Ю.М. МАЛАФЕЕВ
Ф.В. КРЯЖИМСКИЙ
Л.Н. ДОБРИНСКИЙ

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ РЫСИ

Среднего Урала

АКАДЕМИЯ НАУК СССР·УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Ю. М. МАЛАФЕЕВ
Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ
Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ РЫСИ Среднего Урала

СВЕРДЛОВСК 1986

УДК 591:599.749.7

Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В., Добринский Л. Н. **Анализ популяции рыси Среднего Урала.** Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

В книге подведены итоги многолетних исследований популяционной экологии рыси. Детально описаны возрастная динамика и половые различия основных морфологических и морфофизиологических признаков этого малоизученного промыслового зверя. На основе анализа собственных и литературных данных раскрыты морфологические особенности рыси Среднего Урала. Большое внимание уделено оценке динамики численности и поло-возрастной структуры популяции рыси. Подробно исследованы питание хищника в осенне-зимний период и его взаимоотношения с основными видами жертв и конкурентов.

Книга рассчитана на широкий круг биологов, зоологов, экологов и охотоведов.

Таблиц 45. Ил. 18. Библиогр. 235 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **В. С. Смирнов**

Рецензенты
доктор биологических наук **Л. М. Сюзюмова**
кандидат биологических наук **В. В. Ширяев**

М $\frac{21008\text{-}1362\text{-}60(84)}{055(02)7}$ 33-1986

© УНЦ АН СССР, 1986

ВВЕДЕНИЕ

Рысь — единственный представитель семейства кошачьих в фауне Урала — в последнее время приобретает все большее значение как объект промысла: с 1956 по 1974 г. средняя цена высококачественной шкурки рыси на международных пушных аукционах увеличилась в 22 раза и достигла более 800 долларов [116]. Возросший спрос на модный и дорогостоящий мех рыси послужил мощным толчком к усилению изучения ее биологии, пересмотру ранее сложившихся (порой необоснованных) взглядов на этого уникального хищника, являющегося важным звеном лесных биоценозов. Особенно наглядно это прослеживается на территории густонаселенной Европы. Так, если в XIX в. рысь была распространена во всех странах континента, то на рубеже XX в. она во многих местах исчезла, но продолжала существовать на территории СССР, Чехословакии, Финляндии, отчасти Испании, Норвегии, Швеции и Югославии [183, 210, 201, 234].

В настоящее время в ряде стран Западной Европы (ФРГ, Швейцария, Франция, Югославия) остро встал вопрос о реакклиматизации этого ценного промыслового зверя и объекта увлекательной спортивной охоты [231, 232, 202, 196, 182]. В Шпигельау (ФРГ, Бавария) с 14 по 15 июля 1978 г. состоялся симпозиум Рабочей группы по рыси, основанной в 1975 г. В нем приняли участие специалисты из Швейцарии, Югославии, Италии, Франции, Австрии, ФРГ, ЧССР и Швеции. Обсуждались вопросы сохранения и реакклиматизации рыси в Европе, опасности ее для человека, ущерба, причиняемого ею популяциям копытных животных и тетеревиных птиц, а также роль рыси как переносчика бешенства и другие. Совещание рекомендовало развивать на международном уровне исследования по рыси с целью ликвидации многочисленных пробелов в знаниях по ее экологии и взаимоотношениям с человеком в условиях густонаселенной территории, а также расширить работы по выявлению районов, благоприятных для реакклиматизации рыси [229, 230]. Несколько позже в Страсбурге (Франция) с 4 по 7 октября 1978 г. состоялся коллоквиум, который рассмотрел вопросы биологии рыси, особенности распространения ее на континенте, специфику питания, возможности разведения в неволе и др. [222]. Вопросы экологии и систематики рыси рассматривались также на III Международном териологическом конгрессе, проходившем в августе 1982 г. в Хельсинки (Фин-

ляндия). Все изложенное указывает на несомненную научную и практическую важность изучения этого вида на территории нашей страны.

Наиболее полные материалы о жизни этого вида на территории СССР содержатся в трудах С. И. Огнева [112], Г. А. Новикова [109, 110], С. У. Строганова [145], В. Г. Гептнера и А. А. Слудского [20], А. А. Слудского [132], Е. Н. Матюшкина [93, 95, 220], Ю. М. Малафеева [70, 71, 76], П. И. Данилова, О. С. Русакова и И. Л. Туманова [27]. Сейчас материалы по распространению, численности и экологии рыси в центральных областях европейской части РСФСР обобщены в работах Ю. Ф. Штарева [174, 175]. Однако детального анализа популяций рыси в СССР современными методами до сих пор не проводилось, хотя необходимость такого рода исследований очевидна.

На Среднем Урале рысь широко распространена. Территория Свердловской области по карто-схеме, составленной Е. Н. Матюшкиным [94], почти полностью лежит в полосе повышенной численности вида. По ориентировочной оценке, эта полоса занимает не более $^1/_3$ общей площади ареала, но в ее пределах обитает не менее $^2/_3$ поголовья рыси нашей страны. Это вызвано тем, что именно здесь сложился комплекс наиболее благоприятных географических и биологических факторов. Основная часть Свердловской области расположена в пределах Среднего Урала. Самые высокие горы сосредоточены на северо-западе: гора Конжаковский Камень (1570 м над ур. м.), Косьвинский Камень, Денежкин Камень, хребет Чистоп и др. К югу от Конжаковского Камня высота гор заметно снижается: самые крупные из них — Качканар, Шайтан-Камень, Волчиха и на юге области Азов-гора — менее 900 м. На широте Свердловска осевая линия Уральского хребта лежит сравнительно низко (около 400 м над ур. м.). Территория восточной части области, расположенная в пределах Западно-Сибирской низменности, равнинна и слегка холмиста. Невысокие холмы и увалы поднимаются и на крайнем юго-западе области.

Самая крупная река — Тавда с ее притоками Южной Сосьвой, Лозьвой и Пелымом. Другие реки области — Тура и Исеть — являются притоками Тобола. Реки западного склона — Чусовая и Уфа — принадлежат системе Камы: рассекая девонские и каменноугольные известняки и доломиты, они текут в глубоких долинах с береговыми утесами.

Климат Среднего Урала умеренно континентальный с холодной длинной зимой (средняя температура января колеблется от —18 до —16 °С) и теплым летом (средняя температура июля +17...+19 °С). Годовое количество осадков в западных предгорьях 500—550 мм, а в восточных — 450—500 мм.

Территория Свердловской области на 81 % покрыта лесами, однако облесенность ее различна. Север и северо-восток области имеют лесистость более 62 %, местами 80 % (Карпинский и

Нижне-Тагильский лесхозы). К юго-востоку от горной полосы лесистость снижается до 60—35 %, а в центре Красноуфимской лесостепи на юго-западе (Артинский район) она всего 21—29 %. Понижена лесистость в пригородных районах всех крупных городов [55]. Преобладают хвойные леса (из сосны, ели, кедра и пихты), сильно заболоченные в равнинной и восточной частях области. На юго-западе и юго-востоке области имеются небольшие участки лесостепи, а на высоких горах, выше 750—900 м,— горные тундры. Большие площади в горах и предгорьях Среднего Урала заняты вторичными березовыми и осиновыми лесами, появившимися на месте хвойных [1, 114].

Биология рыси на Урале из-за ее преимущественно ночного и скрытого образа жизни изучена слабо. На скудность наших знаний о ней указывает В. Е. Флинт [156]. Некоторые сведения о рыси на Среднем Урале имеются в работах Л. П. Сабанеева [128], Н. П. Булычева [15], В. Б. Гринберга [24], С. А. Куклина [63], С. И. Чернявской [160], М. Я. Марвина [90—92] и А. А. Киселева [46—48].

Следует заметить, что значение рыси для человека не ограничивается ее хищничеством и промысловой ценностью. Так, по классификации очагов трихинеллеза (опасного паразитарного заболевания человека и млекопитающих, вызываемого нематодой *Trichinella spiralis*), Свердловская область отнесена к Уральской зоне РСФСР, опасной по трихинеллезу [7, 8]. Обследование диких (бурого медведя) и синантропных животных (собак, кошек, крыс, мышей) говорит о широком распространении трихинеллеза [97, 4, 18, 19]. Известна ведущая роль хищных млекопитающих в эпизоотологии природного трихинеллеза, их способность аккумулировать инвазию. В течение последних 23 лет спорадические случаи трихинеллеза у человека от мяса бурых медведей отмечались в Карпинске, Серове и пос. Павда Ново-Лялинского района [4, 12, 159, 44]. Обследование 35 рысей, добытых в Свердловской области (в подзоне южной тайги и предлесостепных сосново-березовых лесов), показало, что экстенсивность инвазии составляет в среднем 28,5 % [161].

В настоящей работе обобщены результаты многолетних исследований рыси Среднего Урала [70—88]. На большом фактическом материале, собранном в одном регионе, рассматриваются вопросы возрастных изменений морфологических и морфофизиологических признаков рыси, их половые различия и особенности рысей со Среднего Урала по сравнению с животными из других частей ареала хищника. Большое внимание уделено демографическому анализу популяции рыси, а также исследованию динамики численности зверя и характеристике основных факторов, ее определяющих. Мы попытались раскрыть взаимоотношения рыси с рядом других промысловых животных и показать связь основных демографических параметров популяции рыси с ее биоценотическим окружением. Полученные результа-

ты служат основой для обсуждения мероприятий по рациональной эксплуатации этого ценного промыслового животного. Кроме того, мы сочли целесообразным привести материалы, характеризующие малоизученные эколого-морфологические особенности уральской рыси, сравнительный анализ которых в настоящее время невозможен из-за отсутствия литературных данных.

Сбор материала проводился в различных районах Среднего Урала (в основном в Свердловской области). За 17 лет (с 1966 по 1983 г.) собрано 775 черепов рыси, вскрыто и обработано 140 туш, взято 55 проб печени для определения содержания витамина А, 29 проб наружного и 36 проб внутреннего жира для установления йодного числа. Кроме того, были обобщены и обработаны материалы по статистике заготовок, собранные в Уральском отделении ВНИИОЗ и в Облпотребкооперации: для рыси — за 50 лет, зайца-беляка — за 41 год, волка — за 39 лет. Систематизировано и обработано свыше 250 специально разработанных для охоткорреспондентов анкет, проведено более 50 личных опросов охотоведов, егерей и охотников. Переработаны и систематизированы материалы ежегодных зимних учетов рыси, проводимых Областным обществом охотников и рыболовов и Управлением охотничье-промыслового хозяйства при Свердловском облисполкоме.

При изучении осенне-зимнего питания рысей обработаны материалы 20 суточных троплений хищника общей протяженностью более 200 км, рассмотрена встречаемость корма в 40 экскрементах, разобрано содержимое 98 желудочно-кишечных трактов, проанализировано 77 зарегистрированных случаев нахождения остатков добычи зверя.

Объем материала, используемого для решения того или иного вопроса, был различен из-за разной его сохранности, а также потому, что его обработку проводили по мере сбора данных. В каждом конкретном случае количество используемого материала указывается особо. Необходимо подчеркнуть, что для анализа популяции рыси на Среднем Урале не было специально добыто ни одного животного (все туши и черепа поступали из промысловых проб). Это исключило возможность изучения, например, сезонных изменений морфофизиологических показателей и некоторых сторон летнего питания рыси.

Следует отметить, что в период наших исследований закупочные цены на шкуры рысей были стабильны, что позволяет не учитывать этот фактор при анализе заготовок зверя.

Одной из задач работы была сравнительная оценка применимости разных методов анализа материала по крупным хищникам, поэтому в работе использовались самые различные методики, многие из которых были модифицированы или отработаны применительно к рыси.

Требуют пояснения выражения «уральская рысь», «уральская популяция рыси», которые используются нами не как так-

сономические термины, а как чисто географические понятия. Для обработки материала, наряду со стандартными статистическими методами [125, 119, 67], применяли ряд оригинальных методик, описанных в соответствующих разделах книги.

Мы выражаем глубокую признательность старшему научному сотруднику Уральского отделения ВНИИОЗ Г. Ф. Борискину, сотруднику Ильменского государственного заповедника В. А. Давыдову и преподавателю Нижне-Тагильского пединститута Л. Д. Шляпникову, любезно предоставившим в наше распоряжение свои материалы. В сборе фактических данных большую помощь нам оказали начальник Управления охотничье-промыслового хозяйства при Свердловском облисполкоме А. А. Киселев, председатель правления Свердловского областного общества охотников и рыболовов Н. Т. Губин, начальник отдела охоты А. И. Макурин, охотовед П. Н. Зуев, сотрудник Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, канд. биол. наук Н. С. Корытин. Сотрудник Института биологии развития АН СССР, канд. биол. наук Г. А. Клевезаль оказала большую помощь в определении возраста исследованных животных. Н. В. Чурина, канд. ветер. наук, взяла на себя труд по определению гельминтов рыси. Содержание витамина А в печени по методике, разработанной В. С. Смирновым [168], а также йодное число наружного и внутреннего жира [167] определено Л. К. Яшковой. Особо хочется отметить охотников-рысятников, с должным вниманием и природной смекалкой отнесшихся к сбору информации и биологического материала по рыси: егерей Л. И. Шаламова (Богдановичский район) и В. И. Зырянова (Байкаловский район); охотоведа Сысертского района Г. П. Шмакова; начальника Харловского спортивно-охотничьего хозяйства А. Н. Сосновских, егерей В. Н. Дубских, Р. Н. Орлова и охотника В. П. Макарова (Ирбитский район); охотника Г. В. Терентьева (Красноуфимский район); охотников И. Д. Мариинских, И. П. Глухова (Талицкий район); старейшего внештатного охотоведа Свердловского городского общества охотников и рыболовов В. А. Панкратова и мн. др.

Старший научный сотрудник Зоомузея МГУ, канд. географич. наук Е. Н. Матюшкин внимательно ознакомился с рукописью и внес ряд ценных предложений. Доктор биол. наук В. С. Смирнов проделал большую работу по научному редактированию книги, а его идеи во многом определили направленность нашей работы. На всем протяжении работы над книгой авторы пользовались вниманием и поддержкой со стороны директора Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР члена-корреспондента АН СССР В. Н. Большакова. Своим появлением работа обязана академику С. С. Шварцу, интерес которого к теме исследования оказал огромное стимулирующее влияние. Всем упомянутым лицам, а также многим другим коллегам авторы приносят свою искреннюю благодарность.

Глава 1

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

1.1. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА

Возрастная структура — одна из важнейших характеристик состояния популяций. Знание возрастного состава и его динамики позволяет проанализировать рождаемость, смертность и дать оценку численности животных при помощи хорошо разработанных количественных методов [200, 204, 136]. Таким образом, определение возрастной структуры популяции — необходимый этап для решения самых разных задач популяционной экологии, в том числе и вопросов, связанных с рациональной эксплуатацией промысловых животных [9, 56, 22].

Кроме того, возрастной состав необходимо учитывать при сравнении разных выборок животных (при изучении географической изменчивости, половых различий и т. п.). В этих случаях недоучет возрастных изменений рассматриваемых признаков может привести к неверному истолкованию результатов сравнения. Б. М. Житков еще в 1922 г. писал: «...измерения показывают, что индивидуальные колебания в размерах черепов (которым некоторые из современных систематиков с великой свободой придают значения видовых) в значительной степени поглощаются возрастными» [36, с. 19].

В последние годы широкое распространение получил метод определения возраста животных по слоистым структурам зубов и кости [49]. Точность определения возраста по годичным кольцам (линиям склеивания) в цементе клыков была показана на многих видах млекопитающих — черном медведе [226, 227, 233], гризли [219, 197], буром медведе [135], еноте [205], калане [50], соболе, норке [51], красной лисице [206, 60], койоте [213], песце [49, 51, 170, 207] и волке [139, 140]. Подсчет годичных слоев в цементе зубов успешно применяли также для определения абсолютного возраста рыжей [195, 198, 199, 203] и канадской [189] рыси. Для определения возраста европейской рыси методика Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [51] с некоторыми упрощениями [170] впервые была применена нами [82]. Почти одновременно Квам [212] определил возраст

667 рысей, добытых в Норвегии. По его данным, возраст трех особей с известной датой рождения, определенный по годичным слоям в цементе клыков, абсолютно точно совпадал с их истинным возрастом.

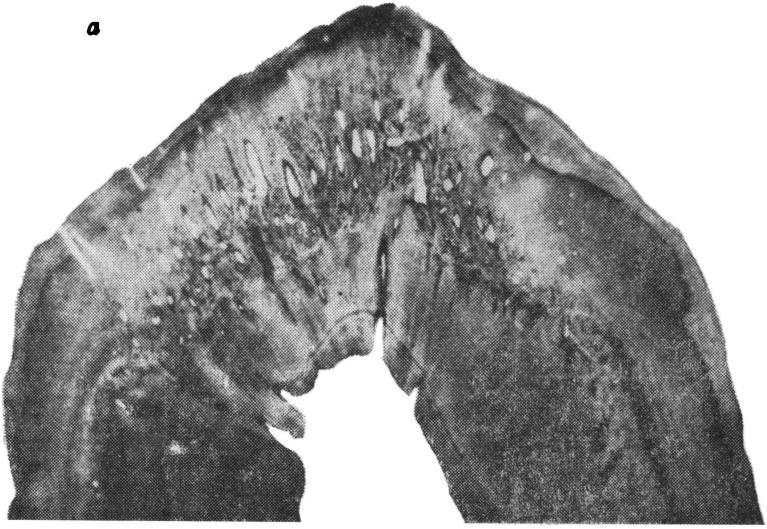
Согласно имеющимся данным [198], первая темная полоса формируется в цементе клыков рыжей рыси в возрасте 20—23 месяцев, т. е. на втором году жизни. То же самое было обнаружено и у других хищных млекопитающих — черного медведя [227], койота [213], красной лисицы [206]. Срок появления первого темного слоя в цементе клыков европейской рыси не отличается от такового у других хищников [212].

Таким образом, особи, в цементе корня которых не было заметно ни одной темной полосы, могли быть или сеголетками (возраст 0+), или животными, пережившими одну зиму (возраст 1+). У рыжей и канадской рыси апикальное отверстие на корне клыков зарастает в возрасте между 13 и 18 месяцами [228, 198]. Зарастание канала клыка у европейской рыси происходит, по-видимому, в возрасте 12—17 месяцев [212]. Поэтому сеголеток мы выделяли по наличию открытого апикального отверстия на корне правого верхнего клыка. В дальнейшем их разбивали еще на четыре возрастных класса, как это указано ниже. Абсолютный возраст остальных животных (возраст 1+ и старше) определяли, прибавляя единицу к числу темных годовых колец в цементе правого верхнего клыка (рис. 1).

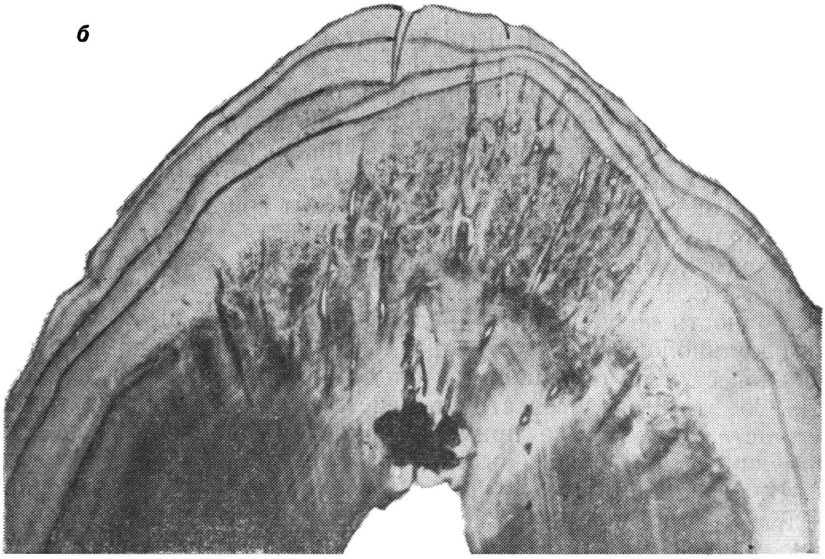
Подсчет числа годовых колец в цементе клыков, безусловно, наиболее точный и надежный метод определения абсолютного возраста рысей. Однако его применение связано с большим объемом гистологических работ, требует определенного навыка и сопряжено со значительными затратами времени. В то же время для решения ряда теоретических и практических вопросов важно быстро оценить возрастной состав выборок животных. В этом случае абсолютная точность определения возраста каждой особи не имеет большого значения, так как при достаточно обильном материале противоположно направленные ошибки взаимно погашаются [139]. Поэтому мы сочли полезным обсудить пригодность других известных способов определения возраста рыси, используя в качестве арбитражного метод Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга.

Точность визуального определения возраста рысей по внешним краниологическим и одонтологическим признакам в значительной степени определяется опытом и интуицией исследователя. Об этом свидетельствует нечеткость описаний критериев возраста. В качестве примера приведем описание возрастной изменчивости черепа рысей, которое дает в своей сводке С. И. Огнев [112]: «... 1) на линии лицевого профиля носовой отдел молодой рыси более укорочен, чем у старой особи, он круче спускается со лба, горбообразно загибаясь вперед и книзу; 2) черепная капсула длиннее и шире, чем у взрослой рыси;

а



б



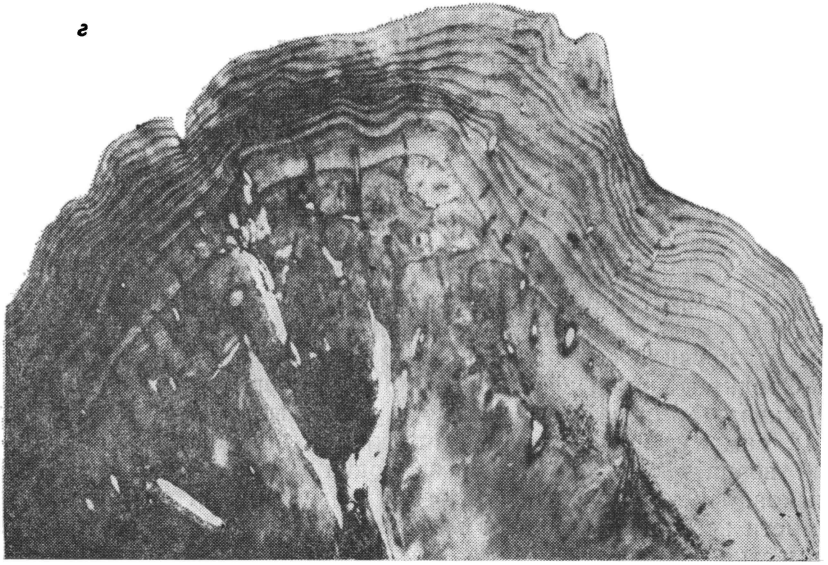


Рис. 1. Годичные кольца в цементе корня клыков рыси:

а — видно одно кольцо (возраст 2+лет); *б* — видны три кольца (возраст 4+лет); *в* — видно семь колец (возраст 8+лет); *г* — видно тринадцать колец (возраст 14+лет).

3) заднеглазничное пространство много шире и массивней; 4) processus postorbitales слабее и короче; 5) скуловые дуги соответственно тоньше и весьма слабо расставлены в бока, выдаваясь равномерно закругленными контурами; 6) bulbae osseae более вздуты, округлы и коротки; 7) твердое нёбо более укорочено, что стоит в связи с редукцией всего носового отдела» (с. 200—201). Использование визуальных характеристик черепа позволяет (при наличии определенного опыта) выделить лишь две возрастные группы — молодых и взрослых. Е. Н. Матюшкин [95] отличает еще и зверей в возрасте 1,5 лет, которые «выделяются общим инфантильным обликом, слабым развитием сагиттального и затылочного гребней, соотношением некоторых промеров черепа» (с. 84).

Необходимость выработки более четких количественных критериев возраста вызвала попытки построения эталонных схем развития краниологических признаков в зависимости от возраста. Для рыжей рыси такая схема предложена Конли [194], а для европейской рыси — Биркеландом (цит. по [212]). Указанные авторы использовали для определения возраста рысей такие показатели, как степень заполнения альвеол клыками, длина затылочных гребней и расстояние между ними, степень развития сагиттальных и затылочных гребней, характеристики пресфеноидных и базисфеноидных швов, длина трубчатых костей и некоторые другие. Однако сравнение возрастных распределений, построенных на основании таких схем, с распределениями, полученными путем подсчета слоев в цементе клыков у животных, принадлежащих к одним и тем же выборкам, показало, что их совпадение неудовлетворительно [195, 212]. Следовательно, краниологические характеристики не могут быть рекомендованы в качестве надежного критерия возраста рысей.

Один из распространенных методов определения возраста животных — измерение и взвешивание хрусталика глаза [216, 190]. На перспективность данного метода применительно к млекопитающим впервые указал Лорд [216[, который установил, что хрусталик глаза кролика (*Sylvilagus floridanus*) растет всю жизнь. Новая ткань хрусталика постоянно нарастает благодаря росту и увеличению числа эпителиальных клеток. Этим методом мы изучили вес хрусталика 43 европейских рысей, добытых на Среднем Урале, из которых на долю сеголеток приходилось 10 животных (4 самца и 6 самок), взрослых 33 особи (21 самец и 12 самок). У всех зверей, проживших более года, абсолютный возраст был определен по годичным кольцам в цементе клыков. Поскольку объем выборки невелик, при анализе зависимости веса хрусталика от возраста оба пола рассматривались совместно.

Абсолютно сухой вес хрусталика глаза увеличивался с возрастом, но из-за высокой вариабельности этот показатель у рысей старше 4+ лет практически не различался (рис. 2). Суще-

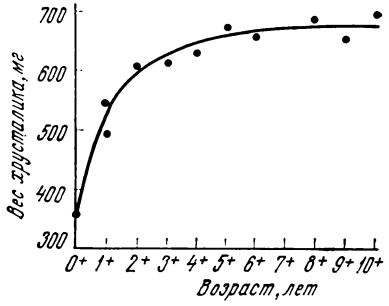


Рис. 2. Зависимость абсолютного сухого веса хрусталика глаза рысей от их возраста.

ственное увеличение веса хрусталика наблюдалось до возраста 2+ лет, однако нам не удалось установить достоверных различий даже у таких возрастных групп, как 1+ и 2+. Подобные затруднения, очевидно, вызваны значительной индивидуальной изменчивостью рассматриваемого показателя, а также тем, что скорость нарастания размеров хрусталика глаза с возрастом уменьшается [51, 28]. Поэтому для определения возраста рысей данный метод мало пригоден, так как довольно трудоемок, а его точность, как мы видим, невелика. На ограниченность использования веса хрусталика глаза для определения возраста рыжей рыси указывали и другие авторы [195, 203].

В. С. Смирновым [134, 135] разработана методика определения возраста млекопитающих по относительной ширине канала клыка. Попытаемся оценить его применимость для установления возраста европейских рысей. В соответствии с этой методикой в самой широкой части правого верхнего клыка исследуемых черепов делался поперечный распил. Ширину клыка и диаметр его канала на поперечном срезе измеряли с помощью мерной лупы (увеличение 10×) с ценой деления счетной линейки 0,1 мм. За показатель возраста принимали отношение ширины канала к ширине клыка, выраженное в процентах. По этому признаку черепа рыси были сначала разделены на две возрастные группы — сеголеток, имеющих ширину канала более 70 %, и взрослых, ширина канала у которых составляла от 50 до 70 % ширины клыка. При измерениях относительной ширины канала клыка важно учитывать, что наибольший диаметр канала клыка в некоторых случаях развернут по отношению к наибольшему диаметру самого клыка на 90°. У рысей со Среднего Урала такие особи составляли 21,8±2,0 % (95 из 436). При определении относительной ширины канала в этих случаях следует использовать промер наибольшего диаметра канала, независимо от его расположения. Кроме того, важно проводить измерения на одних зубах у всех анализируемых особей (мы, как уже упоминалось, брали правый верхний клык).

Молодые, характеризующиеся наибольшей шириной канала клыка (выше 95 %),— это животные в возрасте четырех-пяти месяцев, добытые в конце октября — начале ноября, у которых еще идет смена клыков. В пользу такого расчета возраста этих животных говорит то, что гон у рыси на Среднем Урале начи-

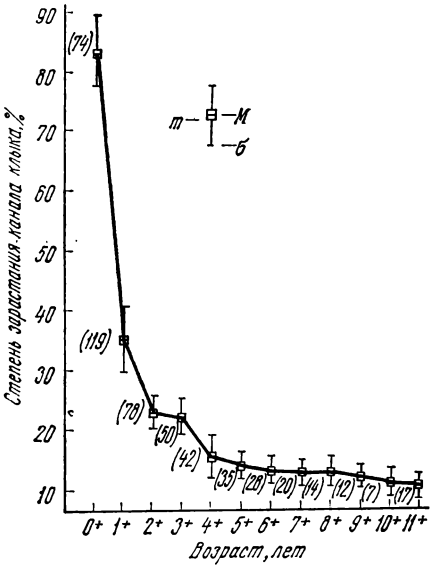


Рис. 3. Зависимость степени зарастания канала клыка рысей от их возраста (M — средняя, m — ошибка средней, σ — среднеквадратичное отклонение; в скобках — число исследованный особей).

нается, судя по наблюдениям в природе, в конце февраля — начале марта, а беременность длится 67—74 дня [127]. Следовательно, молодые появляются в мае-июне. Поскольку основной сезон промысла рыси в Свердловской области начинается с 1 октября, возраст самых молодых добытых сеголеток должен быть не менее четырех — пяти месяцев. Сеголетки с меньшей шириной канала клыка — животные, добытые с декабря по март, а их возраст соответственно равен шести — девяти месяцам. К этому времени, как правило, заканчивается смена молочных зубов постоянными. Следует отметить, что большая часть молодых животных добывается в первую половину зимы отстрелом. Таким образом, первая возрастная группа (с относительной шириной канала клыка более 70 %) состоит из молодых рысей в возрасте от 4—5 до 9 месяцев, а вторая (с относительной шириной канала клыка менее 70 %) из особей старше года [71].

В процессе накопления материала выяснилось, что методика В. С. Смирнова пригодна и для выделения годовиков (возраста 1+ лет). Эта возрастная группа по степени зарастания канала клыка резко отличается от следующей (возраста 2+ лет): для самцов значение $t=17{,}3$ ($p<0{,}01$), для самок $t=17{,}7$ ($p<0{,}01$). Выделение других возрастных групп сопряжено с трудностями, вы-

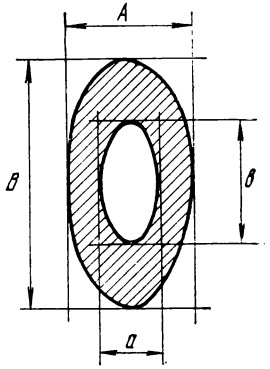


Рис. 4. Определение возрастного показателя по В. С. Смирнову [139, 140]:

Формулы для расчета $S_1 = a \cdot b$; $S_2 = A \cdot B$; $ВП = \log(S_1/S_2 \times 100)$; a и b — малый и большой диаметры канала клыка соответственно; A и B — малый и большой диаметры поперечного сечения клыка соответственно; S_1 — площадь прямоугольника, в который вписывается сечение канала клыка; S_2 — площадь прямоугольника, в который вписывается сечение клыка; ВП — возрастной показатель.

званными большой вариабельностью отношения размеров канала клыка к размерам самого клыка. Как видно из табл. 1, относительная ширина канала клыка не различается у самцов и самок одного возраста (определенного по годичным слоям в цементе клыков). Кроме того, скорость зарастания канала уменьшается с возрастом, хотя даже у самых старых особей не происходит его полного затягивания. Кривая зависимости относительной ширины канала клыка от возраста (рис. 3) имеет нелинейный характер, что создает дополнительные трудности в определении возраста старших животных по этому признаку.

Тем не менее сравнительно нетрудоемкая методика, предложенная В. С. Смирновым [134, 135], позволяет довольно быстро выделить сеголеток и животных, перезимовавших одну зиму. Указанные возрастные группы составляют значительную долю анализируемого материала (в нашем случае — 49,5 %), что позволяет существенно сократить объем гистологических работ, необходимых для определения возраста в соответствии с методикой Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [51].

В. С. Смирнов [139, 140] предложил возрастной показатель, который линейно связан с абсолютным возрастом животных, и, таким образом, его применение не сопряжено с упомянутыми выше трудностями, обусловленными криволинейным характером зависимости относительной ширины канала клыка от возраста. Этот показатель позволяет построить калибровочную шкалу для определения возраста, что продемонстрировано В. С. Смирновым на примере волков. За показатель возраста им принимался десятичный логарифм отношения площади прямоугольника, в который вписано сечение канала клыка, к площади прямоугольника, описывающего сечение самого клыка, выраженного в процентах (рис. 4).

Нами был определен возрастной показатель 398 рысей, добытых в Свердловской области, в возрасте 1+ лет и старше. Средние его значения, рассчитанные по способу В. С. Смирнова [139], были сильно скоррелированы с абсолютным возрастом зверей, определенным по годичным слоям в цементе клыков ($r=-0{,}91$; $n=15$; $p<0{,}01$). Различий по возрастному показателю между самцами и самками не обнаружено, а достоверное уменьшение его на нашем материале прослеживалось в интервале возрастов от 1+ до 6++ лет (табл. 2).

Полученные результаты позволили построить калибровочную шкалу для определения возраста рысей по одонтологическим признакам, с помощью которой можно выделить шесть групп, соответствующих возрастам от 1+ до 6++ лет (табл. 3). Заметим, что рыси в возрасте от +0 до 5+ лет включительно составляли около 80 % выборки.

Измерения ширины канала клыков и последующие вычисления возрастного показателя занимают немного времени

Таблица 1

Отношение ширины канала к ширине клыка у самцов и самок рыси разного возраста, %

Возраст, лет	Самцы			Самки			t
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	
0+	18	80,5±1,6	8,3	35	85,0±0,9	6,4	2,39
1+	48	34,7±0,6	10,8	71	35,7±0,6	13,2	1,15
2+	39	22,7±0,4	11,4	39	23,0±0,5	12,1	0,36
3+	25	21,2±0,6	13,6	25	21,0±0,5	12,0	0,29
4+	19	17,7±0,3	7,4	23	16,7±0,4	12,4	1,88
5+	15	15,6±0,5	11,7	20	15,1±0,4	12,2	0,68
6+	13	13,8±0,6	14,4	6	14,6±0,5	13,7	1,04
7+	9	13,6±0,5	10,0	10	13,8±0,6	14,1	0,28
8+	7	13,7±0,6	10,4	7	13,6±1,2	21,0	0,04
9+	6	13,4±0,9	15,4	6	14,3±1,0	15,0	0,66
10+	4	13,1±0,7	9,6	3	12,6±1,6	18,0	0,27
11+—15+	6	12,0±0,7	12,6	11	11,3±0,7	18,7	0,71

Примечание: t — критерий достоверности различий между самцами и самками одного возраста.

Таблица 2

Возрастной показатель рысей, добытых в Свердловской области, рассчитанный по [139]

Возраст *, лет	n	Самцы		Самки			Оба пола		
		$M \pm m$	t **	n	$M \pm m$	t	n	$M \pm m$	t
1+	76	1,051±0,015	15,5	55	1,035±0,015	15,3	131	1,044±0,011	21,4
2+	34	0,763±0,011	4,3	30	0,767±0,009	2,7	64	0,765±0,007	5,16
3+	30	0,690±0,013	5,2	24	0,711±0,019	3,6	54	0,699±0,011	6,2
4+	20	0,567±0,020	2,3	16	0,615±0,019	3,8	36	0,588±0,014	4,2
5+	20	0,504±0,019	1,6	13	0,513±0,019	1,8	33	0,508±0,013	2,4
6+	12	0,547±0,022	0,5	9	0,454±0,027	0,2	21	0,456±0,017	0,3
7+	10	0,435±0,037	—	8	0,463±0,033	1,6	18	0,447±0,025	0,8
8+	8	0,435±0,037	0,6	7	0,388±0,035	—	15	0,413±0,032	0,3
9+	6	0,400±0,032	—	2	0,399	—	8	0,400±0,024	1,1
10+	2	0,375	—	3	0,493±0,014	—	5	0,446±0,034	—
11+	1	0,345	—	—	—	—	1	0,345	—
12+	1	0,506	—	3	0,374±0,011	—	4	0,407±0,048	1,9
13+	3	0,298±0,048	0,8	—	—	—	3	0,298±0,048	0,8
14+	4	0,241±0,048	—	—	—	—	4	0,241±0,048	—
15+	1	0,161	—	—	—	—	1	0,161	

* Абсолютный возраст, определенный по годичным слоям в цементе корня клыков [51, 170].

** t — критерий различий средних величин показателя данного возрастного класса с последующим.

по сравнению с его затратами на приготовление гистологических препаратов и подсчет годичных колец в цементе клыков. Полученная шкала может быть полезна при анализе массового материала, когда требуется определить возрастной состав значительной по объему выборки животных. Сравнение возрастного состава 454 рысей, добытых в Свердловской и Челябинской областях, определенного с помощью калибровочной шкалы (табл. 3) и установленного по методу Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [51], показало вполне удовлетворительное их совпадение (рис. 5).

Таблица 3

Калибровочная шкала для определения возраста европейской рыси по возрастному показателю В. С. Смирнова [139, 140]

Возрастная группа	Возрастной показатель	
	минимальный	максимальный
1+	0,850	—
2+	0,722	0,849
3+	0,636	0,721
4+	0,550	0,635
5+	0,464	0,549
6++	—	0,463

При изучении возрастных изменений морфологических признаков желательно разбить сеголеток (возраст 0+ лет) на ряд более дробных возрастных классов, поскольку наиболее интенсивные ростовые процессы наблюдаются именно в первый год жизни (см. раздел 1.3). Как уже упоминалось выше, рыси первого года жизни характеризуются наличием незаросшего апикального отверстия в корневой части клыков. К началу промыслового сезона (конец октября), в возрасте четырех-пяти месяцев, диаметр апикального отверстия (взятый по большой оси эллипса) в среднем у особей обоих полов был равен 8,2 мм, а в конце сезона (в начале марта), когда возраст сеголеток достиг восьми-девяти месяцев,— 5,2 мм. Поэтому диаметр апикального отверстия можно попытаться использовать в качестве одного из критериев определения возраста молодых рысей. Кроу [199] рассчитывал возрастной индекс сеголеток рыжей рыси по следующей формуле:

$$AI = (L + D - FD) \cdot 100,$$

где AI — возрастной индекс; L — длина клыка; D — его диаметр по большой оси; FD — диаметр апикального отверстия (все промеры в мм). Он обнаружил, что логарифм абсолютного возраста (в сутках) сильно скорре-

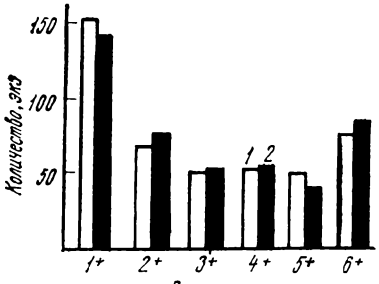


Рис. 5. Сравнение распределений 454 рысей по возрастным классам, полученных по калибровочной шкале возрастного показателя (*1*) и путем подсчета годичных колец в цементном слое клыков (*2*).

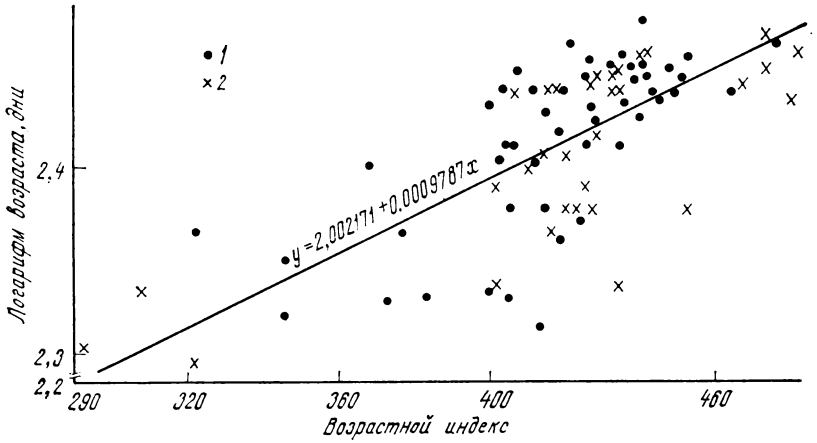


Рис. 6. Зависимость условного возраста самцов (*1*) и самок (*2*) сеголеток рыси со Среднего Урала от возрастного индекса, рассчитанного по Кроу [199] в полулогарифмическом масштабе ($r=0{,}718$; $n=84$; $p<0{,}001$).
Объяснения см. в тексте.

лирован с возрастным индексом ($r=0{,}96$), и рассчитал соответствующее уравнение прямолинейной регрессии, которое может служить для определения возраста:

$$У=1{,}9038+0{,}001514\cdot X,$$

где $У$ — логарифм возраста, а X — возрастной индекс (AI).

Мы попытались найти подобную зависимость для сеголеток европейской рыси, добытых на Среднем Урале. Принимая за среднюю условную дату рождения молодых животных 15 мая (исходя из сроков наступления гона и продолжительности беременности), рассчитали условный возраст 84 сеголеток, дата добычи которых была точно установлена. Затем для каждого из животных определяли возрастной индекс по формуле Кроу [199]. Его величина оказалась достоверно связанной с логарифмом условного возраста. Коэффициенты уравнений регрессии, полученные для самцов и самок, не различались достоверно, поэтому приводим общее для обоих полов уравнение (рис. 6).

Из-за значительной изменчивости диаметра апикального отверстия определение возраста молодых рысей по возрастному индексу Кроу неточно, и его можно рекомендовать только как дополнительный критерий возраста. Более надежно возраст молодых рысей можно определить по характеру смены молочных зубов постоянными. На домашних кошках было показано, что прорезание молочных зубов у этих животных полностью завершается к концу второго месяца после рождения, а их замена постоянными зубами происходит в возрасте от четырех до семи

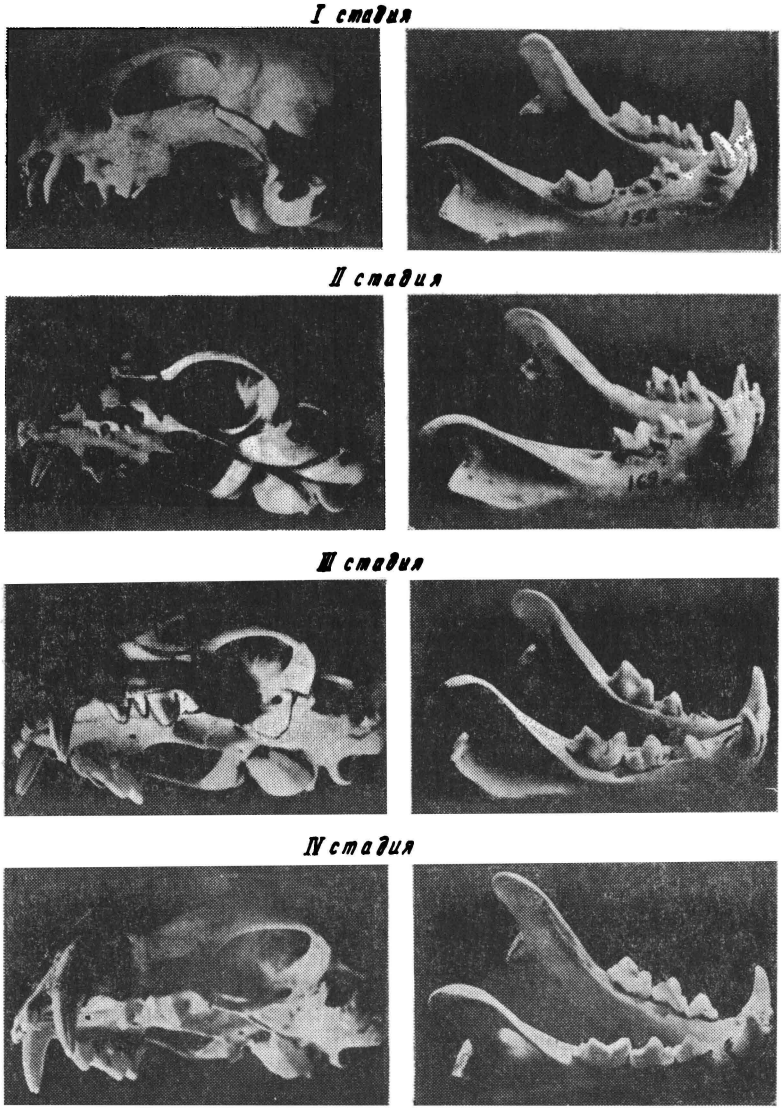


Рис. 7. Схема смены молочных зубов постоянными у европейской рыси.
Объяснения см. в тексте.

Таблица 4

Условный возраст (сутки), диаметр апикального отверстия (мм) и возрастной индекс сеголеток рыси на разных стадиях смены молочных зубов постоянными

Стадия смены зубов	Пол	Условный возраст *		Диаметр апикального отверстия		Возрастной индекс по Кроу [199]	
		n	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*
I	Самки	6	191±19	9	8,77±0,15	—	
	Самцы	5	156±16	4	8,40±0,34	2	307
	Оба пола **	14	165±11	18	8,52±0,16	2	307
II	Самки	7	220±14	25	7,00±0,23	7	367,1±11,4
	Самцы	3	227±6	16	7,04±0,30	3	381,3±37,8
	Оба пола	10	222±3	41	7,01±0,18	10	371,4±12,7
III	Самки	15	252±6	42	6,07±0,11	15	411,6±5,3
	Самцы	13	251±5	18	6,46±0,19	13	422,8±3,5
	Оба пола	18	252±3	71	6,16±0,09	28	416,8±3,4
IV	Самки	34	278±2	34	5,13±0,16	30	433,6±3,5
	Самцы	17	281±2	17	5,68±0,23	14	447,1±7,2
	Оба пола	51	279±2	76	5,14±0,10	44	437,9±3,4

* Условный возраст рассчитывался как время, прошедшее с 15 мая (средняя дата рождения молодых рысей) до даты добычи.
** Включены особи, половая принадлежность которых не установлена.

месяцев. Эта же закономерность справедлива для рыжей и канадской рыси [199]. Для европейской рыси общая схема смены молочных зубов постоянными приведена в работе [220]. Более детальная и к тому же апробированная на животных известного календарного возраста схема разработана Кроу [199] для рыжей рыси.

Опираясь на эти схемы, мы выделили четыре стадии смены молочных зубов постоянными для европейской рыси со Среднего Урала (рис. 7): I стадия — на верхней и нижней челюстях полностью сменились резцы и прорезались коренные зубы, происходит смена клыков, а предкоренные остаются молочными; II — на верхней челюсти сменились резцы и клыки, прорезались коренные зубы, идет смена предкоренных зубов; на нижней челюсти произошла смена резцов, клыков и коренных, остальные (щечные) зубы еще молочные; III — на верхней челюсти все зубы сменились на постоянные, в нижнем ряду идет смена предкоренных зубов; IV — на обеих челюстях произошла полная смена молочных зубов постоянными. Несмотря на известную долю субъективности при выделении перечисленных стадий, использование их для выделения возрастных классов сеголеток

помогло проследить за изменениями размеров и пропорций черепа в период интенсивного роста животных (см. раздел 1.3). Косвенным подтверждением возможности использования стадий смены молочных зубов постоянными в качестве основания для выделения возрастных классов могут служить различия в среднем условном возрасте, среднем диаметре апикального отверстия и рассчитанном по Кроу [199] возрастном индексе, установленном для этих стадий (табл. 4). По этим данным можно также определить среднюю разницу в абсолютном возрасте сеголеток, имеющих разные стадии смены зубов: сеголетки II стадии старше особей I стадии на 57 дней; звери III стадии старше, чем II, на 30 дней, а особи, отнесенные к IV стадии, старше особей III стадии на 27 дней.

Сравнительный анализ методов определения возраста европейской рыси показывает, что наиболее надежно для этой цели использование признаков, связанных со строением зубов. Возраст особей до года (сеголетки, возраст 0+ лет) хорошо определяется по открытому апикальному отверстию в корне клыка. Для более точного определения возраста сеголеток, добываемых через четыре — девять месяцев после рождения, нами разработана схема, основанная на последовательности смены молочных зубов постоянными, которая у кошачьих происходит как раз в этом возрасте [199]. Использование количественных одонтологических признаков для разделения сеголеток на возрастные классы (диаметра апикального отверстия, возрастного индекса по Кроу) ограничено.

У взрослых рысей, напротив, связь количественных одонтологических признаков с календарным возрастом становится более тесной, в то время как качественные признаки (степень развития затылочных и сагиттальных гребней, скуловых дуг, характеристики базисфеноидных и пресфеноидных швов) в меньшей степени отражают возраст животных [194, 195, 212]. Использование такого распространенного показателя, каким являются размеры хрусталика глаза, мало пригодно для определения возраста европейской рыси, поскольку эта методика довольно трудоемка, а ее разрешающая способность мала. Кроме того, при сборе материала от охотников в течение промыслового сезона туши рысей оказываются замороженными, что отражается на точности определения возраста по весу хрусталика [203].

Для определения возраста животных, проживших более года, наиболее точной является методика Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [51], основанная на подсчете слоев в цементе корня клыков, проводимом на окрашенных поперечных срезах декальцинированных клыков. Для европейской рыси вполне пригодна упрощенная модификация этой методики [170]. Однако при работе с массовым материалом, когда нужно с наименьшими затратами сил и времени дать оценку возрастному составу выборки, достаточно точные результаты дает примене-

ние возрастного показателя, основанного на измерениях относительной ширины канала клыка [139, 142]. По относительной ширине канала клыка можно также сразу (не прибегая к вычислению возрастного показателя или к определению возраста по окрашенным срезам корня клыка в соответствии с методикой Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга) выделить группу годовалых особей (1+ лет).

1.2. ЭКСТЕРЬЕРНЫЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Экстерьерные и интерьерные признаки животных широко используются для оценки биологического своеобразия отдельных популяций, определения напряженности энергетического баланса, выяснения путей приспособления различных видов к меняющимся условиям среды. Размерные характеристики тела животных представляют большой интерес для систематики.

Данные по динамике морфологических и морфофизиологических показателей имеются для многих видов млекопитающих, амфибий, рыб и птиц. Однако некоторые относительно редкие и ведущие скрытый образ жизни животные, к которым относится рысь, в этом плане изучены еще недостаточно полно.

В этом разделе мы приводим данные по половым различиям и возрастной динамике экстерьерных и интерьерных признаков уральской рыси, изученных на материале, собранном в осенне-зимний период в южных районах Свердловской области с 1972 по 1983 г. Экстерьерные признаки были исследованы у 136 особей, из которых 51 — сеголетки (30 самок, 21 самец), 21 — звери в возрасте 1+лет (10 самок и 11 самцов) и 64 — особи в возрасте 2 + и старше (29 самок и 35 самцов). Объединение старших животных вызвано тем, что рост рысей, как и многих других млекопитающих, практически прекращается по достижении половой зрелости, достоверных различий экстерьерных показателей у зверей старше 2 + лет не обнаружено (см. также раздел 1.3). Промеры взяты по общепринятой методике [109, 10, 157] на тушах без шкур.

Анализ табл. 5 показывает, что половых различий у сеголеток по всем исследованным показателям нет. Взрослые самцы по этим параметрам достоверно ($p<0{,}050$) или близко к этому ($0{,}010>p>0{,}030$) крупнее взрослых самок. Годовалые самки достоверно ($p<0{,}050$) меньше, чем самцы того же возраста, по длине хвоста ($t=2{,}23$), длине ступни ($t=2{,}13$) и высоте в холке ($t=2{,}23$). По остальным признакам достоверных половых различий у рысей этого возраста не выявилось из-за неполноты материала.

Изучение возрастных особенностей экстерьерных признаков

Таблица 5

Экстерьерные показатели уральской рыси (в числителе — самцы, в знаменателе — самки), см

Показатели	Сеголетки			Годовалые			Взрослые (2+ и старше)		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Длина тела	21/30	73,5±1,2/73,0±0,94	7,2/6,93	11/10	92,0±1,64/88,6±1,32	5,65/4,46	35/29	99,1±0,71/90,0±0,8	4,33/4,67
Длина хвоста	18/25	17,0±0,2/16,9±0,39	5,34/11,3	9/10	22,1±0,48/20,5±0,53	6,17/7,71	34/21	21,6±0,27/20,8±0,33	7,15/7.06
Длина задней ступни	20/29	21,8±0,31/21,6±0,24	6,13/6,00	8/10	25,3±0,52/23,7±0,54	5,5/6,9	33/25	25,5±0,27/24,1±0,22	6,06/4,5
Длина кисти	19/25	14,2±0,3/14,1±0,21	8,24/7,46	8/10	15,7±0,51/15,2±0,38	7,98/7,47	24/25	15,5±0,29/15,2±0,21	8,92/6,78
Высота уха	—	—	—	—	—	—	9/10	9,1±0,16/8,3±0,16	5,18/5,83
Высота в холке	14/26	48,3±1,25/46,9±0,79	9,31/8,41	9/9	57,7±0,83/55,1±0,82	4,07/4,20	26/25	59,8±0,77/57,6±0,5	6,36/4,29
Высота в крестце	15/27	53,5±1.2/53,3±0,7	8,33/6,66	9/9	67,6±0,95/65,8±0,93	3,99/4,01	26/25	68,0±0,64/66,0±0,5	4,72/4,04
Обхват в груди	17/25	34,1±0,78/34,4±0,69	9,2/9,79	8/9	44,0±1,37/41,7±0,93	8,24/5,35	25/25	46,1±0,67/43,3±0,56	7,14/6,35
Обхват в паху	15/25	26,7±1,21/29,9±0,98	16,88/17,8	8/10	31,7±2,24/30,0±1,38	18,72/17,8	25/25	34,9±1,1/32,4±0,78	15,5/11,84

Таблица 6

Достоверность различий экстерьерных показателей (*t*-критерий) рысей разных возрастных групп

Пол	Сравниваемые группы	Длина тела	Длина хвоста	Длина задней ступни	Длина кисти	Высота в холке	Высота в крестце	Обхват в груди	Обхват в паху
Самцы	0+/1+	9,10 (30) *	9,81 (25)	5,78 (26)	2,54 (25)	6,26 (21)	9,21 (22)	6,28 (23)	1,96 (21)
	0+/2++	18,36 (54)	13,69 (50)	9,00 (51)	3,12 (41)	7,83 (38)	10,66 (39)	11,67 (40)	5,01 (38)
	1+/2+	3,97 (44)	0,91 (41)	0,34 (39)	0,34 (30)	1,85 (33)	0,35 (33)	1,38 (31)	1,28 (31)
Самки	0+/1+	9,63 (38)	5,47 (33)	3,55 (37)	2,53 (33)	7,20 (33)	10,74 (34)	6,30 (32)	0,59 (33)
	0+/2++	13,77 (57)	7,63 (44)	7,68 (52)	3,70 (48)	11,44 (49)	14,76 (50)	10,02 (48)	1,99 (48)
	1+/2++	0,91 (37)	0,48 (29)	0,69 (33)	— (33)	2,60 (32)	0,19 (32)	1,47 (32)	1,51 (33)

* В скобках — число степеней свободы (n_1+n_2-2).

показало, что наиболее интенсивно они увеличиваются у самцов и самок в возрасте до года. Все параметры достоверно различаются при сравнении сеголеток и годовалых животных, а также при сравнении сеголеток и животных в возрасте 2+ и старше. В то же время сравнение годовалых особей и более старых рысей не дало статистически значимых различий по большинству изученных признаков. Возможно, что по достижении возраста 1+ у самцов продолжает увеличиваться длина тела, а у самок — показатели, характеризующие высоту тела (табл. 6).

Таким образом, возрастные изменения экстерьерных признаков рыси следуют общей для млекопитающих закономерности — наиболее быстрый рост у неполовозрелых особей, у полувзрослых он замедляется и практически прекращается у зрелых зверей. При этом самцы растут быстрее самок и достигают более крупных размеров.

Интерьерные показатели уральской рыси были изучены у 140 животных. При расчетах относительных размеров внутренних органов брали вес животных со шкурой за вычетом веса содержимого желудка, которое иногда может достигать 1,0—1,5 кг, или 6—8 % от веса тела (см. главу 4). Основная часть биологического материала, использованная нами для изучения интерьерных особенностей уральской рыси, поступала от одних и тех же охотников. Причем способы добычи животных

были различны: большая часть рысей отловлена капканами, меньшая — отстреляна и только один процент добыт петлями.

В работе мы применяли метод морфофизиологических индикаторов. Одно из его основных технико-методических положений — использование для изучения предпочтительно быстро умерщвленных животных [167]. Такое требование вызвано тем, что пребывание животных в ловушках приводит к неодинаковым изменениям веса тела и внутренних органов [115]. Поэтому, прежде чем приступить к анализу половых различий и возрастной динамики морфофизиологических показателей, необходимо было оценить, насколько разница в способе добычи рыси отражается на значениях ее интерьерных признаков. По большинству изученных показателей достоверные различия их значений при разных способах добычи не выявляются (табл. 7). Вес молодых (0+) самцов, добытых капканами, достоверно больше (t=2,97), чем отстрелянных. У самок эти различия недостоверны, хотя тенденция к увеличению веса у отловленных сеголеток тоже намечается. Это, прежде всего, связано с тем, что добыча сеголеток капканами происходит в более поздние календарные сроки по сравнению с ружейным промыслом.

Индекс надпочечника самцов всех возрастных групп не претерпевает существенных изменений в зависимости от способов добычи, в то время как у самок, добытых капканом, он существенно выше (t=2,83 для прибылых и t=3,53 для взрослых), чем у отстрелянных животных. Надпочечник является одним из наиболее чутких индикаторов общего физического состояния организма [167]. В частности, многие исследователи [191—193] считают его размеры показателем реакции напряжения (стресса) организма. Вероятно, различия в индексе надпочечника у самок рыси, добытых различными способами, отражают сезонные изменения размеров этого органа, так как животных отстреливают в начале промыслового сезона, а в конце его большая часть хищников добывается капканами.

Таким образом, на нашем материале не обнаружено различий в значениях морфофизиологических индексов, обусловленных непосредственно способами добычи исследованных особей, поэтому в дальнейшем мы будем рассматривать интерьерные признаки рысей, добытых разными способами, без подразделения.

Анализ данных табл. 8 показывает, что вес тела годовалых (возраст 1+ лет) животных значительно (в 1,6—2,0 раза) больше веса сеголеток (для самцов t=8,06; для самок t=7,22). Это обусловлено наиболее интенсивным ростом животных в первый и второй годы жизни. По данным Московского зоопарка [20], темп роста молодых следующий: возраст 1 день — вес 289—306 г, 35 дней — 1915 г, 45 дней — 2000 г, 54 дня — 2560 г, 66 дней — 3307 г, 366 дней — 13800 г. Отсутствие достоверных различий

Таблица 7

Морфофизиологические показатели рысей разного возраста, добытых различными способами (в числителе — отстрел, в знаменателе — отлов капканами)

Пол	Возраст	Вес тела, кг			Индексы органов, ‰					
					сердца			печени		
		n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Самцы	0+	11/8	7,9±0,4 / 9,8±0,5	17,3 / 13,9	11/8	5,5±0,21 / 5,3±0,22	11,9 / 11,3	11/8	27,5±1,93 / 23,8±1,85	22,2 / 20,6
	1+	4/5	19,9±1,9 / 16,1±1,6	16,8 / 20,3	3/5	5,1±0,42 / 5,0±0,25	11,6 / 10,2	3/5	22,7±3,98 / 21,9±1,04	24,8 / 9,5
	Взрослые	12/22	18,1±1,0 / 19,3±0,5	18,4 / 11,6	12/22	4,6±0,14 / 4,9±0,11	10,5 / 10,7	12/22	18,9±1,21 / 21,6±0,83	21,1 / 17,5
	Все возрастные группы	27/35	14,2±1,2 / 16,7±0,8	42,0 / 26,8	26/35	5,0±0,15 / 5,0±0,09	14,4 / 11,0	26/35	23,0±1,29 / 22,2±0,67	28,0 / 17,6
Самки	0+	13/14	8,5±0,5 / 9,0±0,3	21,7 / 13,6	13/13	5,0±0,15 / 5,0±0,16	10,5 / 10,9	13/14	20,3±1,29 / 23,0±1,19	22,1 / 18,7
	1+	1/6	16,2 / 14,0±1,1	— / 17,8	1/6	4,0 / 4,9±0,27	— / 12,6	1/6	22,5 / 22,6±1,09	— / 10,8
	Взрослые	10/18	16,2±0,5 / 15,0±0,4	9,7 / 9,9	10/18	4,5±0,19 / 4,8±0,14	12,5 / 11,6	10/18	19,8±1,36 / 21,7±0,83	20,5 / 15,7
	Все возрастные группы	24/38	12,0±0,9 / 12,6±0,5	35,4 / 25,5	24/37	4,8±0,12 / 4,9±0,09	12,4 / 11,4	24/38	20,2±0,87 / 22,3±0,59	20,6 / 16,1

Окончание табл. 7

Пол	Возраст	Индексы органов, ‰								
		почки			селезенки			надпочечника		
		n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Самцы	0+	11/8	6,6±0,38/5,9±0,26	16,2/11,9	11/7	1,3±0,08/1,2±0,13	21,0/26,1	10/7	0,18±0,02/0,18±0,02	26,1/30,0
	1+	3/4	5,4±0,59/5,4±0,32	15,5/10,3	4/5	1,9±0,38/1,6±0,16	35,8/19,9	2/4	0,17/0,22±0,05	—/40,7
	Взрослые	12/21	5,8±0,34/5,9±0,18	19,1/13,5	10/20	1,4±0,13/1,4±0,06	28,5/18,4	12/19	0,28±0,04/0,29±0,02	45,5/31,1
	Все возрастные группы	26/33	6,1±0,24/5,9±0,13	19,8/12,8	25/32	1,4±0,09/1,4±0,05	30,6/21,2	24/30	0,23±0,02/0,25±0,02	46,3/36,9
Самки	0+	12/12	5,2±0,24/5,4±0,24	15,4/14,0	11/11	1,2±0,07/1,2±0,09	18,3/22,9	11/12	0,13±0,01/0,17±0,01	28,8/28,2
	1+	1/6	4,8/5,6±0,29	—/11,4	1/6	1,2/1,3±0,09	—/15,7	1/6	0,17/0,16±0,03	—/40,5
	Взрослые	9/18	5,0±0,14/5,5±0,15	7,9/11,0	8/17	1,2±0,06/1,1±0,04	13,2/16,3	9/15	0,18±0,01/0,23±0,01	21,7/23,7
	Все возрастные группы	24/36	5,1±0,14/5,5±0,11	12,4/11,8	20/34	1,2±0,04/1,2±0,04	15,5/15,5	21/33	0,15±0,01/0,19±0,01	27,8/31,8

Таблица 8

Интерьерная характеристика уральской рыси (в числителе — самцы, в знаменателе — самки)

Показатели	Сеголетки			Годовалые (1+)			Взрослые (2+и старшие)		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Вес тела, кг	21/30	8,8±0,35 / 9,0±0,3	17,9 / 18,1	11/10	17,8±1,06 / 14,5±0,7	18,9 / 14,2	38/30	18,5±0,69 / 15,4±0,29	22,9 / 10,1
Сердце, ‰	21/29	5,4±0,13 / 5,0±0,11	11,0 / 10,9	10/10	4,9±0,17 / 4,8±0,2	10,4 / 12,8	37/30	4,7±0,08 / 4,7±0,1	10,8 / 11,8
Печень, ‰	21/30	25,8±1,29 / 22,1±0,32	22,4 / 8,0	10/10	22,5±2,07 / 22,5±0,68	27,7 / 9,1	37/30	20,1±0,81 / 21,0±0,67	24,4 / 17,2
Почки, ‰	21/26	6,3±0,28 / 5,3±0,15	15,9 / 14,2	11/10	5,3±0,18 / 5,4±0,18	10,7 / 10,0	36/27	5,8±0,16 / 5,3±0,11	16,0 / 10,6
Селезенка, ‰	20/25	1,3±0,06 / 1,2±0,05	21,1 / 19,2	11/10	1,6±0,14 / 1,3±0,07	27,2 / 17,5	33/26	1,4±0,05 / 1,1±0,04	21,5 / 15,4
Надпочечники, ‰	19/25	0,18±0,01 / 0,15±0,01	26,1 / 28,7	7/10	0,2±0,03 / 0,15±0,02	31,1 / 35,1	34/24	0,28±0,02 / 0,2±0,01	36,2 / 25,9
Кишечник, % от длины тела	19/27	351,8±5,24 / 348,7±6,62	6,3 / 9,7	10/10	312,9±8,32 / 297,8±6,99	8,0 / 7,1	29/29	316,7±4,65 / 307,7±2,97	7,8 / 5,1
Длина слепого отдела, мм	17/26	24,8±0,6 / 23,0±0,47	9,2 / 10,1	9/9	26,6±0,64 / 25,4±1,09	6,8 / 12,1	27/28	28,7±0,68 / 26,1±0,54	3,5 / 10,7
Вес желчного пузыря с содержимым, г	16/18	6,7±0,74 / 6,6±0,57	43,0 / 35,7	4/10	10,5±0,74 / 7,5±0,64	12,3 / 20,9	20/11	10,1±0,47 / 9,9±0,86	21,0 / 27,4
Вес пустого мочевого пузыря, г	11/22	7,2±0,48 / 6,8±0,34	21,3 / 22,8	5/10	13,2±0,96 / 11,6±0,92	14,6 / 27,5	17/23	18,9±0,45 / 11,8±0,34	9,6 / 13,5

между весом годовалых животных и весом взрослых зверей указывает на то, что вес тела самок и самцов ко второй зиме жизни близок к таковому у взрослых рысей. По данным М. Ф. Никитенко и П. Г. Козло [108], рыси к началу самостоятельной жизни (2 года) по размерам тела и весу почти не отличаются от старых особей. Вес самцов в возрасте 1+ и 2+ лет в 1,2 раза больше, чем вес самок аналогичного возраста; у особей в возрасте до года таких различий не обнаружено.

У взрослых самцов относительный вес внутренних органов достоверно выше, чем у самок, за исключением сердца и печени. В то же время у молодых (возраст 0+) индексы сердца и печени у самцов достоверно больше, чем у самок ($t=2{,}44$; $p<0{,}01$ и $t=2{,}78$; $p<0{,}01$ соответственно). Это означает, что

относительная скорость роста указанных органов у самцов меньше, чем у самок (вероятно, за счет более быстрого роста массы тела).

Индекс сердца у молодых рысей больше, чем у взрослых. Та же закономерность прослеживается и на индексе печени у самцов, а у самок изменения этого показателя с возрастом статистически недостоверны. Индексы почки и селезенки не обнаруживают существенных изменений с возрастом как у самок, так и у самцов.

Особый интерес представляют изменения величины индекса надпочечников в зимний период. Этот показатель с высокой степенью достоверности больше у взрослых самцов и самок, чем у сеголеток (для самцов $t=4{,}47$; для самок $t=3{,}53$). Данные различия сохраняются и при сравнении годовалых особей (возраст 1+ лет) со взрослыми (для самцов $t=2{,}22$; $p<0{,}05$; для самок $t=2{,}24$; $p<0{,}05$). Следует отметить, что индекс надпочечника у самцов больше, чем у самок, и различия между полами по данному показателю увеличиваются с возрастом. Так, у сеголеток самцов индекс надпочечника больше, чем у самок, в 1,2 раза ($t=2{,}12$; $p<0{,}05$), у годовалых — в 1,3 раза (различия недостоверны из-за малой выборки), у взрослых — в 1,4 раза ($t=3{,}58$; $p<0{,}01$). Эта же закономерность была отмечена для рыжей рыси. Однако у домашних кошек аналогичного диморфизма не существует [215].

Длина кишечника, выраженная в процентах от длины тела, у самцов и самок одних возрастных групп практически одинакова, но с возрастом индекс кишечника достоверно снижается (для взрослых самцов по сравнению с сеголетками $t=5{,}01$; $p<0{,}001$; для самок $t=5{,}65$; $p<0{,}001$). Длина слепого отдела у сеголеток и взрослых самцов достоверно больше, чем у самок (соответственно $t=2{,}36$; $p<0{,}05$ и $t=2{,}99$; $p<0{,}005$), а у годовалых животных (очевидно, из-за малой выборки) эти различия не выявлены. С возрастом длина слепого отдела достоверно увеличивается (для самцов $t=4{,}56$; $p<0{,}001$; для самок $t=4{,}29$; $p<0{,}001$).

1.3. КРАНИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Размеры и пропорции черепа млекопитающих являются важными систематическими признаками и широко используются для установления таксономического статуса и при изучении изменчивости животных. По образному выражению Н. К. Верещагина [17], череп — та часть скелета, в которой «...отражены, как в зеркале, черты эволюции, биологии и экологии зверя» (с. 587). В то же время материалы по возрастной изменчивости краниологических показателей крупных млекопитающих, в том числе и рыси, немногочисленны и основаны либо на визуальной оценке характера роста черепа [112], либо на анализе сравнительно небольшого материала. Подробные количест-

Таблица 9

Результаты измерения черепов молодых (до года) самцов уральских рысей, характеризующие общие размеры и основные пропорции черепа, мм

№ п.п.	Показатели	Стадии смены молочных зубов					
		I			II		
		n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	Наибольшая длина	12	120,9±0,95	2,60	17	127,7±0,86	2,69
2	Кондилобазальная длина	12	109,2±0,73	2,21	15	115,5±0,79	2,57
3	Скуловая ширина	12	83,2±0,57	2,26	17	87,4±0,68	3,12
4	Ширина между foramen infraorbitales	12	35,9±0,27	2,51	16	37,8±0,42	4,28
5	Мастоидная ширина	12	55,2±0,47	2,84	15	57,1±0,40	2,64
6	Заглазничная ширина	12	40,4±0,40	3,29	16	39,9±0,53	5,13
7	Длина верхнего ряда зубов	12	41,9±0,40	3,17	17	44,0±0,41	3,73
8	Длина нижней челюсти	12	83,2±0,51	2,03	15	88,3±0,88	3,75
9	Высота черепа	10	54,3±0,43	2,38	15	55,6±0,41	2,74
	Индексы:						
10	основная длина / наибольшая длина черепа	12	0,793± ±0,0038	1,58	14	0,800± ±0,0031	1,42
11	скуловая ширина / наибольшая длина	12	0,685± ±0,0029	1,42	17	0,685± ±0,0031	1,81
12	длина твердого нёба / основная длина	12	0,473± ±0,0022	1,52	13	0,472± ±0,0023	1,67
13	ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	11	0,495± ±0,0048	3,08	16	0,570± ±0,0051	3,63
14	межглазничная ширина / основная длина	12	0,247± ±0,0033	4,48	14	0,250± ±0,0022	3,15

№ п.п.	Стадии смены молочных зубов						Общая для сеголеток		
	III			IV					
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	18	130,7±1,02	3,23	17	133,4±0,96	2,88	64	128,8±0,72	4,41
2	17	117,5±0,95	3,23	14	121,3±1,11	3,29	58	116,2±0,70	4,58
3	18	90,6±0,55	2,51	17	91,9±0,64	2,77	64	88,7±0,50	4,45
4	18	38,7±0,29	3,07	16	38,8±0,41	4,11	62	38,0±0,22	4,56
5	18	58,8±0,36	2,54	17	59,6±0,45	3,02	62	57,9±0,29	3,89
6	18	40,6±0,46	4,63	17	40,5±0,46	4,51	63	40,4±0,23	4,45
7	18	44,9±0,38	3,53	12	45,8±0,30	2,58	59	44,2±0,26	4,45
8	18	91,7±0,69	3,13	15	94,0±0,81	3,24	60	89,7±0,62	5,31
9	18	56,2±0,40	2,92	16	56,4±0,45	2,63	59	55,8±0,22	2,95
10	17	0,798± ±0,0021	1,04	16	0,808± ±0,0043	2,05	59	0,800± ±0,0017	1,67
11	18	0,692± ±0,0033	1,95	17	0,689± ±0,0030	1,73	64	0,688± ±0,0015	1,73
12	16	0,470± ±0,0019	1,57	15	0,469± ±0,0033	2,66	56	0,471± ±0,0012	1,91
13	17	0,588± ±0,0044	2,96	15	0,605± ±0,0040	2,46	59	0,570± ±0,0055	7,37
14	17	0,255± ±0,0015	2,39	16	0,253± ±0,0025	2,86	59	0,252± ±0,0011	3,32

Таблица 10

Результаты измерения черепов молодых (до года) самок уральских рысей, характеризующие общие размеры и основные пропорции черепа, мм

№ п.п.	Показатели	Стадии смены молочных зубов: I			II		
		n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	Наибольшая длина	11	115,5±1,64	4,48	25	122,9±0,88	3,50
2	Кондилобазальная длина	10	105,1±1,10	3,14	21	111,9±0,72	2,86
3	Скуловая ширина	11	79,8±0,91	3,64	27	84,5±0,57	3,44
4	Ширина между foramen infra-orbitales	13	34,5±0,36	3,66	23	36,2±0,31	4,03
5	Мастоидная ширина	10	53,7±0,72	4,01	26	56,0±0,29	2,60
6	Заглазничная ширина	14	40,4±0,37	3,29	27	41,0±0,32	3,94
7	Длина верхнего ряда зубов	12	38,8±0,74	6,35	27	43,2±0,29	3,41
8	Длина нижней челюсти	13	79,3±1,08	4,72	26	85,5±0,68	4,00
9	Высота черепа	10	52,6±0,57	3,28	20	55,3±0,30	2,33
	Индексы:						
10	основная длина / наибольшая длина черепа	11	0,793± ±0,0026	1,04	23	0,796± ±0,0014	0,80
11	скуловая ширина / наибольшая длина	11	0,683± ±0,0041	1,91	25	0,686± ±0,0022	1,57
12	длина твердого нёба / основная длина	10	0,468± ±0,0020	1,26	22	0,470± ±0,0013	1,30
13	ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	9	0,539± ±0,0069	3,64	24	0,561± ±0,0049	4,21
14	межглазничная ширина / основная длина	11	0,249± ±0,0034	4,27	24	0,253± ±0,0017	3,27

№ п.п.	Стадии смены молочных зубов: III			IV			Общая для сеголеток		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	39	126,6±0,69	3,38	33	130,6±0,70	3,02	108	125,9±0,60	4,90
2	38	114,7±0,67	3,54	31	118,3±0,63	2,91	100	114,3±0,53	4,60
3	40	86,5±0,38	2,77	34	89,7±0,46	2,94	112	86,3±0,37	4,54
4	39	37,4±0,20	3,26	34	38,2±0,28	4,23	109	37,1±0,18	4,92
5	40	56,5±0,24	2,70	32	57,8±0,47	4,52	108	56,5±0,22	3,96
6	42	40,4±0,30	4,82	33	40,4±0,27	3,73	116	40,5±0,16	4,16
7	43	43,9±0,22	3,21	34	44,8±0,23	2,93	116	43,5±0,21	5,23
8	41	88,8±0,58	3,75	31	92,3±0,51	3,07	111	87,6±0,49	5,86
9	36	55,2±0,23	2,47	31	55,6±0,26	2,61	97	55,1±0,17	2,97
10	39	0,800± ±0,0014	1,07	32	0,800± ±0,0017	1,15	105	0,798± ±0,0008	1,07
11	38	0,684± ±0,0023	2,06	33	0,686± ±0,0019	1,57	107	0,685± ±0,0012	1,78
12	38	0,470± ±0,0018	2,26	33	0,471± ±0,0014	1,69	103	0,470± ±0,0008	1,83
13	34	0,582± ±0,0039	3,82	34	0,597± ±0,0029	2,79	101	0,578± ±0,0027	4,73
14	40	0,250± ±0,0016	3,97	32	0,255± ±0,0021	4,65	107	0,252± ±0,0010	4,13

Таблица 11

Результаты измерения черепов взрослых самцов уральских рысей, характеризующие общие размеры и основные пропорции черепа, мм

№ п.п.	Показатели	Возраст 1+			Возраст 2+		
		n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	Наибольшая длина	67	154,0±0,39	2,06	43	156,8±0,55	2,28
2	Кондилобазальная длина	67	138,6±0,34	1,99	43	141,7±0,49	2,23
3	Скуловая ширина	67	103,9±0,29	2,23	43	106,8±0,36	2,20
4	Ширина между foramen infra-orbitales	67	44,2±0,17	3,12	43	44,8±0,23	3,34
5	Мастоидная ширина	67	67,5±0,20	2,86	42	66,1±0,20	1,91
6	Заглазничная ширина	66	38,9±0,22	4,64	43	38,4±0,30	4,97
7	Длина верхнего ряда зубов	67	50,0±0,16	2,59	44	50,5±0,20	2,62
8	Длина нижней челюсти	67	105,3±0,29	2,27	44	107,1±0,38	2,34
9	Высота черепа	64	60,5±0,23	3,04	40	61,6±0,29	2,97
	Индексы:						
10	основная длина / наибольшая длина черепа	67	0,809± ±0,0013	1,40	42	0,813± ±0,0018	1,42
11	скуловая ширина / наибольшая длина	67	0,675± ±0,0016	1,91	43	0,681± ±0,0024	2,26
12	длина твердого нёба / основная длина	67	0,462± ±0,0013	2,36	43	0,463± ±0,0015	2,05
13	ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	63	0,626± ±0,0016	2,07	40	0,635± ±0,0024	2,38
14	межглазничная ширина / основная длина	67	0,264± ±0,0010	3,34	42	0,268± ±0,0017	4,06

№ п.п.	Возраст 3+			Возраст 4+			Возраст 5+		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	26	157,9±0,70	2,22	24	157,3±0,99	3,01	17	158,8±1,05	2,64
2	26	143,0±0,53	1,84	24	142,2±0,82	2,76	17	144,2±0,62	1,73
3	26	108,0±0,49	2,28	24	107,7±0,59	2,26	17	108,1±0,97	3,58
4	27	44,5±0,27	3,08	24	45,0±0,26	2,81	17	45,2±0,42	3,78
5	27	66,0±0,35	2,68	24	65,5±0,43	3,18	17	65,9±0,44	2,67
6	27	38,8±0,40	5,28	24	38,6±0,37	4,46	17	38,4±0,48	5,01
7	27	50,7±0,25	2,56	24	50,7±0,31	2,91	16	51,3±0,39	2,95
8	27	106,7±0,59	2,81	24	106,5±0,70	3,16	15	108,4±0,82	2,82
9	26	61,8±0,21	1,70	24	61,2±0,33	2,62	16	61,6±0,30	1,85
10	26	0,815± ±0,0021	1,27	24	0,814± ±0,0022	1,28	15	0,820± ±0,0028	1,30
11	26	0,686± ±0,0028	2,02	24	0,685± ±0,0024	1,71	17	0,680± ±0,0038	2,24
12	26	0,459± ±0,0017	1,87	23	0,464± ±0,0026	2,61	15	0,461± ±0,0022	1,82
13	27	0,635± ±0,0029	2,30	24	0,640± ±0,0021	1,61	17	0,646± ±0,0038	2,34
14	26	0,265± ±0,0021	3,93	24	0,269± ±0,0022	3,88	15	0,266± ±0,0029	4,13

Окончание табл. 11

№ п.п.	Возраст								
	6+			7+			8+		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	14	158,1±1,17	2,67	11	159,0±1,88	3,75	8	160,9±1,96	3,23
2	14	143,1±0,72	1,82	11	144,8±1,26	2,76	8	145,8±1,63	2,96
3	14	109,6±0,82	2,69	11	109,5±1,27	3,67	8	110,8±1,00	2,40
4	13	45,3±0,36	2,79	11	45,5±0,62	4,29	8	45,5±0,54	3,16
5	14	65,1±0,56	3,08	11	66,2±0,88	4,21	8	66,6±0,99	3,93
6	13	39,3±0,44	3,89	11	39,4±0,59	4,70	8	38,7±0,36	2,50
7	14	51,4±0,40	2,79	11	50,9±0,64	3,97	8	51,6±0,62	3,19
8	14	107,9±1,20	4,03	11	107,3±1,34	3,96	8	108,4±1,43	3,49
9	13	61,8±0,33	1,90	11	62,2±0,67	3,39	7	62,2±0,72	2,85
10	14	0,818± ±0,0030	1,33	11	0,818± ±0,0036	1,39	8	0,818± ±0,0027	0,86
11	14	0,697± ±0,0052	2,70	11	0,689± ±0,0048	2,22	8	0,689± ±0,0076	2,91
12	14	0,457± ±0,0025	1,96	10	0,459± ±0,0026	1,71	8	0,452± ±0,0050	2,93
13	14	0,646± ±0,0051	2,85	11	0,646± ±0,0044	2,17	8	0,654± ±0,0047	1,89
14	14	0,279± ±0,0022	2,88	11	0,276± ±0,0039	4,43	8	0,277± ±0,0036	3,42

№ п.п.	Возраст								
	9+			10+			11—15+		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	4	160,8±1,72	1,85	4	157,7±3,08	3,38	6	160,4±2,19	3,05
2	4	145,7±2,54	3,03	4	144,5±2,41	2,89	6	145,9±2,20	3,37
3	4	110,8±0,30	0,47	4	111,9±1,20	1,85	6	111,7±1,51	3,02
4	4	45,1±0,43	1,63	4	45,6±0,51	1,93	6	45,6±0,79	3,92
5	4	67,4±0,99	2,54	4	66,3±1,12	2,93	6	63,9±1,66	5,82
6	4	38,6±0,94	4,24	4	37,7±0,35	1,65	6	37,7±0,74	4,39
7	4	52,0±0,65	2,18	4	51,3±1,02	3,44	6	51,4±0,67	2,91
8	4	107,4±0,98	1,58	4	107,6±1,10	1,78	6	109,2±0,97	1,99
9	4	61,4±0,54	1,53	4	61,1±1,31	3,71	6	61,0±0,61	2,26
10	4	0,821± ±0,0058	1,23	4	0,838± ±0,0111	2,29	6	0,813± ±0,0079	2,16
11	4	0,689± ±0,0073	1,84	4	0,710± ±0,0072	1,76	6	0,696± ±0,0050	1,63
12	4	0,460± ±0,0050	1,90	4	0,451± ±0,0053	2,05	6	0,467± ±0,0066	3,15
13	4	0,643± ±0,0045	1,22	4	0,649± ±0,0018	0,48	6	0,653± ±0,0099	3,40
14	4	0,274± ±0,0030	1,86	4	0,274± ±0,0059	3,76	6	0,279± ±0,0033	2,66

Таблица 12

Результаты измерения черепов взрослых самок уральских рысей, характеризующие общие размеры и основные пропорции черепа, мм

№ п.п.	Показатели	Возраст 1+			Возраст 2+		
		n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	Наибольшая длина	88	144,7±0,32	2,04	45	146,7±0,56	2,55
2	Кондилобазальная длина	88	131,0±0,27	1,93	44	132,7±0,57	2,81
3	Скуловая ширина	88	98,6±0,26	2,46	45	99,7±0,48	3,22
4	Ширина между foramen infra-orbitales	87	41,8±0,14	3,12	44	42,2±0,21	3,28
5	Мастоидная ширина	88	61,6±0,17	2,59	45	61,7±0,29	3,07
6	Заглазничная ширина	87	39,7±0,19	4,34	45	38,9±0,30	5,18
7	Длина верхнего ряда зубов	88	47,6±0,13	2,55	45	47,5±0,22	3,01
8	Длина нижней челюсти	88	99,9±0,29	2,68	45	100,9±0,44	2,87
9	Высота черепа	79	58,0±0,16	2,50	39	58,0±0,29	3,04
	Индексы:						
10	основная длина / наибольшая длина черепа	88	0,810± ±0,0012	1,38	45	0,812± ±0,0014	1,12
11	скуловая ширина / наибольшая длина	88	0,682± ±0,0014	1,98	45	0,679± ±0,0020	1,91
12	длина твердого нёба / основная длина	88	0,464± ±0,0001	2,02	44	0,462± ±0,0015	2,13
13	ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	86	0,617± ±0,0016	2,34	43	0,622± ±0,0018	1,83
14	межглазничная ширина / основная длина	88	0,260± ±0,0011	3,90	44	0,262± ±0,0013	3,26

№ п.п.	Возраст 3+			Возраст 4+			Возраст 5+		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	30	147,8±0,72	2,62	27	147,5±0,57	1,99	21	147,4±0,46	1,39
2	30	134,0±0,65	2,61	27	133,9±0,50	1,92	21	133,5±0,46	1,56
3	30	101,5±0,57	3,01	27	101,4±0,51	2,56	21	101,6±0,57	2,49
4	30	42,6±0,24	3,03	26	43,1±0,20	2,37	22	42,5±0,28	2,97
5	30	62,1±0,28	2,46	27	61,9±0,24	1,97	21	62,0±0,27	1,97
6	30	39,0±0,34	4,69	27	39,5±0,44	5,73	22	38,7±0,32	3,78
7	30	48,1±0,26	2,91	28	47,8±0,26	2,85	22	47,8±0,26	2,53
8	30	101,4±0,64	2,37	27	101,6±0,47	2,35	21	100,9±0,51	2,27
9	29	58,2±0,27	2,46	25	58,2±0,26	2,17	21	57,9±0,28	2,19
10	30	0,813± ±0,0018	1,19	27	0,817± ±0,0017	1,08	21	0,815± ±0,0029	1,56
11	30	0,687± ±0,0026	2,01	27	0,687± ±0,0024	1,75	21	0,690± ±0,0037	2,39
12	28	0,464± ±0,0017	1,92	27	0,462± ±0,0019	2,15	21	0,464± ±0,0019	1,86
13	27	0,626± ±0,0031	2,57	25	0,631± ±0,0027	2,09	21	0,627± ±0,0029	2,05
14	30	0,266± ±0,0018	3,58	27	0,269± ±0,0017	3,20	21	0,267± ±0,0021	3,43

Окончание табл. 12

№ п.п.	Возраст								
	6+			7+			8+		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	15	148,7±1,14	2,86	12	147,6±1,07	2,40	8	149,7±1,59	2,80
2	16	135,6±0,83	2,28	12	134,4±0,84	2,08	8	136,0±1,30	2,54
3	15	102,0±0,45	1,66	12	102,1±0,46	1,48	8	103,4±1,24	3,17
4	15	42,7±0,44	3,84	12	42,6±0,24	1,84	8	42,6±1,08	6,73
5	15	62,7±0,46	2,77	12	62,3±0,40	2,13	8	63,0±0,65	2,72
6	15	39,2±0,66	6,26	12	39,2±0,41	3,45	8	38,6±0,37	2,54
7	15	48,5±0,33	2,56	12	48,2±0,56	3,87	8	48,9±0,58	3,15
8	15	101,1±0,82	3,02	12	101,4±0,78	2,54	8	101,4±1,15	3,07
9	14	58,5±0,26	1,60	12	57,8±0,33	1,81	8	58,4±0,71	3,22
10	15	0,823± ±0,0028	1,26	11	0,817± ±0,0048	1,87	8	0,817± ±0,0013	0,41
11	15	0,685± ±0,0031	1,71	11	0,690± ±0,0049	2,27	8	0,691± ±0,0060	2,30
12	15	0,459± ±0,0033	2,72	12	0,457± ±0,0042	3,02	8	0,464± ±0,0071	1,75
13	15	0,618± ±0,0039	2,39	12	0,642± ±0,0039	2,00	8	0,633± ±0,0072	3,02
14	15	0,266± ±0,0031	4,34	12	0,274± ±0,0031	3,80	8	0,275± ±0.0044	4,22

№ п.п.	Возраст								
	9+			10+			11—15+		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
1	8	148,7±0,96	1,71	4	150,6±2,71	3,12	11	149,9±0,94	1,98
2	8	135,2±0,80	1,57	4	137,3±2,59	3,27	11	136,3±0,69	1,59
3	8	102,8±0,68	1,74	4	105,6±2,28	3,76	11	103,5±0,77	2,35
4	8	42,6±0,28	1,74	4	43,5±1,18	4,71	11	42,5±0,36	2,67
5	8	61,6±0,98	4,22	4	63,4±0,96	2,62	11	63,4±0,39	1,94
6	8	39,3±0,55	3,69	4	40,5±0,64	2,72	11	39,5±0,59	4,70
7	8	48,8±0,33	1,81	4	47,9±0,66	2,37	11	49,3±0,32	2,07
8	8	102,0±1,20	3,10	4	101,4±0,87	1,48	11	102,5±0,84	2,59
9	7	58,2±0,32	1,36	4	58,6±0,92	2,73	10	58,8±0,43	2,21
10	7	0,820± ±0,0049	1,46	4	0,822± ±0,0033	0,70	11	0,817± ±0,0025	0,98
11	8	0,691± ±0,0039	1,49	4	0,701± ±0,0050	1,23	11	0,691± ±0,0060	2,76
12	7	0,467± ±0,0077	4,10	4	0,460± ±0,0023	0,88	11	0,464± ±0,0026	1,78
13	8	0,636± ±0,0050	2,06	4	0,633± ±0,0022	0,61	11	0,640± ±0,0044	2,17
14	7	0,278± ±0,0058	5,14	4	0,277± ±0,0036	2,26	11	0,276± ±0,0030	3,44

венные данные о возрастных изменениях черепа европейской рыси в литературе отсутствуют, а имеющиеся сведения по другим видам рыси касаются ограниченного числа краниологических характеристик [203], хотя и есть попытки только на основании данных о размерах черепа судить о возрасте животных. Кроме того, возрастной состав выборки необходимо учитывать при сравнении разных групп животных в процессе изучения географической изменчивости, половых различий и т. д. В этих случаях недоучет возрастных изменений черепа может привести к неверному истолкованию полученных результатов. Данный раздел посвящен изучению возрастных изменений размеров и пропорций черепа уральской рыси.

Анализ результатов измерения черепных характеристик рысей показал, что по всем изученным признакам в пределах одного возрастного класса наблюдаются различия между полами[1]. Исключение составляет лишь заглазничная ширина, которая у самцов и самок практически одинакова (см. табл. 9—12). На бóльшую величину черепов самцов европейской рыси по сравнению с самками указывал С. И. Огнев [112], и его вывод подтверждают полученные нами количественные данные. Несмотря на достоверные половые различия средних значений краниологических признаков, размах их вариабельности не дает возможности для разбиения рысей по полу на основании этих признаков. Попытка определения пола молодых рысей по 31 размерной характеристике черепа, проведенная с помощью математических методов распознавания образов на ЭВМ ЕС-1022, показала, что распознавание проходит с ошибкой в 25 % [80].

Сравнение краниологических показателей сеголеток, принадлежащих к разным возрастным группам, выделенным на основании последовательности смены молочных зубов постоянными, показало, что от первой группы к четвертой происходит закономерное и быстрое увеличение размеров черепа (табл. 9 и 10). Данные табл. 9—12 показывают достаточно наглядно, что наиболее интенсивный рост черепа рысей наблюдается в начальный период жизни животных (до полутора лет). Кроме того, только в течение зимы первого года жизни большинство размерных характеристик увеличивается настолько же, насколько они увеличиваются за весь следующий год. Таким образом, как и у других млекопитающих, череп рыси растет до возраста, соответствующего половому созреванию (рис. 8). Поэтому при сравнении краниологических характеристик разных выборок рысей (например, при изучении географической изменчивости) необходимо выделять по меньшей мере три возрастных класса — сеголеток, годовиков и взрослых.

Среди исследованных нами черепных признаков выделяется

[1] Промеры черепов выполнены по общепринятой методике [112, 145, 95].

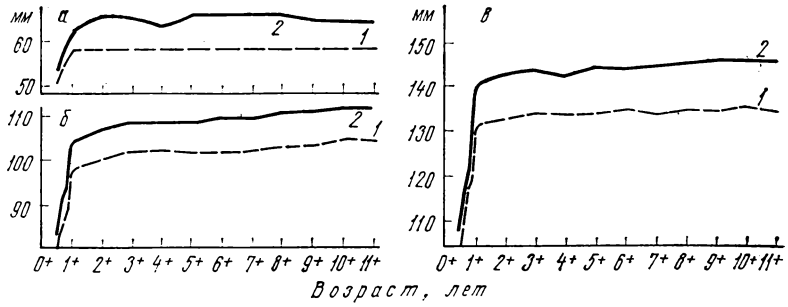


Рис. 8. Динамика возрастных изменений основных краниологических признаков самок (*1*) и самцов (*2*) рыси:

а — высота черепа; *б* — скуловая ширина; *в* — кондилобазальная длина.

заглазничная ширина. Как уже указывалось, она практически одинакова у самцов и самок и, кроме того, не увеличивается с возрастом; имеется даже тенденция к ее уменьшению, особенно заметная у самцов. При этом к концу жизни заглазничная ширина черепов у самцов в среднем становится меньше, чем у самок ($t=3{,}84$ для возраста 10+).

Половые различия в индексах, характеризующих основные пропорции черепа, выражены слабо. Это означает, что, несмотря на различия в абсолютных размерах, пропорции черепа самцов и самок (по крайней мере те из них, которые исследованы нами) сходны. Отношение скуловой ширины к наибольшей длине черепа имеет тенденцию к увеличению по мере старения животных, а индексы длины твердого нёба к основной длине — к уменьшению. Отношения межглазничной ширины к основной длине и ширины в клыках к лицевой ширине с возрастом увеличиваются. Скорость изменения последнего индекса с возрастом явно уменьшается аналогично большинству абсолютных характеристик черепа (кроме заглазничной ширины).

Как было показано нами ранее [76, 82], отношение высоты черепа к кондилобазальной длине с возрастом уменьшалось (наиболее резко до возраста 1+); скорость этого уменьшения снижалась по мере увеличения возраста исследованных особей (рис. 9, *а*). Аналогичная закономерность наблюдается при сравнении отношения длины мозгового отдела черепа к кондилобазальной длине (рис. 9, *б*). Таким образом, в процессе онтогенеза для рыси характерна тенденция к относительному «уплощению» и «расширению» черепа. Кроме того, ширина в клыках растет быстрее, чем лицевая ширина, а размеры мозгового отдела черепа — медленнее, чем его длина. Это указывает на относительно большую скорость роста черепных признаков, характеризующих аппарат, предназначенный для захвата и удержания пищи. Сходные тенденции возрастных изменений черепов

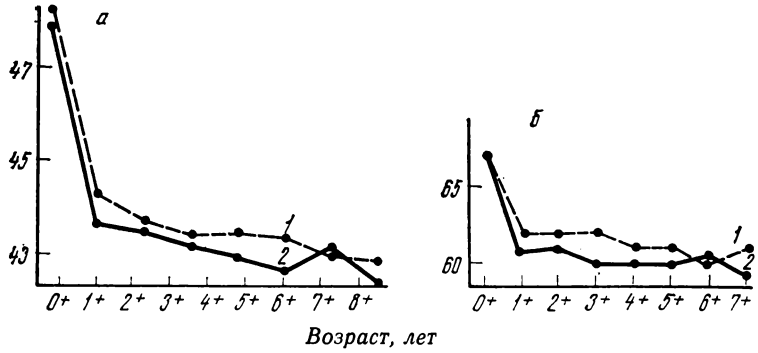


Рис. 9. Возрастные изменения отношений (%) высоты черепа (*а*) и длины мозгового отдела (*б*) к кондилобазальной длине черепа рыси на Среднем Урале (*1* — самцы, *2* — самки).

европейской рыси отмечал С. И. Огнев [112]. Наши данные позволяют судить еще и о количественной стороне этих изменений, а также дают общую картину роста черепа рыси в течение жизни.

Большой объем полученной нами выборки позволил оценить продолжительность жизни рыси в природе (поскольку животных старших возрастов меньше, чем более молодых, при небольшом объеме выборки вероятность того, что самые старые животные попадут в пробу, невелика). Два черепа принадлежали самкам в возрасте 15+ лет. Одна из них была отловлена капканом 28 февраля 1970 г. в охотничьем хозяйстве «Динамо» Первоуральского района Свердловской области, а другая — 20 января 1973 г. в Харловском охотничьем хозяйстве Ирбитского района Свердловской области. Среди самцов три имели возраст 12+ лет. Первый был добыт 20 января 1967 г. в Дико-Уткинском охотхозяйстве Шалинского района, второй — 22 февраля 1973 г. в охотхозяйстве «Динамо» Первоуральского района, а третий — 25 февраля 1980 г. в Знаменском охотхозяйстве Ирбитского района Свердловской области. Таким образом, по нашим данным можно предполагать, что в природе самки рыси живут несколько дольше, чем самцы. В Ленинградском зоопарке отдельные рыси доживали до 19—20 лет [27], а И. Г. Пидопличко (1956, цит. по [20]) указывает, что продолжительность жизни рыси может достигать 25 лет.

Следовательно, в природной популяции со Среднего Урала продолжительность жизни несколько меньше, чем в неволе.

В результате наших исследований получена картина возрастных изменений размеров и некоторых пропорций черепа уральской рыси. Наиболее интенсивный рост черепа наблюдается в начале жизни и продолжается до возраста, примерно соответствующего возрасту полового созревания. Кроме того,

по большинству исследованных показателей выявлены достоверные различия между самцами и самками одного возраста (черепа самцов крупнее, чем самок). Поэтому при изучении географической или хронологической изменчивости краниологических признаков рыси необходимо учитывать половую принадлежность черепов, а также выделять группы сеголеток (возраст 0+ лет) и годовалых (возраст 1+ лет) особей. Взрослых животных одного пола (возраст 2+ лет и старше) целесообразно объединять.

Заметим, что для разделения материала на основные возрастные группы нет необходимости прибегать к гистологическому анализу по методу Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберга [51]: сеголетки легко выделяются по наличию открытого апикального отверстия канала клыка, а годовалые — по его относительной ширине (см. раздел 1.1).

По мере роста черепа изменяются его пропорции — признаки, связанные с размерами аппарата, предназначенного для удержания и захвата добычи, развиваются быстрее, чем общие размеры черепа. Кроме того, с возрастом черепа рысей становятся относительно более «широкими» и «плоскими». Так же, как и большинство абсолютных размеров черепа, индексы, характеризующие его пропорции, наиболее интенсивно изменяются в интервале от 0+ до 1+ лет, а по достижению рысями возраста полового созревания (2+ лет) остаются практически постоянными.

С помощью выделения возрастных классов внутри группы сеголеток нам удалось оценить скорость изменений краниологических показателей в период наиболее интенсивного роста черепа. Так, кондилобазальная длина черепа самцов рыси в течение первой зимы жизни увеличивается в 1,11 раза, в то время как ее значение у годовалых (возраст 1+) превышает таковое у сеголеток последней возрастной группы в 1,14 раза. Кондилобазальная длина черепа самцов рысей в возрасте 2+ лет больше, чем этот показатель у особей в возрасте 1+ лет, в 1,02 раза. Увеличение данной краниологической характеристики у самок равно 1,12, 1,11 и 1,01 раза соответственно.

Глава 2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫСИ СРЕДНЕГО УРАЛА

В систематике рода *Lynx* до сих пор много неясных и дискуссионных вопросов. Лишь недавно получила развернутое обоснование та точка зрения, что род *Lynx* включает четыре вида: *L. rufus* Schreber, 1777; *L. canadensis* Kerr, 1792; *L. pardinus* Temm., 1824; *L. lynx* Linn., 1758 [95]. Только для пиренейской рыси *L. pardinus* видовой статус был принят до известной степени условно.

В настоящее время большинство исследователей сходится во мнении, что на территории нашей страны обитает один вид рыси (*L. lynx* Linn., 1758), но совершенно неясно количество подвидов. В разное время выделяли от трех до восьми подвидов рысей [112, 109, 145, 10, 20]. Такая неопределенность вызвана большими трудностями в сборе фактического материала на местах.

Мы попытаемся оценить различия экстерьерных, интерьерных и краниологических характеристик уральской рыси и рысей, добытых в других частях ареала вида. Кроме того, рассмотрим некоторые сведения, полученные только для рыси со Среднего Урала. Это касается материалов по содержанию витамина А в печени, йодного числа жира и данных по эпигенетическим признакам рыси. По нашему мнению, эти данные могут быть использованы в будущем при проведении сравнительных исследований.

2.1. ЭКСТЕРЬЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ

Сведений об экстерьерных характеристиках европейской рыси в литературе крайне мало. Довольно полные по объему материалы по внешним промерам рысей из Беловежской Пущи имеются лишь в работе М. Ф. Никитенко и П. Г. Козло [108]. К сожалению, эти данные не обработаны статистически, и их сопоставление с нашими результатами может носить только прикидочный характер. Для сравнения экстерьерных признаков уральских рысей и рысей из Беловежской Пущи мы использовали материал, собранный в южных районах Свердловской области за период с 1972 по 1980 г. (127 особей). Животные были подразделены на две возрастные группы таким же обра-

Таблица 13

Сравнение экстерьерных показателей рысей из Беловежской Пущи и со Среднего Урала, см

Пол	Показатели	Беловежская Пуща [108]					
		Молодые			Взрослые		
		n	lim	*M*	*n*	lim	*M*
Самцы	Длина тела	20	73—86	80,0	16	76—103	100,0
	Высота в холке	20	46—56	51,6	16	61—66	64,2
	Высота в крестце	20	52—58	56,0	16	67—76	75,0
	Длина задней ступни	20	20,7—24	22,3	16	24—26,5	24,8
	Длина уха	20	8—8,6	8,3	19	9—9,6	9,0
	Длина хвоста	20	13,5—22,0	20,0	16	17—24	20,2
Самки	Длина тела	23	71—85	79,6	21	85—100	90,0
	Высота в холке	23	44—54	51,2	21	49—70	56,5
	Высота в крестце	23	51—59	55,0	21	57—69	66,0
	Длина задней ступни	23	21—23	22,1	21	20—24	21,7
	Длина уха	23	7,5—9	8,2	21	8,5—9,3	9,0
	Длина хвоста	23	12,9—18	17,0	21	18—23,5	17,6

Пол	Показатели	Свердловская область					
		Молодые			Взрослые		
		n	lim	*M*	*n*	lim	*M*
Самцы	Длина тела	21	61—79	73,5	42	83—108	95,1
	Высота в холке	14	40—55	48,3	33	52—64	58,9
	Высота в крестце	15	44—58	53,5	33	61—75	67,8
	Длина задней ступни	20	19—25	21,8	37	22—28	25,0
	Длина уха	—	—	—	9	8,4—10	9,1
	Длина хвоста	18	15—18	17,0	40	19—24	21,7
Самки	Длина тела	27	62—80	72,6	36	76—102	89,4
	Высота в холке	23	40—54	46,9	31	51—62	56,6
	Высота в крестце	24	49—59	53,5	31	57—70	65,5
	Длина задней ступни	26	19—24	21,5	32	21—26	23,9
	Длина уха	—	—	—	10	7—9	8,3
	Длина хвоста	22	13—20	16,9	27	18—24	20,6

зом, как это сделано в работе М. Ф. Никитенко и П. Г. Козло [108]. В группу молодых вошли сеголетки (возраст 0+ лет), а всех особей старше 1+ лет объединили в группу взрослых.

Данные табл. 13 показывают, что значительных различий в величине экстерьерных признаков у рысей со Среднего Урала и из Беловежской Пущи нет. Несколько большие показатели длины и высоты тела у последних вызваны тем, что эти промеры сняты с неосвежеванных животных, а наши — с тушек без шкур. Практически не отличаются и средние размеры взрослых самцов уральских рысей от таковых с Северо-Запада СССР. Так, по данным [27], средняя длина тела взрослых самцов ($n=10$) равна 99,5, хвоста — 19,4, задней ступни — 25,1 и уха — 9,2 см; вес тела 12,2 — 22 (в среднем 16,8) кг. В рамки изменчивости величины животных укладываются и единичные промеры рысей, сделанные Г. Д. Дулькейтом [30] на Северо-Восточном Алтае, И. Н. Сержаниным [131] — в Белорусской ССР, В. А. Котовым [62] — в Кавказском заповеднике, Ю. Ф. Штаревым [173] — в Мордовском заповеднике, Н. Д. Сысоевым [147] — во Владимирской области и М. Н. Смирновым [143] — в Бурятской АССР.

2.2. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Метод морфофизиологических индикаторов, разработанный С. С. Шварцем и его сотрудниками [166, 162, 167], — один из эффективных для изучения экологического своеобразия популяций животных. Однако его применение ограничено тем, что для получения надежных результатов требуется умерщвление большого количества животных. Поэтому при исследовании экологических особенностей промысловых животных этот метод можно широко использовать, так как необходимый материал в достаточном объеме поступает от охотников. Тем не менее сведения об интерьерных признаках европейской рыси крайне скудны. Имеются лишь данные, касающиеся морфофизиологических показателей рысей из Беловежской Пущи [108], а также единичные измерения интерьерных признаков рысей с Северо-Запада СССР [26] и из Бурятии [143].

Для сравнения величины интерьерных признаков рысей со Среднего Урала и из Беловежской Пущи были проведены соответствующие перегруппировки фактического материала и пересчитаны индексы. Анализ данных (табл. 14) свидетельствует о том, что вес тела уральских рысей несколько меньше, чем беловежских (для каждой из выделенных половозрастных групп). Это, возможно, и обусловило более высокий относительный вес сердца у животных со Среднего Урала. Однако индекс почки у взрослых, а также индекс селезенки во всех изучаемых группах меньше, чем у животных из Беловежской Пущи. К сожалению, в работе М. Ф. Никитенко и П. Г. Коз-

Таблица 14

Сравнение интерьерных показателей рысей из Беловежской Пущи и со Среднего Урала

Показатели	Беловежская Пуща [108]			
	Молодые		Взрослые	
	Самцы (n=12)	Самки (n=8)	Самцы (n=10)	Самки (n=12)
Вес тела, кг	9,6	9,2	19,6	17,3
Индекс, ‰				
сердца	5,0	4,4	3,9	3,4
печени	22,1	23,2	21,1	17,2
почек	5,1	4,8	6,4	5,6
селезенки	1,9	1,6	1,8	1,3
Кишечник, % от длины тела	346	329	343	297

Показатели	Свердловская область			
	Молодые		Взрослые	
	Самцы (n=21)	Самки (n=27)	Самцы (n=43)	Самки (n=36)
Вес тела, кг	8,8	8,8	18,7	15,1
Индекс, ‰				
сердца	5,4	5,0	4,8	4,8
печени	25,8	21,7	21,0	21,5
почек	6,3	5,3	5,7	5,3
селезенки	1,3	1,2	1,5	1,2
Кишечник, % от длины тела	351	346	315	303

Таблица 15

Интерьерные показатели рысей из разных регионов страны (данные по единичным экземплярам)

Показатели	Карельская АССР [26]		Бурятская АССР [143]		Якутская АССР (устное сообщение И. И. Мордосова)
	Самец		Самец-сеголеток	Взрослая самка	Взрослая самка
	сеголеток	взрослый			
Вес тела, кг	8,2	17,65	9,5	15,5	12,9; 10,6
Индекс, ‰					
сердца	5,6	4,5	7,5	7,7	9,7; 10,8
печени	30,2	19,5	24,4	27,4	40,3; 36,8
легких	8,8	8,8	16,0	14,2	13,2; 13,2
почек	7,2	6,5	6,3	7,5	6,6; 7,6
селезенки	1,5	1,0	—	—	1,8
надпочечника	0,17	0,33	—	—	0,28
Кишечник, % от длины тела	320,0	380,0	—	—	305,6; 300,0

ло [108] не приведены значения ошибок для указанных ими средних значений. Поэтому мы не можем судить о достоверности отмеченных выше различий в размерах интерьерных показателей рысей из этих двух регионов (и, соответственно, обсуждать их экологическое значение).

Сравнивая индексы уральских рысей с интерьерными показателями отдельных экземпляров животных (разного пола и возраста) из других регионов страны (табл. 15), следует отметить, что индексы сердца и печени с продвижением на восток заметно увеличиваются, что, по всей вероятности, связано с большей двигательной активностью и необходимостью иметь дополнительные энергетические резервы у животных, обитающих в более суровых климатических условиях.

Сравнение относительных величин внутренних органов рыси и хищников из семейства куньих (росомаха, лесная куница, соболь, американская норка), проведенное П. И. Даниловым [26], показало значительные различия, выраженные в меньших размерах индексов этих органов у рыси (из-за малой выборки значения статистических параметров не приводятся). Полученные различия автор объясняет особенностями экологии сопоставимых видов: их образом жизни, способом охоты и пр. Рысь обычно подкарауливает добычу и не преследует ее долго, куницеобразные ведут активную охоту. Передвигаясь, рысь идет ровным шагом, а не энергичными прыжками, как росомаха, куница, соболь и норка. Частые отдыхи рыси после непродолжительных пробежек (от 40 до 120 м) Н. Н. Руковский [126] связывает с низким сердечным индексом этого хищника.

Индекс сердца у уральской рыси намного ниже, чем у волков из этого же региона [85]. Так, у молодых самок рыси он равен 5,0±0,11 ‰ (n=29; табл. 8) против 8,5±0,78 ‰ (n=5) у молодых самок волка; у молодых самцов рыси —5,4±0,13 ‰ (n=21; табл. 8), а у молодых самцов волка 8,2±0,46 ‰ (n=4). В обоих случаях разница высоко достоверна (t=4,44 и 5,86 соответственно). Взрослые самцы волка имеют сердечный индекс в среднем 10,8 ‰ (n=3; колебания от 9,4 до 12,4), а рыси — 4,0±0,08 ‰, (n=37). Взрослая самка волка имела относительный вес сердца 10,9 ‰, а самки рыси — 4,7±0,11 ‰ (n=30). Такие резкие различия относительного веса сердца двух видов хищников отражают особенности их биологии и, прежде всего, способ охоты; волк охотится гоном, а рысь не приспособлена к длительному преследованию жертвы. На это указывали В. Г. Гептнер и Л. Г. Турова-Морозова [21]. По их данным, относительный вес сердца рыси был в три раза меньше, чем у матерого волка (индексы сердца 4,35 и 13,0 ‰ соответственно).

Большое значение витамина А (аксерофтола) в поддержании нормальной жизнедеятельности животных широко известно. Его недостаток вызывает снижение основного обмена, задержку роста, уменьшает репродуктивные способности, а также

Таблица 16

Содержание витамина А в печени рысей, мг %

Возраст	Самцы			Самки			Самцы+самки		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Сеголетки	9	106,9±19,7	52,1	10	93,6±19,0	60,7	19	99,9±13,0	55,2
Годовалые	4	108,9±55,7	88,5	3	134,6±60,0	63,1	7	119,9±34,7	70,9
Взрослые	16	196,9±25,8	50,7	13	192,6±4,05	72,8	29	194,0±22,2	60,2
В общем	29	156,8±18,2	61,4	26	147,8±23,2	78,4	55	152,6±14,3	68,9

приводит к нарушениям нормального функционирования желез внутренней секреции и снижению сопротивляемости организма к заболеваниям [2, 27, 130]. В отдельных случаях недостаток витамина может вызвать массовую гибель животных [89]. Основным хранилищем (депо) запасов витамина А является печень. Она может обеспечивать организм этим витамином в течение нескольких месяцев без поступления его извне [235].

Нами были исследованы пробы печени от 55 свежезамороженных туш рысей: 19 — сеголетки (10 самцов и 9 самок); 7 — годовалые (4 самца и 3 самки) и 29 — взрослые (16 самцов и 13 самок). Наличие витамина А в пробах печени (так же, как и определение йодного числа жира) проводилось по методике, описанной в книге С. С. Шварца и др. [167].

Анализ данных (табл. 16) показал, что различий по полу в содержании витамина А не наблюдается, зато отчетливо прослеживаются возрастные изменения рассматриваемого показателя как у самцов, так и у самок. Содержание витамина А в печени взрослых животных достоверно больше, чем у сеголеток (для самцов $t=2{,}77$, $p<0{,}05$; для самок $t=2{,}21$, $p<0{,}05$). Эта же закономерность — накопление витамина А в печени с возрастом — отмечена у других видов животных, в частности у ондатры [168] и белохвостого оленя [235].

Из табл. 16 видно, что вариабельность содержания витамина А в печени рыси значительна (коэффициент вариации для разных половозрастных групп меняется от 50,7 до 88,5 %). Следует отметить, что данные по содержанию аксерофтола в печени рыси в литературе отсутствуют, за исключением единичного наблюдения [167]. Судя по приведенным в работе [167] цифрам, средний уровень содержания витамина А в печени рыси (152,6 мг%) близок к таковому у других хищных млекопитающих.

Химический состав жиров (степень непредельности) характеризует йодное число. Оно выражается количеством йода в граммах, присоединившегося к 100 г жира [167]. Сведения об йодном числе наружного и внутреннего жира у рыси в литературе отсутствуют, поэтому мы сочли целесообразным при-

Таблица 17

Йодное число наружного (в числителе) и внутреннего (в знаменателе) жира у уральской рыси

Возрастные группы	Самцы			Самки			Самки+самцы		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Сеголетки (0+)	5/4	51,0±3,7 / 46,7±2,2	14,4 / 8,0	6/6	51,7±3,0 / 57,1±2,8	12,8 / 10,4	11/10	51,4±2,1 / 52,9±2,5	12,9 / 14,0
Годовалые (1+)	2/2	59,0±5,4 / 59,0±5,4	9,1 / 9,1	1/2	63,4 / 61,6±2,6	— / 4,3	3/4	60,5±3,2 / 60,3±2,2	7,6 / 6,2
Взрослые	10/16	66,7±3,9 / 61,0±2,5	17,5 / 15,8	5/6	55,3±4,4 / 55,1±3,0	15,8 / 12,1	15/22	62,9±3,1 / 59,4±2,0	18,8 / 15,5
В общем	17/22	61,2±3,0 / 58,2±2,2	19,6 / 17,3	12/14	54,2±2,3 / 56,9±1,7	14,2 / 10,7	29/36	58,3±2,0 / 57,7±1,5	18,6 / 15,0

вести полученные нами данные, хотя они и не отличаются полнотой (табл. 17).

Достоверных различий в величине йодного числа в пробах наружного и внутреннего жира между самцами и самками уральской рыси нет. Исключение составляют молодые самки, у которых йодное число внутреннего жира больше, чем у самцов ($t=2{,}92$; $p<0{,}01$), но с возрастом эти различия исчезают. Обнаружено достоверное увеличение йодного числа наружного ($t=2{,}92$; $p<0{,}01$) и внутреннего ($t=4{,}29$; $p<0{,}01$) жира у самцов с возрастом. У самок этой закономерности не выявлено (различия недостоверны). Величины йодного числа наружного и внутреннего жира рыси одних половозрастных групп не различаются достоверно.

2.3. КРАНИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ УРАЛЬСКОЙ РЫСИ

С целью уточнения систематического статуса рыси со Среднего Урала ее краниологические характеристики (взрослых особей) сопоставили с аналогичными данными [145, 20] для европейской рыси (*Lynx lynx lynx* Linn., 1758). Анализ материалов (табл. 18) показал, что по большинству сравниваемых признаков эти рыси не различаются, хотя наибольшая длина черепа, кондилобазальная длина и скуловая ширина (как у самцов, так и у самок) у первой несколько больше. Обнаруженные различия могут быть связаны с разной возрастной структурой сравниваемых выборок[1].

[1] Возрастной состав выборок в указанных работах не приводится.

Таблица 18

Размеры черепа взрослых рысей, мм

Признаки	Наши данные		По Строганову [145]		По Гептнеру и Слудскому [20]	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Наибольшая длина	149,3 — 167,2 / 156,8 (224)	138,3 — 155,8 / 146,8 (269)	141,7 — 153,0 / 147,4 (23)	131,6 — 143,2 / 138,0 (17)	122,0 — 164,5 / 147,7 (31)	121,0 — 153,9 / 136,1 (15)
Кондилобазальная длина	133,1 — 152,1 / 141,8 (224)	124,3 — 141,0 / 132,4 (268)	128,0 — 141,0 / 134,3 (23)	120,0 — 135,8 / 131,4 (17)	111,2 — 147,5 / 133,6 (31)	109,3 — 135,8 / 123,8 (14)
Скуловая ширина	97,0 — 115,8 / 107,1 (224)	94,0 — 107,0 / 100,6 (269)	95,0 — 106,2 / 102,6 (23)	91,0 — 100,0 / 96,7 (17)	84,0 — 114,1 / 101,8 (30)	87,0 — 104,0 / 96,9 (14)
Межглазничная ширина	29,8 — 38,0 / 34,5 (223)	28,5 — 36,8 / 31,7 (270)	32,0 — 35,9 / 33,4 (23)	27,0 — 33,2 / 30,0 (17)	24,0 — 37,6 / 32,6 (31)	25,0 — 33,2 / 28,9 (15)
Заглазничная ширина	36,7 — 39,3 / 38,7 (223)	36,3 — 43,2 / 39,3 (269)	39,2 — 42,3 / 40,3 (23)	39,0 — 41,2 / 40,0 (17)	35,9 — 44,0 / 39,8 (31)	37,6 — 44,0 / 40,5 (15)
Мастоидная ширина	61,0 — 69,0 / 62,9 (224)	59,0 — 65,2 / 61,9 (269)	60,0 — 67,0 / 61,7 (23)	59,0 — 63,0 / 61,3 (17)	—	—
Ширина в клыках	35,5 — 43,7 / 39,8 (221)	34,3 — 40,1 / 37,2 (261)	38,0 — 41,0 / 39,5 (23)	36,5 — 39,2 / 38,7 (17)	—	—
Ширина между foramen infraorbitales	40,8 — 48,0 / 44,8 (224)	38,3 — 45,7 / 42,3 (267)	42,0 — 46,9 / 44,0 (23)	40,5 — 44,0 / 42,2 (17)	—	—
Длина верхнего зубного ряда	47,1 — 54,6 / 50,6 (225)	45,0 — 50,6 / 47,9 (271)	46,5 — 51,6 / 49,0 (23)	45,7 — 51,0 / 48,6 (17)	42,1 — 53,6 / 49,0 (30)	42,4 — 51,0 / 46,1 (15)

Примечание. В числителе — лимиты, в знаменателе — среднее значение, в скобках — объем выборки.

Таблица 19

Краниологическая характеристика рыси из разных регионов СССР (самцы)

Признаки	Средний Урал		Северо-Восток СССР [95]			Северо-Запад СССР [95]			Закавказье [95]		
	n	*M*±*m*	*n*	*M*+*m*	*t*	*n*	*M*±*m*	*t*	*n*	*M*±*m*	*t*
Наибольшая длина	157	158,0±0,30	8	159,4±1,49	0,90	17	151,2±1,58	4,25	16	143,2±1,64	8,90
Кондилобазальная длина	157	143,1±0,26	8	146,3±1,43	2,17	15	137,7±1,59	3,38	16	130,0±1,70	7,64
Скуловая ширина	158	108,4±0,22	6	116,6±1,41	5,76	16	105,5±0,99	2,84	15	100,1±1,53	5,36
Мастоидная ширина	157	65,2±0,15	6	70,2±0,62	7,92	17	64,5±0,64	0,99	16	61,0±0,74	5,50
Длина нижней челюсти	157	107,3±0,24	8	107,1±1,16	0,19	17	100,5±1,01	6,57	16	94,1±1,22	10,63
Индексы											
основная длина / наибольшая длина	154	0,816±0,0009	6	0,823±0,0039	1,75	17	0,812±0,0028	1,36	16	0,816±0,0021	0
скуловая ширина / наибольшая длина	157	0,686±0,0012	6	0,721±0,0059	5,81	16	0,696±0,0034	2,77	15	0,693±0,0045	1,50
длина твердого неба / основная длина	153	0,461±0,0008	6	0,458±0,0044	0,67	17	0,455±0,0029	1,99	15	0,465±0,0027	1,42
ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	155	0,641±0,0011	8	0,633±0,0070	1,13	14	0,616±0,0053	4,62	16	0,605±0,0049	7,17
межглазничное сужение / основная длина	154	0,270±0,0008	6	0,273±0,0093	0,32	16	0,268±0,0025	0,76	16	0,265±0,0024	1,98

Таблица 20

Краниологическая характеристика рыси из разных регионов СССР (самки)

Признаки	Средний Урал		Северо-Восток СССР [95]			Северо-Запад СССР [95]			Закавказье [95]		
	n	*M±m*	*n*	*M±m*	*t*	*n*	*M±m*	*t*	*n*	*M±m*	*t*
Наибольшая длина	181	147,8±0,25	8	147,8±2,04	0	6	144,9±1,99	1,45	7	139,8±1,92	4,13
Кондилобазальная длина	180	133,1±0,18	8	133,8±1,27	0,55	6	132,2±1,05	0,85	7	126,8±1,66	3,77
Скуловая ширина	181	100,6±0,16	8	104,8±1,50	2,78	6	101,7±1,34	0,82	7	97,7±1,82	1,59
Мастоидная ширина	181	62,1±0,12	8	63,8±0,68	2,46	6	62,0±0,67	0,15	7	59,8±0,93	2,45
Длина нижней челюсти	181	101,3±0,21	10	98,2±1,01	3,01	6	96,4±1,31	3,69	7	91,7±1,26	7,52
Индексы											
основная длина / наибольшая длина	179	0,816±0,0007	6	0,811±0,0071	0,70	6	0,811±0,0077	0,65	7	0,810±0,0034	1,73
скуловая ширина / наибольшая длина	180	0,686±0,0010	7	0,700±0,0074	0,19	6	0,696±0,0101	0,99	7	0,692±0,0070	0,85
длина твердого нёба / основная длина	177	0,462±0,0008	7	0,464±0,0042	0,47	6	0,470±0,0048	1,64	7	0,452±0,0100	1,00
ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	174	0,628±0,0010	9	0,617±0,0073	0,49	6	0,616±0,0069	1,72	7	0,607±0,0074	2,81
межглазничное сужение / основная длина	179	0,268±0,0007	7	0,270±0,0042	0,47	6	0,263±0,0056	0,89	7	0,252±0,0051	3,11

Таблица 21

Общие размеры и основные пропорции черепов рысей из Свердловской области

Признаки	Сеголетки			Годовалые (1+)		
	самцы + самки			самцы		
	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
Наибольшая длина	213	126,9±0,44	5,08	52	154,0±0,44	2,04
Кондилобазальная длина	193	114,9±0,41	4,97	52	138,7±0,36	1,86
Скуловая ширина	218	87,2±0,30	5,01	67	104,0±0,30	2,04
Ширина между foramen infraorbitales	212	37,3±0,14	5,34	52	44,1±0,18	2,97
Мастоидная ширина	213	57,3±0,25	6,39	52	65,0±0,24	2,63
Заглазничная ширина	224	40,5±0,11	4,24	52	39,0±0,25	4,57
Длина верхнего ряда зубов	224	43,7±0,16	5,47	52	50,0±0,17	2,43
Высота черепа	208	52,9±0,10	2,61	49	60,3±0,61	2,30
Индексы						
основная длина / наибольшая длина	202	0,798±0,0010	1,86	52	0,809±0,0013	1,45
скуловая ширина / наибольшая длина	214	0,687±0,0009	1,91	52	0,675±0,0018	1,89
длина твердого нёба / основная длина	204	0,471±0,0007	2,13	52	0,461±0,0015	2,27
ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	195	0,579±0,0024	5,87	49	0,626±0,0018	2,01
межглазничная ширина / основная длина	204	0,253±0,0008	4,28	51	0,265±0,0012	3,29

В отечественной литературе отсутствуют сведения о краниологическом своеобразии уральской рыси. Поэтому в настоящей работе мы попытались сравнить основные краниологические показатели рысей Среднего Урала с аналогичными данными для трех регионов страны, приведенными Е. Н. Матюшкиным [95]. Исследовали взрослых животных — в возрасте двух и более лет.

Анализ данных табл. 19 и 20 свидетельствует о том, что у уральской рыси, как и у рысей Северо-Востока и Северо-Запада СССР, а также из Закавказья [95], четко выражен половой диморфизм размеров черепа. По всем краниологическим показателям, кроме скуловой ширины у самок, уральские рыси достоверно крупнее, чем закавказские. По наибольшей длине черепа, кондилобазальной длине и длине нижней челюсти они ближе к группе рысей с Северо-Востока СССР (хотя самки и отличаются достоверно по ширине нижней челюсти), а по скуловой и мастоидной ширине — к представителям этого вида с Северо-Запада (у самцов различия достоверны).

Годовалые (1+)			Взрослые (2+ и старше)					
самки			самцы			самки		
n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
76	144,7±0,35	2,08	141	158,0±0,38	2,82	166	147,8±0,26	2,29
76	131,0±0,28	1,88	141	143,2±0,30	2,47	164	134,6±0,35	3,33
76	98,7±0,29	2,54	141	108,4±0,26	2,85	166	101,4±0,22	2,83
76	41,8±0,16	3,25	141	45,2±0,12	3,19	164	42,5±0,10	3,14
76	61,8±0,19	2,64	141	65,8±0,26	4,69	166	62,8±0,12	2,50
75	39,8±0,19	4,19	141	38,8±0,15	4,71	166	39,1±0,14	4,68
76	47,7±0,14	2,66	142	50,9±0,12	2,80	167	48,1±0,11	3,01
67	57,2±0,17	2,40	137	61,7±0,13	2,50	152	58,1±0,11	2,26
76	0,811± 0,0013	1,34	139	0,816± 0,0010	1,45	164	0,816± 0,0008	1,27
76	0,682± 0,0015	1,94	141	0,686± 0,0013	2,34	165	0,686± 0,0011	2,12
76	0,464± 0,0010	1,97	137	0,461± 0,0008	2,22	161	0,462± 0,0008	2,72
75	0,615± 0,0017	2,39	137	0,641± 0,0013	2,32	161	0,628± 0,0012	2,39
76	0,261± 0,0012	4,01	138	0,270± 0,0009	4,10	163	0,268± 0,0008	3,99

Достоверных различий в индексах, характеризующих основные пропорции черепа, у уральских рысей по сравнению с особями с Северо-Запада и Северо-Востока СССР не обнаружено (за исключением отношения ширины в клыках к лицевой ширине). Закавказские рыси отличаются от уральских отношением ширины в клыках к лицевой ширине и отношением межглазничного сужения к основной длине (самки).

Таким образом, уральские рыси по большинству изученных признаков занимают промежуточное положение между рысями с Северо-Востока и Северо-Запада страны, при этом по показателям, характеризующим длину черепа, они ближе к первым, а по признакам, связанным с шириной черепа,— ко вторым [86].

Отмеченные различия, скорее всего, отражают географическую изменчивость краниологических показателей. В этом случае краниологические характеристики зверей, обитающих в смежных регионах (при отсутствии естественных границ),

Таблица 22

Общие размеры и основные пропорции черепов рысей из Челябинской области

Признаки	Сеголетки			Годовалые (1+)		
	самцы + самки			самцы		
	n	*M±m*	C_v	*n*	*M±m*	C_v
Наибольшая длина	15	128,8±1,36	3,95	16	153,9±0,81	2,04
Кондилобазальная длина	15	116,6±1,03	3,31	16	138,2±0,91	2,46
Скуловая ширина	15	88,3±0,75	3,18	16	103,2±0,70	2 61
Ширина между foramen infraorbitales	15	37,4±0,29	2,92	16	44,2±0,41	3,60
Мастоидная ширина	15	56,8±0,54	3,57	15	65,0±0,47	2,71
Заглазничная ширина	15	40,8±0,45	4,16	16	38,9±0,50	4,95
Длина верхнего ряда зубов	15	43,9±0,42	3,62	16	50,1±0,40	3,11
Высота черепа	11	56,6±0,71	3,40	16	61,1±0,48	2,94
Индексы						
основная длина / наибольшая длина черепа	15	0,805±0,0045	2,10	16	0,809±0,0026	1,27
скуловая ширина / наибольшая длина	14	0,682±0,0028	1,51	16	0,672±0,0034	1,95
длина твердого нёба / основная длина	15	0,468±0,0031	2,46	16	0,464±0,0032	2,65
ширина в клыках / лицевая ширина (на уровне P^4)	15	0,592±0,0091	5,75	15	0,627±0,0049	2,94
межглазничная ширина / основная длина	15	0,249±0,0032	4,88	16	0,261±0,0022	3,22

должны быть более сходными по сравнению с животными, населяющими отдаленные географические пункты. Так, абсолютные размеры и индексы, характеризующие основные пропорции черепа рысей, добытых на Среднем Урале, практически не отличались от аналогичных показателей животных с Южного Урала (табл. 21, 22). Вероятно, рысей, обитающих в указанных регионах, можно отнести к одной хорологической группировке.

В последнее время становится очевидным, что рациональное ведение охотничьего хозяйства должно базироваться на популяционной основе. Этот тезис теоретически обоснован в исследованиях популяционной экологии животных [163, 164]. Поэтому первостепенное значение приобретает разработка надежных методик для разграничения популяций. К их числу можно отнести метод, предложенный Берри [185, 186]. Он основан

Годовалые (1+)			Взрослые (2+ и старше)					
самки			самцы			самки		
n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v	n	$M \pm m$	C_v
12	144,4±0,81	1,86	14	156,4±1,35	3,11	18	149,7±1,19	3,17
12	130,9±0,91	2,29	14	142,2±1,19	3,01	19	136,6±1,33	4,12
12	98,2±0,55	1,85	14	107,3±1,00	3,38	19	103,7±0,98	4,03
11	41,4±0,24	1,88	14	44,8±0,38	3,04	18	43,1±0,39	3,72
12	60,9±0,29	1,61	14	65,6±0,57	3,01	19	62,7±0,67	4,54
12	39,3±0,63	5,29	14	38,5±0,52	4,84	19	38,7±0,38	4,11
12	47,0±0,39	2,74	14	50,4±0,52	3,74	19	48,7±0,43	3,74
12	56,9±0,37	2,19	14	61,5±0,79	4,65	15	59,2±0,59	4,25
12	0,816±0,0038	1,55	14	0,820±0,0036	1,57	18	0,814±0,0028	1,42
12	0,680±0,0048	2,36	14	0,686±0,0043	2,25	18	0,687±0,0036	2,23
12	0,458±0,0075	1,99	14	0,451±0,0024	1,90	19	0,462±0,0025	2,26
11	0,625±0,0045	2,30	14	0,644±0,0052	2,90	19	0,629±0,0036	2,42
12	0,256±0,0019	2,46	14	0,267±0,0035	4,75	18	0,267±0,0023	3,54

на том, что по некоторым морфологическим признакам удается выделить генетически различные группы животных. Такими признаками могут служить вариации в форме костей черепа и скелета, характер расположения черепных отверстий и их число, наличие дополнительных коренных зубов и др. Подобная форма изменчивости носит название эпигенетического полиморфизма. В ряде работ [179, 180, 42, 149] показано, что проявление эпигенетического полиморфизма по краниологическим показателям не зависит от возраста, а отдельные популяции и микропопуляции довольно четко различаются по частоте встречаемости этой группы признаков.

В нашем распоряжении было 285 черепов рыси со Среднего Урала. При изучении эпигенетического полиморфизма мы учитывали следующие особенности в строении черепа: наличие или

Таблица 23

Изменчивость числа коренных зубов у рыси на Среднем Урале

Пол	0		I		II		III		IV		Всего, экз.
	n	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	
Самки	22	31,3±4,0	6	5,8±2,3	6	5,8±2,3	10	9,7±2,9	81	78,7±4,0	103
Самцы	18	19,5±4,1	3	3,3±1,9	4	4,3±2,1	11	11,9±3,4	74	90,5±4,1	92
Пол не известен	20	22,2±4,4	5	5,6±2,4	9	10,0±3,2	6	6,6±2,6	70	77,8±4,4	90
Всего	60	21,1±2,4	14	4,9±1,3	19	6,7±1,5	27	9,5±1,7	225	78,9±2,4	285

Примечание: 0 — нижние коренные зубы (M_2); *I* — второй нижний коренной зуб (M_2) слева; II — второй нижний коренной зуб (M_2) справа; III — вторые нижние коренные зубы (M_2) есть слева и справа; IV — нет вторых нижних коренных зубов (M_2).

Таблица 24

Изменчивость подглазничного отверстия у рыси на Среднем Урале

Пол	А		Б		В		Г		Всего, экз.
	n	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	
Самки	5	4,9±2,1	1	1,0±1,0	1	1,0±1,0	91	93,1±2,5	103
Самцы	3	3,3±1,9	2	2,2±1,5	3	3,3±1,9	84	91,2±2,9	92
Пол не известен	4	4,4±2,2	2	2,2±1,6	1	1,1±1,1	83	92,3±2,8	90
Всего	12	4,2±1,2	5	1,8±0,8	5	1,8±0,8	263	92,2±1,6	285

Примечание: А — правое подглазничное отверстие разделено перегородкой; Б — левое подглазничное отверстие разделено перегородкой; В — правое и левое подглазничные отверстия разделены перегородками; Г — подглазничные отверстия без перегородок.

отсутствие второго нижнего коренного зуба и некоторые различия в форме подглазничных отверстия (табл. 23, 24). В популяции рыси со Среднего Урала довольно много особей имеют вторые нижние коренные зубы (в нашей выборке — 21±2,4 %), в то время как из 47 просмотренных С. И. Огневым [112] черепов рыси этот признак обнаружен только у двух экземпляров (4,3±2,9 %) на нижних челюстях с обеих сторон. Таким образом, различия в частоте проявления этого признака в указанных выборках достоверны на высоком уровне ($p<0,01$), что может свидетельствовать о своеобразии уральской рыси, и дальнейшие исследования в этом направлении представляются перспективными [29].

Другой рассмотренный нами признак — различия в форме подглазничных отверстий (разделенные и не разделенные хорошо видимой перегородкой) — обнаружен у 22 особей из 285.

Один из распространенных альтернативных признаков при изучении эпигенетического полиморфизма млекопитающих — наличие или отсутствие брегматической косточки. Она была обнаружена у различных видов млекопитающих (Schultz, 1923, цит. по [219]). В результате анализа коллекции черепов рыжей рыси, хранящихся в Национальном музее США, брегматические кости обнаружены у 279 из 1790 черепов (15,5 %). Кроме того, в Северной Америке частота встречаемости брегматической кости у рыжей рыси была разной для каждой из популяций [219]. Поэтому при рассмотрении коллекции черепов рыси со Среднего Урала мы обратили особое внимание на этот признак. Оказалось, что брегматическая косточка есть только у одного черепа рыси из 800 просмотренных.

Приведенные выше данные мы рассматриваем как необходимый этап на пути изучения эпигенетического полиморфизма рыси, что может способствовать решению ряда вопросов популяционной экологии этого вида.

Глава 3

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

3.1. ЗАГОТОВКИ, ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И РЕЗУЛЬТАТЫ УЧЕТОВ ЧИСЛЕННОСТИ

Как было впервые показано С. А. Северцовым [129], тип динамики численности — видовое приспособительное свойство. Каждый вид животных имеет свой тип динамики населения, который и определяет его взаимодействие со средой. Позднее положение о связи динамики численности вида или его хорологических подразделений (популяций) со средой было подтверждено многими авторами [69, 102, 103, 162, 105].

Поскольку в охотоведении утвердилось мнение, что основным, элементарным объектом промысла является популяция [164], возник вопрос о ее границах. В популяционной экологии это одна из наиболее сложных проблем, так как, с одной стороны, для изучения особенностей популяции необходимо четкое представление о ее границах, с другой — четких границ у популяций нет и это одно из ее основных свойств. Вид, хотя и расчленен на множество частей (популяций), существует тем не менее как целостная система. Необходимо поэтому найти признак, который бы позволял судить о популяционной структуре вида. Таким критерием может быть динамика численности, хорошо подчеркивающая своеобразие, а отсюда и самостоятельность популяции [162, 103, 104, 106].

Естественно, что для изучения динамики численности вида необходим материал за большой промежуток времени. Для промысловых животных единственным доступным и объективным показателем, отражающим изменение численности, является динамика заготовок. Статистикой заготовок часто пользуются при изучении особенностей пространственного распределения промысловых видов [41, 64, 150, 107, 68, 99, 23] и выяснения общей картины динамики численности [106]. Например, на белке [158, 5, 6, 45, 101] показано, что динамика заготовок в основном достоверно отражает общее состояние численности. Следует, однако, отметить, что сами по себе заготовки промысловых видов животных могут быть не совсем адекватны истинному движению их численности из-за того, что интенсивность

Таблица 25

Численность и заготовка промысловых животных в притагильской части Урала [172], экз.

Вид	Годы							
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
Заяц-беляк	6200* / 218	9500 / 478	8000 / 271	9000 / 340	9100 / 504	9380 / 653	9500 / 530	8800 / 900
Лось	200 / 20	220 / 21	260 / 26	300 / 30	370 / 36	370 / 37	380 / 38	410 / 40
Рысь	100 / 13	86 / 9	63 / 10	77 / 8	60 / 5	60 / 4	38 / 4	41 / 5
Глухарь	—	—	2200 / 201	6740 / 377	8010 / 380	7740 / 333	9760 / 375	9560 / 412
Тетерев	—	2230 / 316	4360 / 584	10250 / 806	10020 / 631	11140 / 425	10550 / 514	10350 / 895
Рябчик	6720 / 800	8840 / 1030	17030 / 1210	18940 / 1380	20670 / 1300	19620 / 1510	16140 / 1810	15370 / 2000

* В числителе — данные учета численности, в знаменателе — заготовки.

промысла может меняться в разные годы по разным причинам. Кроме того, часть добытых шкур может поступать в незаконную продажу и, таким образом, не учитываться при анализе заготовок.

Чтобы определить возможность использования заготовок рыси по Свердловской области для оценки ее численности, мы сопоставили изменение величины заготовок с колебаниями численности зверя по данным зимнего учета. Эта работа проводилась в течение восьми лет с 1970 по 1977 г. в Притагильской части Урала на территории шести спортивно-охотничьих хозяйств общей площадью около 300 тыс. га. В установленные сроки различными методами (включая применение авиации) проводился учет шести видов основных охотничье-промысловых животных. Контроль за отстрелом осуществлялся по анализу путевок, данных райзаготконтор и специальных анкет [172]. Анализ полученных данных (табл. 25) показывает, что результаты добычи рыси и других видов промысловых животных скоррелированы с оценками их численности, полученными при проведении учетных работ.

По данным ежегодного учета численности рыси, проводимого Управлением охотничье-промыслового хозяйства при Свердловском облисполкоме и Областным обществом охотников и рыболовов по белой тропе комбинированным методом, в области в среднем за 10 лет (с 1962 по 1971 г.) насчитывалось 2170 особей. Колебания по годам составляли от 1200 экз. в 1962 г.

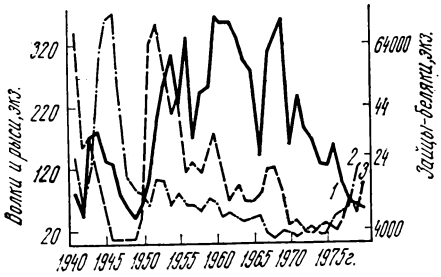


Рис. 10. Заготовки рыси (*1*), волка (*2*) и зайца-беляка (*3*) в Свердловской области.

до 4100 в 1967 г. Мы считаем, что верхний предел численности явно завышен. Даже численность рыси в 3600 особей, учтенных на 1 апреля 1966 г., А. А. Слудский [132] считает завышенной.

С 1962 по 1971 г. в Свердловской области ежегодно добывалось приблизительно 13 % от общей численности рыси, определенной по данным зимнего учета. В общесоюзном масштабе заготовки этого вида в области в среднем за 38 лет (с 1934 по 1971 г.) составили 5 % с колебаниями по годам от 1 % в 1949 г. до 10 % в 1969 г. [118]. По данным М. Я. Марвина [91], с 1952 по 1961 г. в пушных заготовках на Среднем Урале рысь в количественном отношении занимала 16-е место и 12-е — по стоимости. В следующее десятилетие (с 1962 по 1971 г.), по устному сообщению начальника Управления охотничье-промыслового хозяйства А. А. Киселева, рысь в заготовках по области как по числу сдаваемых шкур, так и по их стоимости занимала 10-е место. С 1972 по 1981 г. рысь по количеству сдаваемых шкур стояла на 11-м месте, а по их стоимости — на 10-м.

Полученные нами данные позволяют сопоставить динамику заготовок рыси и зайца-беляка (который, как будет показано в главе 4, является основным объектом ее питания) за большой промежуток времени. Данные по заготовкам этих видов за период с 1944 по 1981 г. (рис. 10) указывают на восьмилетний цикл «вспышек» заготовок зайца-беляка. В некоторые периоды наблюдается прямая связь между объемом заготовок рыси и зайца-беляка. Связь численности канадской рыси с численностью американского зайца-беляка — хорошо известный факт, вошедший в учебники по экологии как классический пример поведения системы «хищник — жертва» [129]. Интенсивность размножения и выживаемость молодняка канадской рыси прямо пропорциональны численности зайцев [221]. Автор полагает, что для успешного размножения рыси нужен определенный («критический») минимум численности зайца. При этом следует иметь в виду, что численность рыси может увеличиваться и при низком уровне численности зайца-беляка [177].

Влияние плотности зайца-беляка и других видов животных на динамику численности и демографические характерстики рыси на Среднем Урале будет рассмотрено в главе 4, в данном разделе мы рассмотрим лишь некоторые стороны этого вопроса.

По данным заготовок рыси за 25 лет (с 1947 по 1971 г.) в

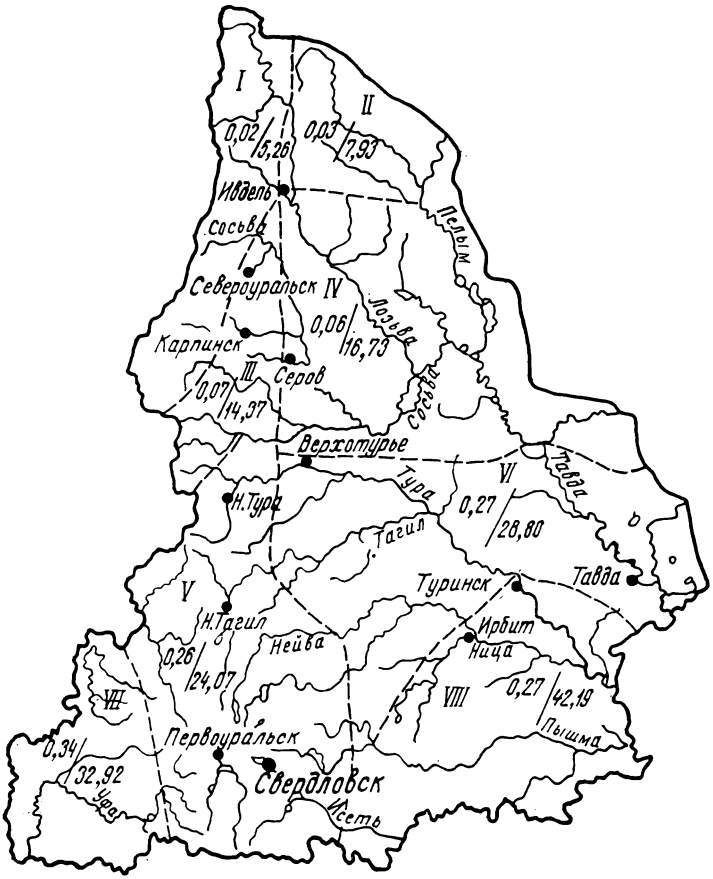


Рис. 11. «Урожайность» рыси (в числителе) и зайца-беляка (в знаменателе) в пересчете на 10 000 га лесопокрытой площади в Свердловской области.

I — пояс северной тайги; *II* — подзона северной тайги; *III* — подпояс средней тайги; *IV* — подзона средней тайги; *V* — подпояс южной тайги; *VI* — подзона южной тайги; *VII* — южная подзона широколиственных и хвойных лесов; *VIII* — подзона предлесостепных сосново-березовых лесов.

пересчете на 10 000 га площади леса нами была определена средняя «урожайность» этого вида для основных лесорастительных группировок Свердловской области, выделенных по Б. П. Колесникову и В. И. Прокаеву [54]. На рис. 11 приведены также величины, показывающие среднюю «урожайность» (выход заготовленных шкурок на 10 000 га лесопокрытой площади) зайца-беляка за 21 год (с 1951 по 1971 г.). Анализ данных показывает, что заготовки рыси колеблются от 0,02 до 0,34 экз. на 10 000 га лесопокрытой площади и хорошо согласуются с материалами А. Д. Поляковой [120], рассчитавшей аналогичные показатели для средней полосы РСФСР (0,05—0,31 экз. на

Таблица 26

Распределение зайца-беляка и рыси (экз. на 1000 га) по типам угодий в горнотаежной части Среднего Урала [78]

Тип охотничьего угодья	Заяц-беляк	Рысь
Сосняки мшистые	15	0,1
Темнохвойные мшистые	16	0,15
Темнохвойные заболоченные	28	0,2
Лиственные разнотравные	56	0,6
Молодняки смешанные	63	0,3

10 000 га леса). Видно также, что «урожайность» рыси снижается в направлении с юга на север области. Это может быть следствием как реальных изменений плотности хищника, так и того, что его промысел в северной части региона менее интенсивен, чем в южной. Поэтому мы сопоставили число добытых зверей с количеством охотников, регулярно ведущих промысел рыси в различных районах области, и установили, что в северных районах одна рысь приходится на значительно большее число охотников (Ивдельский район — на 234, Серовский — на 237), чем в южных (Шалинский — на 42, Ачитский — на 62). Таким образом, приведенные на рис. 11 величины отражают размещение и численность рыси в области.

Это подтверждают и средние цифры заготовок зайца-беляка (главного объекта питания рыси на Урале) за 21 год (с 1951 по 1971 г.). Из карты-схемы видно, что с севера на юг происходит увеличение заготовок этого зверька, а среднее количество заготовок рыси и зайца-беляка в пересчете на 10 000 га лесопокрытой площади хорошо скоррелировано ($r=0{,}90$; $n=8$, $p<0{,}01$), т. е. рыси добывается больше там, где больше зайца-беляка. Среднее количество заготовок рыси равно 0,165 шт/год на 10 000 га леса, а зайца-беляка — 21,53 шт/год [70]. Связь численности зайца-беляка и рыси в Свердловской области выявляется и при анализе данных по стациальному размещению этих видов, полученных с помощью учетов площадно-комбинированным методом [98] за период с 1968 по 1972 г. в горнотаежной части Среднего Урала (табл. 26).

На увеличение численности рыси с севера на юг указывают и относительные учеты ее по белой тропе в заповедниках «Денежкин Камень» и «Висим»: с 1957 по 1959 г. в среднем на 10 км маршрута в первом отмечалось по 0,2 следа, а во втором — 0,8 следа, т. е. в четыре раза больше. На низкую численность рыси в заповеднике «Денежкин Камень» указывает Л. А. Исаев [40]: за два года (1948—1949 гг.) наблюдатели видели лишь несколько одиночных следов у Уральского хребта и около пос. Сольва. Один след рыси за месяц полевых работ в бассейне Сосьвы и Лозьвы в марте 1950 г. видел А. А. Наси-

мович (цит. по [20]). О постоянном пребывании в заповеднике «Денежкин Камень» обычно двух и лишь в редкие годы — четырех рысей говорит С. И. Чернявская [160]. За период 1940—1950 гг. Л. М. Цецевинский, а с 1953 по 1970 г. Н. Б. Полузадов (устное сообщение) в Лявдинском соболино-бобровом государственном заказнике отмечали только единичные заходы рыси. На очень низкую численность рыси (2—3 следа за зиму) в Северном Зауралье, бывшем Кондо-Сосьвинском заповеднике, и на территории, прилегающей к нему, еще в сороковые годы указывал В. В. Раевский [123 а]. Это также подтверждает наше предположение о более высокой численности рыси в южных районах Свердловской области. П. Б. Юргенсон [177] подчеркивал, что для фауны среднерусского леса рысь была очень типичным элементом, более типичным, чем для северной тайги. Кроме того, имеются сведения [53] о том, что в антропогенной зоне численность рыси увеличивается по сравнению с темнохвойной тайгой.

Общее количество заготовленных в Свердловской области рысей за период наших наблюдений (с 1966 по 1980 г.) сильно снизилось (см. рис. 10). По всей вероятности, это снижение отражает действительное уменьшение численности, так как отток добытых рысей в незаконную продажу невелик по сравнению с более мелкими видами пушных зверей. По мнению Н. В. Меньковой [96], величина такого оттока не превышает 25 % от всех рысей, а наши расчеты по формуле В. С. Смирнова [137] дают среднюю величину оседания порядка 10 %. Общая тенденция снижения уровня заготовок во времени хорошо описывается экспоненциальным уравнением ($r=-0{,}92$; $p<0{,}001$):

$$Y=438{,}413 \exp(-0{,}135 \cdot X).$$

Если средняя скорость изменения объема заготовок рыси совпадает со средней скоростью изменения ее численности, то показатель степени этого уравнения $a=-0{,}135$ равен удельной скорости изменения популяции (r) за рассматриваемый период [56].

Для определения пространственных особенностей динамики численности рыси на Среднем Урале мы взяли математический метод распознавания образов [37], ранее использованный для аналогичной работы по белке [100, 133]. В основу расчетов положены материалы заготовок шкурок рыси за период 1945—1975 гг. в 34 районах области. Математически это означает, что любой район может быть представлен в виде n-мерного вектора, каждая из компонент которого соответствует конкретному уровню заготовок за определенный год.

Предположим, что в нашем распоряжении имеются данные по уровням заготовок для k районов за n лет. Обозначим через R^n действительное n-мерное пространство точек X с координатами (X_1, X_2, $X_3 \ldots$, X_n), где X_i — величины заготовок в каждый из n лет. Совокупности годовых заготовок для каждого из

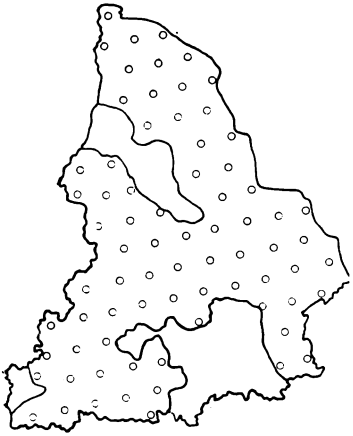


Рис. 12. Пространственная группировка рыси в Свердловской области, выделенная по динамике ее заготовок методом распознавания образов (кружочки — районы со сходным характером динамики заготовок).
Объяснения см. в тексте.

n районов определяют векторы a_1, a_2, a_3, ..., a_k. Задача определения пространственной структуры вида может сводиться к таксономии множества:

$$\frac{a_1}{(a_1)}, \frac{a_2}{(a_2)}, \ldots, \frac{a_k}{(a_k)},$$

где (a_i) — норма вектора, определяемая как максимальный уровень заготовок в k-м районе за все n лет. В результате районы со схожим характером колебаний численности в рассматриваемом нами n-мерном пространстве будут располагаться близкими группами. Пространственная дифференцировка вида по характеру изменения численности (заготовок) рыси в отдельных районах производилась на ЭВМ БЭСМ-6 по специальной программе, составленной В. Д. Мазуровым и А. И. Смирновым в Институте математики и механики УНЦ АН СССР. Метод гарантирует достаточно надежные результаты при условии, если временной интервал равен или близок количеству районов, подлежащих обработке (в нашем случае это положение реализовано четко: взяты заготовки за 31 год по 34 районам области). Анализ полученных данных (рис. 12) показал, что в пределах Свердловской области существует одна группировка с единым ритмом изменения численности, охватывающая почти все районы области [83].

3.2. АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПРОМЫСЛОВЫХ ПРОБ

Для анализа половозрастной структуры популяций крупных промысловых животных обычно используют данные, полученные в результате изучения выборок из числа добытых за определенный период времени особей. В литературе описан ряд процедур, позволяющих по этим данным оценить такие важные демографические параметры популяции, как смертность, возрастное распределение, соотношение полов, а также некоторые другие [151, 113, 56, 123, 117, 141, 142 и др.].

В этом разделе мы проанализируем материалы проб рыси из Свердловской области за 14 промысловых сезонов (с 1966 по 1980 г.). В нашем распоряжении было 665 черепов, принадле-

Таблица 27

Половозрастной состав промысловой пробы рыси, собранной в Свердловской области за 14 промысловых сезонов (с 1966 по 1980 г.)

Возрастной класс, лет	Самки			Самцы			R_x	χ^2
	n	$f_x \pm m_f$	$\overline{B}_x$	n	$f_x \pm m_f$	$\overline{B}_x$		
0+	147	37,5±2,4	0,524	82	29,8±2,8	0,622	0,56	18,55
1+	77	19,7±2,0	0,532	51	18,6±2,4	0,804	0,66	5,28
2+	41	10,5±1,6	0,659	41	15,0±2,2	0,634	1,00	0,0
3+	27	6,9±1,3	0,926	26	9,5±1,8	0,769	0,96	0,02
4+	25	6,4±1,2	0,840	20	7,3±1,6	0,750	0,80	0,56
5+	21	5,4±1,1	0,714	15	5,5±1,4	0,867	0,71	1,00
6+	15	3,8±1,0	0,733	13	4,7±1,3	0,692	0,87	0,14
7+	11	2,8±0,8	0,636	9	3,3±1,1	0,778	0,82	0,20
8+	7	1,8±0,7	1,000	7	2,6±1,0	0,429	1,00	0,00
9+	7	1,8±0,7	0,286	3	1,1±0,6	1,000	0,43	1,60
10+	2	0,5±0,4	1,000	3	1,1±0,6	0,333	1,50	0,20
11+	2	0,5±0,4	1,500	1	0,4±0,4	3,00	0,50	0,33
12+	3	0,8±0,5	0,667	3	1,1±0,6	—	1,00	0,00
13+	2	0,5±0,4	1,500	—	—	—	—	—
14+	3	0,8±0,5	0,333	—	—	—	—	—
15+	1	0,3±0,3	—	—	—	—	—	—
Общая	391	100,0	—	274	100,0	—	0,70	20,58

Примечание. n — количество особей (экз.); f_x — доля особей данного вида в общем количестве животных данного пола (%); m_f — ее ошибка; $\overline{B}_x$ — наблюдаемый показатель выживаемости; R_x — соотношение полов в данном возрастном классе (самцы: самки); χ^2 — критерий достоверности отличий R_x от 1,00.

жавших особям известного пола, абсолютный возраст которых был определен с точностью до года (см. раздел 1.1). Суммарные данные по возрастному составу и соотношению полов в полученной выборке приведены в табл. 27. Самой многочисленной возрастной группой были сеголетки, причем среди них с высокой степенью достоверности преобладали самки ($p<0{,}001$), так же как и среди годовалых животных ($p<0{,}025$). При переходе от возрастного класса 0+ лет к классу 1+ лет сдвиг в соотношении полов уменьшался ($R_x=0{,}56$ и 0,66 соответственно). У более старших животных соотношение полов не отличалось достоверно от 1:1. Поскольку неполовозрелые особи (возраста 0+ и 1+ лет) составляли более половины (53,5 %) выборки, в общем соотношение полов в выборке оказалось достоверно ($p<0{,}001$) сдвинуто в пользу самок. Преобладание самок среди новорожденных и сеголеток, а также соотношение полов, близкое 1:1, среди взрослых характерно и для рысей Северо-Запада СССР [27]. Животные старше 9+ лет составляли всего 4,5 % нашей выборки.

Распределение особей по возрастным классам в промысловых выборках отражает их распределение в популяции [56].

Поэтому в табл. 27 приведены величины $\overline{B}_x$, рассчитываемые как отношение количества особей возраста $x+1$ к числу животных возраста x: $\overline{B}_x = n_{x+1}/n_x$. Этот показатель пропорционален наблюдаемому значению выживаемости в интервале возрастов от x до $x+1$, так как он отражает истинное соотношение численностей соседних возрастных классов в популяции ($\widehat{B}_x$), равное $\widetilde{B}_x = S_{x+1}/S_x$, где S_x и S_{x+1} — численности возрастных классов x и $x+1$, отнесенные к численности младшего возрастного класса (0+ лет), принимаемой за единицу. В зарубежной литературе величину S_x принято называть возрастным распределением. Если скорость роста популяции в течение некоторого времени достаточно постоянна, то величина S_x связана с выживаемостью l_x (которая представляет собой вероятность дожить до возраста x или, иными словами, долю доживающих до возраста x особей младшего возрастного класса) и представлена соотношением $S_x = l_x \cdot e^{-rx}$, или $S_x = l_x/\lambda^x$, где r — удельная скорость роста популяции, а $\lambda = e^r$ — конечная скорость роста популяции (во сколько раз изменится численность популяции в единицу времени — обычно за год). Удельная выживаемость P_x, трактуемая как вероятность того, что особь возраста x доживет до возраста $x+1$, связана с величиной l_x [56]:

$$P_x = l_{x+1}/l_x$$

Таким образом, величина $\widetilde{B}_x$ представляет собой удельную выживаемость, деленную на скорость роста популяции: $\widetilde{B}_x = P_x/\lambda$. В стабильной популяции $\widetilde{B}_x = P_x$, в других случаях величина $\widetilde{B}_x$ прямо пропорциональна удельной выживаемости P_x и обратно — скорости роста (если численность популяции снижается, то $\widetilde{B}_x > P_x$, если растет, то $\widetilde{B}_x < P_x$). В дальнейшем в целях упрощения величину $\widetilde{B}_x$ будем называть «истинным показателем выживаемости» (находится расчетным путем, как будет показано ниже), а наблюдаемую величину $\overline{B}_x$ — «наблюдаемым показателем выживаемости».

Как видно из табл. 27, величина $\overline{B}_x$ довольно сильно колеблется, особенно в старших возрастных классах. Для нахождения истинного значения показателя выживаемости необходимо избавиться от случайных флуктуаций с помощью какой-либо из математических процедур сглаживания возрастных рядов [56, 141, 142].

Обратим внимание на тот факт, что величина $\overline{B}_x$ скачкообразно снижается в возрастном интервале, который предположительно можно считать граничным между возрастами зрелости и старости: у самок минимальное значение $\overline{B}_x = 0{,}286$ наблюдается в возрастном интервале от 9+ до 10+ лет, а у самцов ее

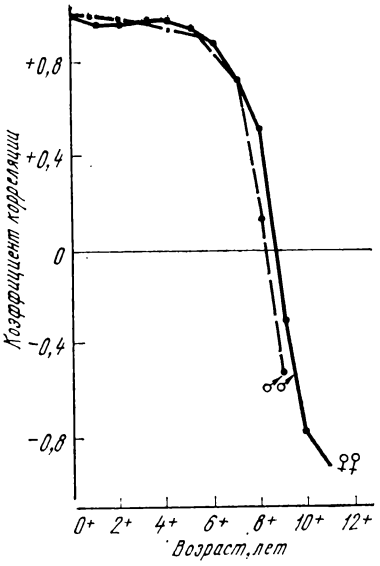


Рис. 13. Изменение корреляции количества особей рыси в соседних возрастных классах при рассмотрении возрастных рядов разной длины (по оси абсцисс отложены возрастные классы, начинающие возрастной ряд, для которого рассчитывался сериальный коэффициент корреляции со сдвигом на один класс).

резкое уменьшение ($\overline{B}_x = 0{,}429$) приходится на интервал от 8+ до 9+ лет (см. табл. 27). В старших возрастных классах достоверная положительная связь числа особей в двух соседних возрастных классах отсутствует; резкий переход от высоких положительных значений коэффициента корреляции в рядах, содержащих младших особей, к недостоверным отрицательным в рядах, состоящих только из старших животных, приходится как раз на упомянутые возрастные интервалы (рис. 13). Можно предположить, что возраст 9+ для самок и 8+ для самцов является критическим — при переходе из репродуктивного ряда популяции в группу неразмножающихся «стариков» смертность сильно повышается, а численность старших особей значительно сокращается. Вероятность попадания выживших особей в промысловую выборку мала в силу их немногочисленности, а их доля в пробах подвержена сильным случайным колебаниям. Из табл. 27 видно, что процент особей старших возрастных классов от общего числа рысей того или другого пола не отличается достоверно от нуля. По-видимому, животные старших возрастов, составляющие очень небольшую часть популяции, не играют в ее динамике сколько-нибудь существенной роли, и при дальнейшем анализе промысловых проб рыси ими можно пренебречь [142].

Для сглаживания возрастных распределений Коли [56] рекомендует два способа — логарифмически-полиноминальную и пробит-регрессии. С помощью данных методов можно аппроксимировать возрастные распределения гладкими кривыми, не делая заранее никаких предположений о зависимости смертности (и, соответственно, выживаемости) от возраста. Несмотря на то, что последнее обстоятельство удобно, такой подход является искусственным: он не учитывает биологической специфики различных возрастных группировок животных. В. С. Смирнов [141, 142] разработал биологически обоснованную процедуру

нахождения истинных возрастных распределений по данным промысловых выборок. В соответствии с этой процедурой вначале нужно отыскать в имеющемся возрастном ряду те классы, в которых наблюдаемая выживаемость случайно колеблется вокруг некоторого среднего значения. Такая последовательность возрастных классов будет представлять в общем возрастном ряду участок, на котором численность от класса к классу убывает в геометрической прогрессии. Обычно эта зависимость характерна для половозрелых особей, составляющих репродуктивное ядро популяции. Нарушение геометрической прогрессии в убывании численности от возраста к возрасту может наблюдаться у неполовозрелых и старых особей, выживаемость которых существенно отличается от выживаемости зрелых животных.

Для доказательства того, что в некотором интервале возрастов численность убывает в геометрической прогрессии, т. е. выживаемость имеет постоянное значение, В. С. Смирнов [141, 142] предлагает использовать критерий хи-квадрат Пирсона. Сначала для произвольно взятого интервала возрастов рассчитывается средняя геометрическая из наблюдаемых значений $\bar{B}_x$, а затем в соответствии с ней строится теоретически ожидаемый возрастной ряд (исходя из равенства суммарных численностей в наблюдаемом и ожидаемом рядах). Путем перебора различных возрастных рядов итеративным способом находится такая последовательность возрастных классов, сравнение которой с ожидаемым рядом дает наименьшую величину χ^2 (естественно, эта величина не должна превышать критического значения хи-квадрат для заданного уровня достоверности).

Мы применили эту процедуру для анализа нашего материала. Минимальные значения χ^2 при сравнении наблюдаемых возрастных распределений с теоретически ожидаемыми обнаружили для самок в возрастном интервале от 2+ до 9+ лет ($\chi^2=1{,}52$; $n=8$; $P>0{,}975$), а для самцов — в интервале от 1+ до 8+ лет ($\chi^2=0{,}87$; $n=8$; $P>0{,}995$). Таким образом, можно достаточно уверенно сказать, что в указанных возрастных интервалах выживаемость рыси постоянна. Для самок значение истинной величины показателя выживаемости $\bar{B}_x$ равно 0,777, для самцов — 0,753.

Нарушение геометрической прогрессии в убывании числа особей с возрастом для молодых рысей (особенно заметное среди самок) может быть вызвано тем, что они добываются избирательно, т. е. вероятность их добычи выше, чем взрослых животных. Явление избирательности промысла на молодых особей отмечено для целого ряда промысловых видов хищных млекопитающих [58, 138].

Расчет показателя выживаемости для избирательно добываемых групп можно произвести, если известно его значение для

следующих возрастных классов. Формула такого расчета предложена В. С. Смирновым [142]:

$$\widetilde{B}_x = \frac{\bar{B}_x}{\bar{B}_x + 1 - \widetilde{B}_{x+1}},$$

где $\widetilde{B}_x$ и $\widetilde{B}_{x+1}$ — истинные показатели выживаемости для возрастных классов x и $x+1$, а $\bar{B}_x$ — наблюдаемая величина показателя выживаемости в классе x.

Поскольку величины $\widetilde{B}_x$ для взрослых рысей известны, то по данной формуле можно определить значения этого показателя для молодых животных. Для самок возраста 1+ лет истинная величина $\widetilde{B}_x$ равна 0,705, что выше наблюдаемой в 1,3 раза, для самок-сеголеток она равна 0,640 (в 1,2 раза выше наблюдаемого значения), а для прибылых самцов — 0,716 (в 1,15 раза выше наблюдаемого).

Таким образом, по данным распределения животных по возрастам в промысловой пробе мы можем сопоставить истинные значения удельной выживаемости разных половозрастных групп в популяции рыси Среднего Урала. Наиболее низка выживаемость молодых самок, наиболее высока — взрослых самок. По всей вероятности, для такого интенсивно опромышляемого вида, как рысь, основным фактором смертности является промысел, и снижение выживаемости самок по сравнению с другими половозрастными группировками вызвано избирательностью ее промысла.

Наличие даже небольшой избирательности добычи молодых самок свидетельствует и о том, что в младших возрастных группах соотношение полов в выборке (табл. 27) не полностью соответствует истинному соотношению полов в природной популяции. Вычислив с учетом избирательности промысла показатели выживаемости, можно рассчитать ожидаемую численность зверей в младших возрастных группах, которая будет отличаться от наблюдаемой (см. табл. 27). Например, количество самок возраста 2+ равно 41 экз. Поделив эту величину на показатель выживаемости в интервале от 1+ до 2+ лет ($\widetilde{B}_x = 0{,}705$), мы получим ожидаемое (в случае отсутствия избирательности добычи) число самок возраста 1+ лет, равное 58 экз. Аналогично ожидаемое число самок возраста 0+ лет составит 91 экз., а самцов-сеголеток — 71 экз. Истинное соотношение полов среди особей возраста 0+ окажется равным 0,78, что в 1,4 раза больше, чем в промысловой выборке. Хотя соотношение полов среди молодых рысей и сдвинуто в сторону самок, величина этого сдвига не так велика, как это можно было принять, опираясь на цифры, характеризующие промысловую пробу.

Приведенные выше расчеты позволили оценить истинные возрастные распределения в популяции рыси, а также соотношения полов в разных возрастных классах (табл. 28). Судя по

Таблица 28

Возрастное распределение и соотношения полов в популяции рыси за период 1966—1980 гг.

Возрастной класс, лет	Самки		Самцы		Оба пола	
	$\widetilde{B}_x$	S_x	$\widetilde{B}_x$	S_x	S_x	R_x
0+	0,640	1,000	0,716	1,000	1,000	0,78
1+	0,705	0,640	0,753	0,716	0,673	0,87
2+	0,777	0,451	0,753	0,539	0,489	0,93
3+	0,777	0,350	0,753	0,406	0,374	0,90
4+	0,777	0,272	0,753	0,306	0,287	0,88
5+	0,777	0,211	0,753	0,230	0,219	0,85
6+	0,777	0,164	0,753	0,173	0,168	0,82
7+	0,777	0,127	0,753	0,130	0,127	0,80
8+	0,777	0,099	—	0,098	0,099	0,78

Примечание. Возрастные классы 9+ лет и старше не рассматриваются. $\widetilde{B}_x$ — показатель выживаемости; S_x — возрастное распределение (в долях к численности класса 0+, принимаемой за единицу); R_x — соотношение полов (самцы: самки).

заготовкам этого хищника, в период наших исследований на Среднем Урале происходило снижение численности рыси (см. рис. 10). Поэтому следует ожидать, что найденные нами значения $\widetilde{B}_x$ выше, чем соответствующие значения истинной удельной выживаемости P_x. По-видимому, общая тенденция снижения численности рыси довольно хорошо описывается уравнением, приведенным на стр. 61, однако вычисленную по данным добычи рыси скорость изменения заготовок этого вида ($r = -0{,}135$) нельзя с уверенностью использовать для вычисления P_x. Скорость изменения заготовок может не соответствовать в точности средней скорости снижения численности популяции, так как интенсивность промысла и отток шкур рыси в незаконную продажу могут со временем изменяться.

Оценки демографических параметров популяции рыси Среднего Урала, приведенные в табл. 28, характеризуют лишь средние значения этих параметров за период сбора фактического материала (1966—1980 гг.). В то же время объем заготовок рыси с 1966 по 1980 г. претерпевал значительные колебания. Если количество добытых зверей тесно связано с их численностью, то эти колебания отражают действительные флуктуации численности. Однако колебания заготовок могут в точности не совпадать с колебаниями численности, так как их объем в значительной степени определяется также и интенсивностью промысла, которая в разные годы по различным причинам может быть неодинаковой. В среднем за рассматриваемый период количество добываемых за один промысловый сезон рысей снижается примерно на 12,6 %. Мы рассчитали ожидаемые количества заго-

Таблица 29

Изменения объема заготовок и доли сеголеток в промысловых пробах за 14 сезонов (Средний Урал)

Сезон,	Объем пробы, экз.	Количество молодых		Объем заготовок	Доля сеголеток	Совпадение направления изменений
		экз.	%	% от пробы предыдущего сезона		
1966/67	16	6	37,5±12,1	—	—	—
1967/68	18	6	33,3±11,1	87,7	88,8	+
1968/69	114	46	40,4±4,6	147,4	121,3	+
1969/70	92	30	32,6±4,9	42,6	80,7	+
1970/71	88	35	39,8±5,2	142,4	122,1	+
1971/72	58	20	34,5±6,2	74,8	86,7	+
1972/73	34	11	32,3±8,0	81,6	93,6	+
1973/74	35	11	31,4±7,8	81,9	97,2	+
1974/75	41	14	34,1±7,4	105,3	108,6	+
1975/76	50	12	24,0±6,0	138,4	70,4	—
1976/77	58	13	22,4±5,5	60,7	93,3	+
1977/78	16	5	31,3±11,6	54,3	138,7	—
1978/79	26	14	53,8±9,8	122,2	171,9	+
1979/80	19	6	31,6±10,7	72,7	58,7	+

Примечание. (+) — направления изменений объема заготовок и доли сеголеток в пробах совпадают; (—) — направления изменений заготовок и доли сеголеток противоположны.

Таблица 30

Избирательность различных способов добычи рыси на Среднем Урале

Возраст, лет	Пол	Способ добычи					
		отстрел		отлов капканом		отлов петлей	
		экз.	%	экз.	%	экз.	%
0+	Самки	33	67,3±6,7	14	28,6±6,5	2	4,1±2,8
	Самцы	11	61,1±11,5	3	16,7±8,8	4	22,2±9,8
	Пол не определен	28	84,8±6,2	4	12,1±5,7	1	3,0±3,0
	Всего	72	72,0±4,5	21	21,0±4,1	7	7,0±2,6
1++	Самки	18	33,3±6,4	32	59,3±6,7	4	7,4±3,6
	Самцы	20	27,0±5,2	48	64,9±5,5	6	8,1±3,2
	Пол не определен	24	42,1±6,5	29	50,9±6,6	4	7,0±3,4
	Всего	62	33,5±3,5	109	58,9±3,6	14	7,6±1,9

тавливаемых рысей и после коррекции полученных значений с учетом суммарного числа добытых за рассматриваемый период животных сравнили их с фактическими при помощи критерия хи-квадрат, что позволяет с уверенностью считать колебания объема заготовок выходящими за пределы случайных отклонений ($\chi^2=166{,}69$; $n=14$; $\bar{p}<0{,}001$).

Если одним из главных факторов смертности рыси в условиях Среднего Урала является промысел, а его интенсивность достаточно постоянна, то увеличение или снижение численности этого вида должно определяться главным образом величиной пополнения популяции за счет прибылых особей. Последнюю можно оценить по доле молодых зверей в промысловых пробах, взятых в разные годы. Тогда повышение численности будет сопровождаться увеличением доли сеголеток в пробе, а снижение — ее уменьшением. В табл. 29 приведены данные, показывающие относительные изменения объема заготовок рыси от одного промыслового сезона к другому, а также соответствующие изменения процента сеголеток в промысловых выборках. Если рассматривать весь период с 1966 по 1980 г., то достоверной корреляции этих показателей не выявляется ($r=0{,}32$; $n=13$). Однако в общем направление изменений объема заготовок от сезона к сезону совпадает с направлением изменений процента сеголеток в выборках, что доказывается при помощи непараметрического критерия знаков ($p<0{,}05$). Кроме того, за первые девять лет (с 1966 по 1975 г.) коэффициент корреляции данных величин высок и с большой степенью достоверности отличается от нуля ($r=0{,}96$; $n=9$; $p<0{,}01$).

Вероятно, в последние годы рассматриваемого периода колебания интенсивности промысла возросли, и колебания объема заготовок рыси в большей степени определялись изменениями в степени опромышления ее популяции, чем флуктуациями численности хищника. Исходя из данного предположения, можно заключить, что, например, в промысловый сезон 1974/75 гг. интенсивность добычи рыси возросла по сравнению с предыдущим сезоном, поскольку количество заготовленных шкур увеличилось, а доля сеголеток уменьшилась. Интенсивность промысла рыси в сезон 1977/78 гг., наоборот, снизилась по сравнению с сезоном 1976/77 гг., так как увеличение процента молодых особей в промысловой выборке сопровождалось снижением числа добытых зверей.

Приведенный в данном разделе анализ выборки черепов рыси из числа добытых за 14 промысловых сезонов зверей позволил установить, что промысел — один из главных факторов, определяющих смертность животных, а молодые особи (особенно самки) добываются избирательно по отношению ко взрослым. Для управления популяциями охотничьих животных важно иметь представление о возможности изменения интенсивности

изъятия тех или иных демографических группировок, так как эффективное воздействие на популяцию достигается путем именно такого дифференцированного манипулирования смертностями разных половозрастных групп [22]. Для практического осуществления такого воздействия можно изменять интенсивность применения разных орудий добычи животных, если имеется избирательность способа добычи. Так, для управления выловом различных возрастных группировок рыб достаточно применять сети с ячеей разных размеров. Представление об избирательности того или иного способа добычи животных можно получить по данным об относительном количестве особей разного пола и возраста, добытых различными способами.

Нами были собраны сведения о способах добычи 285 рысей в Свердловской области за девять промысловых сезонов (1966—1971 гг.). Большинство материалов получено при обработке анкет, рассылаемых охотникам во время сбора туш и черепов рыси. Анализ данных табл. 30 показывает, что взрослые рыси отлавливаются преимущественно капканами, а молодых особей, напротив, больше добывают отстрелом [77].

3.3. ЧИСЛЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ОПРОМЫШЛЯЕМОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

В предыдущем разделе было показано, что данные по составу промысловой пробы черепов рыси можно с помощью ряда математических процедур использовать для оценки среднего половозрастного состава популяции за определенный период времени. Материалы по промысловым выборкам можно также применять и для воссоздания динамики численности животных. Это достигается путем суммирования числа добытых животных каждого года рождения с добавлением более старших животных [204, 122, 136, 151].

Наиболее подробно данный метод был разработан применительно к хищным промысловым млекопитающим В. С. Смирновым [136] под названием метода суммирующих таблиц. Если естественная смертность (за исключением смертности молодняка в промысловый период) мала и соотношение естественной и промысловой смертности постоянно, то метод суммирующих таблиц дает надежные оценки динамики численности и структуры популяции — более надежные, чем данные заготовок [151]. Ясно, что это условие будет выполняться только тогда, если интенсивность промысла достаточно велика. Для рыси на Среднем Урале промысел является основным фактором смертности животных, поэтому применение метода суммирующих таблиц в нашем случае оправдано.

На точность оценок, полученных методом суммирующих таблиц, влияют статистические ошибки при определении половозрастной структуры промысловых проб. Как правило, в распоря-

Таблица 31

Численность и половозрастная структура популяции рыси

Возраст	Показатели	Годы													
		1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
0+	Численность, экз.	283 (29,8)*	285 (31,6)	280 (31,5)	157 (25,5)	173 (28,6)	186 (35,2)	134 (28,8)	133 (30,3)	163 (34,6)	119 (26,3)	45 (14,7)	62 (24,6)	96 (33,7)	55 (20,9)
	Доля самок, %	71,7	53,0	64,3	64,3	56,6	68,3	56,0	58,6	57,1	54,6	62,2	38,7	54,2	40,0
1+	Численность, экз.	204 (21,5)	158 (17,5)	187 (21,0)	107 (17,4)	97 (16,1)	70 (13,3)	117 (25,1)	82 (18,7)	92 (19,5)	115 (25,4)	74 (24,2)	19 (7,5)	43 (15,1)	55 (20,9)
	Доля самок, %	73,5	49,4	46,0	58,9	67,0	60,0	64,1	51,2	56,5	51,3	62,2	52,6	37,2	36,4
2+ и более	Численность, экз.	463 (48,7)	458 (50,8)	423 (47,5)	351 (57,1)	334 (55,3)	272 (51,5)	215 (46,1)	224 (51,0)	216 (45,9)	218 (48,2)	187 (61,1)	171 (67,9)	146 (51,2)	153 (58,2)
	Доля самок, %	46,0	56,6	56,7	51,9	51,8	55,5	58,6	60,3	61,1	55,0	50,8	52,0	56,8	49,0
	Средний возраст, лет	4,3	4,5	4,4	4,4	4,6	4,8	4,7	4,0	4,2	4,2	4,3	4,2	5,0	5,3
В общем	Численность, экз.	950	901	890	615	604	528	466	439	471	452	306	252	285	263
	Доля самок, %	59,6	54,2	56,9	56,3	55,6	60,6	59,2	58,1	58,8	54,0	55,2	48,8	53,0	44,5
	Средний возраст, лет	2,3	2,5	2,3	2,7	2,7	2,6	2,4	2,3	2,1	2,3	2,9	2,9	2,7	3,3

* В скобках — численность группы в % от общей численности.

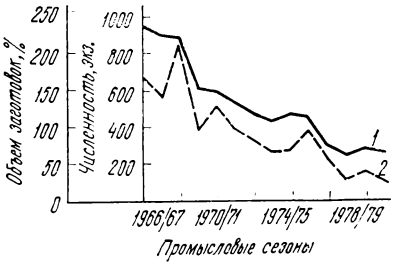


Рис. 14. Численность опромышляемой части популяции рыси, полученная методом суммирующих таблиц (*1*), и объем заготовок (*2*), выраженный в % к среднему в Свердловской области за 14 промысловых сезонов.

жении исследователя отсутствуют данные об абсолютном возрасте и половой принадлежности всех заготовленных за тот или иной период времени животных, и он вынужден считать структуру полученных им выборок из промысла адекватной структуре всех добытых животных.

Несмотря на все указанные ограничения, использование метода суммирующих таблиц дало плодотворные результаты при оценке, например, динамики численности, структуры популяции и влияния на нее промысла для песца на п-ове Ямал [136] и в Большеземельской тундре [169], а также для красной лисицы в Предуралье [60, 61]. Кроме того, имитационное моделирование динамики популяции лисицы показало, что оценки, полученные с помощью метода, являются наиболее адекватными [59].

Из табл. 31, в которой приведены данные о структуре и численности популяции рыси, полученные путем построения суммирующих таблиц по материалам заготовок и половозрастной структуре промысловых проб в Свердловской области за период с 1966 по 1979 г., видно, что минимальная предпромысловая численность рыси за этот период существенно снизилась. Сравнение ее динамики с динамикой заготовок показывает некоторое несоответствие этих показателей (рис. 14) — например, в сезон 1968/69 гг. заготовки сильно повысились по сравнению с предыдущим промысловым сезоном, а минимальная промысловая численность даже несколько снизилась, хотя в целом они сильно скоррелированы ($r=0{,}94$; $p<0{,}01$). Кривая динамики численности опромышляемой части популяции колеблется значительно меньше, чем кривая динамики заготовок.

Из принципов построения суммирующих таблиц следует, что снижение минимальной промысловой численности обусловлено превышением числа добываемых животных над пополнением за счет доживших до начала промысла молодых животных. Степень опромышления за сезон можно рассчитать по данным табл. 31:

$$C(t)=\frac{N(t)-N(t+1)+N_0(t+1)}{N(t)},$$

где $N(t)$ — численность за сезон; $N(t+1)$ — численность в следующий сезон; $N_0(t+1)$ — число сеголеток на следующий сезон.

Таблица 32

Количество сеголеток, приходящееся на взрослую (возраст 2+ и более) особь

Показатели	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972
Самок 0+ на одну взрослую самку . .	0,95	0,58	0,75	0,55	0,57	0,84	0,60
Сеголеток на одну взрослую самку	1,33	1,10	1,17	0,86	1,00	1,23	1,06
Сеголеток на одну взрослую особь	0,61	0,62	0,66	0,45	0,52	0,68	0,62

Относительные изменения численности (разности в численностях двух соседних лет, отнесенные к численности в первый год) скоррелированы со степенью опромышления ($r=0{,}86$; $p<0{,}01$) и с количеством сеголеток, приходящимся на одну самку ($r=0{,}72$; $p<0{,}01$). Из табл. 32 видно, что относительное количество сеголеток рыси за рассматриваемый период значительно колебалось. Особенно заметно его снижение в 1976, 1977 и 1979 гг. Как будет показано в главе 4, относительное число доживших до осени сеголеток рыси связано с состоянием кормовой базы и уровнем численности основного конкурента рыси — волка.

Интенсивность промысла рыси в рассматриваемый период тоже колебалась. Наиболее интенсивное изъятие наблюдалось в промысловые сезоны 1968/69, 1970/71 и 1975/76 гг. В первый из них резкое увеличение добычи зверей совпадало со значительным уменьшением относительного числа сеголеток на следующую осень. Заметим, что зима 1968/69 гг. была на Среднем Урале необычайно суровой, а весна 1969 г.— холодной и затяжной. Средняя месячная температура марта была на 2—5°, а мая — на 4—6° ниже нормы. Исключительно холодным и дождливым оказался и первый летний месяц — июнь [98а]. Таким образом, резкое снижение численности рыси (на 30,2 %) осенью 1969 г. по сравнению с осенью 1968 г. явилось следствием сильного перепромысла, который не компенсировался пополнением за счет сеголеток.

Анализ величин относительного уменьшения численности год от года и числа молодых показал, что последнее достоверно увеличивается по мере уменьшения численности популяции, происшедшего два года назад ($r=-0{,}73$; $n=11$; $p<0{,}05$). Следовательно, в ответ на уменьшение численности происходит увеличение относительного прироста популяции с запаздыванием во времени, равным сроку полового созревания рыси.

Интенсивность промысла в последние годы рассматриваемого периода (1977—1979 гг.) значительно снизилась, что подтверждают сделанные на основании анализа динамики загото-

рыси в Свердловской области за 14 лет (по данным суммирующих таблиц)

Годы							
1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	Среднее
0,58	0,70	0,54	0,29	0,27	0,63	0,29	0,58
0,99	1,23	0,99	0,47	0,70	1,16	0,73	1,00
0,59	0,75	0,55	0,24	0,36	0,66	0,36	0,55

вок и числа сеголеток в промысловых пробах выводы (см. раздел 3.2).

Из табл. 31 также видно, что соотношение полов в популяции в большинстве случаев сдвинуто в сторону самок, особенно в группе сеголеток (возраст 0+). Это согласуется со сделанными на основании анализа промысловых проб выводами о сдвиге соотношения полов среди сеголеток в сторону самок (табл. 30).

Средний возраст опромышляемой части популяции рыси за 14 лет увеличился, особенно заметно в последние годы. Этот процесс закономерен при снижении численности и вызван главным образом отмеченным выше снижением относительного числа молодняка.

Интенсивность добычи разных половозрастных групп рыси за рассматриваемый период сильно колебалась. Соответственно менялись и величины избирательности вылова разных половозрастных групп, рассчитанные по формуле

$$И = \frac{\ln(1-q_m)}{\ln(1-q_n)},$$

где И — величина избирательности, q_m и q_n — степени опромышления избирательно добываемой и эталонной групп соответственно [137, 138]. В среднем за 14 сезонов наиболее избирательно добывались самки возраста 0+, а вероятность добычи взрослых самок (возраста 2+ и старше) оказалась наименьшей (табл. 33). Средние величины избирательности промысла разных половозрастных групп рыси оказались небольшими по сравнению с некоторыми другими видами хищных млекопитающих [138].

Снижение интенсивности промысла рыси в последние годы рассматриваемого периода сопровождалось, как уже говорилось выше, снижением относительного количества молодых животных (возраста 0+лет). Располагая данными по возрастной структуре промысловых проб за 1980—1982 гг., полученными из южных районов Свердловской области (относящихся к зоне южной тайги и предлесостепных сосново-березовых лесов), мы

Таблица 33

Интенсивность и избирательность добычи разных половозрастных групп рыси в Свердловской области (по данным суммирующих таблиц В. С. Смирнова [136])

Группа	Сезон														В среднем за 14 сезонов
	1966/67	1967/68	1968/69	1969/70	1970/71	1971/72	1972/73	1973/74	1974/75	1975/76	1976/77	1977/78	1978/79	1979/80	
Самки 0+	61,6*/9,18	43,0/1,50	65,0/1,87	35,6/1,37	57,1/2,12	40,9/1,22	44,0/1,61	33,3/1,12	36,6/1,16	29,2/0,72	64,3/2,51	33,3/2,79	61,5/3,90	40,9/2,36	46,2/1,84
Самцы 0+	0,00/—	24,6/0,75	56,0/1,47	42,9/1,74	62,7/2,47	28,8/0,79	32,2/1,08	27,3/0,88	20,0/0,57	48,1/1,36	47,1/1,55	28,9/2,35	20,5/0,94	27,3/1,43	33,3/1,20
Самки 1+	55,3/7,72	20,5/0,61	47,7/1,16	34,9/1,33	46,2/1,55	33,3/0,94	37,3/1,30	9,5/0,28	40,4/1,31	64,4/2,14	43,5/1,39	40,0/3,52	37,5/1,92	0,00/—	36,5/1,35
Самцы 1+	38,9/4,73	20,0/0,59	48,5/1,18	27,3/0,99	37,5/1,18	25,0/0,67	21,4/0,67	27,5/0,89	25,0/0,73	46,4/1,29	21,4/0,59	44,4/4,05	11,1/0,48	31,4/1,69	30,4/1,08
Самки взрослые	9,9/1,00	31,3/1,00	42,9/1,00	27,5/1,00	32,9/1,00	35,1/1,00	30,2/1,00	30,4/1,00	32,6/1,00	38,3/1,00	33,7/1,00	13,5/1,00	21,7/1,00	20,0/1,00	28,6/1,00
Самцы взрослые	33,6/3,93	40,2/1,37	36,1/0,80	23,7/0,84	37,3/1,17	43,8/1,33	37,1/1,29	38,2/1,33	19,0/0,53	36,7/0,95	34,8/1,04	29,3/2,39	14,3/0,63	15,4/0,75	31,4/1,12

* В числителе — интенсивность добычи (%), в знаменателе — избирательность добычи по отношению к взрослым самкам.

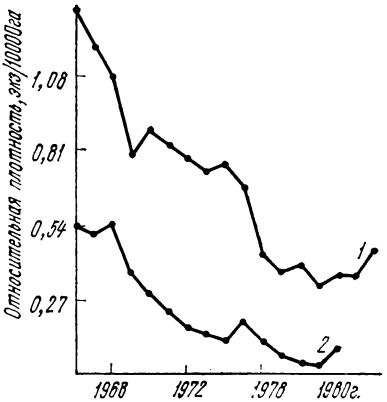


Рис. 15. Относительная плотность рыси в южных (*1*) и северных (*2*) районах Свердловской области, рассчитанная по суммирующим таблицам с учетом пригодной для ее обитания площади за период с 1966 по 1982 г.

рассчитали численность рыси до 1982 г. только для этой части региона. На рис. 15 изображена динамика относительной плотности хищника для разных частей Среднего Урала. При этом исходили из того, что площадь пригодной для обитания зверя территории (лесопокрытой и кустарников) в северной части региона (северной и средней тайге) в 2,5 раза больше, чем в южной. Видно, что в последние годы намечается стабилизация численности рыси в южных районах области. Причем плотность рыси на юге также больше, чем на севере, что подтверждает сделанные в разделе 3.1 выводы. Заметим, что на протяжении 70-х годов падение численности рыси в северной части Среднего Урала (в тайге) происходило быстрее, чем в его южной части.

Таким образом, расчеты численности и структуры популяции рыси по методу суммирующих таблиц В. С. Смирнова [136] показали, что сделанные на основании анализа промысловых проб выводы об интенсивности и избирательности промысла зверя и о половозрастной структуре популяции верны. Кроме того, получил подтверждение вывод о разной плотности хищника в северной и южной частях Среднего Урала.

Глава 4

ПИТАНИЕ РЫСИ И ЕЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ВИДАМИ ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ

Питание европейской рыси подвержено значительной географической изменчивости. П. Б. Юргенсон [177] различал у этого хищника два основных типа питания — горно-таежный (с преобладанием мелких копытных) и равнинный (с преобладанием зайца). По мнению исследователей [20, 93—95, 144а, 208, 209], варьирование спектров питания рыси определяется соотношением этих основных компонентов. В то же время в некоторых частях ареала в рационе рыси заметную роль играют тетеревиные птицы [176, 27].

Через Средний Урал проходит граница распространения косули (*Capreolus capreolus pygargus Pall.*), а заяц-беляк (*Lepus timidus* L.) и тетеревиные птицы встречаются здесь повсеместно [47].

Настоящая глава посвящена оценке различий в рационе рыси, связанных с наличием основных видов ее жертв на относительно небольшой по. размерам территории. Кроме того, одной из задач была сравнительная оценка методов, обычно используемых для анализа питания хищных, поскольку их неадекватность может существенно сказаться на результатах исследований (например, при изучении географической изменчивости питания). Мы попытались также осветить некоторые стороны хищничества рыси по отношению к косуле и другим видам диких копытных и ее взаимоотношения с волком.

4.1. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ РЫСИ

К наиболее распространенным методам изучения осенне-зимнего питания крупных хищников относятся: 1) сбор остатков пищи при тропленнях, 2) анализ экскрементов, 3) разбор содержимого желудочно-кишечных трактов добытых животных, 4) анализ сведений о нахождении остатков добычи хищника и о случаях его нападения на жертву, получаемых опросным методом. Для проверки адекватности этих методик и соответствия их истинному спектру питания рыси мы сравнили результаты, полученные всеми четырьмя способами на материале, собранном в Свердловской области за период с 1968 по 1979 г.

Таблица 34

Спектры питания рыси на Среднем Урале, полученные разными методами (1—4)

Компоненты питания	Встречаемость, %				Критерий достоверности различий встречаемости (F)					
	1 (37)	2 (57)	3 (113)	4 (117)	1—2	1—3	1—4	2—3	2—4	3—4
Лось	—	3,5	0,8	2,6	3,17	0,89	2,95	1,47	1,04	1,21
Северный олень	—	—	—	0,9	—	—	1,01	—	1,38	2,08
Пятнистый олень	—	—	—	0,9	—	—	1,01	—	1,38	2,08
Косуля	8,1	15,8	20,4	19,7	1,30	3,61	3,31	0,54	0,40	0,02
Кабан	—	—	—	0,9	—	—	1,01	—	1,38	2,08
Лисица	2,7	—	0,8	4,3	2,44	2,08	0,22	1,21	6,70	3,28
Енотовидная собака	—	—	1,8	1,7	—	2,02	1,93	2,74	2,63	0,003
Барсук	—	—	—	0,9	—	—	1,01	—	1,38	2,08
Куница	—	—	1,8	1,7	—	2,02	1,93	2,74	2,63	0,003
Соболь	2,7	—	—	—	2,44	3,04	3,06	—	—	—
Колонок	—	—	—	1,7	—	—	1,93	—	2,63	3,95
Бобр	—	—	0,8	1,7	—	0,89	1,93	1,21	2,63	0,40
Ондатра	—	1,8	—	0,9	1,62	—	1,01	2,74	0,24	2,08
Белка	5,4	—	2,7	1,7	4,94	0,54	1,20	4,13	2,63	0,27
Мелкие грызуны	10,8	10,5	5,3	0,9	0,002	1,17	6,48	1,44	8,47	4,35
Заяц-беляк	32,4	40,3	37,2	17,9	0,61	0,28	3,19	0,16	9,66	11,03
Заяц-русак	—	—	—	1,7	—	—	1,93	—	2,63	3,95
Домашняя собака	—	—	2,7	14,5	—	3,04	17,2	4,13	23,4	11,7
Мелкий скот (козы, овцы)	—	—	—	6,9	—	—	7,96	—	10,85	16,27
Падаль	8,1	—	6,2	5,9	7,47	0,15	0,21	9,59	9,24	0,01
Тетеревиные птицы	24,3	24,6	16,8	11,9	0,001	0,96	3,01	1,41	4,28	1,14
Прочие птицы	5,5	3,5	2,7	1,7	0,21	0,57	1,25	0,08	0,50	0,26

Примечание. В скобках — количество образцов пищи. Одной линией подчеркнуты значения F, достоверные на 5 %-ном уровне значимости, двумя — на 1 %-ном.

Обработаны данные 28 суточных троплений хищника общей протяженностью около 300 км, рассмотрена встречаемость корма в 51 экскременте, разобрано содержимое 100 желудочно-кишечных трактов, проанализировано 113 опросных данных.

Результаты сравнения (табл. 34) показали, что анализ случаев нахождения поедей рыси по опросным сведениям завышает долю домашних и редких животных и, наоборот, занижает долю мелких грызунов и зайца-беляка в рационе зверя.

Первый метод изучения питания хищников (сбор остатков добычи при троплении) очень трудоемок, требует значительных физических затрат и специальных навыков. При этом видовая принадлежность крупных и наиболее поедаемых жертв рыси учитывается и определяется точнее, чем мелких, служащих

второстепенным кормом. Второй метод (разбор экскрементов) требует серьезной инструментальной обработки сохранившихся фрагментов пищи и сравнения их с эталонными образцами. В силу трудности определения видовой принадлежности этот метод обычно с наименьшей точностью отражает разнообразие добытых хищником животных. Определение содержимого желудочно-кишечных трактов более точно указывает на процентное соотношение жертв в питании рыси, однако, как и первые два метода, занижает их разнообразие, так как трудно собрать большое количество сохранившихся желудков. Четвертый метод (анализ опросных сведений) наиболее прост, поскольку предполагает несложные обобщения сообщений о случаях встречи хищника с жертвой, зарегистрированных охотоведами и егерями в охотхозяйствах. Однако при его применении частота встречаемости крупных и домашних животных оказывается преувеличенной, а мелких — преуменьшенной. Это обусловлено, во-первых, тем, что вероятность обнаружения остатков крупных животных (если не проводится тропление) выше, чем более мелких животных; во-вторых, определенную роль играет некоторая субъективность метода — охоткорреспонденты обращают внимание на случаи нападения рыси на ценных в промысловом отношении и домашних животных и регистрируют их чаще, чем случаи нападения хищника на «обычные» виды. В то же время сбор и анализ опросных сведений позволяют с наименьшими усилиями получить большое количество фактического материала, поэтому они обычно дают наибольшее разнообразие видов жертв, т. е. наиболее подходят для качественной характеристики питания.

Об общем сходстве спектров питания, определенных разными способами, можно судить по значениям симметричного коэффициента перекрывания «трофических ниш» (O_{xy}), рассчитанного по данным табл. 34 [223]:

$$O_{xy}=\sum_{1}^{n}p_{xi}\cdot p_{yi}\Big/\sqrt{\sum_{1}^{n}p_{xi}^{2}\cdot\sum_{1}^{n}p_{yi}^{2}},$$

где p_{xi} и p_{yi} — встречаемости i-го компонента питания, определенные двумя сравниваемыми методами, n — общее число компонентов питания. Величина O_{xy} меняется от нуля (полное отсутствие сходства спектров питания) до единицы (полная идентичность).

Коэффициент O_{xy} для спектров питания, определенных по троплениям и путем анализа экскрементов, равен 0,955 ($n=11$), для «трофических ниш», полученных в результате троплений и анализа содержимого желудочно-кишечных трактов,— 0,928 ($n=14$), по троплениям и опросным сведениям — 0,732 ($n=22$). Спектры питания рыси, определенные методом разбора экскрементов и желудочно-кишечных трактов, давали значение коэф-

Таблица 35

Спектр питания рыси в пределах ареала, выявленный на основании литературных данных (% встречаемости от числа кормовых объектов)

Район исследования	Метод сбора материала	Количество	Млекопитающие	Дикие копытные	В том числе косуля	Зайцы	Мелкие млекопитающие	Другие виды	Птицы	В том числе тетеревиные	Падаль	Домашние животные	Прочие виды
Печоро-Илычский заповедник	Тропление	10	100,0	—	—	90,0	—	—	—	—	10,0	—	2
Центрально-лесной заповедник	»	33	87,3	6,1	—	78,8	3,0	—	9,1	9,1	3,0	—	4
Северо-Восток Финляндии	»	32	92,2	—	—	82,0	—	10,0	1,0	1,0	7,0	—	3
	Желудки	3	77,2	—	—	72,7	—	4,5	9,2	9,2	—	13,6	4
	Оба метода	—	84,6	—	—	77,4	—	7,2	5,1	5,1	3,5	6,8	3
Западное Забайкалье	Экскременты	87	100,0	2,2	2,2	76,0	1,8	—	—	—	—	—	3
Южный Урал	»	343	83,5	12,5	7,8	58,5	10,7	1,8	16,5	11,3	—	—	6
Финляндия (средняя часть)	Тропление	6	75,0	—	—	58,4	—	16,6	25,0	25,0	—	—	4
Беловежская пуща	Желудки	80	98,5	35,5	27,5	55,6	3,0	4,6	1,5	—	—	—	6
Калининская область	Тропление	18	94,4	—	—	83,3	—	11,1	5,6	5,6	—	—	3

Район исследования	Метод сбора материала	Количество	Млекопитающие	Дикие копытные	В том числе косуля	Зайцы	Мелкие млекопитающие	Другие виды	Птицы	В том числе тетеревиные	Падаль	Домашние животные	Прочие виды
Кировская область	Тропление	19	52,7	—	—	47,4	—	5,3	31,6	31,6	15,7	—	4
Мордовский заповедник	»	10	90,0	20,0	—	40,0	10,0	20,0	—	—	10,0	—	5
Средний Урал	Экскременты	45	73,3	20,0	20,0	40,0	13,3	—	26,7	26,7	—	—	4
	Желудки	103	72,3	22,4	22,4	36,9	5,8	7,7	17,5	15,6	6,8	2,9	11
	Поеди	77	63,6	32,4	28,5	14,3	—	16,9	11,7	9,1	6,5	18,2	17
Мордовский заповедник	Тропление	32	71,9	40,6	—	31,3	—	—	15,6	12,5	12,5	—	5
Псковская область	Поеди	61	57,3	9,9	3,3	27,8	9,8	9,8	24,6	21,3	8,3	9,8	13
Швеция	»	158	85,5	59,3	22,1	26,2	—	—	14,5	14,5	—	—	7
Карпаты	Желудки	32	84,0	34,0	14,0	20,0	15,0	15,0	16,0	16,0	—	—	—
Беловежская пуща	Экскременты	93	97,6	11,9	9,5	10.2	43,0	32,5	2,4	1,0	—	—	17
Северо-Восточный Алтай	Тропление	57	89,2	82,1	58,9	7,1	—	—	2,0	2,0	5,3	3,5	6
Кавказский заповедник	Экскременты	136	95,9	75,0	4,1	—	20,9	—	4,1	4,1	—	—	7
Приангарье	»	—	100,0	62,5	—	37,5	—	—	—	—	—	—	2

Примечание. Таблица составлена на основе использования литературных источников [121. 30, 177, 214, 62, 148, 173, 33, 108, 176, 11, 38, 65, 224, 20, 70, 93. 144, 137, 25, 27, 34, 35, 39, 174, 175].

фициента перекрывания, равное 0,964 ($n=14$). И, наконец, спектры питания, определенные по содержимому желудочно-кишечных трактов и по опросным сведениям, имели значение коэффициента перекрывания, равное 0,851 ($n=21$).

Таким образом, первые три метода (анализ результатов тропления, разбор экскрементов и определение содержимого желудочно-кишечных трактов) дают довольно сходные оценки питания рыси, а четвертый (анализ опросных сведений) в наибольшей степени искажает частоту встречаемости разных видов жертв, как уже отмечалось выше. Самым приемлемым из всех методов, по-видимому, является анализ содержимого желудочно-кишечных трактов, хотя и он обладает определенными недостатками.

Мы проанализировали все доступные нам сведения о питании рыси в разных частях ее ареала (табл. 35), обработав их по единой методике. Материал был значительно перегруппирован, поэтому ссылки на авторов не конкретизируются, а приводятся в примечании к таблице. Анализ данных показал, что в основном питание рыси изучается по содержимому желудочно-кишечных трактов (30,3 %), по экскрементам (27,3 %) и по данным, полученным при тропленіи зверя (24,2 %). Обобщение случаев нахождения остатков добычи хищника по опросным сведениям составляет всего 18,2 %. Из табл. 36 видно, что соотношение компонентов питания в пределах ареала сильно варьирует. Часть этих различий, однако, может быть обусловлена неадекватностью примененных для оценки питания рыси методов. Сказанное не означает, конечно, что в действительности не существует географической изменчивости питания; тем не менее анализ данных свидетельствует о том, что к составлению спектров питания, полученных разными методами, следует подходить с большой осторожностью. Так, рационы рыси в заповеднике Беловежская пуща, определенные по экскрементам и содержимому желудочно-кишечных трактов (В. Ф. Гаврин, цит. по [20]), довольно сильно различались ($O_{xy}=0{,}414$; не отличается достоверно от нуля).

К. П. Филонов и М. Л. Калецкая [155], отмечая недостатки различных методов анализа питания хищных млекопитающих, указывают, что они все-таки довольно объективно отражают особенности питания. Вероятно, более реальной оценкой частоты поедания рысью разных видов ее жертв может быть обобщенный показатель, при расчете которого следует опираться на все способы исследования питания хищника. В этом случае взаимно уравновешиваются противоположно направленные искажения. Мы рассчитывали такой показатель двумя способами. В первом случае суммировали количество встреч данного вида пищи, полученное всеми четырьмя методами, а затем рассчитывали процент этой суммы от общего числа образцов. В дальнейшем, в целях упрощения изложения мате-

Таблица 36

Суммарная встречаемость основных компонентов питания рыси в пределах

Компоненты питания	Встречаемость по методу			
	1 (n=228)	2 (n=779)	3 (n=312)	4 (n=508)
Дикие копытные	28,5	25,5	23,1	27,2
Зайцеобразные	44,3	41,7	45,8	31,0
Тетеревиные птицы . . .	14,9	8,8	9,9	17,5
Мелкие грызуны	1,3	15,5	6,7	3,2
Домашние животные . .	0,9	—	1,9	7,2
Прочие	10,1	8,5	12,6	13,9

Примечание. Таблица составлена на основе данных табл. 35. Обозначения

риала, мы будем называть полученный таким образом процент встречаемости «комбинированным». Второй способ заключается в нахождении среднего процента встречаемости каждого из компонентов питания, найденного по четырем методам анализа питания хищника. Эту оценку мы будем именовать «усредненным процентом встречаемости» кормовых объектов в рационе рыси. Расчеты по данным для Свердловской области (табл. 34) показали, что спектры питания, определенные этими двумя способами, близки между собой (O_{xy}=0,995; n=22).

4.2. ОСЕННЕ-ЗИМНЕЕ ПИТАНИЕ РЫСИ

Судя по средним многолетним заготовкам рыси в Свердловской области и по числу добытых животных, приходящемуся на одного охотника, плотность ее увеличивается в направлении с севера на юг [70]. В южных районах области заготавливается больше зайца-беляка, а пределы обитания косули также ограничены южной тайгой и предлесостепными сосново-березовыми лесами [47]. Поэтому территория Свердловской области была разделена нами на две части, граница между которыми приблизительно соответствовала северной границе распространения косули, и осенне-зимнее питание рыси оценивалось в них отдельно. Для этого мы применяли описанные выше обобщенные показатели частоты встречаемости того или иного компонента питания в рационе хищника (табл. 37).

Расчеты показали, что в общем спектры питания рыси на севере и юге Среднего Урала довольно близки: коэффициент их перекрывания по усредненным процентам встречаемости пищи был равен 0,846 с 95 %-ным доверительным интервалом от 0,660 до 0,934, а по комбинированной оценке его значение равнялось

ее ареала, %

Критерий достоверности различий F					
1—2	1—3	1—4	2—3	2—4	3—4
0,78	1,99	0,13	0,69	0,43	1,70
0,49	0,12	11,9	1,51	14,7	17,9
6,34	3,08	0,77	3,15	20,3	9,57
40,0	11,5	2,69	7,48	36,3	5,18
6,27	1,00	19,6	16,7	87,8	13,6
0,53	0,82	2,15	3,92	8,81	0,28

те же, что и в табл. 35.

0,829 с 95 %-ным доверительным интервалом от 0,626 до 0,927.

Встречаемость косули на севере региона оказалась значительно меньшей, чем в южной его части ($F=34{,}58$; $p<0{,}01$), а лося — большей ($F=9{,}17$; $p<0{,}01$). Доля диких копытных в питании рыси из северных районов области была ниже, чем на юге ($F=9{,}73$; $p<0{,}01$). Проценты встречаемости зайца-беляка и тетеревиных птиц достоверно не различались, хотя в южной части Среднего Урала их доля в питании рыси несколько меньше, чем в тайге. Заяц-беляк, копытные и тетеревиные в рационе рыси совместно составляли на севере 63,2—67,4 %, а на юге — 69,7—71,1 % (различия статистически незначимы). Поскольку взятые для анализа выборки с севера области были меньше, чем с юга (8 троплений, 11 экскрементов, 7 желудочно-кишечных трактов и 36 опросных сведений на севере и соответственно 20, 40, 93 и 77 на юге), небольшие различия в видовом разнообразии жертв рыси на севере и юге области (16 против 20), вероятно, обусловлены неполнотой материала по северной части области.

Таким образом, основную роль в питании рыси на Среднем Урале играет заяц-беляк. В таежной части региона, где косуля в настоящее время почти не встречается, на втором месте по значению стоят тетеревиные птицы, а копытные (лось, северный олень и изредка проникающая сюда косуля) — на третьем. Здесь довольно большой процент встречаемости в питании рыси составляют домашние животные (включая собак) — 6,3 % по усредненной оценке и 13,1 % по комбинированной. На юге Свердловской области доля копытных (в основном косули) в рационе рыси несколько больше, чем тетеревиных птиц: они занимают второе после зайца-беляка место.

На преобладание в питании рыси на Среднем Урале зайца-

Таблица 37

Осенне-зимнее питание рыси в Свердловской области (% встречаемости кормовых объектов)

Компоненты питания	Север области		Юг области		Вся область	
	1*	2	1	2	1	2
Лось	7,9	6,7	0,3	0,4	1,7	1,9
Северный олень	0,6	1,3	—	—	0,2	0,3
Пятнистый олень	—	—	0,3	0,4	0,2	0,3
Косуля	0,6	1,3	21,0	23,0	16,0	17,9
Кабан	—	—	0,3	0,4	0,2	0,3
Лисица	0,6	1,3	2,6	2,4	1,9	2,3
Енотовидная собака	—	—	1,1	1,6	0,9	1,2
Барсук	—	—	0,3	0,4	0,2	0,3
Куница	—	—	1,1	1,6	0,9	1,2
Соболь	1,8	1,3	—	—	0,7	0,3
Колонок	0,6	1,3	0,3	0,4	0,4	0,3
Бобр	3,1	2,6	0,3	0,4	0,6	0,6
Ондатра	2,1	1,3	0,3	0,4	0,7	0,6
Белка	2,4	2,6	2,2	2,0	2,4	2,3
Мелкие грызуны	4,2	4,0	7,0	5,7	6,9	5,3
Заяц-беляк	35,1	32,9	30,9	29,4	32,0	30,2
Заяц-русак	—	—	0,7	0,8	0,4	0,6
Домашняя собака	4,4	9,2	4,0	5,2	4,3	6,2
Мелкий скот (козы, овцы)	1,9	3,9	1,3	1,6	1,5	2,3
Падаль	3,0	4,0	5,5	5,7	5,1	5,2
Тетеревиные птицы	23,2	21,0	18,3	16,1	19,4	17,3
Прочие птицы	8,5	5,3	2,2	2,1	3,4	2,8

* 1 — усредненные оценки, 2 — комбинированные оценки.

беляка, косули, тетеревиных птиц и мелких грызунов указывали Л. П. Сабанеев [128], М. Я. Марвин [92], С. С. Шварц и др. [167]. По нашим данным, мелкие грызуны встречаются в питании рыси не чаще, чем такие компоненты питания, как падаль или собаки; по-видимому, они служат дополнительным кормом, а не основным.

В последнее время в рационе рыси Среднего Урала (особенно в южной его части) отмечены новые для этого хищника виды. Так, в начале марта 1971 г. в желудках двух рысей, добытых в Харловском охотхозяйстве Ирбитского района, были впервые обнаружены остатки енотовидной собаки, хотя шкурки этого зверька в пушных заготовках данного района появились еще в 1962 г. [81]. Все чаще в рационе рыси стали встречаться акклиматизированные на Урале виды — заяц-русак, пятнистый олень и кабан, завезенные в Свердловскую область: первый — в 1969 г., второй — в 1970 г., третий — в 1977 г. (отдельные заходы кабана в Нижнесергинский и Шалинский районы отмечались и ранее).

Возможно, что рысь, как и другие хищники, первое время не нападает на новых для нее животных. Так, А. Ф. Миддендорф сообщал о том, что волки и медведи долго не трогали завезенных в Сибирь коров и овец. Н. К. Верещагин (цит. по [3]) отмечал отсутствие хищнического нападения шакалов, лисиц и норок на акклиматизированных нутрий, а лисиц — на выпущенных в новые местообитания бобров. 20 января 1969 г. в вольер Мало-Истокского опытного хозяйства, где на площади 100 га обитало 4 лося, 4 марала, 12 пятнистых оленей и 20 косуль, проникли две рыси (самка с котенком), которые за два дня задавили 7 косуль, а попыток нападения на пятнистых оленей не проявили. С другой стороны, по данным [173], в Мордовском заповеднике рыси начали охотиться на пятнистых оленей сразу же после их выпуска (1940 г.) в вольные условия.

Анализ наших наблюдений и литературных данных о хищничестве рыси показывает, что случай, описанный Ю. Ф. Штаревым [173], скорее, исключение, чем правило. Во всяком случае, на Среднем Урале рысь начинает охотиться на «непривычные» для нее виды только через некоторое время после их появления.

Существует мнение [93—95, 153], что обычно рысь не нападает на лосей. По нашим данным, лось все же встречается иногда в рационе рыси на Среднем Урале, особенно в таежной его части (см. табл. 37). Судя по опросным сведениям, хищник охотится в основном на молодых и ослабленных (больных или раненых) животных. Случаи нападения рысей на молодых лосей описаны для разных частей ареала хищника [16, 43, 38, 181, 27, 52, 154]. Ю. Ф. Штарев [175] упоминает о нападении рыси на взрослого лося.

Для оценки биогеоценотической роли рыси недостаточно знать частоту встречаемости того или иного вида в ее питании, необходимо иметь точное представление о суточной потребности животных в пище. По наблюдениям, проведенным в Московском зоопарке, взрослой рыси в сутки требуется 1,5—2,3 кг мяса с костями [111], что не противоречит данным, полученным в природе [146, 38, 178, 27, 208, 224, 175]. Значительно ниже пищевые потребности у канадской рыси: для молодых — 400 г, для взрослых — 600 г мяса в сутки [221]. По данным Делибеса [200а], пиренейская рысь за сутки потребляла в среднем 591 г мяса, что соответствует приблизительно 7,4 % веса ее тела.

В качестве критерия разового потребления пищи можно использовать вес содержимого желудков зверей, добытых вскоре после еды. 10 января 1979 г. в Харловском приписном охотхозяйстве Ирбитского района была отстреляна самка рыси с двумя котятами. Тропление показало, что хищники были подняты с лежки, устроенной в 150 м от густого березняка, где они задавили косулю. При вскрытии животных оказалось, что они ели недавно (у всех рысей кишечник был пуст), а вес содержимого желудков позволил определить норму потребления пищи.

Для четырехлетней самки весом 17,5 кг разовое потребление пищи составило 1100 г (6,3 % веса тела), для молодого самца весом 8,9 кг — 760 г (8,5 % веса тела), а для молодой самки весом 7,8 кг — 680 г (8,7 %). Таким образом, семья рысей за один раз съедает 2,54 кг мяса [75].

Максимальный вес содержимого желудка взрослой рыси, по данным [108], равен 1200 г, но чаще он колеблется от 400 до 900 г. По нашим данным, полученным в результате взвешивания содержимого 16 наполненных желудков рысей, добытых спустя короткое время после еды, наибольший вес — 1510 г (или 5,5 % от веса тела) был зарегистрирован у шестилетнего самца весом 27,6 кг, пойманного в капкан 12 января 1972 г. в Терсудском охотхозяйстве Сысертского района. В желудке были остатки молодой косули, задавленной накануне. В среднем вес содержимого желудков взрослых рысей равен 875±164 г, а молодых — 774±51 г. Разовые пищевые потребности рысей в корме составляют 5,5—8,7 % от веса тела животных; у молодых особей они относительно больше, чем у взрослых.

Резюмируя материалы по осенне-зимнему питанию рыси на Среднем Урале, следует отметить, что в северной и средней тайге его можно отнести к равнинному типу (с преобладанием зайца-беляка), по П. Б. Юргенсону [177], а в южной тайге и в предлесостепных сосново-березовых лесах — к переходному между равнинным и горно-таежным типами (с преобладанием мелких копытных). Несмотря на то, что в этой части региона косуля играет заметную роль в питании хищника, главным видом жертвы здесь остается заяц-беляк.

4.3. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ РЫСИ С КОПЫТНЫМИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Хотя косуля и занимает значительное место в питании рыси в южных районах Свердловской области, мнение о большом уроне, причиняемом ею поголовью этих копытных [46, 47], кажется нам недостаточно обоснованным. Как пишет К. П. Филонов [153, с. 212] «...для понимания роли хищника совершенно недостаточно установить вид жертвы, которая наиболее интенсивно истреблялась. Предпочитаемость добычи еще ничего не говорит о количественных потерях популяции». Несмотря на то, что расчеты, основанные на сопоставлении числа задавленных рысью косуль с общим числом погибших животных, дают значительную долю их гибели от этого хищника в общей смертности, потери поголовья косуль в результате хищничества рыси невелики. По данным А. А. Киселева [47], в отдельных охотхозяйствах четырех районов Свердловской области (Байкаловского, Ирбитского, Пышминского и Камышловского) за одну зиму от рыси погибло от 5 до 20 косуль. Расчеты, сделанные на основании приведенных автором данных, показывают, что процент

гибели от этого хищника в общей смертности косуль (колеблющейся от 20 до 38,0 %) составлял от 18 до 74 %. Таким образом, наибольшие потери в результате хищничества рыси равнялись 28,6 %. Расчеты доли погибших от рыси косуль по отношению к общей численности последних основаны в данном случае на материалах зимних учетов копытных [46]. Такие оценки численности, особенно на больших территориях, обычно занижают плотность промысловых животных [178, 56]. Поэтому приведенная выше цифра (28,6 %), характеризующая смертность косули в результате хищничеств рыси, завышена.

Анализ данных об уроне, причиняемом копытным животным хищниками (в том числе и такими сильными и агрессивными, как волк), проведенный К. П. Филоновым [153] по материалам заповедников, показал, что среднегодовые потери обычно не превышают 5 %, только иногда достигая уровня примерно 20 %. Нет оснований полагать, что рысь является исключением из общего правила. Так, Бофорт [183] на основании литературных данных приходит к выводу, что при достаточной численности мелкой дичи рысь уничтожает не более 15 % крупных особей фауны. При этом она, как правило, нападает на больных и слабых животных. Шталь [230] считает, что при расчетной плотности населения (одна особь на 3—4 тыс. га) рысь не причиняет ощутимого урона поголовью оленей и косуль. По мнению ряда исследователей [210, 234, 211], нужно ожидать положительного селекционного ее воздействия на популяцию копытных. По данным М. Н. Смирнова [144], в Западном Забайкалье рысь поедает обычно телят и старых косуль (43,8 и 31,2 % от общего числа задавленных хищником особей соответственно). Расчеты, выполненные нами на основании этих данных, говорят о том, что доля взрослых особей в добыче хищника (6,3 %) меньше, а процент погибших от рыси молодых и старых животных (75,0 %) выше, чем их доля в популяции (32,0 и 46,4 %). Отмеченные различия статистически достоверны ($F=7{,}02$; $p<0{,}01$ и $F=5{,}13$; $p<0{,}05$ соответственно).

Избирательность нападения рысей на копытных разного возраста отмечалась также рядом других исследователей [187, 209, 184, 152].

Материалы по динамике численности рыси и косули в Свердловской области показывают, что наблюдавшийся в 50-х годах рост численности рыси не препятствовал увеличению поголовья косули: количество заготовленных шкур рыси в 1950 г. составило 63 шт., в 1961 г.— 358 шт., а в 1966 г.— 249 шт., а численность косули за этот период возросла с 2,5 тыс. в 1950 г. до 8 тыс. в 1961 г. и до 11 тыс. в 1966 г. [70, 47]. Другое дело, что в условиях, когда косули образуют скопления, а возможности их передвижения ограничены (что в природе наблюдается довольно редко), рыси могут убивать больше жертв, чем им необходимо для удовлетворения пищевых потребностей [46, 31].

Таблица 38

Встречаемость кормовых объектов (%) в желудках рыси на юге Свердловской области в годы с низкой и высокой численностью зайца-беляка

Компоненты питания	Численность зайца-беляка	
	низкая (n=54)	высокая (n=38)
Косуля	22,2	26,3
Лисица	1,9	—
Куница	3,7	—
Белка	3,7	—
Мелкие грызуны .	5,6	5,3
Заяц-беляк . . .	35,2	42,1
Домашняя собака	1,9	5,3
Падаль	9,3	5,3
Тетеревиные птицы	14,9	13,2
Прочие птицы . .	1,9	2,6

Так, по сообщению охотника Н. Г. Попова (цит. по [46]), зимой 1945 г. в Сысертском районе одна рысь в течение двух дней задавила шесть косуль из табуна в десять голов, почти не тронув туши (лишь у некоторых были частично съедены внутренние органы). Аналогичная ситуация возникла в вольере Мало-Истокского опытного хозяйства.

А. А. Киселев [46] считает, что особенно сильное отрицательное воздействие на поголовье косули рысь оказывает в годы низкой численности зайца-беляка. Явление циклической смены жертв у канадской рыси было исследовано Бергрэдом [6а] на острове Ньюфаундленд. Он установил, что после вселения в конце XIX в. на остров американского зайца-беляка и последовавшей затем вспышки его численности количество рысей возросло. В дальнейшем в популяции беляка установился 10-летний цикл численности, который обусловил последовательное переключение питания рыси с зайца-беляка на детенышей карибу и наоборот.

Чтобы проверить, увеличивается ли относительная роль косули в рационе рыси при низкой численности зайца-беляка, мы разделили материал по питанию рыси в южной части Свердловской области на две группы. Первую из них составили данные, собранные в годы низкой численности зайца-беляка (1972—1975 гг.), вторую — в годы его относительного обилия (1978—1980 гг.). О численности зайца судили по данным его заготовок и результатам учетных работ, проведенных в Пригородном районе Свердловской области [171]. Из-за недостатка сведений по тропленням и анализу экскрементов мы приводим только результаты разбора содержимого желудков, как наиболее объективного метода анализа рациона хищников. Как видно из табл. 38, существенных различий по встречаемости зайца-беляка и косули в желудках рыси в годы разной численности первого нами не обнаружено. Коэффициент перекрывания спектров питания равен 0,982. Процент встречаемости зайца-беляка несколько больше в годы его высокой плотности, но различия статистически незначимы.

Возможно, необходимо очень резкое падение численности

Таблица 39

Прижизненный травматизм черепов рыси на Среднем Урале

Количество черепов	Самки			Самцы		Самки+самцы	
	0+	1+	2++	0+	1+	2++	Все особи
Общее	122	75	147	58	50	136	588
Травмированных	11 (9,0)*	7 (9,3)	32 (21,8)	8 (13,8)	5 (10,0)	24 (17,7)	87 (14,8)
С травмами скуловых дуг	6 (54,6)**	2 (28,6)	13 (40,6)	7 (87,5)	3 (60,0)	11 (45,8)	42 (48,3)
С травмами левой скуловой дуги	1 (16,7)***	1 (50,0)	4 (30,8)	3 (42,9)	0 (0)	3 (27,3)	12 (28,6)
С травмами правой скуловой дуги	5 (83,3)***	1 (50,0)	9 (69,2)	4 (57,1)	3 (100,0)	8 (72,7)	30 (71,4)

* Процент от общего количества исследованных черепов.
** Процент от количества травмированных черепов.
*** Процент от количества черепов с травмами скуловых дуг.

зайца-беляка, чтобы рыси переключились на преимущественное питание косулями или тетеревиными птицами, а этого не наблюдалось в период наших исследований. По данным для канадской рыси [188], эффективность ее охоты на зайца-беляка повышалась при снижении численности последнего, варьируя от 0,24 до 0,36. Вероятнее всего, в условиях южной части Среднего Урала колебания численности видов-жертв носят такой характер, что вынужденного перехода рыси на питание каким-то одним из основных объектов охоты не происходит. Недостаток пищи компенсируется за счет второстепенных видов корма. Охота рыси на мелких копытных, по-видимому, энергетически более выгодна, так как поимка косули дает в несколько раз больше мяса, чем добыча одного зайца. Таким образом, энергетические затраты на добычу одной весовой единицы корма при охоте на копытных ниже, чем при охоте на зайцев. По данным Ю. Ф. Штарева [173], у добытого пятнистого оленя рысь может кормиться 6—12 дней, т. е. эта добыча составляет для рыси запас пищи, эквивалентный пяти-шести зайцам. Кроме того, согласно работе [208], в Швеции успешность охоты рыси на косулю (0,66) вдвое больше, чем на зайца-беляка (0,33). Однако в Мордовском заповеднике [175] успешность охоты рыси на пятнистых оленей ненамного больше, чем эффективность охоты на зайцев (0,285 против 0,250).

Средняя эффективность добычи зайца может быть низкой

Таблица 40

Связь прижизненного травматизма черепов рыси с плотностью копытных

Плотность	Количество черепов				
	общее	травмированных		с травмами скуловых дуг	
		шт.	%	шт.	%
Низкая	62	3	4,8	1	1,6
Высокая	547	84	15,2	41	7,5
Критерий достоверности различий F	—	—	7,42 ($p<0,01$)	—	5,05 ($p<0,05$)

именно из-за его сравнительной доступности. Об этом косвенно свидетельствуют и данные [188] об обратной зависимости успеха охоты на американского зайца-беляка от численности последнего, полученные для канадской рыси. В Ильменском заповеднике, где плотность копытных (в частности, косули) высока [25], заяц-беляк составляет все же основу рациона рыси.

Косули, обитающие на Среднем Урале, отличаются довольно крупными размерами — их вес варьирует от 34 до 70 кг, в среднем 48 кг [47]. Вес взрослых самцов рыси в среднем не превышает 20 кг [79], т. е. масса хищника более чем вдвое меньше массы жертвы. Можно предположить, что охота на косуль сопряжена для рыси со значительными физическими усилиями и, кроме того, столкновение хищника с сильной жертвой может причинить ему физические повреждения.

Исследования черепов рыси, собранных в Свердловской области за период с 1966 по 1980 г., показали, что на значительной их части имеются следы травм, полученных животными при жизни (табл. 39). Причем травмированных черепов взрослых животных (проживших более двух лет) оказалось значительно больше, чем молодых ($F=10,86$; $p<0,01$). Возраст рыси определяли по годичным слоям в цементе корня клыков [51, 170]. Примерно половину травм черепа составляли повреждения скуловых дуг, причем правые дуги были сломаны достоверно чаще, чем левые ($F=6,70$; $p<0,01$).

Ранее [72, 88] было высказано предположение, что прижизненный травматизм черепов рыси в значительной степени обусловлен их столкновением с сильной жертвой, а более частые повреждения правых скуловых дуг связаны с особенностями охотничьего поведения хищника. Следовательно, в районах, где вероятность встречи рыси с копытными больше (там, где выше плотность последних), процент травмированных черепов должен быть выше, чем в районах с низкой плотностью копытных. Для проверки этого предположения мы сравнили частоту по-

вреждённых черепов, доставленных из районов, где плотность копытных в 70-е годы была высока (более 20 экз. на 10 тыс. га пригодной для обитания площади), с частотой прижизненных травм черепа рысей, добытых в районах низкой плотности копытных (менее 20 экз. на 10 тыс. га). При определении плотности копытных (косули и лося) использованы данные, приведенные в работах [47, 13]. Сравнение показало, что в районах высокой численности диких копытных общее количество травмированных черепов и с повреждениями скуловых дуг достоверно выше, чем в районах, где численность копытных невысока (табл. 40).

По нашему мнению, в условиях Среднего Урала нападение рыси на копытных сопряжено для нее с определенным риском, поэтому нет оснований считать мелких копытных легкой добычей этого хищника. Тем не менее в южной части Среднего Урала косуля остается одним из главных объектов питания рыси, а плотность копытных, как будет показано ниже, является одним из факторов, влияющих на динамику численности и демографические характеристики хищника.

4.4. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫСИ И ВОЛКА

Ареалы европейской рыси и волка значительно перекрываются, и часто они населяют одну и ту же территорию. Литературные сведения о взаимоотношениях этих хищников противоречивы. В разных частях ареала рыси ее численность уменьшается при появлении волков (см. обзор [220]).

Отмечался также ряд случаев нападения волков на рысь [57, 27]. В то же время описаны ситуации, когда эти виды в течение долгого времени «сосуществуют», не причиняя друг другу вреда, без каких-либо попыток нападения [95]. По мнению Е. Н. Матюшкина, в основе отношений рыси с другими хищниками (в том числе с волком) лежит не антагонизм, а конкуренция (по-видимому, имеется в виду эксплуатационная конкуренция). Напротив, П. И. Данилов с соавторами [27] считают, что «... о конкуренции рыси и волка можно говорить, имея в виду только период выкармливания потомства (до участия молодых волчат в коллективных охотах), когда добычей волка становятся мелкие и средние животные» (с. 147).

Конкуренция — сложное экологическое явление; степень ее проявления зависит от ряда факторов, в первую очередь от обилия ресурсов, численности конкурирующих видов и особенностей динамики их популяций. Выявить конкуренцию в природных условиях чрезвычайно трудно [117], особенно это касается таких малоизученных видов, как рысь. Вероятно, поэтому более или менее детального анализа конкурентных взаимоотношений рыси и волка до сих пор не проводилось.

Мы попытались оценить степень конкуренции рыси и волка

Таблица 41

Встречаемость основных кормовых объектов в питании рыси и волка в Свердловской области, %

Кормовые объекты	Южная часть области		Северная часть области		В целом по Свердловской области	
	Рысь	Волк	Рысь	Волк	Рысь	Волк
Лось	0,3	39,3	7,9	28,0	1,7	35,9
Северный олень	—	—	0,6	0,9	0,2	0,4
Пятнистый олень	0,3	—	—	—	0,2	—
Косуля	21,0	10,5	0,6	—	16,0	6,4
Кабан	0,3	1,5	—	—	0,2	0,9
Лисица	2,6	0,1	0,6	—	1,9	0,1
Барсук	0,3	0,1	—	1,3	0,2	0,4
Куница	1,1	—	—	—	0,9	—
Колонок	0,3	—	0,6	—	0,4	—
Соболь	—	—	1,8	—	0,7	—
Енотовидная собака	1,1	0,1	—	—	0,9	0,1
Росомаха	—	—	—	0,1	—	0,1
Рысь	—	—	—	0,1	—	0,1
Заяц-беляк	30,9	18,1	35,1	32,2	32,0	23,1
Заяц-русак	0,7	—	—	—	0,4	—
Белка	2,2	—	2,4	—	2,4	—
Бобр	0,3	—	3,1	1,5	0,6	0,5
Ондатра	0,3	0,1	2,1	—	0,7	0,1
Мелкие грызуны	7,0	4,7	4,2	4,4	6,9	4,8
Домашняя собака	4,0	3,9	4,4	6,8	4,3	5,2
Мелкий скот	1,3	3,4	1,9	1,8	1,5	2,5
Падаль	5,5	7,6	3,0	2,8	5,1	5,6
Тетеревиные птицы	18,3	10,6	23,2	15,2	19,4	12,4
Другие птицы	2,2	—	8,5	4,9	3,4	1,4

в условиях Среднего Урала, используя материалы по питанию хищников, динамике численности, а также по динамике численности их основных жертв.

Прежде чем говорить о конкуренции двух видов животных, необходимо определить, в какой степени они используют одни и те же ресурсы, иными словами, оценить степень перекрывания их экологических ниш. Однако надо иметь в виду, что наличие перекрывания ниш не дает представления о степени конкуренции; иногда даже сильное перекрывание связано со слабой конкуренцией [117]. Поэтому сходство спектров питания («трофических ниш») у животных, населяющих одни местообитания, указывает только на потенциальную возможность конкурентных взаимоотношений.

Питание волка изучали по данным восьми троплений общей протяженностью более 100 км, по результатам вскрытия 49 желудочно-кишечных трактов и по данным разбора 18 экскрементов. Кроме того, проанализировано 225 опросных сведений, большинство из которых (84 %) — ответы на вопросы специ-

ально разработанной анкеты. Все материалы по питанию волка собраны в основном Г. Ф. Борискиным [14] и относятся к периоду 1976—1982 гг. По этим данным рассчитывали усредненный процент встречаемости пищи в рационе зверя.

Сопоставление спектров питания (табл. 41) показывает, что рацион волка и рыси в северной и южной частях Свердловской области различается. Как уже упоминалось, условная граница между северной и южной частями области примерно соответствует северной границе распространения косули.

На севере Среднего Урала в питании волка косуля отсутствует, в то время как в южной части она составляет значительную долю (10,5 %). В рационе волка на юге Свердловской области преобладает лось (39,3 %), на втором месте стоит заяц-беляк (18,1 %). Заметную роль здесь играют тетеревиные птицы (10,6 %). В северной (таежной) части региона заяц-беляк становится преобладающим кормовым объектом волка (32,2 %), встречаемость которого близка к встречаемости этого вида в питании рыси (35,1 %), а встречаемость лося уменьшается (28,0 %). Тетеревиные птицы также занимают важное место в рационе хищника (15,2 %).

На севере Свердловской области в питании рыси и волка больше сходства, чем на юге. Соответствующие коэффициенты перекрывания трофических ниш данных видов (0,877 и 0,536) различаются статистически достоверно ($p<0{,}05$). Это обусловлено тем, что в таежной части Среднего Урала основные кормовые объекты рыси и волка совпадают (заяц-беляк и тетеревиные птицы). Кроме того, в питании рыси здесь чаще встречается лось (7,9 против 0,3 % на юге), который служит основной жертвой волка. На юге региона бо́льшая степень расхождения трофических ниш рыси и волка определяется большей «специализацией» волка на питании лосем, а в рационе рыси появляется и занимает второе по значению место косуля. Однако и в этой части Среднего Урала спектры питания хищников во многом совпадают.

В целом по области трофические ниши рыси и волка перекрываются довольно сильно ($O_{xy}=0{,}639$ с 95 %-ным доверительным интервалом от 0,317 до 0,829): в питании рыси преобладают заяц-беляк (32,0 %), тетеревиные (19,4 %) и косуля (16,0 %); в рационе волка наиболее часто отмечаются лось (35,9 %), заяц-беляк (23,1 %) и тетеревиные (12,4 %). Частота встречаемости мелких грызунов в питании хищников довольно близка (6,9 % — для рыси и 4,8 % — для волка).

Результаты сравнительного анализа питания рыси и волка на Среднем Урале показывают, что даже в осенне-зимний период хищники потребляют довольно сходный по видовому составу и частоте встречаемости основных компонентов рациона набор кормов. Степень перекрывания их трофических ниш зависит от численности жертв. Так, на севере Свердловской области

практически не встречается косуля, а численность лося в таежной части региона колеблется от 0,1 до 2,0 экз. на 1000 га лесопокрытой площади, в то время как в южной части ее она более 2,0 экз. на 1000 га [13]. Соответственно спектры питания рыси и волка на севере перекрываются в большей степени, чем на юге. Среднегодовой выход шкурок зайца-беляка в пересчете на пригодную для их обитания площадь на севере области меньше, чем в южных районах ([70]; см. рис. 11). Все это указывает на потенциальную возможность эксплуатационной конкуренции рыси и волка, проявление которой следует с большей вероятностью ожидать при низкой численности основных кормовых объектов хищников. Однако, как уже говорилось, степень проявления конкурентных взаимоотношений зависит также от численности конкурирующих видов.

Подробно динамика численности рыси освещается в главе 3. Здесь мы будем рассматривать лишь те ее стороны, которые необходимы для анализа взаимоотношений рыси и волка. В Свердловской области за последние 40 лет наибольшей численности рысь достигала, по-видимому, в 60-х годах, когда заготовки зверя были самыми высокими. Начало подъема числа добываемых рысей в конце 40-х годов совпало по времени с начавшимся примерно в 1946 г. спадом добычи волка, продолжавшимся до 1971 г. В последнее десятилетие происходило заметное снижение численности рыси, в то время как заготовки волка быстро возрастали (рис. 16). За период 1946—1982 гг. количество заготовленных шкур рыси было обратно скоррелировано с числом добываемых волков ($r=-0{,}43$; $n=37$; $p<0{,}01$). Это позволяет полагать, что на Среднем Урале наблюдалась неоднократно описанная в литературе [30, 32, 66, 93] обратная зависимость численности рыси от поголовья волка.

На рис. 17 изображена динамика численности рыси, (оцененная с помощью суммирующих таблиц В. С. Смирнова [136]), волка и их основных жертв (лося, косули и зайца-беляка) за период 1971—1980 гг. Этот метод дает более точное представление об изменениях численности, чем данные учетов (см. главу 3). Из-за отсутствия материала по возрастной структуре промысловых проб остальных видов их численность оценивали по данным учетов, проводимых Управлением охотничье-промыслового хозяйства при Свердловском облисполкоме. Для приведения графиков к одному масштабу численность животных дана в процентах от средней за рассматриваемый период. На протяжении 70-х годов увеличивались поголовье лося и численность зайца-беляка, которые являются главными жертвами волка на Среднем Урале. По всей вероятности, подъем их численности послужил одной из основных причин (наряду с ослаблением контроля со стороны человека) быстрого роста численности волка. Количество этого хищника было скоррелировано с численностью лося ($r=0{,}94$; $p<0{,}01$) и зайца-беляка ($r=0{,}75$; $p<0{,}05$).

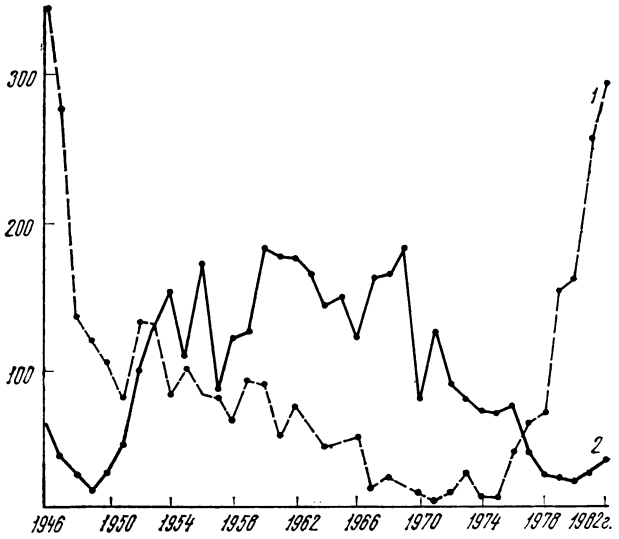


Рис. 16. Динамика заготовок волка (*1*) и рыси (*2*) в Свердловской области за 37 лет (в % от средней многолетней).

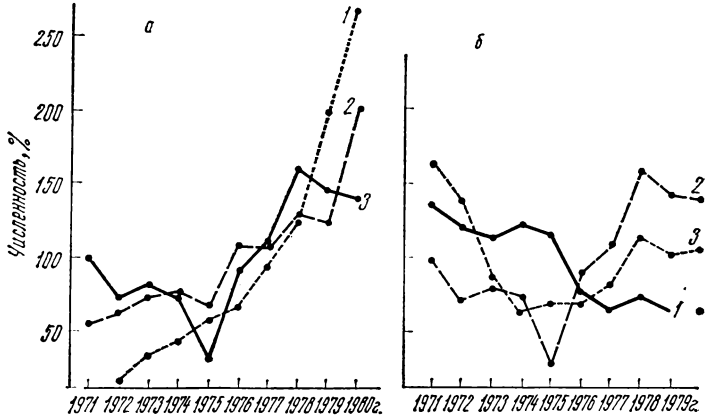


Рис. 17. Динамика численности волка, рыси и их основных жертв в Свердловской области в 70-е годы (в % от средних многолетних). Численность рыси оценена по суммирующим таблицам, а волка, лося, зайца-беляка и косули — по данным учетов.

а — динамика численности волка (*1*), лося (*2*) и зайца-беляка (*3*); *б* — динамика численности рыси (*1*), зайца-беляка (*2*) и косули (*3*).

Таблица 42

Зависимость количества добытых в Свердловской области за период 1950—1980 гг. рысей от заготовок волка и зайца-беляка

Градации численности волка, экз/год	Градации численности зайца, экз/год						В среднем по градациям численности волка
	менее 10 тыс.		10—20 тыс.		более 10 тыс.		
	n, лет	*M*	*n*, лет	*M*	*n*, лет	*M*	
Менее 25	5	177,4	1	371,0	2	331,0	293,1
25—50	2	164,0	5	249,4	1	358,0	257,1
50—75	1	97,0	1	357,0	7	258,1	243,4
Более 75	1	61,0	1	63,0	4	184,3	102,8
В среднем по градациям численности зайца-беляка	—	124,9	—	264,6	—	282,9	

Таблица 43

Результаты дисперсионного анализа зависимости заготовок рыси от заготовок волка (фактор А) и зайца-беляка (фактор Б)

Источник вариации	Степени свободы	Сумма квадратов отклонений	Средний квадрат	*F*
Общая дисперсия . . .	30	320 304	10676,8	—
Факториальная дисперсия	11	189 569	17233,5	2,50*
По фактору А	3	78 606,5	26202,2	3,81*
По фактору Б	2	74 740,7	37370,4	5,43*
Совместная АБ	6	36 227,8	6037,0	0,88
Остаточная	19	130 735	6880,8	1,00

*$p < 0,05$.

Несмотря на рост численности зайца-беляка и некоторое увеличение поголовья косули, численность рыси в рассматриваемый период снижалась (см. рис. 17, б). Однако до начала подъема численности волка она была связана с плотностью зайца-беляка. Расчеты, сделанные на основании среднегодового количества заготовленных шкур рыси и зайца-беляка в пересчете на лесопокрытую площадь в основных лесорастительных группировках Свердловской области за период с 1947 г. по 1971 г., показали их высокую корреляцию ($r=0,90$; $n=8$, $p<0,01$; см. также главу 3).

Двухфакторный дисперсионный анализ данных по заготовкам рыси, волка и зайца-беляка в Свердловской области за период 1950—1980 гг. также подтвердил прямую связь количества заготовленных шкур рыси с количеством добытых зайцев, и обрат-

Таблица 44

Зависимость относительного числа сеголеток рыси (в расчете на взрослую самку) от численности зайца-беляка, косули и волка за период 1966—1980 гг.

Заготовки волка, экз/год	Заяц-беляк (заготовки, экз/год)			Косуля (численность экз.)		
	менее 10 тыс.	более 10 тыс.	в среднем по градац. числен. волка	менее 2,4 тыс.	более 2,4 тыс.	в среднем по градац. числен. волка
Менее 20	1,10 (5)*	0,98 (2)	1,04	1,11 (2)	1,05 (5)	1,08
Более 20	0,72 (4)	1,17 (4)	0,94	0,72 (4)	1,17 (4)	0,94
В среднем по градациям численности жертв рыси	0,91	1,07	—	0,92	1,11	—

* В скобках — количество лет.

Таблица 45

Результаты дисперсионного анализа зависимости относительного (на взрослую самку) количества сеголеток рыси от численности зайца-беляка, косули и волка за период 1966—1980 гг.

Источник вариации		Степень свободы	Сумма квадратов отклонений	Средний квадрат	*F*
I*	Факториальная	3	0,470	0,157	6,28**
	По фактору А	1	0,105	0,105	4,20
	По фактору Б	1	0,041	0,041	1,64
	Совместная АБ	1	0,324	0,324	12,96**
	Остаточная	11	0,276	0,025	1,00
II	Факториальная	3	0,454	0,151	5,59***
	По фактору А	1	0,144	0,144	5,33***
	По фактору Б	1	0,076	0,076	2,81
	Совместная АБ	1	0,235	0,235	8,67***
	Остаточная	11	0,292	0,027	1,00
Общая дисперсия		14	0,746	0,053	—

* I — зависимость числа сеголеток рыси от численности зайца-беляка (фактор А) и волка (фактор Б); II — зависимость числа сеголеток рыси от численности косули (фактор А) и волка (фактор Б).

** $p<0,01$.

*** $p<0,05$.

ную — с числом добытых волков (табл. 42, 43). Заметим, что заготовки волка в этот период тоже оказались достоверно связанными с заготовками зайца-беляка ($r=0{,}51$; $p<0{,}01$).

Количество сеголеток рыси, доживающих до начала промыслового сезона, в расчете на одну взрослую самку, определенное по суммирующим таблицам, за последнее десятилетие снизилось ([87], см. также главу 3). Анализ зависимости этого показателя (отражающего как среднюю плодовитость самок, так и смертность молодняка рыси в первое лето жизни) от численности волка и основных жертв рыси (зайца-беляка и косули) свидетельствует о том, что величина пополнения популяции рыси молодыми особями увеличивалась при высокой численности косули и уменьшалась при сочетании низкой численности жертв рыси с высокой волка (табл. 44, 45). Таким образом, в годы низкой численности основных кормовых объектов рыси на приросте ее популяции сказывалось отрицательное влияние волка.

Следовательно, на Среднем Урале наблюдаются конкурентные взаимоотношения рыси и волка. Трофические ниши этих хищников во многом совпадают, а степень их перекрывания тем больше, чем меньше доступность жертв, встречаемость которых в рационе рыси и волка различается в наибольшей степени (лося и косули). Тем не менее даже при относительном обилии копытных, которое наблюдается в южных районах Свердловской области, спектры питания хищников сильно перекрываются. Заяц-беляк, являющийся основным кормовым объектом рыси, играет очень важную роль в осенне-зимнем питании волка. Это же можно сказать и о тетеревиных птицах.

Волк на Среднем Урале оказывает угнетающее действие на рысь, что особенно сказывается в годы относительно низкой численности ее основных жертв — зайца-беляка и косули. Вероятно, конкурентное давление волка наиболее высоко в летний период, так как прослеживается отрицательное влияние волка на относительное количество сеголеток осенью, а этот показатель отражает не только средний размер выводка рыси и долю размножающихся самок, но и выживаемость молодых особей в первое лето жизни. Угнетающе влияет волк на прирост рыси особенно сильно при его высокой численности, наблюдавшейся в конце 70-х годов.

Вероятно, взаимоотношения волка и рыси включают в себя как эксплуатационную, так и интерференционную конкуренцию. Однако нельзя считать конкурентное давление волка основной причиной снижения численности рыси на Урале, так как главный фактор смертности последней — промысел. Тем не менее возросшее в 70-е годы количество волков подавляет величину прироста популяции рыси, что на фоне неснижающейся интенсивности ее добычи приводит к неблагоприятным для данного вида последствиям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ возрастных изменений и половых различий морфологических (экстерьерных и краниологических) и морфофизиологических признаков рыси показал, что для проведения сравнительных исследований (при изучении географической или временной изменчивости этих признаков) необходимо разделять полученные выборки животных по крайней мере на три возрастных класса — прибылых (возраст менее одного года), годовалых (проживших одну зиму) и взрослых. При этом следует иметь в виду, что молодых животных в популяции больше, чем взрослых; поэтому для исследований необходимо получать достаточно большие выборки.

Одна из главных задач при анализе популяции рыси — определение возраста добытых животных. При массовом материале наиболее рациональным способом является использование одонтологических признаков. Наличие открытого апикального отверстия позволяет выделить сеголеток (возраста 0+ лет). Остальные группы достаточно хорошо определяются по возрастному показателю В. С. Смирнова [139, 140] с помощью калибровочной шкалы (см. табл. 3).

Сравнение краниологических признаков уральской рыси с аналогичными показателями, приведенными в литературе для европейской рыси [20, 145], позволяет отнести ее к подвиду *Lynx lynx lynx* Linn., 1758.

По данным заготовок, рысь более распространена в южной части Среднего Урала (в южной тайге и в предлесостепных сосново-березовых лесах), чем на севере региона (в средней и северной тайге). Этот вывод находит подтверждение и при анализе динамики численности вида методом суммирующих таблиц.

Движение численности мы оценивали по данным, характеризующим структуру и численность популяции рыси на момент начала промыслового сезона. Вслед за Коли [56] В. С. Смирнов [142] пришел к мнению, что «...имеет смысл считать прирост промысловой популяции не в момент рождения щенков, а к началу промыслового сезона. В данном случае отпадает необходимость в исследовании плодовитости самок и смертности щенков в ранний период их жизни. Достаточно будет знать, в каком количестве влился в популяцию молодняк к тому моменту, с которого начинается изучение структуры, т. е. к началу

промыслового сезона» (с. 7). Анализ промысловых проб за 1966—1980 гг. позволил оценить выживаемость и возрастное распределение в популяции рыси, а также установить, что основным фактором ее смертности на Среднем Урале является промысел. Динамика численности вида определяется, таким образом, соотношением интенсивности промысла и интенсивности пополнения популяции за счет молодняка. В качестве показателя последней мы рассчитывали относительное число сеголеток, приходящееся на одну взрослую самку к началу промыслового сезона. Этот показатель (как и интенсивность промысла) значительно колеблется год от года, и в среднем за период исследования промысел превышал пополнение за счет молодняка, что привело к снижению численности рыси на Среднем Урале. При этом можно выделить ряд «критических» лет, характеризующихся резким падением численности, когда относительное число сеголеток было сравнительно мало, а промысловая нагрузка на популяцию велика.

Изучение осенне-зимнего питания рыси позволило определить ее основные кормовые объекты (заяц-беляк, косуля и тетеревиные птицы), а также установить различия в трофических связях рыси в различных частях Среднего Урала. На севере региона косуля практически не встречается и поэтому выпадает из рациона хищника. Как показало исследование прижизненного травматизма черепов рыси, охота на диких копытных сопряжена для нее с определенным риском. В то же время энергетически добыча мелких копытных для рыси, по-видимому, выгодна [93, 94]. Возможно, это и служит одной из причин более низкой численности рыси на севере Среднего Урала (где этот кормовой объект выпадает из рациона хищника), чем на юге.

В общем на Среднем Урале наблюдается отрицательная связь численности волка с численностью рыси, однако более тщательный анализ данных показывает, что отрицательное конкурентное давление волка на рысь опосредовано рядом факторов. Величина прироста популяции рыси за счет молодняка (один из главных факторов динамики ее численности) зависит от обилия кормовых объектов хищника, а также от численности волка. При этом наиболее сильно проявляются эффекты взаимодействия: величина пополнения наиболее сильно снижается при низкой плотности косули и зайца-беляка и высокой — волка. По-видимому, одна из основных причин роста численности волка — увеличение поголовья лося, его основного кормового объекта.

Наиболее реальным способом управления численностью популяции рыси с целью оптимизации ее добычи может быть воздействие через изменение интенсивности промысла. Поясним это на абстрактном примере, опираясь на изложенные в данной книге результаты.

Чтобы удерживать численность популяции на одном уровне,

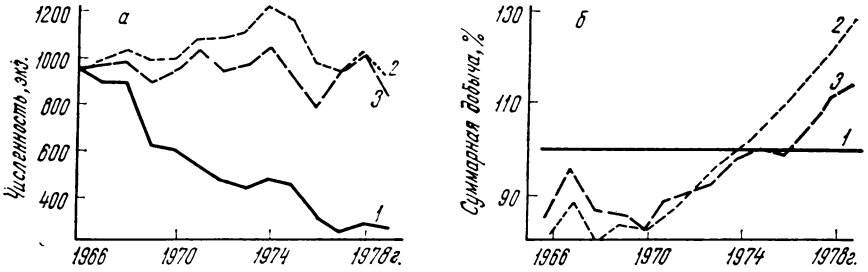


Рис. 18. Динамика численности (*а*), определенная по суммирующим таблицам, и суммарная добыча рыси (*б*) при разных режимах ее промысла.

1 — динамика численности (перед началом промысла) и суммарные заготовки рыси за 14 промысловых сезонов (с 1966/67 по 1979/80 гг.); *2* — гипотетически ожидаемая динамика численности и суммарных заготовок рыси при постоянной интенсивности промысла, соответствующей среднему ежегодному приросту популяции за счет молодняка (M) : $C = M/1+M$; *3* — гипотетически ожидаемая динамика численности и суммарных заготовок рыси при интенсивности промысла, меняющейся соответственно величине прироста популяции за счет молодняка: $C(t) = \frac{M(t)}{1+M(t)}$. Фактическая добыча (количество рысей, добытых начиная с 1966 г.) принята за 100 %.

ее прирост должен быть равен изъятию. Средний ежегодный прирост популяции рыси за период с 1966 по 1980 г. (число сеголеток к началу промыслового сезона, отнесенное к числу особей старшего возраста) равнялся 40,0 %. Численность рыси на $t+1$-й год зависит от численности зверей в t-й год, если считать единственным фактором смертности взрослых особей промысел, в соответствии с уравнением

$$N(t+1) = N(t)\ [1-P(t)]\ [1+M(t+1],$$

где $P(t)$ — интенсивность промысла, а $M(t+1)$ — величина прироста. Отсюда для равенства $N(t+1) = N(t)$ имеем

$$[1-P(t)]\,[1+M(t+1)] = 1,$$

откуда

$$P(t) = \frac{M(t+1)}{1+M(t+1)}.$$

Подставляя в это выражение значение средней величины прироста, получим, что для сохранения численности рыси на одном уровне интенсивность промысла каждый год должна быть равна 28,6 %. Поскольку на самом деле величина M колебалась, численность в этом случае не была бы постоянной, однако суммарное число заготовленных шкур рыси оказалось бы в 1,5 раза больше, чем это наблюдалось фактически (рис. 18). Чтобы осуществить это на практике, следует определять величину прироста популяции рыси, что требует постоянного контроля за ее численностью и возрастным составом.

Резкое повышение закупочных цен с первого января 1983 г. [121а] на шкуры рыси (в семь раз) повлекло за собой увеличение интенсивности добычи этого хищника. В Свердловской области в первом квартале 1983 г. было заготовлено в 2,7 раза больше рысей, чем в соответствующий период 1982 г., а в целом за весь 1983 г. было добыто зверей в 3,7 раза больше по сравнению с 1982 г. Такое кратковременное повышение заготовок при существующем режиме промысла рыси неизбежно должно смениться падением закупок вследствие снижения численности хищника. Для поддержания их на стабильном уровне (что экономически более выгодно) следует рационализировать промысел рыси. Наиболее эффективный способ планомерной регуляции заготовок и численности зверя — выдача лицензий. При этом планируемое количество добытых животных нужно определять исходя из величины прироста популяции.

Полученные новые сведения о биологии рыси могут быть использованы при разработке регионального охотничьего кадастра [124] для Среднего Урала, а также видового кадастра для рыси как ценного пушного зверя.

1. Архипова Н. П. Общая характеристика природы Урала и Свердловской области.— В кн.: Природа Свердловской области. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1958, с. 5—29.

2. Банга Ю. В. Влияние витамина А и С на развитие кокцидиозной инвазии у кроликов.— Изв. АН ЛитССР, 1951, вып. 7, с. 15—20.

3. Баскин Л. М. Олени против волков. М.: Знание, 1976. 144 с.

4. Бауэр О. Э. Вспышка трихинеллеза от мяса бурого медведя.— Сов. медицина, 1957, № 11, с. 133—134.

5. Белык В. И. Опыт изучения динамики популяций и прогнозирование численности белки в Якутии.— В кн.: Материалы научной конференции ВНИИЖП. М., 1964, с. 49—51.

6. Белык В. И. К познанию динамики численности белки в Якутии.— В кн.: Материалы Всесоюзного научно-производственного совещания по белке. Киров, 1967, с. 34—36.

6а. Бергрэд А. Т. Смена жертвы в простой экосистеме.— В мире науки, 1984, № 2, с. 64—73.

7. Бессонов А. С. Характеристика очагов трихинеллеза в СССР: Докл. на научн. конф. Всесоюзного о-ва гельминтологов (15—20 декабря 1960 г.). М., 1960. 20 с.

8. Бессонов А. С. Эпизоотология (эпидемиология) и профилактика трихинеллеза. Вильнюс: Минтис, 1972. 303 с.

9. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищепромиздат, 1969. 248 с.

10. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 394 с.

11. Богачев А., Яковлев И. Взаимоотношения пятнистого оленя с хищниками в оленепарках Приморского края.— В кн.: Копытные фауны СССР: экология, морфология, использование, охрана. М., 1975, с. 191—193.

12. Болховитинов Д. З. К эпизоотологической характеристике очага трихинеллеза в Свердловской области: Докл. на научной конф. Всесоюзного о-ва гельминтологов. М., 1960, с. 10—14.

13. Борискин Г. Ф., Чирков М. И. Состояние численности лося в Свердловской области.— В кн.: Охота, пушнина и дичь. Киров, 1977, вып. 56, с. 17—22.

14. Борискин Г. Ф., Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В. Осенне-зимнее питание волка на Среднем Урале.— В сб.: Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 17—19.

15. Булычев Н. П. Очерк флоры и фауны Ирбитского уезда.— Зап. Уральского о-ва любителей естеств., Екатеринбург, 1878, т. 4, с. 1—38.

16. Бутурлин С. А. Лоси. М.; Л.: КОГИЗ, 1934, с. 2—68.

17. Верещагин Н. К. Сравнительная краниологическая характеристика диких кошек СССР.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 4, с. 587—599.

18. Ветлужских П. А., Вершинин И. И., Береснев В. П. Случай трихинеллеза у бурого медведя.— Материалы научной конф. Всесоюзного о-ва гельминтологов. М., 1964, с. 61—63.

19. Ветлужских П. А., Вершинин И. И., Береснев В. П. К изучению трихинеллеза домашних и диких животных Свердловской области.— Труды с. х. ин-та, 1965, вып. 12, с. 388—390.

20. Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза: Хищные (гиены и кошки). М., 1972, т. 2, ч. 2, с. 385—457.

21. Гептнер В. Г., Турова-Морозова Л. Г. Материалы по изучению волка с описанием нового метода установления возрастной изменчивости млекопитающих.— Труды Гос. зоол. муз., М., 1951, вып. 7, с. 5—14.

22. Гудман Д. Демографический подход к жестко управляемым популяциям.— В кн.: Биология охраны природы. М.: Мир, 1983, с. 198—224.

23. Граков Н. Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 109 с.

24. Гринберг В. Б. Рысь и росомаха. Их промысловое значение в охотхозяйстве СССР. М.; Л.: КОИЗ, 1933. 35 с.

25. Давыдов В. Г. К питанию рыси на Южном Урале.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М., 1979, с. 261—262.

26. Данилов П. И. Некоторые данные по биологии и морфологии рыси.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 4, с. 631—632.

27. Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л., 1979, с. 25—55.

28. Добринский Л. Н., Михалев М. В. К методике определения возрастной структуры популяций животных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1966, вып. 51, с. 107—115.

29. Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Материалы к эпигенетическому полиморфизму рыси на Среднем Урале.— В кн.: Проблемы охотоведения и охраны природы. Иркутск, 1975, с. 57—59.

30. Дулькейт Г. Д. Значение рыси и росомахи как хищников в природном комплексе алтайской тайги.— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М., 1953, с. 147—166.

31. Дымин В. А. Воздействие хищников на диких копытных Верхнего Приамурья.— В кн.: Копытные фауны СССР: экология, морфология, использование, охрана. М., 1957, с. 191—193.

32. Дымин В. А., Юдаков А. Г. Воздействие рыси на промысловую фауну Верхнего Приамурья.— В кн.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск, 1967, с. 164.

33. Егоров О. В. Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 285 с.

34. Ельский Г. М., Шишкин А. С. Взаимоотношения хищных и растительноядных млекопитающих в местах зимних концентраций в Приангарье.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М., 1979, с. 265—266.

35. Желтухин А. С. Зимнее питание и охотничье поведение рыси в Центрально-лесном заповеднике.— Там же, с. 266—267.

36. Житков Б. М. Возрастная изменчивость и эволюция /Естественнонаучная библиотека под ред. С. И. Огнева и П. Н. Каптерева. Серия III, вып. 1. М., 1922. 70 с.

37. Загоруйко Н. Г. Методы распознавания и их применение. М.: Сов. радио, 1972. 96 с.

38. Звери Ленинградской области /Г. А. Новиков, А. Э. Айрапетянц, Ю. Б. Пукинский и др. Л.: Наука, 1970. 360 с.

39. Зырянов А. Н. Рысь и росомаха в Красноярском крае.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979, с. 267—269.

40. Исаев Л. А. Млекопитающие заповедника «Денежкин Камень»: Отчет в Главное управление по заповедникам. Свердловск, 1949. 74 с.

41. Исаков Ю. А. Опыт изучения распространения вида внутри ареала.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1952, т. 57, вып. 6, с. 14—18.

42. Ищенко В. Г. Об использовании морфологического полиморфизма в популяционной экологии млекопитающих.— Экология, 1971, № 5, с. 64—70.

43. Капланов Л. Г. Биология и промысел лося в бассейне р. Демьянки.— В кн.: Лось и его промысел. М., 1935, с. 5—102.

44. Кириллов И. В., Чурина Н. В., Вознесенский Г. Л. Изучение очага трихинеллеза в Ново-Лялинском районе Свердловской области.— Мед. паразитология и паразитар. болезни, 1971, вып. 2, с. 229—232.

45. Кирис И. Д. Белка. Киров, 1973. 447 с.
46. Киселев А. А. Косуля и рысь в Свердловской области.— Охота и охотничье хоз-во, 1974, № 12, с. 16—18.
47. Киселев А. А. Распространение и численность косули на Среднем Урале.— В кн.: Охотоведение: использование и охрана лесных копытных. М., 1976, с. 63—71.
48. Киселев А. А. Косуля на Урале: Дис.... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 191 с.
49. Клевезаль Г. А., Клейненберг Е. С. Методика точного определения возраста в связи с изучением структуры популяций млекопитающих.— В сб.: Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964, с. 48—49.
50. Клевезаль Г. А., Мараков С. В. О возрасте калана.— Сб. научно-тематич. информации ВНИИЖП, 1966, вып. 16, с. 38—40.
51. Клевезаль Г. А., Клейненберг Е. С. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 142 с.
52. Козло П. Г. Эколого-морфологический анализ популяции лося. М.: Наука и техника, 1983. 215 с.
53. Козлов В. Рубки леса и хищники.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 8, с. 21.
54. Колесников Б. П., Прокаев В. И. Схема лесорастительного районирования Свердловской области. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1965. 270 с.
55. Колесников Б. П. Леса СССР. Т. 5. М.: Наука, 1969, с. 64—124.
56. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
57. Кончиц А. М. Динамика годичных изменений численности охотничье-промысловой фауны Центрально-лесного заповедника.— Труды Центрально-лесного заповедника, 1937, вып. 2, с. 409—438.
58. Корытин Н. С., Смирнов В. С. О воздействии разных способов промысла на популяцию лисицы в Курганской области.— В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. III. Животный мир. Свердловск УНЦ АН СССР, 1978, с. 32—33.
59. Корытин Н. С., Бененсон И. Е., Соломин Н. Н. Имитационное моделирование популяции красной лисицы.— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979, с. 28—29.
60. Корытин Н. С. Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисицы.— Экология, 1983, № 2, с. 79—81.
61. Корытин Н. С., Соломин Н. Н. Оценка выживаемости и скорости роста численности в популяциях лисиц из Предуралья и Зауралья.— В кн.: Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 19—28.
62. Котов В. А. Питание рыси в Кавказском заповеднике.— Труды Кавказского гос. заповедника, 1958, вып. 4, с. 214—217.
63. Куклин С. А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск: ОГИЗ, 1937. 240 с.
64. Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек.— В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952, с. 9—46.
65. Лабутин Ю. В. Хищники как фактор изменения численности зайца-беляка.— В кн.: Исследование причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. М., 1960, с. 24—32.
66. Лавов М. А. Влияние волка и рыси на диких копытных в Восточной Сибири.— В сб.: Материалы научной конференции, посвященной 50-летию ВНИИОЗ. Киров, 1972, т. 2, с. 112—115.
67. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.
68. Ларин Б. А. Статистика заготовок при изучении изменений численности и распределения промысловых животных.— В кн.: Вопросы экологии. Киев, 1962, т. 4, с. 123—125.

69. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностран. лит., 1957, с. 11—403.

70. Малафеев Ю. М. Рысь на Среднем Урале.— Охота и охотничье хоз-во, 1974, № 9, с. 18—19.

71. Малафеев Ю. М. Возрастная и половая изменчивость некоторых морфологических признаков рыси на Среднем Урале.— В сб.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975, с. 106—111.

72. Малафеев Ю. М. Предварительные сведения о прижизненном травматизме черепов рыси на Среднем Урале.— В сб.: Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976, с. 19—21.

73. Малафеев Ю. М. Соотношение возрастных групп в промысловых выборках рыси на Среднем Урале.— В сб.: Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 6—7.

74. Малафеев Ю. М. Плотность, численность и заготовки рыси в Свердловской области.— В сб.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. III. Животный мир. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 31—32.

75. Малафеев Ю. М. Разовое потребление пищи рысью.— В сб.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 41.

76. Малафеев Ю. М. Онтогенетические изменения краниологических показателей рыси (*Lynx lynx L.*).— В сб.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 84—97.

77. Малафеев Ю. М., Добринский Л. Н. Соотношение возрастных групп рыси в заготовках как показатель состояния популяции.— В кн.: Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976, с. 157—158.

78. Малафеев Ю. М., Шляпников Л. Д. Плотность зайца-беляка и рыси в разных типах леса Притагильской части Урала.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976, с. 17.

79. Малафеев Ю. М., Добринский Л. Н. Морфологическая характеристика рыси на Урале: [Тез. докл. V Всесоюзн. конф. по физиологической экологии.] Фрунзе, 1977, с. 40—41.

80. Малафеев Ю. М., Елькин Ю. А., Кряжимский Ф. В. Опыт применения методов распознавания образов для определения степени полового диморфизма у сеголеток рыси.— В сб.: Фауна и морфологическая изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977, с. 22—24.

81. Малафеев Ю. М., Корытин Н. С. Расширение ареала и хозяйственное значение енотовидной собаки на Среднем Урале.— В кн.: Акклиматизации охотничьих животных в СССР: [Тез. докл. III Всесоюзн. семинара-совещания по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных]. Минск, 1978, с. 128—129.

82. Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В. Возрастные изменения краниологических признаков у рыси на Среднем Урале.— Информ. матер. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 49—50.

83. Малафеев Ю. М., Михеева К. В. Рысь и сопряженные с ней виды на Среднем Урале.— В сб.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 41—42.

84. Малафеев Ю. М., Большаков В. Н., Добринский Л. Н. Материалы по экологии рыси на Среднем Урале.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Матер. Всесоюз. совещ. М., 1979, с. 270.

85. Малафеев Ю. М., Борискин Г. Ф. Численность и морфофизиологические особенности волка в Свердловской области.— В кн.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Матер. Всесоюз. совещ. М., 1979, с. 122—123.

86. Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В. Краниологические осо-

бенности уральской рыси.— В сб.: Териология на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 55—58.
87. Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В. Численность и структура популяции рыси на Среднем Урале.— В сб.: Экология горных млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 72—73.
88. Малафеев Ю. М., Кряжимский Ф. В. Прижизненный травматизм черепов рыси на Среднем Урале.— В сб.: Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 50—52.
89. Мантейфель П. А. Зимний авитаминоз уток.— Бюлл. зоопарков и зоосадов, 1935, № 3—4, с. 4—6.
90. Марвин М. Я. Промысловые звери Висимского государственного заповедника: Отчет по договору между Уральским госуниверситетом и Висимским государственным заповедником. Свердловск, 1948. 15 с.
91. Марвин М. Я. Ресурсы фауны промысловых млекопитающих Урала.— В кн.: Проблемы физической географии Урала. М., 1966, с. 198—206.
92. Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Млекопитающие. Свердловск, 1969. Вып. 1. 154 с.
93. Матюшкин Е. Н. Рысь. М.: Лесная пром-сть, 1974. 62 с.
94. Матюшкин Е. Н. Рысь, ее настоящее и будущее.— Охота и охотничье хоз-во, 1974, № 11, с. 20—22.
95. Матюшкин Е. Н. Рыси Голарктики.— В кн.: Млекопитающие (исследования по фауне Советского Союза). М., 1919, с. 76—162.
96. Меньшова Н. В. Продукция охотничьего хозяйства РСФСР.— В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров, 1974, с. 249—250.
97. Меркушев А. В. О трихинеллезной инвазии на Урале.— Труды Воронежского зооветинститута, 1951, № 2, с. 69—72.
98. Методическое руководство по внутрихозяйственному устройству охотничьих хозяйств Росохотрыболовсоюза. М.: Лесная пром-сть, 1965. 138 с.
98а. Метеорологический ежемесячник. Свердловск, 1970, вып. 9, ч. 2, № 13. 34 с.
99. Михеева К. В. Динамика изменения численности белки в Свердловской области.— Экология, 1973, № 6, с. 49—55.
100. Михеева К. В. Динамика численности и структура популяций белки Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. 24 с.
101. Михеева К. В. Динамика численности белки как признак популяционной самостоятельности.— Экология, 1977, № 4, с. 78—85.
102. Наумов Н. П. Некоторые основные вопросы динамики населения животных.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 5, с. 659—679.
103. Наумов Н. П. Некоторые вопросы географии населения промысловых млекопитающих.— В кн.: III Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши: Тез. докл. Ташкент, 1963, с. 8—9.
104. Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных животных.— В кн.: Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964, с. 5—11.
105. Наумов Н. П., Никольский Т. В. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных.— В кн.: Вопросы экологии. Киев, 1962, т. 4, с. 63—64.
106. Наумов С. П. Критерии выявления популяций.— Охота и охотничье хоз-во, 1968, № 1, с. 16—18.
107. Неронов В. М., Соколова А. Я. Об использовании заготовок для создания карт количественного размещения промысловых животных на территории Советского Союза.— Бюлл. МОИП, 1963, т. 68, № 2, с. 5—17.
108. Никитенко М. Ф., Козло П. Г. Эколого-морфологическая характеристика рыси, обитающей в Беловежской Пуще.— В кн.: Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск, 1965, с. 56—63.
109. Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 293 с.

110. Новиков Г. А. Опыт количественной оценки современного состояния популяций рыси в западной части СССР.— Бюлл. МОИП, 1967, т. 72. № 3, с. 5—18.

111. Обухова А. Д., Шахназаров Г. М. О нормах кормления животных семейства кошек.— Тр. Московского зоопарка, 1949, вып. 4, с. 9—11.

112. Огнев С. И. Звери СССР и прилегающих стран. Хищные и ластоногие. М., 1935, с. 196—235.

113. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

114. Оленев А. М. Урал и Новая Земля. М.: Мысль, 1965. 215 с.

115. Павлинин В. В., Шварц С. С. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных.— Зоол. журн., 1951, т. 30, вып. 6, с. 620—628.

116. Пастушенко М. Международный пушной рынок.— Охота и охотничье хоз-во, 1978, № 8, с. 12—14.

117. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

118. Пилитович С. Полнее использовать пушные ресурсы.— Охота и охотничье хоз-во, 1972, № 12, с. 12.

119. Плохинский Н. А. Руководство по биометрии для зоотехников. М.: Колос, 1969. 256 с.

120. Полякова А. Д. Изменения в размещении и численности бурого медведя и рыси в средней полосе РСФСР за десятилетний период.— В кн.: Млекопитающие: численность, ее динамика и факторы их определяющие: Труды Окского гос. заповедника. М., 1975, вып. 11, с. 289—311.

121. Попов В. А. Результаты изучения и реконструкции фауны наземных позвоночных животных за 30 лет ТАССР.— Изв. Казанского филиала АН СССР. Сер. биол., 1952, вып. 3, с. 183—206.

121а. Прейскурант № 70—51. Закупочные цены на пушно-меховое сырье. М.: Прейскурантиздат, 1983. 47 с.

122. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1979. 408 с.

123. Рикфлес Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

123а. Раевский В. В. Позвоночные животные Северного Зауралья. М.: Наука, 1982. 146 с.

124. Рогачева Э. В., Сыроечковский Е. Е. Охотничий кадастр — основа управления ресурсами.— Охота и охотничье хоз-во, 1977, № 12, с. 6—8.

125. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1964. 327 с.

126. Руковский Н. Н. Особенности зимнего поведения выводка рысей.— В кн.: Поведение млекопитающих. М., 1977, с. 179—186.

127. Рымарева Е. К. К биологии рыси.— Бюлл. зоопарков, зоосадов. М., 1933, № 8—9, с. 22—26.

128. Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала. М.: Готье, 1874. 204 с.

129. Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.

130. Селезнева А. А. Влияние А-авитаминоза и разных доз каротина на эндокринные железы и кожу крыс.— Труды ВНИВИ, 1953, вып. 4, с. 16—19.

131. Сержанин И. Н. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск: Изд-во АН БССР, 1955. 311 с.

132. Слудский А. А. Распространение и численность диких кошек в СССР.— Труды Ин-та зоологии АН КазССР. Алма-Ата, 1973, вып. 34, с. 5—106.

133. Смирнов А. И., Мазуров В. Д., Михеева К. В., Безель В. С. Использование математического метода распознавания образцов при определении пространственной структуры вида.— Экология, 1978, № 4, с. 99—101.

134. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура по-

пуляции песца на Ямале.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, Тюмень, 1959, вып. 1, с. 220—239.

135. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников.— Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1960, вып. 14, с. 97—112.

136. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих.— Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1964, вып. 39, 87 с.

137. Смирнов В. С. Оседание пушнины у охотников и его количественная оценка.— Информац. матер. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 25.

138. Смирнов В. С., Корытин Н. С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. 78 с.

139. Смирнов В. С. Определение возраста волка по ширине канала клыка и анализу возрастной структуры популяции.— Информац. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 25—26.

140. Смирнов В. С. Сравнение двух методов определения возраста, используемых для анализа возрастной структуры волка.— В сб.: Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 79—82.

141. Смирнов В. С. Принципы анализа возрастной структуры популяции по выборочным данным.— Экология, 1983, № 1, с. 69—76.

142. Смирнов В. С. Анализ возрастной структуры промысловых животных.— В сб.: Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 3—28.

143. Смирнов М. Н. Косуля в Западном Забайкалье.— Охота и охотничье хоз-во, 1975, № 1, с. 24—25.

144. Смирнов М. Н. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978. 199 с.

144а. Соколов Е. А. Охотничьи животные. Вып. 1. Корма и питание промысловых зверей и птиц. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 256 с.

145. Строганов С. У. Звери Сибири. Хищные. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 458 с.

146. Сысоев Н. Д. Рысь и степной хорек во Владимирской области.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 8, с. 1269—1277.

147. Сысоев Н. Д. Животный мир Владимирской области. Ярославль, 1970. 98 с.

148. Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги.— Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 1960, вып. 8, с. 156—183.

149. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

150. Тупикова Н. В., Неронов В. М. К методике составления карт количественного размещения животных на большой территории.— Вестн. МГУ. Серия географич., 1969, № 5, с. 20—24.

151. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.

152. Филонов К. П. Охотоведение: Динамика численности копытных животных и заповедность. М.: Лесная пром-сть, 1977. 299 с.

153. Филонов К. П. Влияние хищников на копытных в заповедниках.— В кн.: Промысловая териология. М.: Наука, 1982, с. 210—230.

154. Филонов К. П. Лось. М.: Лесная пром-сть, 1983. 246 с.

155. Филонов К. П., Калецкая М. Л. Лось и волк в Дарвиновском заповеднике. М., 1982, вып. 12, с. 1893—1900.

156. Флинт В. Е. Рысь.— Охота и охотничье хоз-во, 1967, № 6, с. 12—13.

157. Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. Млекопитающие СССР. М.: Мысль, 1970. 437 с.

158. Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М.; Л.: ВКОИЗ, 1935. 108 с.

159. Фроленков Н. А. Редкий случай заражения трихинеллезом через медвежатину.— Ветеринария, 1961, № 7, с. 56.

160. Чернявская С. И. Млекопитающие заповедника «Денежкин Камень».— Труды Гос. заповедника «Денежкин Камень». Свердловск, 1959, вып. 1, с. 2—52.

161. Чурина Н. В., Малафеев Ю. М., Русскова А. И. Трихинеллез у рысей Среднего Урала и Зауралья.— В сб.: Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 51—53.

162. Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии.— Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1960, вып. 21. 45 с.

163. Шварц С. С. Популяционная экология — теоретическая основа охотничьего хозяйства.— Охота и охотничье хоз-во, 1969, № 4, с. 16—17.

164. Шварц С. С. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства.— В кн.: Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. М., 1970, с. 74—77.

165. Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н. Животный мир Урала (наземные позвоночные). Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1951. 176 с.

166. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 2, с. 161—173.

167. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1968, вып. 58. 387 с.

168. Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Некоторые закономерности накопления витамина А у ондатры в природных условиях.— Изв. АН СССР, 1957, № 3, с. 343—351.

169. Шиляева Л. М. Смертность и выживаемость песца Европейского Севера на разных фазах популяционного цикла.— В кн.: Промысловая териология. М.: Наука, 1982, с. 116—126.

170. Шиляева Л. М., Морозова О. И., Леушина Н. С. Сравнительная оценка методов и техника определения возраста песца.— В кн.: Охота, пушнина и дичь: Сб. НТИ ВНИИОЗ, вып. 49—50. Киров, 1975, с. 110—117.

171. Шляпников Л. Д. К учету численности зайца-беляка в спортивных охотхозяйствах Пригородного района Свердловской области.— В кн.: Эколого-морфологические особенности животных: Научн. тр. Свердловского педагогического ин-та, 1974, сб. 235, с. 29—32.

172. Шляпников Л. Д., Малафеев Ю. М. Численность и заготовка охотничье-промысловых животных в Притагильской части Урала.— Информац. матер. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1978, с. 71—72.

173. Штарев Ю. Ф. К зимней экологии среднерусской рыси.— Труды Мордовского заповедника, 1964, вып. 2, с. 3—30.

174. Штарев Ю. Ф. Распределение и численность рыси в центральных областях РСФСР.— В кн.: Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1982, с. 80—92.

175. Штарев Ю. Ф. Об экологии рыси в центральных районах РСФСР.— Там же, с. 92—104.

176. Шубин Н. Г. Материалы по экологии рыси в Западной Сибири.— В кн.: Проблемы экологии. Томск, 1967, т. 1, с. 240—246.

177. Юргенсон П. Б. К экологии рыси в лесах средней полосы СССР.— Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 3, с. 609—620.

178. Юргенсон П. Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесная пром-сть, 1973. 172 с.

179. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
180. Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.
181. Язан Ю. П. Охотничьи звери Печорской тайги. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1972. 383 с.
182. Acken D., Grünwald A. Überlegungen zur Wiedereinburgerung des Luchses in den Pflazer Wald.— Beitr. Landespflege Rheinland-Pflaz, 1977, Bd 5, S. 36—53.
183. Beaufort F. Le Lynx.— Science Nature, 1966, vol. 77, p. 21—26.
184. Bergerud A. T. The population dynamics of Newfoundland caribou.— Wildl. Monogr., 1971, vol. 25, p. 55.
185. Berry R. I. Epigenetic polymorphism in wild population of the Mus musculus.— Gen. Res., 1963, vol. 4, N 3, p. 193—200.
186. Berry R. I. The evolution of an island population of the house mouse.— Evolution, 1964, vol. 48, N 3, p. 468—483.
187. Borg K. Predation on roe deer in Sweden.— J. Wildl. Manag., 1962, vol. 26, N 2, p. 133—136.
188. Brand C. J., Keith L. B., Fischer C. A. Lynx responses to changing snowshoe hare densities in central Alberta.— J. Wildl. Manag., 1976, vol. 40, N 3, p. 416—428.
189. Brand C. J., Keith L. B. Lynx demography during a snowshoe hare decline in Alberta.— J. Wildl. Manag., 1979, vol. 43, p. 827—849.
190. Beale D. M. Growth of the eye lens in relation to age in fox squirrels.— J. Wildl. Manag., 1962, vol. 26, N 1, p. 208—211.
191. Christian J. J. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals.— J. Mammal., 190, vol. 31, N 3, p. 247—259.
192. Christian J. J., Davis D. E. Adrenal glands in the female voles (*Microtus pennsylvanicus*) as related to reproduction and population size.— J. Mammal., 1966, vol. 47, p. 1—18.
193. Clarke J. R. The effect of fighting on the adrenal thymus and spleen of the vole (*Microtus agrestis*).— J. Endocrin., 1953, vol. 9, p. 114—126.
194. Conley R. An investigation of some techniques for determining age of bobcats (*Lynx rufus*) in the Southeast.— M. Sc. Thesis. Univ. California, 1968. 44 p.
195. Conley R. M., Jenkins J. M. evaluation of several techniques for determining the age of bobcats (*Lynx rufus*) in South-East.— Proc. South-eastern Assoc. Game and Fish Comissione ers Conf., 1969, vol. 23, p. 104—109.
196. Cop J. Die Ansiedlung des Luchses, *Lynx lynx* (Linne, 1758) in Slowenien, 1977.— Z. Jagdwiss., 1977, vol. 23, N 1, p. 23—30.
197. Craighead J. J., Craighead F., McCutcheon H. Age determination of grizzly bears from fourth premolar tooth sections.— J. Wildl. Manag., 1970, vol. 34, N 3, p. 353—363.
198. Crowe D. M. The presence of annuli in bobcat tooth cementum layer.— J. Wildl. Manag., 1972, vol. 36, N 4, p. 1330—1332.
199. Crowe D. M. Aspects of ageing, growth and reproduction of bobcats from Wyoming.— J. Mammal., 1975, vol. 56, N 1, p. 177—198.
200. Deevey E. S., Jr Life tables for natural populations of animals.— Quart. Rev. Biol., 1947, vol. 22, p. 283—314.
200a. Delibes M. Feeding ecology of the Spain lynx in the Coto Donana.— Acta theriol., 1980, vol. 25, N 4, p. 309—324.
201. Eiberle K. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft dargestellt anhand der Austrottungsgeschichte in der Schweiz. Hamburg: Parey, 1972. 65 S.
202. Fernex M. Le reintroduction du lynx en Alsace.— Bull. Soc. ind. Mulhouse, 1976, N 4, p. 137—150.
203. Fritts S. H Age, food habits and reproduction of the bobcat (*Lynx rufus*) in Arcansas.— M. Sc. Thesis. Univ. Arcansas, 1973. 80 p.
204. Fry F. E. J. Statistics of lake trout fishery.— Biometrics, 1949, vol. 5, p. 27—67.

205. Grau G. A., Sanderson G., Rogers J. Age determination of racoons.— J. Wildl. Manag., 1970, vol. 34, N 3, p. 364—371.
206. Grue H., Jensen B. Annual structures in canine tooth cementum in red foves (*Vulpes vulpes* L.) of known age.— Dan. rev. Game biol., 1973, vol. 8, N 7, 12 p.
207. Grue H., Jensen B Annual cementum structures in canine teeth in arctic foves (*Alopex lagopus* L.) from Greenland and Danmark.— Dan. rev. Game Biol., 1976, vol. 10, N 3. 12 p.
208. Haglund B. De store rovdjareus vintervanor.— J. Viltervy, 1966, vol. 4, N 3, p. 79—310.
209. Haglund B. De fyra stora rovdjuren.— Kgl. skogs-och lantbruksakadtidskr., 1968, vol. 107, N 3—4, p. 134—147.
210. Hell P. Die Pirsch.— Der Derine Lager, 1974, Bd 26, N 8, S. 372—375.
211. Hohn O. Lynxes.— Animals, 1973, vol. 15, N 6, p. 244—253.
212. Kvam T. Age determination in European lynx *Lynx lynx lynx* (*L.*) based on cranial development.— Fauna norv., Ser. A., 1983, vol. 4, p. 31—36.
213. Linhart S. B., Knowlton F. F. Determining age of coyotes by tooth cementum layers.— J. Wildl. Manag., 1967, vol. 31, N 2, p. 362—365.
214. Lindeman H. Der Luchs und seine Bedentung im Hauslaft der Natur.— Cosmos (DRD), 1956, vol. 52, N 4, 17—38.
215. Lobban M. C. Structural variations in the adrenal cortex of the adult cat.— J. Physiol., 1952, vol. 118, p. 565—574.
216. Lord R. D. The lens as an indicator of age in cottontail rabbits.— J. Wildl. Manag., 1959, vol. 23, N 3, 358—360.
217. Lord R. D. The cottontail rabbit in Illinois.— Illinois Dept. Cons. Tech. Bull., 1963, N 3, p. 94.
218. Mundy K. R. D., Fuller W. A. Age determination in the Grizzly bear.— J. Wildl. Manag, 1964, vol. 28, N 4, p. 863—866.
219. Manville R. H. Bregmatic bones in North American lynx.— Science, 1959, vol. 130, N 3384, p. 1254.
220. Matjuchkin E. N. Der lynchs.— Wittenberg Luthershadt (DDR), 1979, S. 160.
221. Nellis C. H., Wetmore S. P., Keith L. B Lynx-prey interactions in central Alberta.— J. Wildl. Manag., 1972, vol. 36, N 2, p. 320—329.
222. Pfeffer P. Place du lynx dans des ecosystems europeens essei de synthese.— Courr. natur., 1979, N 59, p. 11—14.
223. Pianka E. R. The structure of lizard communities.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1973, vol. 4, p. 53—74.
224. Pulliainen E., Siivonen L. Ilves.— In: Suomen nitsakkaat. Helsinki, 1972, vol. 2, p. 286—306.
225. Pulliainen E., Hyypa V. Winter food and feading habits of lynxes (*Lynx lynx*) in south-eastern Finland.— Suomen Riista, 1975, vol. 26, p. 64—72.
226. Rausch R. L. Notes on the black bear, *Ursus americanus*, Pallas, in Alaska, with particular preference to dentition and growth.— Z. Zaugetierk., 1961, Bd 26, N 2, S. 77—107.
227. Sauer P. R., Free S., Browne S. Age determination in black bears from canine tooth sections.— N. Y. Fish and Game J., 1966, vol. 13, N 2, p. 125—139.
228. Saunders J. K., Jr. The biology of the Newfoundland lynx.— Ph. D. Thesis, Cornell Univ., Ithaca, 1962. 109 p.
229. Schröder W. Die Zukunft des Luchses in Europa.— Nationalpark, 1978, N 4 (20), S. 20.
230. Stahl D. Erhaltung und Wiederein burgerung des Luchses.— Wild und Hund, 1978, Bd 81, N 10, S. 432—433.
231. Stehlik J. Visazeni rysa ostrovida *Lynax lynx* (L.) v NSR a Svy-

carsku a uvahamad jeho dalsim osudem v Československu.— Ochr. fauny, 1972, vol. 6, N 4, p. 189—192.
232. Stehlik J. Znovuvysazeni rysa ostrovida *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) ve Slovensku.— Pol. ovn. zb., 1976, N 5—6, p. 345—350.
233. Stoneberg R. P., Jonkel C J. Age determination of black bears by cementum layers.— J. Wildl. Manag., 1966, vol. 30, p. 411—414.
234. Strych V. Carnivores in Czechoslovakia.— Animals, 1974, vol. 16, N 2, p. 80—82.
235. Youatt W. C. Vitamin A conservation in livers of white-tailed deer.— J. Wildl. Manag., 1976, vol. 40, N 1, p. 172—173.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 8

Глава 1. ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ 8

1.1. Методы определения возраста 8
1.2. Экстерьерные и морфофизиологические признаки 22
1.3. Краниологические признаки 29

Глава 2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫСИ СРЕДНЕГО УРАЛА 40

2.1. Экстерьерные признаки 40
2.2. Морфофизиологические признаки 42
3.3. Краниологические особенности уральской рыси 46

Глава 3. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ 56

3.1. Заготовки, пространственное размещение и результаты учетов численности 56
3.2. Анализ возрастной и половой структуры промысловых проб 62
3.3. Численность и структура опромышляемой части популяции 71

Глава 4. ПИТАНИЕ РЫСИ И ЕЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ВИДАМИ ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ 78

4.1. Сравнительный анализ методов изучения питания рыси 78
4.2. Осенне-зимнее питание рыси 84
4.3. Взаимоотношения рыси с копытными на Среднем Урале 88
4.4. Взаимоотношения рыси и волка 93

ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . 101

ЛИТЕРАТУРА 105

ВЫХОДИТ ИЗ ПЕЧАТИ

монография

А. М. Болотников, А. И. Шураков, Ю. Н. Каменский, Л. Н. Добринский.

Экология раннего онтогенеза птиц.
18 л. Цена 2 р. 90 к.

На основе многолетних исследований с помощью инструментальных эмбриологических, биохимических, биофизических методов и метода морфофизиологических индикаторов раскрываются новые закономерности в процессах инкубации, насиживания и раннего онтогенеза птиц различных экологических групп.

Анализируются гетерогенность яиц основных и возобновляемых кладок, теплофизические и биохимические параметры, типы насиживания, биологическое значение гетерохронности развития эмбрионов и птенцов, периодизация зародышевого развития, механизмы возникновения фенотипической разнородности эмбрионов и птенцов, газообмен птенцовых и выводковых птиц, а также динамика морфофизиологических показателей эмбрионов и птенцов.

Книга рассчитана на зоологов, экологов, преподавателей и аспирантов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ

сборник научных трудов сотрудников
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Энергетика роста и развития животных. 10 л. Цена 1 р. 50 к.

В сборнике приводятся новые материалы исследований энергетических особенностей роста и развития животных. Обсуждаются энергетический обмен и дифференциация размеров тела животных, биоэнергетика красных полевок, особенности энергетики роста и развития воробьиных птиц, регуляция энергетического обмена в процессе роста амфибий, биоэнергетика наземных моллюсков и энергетика питания насекомых.

Сборник рассчитан на ученых-экологов, преподавателей и студентов вузов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

ВЫХОДИТ ИЗ ПЕЧАТИ

сборник научных трудов сотрудников
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Экологические аспекты скорости роста и развития животных. 10 л. Цена 1 р. 50 к.

В сборнике представлены работы сотрудников лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, раскрывающие некоторые особенности роста и развития представителей разных экологически связанных классов животных в природных и экстремальных условиях. Рассмотрено влияние внутривидовых отношений, структуры популяций, воздействия химических веществ разной природы, биотопических условий на скорость роста и развития организма по морфофизиологическим и морфологическим признакам.

Сборник представляет интерес для биологов, экологов, специалистов, работающих в области экспериментальной биологии и медицины, студентов университетов.

Заявки присылать по адресу:

620169, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

Юрий Михайлович Малафеев
Федор Викторович Кряжимский,
Лев Николаевич Добринский

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ РЫСИ СРЕДНЕГО УРАЛА

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор **К. И. Ушакова**
Художник **М. Н. Гарипов**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры **В. С. Кубина, Г. Н. Старкова**

Сдано в набор 25.03.85. Подписано в печать 17.02.86.
НС 18057. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 1.
Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 7,5.
Уч.-изд. л. 9,5. Тираж 700 экз. Цена 1 р. 40 к. Заказ 256.

РИСО УНЦ АН СССР,
Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.
Тип. изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.