяциях), что, возможно, связано со свойствами грунта угольных ям. Несмотря на такое близкое залегание к поверхности почвы температура воздуха даже в незанятой гнездовой камере в период зимовки барсука существенно превышает таковую приземной атмосферы и отличается от нее малой амплитудой

колебаний. Общие закономерности и динамика температурного режима изученного поселения соответствуют немногочисленным наблюдениям по убежищам как барсука в других популяциях, так и других видов млекопитающих.

В зависимости от условий обитания могут изменяться не только особенности строения поселений, но и стратегия их использования. Для барсука в Дарвинском заповеднике, как и для большинства изученных популяций, характерен один пик в использовании поселений. Наиболее активно животные посещают убежища в июне, когда на модельном участке мы наблюдали наибольшее количество поселений со следами активности барсука. Вероятно, всплеск активности животных связан с периодом гона, когда самцы интенсивно перемещаются по территории, совершая более длинные переходы и посещая большое количество поселений в поисках самок (как это было показано для других популяций барсука). Эта особенность посещения поселений животным может отражаться на результатах учета численности барсука, поскольку в заповеднике он основывается на однократном осмотре учетных поселений в конце мая-июне, т.е. в период наибольшей активности барсука на поселениях. Таким образом, однократный осмотр поселений без учета особенностей сезонной динамики использования поселений животными может привести к ошибкам в определении численности барсука.

Сведения об особенностях социальной и пространственной организации популяций барсука, стратегии использования им поселений в пределах участка обитания необходимо учитывать при разработке методов учета численности барсука и последующих квот на изъятие в охотничьих хозяйствах.

Отличительной особенностью Дарвинского заповедника является низкая численность дождевых червей – одного из основных кормовых ресурсов барсука на большей части ареала. В этих условиях животные вынуждены искать другие корма и таким основным кормом их в заповеднике становятся земноводные. В литературе, посвященной экологии барсука, имеется целый ряд примеров локальной специализации в питании этого вида. Таким образом, специализация барсука в Дарвинском заповеднике на питании земноводными полностью соответствует современному определению этого вида как генералиста в питании с выраженными сезонными и региональными специализациями. Всеядность – один из факторов, позволяющих барсуку заселять разнообразные местообитания в самых различных участках ареала.

Особенности питания во многом определяют и выбор местообитаний животными. Так, в некоторых популяциях отмечено предпочтение барсуком мозаичных местообитаний (сочетание лесных участков с от-

крытыми пастбищами или лугами). Обусловлено это тем, что в лесных участках барсук находит благоприятные защитные условия для устройства поселений, а на пастбищах – основной корм в данной местности (дождевые черви). В условиях Дарвинского заповедника барсук также предпочитает устраивать поселения в угольных ямах с мозаичными окрестностями. На это указывает большая протяженность экотона лес-болото в окрестностях занятых угольных ям. Значение экотона лес-болото определяется наличием здесь основного кормового объекта барсука в заповеднике – земноводных. Жилые угольные ямы, как правило, расположены в лесных гривах и отличаются обильным подростом и подлеском. Это повышает защитные условия местообитания. Кроме того, развитая корневая система растений может препятствовать обрушению входов и тоннелей поселения (Дикий, 2004). Развитый растительный покров способствует также меньшей вентиляции ходов и гнездовых камер в поселении (Roper, Moore, 2003).

Следует отметить еще один важный аспект экологии барсука, которому уделяется много внимания, особенно зарубежными исследователями. Речь идет о значительной изменчивости социальной и пространственной организации популяций этого вида в разных частях ареала. Наиболее подробно этот аспект описан в работах европейских ученых благодаря использованию современных методов исследований (радиослежение). Особенности социальной и пространственной организации популяции барсука в той или иной точке ареала зависят от условий местообитания (его биотопического состава, обилия и пространственного распределения кормовых ресурсов) (Feore, Montgomery, 1999) и климата (Do Linh San et al., 2007).

На разных участках ареала барсук может жить многочисленными (численностью до 30 особей) семейными группами (Kruuk, 1989; Woodroffe, Macdonald, 1993), парами или вести одиночный образ жизни (Rodrigues et al., 1996; Broseth et al., 1997; Kowalczyk et al., 2003a).

В зависимости от плотности популяции изменяется и характер социальных отношений барсука, в том числе коммуникации этого вида, основным способом которой является оставление запаховых меток на участке обитания семейной группы – опосредованная коммуникация (Рожнов, 1988, 1991, 2004). Так, в популяциях с высокой плотностью населения участки обитания каждой группы четко обособлены, вдоль их границ располагаются уборные, содержащие различные экскременты животных (Roper et al., 1986; Kruuk, 1989; Stewart et al., 2001, 2002), в чем многие исследователи видят функцию защиты границ территории. Кроме использования таких «пограничных» уборных, животные могут защищать участок обитания и с помощью агрессивных действий, которые, однако, отмечаются редко (Kruuk, 1989).

В популяциях со средней плотностью населения размер группового участка увеличивается, участки соседних групп могут перекрываться, однако большая часть уборных при этом располагается также у границ территорий.

В популяциях с низкой плотностью населения (к таковым, по-видимому, относится и популяция Дарвинского заповедника) барсук может формировать группы небольшого размера (размножающаяся пара и детеныши, рожденные в данном году, иногда в состав групп могут входить молодые особи предыдущих лет рождения) или вести одиночный образ жизни (Kruuk, 1989; Rodrigues et al., 1996; Broseth et al., 1997; Revilla, Palomares, 2002; Kowalczyk et al., 2003a). По нашим наблюдениям, в Дарвинском заповеднике барсук живет в малочисленных группах (2–3 особи). Для таких популяций характерны обширные участки обитания групп или одиночных особей и гибкая система расположения запаховых меток (Revilla, Palomares, 2002). В отличие от популяций с высокой и средней плотностью населения размещение уборных в пределах участка обитания группы или одиночной особи может варьировать. Уборные здесь чаще располагаются около наиболее часто используемых зон участка (например, у поселений) (Feore, Montgomery, 1999). Подобное расположение уборных характерно и для популяции Дарвинского заповедника. Небольшое количество уборных, расположенных у границ участков в популяциях с низкой плотностью населения, по мнению некоторых исследователей, может свидетельствовать о низком уровне проявления территориального поведения барсука в таких популяциях или его отсутствии (Woodroffe, Macdonald, 1993; Feore, Montgomery, 1999). Вероятно, в местообитаниях с меньшим количеством мест, удобных для устройства поселений, и более равномерно распределенными и менее обильными кормовыми ресурсами территориальное поведение барсука ограничивается оставлением запаховых меток только на поселениях (Feore, Montgomery, 1999).

Несмотря на то, что в некоторых частях ареала барсук может формировать группы большой численности, тем не менее члены одной социальной группы не кооперируются при добывании корма, защиты от хищников, выведении потомства (Kruuk, 1989; Woodroffe, Macdonald, 2000). Кроме того, отдельные исследования не выявили иерархических отношений среди членов одной группы (Macdonald et al., 2002). Эти особенности были интерпретированы исследователями как свидетельства примитивности социального поведения барсука (Woodroffe, Macdonald, 1993; Macdonald et al., 2004b).

Значительная изменчивость социальной организации популяций барсука в разных частях ареала, отсутствие кооперации членов в группе и четкой социальной структуры поставили вопрос о причинах и механизмах формирования группового образа жизни у европейского бар-

сука (Kruuk, 1989; Woodroffe, Macdonald, 1993; Stewart et al., 2002; Macdonald et al., 2004b). Наиболее популярной гипотезой, объясняющей формирование группового образа жизни у животных разных видов в тех случаях, когда этот феномен нельзя объяснить с точки зрения взаимной выгоды, получаемой членами группы при различной деятельности (совместной охоты, заботе о потомстве, защиты от хищников и др.), является гипотеза распределения ресурсов (Resource Dispersion Hypothesis, RDH) (Johnson et al., 2001; Revilla, Palomares, 2002; Palphramand et al., 2007 и др.). Эта гипотеза впервые была рассмотрена на примере европейского барсука в работах Г. Крука (Kruuk, 1978b) и Д. Макдональда (Macdonald, 1983).

Следует отметить, что положения гипотезы распределения ресурсов для объяснения формирования социальных групп барсуком предложены на основании изучения популяции южной Англии (Kruuk, 1978b; Woodroffe, Macdonald, 1993), где условия обитания барсука существенно отличаются от таковых на большей части ареала вида (отсутствие крупных хищников, запрет на охоту на барсука, обильная кормовая база). Несмотря на то, что положения этой гипотезы до сих пор остаются предметом разных исследований и дискуссий (Johnson et al., 2001, 2002b; Revilla, 2003), гипотеза распределения ресурсов используется для обсуждения особенностей социальной и пространственной организации популяций барсука и других регионов (Johnson et al., 2002a).

Существуют и альтернативные гипотезы формирования группового образа жизни у европейского барсука (Revilla, 2003). Однако, по мнению Д. Джонсона с соавторами (Johnson et al., 2002b), с их помощью можно описать только некоторые аспекты территориального поведения барсука, тогда как причины формирования группового образа жизни остаются неясными. Некоторые исследователи (Johnson et al., 2002a; Revilla, Palomares, 2002) считают, что гипотеза распределения ресурсов может объяснить формирование групп только в популяциях с высокой плотностью населения барсука, значительно отличающихся от популяций вида в других точках ареала (высокой численностью групп, наличием специализации в питании на дождевых червях, которых животные добывают на локальных участках пастбищ, широко распространенных в сельскохозяйственных ландшафтах южной Англии). С этой точки зрения необходимо детальное изучение особенностей экологии барсука в популяциях, обитающих в естественных условиях, что позволит расширить современные представления о факторах формирования группового образа жизни у данного вида. К сожалению, подобных исследований на территории нашей страны проводится немного. Одной из причин редкости этих исследований является недоступность современных методов исследований широко распространенных в Западной Европе.

Европейский барсук, как и большинство млекопитающих, ведет скрытный образ жизни. Значительную часть времени животные проводят в поселении и вести прямые наблюдения за ними довольно сложно. Присутствие наблюдателя нередко нарушает естественный ход их жизни. Это заставляет искать такие методы исследований, которые позволяют проводить комплексное изучение экологии и поведения норных животных с минимальным влиянием на их жизнь.

Одним из таких методов является использование цифровых фотоловушек для исследования поведения и экологии млекопитающих – с их помощью изучается поведенческая экология норных хищников (Сидорчук и др., 2007; Сидорчук, Рожнов, 2009), амурского тигра (Рожнов и др., 2009; Эрнандес-Бланко и др., 2010), а последнее время и других крупных хищников. В случае барсука и других норных хищников дистанционная регистрация животных около убежищ с помощью фотоловушек дает возможность описать не только их суточную активность, но также и поведение. Этот метод не требует постоянного присутствия наблюдателя, которое может оказывать влияние на поведение животных. Кроме того, длительная автономная работа фотоловушек помогает сократить количество посещений убежищ исследователем при изучении сезонной динамики использования поселений.

Использование видеозондоскопа для изучения строения подземных убежищ животных позволяет делать это без их разрушения. Тропы, норы, логова, гнезда, игровые площадки, сигнальные холмики, поскребы и др. имеют большое значение в существовании млекопитающих – все это топографическая составляющая их биологического сигнального поля (Наумов, 1973, 1975, 1977). «... средообразующая деятельность организмов приводит к тому, что внешняя для организмов среда – определенные ее элементы – становятся частью популяций и биоценозов. В среде пролегают каналы передачи информации и накапливаются вносимые организмами изменения. Таким образом, следует признать, что несущие биологическую информацию элементы измененной среды принимают на себя функции аппарата памяти и управления в надорганизменных системах» (Наумов, 1977: 94). Н.П. Наумов (1977) выделяет несколько основных модальностей единого биологического сигнального поля: топографическую, ольфакторную, визуальную, акустическую. Топографическая модальность самая долго существующая – сигналы этой модальности могут существовать десятки, сотни и даже тысячи лет, они несут информацию о наличии в прошлом на этом месте очагов существования жизни и способов освоения пространства. Таким образом, разрушение нор млекопитающих, являющихся элементами сигнального биологического поля, может вести к нарушению информационных процессов в популяции и, соответственно, к ее дестабилизации.

Применение современных технических средств позволяет вести наблюдения за животными без вмешательства в этот процесс человека и регистрировать экологические параметры в автоматическом режиме. В частности, для этих целей стало возможным использовать электронные накопители информации о температуре и влажности (гигрохроны, термолоттеры). Данные о микроклимате убежищ млекопитающих особенно важны для характеристики температурной ниши вида (Никольский, 2007). Применение гигрохронов для изучения микроклимата поселений норных млекопитающих значительно снижает трудоемкость подобных исследований, не причиняет беспокойства животным в критический период зимовки и позволяет получить подробный и обширный материал. Благодаря небольшим размерам и возможности регистрации температуры и влажности с самыми различными временными интервалами, гигрохроны и термолоттеры в последнее время находят все более широкое применение. Например, кроме наших исследований микроклимата норы барсука (Сидорчук, Рожнов, 2008), электронные накопители информации использованы при изучении микроклиматических условий зимовки летучих мышей в пещерах (Васеньков, 2009), а в экофизиологических исследованиях – для измерения температуры тела животных во время спячки (Петровский и др., 2008; Ушакова и др., 2010).

Следует отметить, что все описанные выше методы могут применяться не только для изучения экологии барсука, но и других норных хищных млекопитающих – енотовидной собаки, лисицы, волка – видов, которые нередко используют поселения барсука.

Литература

- Абрамов А.В. 2001. Заметки по систематике сибирских барсуков (*Mustelidae, Meles*) // Фауна и экология млекопитающих Забайкалья. СПб. С. 221-233.
- Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. 2006. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (*Mustelidae: Meles*) // Зоол. журн. Т. 85. № 5. С. 641-655.
- Алгульян С.Г. 1940. Питание и сезонные особенности образа жизни крымского барсука (*M. meles L.*) // Зоол. журн. Т. 20. №. 3. С. 32-45.
- Ансберг Е.А. 1940. Материалы к изучению режима верхнего горизонта грунтовых вод Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Почв. ин-та АН СССР. Т. 16. С. 115-120.
- Астафьев А.А., Потиха Е.В. 1979. Размещение нор барсука в юго-восточной части Сихоте-Алинского заповедника // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 295-297.
- Барышников Г.Ф. 2001. Подсем. Барсуковые – *Melinae* // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: ЗИН РАН. С. 171-189.
- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р. 1990. Изменчивость зубной системы барсуков (*Meles, Carnivora*) фауны СССР // Зоол. журн. Т. 69. № 9. С. 84-97.
- Блузма П.П., Баранаскас К.С. 1986. Динамика численности, плотность населения и использование популяций лесных хищных млекопитающих Литовской ССР // Матер. IV съезда Всесоюзн. териологич. об-ва. Т. 3. М. С. 5-7.
- Бородин П.Л. 1976а. Распределение нор и убежищ барсука, лисицы и енотовидной собаки в Мордовском заповеднике // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Вып. 6. С. 133-135.
- Бородин П.Л. 1976б. Почвенно-грунтовые условия и размещение барсука и лисицы в Мордовском заповеднике // Фауна и экология животных. М. С. 157-162.
- Бородин П.Л. 1979. Влияние почвенно-грунтовых условий на оценку возраста поселений барсука // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 301-302.
- Бородин П.Л. 1981. Распределение и учет барсука, лисицы и енотовидной собаки в Мордовском заповеднике // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. М. С. 58-69.
- Бородин П.Л. 1985. Сравнительная экология барсука, лисицы и енотовидной собаки и их биоценотическое значение в Мордовском заповеднике // Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- Буневич А.Н. 1983. Численность и некоторые особенности экологии барсука в Беловежской пушце // Заповедники Белоруссии. № 8. С. 108-113.
- Буневич А.Н. 1986. Сравнительная характеристика питания норных хищников Беловежской пушцы // Матер. IV съезда Всесоюзн. териологич. об-ва. Т. 3. М. С. 41-42.
- Васеньков Д.А. 2009. Рукокрылые (*Chiroptera, Mammalia*) низкогорий юго-востока Западной Сибири. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 22 с.
- Владыченский С.А. 1968. Почвенно-мелиоративная характеристика прибрежной территории Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского государственного заповедника. Вологда. С. 182-215.

- Волченко А.Е. 2005. Сезонная активность поселений барсука кубанской популяции / Пове́дение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. науч. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 73-76.
- Волченко А.Е., Волченко Н.Н. 2005. Экологические аспекты использования поселений европейским барсуком на Северном Кавказе // Млекопитающие горных территорий. Матер. Межд. конф. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 43-48.
- Воронов Н.П. 1953. Из наблюдений над роющей деятельностью млекопитающих в лесу // Почвоведение. № 10. С. 74-78.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. 1967. Млекопитающие Советского Союза. Под ред. В.Г. Гептнера и Н.П. Наумова. Т 2 (часть первая). М.: Высшая школа. 1004 с.
- Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. 1982. Биометрия: Учеб. пособие. Под ред. М.М. Тихомировой. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 246 с.
- Горшков П.К. 1975а. Взаимоотношения барсука с лисой и енотовидной собакой в Татарской республике // Мат-лы II научной конференции зоологов Волжско-Камского края. Казань. С. 138-144.
- Горшков П.К. 1975б. О размножении барсука в ТАССР // Труды II Всесоюзного совещания по млекопитающим. М. С. 116-117.
- Горшков П.К. 1976. Спектр основных годичных явлений в жизни барсука в ТАССР // Сезонное развитие природы. М. С. 36-37.
- Горшков П.К., Зарипов Р.З. 1969. Роль береговой полосы водохранилища в жизни некоторых видов охотничье-промысловых животных // Вопросы формирования прибрежных биоценозов водохранилищ. М. С. 96-112.
- Горшков П.К., Хорин С.И. 1988. Экология барсука на Северном Кавказе // Ресурсы животного мира Северного Кавказа. Ставрополь. С. 49-51.
- Горшков П.К. 1978. Многолетние и сезонные изменения в питании барсука Волжско-Камского госзаповедника // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань. С. 79-95.
- Горшков П.К. 1997. Барсук в биоценозах Республики Татарстан. Казань: Изд-во Табигать. 176 с.
- Григорьев Н.Д., Теплов В.П. 1939. Результаты исследования питания пушных зверей в Волжско-Камском крае // Тр. общ-ва естествоиспытателей при Казанском госуниверситете. Т. 56. Вып. 1-2. С. 101-195.
- Данилов П.И. 2005. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука. 340 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. 1976. Куны Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 с.
- Дворников М.Г., Дворникова Н.П., Коробейникова В.П. 1994. Особенности растительности в поселениях барсука (*Meles meles* L.) на Южном Урале // Экология. № 5-6. С. 108-109.
- Дикий І.В. 2004. Борсук (*Meles meles* L., 1758) на заході України (морфологія, поширення, екологія, охорона). Автореферат дисертації ... канд. біол. наук. Київ. 21 с.
- Динесман Л.Г. 1968. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных // Ботан. журн. № 2. С. 214-222.
- Иванова Г.И. 1959. Размещение нор лисицы, барсука и енотовидной собаки // Вопросы экологии, географии и систематики животных. Под ред. проф. А.Г. Банникова. М. С. 87-105.

- Иванова Г.И. 1962. Сравнительная характеристика питания лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике // *Материалы по фауне и экологии животных*. М. С. 210-256.
- Иванова Г.И. 1965. Сравнительная экология лисицы, барсука и енотовидной собаки в островных лесах севера Воронежской области. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Ивантер Э.В. 1973. К изучению барсука на северном пределе ареала // *Тр. госзаповедника «Кивач»*. Вып. 2. Петрозаводск: Карелия. С. 164-173.
- Исаков Ю.А. 1949а. Основное направление и очередные задачи научно-исследовательских работ Дарвинского заповедника // *Тр. Дарвинского государственного заповедника на Рыбинском водохранилище*. Вып. I. М. С. 3-32.
- Исаков Ю.А. 1949б. Краткий очерк фауны млекопитающих и птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища // *Тр. Дарвинского государственного заповедника на Рыбинском водохранилище*. Вып. I. М. С. 137-171.
- Калецкая М.Л. 1957. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника // *Тр. Дарвинского государственного заповедника*. Вып. IV. Вологда. С. 7-78.
- Калецкая М.Л. 1973а. Некоторые особенности экологии млекопитающих, обусловленные заповедным режимом // *Тр. Дарвинского государственного заповедника*. Вып. XI. Вологда. С. 5-12.
- Калецкая М.Л. 1973б. Вторая жизнь угольных ям // *Природа*. № 5. С. 123-124.
- Калецкая М.Л., Немцева С.Ф., Скокова Н.Н. 1988. Дарвинский заповедник // *Заповедники Европейской части РСФСР*. Ч. 1. М.: Мысль. С. 151-183.
- Калецкая М.Л., Тупицина Л.Ф. 1988. Млекопитающие // *Фауна Дарвинского заповедника*. Флора и фауна заповедников СССР. М. С. 58-64.
- Кашкаров Р.Д. 2002. К фауне млекопитающих (Carnivora и Artiodactyla) бассейна реки Пскем // *Казахстанский зоологический ежегодник «Selevinia»*. С. 150-158.
- Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р., Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К. 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. Пер. с англ. Под ред. И.С. Енюкова. М.: Финансы и статистика. 215 с.
- Колосов А.М. 1935. Почвенно-грунтовые условия и их значение для нор млекопитающих (лиса, барсук) // *Природа и социалистическое хозяйство*. Т. 7. 54 с.
- Корнеев А., Кричевская Ц. 1965. Барсук на Украине // *Охота и охот. х-во*. № 4. С. 13-14.
- Королев А.Н. 2005. Распространение и статус барсука (*M. meles* Linnaeus, 1758) на европейском северо-востоке России // *Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты*. Сб. материалов Всероссийской научной школы (г. Киров, 24-25 ноября 2005 г.). Киров: Старая Вятка. С. 50-51.
- Кузнецов А.В., Зеленецкий Н.М., Рыбникова И.А., Немцева Н.Д., Калуцкова Н.Н. 2006. Очерк природных условий Дарвинского заповедника // *Тр. Дарвинского государственного природного биосферного заповедника*. Вып. XVI. Череповец. С. 5-19.
- Лавровский В.В. 2005. Динамика числа поселений барсука *Meles meles* в Окском заповеднике // *Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России*. Тр. Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 24. Рязань. С. 173-182.

- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Издание четвертое. М.: Высшая школа. 350 с.
- Леонтьев А.М. 1949. Основные закономерности распространения растительности Молого-Шекснинского междуречья до образования Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского государственного заповедника на Рыбинском водохранилище. М. С. 9 - 32.
- Леонтьев А.М., Успенская А.А., Куражковский Л.Н., Кутова Т.Н. 1957. Растительность и почвы // Дарвинский заповедник. Вологда. С. 20-68.
- Лихачев Г.Н. 1956. Некоторые черты экологии барсука в широколиственном лесу Тульских Засек // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. Под ред. П.Б. Юргенсона. М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. С. 72-94.
- Милицкий В.А. 1997. Пространственное распределение барсука в Башкортостане // Леса Башкортостана: Современное состояние и перспективы. Материалы научно-практической конференции. Уфа. С. 233-234.
- Минаков И.А. 2004. Барсук (*Meles anakuma* Temmink, 1844) в лесостепях восточной части Минусинской котловины (ареал, морфология, экология, ресурсы). Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Красноярск. 26 с.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН СССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. Вопросы териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Николаев В.И. 2007. Некоторые особенности экологии амфибий в условиях болот Верхневолжья // Зоол. журн. Т. 86. № 9. С. 1113-1118.
- Никольский А.А. 2007. Фундаментальная температурная ниша подземных млекопитающих на примере температурного режима нор обыкновенного слепыша, *Spalax microphtalmus*, и алтайского цокора, *Myospalax myospalax* // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 329.
- Никольский А.А., Рощина Е.Е., Сорока О.В. 2000. Некоторые черты зимней экологии степной пищухи в заповеднике «Оренбургский» // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 105. № 6. С. 17-24.
- Никольский А.А., Хуторской М.Д. 2001. Тепловые характеристики нор млекопитающих в летний период (на примере норы степного сурка) // Доклады Академии наук. Т. 378. № 1. С. 138-141.
- Никольский А.А., Савченко Г.А. 2002. Изменения температуры воздуха в норе степного сурка в летне-осенний период // Экология. № 2. С. 120-125.
- Новиков Г.А. 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. Издание второе. М.: Советская наука. 520 с.
- Новиков Г.А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.: Изд-во Академии наук СССР. 293 с.
- Осмоловская В.И. 1948. К биологии барсуков по материалам Московского зоопарка // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 53. № 2. С. 48-55.
- Пенькевич В.А. 2009. Гельминты барсука Полесского государственного радиационно-экологического заповедника // Сохранение разнообразия животных и охот-

- ниче хозяйство России. Материалы 3-й Междунар. науч.-практич. конф. М.: Изд-во РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева. С. 433-434.
- Петровский Д.В., Новиков Е.А., Мошкин М.П. 2008. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоол. журн. Т. 87. № 12. С. 1504-1508.
- Полякова А.Д., Приклонский С.Г. 1975. Размещение и численность барсука в Европейской части РСФСР // Тр. Окского заповедника. Рязань. С. 56-67.
- Проект организации и развития лесного хозяйства Дарвинского государственного заповедника. Тверь. 1991.
- Ремезов Н.П. 1955. Зависимость между почвенными условиями местопроизрастания и типами леса на примере Молого-Шекснинского полесья // Почвоведение. № 8. С. 26-37.
- Рожнов В.В. 1988. Маркировочное поведение млекопитающих // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Зоол. позвоночных, т. 15. М.: ВИНТИ. С. 152-211.
- Рожнов В.В. 1991. Опосредованная хемокоммуникация и эволюция куньих // Изв. АН СССР. Серия биол. № 6. С. 882-896.
- Рожнов В.В. 2004. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения // Зоол. журн. Т. 83. № 2. С. 132-158.
- Рожнов В.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Найдено С.В., Сорокин П.А., Крутова В.И., Литвинов М.Н., Котляр А.К. 2009. Использование тиграми территории Уссурийского заповедника: опыт применения разных методов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции 9-12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 29.
- Ружиленко Н.С., Раков. 1988. Оценка плотности поселения и экология барсука Каневского заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных экосистем. С. 121-123.
- Рухлядев Д.П. 1948. Паразиты и паразитозы диких копытных и хищных животных горно-лесного Крыма // Паразитофауна и заболевания диких животных. М. С. 5-102.
- Савинов В.А., Воропанова Т.А. 1957. Животный мир // Природа Вологодской области. Вологда. С. 300-322.
- Сержанин И.В. 1955. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск: Изд-во Академии Наук Белорусской ССР. 311 с.
- Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д. 2001. Численность и некоторые особенности распределения барсука на территории России // Итоги и перспективы развития териологии Сибири: матер. первой науч. конф. Иркутск. С. 222-229.
- Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г. 2003. Бешенство барсуков в России // Териофауна России и сопредельных территорий: матер. VII съезда Териологич. об-ва. М. С. 316.
- Сидорович В.Е. 1997. Куньи в Беларуси. Эволюционная биология, демография и биоценологические связи. Минск: Золотой улей. 282 с.
- Сидорчук Н.В. 2003. Характеристика поселений барсука в Дарвинском государственном биосферном заповеднике // Вестник Череповецкого государственного университета. № 2. С. 13-18.
- Сидорчук Н.В. 2008. Поселения европейского барсука *Meles meles* в Дарвинском заповеднике: строение, использование и факторы, определяющие их размещение. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.

- Сидорчук Н.В., Волченко А.Е., Рожнов В.В. 2007. Опыт использования фотоловушек при изучении поведенческой экологии барсука *Meles meles* // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 455.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2008. Микроклимат нежилой зимовальной норы барсука *Meles meles* (Carnivora: Mustelidae) в Дарвинском заповеднике (Вологодская область) // Известия РАН. Сер. биол. № 5. С. 569-573.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2009. Использование поселений европейским барсуком *Meles meles* в Дарвинском заповеднике // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции 9-12 ноября 2009 г., г. Черногловка. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 30.
- Слоним А.Д. 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. 328 с.
- Слоним А.Д. 1971. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа. 448 с.
- Смирнов В.В., Чашин П.В. 2005. Сезонные изменения встречаемости дождевых червей (Lumbricidae) в рационе барсука (*Meles, Mustelidae*) // Экология: от генов до экосистем. Мат-лы конф. молодых ученых 25-29 апреля 2005 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига». С. 271-272.
- Соколов Е.А. 1949. Корма и питание промысловых зверей и птиц // Охотничьи животные. Вып. 1. С. 155-165.
- Соловьёв В.А. 2003. Распределение поселений барсука в условиях пересеченной местности // Актуальные проблемы биологии и экологии. Мат-лы докладов десятой молодежной научной конф. Сыктывкар. С. 203-204.
- Соловьёв В.А. 2008. Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Балашиха. 23 с.
- Соловьёв В.А., Соловьёв А.Н. 2007. Зависимость состояния поселений барсука от антропогенных факторов в лесной зоне Вятско-Камского междуречья // Проблемы региональной экологии. № 5. С. 95-99.
- Терновский Д.В. 1977. Биология кунцеобразных (Mustelidae). Новосибирск: Наука. 280 с.
- Туманов И.Л., Смелов В.А. 1980. Кормовые связи куньих на северо-западе СССР // Зоол. журн. Т. 59. № 10. С. 1536-1544.
- Ушакова М.В., Феоктистова Н.Ю., Петровский Д.В., Гуреева А.В., Найденко С.В., Суров А.В. 2010. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. № 4. С. 415-422.
- Филипьев А.О., Беляченко А.В. 2001. Некоторые особенности экологии барсука на северо-западе Саратовской области // Известия Саратовского гос. университета. Саратов. С. 369-372.
- Филипьев А.О., Беляченко А.В. 2002а. Сезонная динамика экологии барсука на севере Саратовской области // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Сб. науч. статей. Вып. 5. Саратов: Научная Книга. С. 41-44.
- Фортунов М.А. 1974. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского государственного заповедника. Вып. XII. Вологда: Северо-западное книжное изд-во. С. 5-19.

- Чащин П.В. 1997. Пути повышения плотности населения барсука в лесах Южного Урала // Леса Башкортостана: Современное состояние и перспективы. Мат-лы научно-практической конф. Уфа. С. 233-234.
- Чащин П.В. 1998. Некоторые факторы, определяющие пространственно-временную организацию поселений барсука в Ильменском заповеднике // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург. С. 263-265.
- Шахматова В.И. 1964. Гельминты куньих Карелии и цикл развития *Taenia intermedia* Rudolphi, 1809. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Шибанов В.В. 1989. Барсук (*Meles meles* L.), корсак (*Vulpes corsac* L.) и лисица (*Vulpes vulpes* L.) Барабинско-Кулундинской низменности (экология, этология, биоценологическое и практическое значение). Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Чистополова М.Д., Котляр А.К., Рожнов В.В. 2010. Опыт применения цифровых фотоловушек для идентификации амурских тигров, оценки их активности и использования основных маршрутов перемещений животными // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф., 15-18 марта 2010 г., Владивосток. Владивосток: Дальнаука. С. 100-103.
- Юдин В.Г. 1979. Барсук на Дальнем Востоке СССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 353-354.
- Юргенсон П.Б. 1932. Барсук. Пушные звери СССР. М. 28 с.
- Anrys P., Libois R.M. 1983. Choix de l'habitat chez le blaireau europeen (*Meles meles*) en Belgique // Cahiers d'Ethologie applique. Vol. 3. P. 15-38.
- Bičik V., Foldynová S., Matyastik T. 2000. Distribution and habitat selection of badger (*Meles meles*) in southern Moravia // Biologika. Vol. 38. P. 29-40.
- Blackwell P.G., Macdonald D.W. 2000. Shapes and sizes of badger territories // Oikos. Vol. 89. P. 392-398.
- Boesi R., Biancardi C.M. 2002. Diet of the Eurasian badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758) in the Natural Reserve of Lago di Piano, northern Italy // Mammalian Biology. Vol. 67. P. 120-125.
- Borowski Z. 2001. Czynniki wpływające na zróżnicowanie zagęszczenia populacji borsuka (*Meles meles* L.) w Polsce // Sylwan. No 3. P. 61-69.
- Broseth H., Knutsen B., Bevanger K. 1997. Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway // Zeitschrift für Säugetierkunde. Vol. 62. P. 12-22.
- Buesching C.D., Newman C., Macdonald D.W. 2002. Variation in color and volume of the subcaudal gland secretion of badgers (*Meles meles*) in relation to sex, season and individual-specific parameters // Mammal Biolog. Vol. 67. P. 147-156.
- Bueching C.D., Stopka P., Macdonald D.W. 2003. The social function of allo-marking in the European badger (*Meles meles*) // Behaviour. Vol. 140. P. 965-980.
- Butler J.M., Roper T.J. 1996. Ectoparasites and sett use in European badgers // Animal Behaviour. Vol. 52. P. 621-629.
- Cheeseman C.L., Jones G.W., Gallagher J., Mallinson P.J. 1981. The population structure, density and prevalence of tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) in badgers (*Meles meles*) from four areas in south-west England // J. Applied Ecology. Vol. 18. P. 795-804.

- Cheeseman C.L., Wilesmith J.W., Stuart F.A., Mallinson P.J. 1988. The dynamics of tuberculosis in a naturally infected badger population // *Mammal Rev.* Vol. 18. No1. P. 61-72.
- Clark M. 2001. Badgers. London: Bookcraft. 128 p.
- Cresswell W.J., Harris S. 1988. The effect of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment // *J. Zool.* Vol. 216. P. 187-194.
- da Silva J., Woodroffe R., Macdonald D.W. 1993. Habitat, food availability and group territoriality in the European badger, *Meles meles* // *Oikos.* Vol. 95. P. 558-564.
- Davies J.M., Roper T.J., Shepherdson D.J. 1978. Seasonal distribution of road kills in the European badger (*Meles meles*) // *J. Zool.* Vol. 211. P. 525-529.
- Delahay R.J., Brown J.A., Mallinson P.J., Spyvee P.D., Handoll D., Rogers L.M., Cheeseman C.L. 2000. The use of marked bait studies of the territorial organization of the European badger (*Meles meles*) // *Mammal Review.* Vol. 30. P. 73-87.
- Do Linh San E., Ferrari N., Weber J.-M. 2007. Spatio-temporal ecology and density of badgers *Meles meles* in the Swiss Jura Mountains // *European J. Wildlife Research.* Vol. 53. P. 265-275.
- Domingo-Roura X., Macdonald D.W., Roy M.S., Marmi J., Terradas J., Woodroffe R., Burke T., Wayne R.K. 2003. Confirmation of low genetic diversity and multiple breeding females in a social group of Eurasian badgers from microsatellite and field data // *Molecular Ecology.* Vol. 12. P. 533-539.
- Doncaster C.P. 2001. What determines territory configurations of badgers? // *Oikos.* Vol. 93. P. 497-498.
- Doncaster C.P., Woodroffe R. 1993. Den sites can determine shape and size of badger territories: implications for group living // *Oikos.* Vol. 66. P. 88-93.
- Fedriani J. M., Ferreras P., Delibes M. 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Donana National Park // *J. Zool.* Vol. 245. P. 214-218.
- Fedriani J.M., Palomares F., Delibes M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores // *Oecologia.* Vol. 121. P. 138-148.
- Fell R.J., Buesching C.D., Macdonald D.W. 2006. The social integration of European badger (*Meles meles*) cubs into their natal group // *Behaviour.* Vol. 143. P. 683-700.
- Feore S., Montgomery W.I. 1999. Habitat effects on the spatial ecology of the European badger (*Meles meles*) // *J. Zool.* Vol. 247. P. 537-549.
- Fischer C., Ferrari N., Weber J.-M. 2005. Exploitation of food resources by badgers (*Meles meles*) in the Swiss Jura Mountains // *J. Zool.* Vol. 266. P. 121-131.
- Fowler P.A., Racey P.A. 1988. Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57° N. // *J. Zool.* Vol. 214. P. 635-651.
- Goransson G. 1983. Denning activity in Swedish badgers, *Meles meles* // *Acta Zoologica Fennica.* Vol. 174. P. 179-181.
- Goszczyński J. 1974. Studies on the food of foxes // *Acta Theriologica.* Vol. 19. P. 1-18.
- Goszczyński J., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2000. Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations // *J. Zool.* Vol. 250. P. 495-505.
- Goszczyński J., Wójtowicz I. 2001. Annual dynamics of den use by red fox *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland // *Acta Theriologica.* Vol. 46. P. 407-417.

- Goszczyński J., Juszko S., Pacia A., Skoczyńska J. 2005. Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland // Mammalian Biology. Vol. 70. P. 1-11.
- Hammond R.F., McGrath G., Martin S.W. 2001. Irish soil and land-use classification as predictors of numbers of badgers and badger setts // Preventive Veterinary Medicine. Vol. 51. P. 137-148.
- Hanski I., Hansson L., Henttonen H. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle // J. Animal Ecology. Vol. 60. P. 353-367.
- Henry C. 1983. Position trophique du blaireau europeen (*Meles meles* L.) dans une foret du centre de la France // Acta Oecologica. Vol. 4. P. 345-358.
- Henry C. 1984. Eco-ethologie de l'alimentation du blaireau europeen (*Meles meles* L.) dans une foret du centre de la France // Mammalia. Vol. 48. P. 489-503.
- Jefferies D.J. 1975. Different activity patterns of male and female badgers (*Meles meles*) as shown by road mortality // J. Zool. Vol. 177. P. 504-506.
- Jepsen J.U., Madsen A.B., Karlsson M., Groth D. 2005. Predicting distribution and density of European badger (*Meles meles*) setts in Denmark // Biodiversity and conservation. Vol. 14. P. 3235-3253.
- Johnson D.D.P., Jetz W., Macdonald D.W. 2002a. Environmental correlates of badger social spacing across Europe // J. Biogeography. Vol. 29. P. 411-425.
- Johnson D.D.P., Kays R., Blackwell P.G., Macdonald D.W. 2002b. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 17. P. 563-570.
- Johnson D.D.P., Macdonald D.W., Newman C., Morecroft M.D. 2001. Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis // Oikos. Vol. 95. P. 265-274.
- Kauhala K. 1995. Distributional history of the European badger *Meles meles* in Scandinavia during the 20th century // Ann. Zoologica Fennica. Vol. 32. P. 183-191.
- Kauhala K., Holmala K. 2006. Contact rate and risk of rabies spread between medium-sized carnivores in southeast Finland // Ann. Zoologica Fennica. Vol. 43. P. 348-357.
- Kauhala K., Laukkanen P., von Rege I. 1998. Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland // Ecography. Vol. 21. P. 457-463.
- Kauhala K., Holmala K., Lammers W., Schregel J. 2006. Home ranges and densities of medium-sized carnivores in south-east Finland with special reference to rabies spread // Acta Theriologica. Vol. 51. P. 1-13.
- Kowalczyk R., Bunevich A.N., Jźdrzejewska B. 2000. Badger density and distribution of setts in Białowieza Primal Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations // Acta Theriologica. Vol. 45. No 3. P. 395-408.
- Kowalczyk R., Jźdrzejewska B., Zalewski A. 2003b. Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Białowieza Primal Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations // J. Biogeography. Vol. 30. P. 463-472.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jźdrzejewska B. 2004. Seasonal and spatial pattern of shelter use by badgers (*Meles meles*) in Białowieza Primal Forest (Poland) // Acta Theriologica. Vol. 49. No 1. P. 75-92.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jźdrzejewska B. 2006. Daily movement and territory use by badgers *Meles meles* in Białowieza Primal Forest, Poland // Wildlife Biology. Vol. 12. P. 385-391.

- Kowalczyk R., Jźdrzejewska B., Zalewski A., Jźdrzejewski W. 2008. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), red fox (*Vulpes vulpes*) and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) Bialowieza Primal Forest, Poland // Canadian J. Zool. Vol. 86. P. 1389-1396.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jźdrzejewska B., Jźdrzejewski W. 2003a. Spatial organization and demography of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primal Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe // Canadian J. Zool. Vol. 81. P. 74-87.
- Kruuk H. 1978a. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles* // J. Zool. Vol. 184. P. 1-19.
- Kruuk H. 1978b. Foraging and spatial organization of the European badger, *Meles meles* L. // Behavioral ecology and sociobiology 4. P. 75-89.
- Kruuk H. 1989. The social badger: ecology and behaviour of a group-living carnivore (*Meles meles*). Oxford: Oxford University Press. 155 pp.
- Kruuk H., de Kock L. 1981. Food and habitat of badgers (*Meles meles* L.) on Monte Baldo, northern Italy // Z. für Sdugetierk. Vol. 46. P. 295-301.
- Kruuk H., Parish T. 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland // J. Animal Ecology. Vol. 50. P. 773-788.
- Kruuk H., Parish T. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles* // J. Zool. Vol. 196. P. 37-39.
- Lanszki J. 2004. Diet of badgers living in a deciduous forest in Hungary // Mammalian Biology. Vol. 69. P. 354-358.
- Loureiro F., Rosalino L.M., Macdonald D.W., Santos-Reis M. 2007. Path tortuosity of Eurasian badgers (*Meles meles*) in a heterogeneous Mediterranean landscape // Ecological Research. Vol. 22. P. 837-844.
- Macdonald D.W. 1983. The ecology of carnivore social behavior // Nature. Vol. 30. P. 379-384.
- Macdonald D.W., Newman C. 2002. Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, U.K.: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth // J. Zool. Vol. 256. P. 121-138.
- Macdonald D.W., Mitchelmore F., Bacon P.J. 1996. Predicting badger sett numbers: evaluating methods in East Sussex // J. Biogeography. Vol. 23. P. 649-655.
- Macdonald D.W., Harmsen B.J., Johnson P.J., Newman C. 2004b. Increasing frequency of bite wounds with increasing population density in Eurasian badgers, *Meles meles* // Animal Behaviour. Vol. 67. P. 745-751.
- Macdonald D.W., Anwar M., Newman C., Woodroffe R., Johnson P.J. 1999. Inter-annual differences in the age-related prevalences of *Babesia* and *Trypanosoma* parasites of European badgers (*Meles meles*) // J. Zool. Vol. 247. P. 65-70.
- Macdonald D.W., Newman C., Dean J., Buesching C. D., Johnson P. J. 2004c. The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a high density area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis // Oikos. Vol. 106. P. 295-307.
- Macdonald D.W., Stewart P.D., Johnson P.J., Porkert J., Buesching C. 2002. No evidence of social hierarchy amongst feeding badgers, *Meles meles* // Ethology. Vol. 108. P. 613-628.
- Macdonald D.W., Buesching C.D., Stopka P., Henderson J., Ellwood S.A., Baker S.E. 2004a. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*) // J. Zool. Vol. 263. P. 385-392.

- Marmi J., Lopez-Giraldez F., Macdonald D.W., Calafell F., Zholnerovskaya E., Domingo-Roura X. 2006. Mitochondrial DNA reveals a strong phylogeographic structure in the badger across Eurasia // *Molecular Ecology*. Vol. 15. P. 1007-1020.
- Martin R., Rodriguez A., Delibes M. 1995. Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a Mediterranean environment // *Oecologia*. Vol. 101. P. 45-50.
- Maurel D., Boissin J. 1983. Seasonal rhythms of locomotor activity and thyroid function in the mail badger (*Meles meles* L.) // *J. Interdisciplinary Cycle Research*. Vol. 14. P. 285-303.
- Melis C., Cagnacci F., Bargagli L. 2002. Food habits of the Eurasian badger in a rural Mediterranean area // *Z. für Jagdwissenschaft*. Vol. 48. Supplement. P. 236-246.
- Mickevičius E., Baranauskas K. 1995. Barsukų urvai: jų naudojimas ir kai kurie mikroklimato ypatumai // *Ekologija*. No 1. P. 39-43.
- Moore J., Roper T.J. 2003. Temperature and humidity in badger *Meles meles* setts // *Mammal Review*. Vol. 33. P. 308-313.
- Neal E. 1948. The badger. London: Collins. 150 pp.
- Newman C., Macdonald D.W., Anwar M.A. 2001. Coccidiosis in the European badger, *Meles meles* in Wytham Woods: infection and consequences for growth and survival // *Parasitology*. Vol. 123. P. 133-142.
- Nolet B.A., Killingley C.A. 1987. The effects of a change in food availability of group and territory size of clan of badgers *Meles meles* (L., 1758) // *Lutra*. Vol. 30. P. 1-8.
- Palphramand K., Newton-Cross G., White P.C.L. 2007. Spatial organization and behaviour of badgers (*Meles meles*) in a moderate-density population // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 61. P. 401-413.
- Pigozzi G. 1991. The diet of the European badger in a Mediterranean coastal area // *Acta Theriologica*. Vol. 36. No 3-4. P. 293-306.
- Revilla E. 2003. What does the Resource Dispersion Hypothesis explain, if anything? // *Oikos*. Vol. 101. P. 428-432.
- Revilla E., Palomares F. 2002. Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles* // *J. Animal Ecol.* Vol. 71. P. 497-512.
- Revilla E., Palomares F., Delibes M. 2001a. Edge-core effects and the effectiveness of traditional reserves in conservation: Eurasian badgers in Donana National Park // *Conservation Biology*. Vol. 15. P. 148-158.
- Revilla E., Palomares F., Fernandez N. 2001b. Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area // *J. Zool.* Vol. 255. No 3. P. 291-299.
- Rogers L. M., Forrester G. J., Wilson G. J., Yarnell R. W., Cheeseman C. L. 2003. The role of setts in badger (*Meles meles*) group size, breeding success and status of TB (*Mycobacterium bovis*) // *J. Zool.* Vol. 260. P. 209-215.
- Rodrigues A., Martin R., Delibes M. 1996. Space use and activity in a Mediterranean population of badgers *Meles meles* // *Acta Theriologica*. Vol. 41. No 1. P. 59-72.
- Roper T.J. 1992. Badger *Meles meles* setts: architecture, internal environment and function // *Mammal Review*. Vol. 22. P. 43-53.
- Roper T.J. 1994. The European badger *Meles meles*: food specialist of generalist? // *J. Zool.* Vol. 234. P. 437-452.
- Roper T.J. 2010. Badger. London: Collins. 388 p.

- Roper T.J., Moore J.A.H. 2003. Ventilation of badger *Meles meles* setts // Mammalian Biology. Vol. 68. P. 277-283.
- Roper T.J., Shepherdson D.J., Davies J.M. 1986. Scent marking with faeces and anal secretion in the European badger (*Meles meles*): seasonal and spatial characteristics of latrine use in relation to territoriality // Behaviour. Vol. 97. P. 94-117.
- Roper T.J., Ostler J.R., Schmid T.K., Christian S.F. 2001. Sett use in European badgers *Meles meles* // Behaviour. Vol. 138. P. 173-187.
- Rosalino L.M., Macdonald D.W., Santos-Reis M. 2005a. Resource dispersion and badger population density in Mediterranean woodlands: is food, water or geology the limiting factor? // Oikos. Vol. 110. P. 441-452.
- Rosalino L.M., Macdonald D.W., Santos-Reis M. 2005c. Activity rhythms, movements and patterns of sett use by badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean woodland // Mammalia. Vol. 69. P. 395-408.
- Rosalino L.M., Loureiro F., Macdonald D.W., Santos-Reis M. 2003. Food digestibility of an Eurasian badger *Meles meles* with special reference to the Mediterranean region // Acta Theriologica. Vol. 48. P. 283-288.
- Rosalino L.M., Loureiro F., Macdonald D.W., Santos-Reis M. 2005b. Dietary shifts of the badger (*Meles meles*) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms // Mammalian Biology. Vol. 70. P. 12-23.
- Schley L., Schaul M., Roper T.J. 2004. Distribution and population density of badgers *Meles meles* in Luxembourg // Mammal Review. Vol. 34. No 3. P. 233-240.
- Seiler A., Lindstrom E., Stenstrom D. 1995. Badger abundance and activity in relation to fragmentation of foraging biotopes // Ann. Zool. Fennici. Vol. 32. P. 37-45.
- Sidorovich V.E., Polozov A.G., Lauzhel G.O., Krasko D.A. 2000. Dietary overlap among generalist carnivores in relation to the impact of the introduced raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* on native predators in Northern Belarus // Z. für Säugetierk. Vol. 65. P. 271-285.
- Skinner C.A., Skinner P.J. 1988. Food of badgers (*Meles meles*) in an arable area of Essex // J. Zool. Vol. 215. P. 360-362.
- StatSoft, Inc. 2001. Электронный учебник по статистике. М., StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- Stewart P.D., Bonesi L., Macdonald D.W. 1999. Individual differences in den maintenance effort in a communally dwelling mammal: the Eurasian badger // Animal Behaviour. Vol. 57. P. 153-161.
- Steward P.D., Macdonald D.W., Newman C., Cheeseman C.L. 2001. Boundary faeces and matched advertisement in the European badger (*Meles meles*): a potential role in range exclusion // J. Zool. Vol. 255. P. 191-198.
- Steward P.D., Macdonald D.W., Newman C., Tattersall F.H. 2002. Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badgers, *Meles meles*, at latrines // Animal Behaviour. Vol. 63. P. 999-1007.
- Stewart P.D., Macdonald D.W. 2003. Badgers and badger fleas: Strategies and counterstrategies // Ethology. Vol. 109. P. 751-764.
- Stopka P., Johnson D.D.P. 2000. Badger (*Meles meles*) as a model species for the development of ecological and behavioural research // Lynx. Vol. 31. P. 125-131.
- Thornton P.S. 1988. Density and distribution of badgers in south-west England – a predictive model // Mammal Review. Vol. 18. No 1. P. 11-23.

- Tuytens F.A.M., Stapley N., Steward P.D., Macdonald D.W. 2001. Vigilance in badgers *Meles meles*: the effects of group size and human persecution // Acta Theriologica. Vol. 46. P. 79-86.
- Van de Zande L., Van de Vliet M., Pertoldi C., Loeschcke V., Muskens G., Bijlsma R. 2007. Genetic structure within and among regional populations of the Eurasian badger (*Meles meles*) from Denmark and the Netherlands // J. Zool. Vol. 271. P. 302-309.
- Virgós E. 2001. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation // J. Biogeography. Vol. 28. P. 381-389.
- Virgós E. 2002. Are habitat generalists affected by forest fragmentation? A test with Eurasian badgers (*Meles meles*) in coarse-grained fragmented landscapes of central Spain // J. Zool. 258. P. 313-318.
- Virgós E., Casanovas J.G. 1999. Badger *Meles meles* sett site selection in low density Mediterranean areas of central Spain // Acta Theriologica. Vol. 44. P. 173-182.
- Virgós E., Mangas J.G., Blanco-Aguilar J.A., Garrote G., Almagro N., Viso R.P. 2004. Food habits of European badgers (*Meles meles*) along an altitudinal gradient of Mediterranean environments: a field test of the earthworm specialization hypothesis // Canadian J. Zool. Vol. 82. P. 41-51.
- Wilkinson D., Smith G.C., Delahay R.J., Rogers L.M., Cheeseman C.L., Clifton-Hadley R.S. 2000. The effects of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) on mortality in a badger (*Meles meles*) population in England // J. Zool. Vol. 250. P. 389-395.
- Woodroffe R., Macdonald D.W. 1993. Badger sociality models of spatial grouping // Symp. Zool. Soc. London. Vol. 65. P. 145-169.
- Woodroffe R., Macdonald D.W. 2000. Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*) // J. Zool. Vol. 250. P. 113-119.
- Woodroffe R., Macdonald D.W., da Silva J. 1993. Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles meles* // J. Zool. Vol. 237. P. 227-239.
- Zabala J., Zuberogoitia I. 2003. Badger, *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora), diet assessed through scat-analysis: a comparison and critique of different methods // Folia Zoologica. Vol. 52. P. 23-30.
- Zeida J., Nesvadbova J. 1983. Habitat selection and population density of the badger (*Meles meles*) in Bohemia and Moravia // Folia Zoologica. Vol. 32. P. 319-333.