В.Н. Большаков
Н.С. Корытин
Н.И. Марков
Н.Л. Погодин

Копытные на Среднем Урале

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В.Н. Большаков, Н.С. Корытин,
Н.И. Марков, Н.Л. Погодин

Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале

ЕКАТЕРИНБУРГ, 2009

УДК 599.735 (470.51/54)

Большаков В.Н., Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. **Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале.** Екатеринбург: УрО РАН, 2009.

Рассмотрены распространение, особенности питания, динамика численности, структура популяций, демография, факторы, определяющие численность четырех видов парнокопытных млекопитающих на Среднем Урале.

Книга предназначена для зоологов, экологов, специалистов по охране природы, охотоведов.

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор **О.А. Пястолова**
доктор биологических наук **Ф.В. Кряжимский**

ISBN 978-5-7691-2069-5

© Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2009
© Коллектив авторов, 2009

ВВЕДЕНИЕ

На Среднем Урале обитают четыре представителя отряда парнокопытных (Artiodactyla) — лось (*Alces alces* L., 1758), сибирская косуля (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771), северный олень (*Rangifer tarandus* L., 1758) и кабан (*Sus scrofa* L., 1758).

Изучение копытных на Урале началось с путешествий И.И. Лепехина и П.С. Палласа. Широкое распространение, высокая численность и то, что общие аспекты биологии этих видов были известны человеку с давних времен, возможно, стали причиной отсутствия специальных описаний копытных в ранних работах по природе Урала. В частности, в работах И.И. Лепехина (1771, 1772), посвященных Уралу и Западной Сибири, содержатся лишь редкие упоминания о лосе, олене и косуле как объектах промысла местного населения, наиболее детально описана добыча лося вогулами. В книге П.С. Палласа «Путешествия по разным провинциям Российской империи» (1786) в частях, посвященных природе и промыслам Урала, копытные также мало упоминаются. Например, в характеристике охот южной части Башкирии автор пишет, что «лоси и серны встречаются лишь в высоких горах», детально описывает вогульские зверовые промыслы, в частности добычу лосей и оленей с помощью «изгородей», а также сообщает о высоком обилии копытных в Южном Зауралье. Наиболее интересны сведения об обитании в Южном Зауралье кабана примерно в районе Ишима, так как в более поздних источниках других авторов эти сведения уже отсутствуют. П.С. Паллас первым описал обитающую на Урале косулю как особую форму, которой он дал название «*pygargus*», являющееся сейчас видовым названием сибирской косули.

Первые специальные исследования копытных млекопитающих Уральского региона были выполнены лишь в XIX в. Л.П. Сабанеевым. К числу наиболее значимых относится статья «Лось и добывание его в Пермской губернии», впервые опубликованная в качестве главы в работе «Звериный промысел в России» в 1872 г., а затем самостоятельно в 1882 г. В ней

автор представил детальные сведения о распространении вида в Предуралье, на Урале и в Зауралье. Особенно ценно описание миграций лося на Урале как одной из важнейших особенностей биологии вида в регионе. Сведения о питании, размножении и использовании различных местообитаний представлены комплексно в виде описания полного жизненного цикла, в котором все эти элементы неразрывно связаны между собой. Здесь же автор приводит некоторые сведения о врагах и паразитах лосей. Отдельный раздел статьи посвящен способам добывания лосей.

Статья Л.П. Сабанеева «Косуля и козлиный промысел в Уральских горах» (1875) посвящена другому виду копытных — сибирской косуле. В ней обсуждается вопрос об обитании на Урале двух форм косули. В частности, он пишет: «Уральская косуля значительно отличается от ... европейской косули, принадлежит к крупному вариэтету, известному в науке под названием *Cervus pygargus*[1]». Далее сообщает, что «мелкая порода (под которой, скорее всего, он понимает форму «*capreolus*». — Прим. авт.) составляет здесь большую редкость», и описывает известные случаи наблюдений и добычи мелких косуль.

Все виды копытных Л.П. Сабанеев описывает как весьма многочисленные и не отмечает тенденцию к снижению их численности в конце XIX в. Сведения о северном олене изложены в сводке «Звериный промысел в Уральских горах» (Сабанеев, 1872), в которой приведены интереснейшие материалы о распространении вида на Урале, миграциях оленей и их экономическом значении. Л.П. Сабанеев пишет: «Следует заметить, что в Полевском и Сергинском Урале, несомненно, встречается благородный олень (*Cervus elaphus*), который здесь не составляет особой редкости, ...из десяти северных оленей по крайней мере один принадлежит к этой породе... Благородный олень, по-видимому, встречается в большей части Красноуфимского уезда» (цит. по: Сабанеев, 1992, с. 388—389). Эти сведения однозначно говорят в пользу того, что в конце XIX в. на Урале обитал благородный олень. С.В. Кириков (1966) упоминает о распространении благородного оленя на Среднем Урале. Так, Н.С. Попов (1801, 1804; цит. по: Кириков, 1966) сообщает, что благородный олень (*Cervus elaphus*) водится во всех уездах Пермской губер-

[1] Здесь и далее при прямом цитировании латинские названия животных и растений приводятся в соответствии с текстом первоисточника.

нии, за исключением Чердынского, Верхотурского, Камышловского и Шадринского. Маралы встречались на Среднем Урале еще в середине XIX в. (Zerrener, 1851—1853, цит. по: Кириков, 1966). Кости благородного оленя изредка встречаются и в палеонтологических находках периода голоцена (Ражев и др., 2005). По мнению Н.Г. Смирнова с соавт. (1978), сокращение ареала благородного оленя на Урале во второй половине голоцена произошло в результате влияния как природных, так и антропогенных факторов.

После Л.П. Сабанеева более или менее подробная информация о копытных появляется лишь в литературных источниках 30-х годов XX в. Это в первую очередь исследования С.А. Куклина. Наиболее известна монография «Звери Урала и охота на них» (1938), в которой приведены сведения о распространении и основных аспектах биологии копытных животных, обитавших на территории всего Уральского региона. Позже, в 1946 г., выходит его работа «Лоси Молотовской области», по сути являющаяся первым специальным исследованием биологии этого важнейшего для Урала и наиболее многочисленного вида парнокопытных. В это же время Ю.В. Авериным (1949) в Ильменском заповеднике были выполнены детальные исследования биологии сибирской косули, в частности подробно описан спектр питания животных. Несколько позже, в 1954 г., С.Л. Ушков публикует работу, посвященную миграциям косули в горах Южного Урала. В конце 1950-х годов на Северном Урале, в Печоро-Илычском заповеднике, Е.П. Кнорре начинает цикл исследований биологии лося, которые впоследствии были продолжены Ю.П. Язаном (1961), а еще позднее — Н.Д. Нейфельдом (2000). Там же, на лосеферме Печоро-Илычского заповедника, проводятся детальные исследования физиологии лося, нашедшие отражение в большой серии публикаций.

Начиная с конца 1950-х годов выходит и серия работ С.В. Кирикова, посвященная изменениям животного мира природных зон СССР, в которых представлены уникальные данные о распространении и численности копытных в историческое время. Цикл работ открывается книгой «Птицы и млекопитающие в условиях южной оконечности Урала» (Кириков, 1952). Во второй половине XX в. значительный вклад в изучение копытных Южного Урала внесли работы А.А. Данилкина (Данилкин, 1978; Соколов, Данилкин, 1981), М.Г. Дворникова (1984), Н.М. Гордиюка (2002).

На Среднем Урале биологию копытных изучали в Управ-

лении охотничьего хозяйства (А.А. Киселев, М.И. Чирков), Уральском отделении ВНИИОЗ, Институте экологии растений и животных УрО РАН. Для территории Предуралья важная информация о биологии копытных содержится в работах С.П. Чащина (1962), Ю.Ф. Никулина (1981 и др.). В восточной части Среднего Урала (территория современной Свердловской области) много материалов было собрано Г.И. Демидовым, Н.Б. Полузадовым, Б.Ф. Коряковым, Г.Ф. Борискиным, Ю.А. Кузьминых. Уникальные сведения о миграции лося на Урале собраны В.П. Бухменовым (1975). Большая часть результатов работ этих специалистов не опубликована и представлена в отчетах для служебного пользования. В 1970-х — 1980-х годах исследованиями биологии сибирской косули на Среднем Урале занимался А.А. Киселев (1976, 1979, 1992), лося — Г.Ф. Борискин (1976—1980). Взаимоотношения лося и волка изучал в Висимском заповеднике А.Г. Маланьин (1990). Общие сведения о распространении и особенностях биологии копытных изложены в сводках С.С. Шварца с соавт. (1951), М.Я. Марвина (1969), В.Н. Большакова (1977).

В настоящей книге мы систематизируем информацию о состоянии популяций копытных Среднего Урала за период с конца XIX в. до наших дней на основании литературных данных, ранее не публиковавшихся архивных сведений и собственных материалов. Участие авторов в подготовке книги распределилось следующим образом: введение — В.Н. Большаков, Н.И. Марков, Н.С. Корытин; глава «Региональные особенности рельефа, климата и растительного покрова» — Н.Л. Погодин; глава «Лось» написана Н.С. Корытиным, сбор ведомственных материалов осуществлен Н.Л. Погодиным и Н.С. Корытиным, сбор материалов по мозаичности — Н.Л. Погодиным, возраст животных по слоистым структурам зуба определен Н.С. Корытиным и Н.Л. Погодиным; глава «Сибирская косуля» — Н.Л. Погодин; глава «Северный олень» — Н.С. Корытин; глава «Кабан» — Н.И. Марков; глава «Факторы, определяющие колебания численности копытных млекопитающих» — Н.С. Корытин и В.Н. Большаков. Подготовка материала к этой главе осуществлена Н.С. Корытиным, Н.Л. Погодиным и Н.И. Марковым. Заключение написано В.Н. Большаковым и Н.С. Корытиным.

В книге использованы неопубликованные материалы по экологии лося, собранные и любезно предоставленные нам Г.Ф. Борискиным и М.И. Чирковым. Помощь в сборе сведений

по запасам молодняков в лесхозах Свердловской области оказана В.Г. Монаховым. В сборе материалов по воздействию лося на растительность принимали участие Ф.В. Кряжимский, а также студенты Уральского государственного университета — Т. Письменная, В. Габченко, В. Конев, А. Завьялов, Г. Завьялов. Кроме того, информация о распространении северного оленя собрана при опросах специалистов, проводивших полевые исследования в районах предполагаемого обитания северного оленя, а также егерей и охотоведов. Во всех случаях в тексте дается ссылка на лицо, предоставившее сведения. Наибольшее количество материалов поступило от С.В. Шевелева, В.Л. Шишкина, В.Ю. Куприна. Авторы выражают искреннюю благодарность и признательность всем перечисленным выше лицам.

Глава 1 РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЛЬЕФА, КЛИМАТА И РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

1.1. РЕЛЬЕФ

Район исследования включает в себя значительную часть физико-географической Уральской горной страны — Средний Урал (за исключением крайнего юга) и южную часть Северного Урала, а также прилегающие территории Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин в пределах административных границ Свердловской области и Пермского края. Рельеф района отличается большим разнообразием (Прокаев, 1966; Чикишев, 1966; Урал и Приуралье, 1968). Западная часть расположена на северо-восточной окраине Восточно-Европейской платформы и в Предуральском краевом прогибе; здесь преобладает равнинный и низменный рельеф. Центральная часть — горная, представлена обширным районом меридионально вытянутых горных хребтов, увалов и отдельных возвышенностей. Восточная часть расположена на западной окраине Западно-Сибирской равнины и в зоне Зауральского пенеплена — рельеф здесь имеет либо равнинный, либо слабоувалистый характер (рис. 1.1).

На **Восточно-Европейской равнине** выделяется ряд возвышенностей (Северные Увалы, Верхне-Камская, Оханская, Тулвинская, Приуральская возвышенности и Уфимское плато) и низменностей (Веселянская низменность, Приуральская и Юрюзано-Сылвинская депрессии). Рельеф возвышенностей в целом слабо всхолмленный. Заболоченность невысокая. Рельеф низменностей выровненный, иногда слегка волнистый, переходы к окружающим возвышенностям постепенны. Местность сильно заболочена, преобладают верховые и переходные болота.

Граница между Восточно-Европейской равниной и Уральской горной страной проходит вдоль окраины Предуральского краевого прогиба, хотя на местности она выражена недостаточно четко.

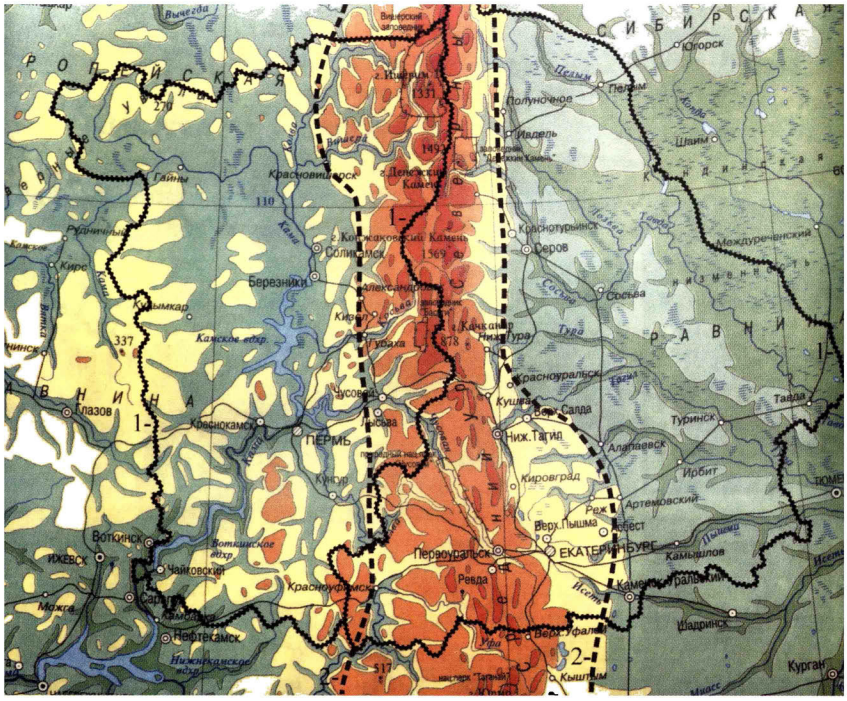


Рис. 1.1. Физико-географические условия района исследований.
1 — административные границы Свердловской области и Пермского края; *2* — границы Восточно-Европейской равнины, Уральской горной страны и Западно-Сибирской равнины

На пространстве **Уральской горной страны** в пределах исследуемой территории выделяются предгорный район холмов и увалов западного склона Урала, горы Северного Урала, низкогорья Среднего Урала и предгорный район холмов и увалов восточного склона Урала.

Предгорный район холмов и увалов западного склона Урала вытянут вдоль Уральского хребта с севера на юг. Рельеф холмисто-увалистый, сильно изрезанный. Заболоченность низкая.

Горные хребты Северного Урала, сильно вытянутые в меридиональном направлении, занимают север центральной части района исследований, плавно переходя южнее гор Ослянка и Лялинский Камень (59°10′) в низкогорья Среднего Урала. Рельеф имеет ясно выраженный горный, сильно расчлененный характер. Здесь расположены все самые высокие хребты и отдельные горные массивы. Многие горные массивы поднимаются выше

границы леса и несут обширные гольцовые участки, часто покрываемые каменными россыпями.

Низкогорье Среднего Урала также представлено комплексом меридионально вытянутых хребтов и отдельных горных массивов, продолжающих Уральскую горную страну в южном направлении. Это самая низкая и наименее расчлененная часть Уральского хребта. В целом рельеф района, скорее, можно отнести к грядо-увалистому, чем к собственно горному. Горы практически полностью покрыты лесами, гольцовых массивов нет. Заболоченность ниже средней.

Границы как с западными, так и с восточными предгорьями прослеживаются нечетко, с некоторой долей условности проведены в краевых интервалах высот 200—250 м.

Предгорный район холмов и увалов восточного склона Урала вытянут вдоль Уральского хребта с севера на юг, на севере его полоса сравнительно узкая и значительно расширяется к югу за счет зоны Зауральского пенеплена. Рельеф грядо-увалистый, переходящий в пологохолмистый и волнистый. Высота и расчлененность рельефа в целом меньше, чем у западных предгорий. Заболоченность ниже средней.

Граница Уральской горной страны и Западно-Сибирской равнины проходит вдоль слабо заметного на местности тектонического уступа по границе древних палеозойских пород с молодыми четвертичными отложениями.

На **Западно-Сибирской равнине** выделяется обширная низменность в северо-восточной части (окраина Пелыма-Кондинской низменности) и возвышенные равнинные районы Туринско-Сосьвинской и Исетско-Пышминской провинций. Низменность включает бассейны рек Лозьвы, Пелыма и Тавды. Рельеф сильно выровненный, переходы к возвышенностям постепенны. Местность низменности сильно заболочена, преобладают верховые и переходные болота. Возвышенные равнинные районы имеют волнистый или слабовсхолмленный рельеф. Понижения рельефа часто заболочены, в целом заболоченность возвышенных равнинных районов средняя.

1.2. КЛИМАТ

В климатическом отношении район исследований также неоднороден (Урал и Приуралье, 1968; Чикишев, 1966). Уральские

горы из-за проявления вертикальной климатической поясности нарушают общую картину распределения климатических элементов на территории Евразии, отклоняя изолинии к югу или северу, что особенно заметно при широтном направлении изолиний и обусловливает значительное смещение биоклиматических зон к югу по сравнению с прилегающими равнинами. Большое влияние горная система Урала оказывает и на мобильную компоненту климата, определяемую движением воздушных масс. Климат Урала формируется в основном под действием воздушных масс трех типов: атлантических, арктических и континентальных азиатских.

Наибольшее влияние оказывают атлантические воздушные массы, приходящие с запада. При их продвижении наиболее ярко проявляется воздействие орографии на климат. Уральский хребет препятствует движению воздушных масс с запада на восток и приводят к возникновению заметных климатических различий территорий («барьерный эффект»). На западном макросклоне хребта осадков выпадает больше (на 100—200 мм), чем на прилегающих к нему с востока равнинных районах, и гораздо больше (на 200—400 мм), чем на восточном макросклоне, в зоне дождевой/снеговой тени. Особенно заметная разница в увлажнении западных и восточных склонов Урала наблюдается зимой, хотя основная масса осадков выпадает летом. Климат западного макросклона Урала может быть охарактеризован как умеренно континентальный (переходящий в субокеанический в верхних высотных поясах гор), а территорий, расположенных к востоку от осевой линии горного Урала, — как резко континентальный.

Наиболее четко «барьерный эффект» проявляется на относительно высоком и компактном в широтном направлении Северном Урале. Средний Урал демонстрирует такой эффект в несколько меньшей степени. Атлантические воздушные массы оказывают здесь большее влияние на восточный склон гор и Зауралье, что проявляется в виде более мягких зим и меньшей разнице в количестве осадков на западном и восточном макросклонах гор и предгорий.

Арктические воздушные массы, холодные и умеренно влажные, распространяются с севера на юг вдоль Уральского хребта и в отличие от атлантических равномерно воздействуют по обе стороны хребта. Вторжение арктических масс усиливает действие широтной климатической компоненты и обусловливает суровость зим и в ряде случаев прохладное лето. Действие

арктических воздушных масс заметно ослабевает при продвижении к югу рассматриваемого региона.

Континентальные азиатские воздушные массы, сухие и относительно теплые, проникают преимущественно с юго-восточного направления, с равнин Казахстана. В пределах рассматриваемого нами региона они заметно влияют в основном на южную часть Зауралья, что приводит к уменьшению количества осадков и даже некоторой засушливости южной части равнинного Зауралья.

В результате наложения и взаимного влияния широтной и вертикальной климатической зональности и действия преобладающих воздушных масс и формируется климатическое разнообразие на исследуемой территории (рис. 1.2—1.4). В целом можно выделить следующие климатические районы: равнинное Предуралье, западный макросклон и осевая часть хребта Северного Урала, восточный макросклон Северного Урала и прилегающее к нему равнинное Зауралье (северная часть), низкогорья Среднего Урала, южная часть равнинного Зауралья.

Наибольшие различия в климате выделенных климатических районов касаются прежде всего условий увлажнения (особенно характеристики снежного покрова), суровости зим и сумм положительных температур выше 10°. Эти же факторы оказывают и наибольшее воздействие на копытных Урала.

Характерная особенность местного климата, всех частей района исследований, особенно горной и предгорной территорий, — температурные инверсии, приуроченные к многочисленным понижениям мезорельефа. В связи с застоем холодного воздуха, стекающего с возвышенностей, понижения имеют более короткий безморозный и вегетационный периоды, более суровый и контрастный термический режим, повышенную относительную влажность воздуха. Наоборот, наиболее мягкие термические условия складываются в средних частях южных экспозиций склонов, а также по окраинам террасовидных уступов широких речных долин. Поэтому понижения являются частными зонами проникновения на юг бореальных типов и группировок растительности, а названные выше формы склонов — зонами проникновения на север теплолюбивых комплексов.

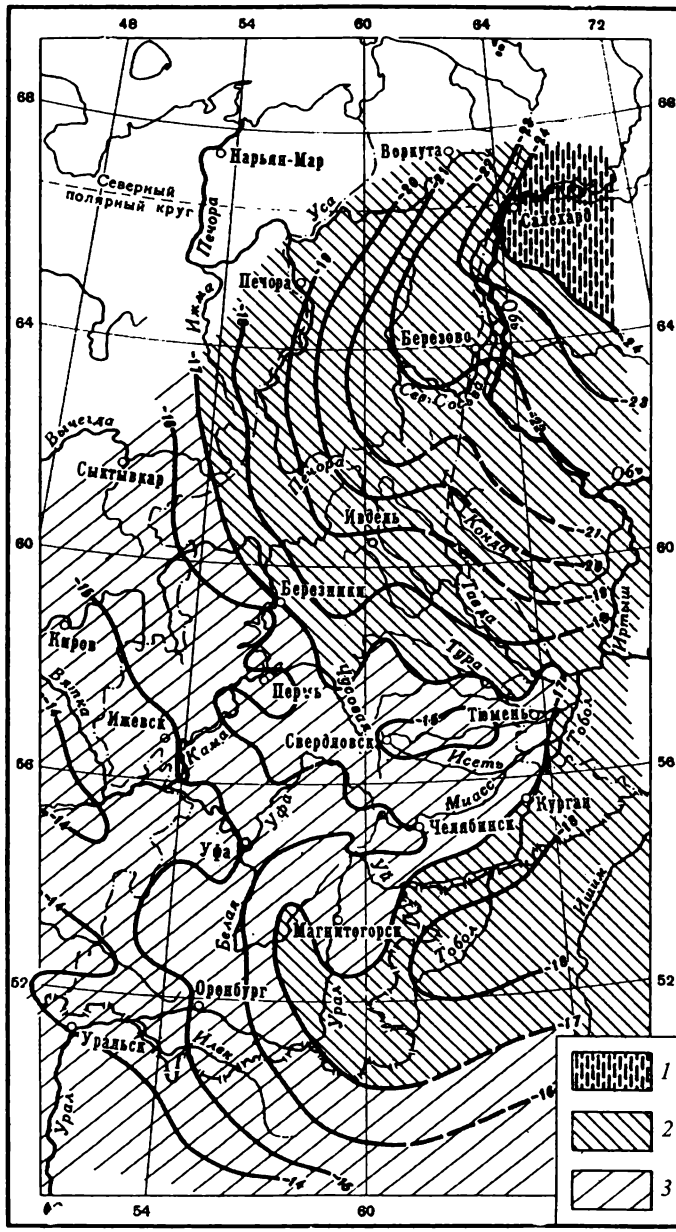


Рис. 1.2. Изотермы января и характеристика зимы (цит. по: Урал и Приуралье, 1968):

1 — очень холодная, *2* — холодная, *3* — умеренно холодная

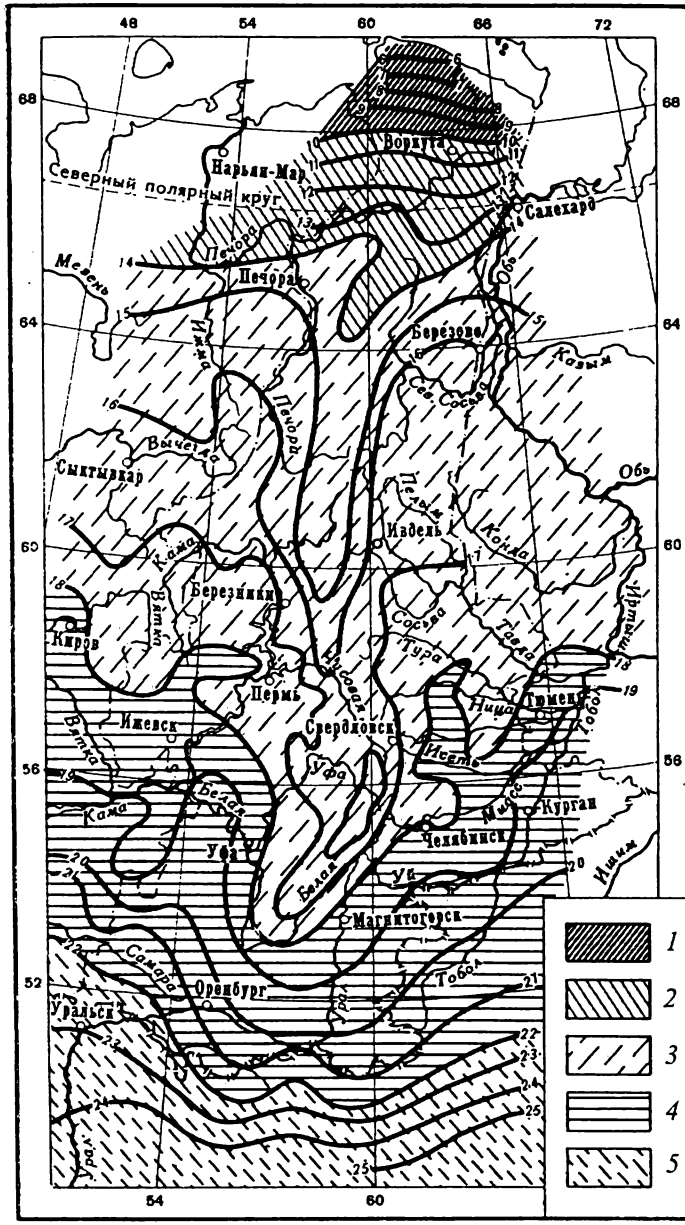


Рис. 1.3. Изотермы июля и характеристика лета (цит. по: Урал и Приуралье, 1968):

1 — прохладное, *2* — умеренно прохладное, *3* — умеренно теплое, *4* — теплое, *5* — очень теплое

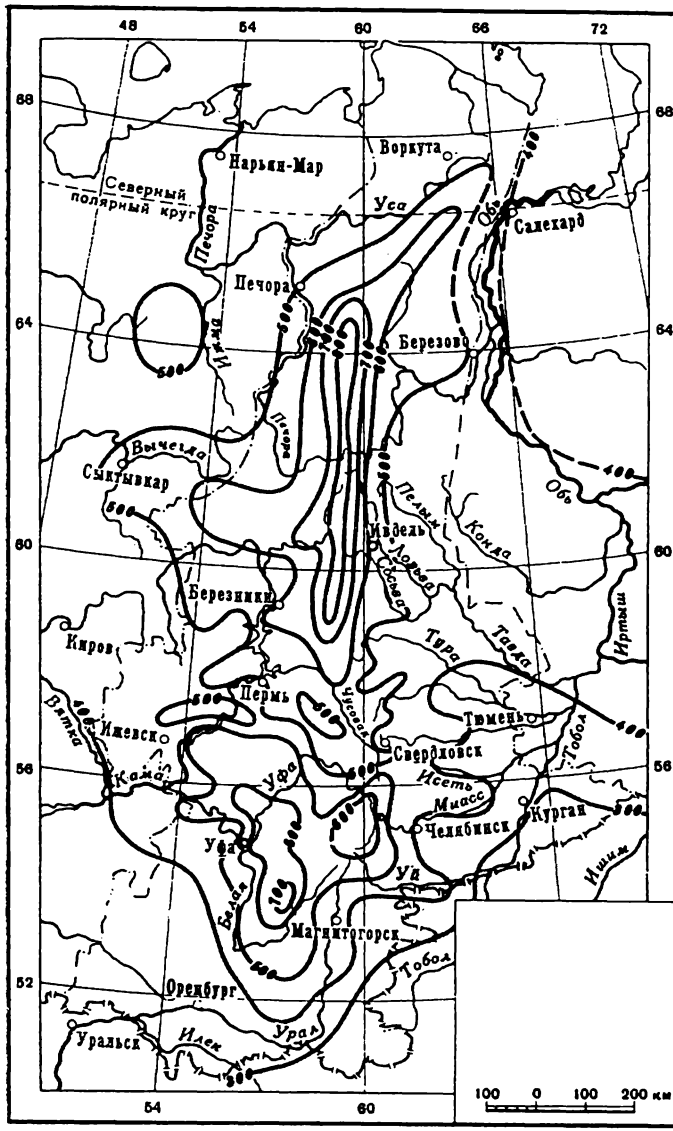


Рис. 1.4. Годовые суммы осадков (цифры на кривых — мм) (цит. по: Урал и Приуралье, 1968)

1.3. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Разнообразие рельефных и климатических условий определяет и разнообразие растительности на исследуемой территории. Здесь представлены все подзоны лесной зоны: северо-, средне- и южнотаежных лесов, смешанных хвойно-широколиственных и предлесостепных (подтаежных) сосново-березовых лесов, а также окраина северной лесостепи. Зональная поясность дополняется наличием вертикальной поясности и приуроченных к ней горных растительных сообществ. Ботанико-географическое (лесорастительное) районирование Пермского края и Свердловской области разработано при использовании несколько различающихся подходов, но в целом сопоставимо.

В западной части района исследований, на территории Пермского края (западный макросклон Урала), выделяется 6 ботанико-географических районов (Овеснов, 1997; Овеснов и др., 2007): среднетаежных пихтово-еловых лесов; южнотаежных пихтово-еловых лесов; широколиственно-елово-пихтовых лесов; островной Кунгурской лесостепи; средне- и южнотаежных предгорных пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов; северо- и среднетаежных кедрово-еловых горных лесов. Схема ботанико-географического районирования Пермского края представлена на рис. 1.5.

Лесорастительное районирование для Свердловской области разработано несколько более подробно и детально (Колесников, 1973). Всего выделено 8 лесорастительных провинций и 21 лесорастительный округ (рис. 1.6): Североуральская среднегорная провинция с округами северной и средней тайги; Среднеуральская низкогорная провинция с округами средней и южной тайги и широколиственно-хвойных лесов; Предуральская предгорная с округами южной тайги и хвойно-широколиственных лесов; провинция Уфимского плато, округ хвойно-широколиственных лесов; провинция Юрюзано-Сылвенской депрессии, округ хвойно-широколиственных лесов; Зауральская холмисто-предгорная провинция с округами северной, средней и южной тайги и предлесостепных (подтаежных) сосново-березовых лесов; Зауральская равнинная провинция с округами северной, средней и южной тайги, предлесостепных (подтаежных) сосново-березовых лесов и северной лесостепи; Приобская равнинно-болотная провинция с округами северной, средней и южной тайги.

Итак, район исследований отличается значительным разнообразием ландшафтных, а также климатических и лесорастительных условий. Возникает вопрос, в какой мере эти условия

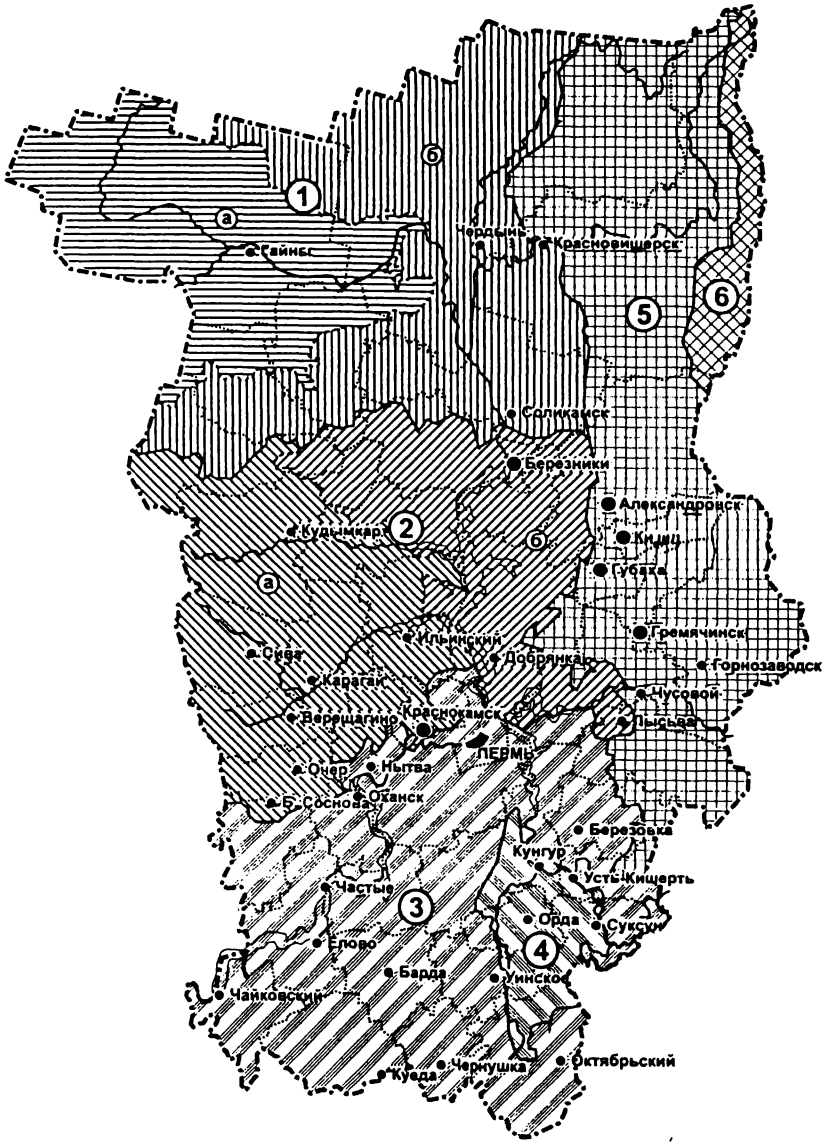


Рис. 1.5. Схема ботанико-географического районирования Пермского края (по: Овеснов, 1997).

1 — среднетаежные пихтово-еловые леса; *2* — южнотаежные пихтово-еловые леса; *3* — широколиственно-елово-пихтовые леса; *4* — островная Кунгурская лесостепь; *5* — средне- и южнотаежные предгорные пихтово-еловые и елово-пихтовые леса; *6* — северо- и среднетаежные кедрово-еловые горные леса

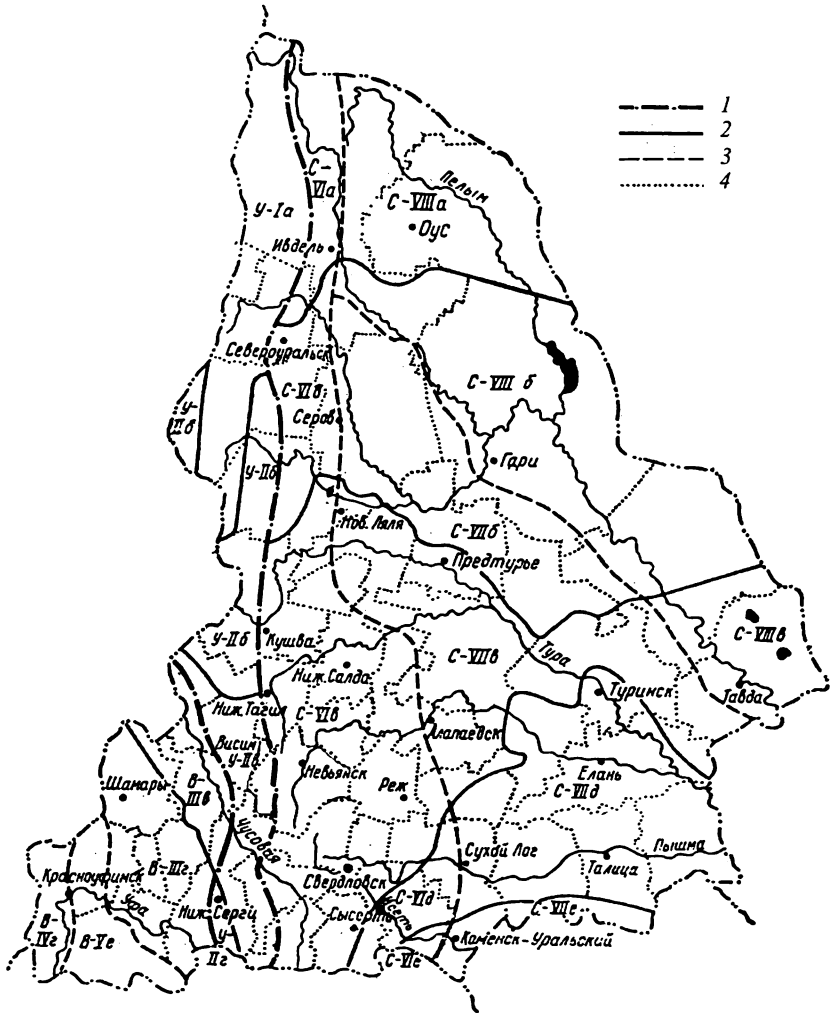


Рис. 1.6. Схема лесорастительного районирования Свердловской области (по: Колесников, 1973).

Границы: *1* — лесорастительных областей, *2* — лесорастительных подзон, *3* — лесорастительных провинций, *4* — лесхозов.

Провинции: *I* — Североуральская среднегорная, *II* — Среднеуральская низкогорная, *III* — Предуральская предгорная, *IV* — провинция Уфимского плато, *V* — Юрюзано-Сылвенская депрессия, *VI* — Зауральская холмисто-предгорная, *VII* — Зауральская равнинная, *VIII* — Приобская (Тоболо-Приобская) равнинно-болотная.

Округа: *а* — северотаежный, *б* — среднетаежный, *в* — южнотаежный, *г* — широколиственно-хвойных лесов, *д* — сосново-березовых предлесостепных лесов, *е* — северолесостепной (колочный)

определяют особенности размещения копытных по территории. Поскольку лось заселяет сплошь всю территорию, именно изучение территориальной структуры населения лося и может дать ответ на данный вопрос. При предварительном рассмотрении имеющейся картины видно, что, с одной стороны, физико-географические условия Свердловской области весьма разнообразны и включают территории с различными ландшафтными, климатическими и растительными характеристиками, а также с различной степенью антропогенных нарушений. С другой стороны, имеющиеся данные свидетельствуют о весьма неравномерном распределении лося по территории Свердловской области.

Исходя из этого была проверена гипотеза существования в пределах области территориальных группировок населения лося. В качестве основного исследуемого параметра была выбрана динамика численности группировки как результат, характеризующий специфические внутрипопуляционные проявления рождаемости и смертности (Шварц, 1980). При анализе пространственной структуры населения лося Свердловской области были использованы официальные данные зимних маршрутных учетов численности за 30 лет, начиная с 1970 г., обобщенные по 45 административным районам. Особенности пространственного распределения лося изучали при помощи методов корреляционного и кластерного анализа. Для кластерного анализа в качестве основного использован метод Уорда (Дидэ, 1985). При окончательном формировании групп применяли метод итераций по *K*-среднему (Соломон, 1980).

В результате было выделено пять групп районов, сходных между собой по многолетней динамике численности лося (рис. 1.7). Выделенные группировки населения лося характеризуются собственной динамикой численности и средней плотностью населения. Полученные группы условно названы «северо-восточным», «северо-западным», «центральным», «юго-восточным» и «юго-западным» регионами. На границах между группировками отсутствуют непреодолимые для лося препятствия, способные служить физическим барьером и существенно снижать степень панмиксии, а сами группировки в значительной мере территориально совпадают с определенными лесорастительными округами.

Северо-западный регион соответствует северо- и среднетаежным округам Североуральской среднегорной и частично Среднеуральской низкогорной и Зауральской предгорной провинций. В ландшафтном отношении — это средне- и низкогорья с сильно развитым рельефом. Климат резко континентальный. Лето умеренно теплое и короткое, зимы холодные и продолжи-

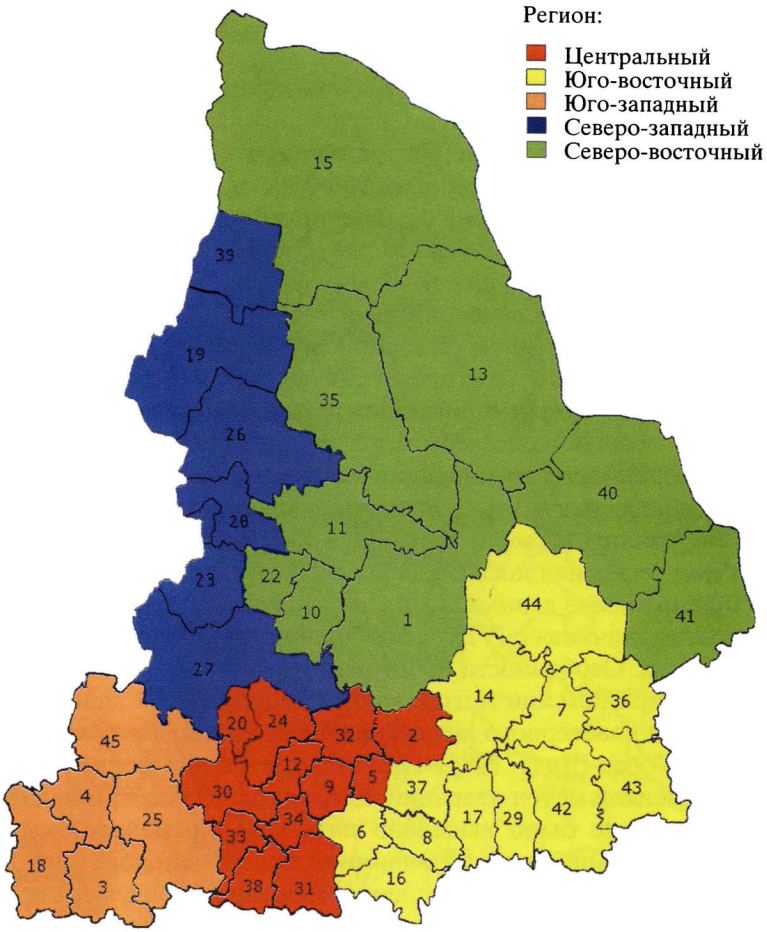


Рис. 1.7. Территориальная структура населения лося Свердловской области, выделенная на основе анализа многолетней динамики численности

тельные, годовая сумма осадков 500—600 мм, глубина снежного покрова около 50 см (в силу развитого рельефа разброс в глубинах снежного покрова на вершинах, в низинах и на склонах разной экспозиции весьма значителен). Среднемесячная температура января –19,2 °С, июля +15,1 °С. Сумма среднесуточных температур выше 10° составляет 1200—1400°.

Северо-восточный регион расположен на территории северо- и среднетаежных лесов Приобской равнинно-болотной и Зауральской равнинной провинций. В ландшафтном отношении — это сильно заболоченные местности, со слабо развитым

рельефом. Климат континентальный. Лето умеренно теплое и короткое, зимы холодные и продолжительные, годовая сумма осадков 400—500 мм, глубина снежного покрова 50—60 см. Среднемесячная температура января –18,9 °С, июля +16,4 °С. Сумма среднесуточных температур выше 10° — 1300—1400°.

Центральный регион занимает основную часть Уральской низкогорной и Зауральской предгорной провинций, а именно южнотаежные округа. Это слабо заболоченая местность с развитым рельефом. Климат континентальный. Лето умеренно теплое и короткое, зимы умеренно холодные и продолжительные, годовая сумма осадков 450—700 мм, глубина снежного покрова 50—70 см. Среднемесячная температура января –16,4 °С, июля +17,1 °С. Сумма среднесуточных температур выше 10° составляет 1400—1600°.

Юго-западный регион занимает округа хвойно-широколиственных и северолесостепных лесов в провинциях Предуральской предгорной, Юрюзано-Сылвенской депрессии и Уфимского плато. Это единственная группа, расположенная на западном макросклоне Уральских гор. Климат умеренно континентальный. Лето умеренно теплое и короткое, зимы холодные и продолжительные, годовая сумма осадков 800—1000 мм, глубина снежного покрова 80—100 см и даже более. Среднемесячная температура января –18,9 °С, июля +14,8 °С. Сумма среднесуточных температур выше 10° составляет 900—1100°.

Юго-восточный регион — предлесостепные сосново-мелколиственные и северолесостепные округа Зауральской равнинной провинции. Климат резко континентальный. Лето теплое и короткое, зимы умеренно холодные и продолжительные, годовая сумма осадков 350—380 мм, глубина снежного покрова 30—50 см (в малоснежные годы на юге района даже около 20 см). Среднемесячная температура января –16,1 °С, июля +17,8 °С. Сумма среднесуточных температур выше 10° равна 1600—1800°.

Несмотря на то, что административные границы практически никогда не совпадают с природными, выделенные регионы территориально совпадают с лесорастительными районами более чем на 80%. Достаточно хорошее совпадение границ растительных провинций с границами группировок населения лося, а также своеобразие ландшафтных и климатических характеристик территории в пределах регионов свидетельствует о том, что выделенные группы имеют конкретный биологический смысл. Таким образом, нам удалось получить «естественное» районирование исследуемой территории, по крайней мере в отношении территориальной структуры населения копытных, в первую очередь лося.

Глава 2 ЛОСЬ

На Среднем Урале лось распространен повсеместно. Впервые он был отмечен в раннем голоцене, в среднем голоцене лось уже доминирует среди копытных (Ражев и др., 2005). Косуля и кабан отмечаются в очень небольшом количестве. В позднем голоцене на первое место по встречаемости костных остатков выходит северный олень (64%). Преобладание костей северного оленя указанные авторы объясняют тем, что на этот вид люди охотились на путях миграций. Однако в ряде источников, в которых описывается численность этих видов в XIX в., указывается на то, что численность северного оленя была выше численности лося.

Ареал лося сейчас значительно шире, чем был во второй половине XIX в. — начале XX в. Наиболее детальные сведения о распространении и численности лося в этот период имеются в работах Л.П. Сабанеева (1871, 1874), С.А. Куклина (1938), Н.М. Кулагина (1932), С.В. Кирикова (1966), причем основными являются труды Л.П. Сабанеева. В течение последующих почти полутора веков никто детально не описывал биологию лося на Урале.

Л.П. Сабанеев (1988) отмечал, что «распространение лося гораздо ограниченнее распространения северного оленя» (с. 270), который и на север, и на юг заходит гораздо дальше лося. В настоящее время мы наблюдаем прямо противоположную ситуацию: ареал северного оленя на Среднем и Северном Урале сократился до нескольких мелких очагов, южнее он исчез полностью более 50 лет назад, вместе с тем в настоящее время он обитает и там, где ранее отсутствовал. Так, Л.П. Сабанеев (1988) указывает, что лось отсутствует или встречается крайне редко «к югу от Чусовой на западном склоне» и «к югу от Пышмы на восточном» (с. 270). С.А. Куклин (1938) проводит южную границу распространения лося по линии Кыштым—Сысерть—Асбест—Егоршино, т. е. еще в первой половине XX в. юго-восточные районы Свердловской области не были заселены лосем.

Как Л.П. Сабанеев, так и С.А. Куклин отмечают, что лось на Урале распространен неравномерно. По Л.П. Сабанееву, наиболее высокие плотности лося характерны для окрестностей Алапаевского и Салдинского заводов, к востоку от г. Богословска (ныне г. Карпинск) — по берегам Сосьвы и далее к Пелыму, т. е. в средней и северной тайге. В зимний период на восточном склоне лося становится значительно больше за счет мигрирующих животных с западного склона. Высокая плотность была характерна для «Богословского, Гороблагодатского (ныне Кушвинского округа) и Тагильского Урала». С.А. Куклин указывает, что «наиболее богато населены лосем Гаринский, Ивдельский, Надеждинский (ныне Серовский), Верхотурский, Таборинский, Туринский и Нижнетуринский районы Свердловской области». Оба автора говорят о лосе как о звере, предпочитающем преимущественно глухие таежные участки.

В последние десятилетия ситуация существенно изменилась, высокая плотность населения отмечается в районах, где он ранее был малочисленным или отсутствовал.

Рассмотрим более детально плотность населения лося в разных регионах и ее динамику в Свердловской области за последние 38 лет. Средняя плотность за этот период в области в целом составила 1,13 особи на 1000 га угодий, а средняя численность — 20 770. В северо-восточном регионе (о делении области на регионы см. главу 1, рис. 1.7) плотность составила 0,81 особи на 1000 га угодий, в северо-западном — 1,41; юго-восточном — 1,18; юго-западном — 1,53 и центральном — 1,79.

Минимальная плотность характерна для северо-восточного региона, который ранее авторы считали одним из наиболее заселенных лосем. В юго-восточном регионе, который ранее был слабо населен лосем, современная плотность оказалась даже выше, чем на северо-востоке. Относительно высокие плотности характерны для северо-запада (преимущественно горная часть области) и юго-запада, включающего среднеуральское низкогорье. Высокая плотность в этих регионах была характерна и для второй половины XIX — начала XX вв. Л.П. Сабанеев (кроме процитированного выше) писал о сравнительной многочисленности лося в Сергинской даче, в нашем делении относящейся к юго-западному региону.

Удивление вызывает высокая плотность лося в центральном регионе, где расположен г. Екатеринбург и для которого характерна максимальная плотность как сельского, так и городского населения. Об этой территории Л.П. Сабанеев (1988) говорил:

«На юго-восточном склоне Екатеринбургского Урала лоси составляют большую редкость: они еще довольно обыкновенны в больших болотистых лесах, лежащих на северо-восток от города по берегам Пышмы, Рефта и Режа, но в Сысертские увалы заходят только случайно; ...в Полевском лоси водились прежде у Азовой горы, но теперь приходят туда из Сергинской дачи» (с. 270, 272).

Таким образом, в распределении лося по территории Среднего Урала произошли существенные изменения. Он заселил южную тайгу, предлесостепные боры и северную лесостепь, где ранее не встречался или был редок. В последней трети XX в. именно в этих регионах мы наблюдали самую высокую плотность населения лося.

Начиная с 50-х годов XX в. численность лося на Среднем Урале постепенно нарастала до начала 1990-х (рис. 2.1). Первое резкое снижение численности произошло во второй половине 1960-х, когда она снизилась более чем вдвое и составила менее 10 тыс. особей. Второе резкое снижение произошло в 1984 г. — с 27 до 18 тыс. особей. Последнее значительное снижение численности началось в 1993 г. и закончилось в 1997 г. на уровне 18 тыс. особей.

В разных регионах Свердловской области динамика плотности населения лося имеет определенную специфику.

В северо-восточном регионе изменения плотности достаточно сходны с общеобластной кривой (рис. 2.2): на фазе роста плотность увеличивается несколько быстрее, чем в целом по области, а скорость снижения численности также несколько выше, чем в среднем по области. В целом плотность лося на северо-востоке всегда была ниже средней по области.

В северо-западной части области резкого снижения плотности в 1984 г. не наблюдалось (рис. 2.3), а до этого года плотность в регионе была ниже, чем в среднем по области, затем она существенно увеличилась, и в год пика численности (1995) достигла значения 2,8 особи на 1000 га угодий.

В юго-восточном регионе кривая плотности населения росла сходно со средней по области кривой, но проходила несколько выше (рис. 2.4). В 1993 г. начался резкий спад численности — плотность снизилась с 1,9 особи на 1000 га до 0,68 в 1996 г., т. е. почти в 3 раза. После этого кривая плотности населения лося в этом регионе около 10 лет шла ниже уровня среднеобластной кривой.

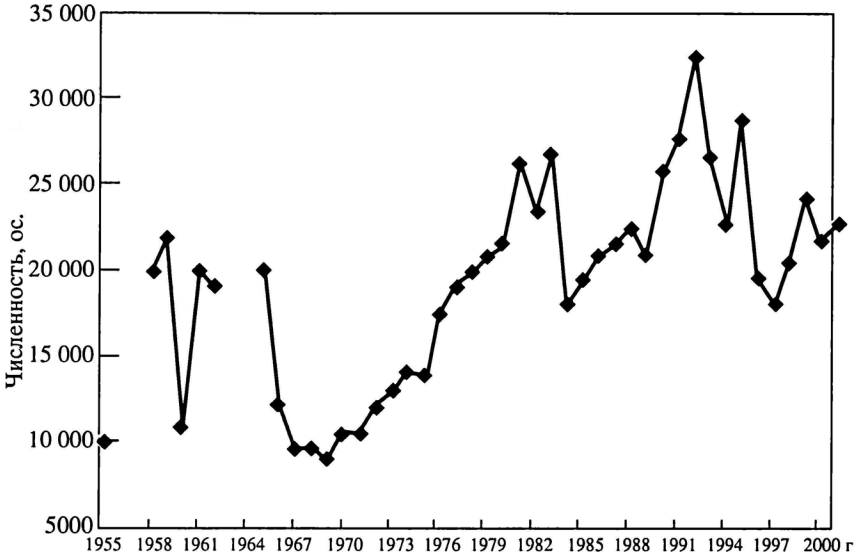


Рис. 2.1. Динамика численности лося в Свердловской области

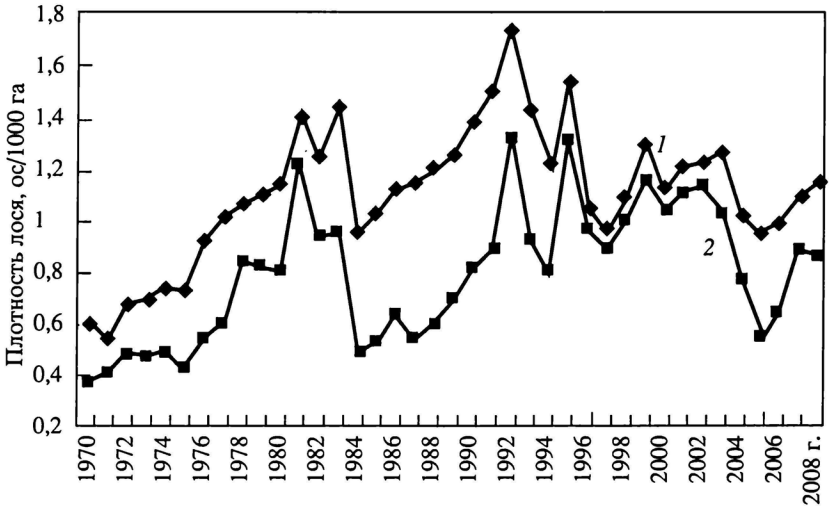


Рис. 2.2. Динамика плотности населения лося в целом по области (*1*) и в северо-восточном регионе Свердловской области (*2*)

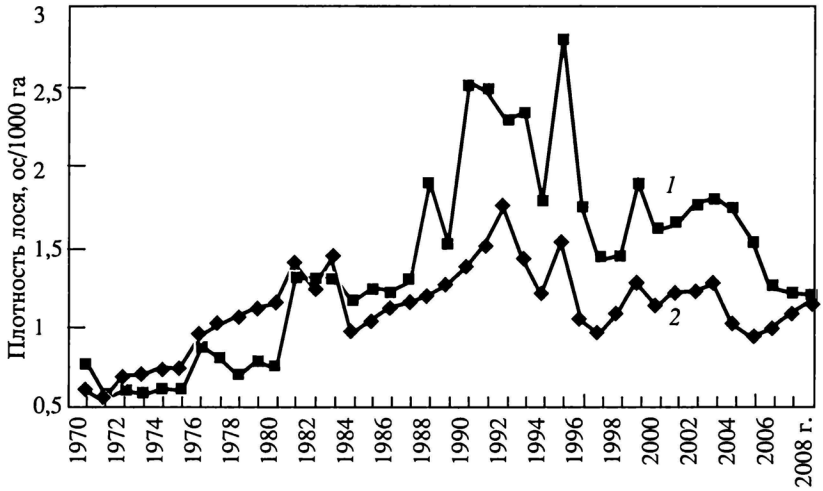


Рис. 2.3. Динамика плотности населения лося в северо-западном регионе (*1*) и в целом по Свердловской области (*2*)

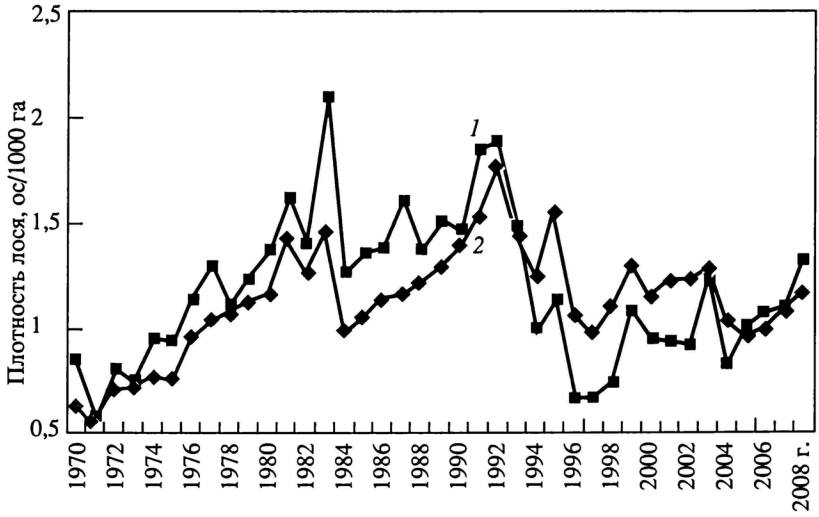


Рис. 2.4. Динамика плотности населения лося в юго-восточном регионе (*1*) и в целом по Свердловской области (*2*)

Для юго-западной части области характерны ежегодные достаточно сильные скачки плотности, что, вероятно, может быть связано с разной степенью интенсивности миграции (рис. 2.5). Кривая плотности проходила выше уровня среднеобластной, а в 1995 г. началось резкое снижение плотности — с 2,1 ос. в 1994 г. до 0,96 ос. в 1996 г. После депрессии 1996 г. численность начала возрастать значительно быстрее, чем в других регионах. В настоящее время плотность населения достигла уровня, характерного для благополучного периода 1980-х годов.

Наибольшие отличия от средней по области кривой численности характерны для центрального региона (рис. 2.6). Здесь численность в течение 1970-х годов росла с максимальной скоростью, ее максимум был достигнут в 1980 г., далее плотность колебалась на уровне 2,0—2,7 особи вплоть до 1992 г., после чего началось резкое падение численности. Минимум был достигнут в 1997 г., плотность вернулась на уровень 1970 г. За пять лет численность в этом регионе сократилась в 2,5 раза. В последующие годы наблюдалась некоторая тенденция к росту численности, однако к настоящему времени плотность лося достигла уровня только 1,5 особи.

Начало последнего снижения численности в Свердловской области не совпадает по времени в разных регионах, а также различаются темпы ее снижения: раньше других сокращение началось в центральном и юго-восточном регионах (1992 г.) при максимальной кратности снижения, позже других — на северо-востоке и северо-западе области (1995 г.) при минимальной кратности сокращения (табл. 2.1), т. е., чем раньше началось снижение численности в регионе, тем глубже произошел спад численности.

В табл. 2.1 приведена плотность населения человека в разных регионах: общая, городского и сельского населения. Кратность снижения численности лося связана с плотностью населения человека в регионе. Коэффициенты корреляции с общей плотностью и плотностью городского населения оказались незначимыми (r соответственно 0,40 и 0,36), но связь с плотностью сельского населения оказалась тесной и значимой на уровне 0,05 (r = 0,80). Наличие подобной связи свидетельствует о том, что нелегальная охота сыграла существенную, если не определяющую роль в снижении численности лося в начале—середине 90-х годов. XX в., в период социально-экономических потрясений общества (в главе 6 мы еще раз вернемся к обсуждению этого вопроса).

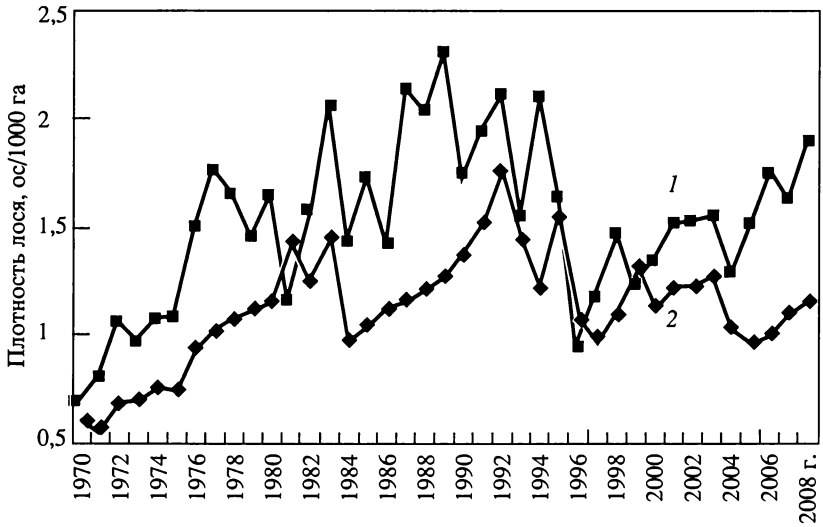


Рис. 2.5. Динамика плотности населения лося в юго-западном регионе (*1*) и в целом по Свердловской области (*2*)

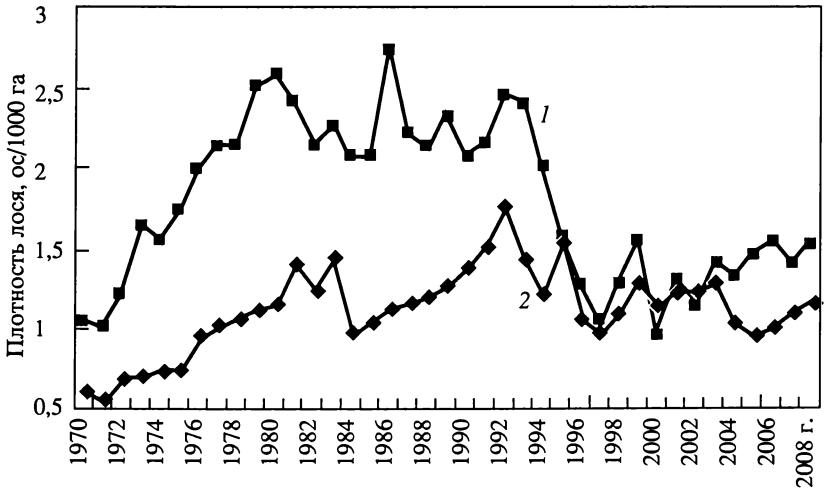


Рис. 2.6. Динамика плотности населения лося в центральном регионе (*1*) и в целом по Свердловской области (*2*)

Таблица 2.1

Параметры фазы снижения численности лося в середине 1990-х годов и плотность населения человека в регионах Свердловской области

Регион	Кратность снижения численности	Год начала снижения численности	Плотность населения, чел./км²		
			общая	городского	сельского
Северо-западный	1,93	1995	27,4	23,9	3,4
Юго-западный	2,20	1994	11,4	6,5	4,9
Северо-восточный	1,46	1995	4,6	3,7	0,9
Центральный	2,48	1992	124,6	113,3	11,3
Юго-восточный	2,80	1992	18,8	11,8	7,0

Снижение численности лося произошло во всей России, причем, как и в Свердловской области, темпы спада численности в разных регионах европейской части России были неодинаковы. По данным И.К. Ломанова (1995), в 1995 г. по сравнению с 1991 г. численность снизилась: в 1,5 раза или менее — в Северном, Уральском, Волго-Вятском экономических районах; в 1,5—2,0 раза — в Северо-Западном, Центральном, Прибалтийском; в 2,0 раза — в Поволжском и Северо-Кавказском; почти в 3 раза — в Центрально-Черноземном.

Не только амплитуда, но и начало периода снижения численности несколько различались. В некоторых северных областях европейской части России (Архангельская, Мурманская, Вологодская) и ряде западных (Ленинградская, Новгородская) снижение численности началось на один-два года позднее, чем в среднем по России (Данилкин, 1999, табл. 63), в некоторых поволжских областях и республиках (Горьковская, Марийская, Мордовская, Татарская, Воронежская) — на один-три года раньше. В целом для огромной территории европейской части России мы наблюдаем ситуацию, сходную с ситуацией в Свердловской области: темпы спада численности оказались выше (а сроки начала снижения — раньше) в густонаселенных районах (Центрально-Черноземный, Поволжский, Кавказский), чем в менее населенных (Северный, Уральский, Волго-Вятский), что явно свидетельствует о влиянии на численность лося антропогенного фактора, а именно браконьерства.

С другой стороны, на колебания численности оказывает влияние не только антропогенный фактор. Вероятно, существуют какие-то имманентные популяционные факторы (Шварц, 1980), определяющие характер колебаний численности. Например, сходными оказались кривые численности лося в Свердловской и

Пермской областях — коэффициент корреляции равен 0,76 ($p < 0,01$, $n = 29$); численность в Пермской области взята из работы (Данилкин, 1999, табл. 63). Отметим, что одна из областей располагается полностью на западном макросклоне Уральского хребта, а другая — почти полностью на восточном. Географическое положение областей определяет существенные различия в климате и растительном покрове, но остается открытым вопрос о том, что обеспечивает высокое сходство динамики численности лося в этих регионах.

2.1. РАЗМЕРЫ И МАССА ТЕЛА

Детальные и точные сведения о размерах уральских лосей весьма отрывочны. В.Ф. Никулин (1981) измерил и взвесил 12 взрослых самок и 10 взрослых самцов из Верхнекамья. Данные табл. 2.2 свидетельствуют о том, что они по размерам не отличаются от печорских и кировских (Язан, 1970). Л.П. Сабанеев (1988) указывает, что масса туши лося в редких случаях превышает 400 кг, а общая масса **нередко** достигает 480 кг и более. По сведениям С.А. Куклина (1938), средняя общая масса взрослого самца составляет 412—422 кг, высота в холке — 200—216 см.

М.Д. Перовский (2003) выполнил большое количество измерений размеров и массы тела центрально-европейских популяций лосей. Автор указывает, что отношение массы туши (мяса) к общей массе составляет порядка 52—53% (без учета массы

Таблица 2.2

Размеры и масса тела верхнекамских лосей (по: Никулин, 1981)

Возраст, лет	*n*	Высота, см		Косая длина туловища, см	Обхват груди, см	Масса туши, кг
		в холке	в крестце			
			Самки			
1,5	2	166,5	160,0	153,0	173,5	130,0
2,5—3,5	5	174,6	171,2	167,0	187,8	172,4
4,5—7,5	5	179,4	175,8	173,8	193,6	194,6
			Самцы			
1,5	1	168,0	166,0	159,0	181,0	138,0
2,5—3,5	4	174,3	171,0	166,3	185,3	170,5
4,5—7,5	3	182,7	173,7	178,0	195,3	199,0
8,5—9,5	2	187,0	179,5	181,0	204,0	220,0

«ног»). С учетом этого отношения общая масса самых крупных лосей самцов (возраст 8,5—9,5 лет) из выборки В.Ф. Никулина составит 419 кг, что совпадает с массой, приводимой С.А. Куклиным, но весьма далека от оценок Л.П. Сабанеева. Средняя общая масса взрослых самцов (2,5 года и более) верхнекамских лосей составляет 374 кг, что уже заметно ниже массы, приводимой С.А. Куклиным.

Определение таких характеристик, как возраст и масса у крупных животных, в частности у лося, само по себе представляет значительную трудность. Получение массового материала, достаточного для статистической обработки, требует больших трудозатрат. Поэтому, помимо прямых измерений, привлекателен материал, получаемый по данным, содержащимся в корешках использованных лицензий на отстрел животных. Такие данные пока остаются массовыми, и именно в этом заключается их основное преимущество, а серьезный недостаток лицензионных материалов состоит в том, что сведения о возрасте и массе животных являются экспертными, а точнее, охотник либо группа охотников по своему усмотрению проставляют массу и возраст добытого животного, оцененные «на глаз». Использование подобных данных в научном анализе часто вызывает критику, связанную в основном со способом определения массы зверя. Можно полагать, что ошибки в определении индивидуальной массы будут нивелироваться на массовом материале.

Более подробно достоинства и недостатки анализа сведений из корешков лицензий изложены в монографии Ю.И. Рожкова с соавт. (2001).

Средняя масса тела самцов взрослых лосей из разных регионов Свердловской области, полученная при анализе корешков лицензий, колеблется в диапазоне 154,8—167,6 кг, самок — в диапазоне 148,2—156,1 (табл. 2.3). Масса тела лосей из юго-восточного региона значительно меньше таковой из других регионов, причем различия достоверны (табл. 2.4).

Среди охотников на Урале существует устойчивое мнение об обитании здесь двух морф лося — крупного, темно-бурого и мелкого, рыжего. Различия касаются также и формы рогов этих лосей. Одной морфе свойственны лопатообразные рога, другой — с разделенной лопатой, состоящей из нижней части, формирующей «нижнюю лопату» из 2—3 отростков, и верхней, формирующей верхнюю лопату из 3 и более отростков. Другой вариант — самцы мелкой, рыжей морфы вообще не формируют ло-

Таблица 2.3

Масса туши самцов (в числителе) и самок (в знаменателе) лося из разных регионов Свердловской области (сезон 1992/93 гг.), кг

Регион	Среднее	Ошибка	*n*
Северо-восточный	165,94 / 152,15	1,82 / 1,73	211 / 121
Северо-западный	167,64 / 155,09	1,94 / 1,80	258 / 199
Юго-западный	166,72 / 156,10	1,92 / 1,66	187 / 184
Центральный	163,64 / 152,58	1,70 / 1,21	259 / 240
Юго-восточный	154,83 / 148,18	1,28 / 1,11	284 / 221

Таблица 2.4

Уровень значимости различий (*t*-критерий) массы тела самцов при попарном сравнении (н.д. — значения недостоверны)

Регион	Северо-восток	Северо-запад	Юго-запад	Центр	Юго-восток
Северо-восточный					
Северо-западный	н.д.				
Юго-западный	н.д.	н.д.			
Центральный	н.д.	н.д.	н.д.		
Юго-восточный	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	

патообразных рогов. По сведениям охотников, мелкая морфа обитает в восточной части Свердловской области, крупная — в западной.

Материалы по средней массе тела лосей из разных регионов области (см. табл. 2.3) и наши данные о встречах лосей темно-бурой и рыжей морф подтверждают наблюдения охотников. В осенний и раннезимний период темно-бурая морфа распространена во всей горной и предгорной части Среднего и Северного Урала. Центральный регион представляет собой переходную зону — здесь встречаются как темно-бурые, так и рыжие звери, в юго-восточном регионе — исключительно рыжая, мелкая морфа. Предварительный анализ массы туши в регионах за три дру-

гих сезона добычи показал, что в большинстве случаев попарных сравнений, масса лосей из юго-восточного региона оказалась значимо наименьшей.

Достоверные различия в массе тела получены нами только для юго-восточного региона. Кроме того, можно говорить об определенном тренде изменений. Максимальная масса тела свойственна северо-западному и юго-западному регионам как среди самцов, так и среди самок. Для северо-восточного и центрального регионов характерны переходные значения массы тела. Наименьшей масса туши оказалась у лосей, обитающих на юго-востоке области.

От охотников регулярно поступают сведения о встрече крупных лосей в западной части области. В начале ноября 1987 г. в Шалинском округе на мелком снегу (10 см) мы обнаружили следы огромного лося: длина копыт — не менее 40 см, ширина — не менее 25—30 см. Форма следа была не заостренная, а округлая. Копыта были сильно сточены и не раздвигались. Ширина шага спокойно жирующего лося была порядка 1,2 м.

2.2. СРАВНЕНИЕ ОЦЕНОК ВОЗРАСТА И МАССЫ ЛОСЯ, ПОЛУЧАЕМЫХ РАЗНЫМИ СПОСОБАМИ

При сравнении массы тела лосей по данным лицензий, помимо экспертной оценки массы тела, которую впоследствии проверить фактически невозможно, используется экспертная оценка возраста животных. Последнюю при наличии части нижней челюсти можно проверить с помощью способа оценки точного возраста по методике Клевезаль-Клейненберга.

Мы располагали сведениями приблизительно о 550 лосях, добытых в Свердловской (сезоны 1988/89 и 1995/96 гг.) и Пермской (сезон 1999/00 гг.) областях, для которых были известны масса и возраст, определенные экспертами. Кроме того, возраст этих животных был определен нами по слоистым структурам в цементе резца (Клевезаль, Клейненберг, 1967). Совпадением считали, если возраст животного, например 2+, в лицензии был указан в диапазоне 2,5—3 года, 3+ — в диапазоне 3,5—4 года и т. д. В дальнейшем, возраст, определенный экспертным путем, следуя за Ю.И. Рожковым с соавт. (2001), будем называть «визуальным», а инструментальным путем — «истинным». При этом мы отдаем себе отчет в том, что последний метод оценки возраста не застрахован от ошибок как случайного характера, так и системного, связанного с интенсивностью проявления зимних полос в цементе у разных особей, появления дополнительных полос, обусловленных несезонным замедлением прироста цемента, а иными событиями в жизни особи.

Область	Сезон, годы	Средний визуальный возраст			
		0+	1+	2+	3+
Свердловская	1988/89	0,5	2,5	2,61	3,06
	1995/96	0,77	2,30	3,17	3,30
Пермская	1999/00	0,58	2,72	2,9	3,89
Всего, шт.		80	67	64	74
Доля правильных оценок		0,95	0,34	0,36	0,34

Результаты сопоставления оценок возраста, полученных двумя разными методами (табл. 2.5; рис. 2.7 и 2.8), показывают, что эксперты достаточно точно оценивают наиболее легко определяемый возраст — возраст сеголеток: в 95% случаев визуальный возраст совпадает с истинным. Следующий возрастной класс — 1,5-летних животных — эксперты определяют точно в 34% случаев, при этом средний возраст по визуальным оценкам существенно завышается и колеблется от 2,3 до 2,7 года в разных выборках. Для следующих двух классов (2+, 3+) средний возраст определен экспертами наиболее точно, а доля правильных оценок колеблется на том же уровне (34—36%).

Средний возраст животных по экспертным оценкам начиная с 4-летнего постепенно занижается, и если для классов 4+ и 5+ различия еще несущественны, то далее они нарастают. Доля правильных оценок в классах 5+...7+ снижается до 13—15%, а с 8-летнего возраста и старше она оказывается равной нулю. Средняя оценка визуального возраста в диапазоне 5+...12++ остается примерно на уровне 4 лет. Можно предположить, что шкала визуальной оценки возраста у экспертов имеет не более 8—9 градаций, оценки возраста старше 8 лет встречались крайне редко. При этом шкала истинного возраста животных имела 17 градаций — от 0+ до 16+.

Таким образом, доля совпавших оценок возраста по всему пулу данных оказалась равной 33,2%, среди взрослых животных она была ниже — 22,5%[2]. Среди взрослых наиболее корректно эксперты оценивают возраст у животных 3+, 4+ (относительно высокая доля совпадающих оценок при сравнительно точном оп-

[2] Интересно сравнить, насколько меньше будет доля совпавших оценок при чисто случайном назначении возраста.

Таблица 2.5

лосей и доля правильных оценок

Средний визуальный возраст								
4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12++
3,35	3,79	4,19	4	4,36	4	4	3,67	4,43
4,20	4,66	4,50	5,36	4,44	4	5,2	3,25	
3,91	3,92	4,51	3,59	4,3	3,67	5,7		
64	50	39	31	28	23	16	3	7
0,27	0,14	0,15	0,13	0	0	0	0	0

ределении возраста в данном классе). Скорее всего, в эти же возрастные классы (а также 2+) эксперты включают животных при возникновении трудностей с определением возраста (см. размер выборок в табл. 2.5).

Рассмотрим далее характер изменений кривых массы туши в зависимости от того или иного способа определения возраста. Напомним, что в обоих случаях мы используем «визуальную» массу. Возможно, материал, полученный за сезон 1988/89 гг. был взвешен, поскольку в анализ за этот сезон мы включили только животных, добытых по заготовительным лицензиям. Тем не менее опираться на эти данные, как на материал с точно известной массой туши, нельзя, поскольку каждый, имевший хоть какое-то отношение к процессу сдачи лосиного мяса государству, имеет представление о всех мыслимых и немыслимых ухищрениях, на которые шли как приемщики, так и сдатчики мяса в целях получения дополнительной выгоды.

На рис. 2.7 изображены кривые изменения «истинной» средней массы лосей в трех разных выборках. Масса туши нарастает до возраста 4+, затем выходит на плато и колеблется вокруг значения 160 кг вплоть до возраста 12+—16+. Если считать, что полученная кривая отражает процесс естественного прироста массы туши, то следует признать, что у лося рост заканчивается в возрасте 4 лет на среднем уровне массы туши 160 кг или около 300—350 кг общей массы тела. Эти данные не соответствуют прямым измерениям массы тела, сделанным Е.П. Кнорре (1961), а также материалам по другим видам копытных (Мина, Клевезаль, 1976), у которых масса тела увеличивается на всем возрастном интервале.

По-иному выглядят изменения средней «визуальной» массы (рис. 2.8). Во всем возрастном интервале (0+...7+) масса туши на-

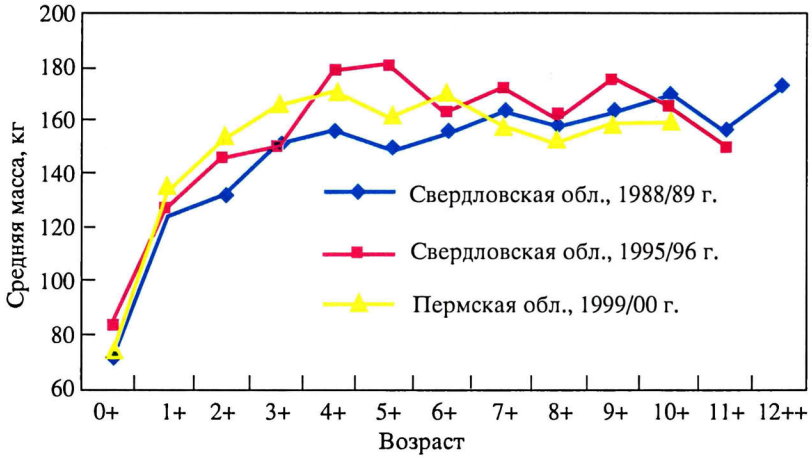


Рис. 2.7. Изменение «истинной» средней массы лосей в зависимости от возраста

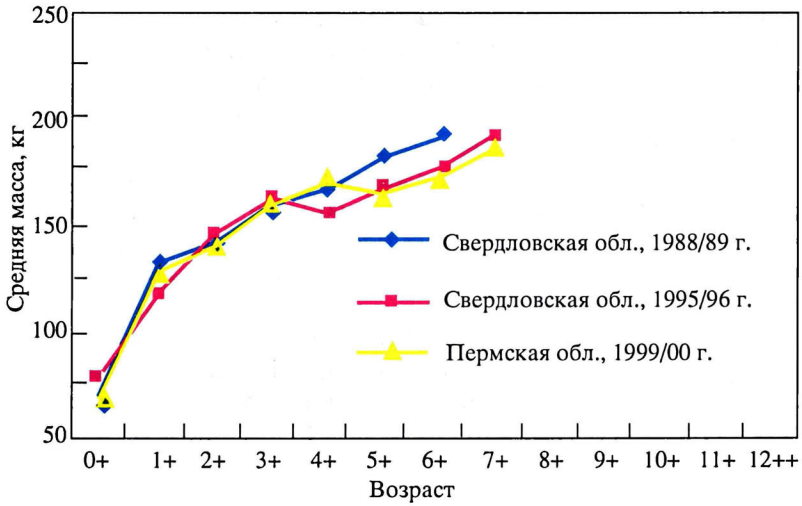


Рис. 2.8. Изменение средней «визуальной» массы лосей

Таблица 2.6

Средняя истинная и визуальная масса туши лося в разных возрастных классах

Показатель	Класс возраста					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
Средняя истинная масса, кг	75,16	129,32	142,77	157,17	169,03	163,67*
s_x	1,71	2,02	2,63	3,11	5,56	5,75
n	81	67	64	74	65	52
Средняя визуальная масса, кг	73,08	126,71	145,50	166,17	168,19	176,14*
s_x	1,48	2,15	1,55	4,00	2,86	4,89
n	76	77	152	109	74	28

Показатель	Класс возраста						
	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12++
Средняя истинная масса, кг	162,19**	164,69**	159,93	164,74	170,38	155,60	163,20
s_x	3,86	4,03	3,62	5,57	6,13	6,43	9,59
n	39	31	28	23	13	5	11
Средняя визуальная масса, кг	186,60**	188,89**					
s_x	3,65	6,39					
n	16	9					

* Различия между истинной и визуальной массой значимы на уровне $p = 0{,}1$.
** Различия значимы на уровне $p < 0{,}01$.

растает довольно согласованно во всех трех выборках с замедлением к концу возрастного интервала. При этом кривая «визуальной» массы почти во всех возрастных классах идет выше, чем кривая истинной массы и «сентябрьская» кривая Кнорре.

Сравнение средней массы туши в выборках, полученных при помощи разных методов определения возраста, показывает, что различия в массе, по крайней мере для первых пяти возрастных классов, незначимы (табл. 2.6).

Сравним усредненные данные для всех трех выборок по визуальной и истинной массе, приведенные к массе туши сеголеток, с приведенной кривой массы тела, полученной Е.П. Кнорре (рис. 2.9). До 4-летнего возраста все кривые достаточно хорошо совпадают, далее кривая истинной массы заметно отклоняется вниз. Относительно хорошее совпадение кривой визуальной массы с кривой Кнорре свидетельствует о том, что эксперты

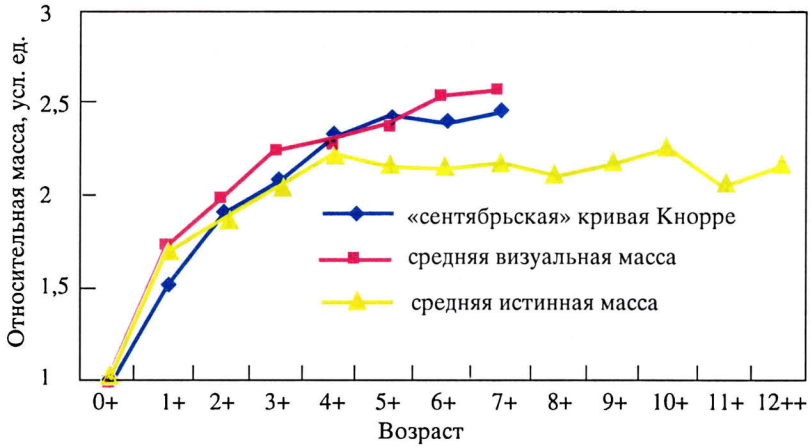


Рис. 2.9. Изменение относительной массы лосей по разным данным в зависимости от возраста

имеют некое представление о согласованности процессов прироста массы тела и увеличения возраста и пользуются им при определении возраста животных. Вероятно, масса животного играет ключевую роль при определении возраста. Кривая Кнорре выходит на плато в возрасте 5+, при этом она идет несколько выше по абсолютным значениям, чем кривая «истинной» массы туши, полученная нами. Достоверность различий на этом отрезке определить невозможно, поскольку данные в работе Е.П. Кнорре (1961) приведены только на рисунке в виде средних.

Интересно было выяснить, чем вызваны серьезные ошибки экспертов при определении возраста старых животных и различия в средней визуальной и истинной массе, начиная с возрастного класса 4+ и далее. На наш взгляд, помимо психофизических причин (трудности при отнесении объекта к тому или иному классу при наличии большого числа градаций), имеются, вероятно, и другие. Одной из них является несоответствие между размерами животного и фактическим возрастом, которое возникает в силу избирательной добычи охотниками крупных, быстрорастущих животных. Предварительный анализ распределений животных по массе показал, что в возрастных классах 1+...4+ распределения асимметричны в сторону крупных животных, т. е. в течение первых четырех лет жизни охотники успевают изъять из когорты всех (или свести их долю к минимуму) быстрорастущих животных, вследствие чего мы наблюдаем стабилизацию средней массы туши в выборках из старших возрастных

классов. Согласно кривой Кнорре, прирост массы тела лося прекращается в 5-летнем возрасте, т. е. на год позднее, а кроме того, кривая Кнорре выходит на плато при более высокой средней массе тела, чем кривая «истинной» массы.

Оба обстоятельства говорят в пользу нашей гипотезы о преимущественном изъятии быстрорастущих животных (Корытин, 2002а). Вопрос об эволюционных последствиях такого отбора для популяции остается открытым, поскольку для однозначного негативного ответа необходимо определить наследуемость этого признака у лося, просчитать состоявшийся репродуктивный успех быстрорастущих особей, оценить возможное влияние возрастного кросса и иных слабых сил. На интуитивном уровне процесс стабилизации средней массы лося, начиная с возраста 5+ вплоть до 16+, вызывает серьезную обеспокоенность о реальном благополучии популяции или ее соответствии распределению сил воздействия при отсутствии антропогенного фактора. Вряд ли можно полагать, что вектор отбора основного хищника, волка, направлен также на быстрорастущих животных.

2.3. СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ

На Среднем и Северном Урале сезонные миграции, как правило, имеют достаточно строгую направленность. Лоси мигрируют с западного макросклона Урала на восточный. Наиболее подробно миграции описаны Л.П. Сабанеевым (1988). Из глубокоснежных районов Соликамского уезда лоси мигрировали на восток и юго-восток в «Богословский, Гороблагодатский и Тагильский Урал» (современные Карпинский, Кушвинский и Горнозаводской округа Свердловской области). В XIX в. миграция начиналась в конце сентября и заканчивалась в ноябре; в марте начиналось их обратное движение.

Современных сведений о миграциях лося явно недостаточно. В.П. Бухменов (1975) подробно описал характер миграции в районе Конжаковского Камня, однако для остальной части Свердловской области сведения фрагментарны и отрывочны. В районе Конжаковского Камня миграция проходит в три этапа. По мнению В.П. Бухменова, первая волна проходит в ноябре и состоит из местных лосей, которые концентрируются в долине р. Тыпыл по его левобережным притокам. Следующая волна, основная, начинается во второй половине декабря и в ней участвуют лоси, обитающие в верховьях рек Молмыс, Язьва, Яйва.

Лоси идут по рекам Старой и Долгой и далее по р. Горной Какве на «иовское стойбище». Третья волна проходит во второй половине января, в ней участвуют также и лоси, кочующие с востока. На западном макросклоне, в Верхнекамье (Соликамский и Усольский районы Пермского края), в январе—марте остается не более 40% лосей от осенней численности (Никулин, 1981).

Весенняя миграция начинается в апреле и идет другими путями — по твердому, каменистому дну освобождающихся ото льда ручьев и речек. На лето во всей Конжаковской котловине остается не более десятка лосей (Бухменов, 1975).

Миграция лосей наблюдается и южнее г. Нижнего Тагила, в Шалинском и Ачитском округах. В середине — конце 1980-х годов в Шалинском округе появление мигрирующих лосей становилось заметным после первых сильных морозов в конце ноября. Ход мигрирующего лося нередко может быть почти строго прямолинейным и направлен на восток. Поведение мигрантов отличается от местных, в частности местные лоси устраивают лежку в крепких местах, мигранты нередко ложатся прямо на вырубках в местах жировки.

В последние годы в южной части Свердловской области миграция не носит ярко выраженного характера, возможно, доля мигрирующих животных снизилась и их больше остается на местах летовок. По сообщениям охотников сроки миграции в последние годы существенно сдвинулись, основная волна проходит в конце декабря—январе.

2.4. ПИТАНИЕ

Пищевые объекты. В сравнении с другими видами копытных, обитающими на территории бывшего СССР, лось потребляет относительно немного видов кормовых растений. Согласно сводке А.А. Данилкина (1999), в рацион лося входит около 355 видов растений. В летний период лось потребляет большое количество травянистых растений, в зимний — практически исключительно древесные побеги разных видов ив, осины, сосны, пихты, рябины, черемухи, березы. Наиболее предпочитаемый корм на всем ареале — ивы и осина. На Среднем Урале предпочитаемыми кормами в зимний период являются те же перечисленные выше виды растений.

Зимнее питание лося изучали в период с 1987 по 1993 г. в Шалинском округе Свердловской области, округ расположен на западном макросклоне Уральского хребта и покрыт в основном еловыми

лесами. Среднемноголетняя глубина снежного покрова достигает в марте 73,6 см. Основная особенность округа — здесь проходил один из путей зимней миграции лося с западного макросклона на восточный. Численность лося в период исследования была достаточно высокой. По данным зимнего маршрутного учета (ЗМУ), плотность населения в эти годы была равна 2,46 особи на 1000 га.

Всего было заложено 16 площадок размером 10×10 м на недавних вырубках не далее 20—50 м от края леса. На площадках подсчитывали общее количество древесных растений, каждое маркировали биркой и подсчитывали число поедей. Часть площадок была обследована через один и три года. Состав растительности, а также плотность растений сильно варьирует на разных площадках (табл. 2.7). Плотность растений колебалась от 0,08 до 1,53 экз/м^2. На двух площадках доминировала ива, на 10 — береза, на 2 — осина, на 1 — пихта, и еще на 1 — рябина.

Степень воздействия лося на растительность можно характеризовать двумя показателями — долей поврежденных растений и количеством поедей на одном растении. Средняя доля поврежденных растений на площадках убывает в ряду ива—осина—рябина—береза—пихта, а среднее число поедей на одном растении — в ряду ива—пихта—осина—рябина—береза. Различия между

Таблица 2.7

Состав (в долях) и плотность растительности на экспериментальных площадках

№ площадки	Всего деревьев (*n*)	Ива	Осина	Рябина	Пихта	Береза	Сосна	Липа	Плотность, дер/м^2
1.1	20	0,65				0,35			0,2
1.2	25	0,32				0,68			0,25
1.3	39	0,51	0,13			0,33	0,03		0,39
1.4	30	0,33	0,1			0,57			0,3
1.5	28	0,29	0,04			0,64		0,04	0,28
2.1	21	0,10	0,05		0,05	0,76	0,05		0,21
2.2	27	0,15				0,85			0,27
2.3	30	0,03				0,94		0,03	0,3
2.4	8	0,13				0,87			0,08
2.5	17	0,18				0,82			0,17
3	71	0,03	0,14	0,04	0,66	0,08		0,04	0,71
4	153	0,01	0,91	0,01	0,02	0,04			1,53
5	86			0,33	0,06	0,62			0,86
6	79		1						0,79
7	75		0,92	0,05		0,03			0,75
8	18			0,61		0,29			0,18

Таблица 2.8

Интенсивность потребления лосем разных видов растений

Вид	Всего деревьев на площадке	Доля поврежденных	Средневзвешенное число поедей у поврежденных	Средняя интенсивность потребления
Ива	65	0,98	36,35	24,9
Осина	309	0,80	11,67	13,6
Рябина	48	0,77	10,59	6,6
Пихта	55	0,47	31,28	11,5
Береза	233	0,66	8,20	5,7

рядами касаются только пихты (см. табл. 2.8) — для нее характерна наименьшая доля поврежденных растений, но среднее число поедей на одном растении достаточно велико и уступает только иве. Более точной характеристикой интенсивности потребления того или иного вида растения будет произведение доли поврежденных растений на среднее число поедей на одном растении.

Значения интенсивности потребления разных видов, усредненные по площадкам, показывают, что ива и осина остались на первом и втором местах как наиболее предпочитаемые виды, береза — на последнем, а пихта переместилась на третье место.

В Соликамском районе Пермского края В.П. Никулин (1981) получил следующий ряд по доле поврежденных кормовых растений: рябина (92,7%) — ива (76,9) — осина (56,8) — сосна (26,1) — береза (8,4) — пихта (7,8) — ель (5,5). На первых трех местах оказались те же виды, что и в нашем случае, но в иной последовательности. На площадках, где велика доля ивы, средняя доля поврежденных растений, как правило, значительно выше, чем там, где она отсутствует или находится в примеси (r = 0,59, p = 0,01; рис. 2.10).

На таких площадках (см. табл. 2.7) субдоминантом выступает береза, причем интенсивность потребления березы, как правило, значительно выше, чем там, где ива находится в примеси или отсутствует (r = 0,60, p < 0,05). Создается впечатление, что привлеченный ивой лось заодно больше потребляет и другие виды расположенных рядом растений, в том числе и березу, которую в других условиях не жалует. Так, на площадках 1.1—1.4, где ива доминировала или составляла значительную часть, доля поврежденных берез колебалась от 0,76 до 1, а среднее число поедей на одном растении — от 7,2 до 20,1. На площадке № 5, где ива отсутствовала и растительность в значительной степени со-

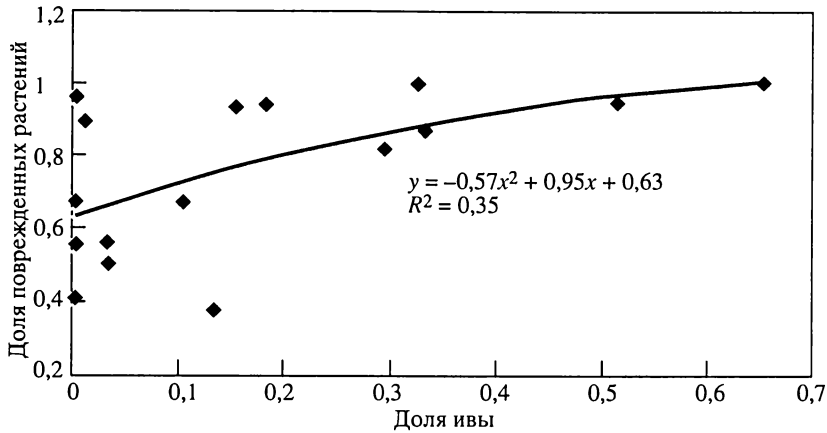


Рис. 2.10. Зависимость средней доли поврежденных растений от доли ивы на площадке

стояла из поросли березы (62%), доля поврежденных берез оказалась равной 0,43, а среднее число поедей — 2,7.

Кормовая емкость угодий. Кормовой спектр лося, как и других копытных, летом намного шире, чем зимой, за счет большого набора травянистых растений. Зимой доступны немногие корма, и лоси почти полностью переходят на питание веточным кормом, при этом к наиболее предпочитаемым видам, как уже было сказано выше, относятся ивы, осина, сосна, рябина, черемуха, пихта. В разных частях ареала лось предпочитает разные виды, но практически везде на первом месте стоят первые три. На Урале лось слабо поедает березу и практически не использует ель. В.Ф. Дунин и П.Г. Козло (1992) считают, что в условиях Белоруссии употребление лосем березы свидетельствует о недостатке основных кормов или начальных стадиях деградации запасов главных кормов. Как и для других животных тайги, зимние корма и их доступность теоретически могут стать лимитирующим фактором для лося. Основу питания лося зимой составляют побеги годичного прироста максимальной толщиной 0,5—0,6 см (Лаптев, 1958; Юргенсон, 1973; и др.). Причем лось достаточно часто использует в пищу не только побеги живых деревьев, но и порубочные остатки на лесосеках. Так, в Татарии (Злобин, 1985) отмечено появление лосей на лесосеках уже в ноябре. Основную роль в кормовом режиме лося вырубки приобретают весной со сходом снега, когда звери встречаются на лесосеках практически постоянно.

Сходную картину в середине—конце 1980-х годов мы наблюдали и на Урале. Как правило, лоси появлялись на лесосеках в сумерках, почти сразу после отъезда рабочих. В некоторых случаях они паслись на лесосеке и в дневное время, не обращая внимания на работающие механизмы. С начала 1990-х годов, в связи с резкой активизацией браконьерства и добычей лосей на лесосеках, частота посещения лесосек существенно снизилась.

Взаимоотношения в системе «копытные — растительность» весьма неоднозначны. Теоретически можно предположить, что в результате длительной совместной эволюции возникли коадаптации, направленные на снижение негативного воздействия на продуцентов и поддержание определенной плотности консументов. Однако в условиях современной активной антропогенной трансформации окружающей среды возник большой набор новых факторов воздействия, и можно предположить, что они нарушили прежнее сбалансированное существование консументов и продуцентов.

В современных условиях численность копытных, как хозяйственных объектов, с одной стороны, должна быть достаточно высокой для того, чтобы вести рентабельное хозяйство, а с другой — достаточно низкой, чтобы не наносить существенного ущерба лесному хозяйству.

Общеизвестен весьма значительный ущерб, который лось при высокой плотности населения способен наносить сосновым посадкам. Поэтому именно сосновые посадки фигурируют в многочисленной литературе, посвященной теме оценки ущерба. Будем считать сосновые молодняки тем «критическим местом», по которому следует минимизировать ущерб лесному хозяйству. Как правило, существенный ущерб наносится при высокой плотности лося, достигающей 30 и даже 60 особей на 1000 га. Существенный ущерб может быть нанесен и при относительно невысокой плотности, но низкой доле молодняков сосны, приходящихся на одного лося. Как видно из табл. 2.9, серьезный ущерб посадкам сосны лось наносит при обеспеченности кормами менее 10 га на одного лося.

С другой стороны, лось оказывает и определенное положительное воздействие на состояние молодняков хвойных, в частности ели. Стационарные наблюдения, проведенные Б.Д. Злобиным (1985), показали, что лось, используя в пищу поросль лиственных пород, способствует более эффективному (на 15—20% по сравнению с контролем) росту хвойных пород. Эти данные согласуются с мнением Г. Румянцева (1964) и А.А. Калецкого

Таблица 2.9

Обеспеченность кормом и повреждения молодняков сосны лосем (по: Козловский, 1971)

Показатель	Группа лесхозов		
	1-я	2-я	3-я
Повреждения молодняков сосны, %	10 и менее	11—20	Более 21
Обеспеченность лося зимними кормами (га молодняков на одного лося)	35—135	12—20	Менее 10

(1978). На посадки сосны лось оказывает влияние до 14—16-летнего возраста саженцев. В возрасте до 20 лет, как правило, густота культур в 20 раз выше, чем необходимо для формирования полноценных насаждений. Поэтому наносимые лосем повреждения в каком-то смысле могут соответствовать эффекту прореживания. В Дарвинском заповеднике при плотности лося 7 голов на 1000 га и группировках на отстойниках до 20 голов сосновые посадки к 25-летнему возрасту были сильно повреждены лишь на 4,5% территории. На остальной территории степень повреждения насаждений практически не влияла на продуктивность древесины (Злобин, 1985).

При определении хозяйственно допустимой численности лосей в лесхозе А.А. Козловский (1971) предлагает принимать в качестве нормы соотношение 25 га молодняков сосны (до 20-летнего возраста) на одного лося. По его данным (см. табл. 2.9), серьезное воздействие на состояние молодняков хвойных проявляется при соотношении менее 10 га на одного лося. Точно такие же величины приводит и А.А. Калецкий (1978), хотя он считает, что при 25 га молодняков на одного лося негативное воздействие лося неощутимо.

По запасам сосняков первого класса возраста Свердловская область в середине 1960-х годов относилась к группе с наибольшими запасами (31 га), приходящимися на одного лося (Козловский, 1971). Средняя плотность населения лося в это время в области была около 1 особи на 1000 га угодий. По интенсивности повреждений, наносимых лосями, область отнесена к группе с повреждениями средней степени. Во второй половине 1970-х годов Я.С. Русанов и Л.И. Сорокина (1984) оставили область в той же группе, хотя средняя плотность лося в области увеличилась. Проанализировав состояние молодняков на всей территории

России на конец 1970-х годов, эти авторы отнесли Свердловскую область в группу со «стабильными» повреждениями (всего четыре градации: сплошные, прогрессирующие, стабильные, слабые). По нашим данным на начало 1990-х годов (1993 г.) численность лося увеличилась по сравнению с концом 1970-х, а доля сосновых молодняков составила около 22 га на одного лося.

На основании тщательных исследований В.Ф. Дунин и П.Г. Козло (1992) рассчитали средние запасы веточных кормов лося в разных типах охотничьих угодий Белоруссии. Подсчитав скусываемую лосем биомассу побегов в диапазоне доступной высоты (табл. 2.10), они установили, что средняя величина потребляемой лосем биомассы за период относительно непродолжительной зимы в Белоруссии составляет 2 т. Таким образом, для существования одного лося в течение года достаточно 1 га сосновых молодняков.

Понятно, что такое сильное постоянное воздействие может привести к существенному угнетению растительности. На основании результатов многолетнего эксперимента по оценке имитации длительного воздействия лося на сосновые молодняки эти же авторы установили степень угнетения роста молодых деревьев при том или ином уровне имитации воздействия. Допустимым они признают ежегодное отторжение 20% боковых побегов в течение 4 лет, а более сильное разовое воздействие допустимо в течение меньшего промежутка времени. Соответственно можно

Таблица 2.10

Средний запас кормов лося в разных типах угодий (по: Дунин, Козло, 1992)

Тип угодий	Средний запас кормов, кг/га	Тип угодий	Средний запас кормов, кг/га
Сосновые молодняки	2150	Мягколиственные жердняки	24
Сосновые жердняки	48	Осинники чернично-кисличные	26
Сосняк вересковый	3	Березняк ягодниковый	45
Сосняк зеленомошный	8	Березняк осоковый	61
Сосняк долгомошный	36	Ольсы осоково-таволговые (подрост и подлесок: ольха, ясень, липа, ель, ива, крушина, черемуха и др.)	22
Сосняк багульниково- сфагновый	41	Березняк сфагновый	44
Болото сосново-кустарниковое	61	Заболоченные луга	31
Ельник зеленомошный	14	Пойменные ивняки	106
Ельник долгомошный сфагновый	23		
Дубняки	36		
Мягколиственные молодняки	165		

с большой долей уверенности предположить, что ежегодное отторжение 10% побегов, относящихся к потенциальному запасу лосиных кормов, не приведет к значимому воздействию на состояние сосновых молодняков. Отсюда мы получаем несколько иную величину допустимого количества сосновых молодняков на одного лося, а именно 10 га. Отметим еще раз, что приблизительно с 15-летнего возраста сосняки перестают быть объектом «агрессии» со стороны лося. С учетом того, что средняя продолжительность зимнего периода в Свердловской области несколько больше, а условия зимы суровее, примем средний размер потребляемой фитомассы в зимний период равным 3 т, следовательно, допустимое количество молодняков составит 15 га на одного лося. Отметим также, что лось может кормиться только в сосняках не более двух-трех недель, затем меняет спектр кормов, предпочитая разнообразную диету (Дунин, Козло, 1992). В угодьях, где кормовой спектр представлен исключительно сосняками, плотность лося ниже, чем в угодьях, где потенциальный пищевой рацион богаче.

Итак, расчет кормовой емкости угодий может быть выполнен разными способами. Нас интересует наиболее простой способ расчета емкости, при котором критическим моментом будет количество гектаров сосновых молодняков, приходящихся на одного лося. Ниже мы более подробно остановимся на этом варианте методики расчета емкости угодий.

В целях анализа состояния кормовой базы лося в Свердловской области был проведен сбор ведомственных материалов по учету лесного фонда области в лесах Госфонда и совхозных лесах. В полном объеме данные по учету лесного фонда в Управлении лесами областной администрации оказались на 1 января 1994 г., а по объединению «Межхозлес» — на 1 января 1993 г. Данные рассматривали отдельно по хвойным и лиственным породам и классам возраста без учета групп лесов. Кроме того, анализировали данные о площадях лесных культур и при их наличии — сведения о потерях лесонасаждений от разных причин, естественном возобновлении леса. На 1995 г. в Управлении лесами числилось 46 лесхозов, а в объединении «Межхозлес» — 26.

Районы Свердловской области различаются по запасам кормов для лося. В среднем на долю хвойных молодняков I класса возраста (на 1995 г.) приходится около 6,5% общей площади лесного фонда области, на долю лиственных молодняков I класса — 3,2%. Площади лесных культур в среднем составляют 5,6%. Хвойные молодняки в области состоят на 61% из сосновых на-

саждений, на долю ели приходится 26% площадей, кедра — 10,3%, пихты — 2,5%, лиственницы — 0,3%. Лиственные молодняки по сравнению с хвойными менее ценные в кормовом отношении стации. Их породный состав в среднем по области следующий: береза — 83%, осина — 15%, липа 1%.Рассмотрим распределение этих площадей по территории области.

Хвойные молодняки. Наибольшие площади хвойных молодняков сосредоточены в Бисертском, Ивдельском, Висимском, Кушвинским и Шалинском лесхозах. В них доля хвойных молодняков 1-го класса возраста составляет более 10% от общей площади. В группу лесхозов, где эта доля выше средней (6,5%), входят следующие лесхозы: Ачитский, Билимбаевский, Исовский, Карпинский, Красноуфимский, Невьянский, Нижнесергинский, Нижнетагильский, Новолялинский, Ревдинский, Североуральский, Серовский, Сотринский, Тавдинский, Тугулымский. Как видим, основные площади хвойных молодняков сосредоточены в районах, прилегающих к Уральскому горному массиву, и лишь два лесхоза из этого списка находятся на востоке области — Тавдинский и Тугулымский.

Лиственные молодняки. Районы, в которых доля площадей лиственных молодняков I класса выше средней (4%), расположены главным образом на юго-востоке области: Пышминский, Талицкий, Байкаловский, Слободотуринский, Ирбитский, Туринский; к северо-восточному региону относятся Тавдинский, Серовский и Алапаевский округа; к северо-западному — Нижнесалдинский, Висимский, Кушвинский и только Бисертский — к юго-западному.

Лесные культуры. Наибольшие площади лесных культур имеются в следующих лесхозах (в порядке убывания): Ивдельский (117,7 тыс. га), Шалинский (54,2), Сотринский (36,4), Алапаевский (33,6), Новолялинский (32,0).

Расчет кормовой емкости выполняли в двух вариантах: 1) учитывали молодняки всех пород из расчета 25 га на одного лося; 2) учитывали только площади сосновых молодняков из расчета 15 га на одного лося. В табл. 2.11 приведены оба варианта кормовой емкости территорий.

Полученные величины экологической емкости угодий могут выступать в качестве верхнего предела значения плотности населения лося, выше которого начнет постепенно увеличиваться ущерб, наносимый сосновым молоднякам. В целом следует отметить, что распределение запасов кормов по территории области не оказывает существенного влияния на текущую плотность

Таблица 2.11

Расчет кормовой емкости угодий для лося

Регион	Емкость угодий для лося, ос/1000 га			
	1-й вариант		2-й вариант	
	экологическая	хозяйственная	экологическая	хозяйственная
Северо-восточный	4,94	2,47 (1,5)	4,60	2,30
Юго-восточный	3,19	1,60	3,05	1,53
Центральный	5,44	2,72	7,23	3,61
Горный Урал	6,22	3,11	7,00	3,50
Юго-западный	6,77	3,39	8,03	4,02

лося (рис. 2.11). Плотность лося фактически не зависит от доли молодняков в районе, доля объясненной дисперсии по этому признаку составляет всего лишь 9%. Отсюда следует вывод о том, что кормовой фактор не является ведущим при объяснении особенностей пространственного распределения лося. Следовательно, необходимо искать иные факторы, объясняющие различную плотность населения лося в регионах.

Рассматривая динамику изменения площади молодняков в Свердловской области в целом (рис. 2.12), мы видим, что на протяжении 30 лет, с конца 40-х по конец 70-х годов XX в., площадь молодняков в области увеличивалась — за 30 лет она возросла в 4 раза. В это же время росла и численность лося, однако, статистическая связь при прямом сравнении обеих кривых незначима. Если принять, что запасы кормов в молодняках постепенно возрастают до оптимальных для лося величин (в среднем для хвойных и лиственных молодняков) в возрасте 10 лет, то кривую площадей молодняков следовало бы сдвинуть относительно кривой численности лося на соответствующий лаг. В этом случае коэффициент корреляции между кривыми окажется значимым и относительно высоким ($r = 0,6$).

Таким образом, полученные результаты достаточно противоречивы. С одной стороны, численность лося возрастала на фоне увеличения размеров рубок леса в послевоенный период и соответственно роста площади молодняков. Увеличение зимних запасов кормов на вырубках, скорее всего, действительно способствовало росту численности лося (эта точка зрения и ранее высказывалась рядом авторов). С другой стороны, пространственное распределение лося внутри области не зависит от распределения запасов кормов. Более того, численность лося никогда

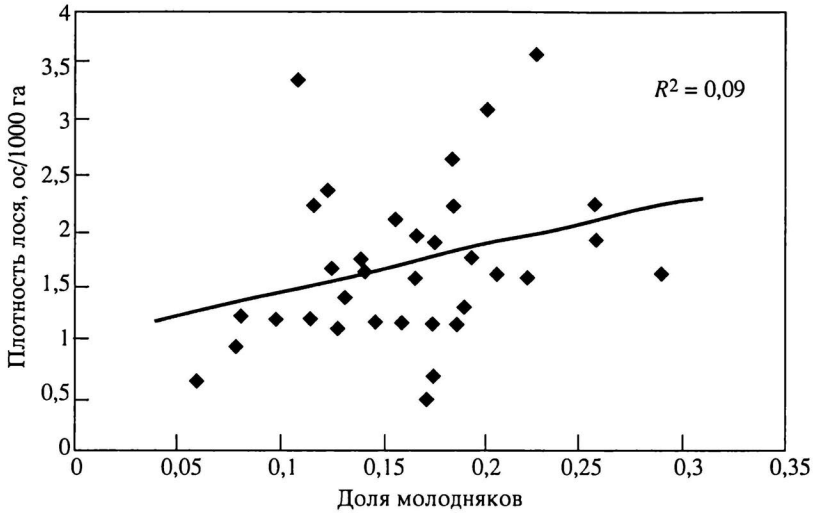


Рис. 2.11. Зависимость плотности населения лося от доли молодняков в районах Свердловской области

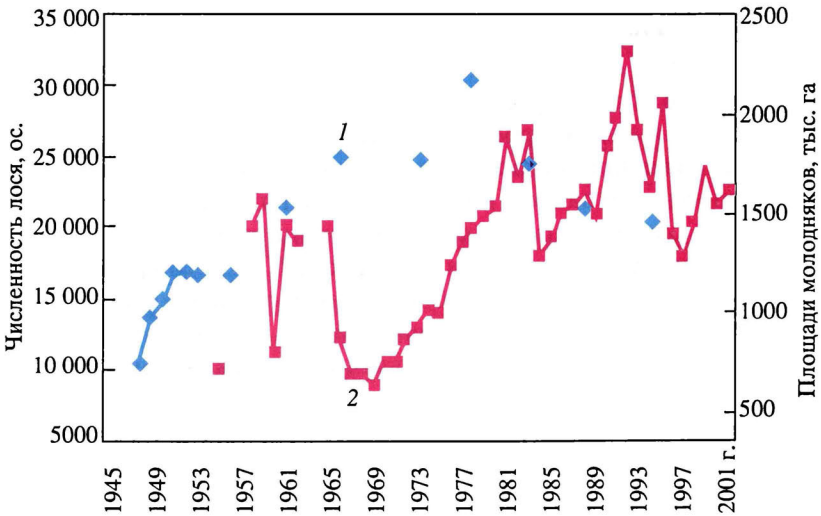


Рис. 2.12. Площадь молодняков (*1*) и численность лося (*2*) в Свердловской области

не достигала значений, рассчитанных исходя из кормовой емкости угодий. Согласно нашим расчетам (отметим, что учитывали только запасы кормов в молодняках без запасов кормов под пологом леса), максимальная емкость угодий по кормовому фактору составила 90 тыс. особей. Максимальная численность лося в области за 50-летний период составила 33 тыс. особей по данным Управления охотничьего хозяйства Свердловской области. По данным Госохотучета РФ (цит. по: Данилкин, 1999), максимальная численность однажды составила 50 тыс. особей. Иными словами, численность лося в области никогда не достигала значений, при которых кормовой фактор мог бы играть существенную ограничительную роль. Расширение лесосеки способствовало росту численности, но не играло ограничивающей роли. Видимо, пространственное распределение лося по территории определяется какими-то другими (или другим) факторами.

2.5. МОЗАИЧНОСТЬ УГОДИЙ

В пределах всего ареала лось предпочитает южнотаежные и смешанные леса (Гептнер и др., 1961; Тимофеева, 1974; Данилкин, 1999). Согласно литературным данным (Филонов, 1983; Верещагин, Русаков, 1979; Ломанов, 1995), плотность населения лося в южной тайге и смешанных лесах значительно выше, чем в средней и северной тайге. В Свердловской области в южнотаежных и предлесостепных сосново-березовых лесах плотность лося также более высокая, чем на севере области. При этом основным фактором, определяющим распространение лося по территории, большинство авторов считает запасы кормов (Тимофеева, 1974; Филонов ,1983; и др.). Некоторые исследователи (Юргенсон, 1968, 1973; Данилкин, 1999; Смирнов, 1986, 1987) отмечают, что, помимо кормового фактора, на распределение лося по территории может оказывать влияние мозаичность угодий. Однако нам не удалось обнаружить работы, в которых проводилось бы прямое количественное сравнение плотности населения лося с мозаичностью угодий. Предпочтение лосем тех или иных местообитаний, как правило, постулируется как некая данность без объяснения причин. Очевидность связи высокой **локальной** плотности лося с кормовыми условиями определяется многочисленными наблюдениями, описывающими повышенную плотность зверя в угодьях с большой долей сосновых молодняков либо пойменных ивняков.

Не подвергая сомнению подобную связь на локальном уровне, в этом разделе мы попытались проанализировать причины, обусловливающие различную среднюю плотность населения лося на больших территориях. Важность подобного рода исследования определяется в том числе и утилитарными причинами, в частности необходимостью оценки допустимой и оптимальной плотности населения зверя в тех или иных местообитаниях. Основное предположение — одним из них или основным фактором может быть бета-разнообразие, или мозаичность местообитаний.

Влияние эффекта экотона на плотность населения животных известно достаточно давно. Первым ввел понятие краевого эффекта О. Леопольд (Leopold, 1933; цит. по: Одум, 1986). Он писал, что «дикая природа — это феномен опушек», тем самым подчеркивая огромное значение этого фактора в жизни животных. П.Б. Юргенсон (1963, 1968, 1973) активно пропагандировал необходимость учета влияния мозаичности при охотустройстве территории. Д.Н. Данилов с соавт. (1966) указывали на желательность учета длины опушечной линии при описании тех или иных типов охотничьих угодий.

Бета-разнообразие (мозаичность) местообитаний характеризовали при помощи специально разработанной методики. На планах лесонасаждений лесхозов области были выделены пробные площади (соответствующие 1 км^2 местности), расположение которых определяли случайным образом. В пределах пробной площадки подсчитывали общее число выделов различного типа. Всего описано 987 пробных площадок, что составляет около 0,5% обследованной территории (табл. 2.12). За показатель мозаичности угодий было принято среднее число выделов на одну пробную площадку для каждого лесхоза. При анализе воздействия особенностей местообитаний на плотность населения лося использовали среднюю плотность за период 1982—1992 гг., характеризовавшийся максимальной численностью зверя в области (см. рис. 2.1).

Мозаичность угодий в районах области колеблется от 5 до 22 выделов на площадку. Связь между плотностью населения лося и мозаичностью угодий проявляется как на уровне регионов, так и на уровне административных районов (рис. 2.13). Коэффициент корреляции плотности населения лося и показателя мозаичности угодий для районов составляет 0,63 ($p < 0,05$, $n = 45$), для регионов — 0,78 ($p < 0,05$, $n = 5$), доля объясненной дисперсии — 37 и 61% соответственно. Можно полагать, что бета-разнообразие местообитаний является ключевым (или одним из ключевых) фактором, определяющим среднюю плотность населения лося в регионе.

Таблица 2.12

Число пробных площадок в районе, лесхозе

№ пр. пл.	Район, лесхоз	Площадь угодий, тыс. га	Число площадок, *n*	Доля обследованной площади, %
1	Алапаевский	1074	42	0,39
2	Артинский	267	5	0,19
3	Асбестовский	61	7	1,15
4	Белоярский	140	6	0,43
5	Байкаловский	221	10	0,45
6	Березовский	92	7	0,76
7	Верхне-Салдинский	227	6	0,26
8	Верхотурский	477	20	0,42
9	Гаринский	1614	145	0,90
10	Ирбитский	466	8	0,17
11	Ивдельский	2478	133	0,54
12	Каменский	208	4	0,19
13	Камышловский	217	7	0,32
14	Красноуфимский	330	20	0,61
15	Карпинский	558	49	0,88
16	Красноуральский	149	6	0,40
17	Кушвинский	223	16	0,72
18	Невьянский	189	15	0,79
19	Нижне-Сергинский	482	32	0,66
20	Ново-Лялинский	602	49	0,81
21	Н. Тагил	720	48	0,67
22	Полевской	145	12	0,83
23	Режевской	178	7	0,39
24	Серовский	1118	100	0,89
25	Сысертский	198	12	0,61
26	Североуральский	317	27	0,85
27	Таборинский	1115	101	0,91
28	Тавдинский	675	35	0,52
29	Тугулымский	320	19	0,59
30	Шалинский	478	39	0,82
	Всего		987	

Таким образом, мозаичность угодий оказывает более мощное, чем запасы кормов, воздействие на распределение лося по территории. Уровень запасов кормов может выступать в качестве лимитирующего фактора. Тем не менее рассмотрим более подробно, что больше влияет на распределение лося — мозаичность угодий или доля молодняков, что в среднем соответствует запасам основных кормов лося (см. предыдущий раздел).

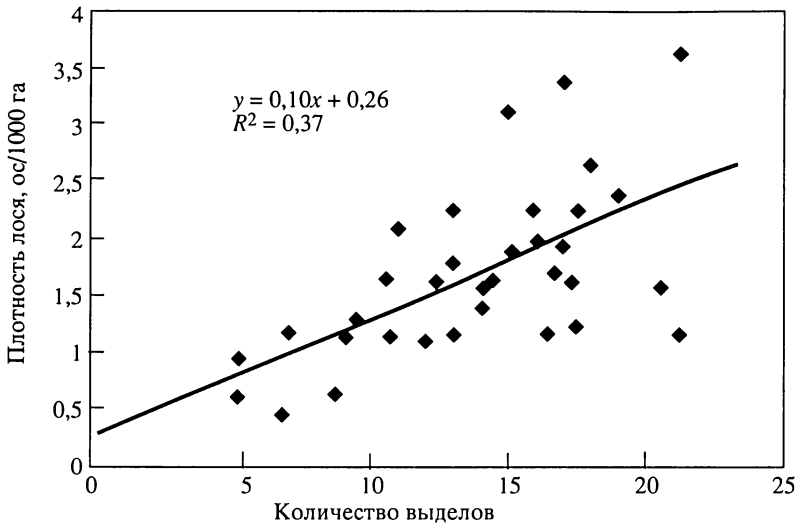


Рис. 2.13. Зависимость плотности населения лося от мозаичности угодий в административных округах Свердловской области

На рис. 2.14 административные районы области расположены по мере увеличения доли молодняков в структуре насаждений. В целом доля молодняков изменяется весьма существенно — от 8% до 27—28%, при этом средняя плотность населения лося изменяется от 1,56 до 1,8 ос/1000 га. В то же время при расположении районов по мере возрастания мозаичности (рис. 2.15) плотность населения лося увеличивается от 1,29 до 2,01 ос/1000 га. При более детальном сравнении рисунков видно, что в левой части рис. 2.14 расположено довольно большое число районов с относительно высокой долей молодняков, однако плотность населения лося в них невысока, что определяется, по нашему мнению, низкой мозаичностью. Так, плотность населения при минимальных значениях мозаичности составляет 0,8 ос/1000 га, а при максимальных — порядка 2,4—2,5 ос/1000 га угодий, т. е. втрое больше, при этом мозаичность увеличивается более чем в 4 раза — от 5 до 22. Частично это связано с тем, что длина линии экотона растет медленнее, чем число выделов на площадке. При допущении, что конфигурация отдельного выдела приблизительно соответствует квадрату[3], увеличение длины экотона происходит по формуле $y = 3{,}7x^{0{,}38}$ (рис. 2.16).

[3] Аппроксимация отдельного выдела окружностью (Patton,1975; цит. по: Одум, 1986) не оказывает влияния на эффект — длина экотона возрастает медленнее, чем число выделов.

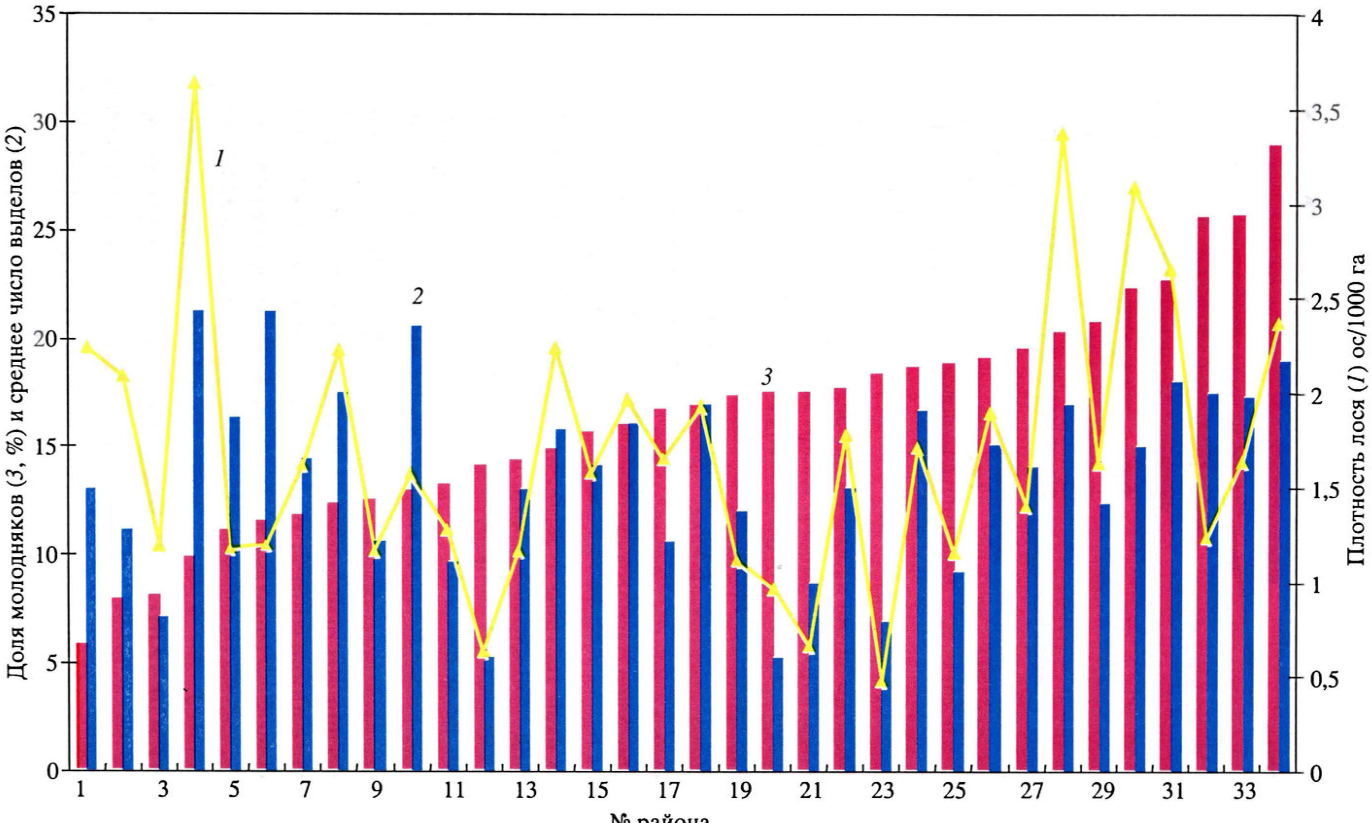


Рис. 2.14. Изменение средней плотности населения лося (*1*) и мозаичности угодий (*2*) по мере увеличения доли молодняков (*3*) в административных районах Свердловской области

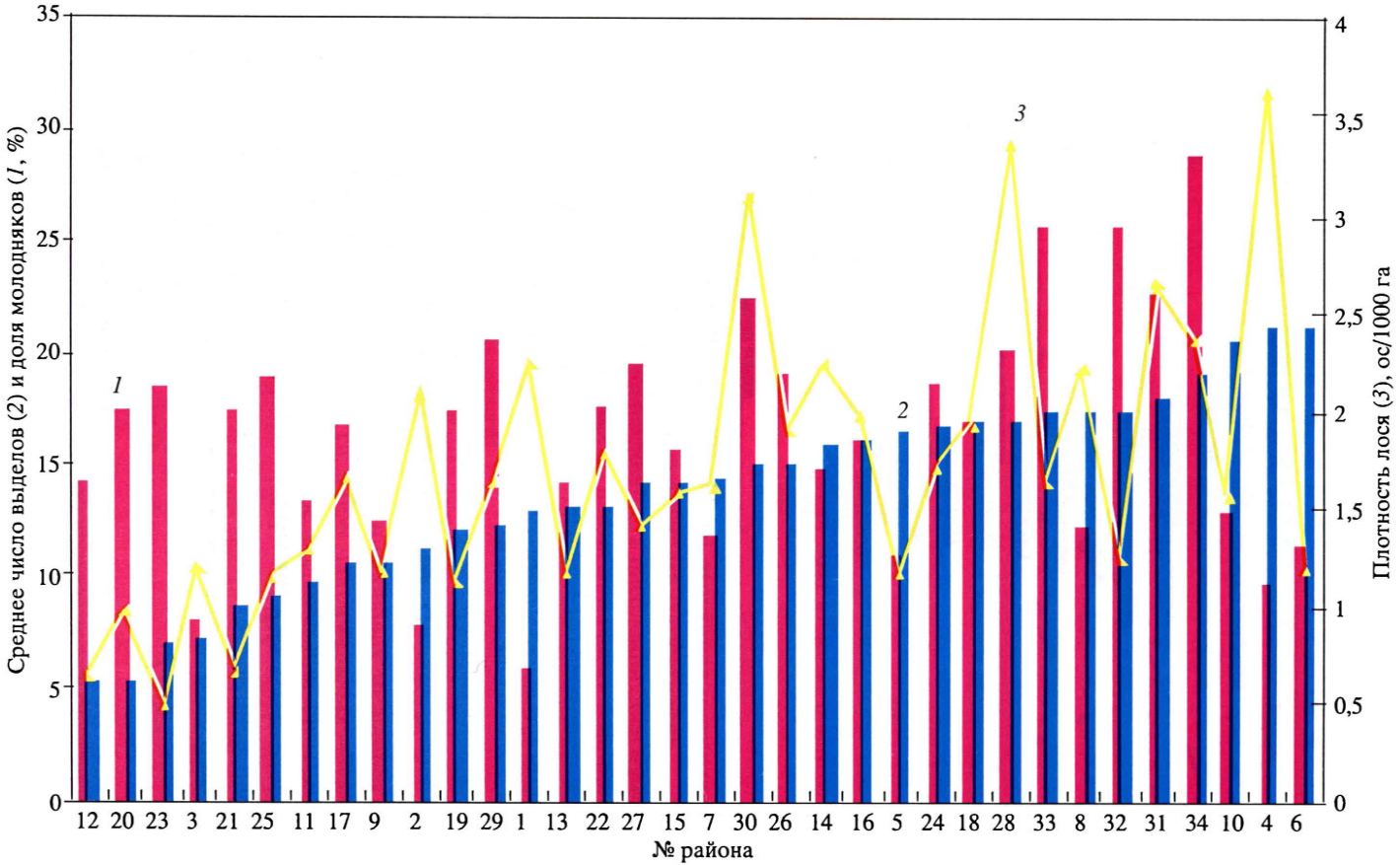


Рис. 2.15. Изменение плотности населения лося (*3*) и доли молодняков (*1*) по мере увеличения мозаичности угодий (*2*) в административных районах Свердловской области

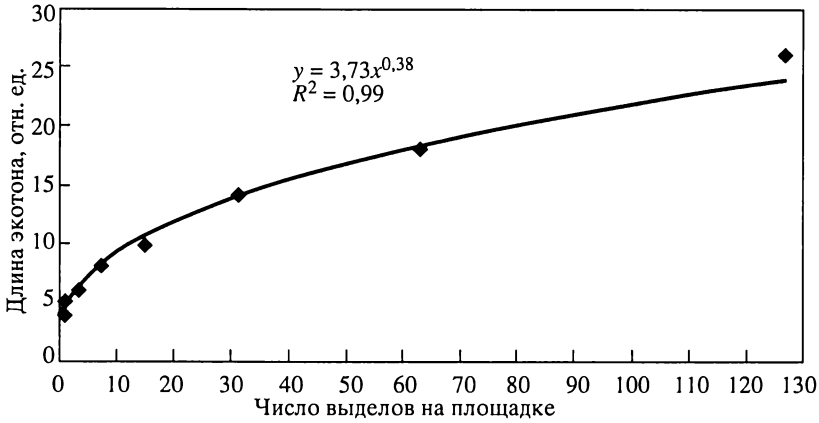


Рис. 2.16. Зависимость длины экотона от числа выделов на площадке

В интересующем нас интервале мозаичности линия экотона возрастает менее чем вдвое (в то же время средняя плотность населения лося увеличивается втрое). Отсюда следует вывод о том, что привлекательность высокомозаичных угодий заключается не только в наличии протяженной линии опушек. Эффект экотона практически не проявляется, например, при смежном расположении жердняка и приспевающего леса в таком случае основное влияние на плотность лося будет оказывать сочетание близко расположенных кормовых и защитных стаций.

Таким образом, на территории области обитает пять крупных группировок лося, характеризующихся собственной динамикой численности и средней плотностью населения. На границах между группировками отсутствуют непреодолимые для лося препятствия, способные служить физическим барьером и существенно снижать степень панмиксии. При этом группировки территориально хорошо совпадают с лесорастительными округами и провинциями по Б.П. Колесникову (1973). Лесорастительные группировки значительно различаются по показателю бета-разнообразия, который в свою очередь, вероятно, является ведущим фактором, определяющим средний уровень плотности населения лося.

2.6. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, ВЫЖИВАЕМОСТЬ, ПЛОДОВИТОСТЬ

Особенности демографии лося на Среднем Урале ранее не изучались. Для популяции неизвестны возрастная структура, со-

отношение полов, плодовитость. С одной стороны, вряд ли эти показатели будут сильно отличаться от полученных в других регионах и изложенных в большом числе работ. С другой стороны, в большинстве работ при оценке возрастной структуры использовались методы определения физиологического возраста каждого животного, а не абсолютного. Кроме того, для определения этих популяционных параметров редко применяется демографический анализ (Коли, 1979), позволяющий рассчитать выживаемость и удельную выживаемость животных, получить более реальные оценки других параметров. Нам известно несколько работ (Лопатин, Росоловский, 1988; Росоловский и др., 1988), в которых популяционные параметры у лося определены с использованием демографических таблиц.

Нами использованы сведения о 337 лосях, добытых в сезон 1988/89 г., для которых в дальнейшем был определен возраст по слоистым структурам цемента резца (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 1988). Информация о животных включала сведения о дате и месте добычи, поле животного, числе эмбрионов. Выборка получена путем сбора частей нижней челюсти лося и сведений о добытых животных от охотников.

Демографические таблицы составлены общепринятыми методами, изложенными Коли (1979), соответственно использованы те же обозначения: n — число особей в выборке; S_x — численность возрастного класса x виртуальной популяции; p_x — удельная выживаемость животных возрастного класса x (доля животных в возрасте $x - 1$, доживших до возраста x). В расчеты внесены некоторые изменения, подробнее писанные в работе Корытина (2002б).

Численность возрастного класса вычисляли следующим образом:

$$S_x = \Sigma f_x^i,$$

где f_x^i — число погибших животных в каждом возрастном интервале.

Дальнейшие расчеты осуществляли по методу 6 из работы Коли (1979). Удельная выживаемость получена по формуле

$$p_x = 1 - (l_x - l_{x+1})/l_x,$$

где l_x — выживаемость, или вероятность, новорожденного дожить до возраста x, которую оценивали как

$$l_x = l_0/S_x e^{rx},$$

где r — скорость роста численности популяции, определенная (Коли, 1979) как

$$r = \frac{\sum Nt - \left(\sum N\right)\left(\sum t\right)/n}{\sum t^2 - \left(\sum t\right)^2/n},$$

где N — натуральный логарифм численности или относительной численности, t — порядковый номер года, n — число лет.

Численность нулевого возрастного класса (приплода, численности новорожденных) вычислена по формуле

$$S_0 = \Sigma\, S_x m_x,$$

где m_x — число самок, рожденных каждой самкой в возрастном интервале x. В случае, когда численность новорожденных рассчитывали для всей популяции, принимали, что соотношение полов при рождении равно 1:1, соответственно

$$S_0 = \Sigma\, 2S_x m_x,$$

где m_x — плодовитость в возрастном классе $x - 1$, так как период беременности у лося продолжается более полугода, и реальный вклад в прирост численности принесут самки, дожившие до родов.

Рождаемость и прирост численности. Полученные нами данные (табл. 2.13) свидетельствуют о том, что плодовитость среднеуральской популяции лося в сезон 1988/89 г. была достаточно низкой. Число эмбрионов у размножающихся самок с возрастом постепенно увеличивается, достигая максимума (1,5 эмбриона на самку) в 7-летнем возрасте, и затем снижается в старших возрастных классах. Аналогично изменяется и доля участвующих в размножении самок.

Среди 2-летних самок в размножении участвует только 25% животных, в то время как среди 7-летних — 67%. Доля участвующих в размножении самок старше 7 лет также снижается. Самой старой самкой, у которой были обнаружены эмбрионы, оказалось животное в возрасте 11 лет. Таким образом, наиболее высокие репродуктивные параметры (участие в размножении, максимальная плодовитость) характерны для 7-летних животных. Полученная нами картина возрастных изменений плодовитости, несмотря на сравнительно небольшое число обследованных самок, в общих чертах сходна с полученной другими авторами и в других регионах (Херувимов, 1969; Язан, 1972; и др.). Так, для лосей Северо-Запада России (Верещагин, Русаков, 1979) характерно постепенное нарастание среднего числа эмбрионов на одну самку и доли участвующих в размножении животных до определенного возраста, а затем спад. Однако «пиковым» здесь оказывается возраст 5,5 года (табл. 2.14). Возможно, это связано с использованием разных способов определения возраста животных (возраст лосей Северо-Запада был определен по стертости зубов). Максимальное среднее число эмбрионов на стельную самку оказалось практически одинаковым: 1,5 — у самок 7+ в среднеуральской популяции и 1,54 — у самок 6+ популяции Северо-Запада. Наибольший вклад в общий прирост численности (более 70%) вносят самки в возрасте от 4 до 7 лет (табл. 2.15). Это обусловлено высокой плодовитостью и относительной многочисленностью животных, относящихся к ука-

Таблица 2.13

Плодовитость самок лося в среднеуральской популяции

Класс возраста, x	Всего самок	Самок с эмбрионами	Среднее число эмбрионов на стельную самку	Доля яловых самок	Среднее число эмбрионов на взрослую самку	m_x
1+	2	0	0,0	1,0	0,0	0,0
2+	8	2	1,0	0,75	0,25	0,13
3+	6	1	1,0	0,83	0,17	0,09
4+	10	4	1,25	0,60	0,4	0,2
5+	6	4	1,25	0,33	0,83	0,42
6+	9	6	1,0	0,33	0,67	0,34
7+	6	4	1,5	0,33	1,0	0,5
8+	9	4	1,0	0,55	0,44	0,22
9+	7	2	1,0	0,71	0,29	0,15
10++	5	2	1,0	0,60	0,4	0,2

Примечание. Здесь и в табл. 2.15 m_x — число самок, рожденное каждой самкой в возрастном интервале x.

Таблица 2.14

Плодовитость самок лося на Северо-Западе СССР (по: Верещагин, Русаков, 1979)

Класс возраста, x	Всего самок	Самок с эмбрионами	Среднее число эмбрионов на стельную самку	Доля яловых самок	Среднее число эмбрионов на взрослую самку	m_x
1+	8	0	0	1	0	0
2+	16	5	1,2	0,69	0,375	0,188
3+	19	12	1,25	0,37	0,79	0,395
4+	18	14	1,36	0,22	1,05	0,528
5+	21	18	1,44	0,14	1,24	0,619
6+	17	13	1,54	0,24	1,18	0,588
7+	18	14	1,43	0,22	1,11	0,556
8+	10	7	1,29	0,3	0,9	0,45
9+	6	4	1,25	0,33	0,83	0,417
10++	12	7	1,43	0,42	0,83	0,417

занным возрастным группам. Увеличение среднего уровня удельной смертности при сохранении той же плодовитости в каждой из этих возрастных групп приведет к увеличению репродукционной роли молодых самок.

Принципиально сходная картина вклада самок разного возраста в прирост численности характерна и для лосей Северо-Запада (табл. 2.16), хотя в целом эти самки более плодовиты, чем самки Среднего Урала.

Таблица 2.15

Расчет прироста численности в среднеуральской популяции

Класс возраста	S_x	$2m_x$	$2S_xm_x$	Класс возраста	S_x	$2m_x$	$2S_xm_x$
0+	108			9+	16	0,29	4,64
1+	102		0	10+	9	0	0
2+	95	0,25	23,75	11+	7	1	7
3+	81	0,17	13,77	12+	5		0
4+	71	0,4	28,4	13+	4		0
5+	57	0,83	47,31	14+	4		0
6+	50	0,67	33,5	15+	2		0
7+	38	1	38	16+	1		0
8+	27	0,44	11,88	Прирост			208,25

Примечание. S_x — численность возрастного класса x виртуальной популяции.

Таблица 2.16

Расчет прироста численности популяции лося на Северо-Западе СССР

Класс возраста	S_x	p_x	m_x	S_xm_x
0+	177	0,966		
1+	171	0,953	0	
2+	163	0,89	0	
3+	145	0,834	0,188	27,19
4+	121	0,81	0,395	47,76
5+	98	0,745	0,528	51,72
6+	73	0,74	0,619	45,19
7+	54	0,648	0,588	31,76
8+	35	0,657	0,556	19,44
9+	23	0,652	0,45	10,35
10+	15		0,417	6,25
Прирост				239,7

Прирост численности новорожденных в среднеуральской популяции составил всего 14,5%. Оценка доли сеголеток в популяции (14,3%), установленная на основании 344 встреч следов лосей в весенне-летний период в одном из районов области, подтверждает, что расчет прироста численности близок к фактическому. Прирост численности на Северо-Западе составил 22,3% (см. табл. 2.16).

Выживаемость. На основании полученных сведений о возрасте животных была построена демографическая таблица (Коли, 1979) и оценена удельная выживаемость самцов и самок разного

Таблица 2.17

Демографическая таблица для самцов и самок среднеуральской популяции лося

Класс возраста	Самцы			Самки			Самцы + самки		
	n	S_x	p_x	n	S_x	p_x	n	S_x	p_x
0+	9	132	0,93	6	108	0,94	27	337	0,92
1+	4	123	0,97	7	102	0,93	14	310	0,95
2+	22	119	0,82	14	95	0,85	48	296	0,84
3+	22	97	0,77	10	81	0,88	43	248	0,83
4+	18	75	0,76	14	71	0,80	46	205	0,78
5+	14	57	0,75	7	57	0,88	36	159	0,77
6+	11	43	0,74	12	50	0,76	27	123	0,78
7+	5	32	0,84	11	38	0,71	22	96	0,77
8+	6	27	0,78	11	27	0,59	23	74	0,69
9+	7	21	0,67	7	16	0,56	16	51	0,69
10+	6	14	0,57	2	9	0,78	11	35	0,69
11+	1	8	0,88	2	7	0,71	8	24	0,67
12+	3	7	0,57	1	5	0,8	4	16	0,75
13+	2	4	0,5	0	4	1	4	12	0,67
14+	1	2	0,5	2	4	0,5	3	8	0,63
15+	1	1	—	1	2	0,5	4	5	0,2
16+	—	—	—	1	1	—	1	1	—
Среднее	—	—	0,71	—	—	0,735	—	—	0,73

Примечание. n — число особей в выборке; S_x — численность возрастного класса x виртуальной популяции; p_x — удельная выживаемость животных возрастного класса x (доля животных в возрасте $x - 1$, доживших до возраста x).

возраста (табл. 2.17). Средняя удельная выживаемость взрослых животных составила 0,73, при этом выживаемость самок — 0,735, т. е. несколько выше выживаемости самцов (0,71). В возрастном интервале от 2+ до 7+ общая удельная выживаемость для самцов и самок была в пределах 0,77—0,84, после 7-летнего возраста — 0,63—0,75. Самой старой оказалась 16-летняя самка. Обращают на себе внимание завышенные коэффициенты выживаемости в возрастных классах 0+ и 1+, что связано с особенностями выборки, получаемой от охотников. При отсутствии отдельных квот на добычу молодых и взрослых животных охотники предпочитают отстреливать более крупных взрослых животных, поэтому в выборке наблюдается дефицит животных в возрасте 0+ и 1+. Значения удельной выживаемости этих животных мы не анализировали. Начиная с возраста 2+ нет оснований считать выборку искаженной.

Численность лося за предшествующий сезону сбора материала период не оставалась постоянной (официальные данные Уп-

Таблица 2.18

Удельная выживаемость самцов и самок среднеуральской популяции лося, вычисленная по скорректированному на скорость роста популяции возрастному ряду

Класс возраста	Самцы			Самки		
	S_x	S_xe^{rx}	p_x	S_x	S_xe^{rx}	p_x
0+	132	132		108	108	
1+	123	123		102	102	
2+	119	125,57	0,86	95	100,25	0,9
3+	97	108,01	0,816	81	90,2	0,924
4+	75	88,13	0,802	71	83,43	0,918
5+	57	76,58	0,796	57	76,59	0,944
6+	43	62,2	0,785	50	72,33	0,818
7+	32	49,84	0,89	38	59,18	0,765
8+	27	45,27	0,964	27	45,27	0,638
9+	21	37,91	0,718	16	28,88	0,606
10+	14	27,21	0,615	9	17,49	0,837
11+	8	16,74	0,942	7	14,65	0,769
12+	7	15,77	0,615	5	11,27	0,861
13+	4	9,70	0,538	4	9,7	1,077
14+	2	5,22	0,538	4	10,45	0,538
15+	1	2,81	—	2	5,62	0,538
16+	—	—	—	1	3,03	—
Среднее	—	—	0,747	—	—	0,779

Примечание. Здесь и в других таблицах: S_x — численность возрастного класса x виртуальной популяции; S_xe^{rx} — численность возрастного класса x виртуальной популяции, скорректированная на скорость роста популяции r; p_x — удельная выживаемость животных возрастного класса x (доля животных в возрасте $x - 1$, доживших до возраста x).

равления охотничьего хозяйства — рис. 2.1). На протяжении 16-летнего периода (1972—1988 гг.) она росла, что обусловило занижение значений удельной выживаемости в табл. 2.18. Для получения «истинных» значений необходимо откорректировать оценки численности каждого возрастного класса на скорость роста популяции. На рис. 2.1 выделяются два различающиеся по скорости роста периода — 1973—1983 гг. и 1984—1988 гг., соответственно и скорости роста численности оказались равными: для первого периода r_1 = 0,074, для второго — r_2 = 0,054. В табл. 2.19 приведены оценки численности возрастных классов, скорректированные на e^{rx}, и новые значения удельной выживаемости.

Таким образом, оценки удельной выживаемости в возрастном интервале от 2+ до 14+ оказались равными 0,75 для самцов и 0,78 для самок. Следует отметить, что легальная добыча в этом

Таблица 2.19

Демографическая таблица для самцов и самок лося Северо-Запада СССР (по: Верещагин, Русаков, 1979)

Класс возраста	Самцы			Самки			Самцы + самки		
	n	S_x	p_x	n	S_x	p_x	n	S_x	p_x
0+	7	219	0,968	6	177	0,966	13	396	0,97
1+	12	212	0,943	8	171	0,953	20	383	0,95
2+	20	200	0,9	18	163	0,89	38	363	0,90
3+	26	180	0,856	24	145	0,834	50	325	0,85
4+	33	154	0,786	23	121	0,81	56	275	0,80
5+	30	121	0,752	25	98	0,745	55	219	0,75
6+	29	91	0,681	19	73	0,74	48	164	0,71
7+	25	62	0,597	19	54	0,648	44	116	0,62
8+	10	37	0,73	12	35	0,657	22	72	0,70
9+	10	27	0,63	8	23	0,652	18	50	0,64
10+	17	17		15	15		32	32	
Среднее			0,735			0,742			0,74

Таблица 2.20

Соотношение полов в разных возрастных классах

Класс возраста	Число самцов на одну самку на Среднем Урале	Число самцов на одну самку на Северо-Западе	Класс возраста	Число самцов на одну самку на Среднем Урале	Число самцов на одну самку на Северо-Западе
0+	1,22	1,24	9+	1,31	1,17
1+	1,21	1,24	10+	1,56	1,13
2+	1,25	1,23	11+	1,14	—
3+	1,20	1,24	12+	1,4	—
4+	1,06	1,27	13+	1	—
5+	1	1,23	14+	0,5	—
6+	0,86	1,25	15+	0,5	—
7+	0,84	1,15	Среднее 0+...7+	1,08	1,23
8+	1	1,06	Среднее 8+...10++	1,05	1,12

сезоне составляла примерно 12% от численности, т.е. около 50% общей смертности в популяции лося приходилось на легальную добычу.

Аналогичный расчет удельной выживаемости для популяции лося из Северо-Запада СССР (Верещагин, Русаков,1979) показал, что для нее характерна меньшая удельная выживаемость среди взрослых животных. Выборка также существенно искажена недостаточным присутствием молодых животных, поэтому среднюю удельную выживаемость рассчитывали начиная с возраста 2+. Интересно, что и здесь наблюдаются очень незначи-

тельные различия в удельной выживаемости самцов и самок, однако удельная выживаемость самок так же, как и в среднеуральской популяции, несколько выше, чем у самцов (табл. 2.20).

Мы сочли возможным не проводить коррекции численностей возрастных классов на скорость роста популяции, во-первых, потому что за период 1965—1975 гг. (время сбора материала для работы Н.К. Верещагина, О.С. Русакова) скорость роста оказалась равной $r = 0{,}0046$, т. е. на порядок ниже, чем на Среднем Урале, а, во-вторых, нам не удалось установить по данным работы Верещагина и Русакова (1979) точное время сбора материала для табл. 2.20; можно только предполагать, что материал собран в указанное десятилетие.

Соотношение полов. Полученные оценки удельной выживаемости самцов и самок позволяют предполагать, что более высокая удельная выживаемость самок должна приводить к постепенному их накоплению в старших возрастных классах. Несмотря на весьма существенные скачки соотношения полов в разных возрастных классах в среднеуральской популяции, очень слабая тенденция снижения доли самцов по мере старения животных все же просматривается (табл. 2.19): среднее соотношение полов в возрастном интервале от 0+ до 7+ (примем возраст 7+ пороговым, поскольку именно после 7 лет резко снижается выживаемость животных) оказалось равным 1,08 : 1, а после 7 лет — 1,05 : 1. Аналогичная тенденция имеет место и в популяции Северо-Запада: до 7-летнего возраста — 1,23 : 1, а после 7 — 1,12 : 1. Очевидно, что различия незначимы, однако интерес представляет одинаковая тенденция в двух разных регионах. Сдвиг в соотношении полов происходит за счет несколько большей выживаемости самок.

Как на Северо-Западе, так и на Среднем Урале в анализируемый период происходил рост численности лося, причем во втором случае с несколько большей скоростью. Однако плодовитость лося на Среднем Урале была ниже (хотя, возможно, это результат влияния каких-то особых условий сезона 1988/89 г.), а удельная выживаемость выше, что в общем-то не укладывается в существующие теоретические представления об изменениях смертности и рождаемости при росте и снижении численности.

По величине промысловой добычи лосей Средний Урал и Северо-Запад различаются несущественно. На Среднем Урале легальная добыча за сезон 1988/89 г. составила 12%. На Северо-Западе за период 1965—1975 гг. — приблизительно 8%. Казалось бы, для обоих районов это небольшая доля от общей чис-

ленности популяции. В действительности легальная добыча в 12% на Среднем Урале составляет около 50% от общей удельной смертности взрослой части популяции, а легальная добыча в 8% на Северо-Западе — всего лишь 30% от общего уровня удельной смертности. Таким образом, можно полагать, что на Северо-Западе СССР в рассмотренный период в формировании среднего уровня смертности существенную роль играли гибель животных от естественных причин и нелегальная добыча.

Стадность лося на Урале изучал Г.Ф. Борискин (1979) в 70-х годах XX в. Согласно его данным, структура социальной организации, количественный состав групп в целом сходны с таковыми в других регионах (см. обзор Данилкин, 1999). Наблюдения проводились во время авиаучетов в марте, когда концентрация животных в группы максимальна. За весь период наблюдений (1969—1978 гг.) показатель стадности составил 2,4, что близко к среднему по России (Данилкин, 1999, табл. 59). Доля лосей-одиночек составила 36% от числа встреч, но от общего числа встреченных животных — только 15%. Группы из 2—3 особей составили 45,5%, из 3—5 до 10 особей встречены в основном на так называемых «стойбищах», кормных угодьях в поймах рек.

Нами проведен дополнительный анализ первичных материалов по стадности, переданных нам Г.Ф. Борискиным. В мартовский период многоснежья 61% встреченных животных были объединены в группы из 3 особей и более, на долю пар пришлось 24% встреч и на долю одиночек, как уже было сказано выше, — 15%. Всего зафиксировано 655 встреч групп и одиночек, или 1582 лося. Распределение встреченных животных по группам показано на рис. 2.17.

Показатели стадности в разных вариантах (с учетом одиночных животных, без учета одиночных, без учета одиночных и пар) оказались не связанными с плотностью населения лося. Статистическая связь с плотностью отсутствовала как при сравнении в хорологическом аспекте (сравнение величины стадности в районах с разной плотностью лося), так и в хронологическом (изменение стадности в годы с разной плотностью). Сравнение проводили как для всего пула данных, так и только для районов, где число наблюдений превышало 20, в связи с тем, что распределение встреч групп с разным числом животных, скорее всего, происходит в соответствии с распределением Пуассона (см. рис. 2.16), и вероятность фиксации встречи крупного стада будет зависеть не только от численности лося, но и от числа наблюдений в районе. Ни в одном из вариантов сравнения не обнаружено свя-

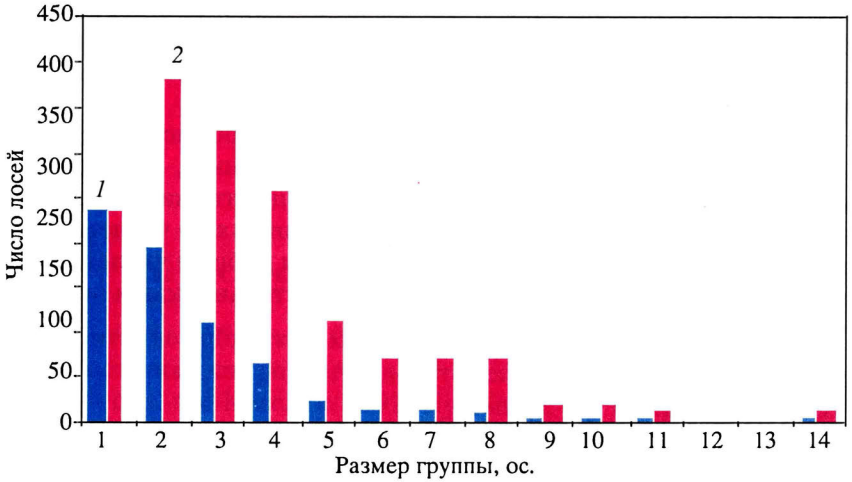


Рис. 2.17. Распределение встреченных групп лосей по количеству (*1*) и численности (*2*)

зи показателя стадности с плотностью населения лося. Соответственно это позволяет полагать, что объединение лося в группы в конце зимы происходит независимо от уровня плотности и связано с действием какого-то другого фактора.

Интересно, что некоторые другие показатели, характеризующие социальную структуру популяции, оказались связанными с уровнем плотности населения лося. Так, доля одиночных животных изменялась обратно пропорционально плотности (рассчитанной на лесопокрытую площадь): чем ниже плотность, тем больше доля одиночных животных ($r = -0{,}47$; $p < 0{,}01$; $n = 28$). Вполне вероятно, что одиночные животные в какой-то мере отражают долю яловых самок. Другой показатель — доля пар — также со связью средней силы, но уже прямо пропорционально изменялся в зависимости от уровня плотности лося ($r = 0{,}40$; $p < 0{,}05$; $n = 28$). Пары, как правило, состоят из самца и самки или из самки с детенышем.

Другой возможной причиной, заставляющей лося объединяться в группы в конце зимы, может быть высота снежного покрова в феврале—марте. В рассмотренных нами районах среднемноголетняя высота снежного покрова в феврале колебалась от 21 см до 78, т. е. различалась более чем втрое. Однако выраженной статистической связи между высотой снежного покрова и разными вариантами показателя стадности мы не обнаружили. С высотой снежного покрова оказался связан средний уро-

вень плотности лося, рассчитанный на лесопокрытую площадь ($r = -0{,}47$; $p < 0{,}01$; $n = 28$). Таким образом, в нашем случае показатель стадности не зависит от высоты снежного покрова в феврале.

Еще один возможный фактор, способный объяснить стремление лосей к объединению в группы в конце зимы, — хищничество волка. К сожалению, мы не смогли оценить характер воздействия этого фактора из-за отсутствия данных по численности волка в административных районах области. Общая численность волка в этот период росла столь же стремительно, как и численность лося.

Глава 3 СИБИРСКАЯ КОСУЛЯ

3.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ

Обитание сибирской косули на Урале отмечается по ископаемым остаткам со среднего плейстоцена (Громов, 1948; Дуброво, 1966 — цит. по: Киселев, 1992; Кузьмина, 1971), однако ее доля среди прочих видов в это время была невелика. Позже, в послеледниковое время, по мере потепления и увеличения площади пригодных местообитаний косуля постепенно становится на Урале одним из основных объектов добычи древних охотников (Косинцев, 1981). В голоцене граница естественного максимального (восстановленного) ареала проходила по верховьям рек Печоры и Северной Сосьвы — 62° с. ш. (Данилкин, 1999; Кузьмина, 1971; Косинцев, 1981). По мнению А.А. Данилкина (1999), ареал косули в историческое время до начала XX в. совпадает с распространением косули в голоцене.

В научной литературе первые сведения о распространении сибирской косули на Урале привел Э.Я. Эверсманн (1850, цит. по: Киселев, 1992), хотя в своей работе он рассматривает только Южный Урал и отсутствуют сведения о встречаемости косули на Среднем Урале и о северной границе ее обитания. О распространении косули на Среднем Урале до 58° с. ш. несколько позднее сообщалось в работе А.Ф. Миддендорфа (1869, цит. по: Киселев, 1979). Наиболее подробно косуля на Урале в XIX в. была изучена Л.П. Сабанеевым (1872, 1875). По его сведениям, сибирская косуля на Урале в 60—70-х годах XIX в. была весьма многочисленна и добывалась в больших количествах — только в рассматриваемой им части Южного и Среднего Урала до 5000 особей в год. По восточному склону Уральских гор косуля была распространена на север до Нижнего Тагила (58° 30′ с. ш.); отдельные встречи отмечались севернее в районе р. Выя (севернее г. Нижней Туры) и г. Карпинска (60° 30′ с. ш.). Наиболее многочисленна она была между 55° и 57° с. ш. К северу от Екатеринбурга косуля встречалась все реже, ее численность также снижалась к востоку, а на крайнем востоке области она отсутствовала (Саба-

неев, 1875; Булычев, 1878, цит. по: Киселев, 1979). Несколько позже В.И. Белоусов (1915) (рассматривая промысловую охоту в бывшем Верхотурском уезде) сообщает о промысле косуль в небольших количествах на юге рассматриваемого им региона, в районе гор Колпаковский Камень, Благодать, Липовая (близ г. Нижней Туры).

В 20-х годах XX в. встречи косуль отмечены в Горноуральском (г. Нижний Тагил), Салдинском, Алапаевском, Ирбитском и Слободотуринском округах, хотя при этом также сообщается и об общем снижении численности косули на Урале (Лавров, 1929; Дементьев, 1933). Для этого же периода имеются сообщения (Демидов, 1926) о встрече косули вблизи п. Павда (Новолялинский р-н, 59° 15′ с. ш.) и п. Всеволодо-Благодатское (Североуральский р-н, 60° 30′ с. ш.) в 1930 г. (Чернявская, 1958). В 30-х годах крайние точки встреч косуль регистрировались на севере в нижнем течении р. Сосьвы и на северо-востоке в долине р. Тавды (Демидов, 1940), в том числе близ п. Гари (Киселев, 1976). С.А. Куклин (1938) проводит границу распространения косули на Урале в это время севернее 60° с. ш., отмечая, что единичные заходы косуль имеют место и севернее указанной границы. Сведения о встречах косуль в 1940 г. в окрестностях г. Ивделя (60° 40′ с. ш.) приводит С.И. Чернявская (1958).

С 1940-х годов северная и северо-восточная границы распространения косули на Среднем Урале, согласно данным некоторых авторов (Насимович, 1955; Киселев, 1976, 1979), в результате ряда суровых зим сдвинулась к югу. Позднее, в 1950-х годах, отмечено несколько встреч косуль в среднем течении р. Сосьвы и близ г. Североуральска (Чернявская, 1958). Б.Ф. Коряков (1950) отмечает присутствие косули в предгорных и равнинных частях Свердловской области между 57°45′ и 59°40′ с. ш., хотя и характеризует этот вид как «очень редкий и в некоторых местах отсутствующий». Немного позже встречи косули были зарегистрированы в южной части Таборинского района (Коряков, 1954). По данным Управления охотничьего хозяйства Свердловской области, отдельные встречи косули наблюдались также в Гаринском районе (59° с. ш) в 1958—1962 гг. и в Ивдельском районе (севернее 60° с. ш.) в 1959 г. Заходы косули за 60° с. ш. отмечал и М.Я. Марвин (1969).

Для второй половины 1970-х годов граница распространения косули в Свердловской области описана А.А. Киселевым (1979) на основе данных учетов Управления охотничьего хозяйства Свердловской области и собственных материалов. На западной

стороне хребта в пределах Свердловской области северная граница ареала проходила примерно по линии Красноуфимск — Михайловск, затем поворачивала на юг к Башкирии. На восточной стороне граница следует от Челябинской области на север западнее г. Полевского, близ городов Ревды и Первоуральска вдоль восточных склонов Бардымского хребта и далее в направлении на города Верхний Тагил, Невьянск и Нижний Тагил. Южнее Нижнего Тагила граница ареала косули поворачивает на восток и проходит южнее г. Алапаевска, севернее г. Ирбита, далее на восток до р. Туры и вдоль нее на юго-восток до границы с Тюменской областью. А.А. Киселев (1976) отмечает, что «отдельные заходы косуль встречаются и севернее указанной линии». По его мнению, граница ареала сибирской косули в 1950— 1970-х годах значительно не изменялась, примерно совпадая с границей распространения косули в конце XIX в., смоделированной им на основе литературных и опросных данных (Киселев, 1979).

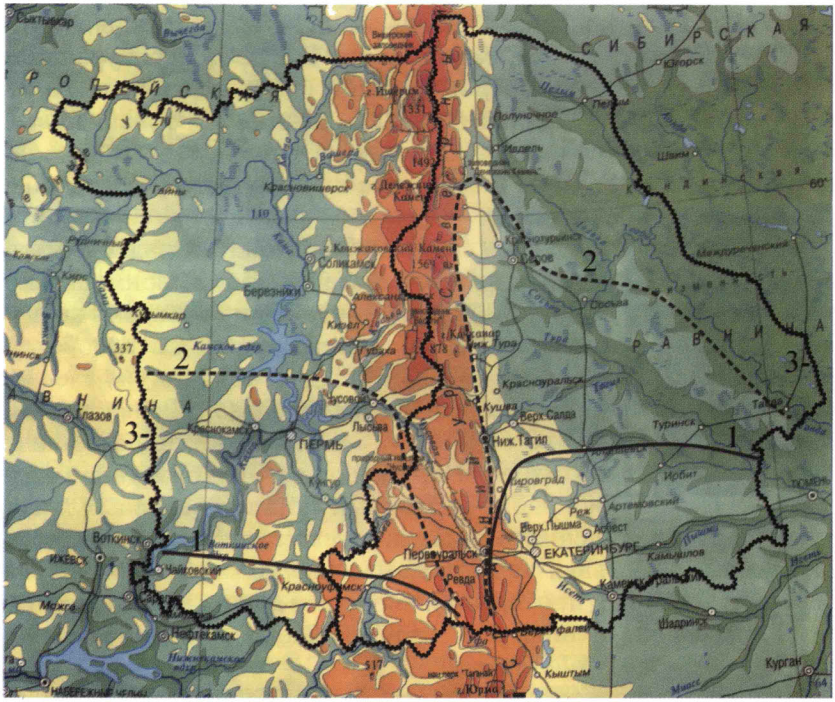
Современная граница ареала сибирской косули на восточном склоне Среднего Урала проведена нами на основе анализа материалов зимних маршрутных учетов на территории Свердловской области за последние годы (материал предоставлен сотрудниками Департамента по охране, контролю и регулированию использования животного мира Свердловской области), а также собственных данных. В настоящее время сибирская косуля обитает в южной части Алапаевского, Артемовском, Артинском, Асбестовском, Байкаловском, Белоярском, Березовском, Богдановичском, Верхне-Пышминском, Ирбитском, Каменском, Камышловском, южной части Красноуфимского, Невьянском, Первоуральском, Полевском, юго-западной части Горнозаводского (г. Нижний Тагил), Пышминском, Режевском, Слободотуринском, Сухоложском, Сысертском, Талицком, южной части Туринского и Тугулымском округах. Таким образом, современная граница ареала сибирской косули в Зауралье почти полностью совпадает с описанной для 1970-х годов А.А. Киселевым.

Кроме описанной выше территории ареала, на которой косуля относительно стабильно обитает на протяжении последних 30 лет, в отдельные годы она регистрировалась во время проведения зимних маршрутных учетов на территории Карпинского, Кушвинского, Новолялинского, Нижнетуринского, Кировградского, Ачитского, Верхнесалдинского, Гаринского, Тавдинского округов Свердловской области.

В разрезе проведенного нами на основе анализа многолетней динамики численности лося «естественного» районирования (см. главу 1) ареал косули ограничивается юго-восточным, центральным (за исключением непосредственно горных хребтов) и частично юго-западным регионами. Северо-западный и северо-восточный регионы входят в ареал косули только в своих самых крайних южных частях. В климатическом отношении для центрального и, особенно, юго-восточного регионов характерен прежде всего низкий уровень осадков в зимнее время (в отличие от остальных регионов). В лесорастительном отношении это главным образом южнотаежные, предлесостепные и лесостепные округа Зауральских равнин и Среднеуральских предгорий и низкогорий.

Данных по распространению косули на западном макросклоне Среднего Урала крайне мало. Граница распространения косули на западной стороне хребта проходит значительно южнее, чем на восточной, из-за разницы климатических условий (наличия «зоны снегового давления» на западной стороне и «зоны снеговой тени» — на восточной). В Пермском крае и на юго-западе Свердловской области косуля находится на пределе ареала, ее численность здесь всегда была крайне невелика.

Как отмечал В.И. Белоусов (1915), в начале XX в. на западном склоне Среднего Урала в пределах Чердынского уезда (северо-запад Пермского края) косуля полностью отсутствовала. В 1920-х годах на западном макросклоне косуля отмечалась в пределах Свердловской области на север до г. Красноуфимска и п. Арти и заходила еще севернее — до бассейна верхнего течения р. Сылвы (р. Вогулка, западнее п. Шаля) (Киселев, 1976, 1979). К концу 30-х годов она встречалась в бассейне р. Камы на север до долины р. Чусовой (Насимович, 1955; Данилкин, 1999). Ее заходы регистрировались вплоть до Чердынского района — 60° с. ш. (Демидов, 1940) и даже Печоро-Илычского заповедника — 62°30′ с. ш. (Формозов, 1946). По мнению А.А. Киселева (1979), эти заходы происходили с восточного склона Уральского хребта. А.А. Данилкин (1999) считает северным пределом распространения косули границу Пермской области и Башкирии. Из-за низкой численности косули на территории Пермского края она практически не попадает в зимние маршрутные учеты (хотя имеются единичные встречи следов). Однако проведенный нами опрос охотников и работников охотничьего хозяйства позволяет сделать определенные выводы о распространении сибирской косули в Пермском крае в наше время.


С И Б И Р С К А Я
Р А В Н И Н А
Р А В Н И Н А
Р О С С И Й С К А Я
Б А Ш К И Р И Я
Ю Ж Н Ы Й
Ю Р А Л
Ю Ж Н Ы Й
Ю Р А Л
Ю Ж Н Ы Й
Ю Р А Л

области на север западнее г. Полевского, вдоль восточных склонов Бардымского хребта, близ городов Ревды и Первоуральска и далее в направлении городов Верхний Тагил, Невьянск и Нижний Тагил. Южнее Нижнего Тагила граница поворачивает на восток и проходит южнее г. Алапаевска, севернее г. Ирбита, далее на восток до р. Туры и вдоль нее на юго-восток до границы с Тюменской областью.

2. Граница зоны заходов сибирской косули на западном склоне проходит в Пермском крае с запада на восток примерно по широте нижнего течения р. Чусовой и далее на юг вдоль западных склонов Уральского хребта, на территории Свердловской области — по верховьям р. Сылвы (западнее п. Шаля) и далее на юг, западнее городов Бисерти и Михайловска. На восточном склоне граница зоны встреч следует на север вдоль восточных склонов Бардымского хребта от границы с Челябинской областью и далее на север вдоль восточных склонов основных хребтов до верхнего течения р. Сосьвы, затем следует на юго-восток по долине р. Сосьвы, захватывает южную часть междуречья Сосьвы и Лозьвы и проходит в районе п. Гари и далее на восток к р. Тавде. Вдоль долины р. Тавды граница идет на юго-восток и уходит в Тюменскую область.

3. В годы высокой численности может происходить временное расширение основного ареала на север вдоль восточных склонов Уральского хребта, а также возможны временные изолированные очаги обитания косули.

4. Хребтовую часть Среднего и Северного Урала сибирская косуля не заселяет, однако в летнее время может использовать как подходящие местообитания в низкогорной части, так и пересекать Уральский хребет.

Сведения о численности косули на Среднем Урале до второй половины XX в. отрывочны и немногочисленны. Расчетную оценку численности косули на территории Свердловской области для конца XIX в. в 10—12 тыс. голов на основе использования данных Л.П. Сабанеева (1972, 1975) приводит А.А. Киселев (1979, 1992). В 20-е годы XX в. по материалам отчетов управления охотничье-промыслового хозяйства Свердловской области общая численность косули оценивается в 8—10 тыс. (Демидов, 1926, цит. по: Киселев, 1976). Данные о численности косули в некоторых районах Свердловской области приводит Н.П. Лавров (1929): в Пригородном (г. Нижний Тагил) районе обитало 325 косуль, в Салдинском — 60, в Алапаевском — 75. В целом по области численность косули не приводится, однако указывается на

ее снижение по сравнению с началом века. По литературным данным в 1930-е годы численность косули в Свердловской области значительно выросла. К середине 30-х годов только по Свердловскому округу (занимавшему территорию 35,5 тыс. км^2 между 55,5° — 58° с. ш. и 58° — 64° в. д.) добывалось по 3—4 тыс. косуль в год (Куклин, 1938). А.А. Киселев (1979, 1992) на основе данных о добыче и опросов старейших охотников оценивает численность косули в этот период в 20 тыс. голов.

В 1940-е годы произошло резкое снижение численности косули в Свердловской области. Отмечается массовая гибель косуль в результате суровых зим 1940/41 и, особенно, 1945/46 гг., на которую наложились высокая численность хищников и повышенный пресс охоты в послевоенный период (Киселев, 1976, 1979, 1992). По данным Управления по делам охоты, в 1945 г. она определялась в 5000 голов, а в 1946 г. — всего в 1000 голов. Начиная с 1947 г. численность косули в области увеличивается, достигая 2500 голов в 1950 г., и более 10 000 — в период 1963—1966 гг.

Начиная с 1961 г. имеются достоверные сведения об общей численности сибирской косули в Свердловской области, полученные Управлением охотничьего хозяйства Свердловской области на основе системы проводимых ежегодно по единой методике зимних маршрутных учетов охотничьих животных (рис. 3.2). В 1961—1963 гг. наблюдался довольно быстрый рост

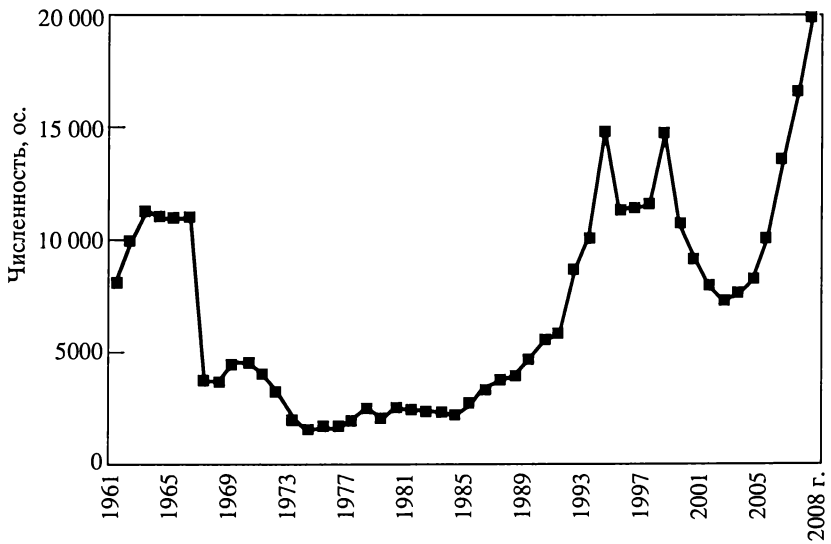


Рис. 3.2. Динамика численности косули в Свердловской области в 1961—2008 гг.

численности, затем на протяжении 1963—1966 гг. она стабилизировалась приблизительно на уровне 11 тыс. голов. В 1967 г. произошел резкий спад численности до 3,7 тыс. голов. После небольшого роста в 1969—1970 гг., постепенно, к середине 70-х годов, она снизилась еще больше с минимумом 1,5 тыс. голов в 1974 г. На протяжении 1972—1985 гг. численность была стабильно низкой и колебалась на уровне 1,5—2,5 тыс. особей. С 1986 г. начался новый период роста численности, сначала медленного, а с 1991 г. — быстрого. Очередной максимум численности был достигнут в 1994 г. (почти 15 тыс. особей), затем она держалась на уровне 11—14 тыс. особей до 1999 г.: в 1995—1997 годах — 11 тыс. особей, в 1998 г. — 14 тыс. особей. С 1999 г. численность косули в области снова начинает снижаться быстрыми темпами до минимума 7330 животных в 2002 г. С 2003 г. начинается новый быстрый рост численности косули, продолжающийся до текущего 2009 г.

Интересно, что в конце 1980-х годов рост численности косули начался во всем Зауралье (Данилкин, 1999, табл. 32): темпы роста в Свердловской и Тюменской областях были одинаковыми и самыми низкими, в Челябинской области численность росла значительно быстрее, но самая большая скорость роста численности оказалась в Курганской области.

3.2. МИГРАЦИИ

Сведения о выраженных сезонных миграциях сибирской косули имеются в основном для Южного Урала. Для рассматриваемой нами территории они касаются только самых южных частей предгорий и низкогорий восточного макросклона Среднего Урала — современных Полевского и Сысертского округов Свердловской области. Для конца XIX — начала XX вв. подробные описания сезонных миграций сибирской косули, затрагивающие эту часть ареала, приводят Л.П. Сабанеев (1872, 1875) и В.Н. Туркин и К.А. Сатунин (1902). В конце сентября начиналось активное перемещение малых и больших стад косули с севера территории Полевской и Сысертской лесных дач в юго-восточном и южном направлениях на Карабайскую гору и в окрестности оз. Иткуль, далее в окрестности озер Семискуль, Татош, Ташкуль, Силач и еще далее к подножиям Вишневых гор, Булдыма и Козлиной горы (по: Киселев, 1992). С началом таяния снегов начиналась обратная миграция. Пожалуй, основным мес-

том летовок была так называемая «Белая Степь» — обширная плоская возвышенность площадью около 100 квадратных верст, расположенная на равном удалении от Полевского, Нижне-Сергинского, Уфалейского и Нязепетровского заводов (по: Киселев, 1992). Крупные летовки косули были и на территории Полевской и Сысертской лесных дач, причем значительная часть косуль оставалась на зимовку в восточной части Сысертских и южной части Полевских лесных дач (Киселев, 1979, 1992). В конце 1920-х годов наблюдались также не очень интенсивные миграции косуль, обитавших севернее г. Екатеринбурга. С первой половины октября до конца ноября они постепенно передвигались к югу, а весной возвращались на север (Туржанский, 1929, цит. по: Киселев, 1979).

В первой половине XX в. в связи с постройкой сети железных, а позже и автомобильных дорог из-за интенсивного движения и развития вдоль них многочисленных населенных пунктов массовые сезонные миграции постепенно прекратились, а каслинское, ильменские и сысертские места массовых зимовок потеряли свое значение (Киселев, 1979, 1992). В настоящее время массовые сезонные миграции в пределах исследуемого нами района практически неизвестны. Однако в годы с глубокоснежными и суровыми зимами могут проходить значительные кочевки косуль в южном и юго-восточном направлениях на территории с более мягкими условиями, хотя такие кочевки не имеют регулярного характера.

3.3. БИОТОПЫ

Сибирская косуля в пределах своего ареала заселяет и предпочитает в разных регионах весьма разнообразные местообитания. На Урале местообитания косули изучали Л.П. Сабанеев (1875), В. Винницкий (1937), Ю.В. Аверин (1949), Ю.П. Куражсковский (1949, 1952), М.Г. Дворников (1983), А.А. Киселев (1979, 1992). Согласно данным этих авторов, косуля на Среднем и Южном Урале наиболее охотно заселяет территории, для которых характерно присутствие в значительных долях как облесенных, так и открытых участков. Из типов леса на облесенных участках наиболее привлекательны смешанные сосново-березовые леса с развитым подростом, подлеском (особенно ивой) и участием осины, в меньшей степени — мелколиственные леса при значительном участии осины и развитом подлеске, либо

светлохвойные леса, также с развитым подростом и подлеском. Крупных массивов темнохвойной тайги косуля избегает, как и крупных массивов открытых угодий и болот (особенно моховых). Активнее всего косуля заселяет разреженные участки леса, зарастающие гари и вырубки, опушки, окраины болот и озер (в первую очередь тростниковых), часто встречается в светлохвойных, лиственных и смешанных молодняках. При прочих равных условиях косуля всегда охотнее заселяет мелкоконтурные леса, чередующиеся с небольшими полянами и болотами, также большое значение имеет близость посевов сельскохозяйственных культур, особенно озимых.

Важным условием для населения косули является сочетание на территории участка обитания как кормовых, так и защитных стаций, а также источников воды. К кормовым стациям относятся светлохвойные, смешанные и лиственные леса с развитым подростом и подлеском, молодняки того же состава (особенно разреженные), зарастающие вырубки и гари, опушки, окраины болот, поляны, частично заросшие кустарником, посевы сельскохозяйственных культур, к защитным, как правило, болота и берега озер, заросшие кустарником, мелколесьем, тростником, заросли кустарника по опушкам, берегам рек и ручьев, полянам, поймам, молодняки хвойных и лиственных пород (Киселев, 1992).

В зимний период косули концентрируются главным образом на участках с наилучшим сочетанием кормовых и защитных стаций и наименьшей глубиной снежного покрова.

3.4. ПИТАНИЕ

В пределах ареала сибирская косуля потребляет в пищу около 600 видов растений (Данилкин и др., 1999). Питание косули подробно изучено в самых разных частях ареала, в частности на Урале этим занимались Л.П. Сабанеев (1875), Ю.В. Аверин (1949), С.В. Кириков (1952), А.А. Данилкин (Соколов, Данилкин, 1981), М.Г. Дворников (1983) и А.А. Киселев (Киселев, 1979; Киселев, Шляпников, 1977). На Среднем и Южном Урале питание сибирской косули весьма сходно из-за близких климатических и ботанико-географических условий и одинаковых биотопических предпочтений. В целом косуля поедает на Урале более 120 различных видов растений.

Питание косули сильно изменяется в течение года. В период вегетации она питается почти исключительно зеленой мас-

сой (как травянистой, так и древесной растительности), количество и разнообразие которой в это время велико. Напротив, в зимнее время питание косули значительно ограничено как по разнообразию, так и по запасам используемых кормов, что может служить фактором, лимитирующим ее численность на локальных территориях. С этой точки зрения изучение зимнего питания косули имеет особый интерес и практическое значение.

Согласно данным указанных выше авторов, основу зимнего питания сибирской косули на Урале составляют побеги древесных растений и растительная ветошь (высохшие части отмершей травянистой растительности), причем доля побегов в питании составляет до 90%. Потребление надснежных частей растительной ветоши, а также выкапывание ветоши и остающихся зелеными растений (озимые, молодые клевера и т. д.) из-под снега сильно колеблется по годам и в течение зимы (Киселев, 1979). Значительную долю в питании косуль они составляют в начале зимы — в малоснежный период, ноябрь—декабрь. При относительно глубоком и уплотненном снежном покрове в питании резко возрастает доля побегов древесных растений. В целом косуля поедает много надснежной ветоши, а также часто и охотно «копытит» озимые, клевера и растительную ветошь при глубине снежного покрова до 30—35 см, реже раскапывает рыхлый снег при его глубине 40—50 см (при такой глубине абсолютное большинство стеблей травянистых растений уже скрыто под снегом). При уплотненном снежном покрове глубиной около 50 см и выше косуля снег не раскапывает и практически не питается растительной ветошью (Киселев, 1979).

Как уже говорилось, более весомую и важную часть зимнего питания сибирской косули на Урале составляют побеги древесной растительности, причем существует определенная избирательность питания. В качестве предпочитаемых кормов чаще всего называются осина, ивы и рябина, хотя этот вывод и делается на основе простой оценки встречаемости кормов (Аверин, 1949; Киселев, 1979). Мы попытались проанализировать особенности зимнего питания сибирской косули в биоценозах южной тайги Среднего Урала.

Сбор материала по питанию косули проводили в восточной части Свердловской области. На исследуемом участке по результатам учетов предыдущих трех лет присутствие лося не отмечено. В пределах участка была заложена 21 площадка размером по

125 м^2 в пяти типах местообитаний, внутри которых площадки размещались случайным образом. Число площадок в каждом биотопе варьировало от 2 до 7. Впоследствии из анализа были исключены площадки, находившиеся поблизости от специально выложенной подкормки, так как ее присутствие могло повлиять на кормовое поведение косуль. Общая выборка кормовых объектов составила 879 деревьев и кустарников.

На основании полученных данных была оценена избирательность потребления косулей наиболее важных для ее зимнего питания видов древесно-кустарниковой растительности. На площадках подсчитывали число доступных кормовых объектов зимнего питания, т. е. число деревьев различных видов (подрост и подлесок). Отмечали также число поврежденных деревьев каждого вида и оценивали степень повреждения по 3-балльной шкале (1 — повреждено менее 30% побегов; 2 — от 30 до 70%; 3 — более 70%). Кроме того, был рассчитан индекс избирательности потребления косулей разных видов деревьев S и оценена достоверность различий по данному индексу. Полученные с отдельных площадок данные по числу доступных и поврежденных деревьев были просуммированы и оценена доля каждого из доступных видов корма A_i как отношение числа деревьев данного вида к общему числу деревьев всех видов. Кроме того, для каждого вида деревьев была оценена доля использованных кормовых объектов U_i как отношение числа поврежденных деревьев (независимо от степени повреждения) к общему числу деревьев одного вида. Индекс избирательности потребления отдельных видов корма S рассчитывали как отношение U_i/A_i (здесь и далее использованы статистические подходы, описанные Manly et al., 2002). Затем была рассмотрена возможная связь доли поврежденных объектов и степени их повреждения с плотностью древостоя, относительным обилием и плотностью произрастания каждого вида деревьев.

Оценки стратегии потребления были рассчитаны для 5 наиболее массовых видов корма — березы, рябины, ивы, черемухи и осины. Данные по кормовой нагрузке косули на ведущие кормовые объекты в зимний период представлены на рис. 3.3.

Распределение доли использованных косулей деревьев коррелирует со средней степенью повреждения каждого отдельного дерева того же вида. Наиболее сильно повреждается ива — 52% поврежденных растений при средней степени повреждения каждого дерева 71%, второе место занимает осина (соответственно 48 и 73%), далее следуют черемуха (38 и 56%) и рябина (30 и

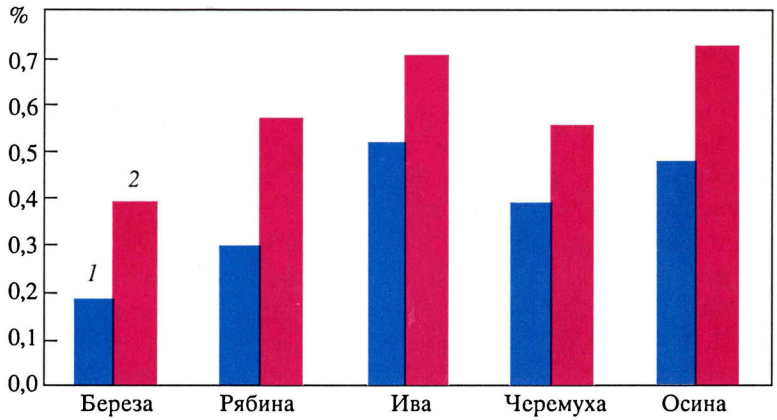


Рис. 3.3. Повреждение косулей различных видов деревьев.
1 — доля поврежденных деревьев, *2* — средняя степень повреждения дерева (интервал 0—1)

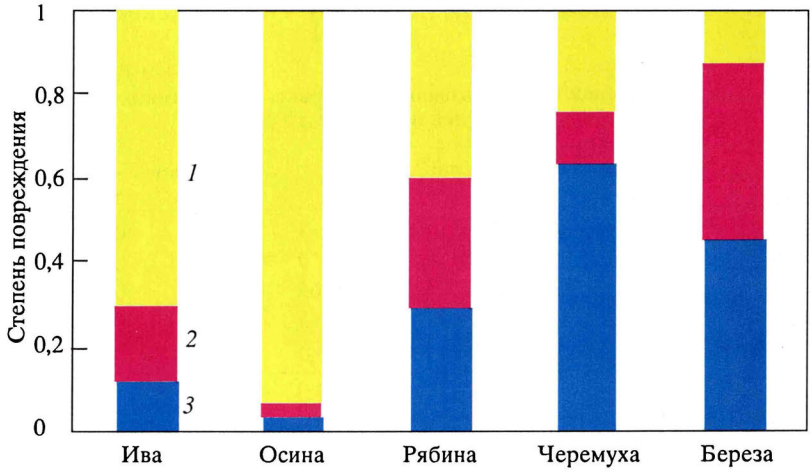


Рис. 3.4. Структура повреждений использованных косулей деревьев согласно балльной оценке поврежденности.
1 — доля сильноповрежденных, *2* — среднеповрежденных, *3* — слабоповрежденных

58%). Наименее потребляемый корм — береза (соответственно 18 и 39%).

Анализ кормовой нагрузки косули на основные кормовые объекты зимнего питания (рис. 3.4) при оценке относительной степени повреждения по 3-балльной шкале (слабое — менее 30% от максимального для конкретной площадки количества поврежденных побегов, среднее — от 30 до 70%, сильное — более 70%) показал, что наиболее интенсивно используются осина и ива (сильные повреждения отмечены в 93 и 70% случаев, средние — в 2 и 18%), на втором месте — рябина (40 и 30%), на последнем — черемуха и береза. При этом в основном увеличивается доля сильноповрежденных объектов и соответственно уменьшается доля слабоповрежденных.

Результаты расчета индекса использования кормов S (табл. 3.1) показали, что он недостоверно отличается от единицы лишь для черемухи. Косуля избирательно поедает иву и осину ($S > 1$, $p < 0{,}01$) и недоиспользует ресурсы и березы, и рябины ($S < 1$, $p < 0{,}05$). Результаты попарного сравнения индексов избирательности приведены в табл. 3.2. Видно, что индексы поедания

Таблица 3.1

Индексы избирательности использования основных видов зимних кормов сибирской косулей на Среднем Урале

Вид корма	Индекс избирательности S	Стандартная ошибка SE	Уровень достоверности, p
Береза	0,483	0,213	0,01
Рябина	0,761	0,079	0,01
Ива	1,323	0,163	0,04
Черемуха	0,998	0,115	0,98
Осина	1,220	0,075	0,01

Таблица 3.2

Достоверность отличия индексов избирательности использования основных зимних кормов сибирской косулей на Среднем Урале

Вид корма	Ива	Осина	Рябина	Черемуха	Береза
Ива	—				
Осина	n. s.	—			
Рябина	***	***	—		
Черемуха	n. s.	*	n. s.	—	
Береза	***	***	n. s.	*	—

Примечание: n. s. — отличия статистически незначимы; * — отличия достоверны на 95%-ном уровне; *** — отличия достоверны на 99,9%-ном уровне.

ивы и осины достоверно не различаются и значимо выше, чем для березы и рябины. Коэффициент поедания березы значимо не отличается от такового для рябины, вероятно, из-за высокой ошибки измерения индекса для данного вида (50%) и частичного перекрывания областей варьирования показателей.

Далее мы попытались оценить связь между потреблением косулей отдельных видов кормов и структурой кормовой базы, в частности плотностью произрастания кормовых объектов и долей каждого из них в исследованных биотопах. Так как осина была представлена только на 4 из 18 рассматриваемых площадок, данный анализ был выполнен для березы, рябины, ивы и черемухи.

Доля поврежденных ив обнаруживает значимую отрицательную зависимость от доли данного вида в древостое (Spearman $R = -0{,}58$, $p < 0{,}05$), однако более заметна отрицательная связь этого показателя с плотностью произрастания ив (Spearman $R = -0{,}76$, $p < 0{,}01$). Отмечено также снижение степени поврежденности ив при возрастании в подросте доли черемухи (Spearman $R = 0{,}78$, $p < 0{,}01$). Вероятно, это связано с тем, что в местах обильного произрастания черемухи ива крайне немногочисленна и, кроме того, наблюдается максимальное разнообразие кормовых объектов, что в целом снижает вероятность повреждения каждого вида.

Доля поврежденных рябин относительно общего числа доступных деревьев (Spearman $R = 0{,}67$, $p < 0{,}05$) и степень повреждения возрастают в биотопах с высокой долей березы в подросте (Spearman $R = 0{,}67$, $p < 0{,}05$). На наш взгляд, это говорит об увеличении нагрузки на относительно предпочитаемый корм при увеличении доли слабо привлекательных кормов.

Для черемухи наблюдается положительная связь степени поврежденности с ее долей в кормовых стациях косули (Spearman $R = 0{,}77$, $p < 0{,}01$). Данный результат подчеркивает статус черемухи как «нейтрального» корма, поедаемого пропорционально его доступности.

В отношении березы полученные результаты свидетельствуют о том, что доля поврежденных деревьев положительно связана с плотностью ее произрастания (Spearman $R = 0{,}68$, $p < 0{,}05$). В то же время в биотопах, где высока доля данного вида в подросте, интенсивность повреждения снижается. Видимо, береза является попутно поедаемым видом корма.

Таким образом, можно выделить три группы кормов: предпочитаемые, ординарные и попутные, достоверно отличаемые по индексу использования. Предпочитаемым видом корма в зимнее время для косули являются ива и осина. Далее по степени использова-

ния следует группа ординарных кормов. Согласно нашим данным, у косули в эту группу кормов входят черемуха и рябина. Наименее используемый вид корма — береза (группа попутных кормов).

Относительно питания косули побегами сосны, не рассматриваемой в нашей работе ввиду явно недостаточной выборки сосны на обследованных участках, нужно отметить следующее. На территориях, где произрастает молодая сосна, она является одним из основных объектов питания. При этом при отсутствии высокой плотности (20 особей и более на1000 га) косули в угодьях и следующего из нее перевыпаса и истощения кормовой базы побеги и хвоя сосны не превышают 20% от общего объема пищи. Известные случаи, когда доля сосны в питании косули доходила до 80%, свидетельствуют об избыточной плотности косули в угодьях и истощении кормовой базы (Киселев, 1979).

3.5. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Сведений о половой и возрастной структуре популяций косули на Среднем Урале очень мало. В первую очередь к ним относятся данные, полученные А.А. Киселевым (1979) на основе промысловой пробы в результате лицензионного отстрела за период 1970—1978 гг., а также регистрации гибели косуль от разных причин и визуальных наблюдений в природе (табл. 3.3, 3.4). В первом случае (при наличии черепа отстрелянного или погибшего животного) возрастную структуру популяции рассматривали по трем возрастным классам, во втором случае при использовании для анализа возраста животного, указанного охотником в лицензии, — по двум возрастным классам — до 2 лет (сеголетки и полуторалетки) и старше 2 лет (взрослые).

Из табл. 3.3 следует, что для популяции сибирской косули Свердловской области в этот период были характерны высокая доля сеголеток (41,6%) и достаточно большая доля полуторагодовалых особей (10,9%). Несмотря на это, существенного роста популяции не отмечено. Соотношение полов во взрослой части популяции составляло 1 самец на 1,1 самку. В то же время среди сеголеток преобладают самцы — 1,6 : 1. Указанный автор объясняет подобное кардинальное изменение соотношения полов высокой смертностью молодых самцов.

Данные табл. 3.4 демонстрируют несколько иную картину. Суммарная доля сеголеток и полуторалетних животных составляет всего 36,3% против 52,5% в предыдущем случае. Отлича-

Таблица 3.3

Половая и возрастная структура популяции косуль Свердловской области в 1972—1978 гг. (по черепам отстрелянных животных) (цит. по: Киселев, 1979)

Пол	Сеголетки		Полуторагодовалые		Взрослые		Всего	
	особей	%	особей	%	особей	%	особей	%
Самцы	31	28,5	8	6,7	27	22,5	66	55
Самки	19	15,8	5	4,2	30	25,0	54	45
Итого	50	41,6	13	10,9	57	47,5	120	100

Таблица 3.4

Половая и возрастная структура популяции косуль Свердловской области в 1970—1973 гг. (по данным закрытых охотниками лицензий) (цит. по: Киселев, 1979)

Год	*n*	Пол, %		Возрастной состав, %			
		Самцы	Самки	Самцы		Самки	
				до 2 лет	старше 2 лет	до 2 лет	старше 2 лет
1970	34	47	53	20,5	26,5	11,8	41,2
1971	34	50	50	17,6	32,4	20,6	29,4
1972	56	62,5	37,5	41,1	21,4	14,3	23,2
1973	52	55,7	44,3	36,5	19,2	23,1	21,2
В среднем		53,8	46,2	28,9	24,9	17,4	28,8

лось и соотношение полов среди взрослых животных и в популяции в целом. В начале рассматриваемого периода самки преобладали значительно — 1 самец : 1,55 самок, в 1971 г. преобладали самцы (1,1 :1), а в 1972 и 1973 гг. — вновь самки (1 : 1,1).

Рассматриваемые выше выборки в обоих случаях невелики и из-за малых объемов возможна высокая статистическая ошибка. Во втором случае анализируется гораздо большая выборка, собранная за меньшее время, что, по нашему мнению, обеспечивает более адекватную картину возрастной и половой структуры популяции косули Свердловской области в рассматриваемый период.

За более позднее время можно привести только данные, полученные авторами в 1998 г. в результате проведенного совместно с Управлением охотничьего хозяйства области опроса охотпользователей по визуальным наблюдениям косуль в угодьях. Всего зарегистрировано 156 встреч животных, из них 110 — взрослые и 46 — сеголетки. Доля сеголеток в популяции составляет, таким образом, 29,5%, что существенно меньше показателя, приводимого А.А. Киселевым для 1972—1978 гг.

Глава 4 СЕВЕРНЫЙ ОЛЕНЬ

На протяжении последних 150 лет ареал северного оленя в целом на Урале неуклонно сокращается, причем в северных районах сокращение численности началось еще раньше — приблизительно с 30—40-х годов XIX в., что связывают с началом интенсивного развития домашнего оленеводства (Кириков, 1966).

По свидетельству Л.П. Сабанеева (1988), в середине XIX в. северный олень на Среднем Урале во многих местах был еще достаточно многочисленен. Более того, его численность в некоторых районах превышала численность лося, например в Полевской и Нязепетровской дачах: олень здесь был одним из главных объектов промысла. Здесь, а также в Сергинской даче олени «ходят стадами до 50 голов» (Сабанеев, 1988, с. 386). Высокая плотность оленя была также в Тагильском Урале и болотистых лесах междуречья Тагила и Режа, а максимальная — в местностях на границе с Тобольской губернией. Интересно, что далее к северу, в Богословской даче (Карпинский округ), плотность оленей была ниже. Л.П. Сабанеев отмечает, что «распространение оленя весьма неправильно, и трудно объяснить причину этой неправильности» (с. 386).

К концу 1930-х годов XX в. южная граница сплошного распространения северного оленя проходила по водоразделу Печоры и Колвы (Куклин, 1938), затем пересекала р. Лозьву в ее верховьях и далее шла на юго-запад по рекам Лозьве, Тавде, Тоболу и Иртышу (рис. 4.1). Однако обитал он и значительно южнее: на западном макросклоне в бассейне Весляны в количестве не менее 1000 особей (Куклин, 1938), на водоразделе между Турой и Тавдой, на смежных участках Красноуфимского и Манчажского районов и на Южном Урале (Сабанеев, 1988; Куклин, 1938). Согласно Ю.Н. Куражковскому (1949, цит. по: Перовский, 1975), граница сплошного ареала на севере области проходила значительно южнее указанной С.А. Куклиным (1938) — по широте гор Чердынский Камень и Конжаковский Камень.

В 1940—1950-х годах произошло сокращение численности в Кушвинском, Новолялинском, Верхотурском, Ивдельском окру-

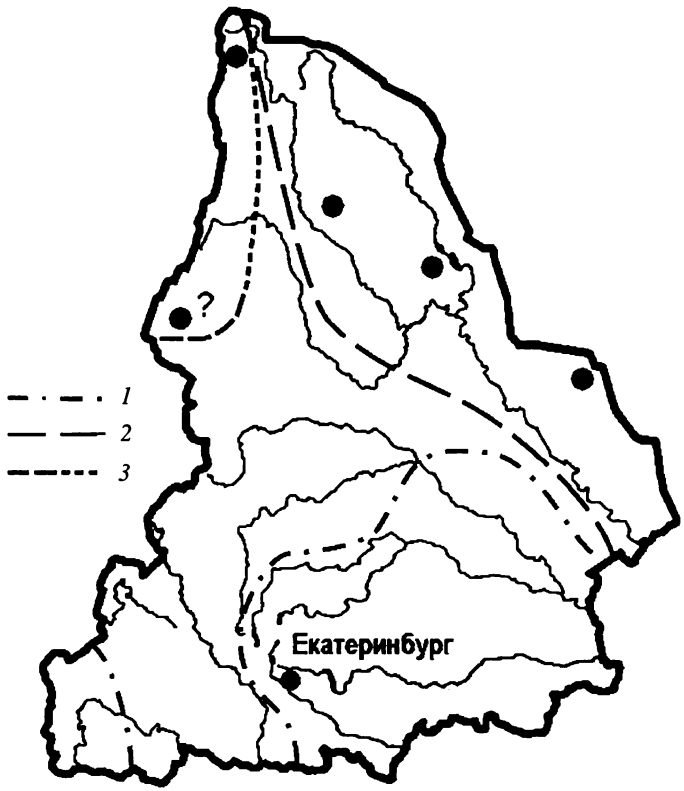


Рис. 4.1. Изменения ареала северного оленя в Свердловской области за последние 150 лет.

1 — западная и юго-восточная границы ареала на середину — вторую половину XIX в. (по: Сабанеев, 1988); *2* — Юго-западная граница ареала на 30-е годы XX в. (по: Куклин, 1938); *3* — участок ареала, отмеченный Ю.Н. Куражковским (1949); кружки — внемасштабные очаги современного обитания оленя

гах, Таборинском районе (Коряков, 1950, 1954; Демидов, 1954). В заповеднике «Денежкин Камень» многочисленный ранее олень исчез к середине 1950-х годов XX в. (Дробинский, 1960). Редукция ареала и численности северного оленя на Среднем Урале связана, по-видимому, в основном с вырубкой сосняков-беломошников — зимних стаций обитания, а также с прямым преследованием и общим увеличением антропогенного пресса.

На севере Свердловской области присутствие оленя в 1980-х годах периодически фиксировалось зимним маршрутным учетом в Гаринском округе: небольшое стадо, порядка 100 особей, обитало в районе между оз. Пелымский и Вагильский Туманы. В 1971—1991 гг. при проведении авиаучетов в этом районе ежегод-

но фиксировали до 60 северных оленей (М.И. Чирков, устное сообщение). В настоящее время, по его мнению, здесь обитает не более 20 особей. Южнее, на болотах между озерами Болтышево и Синтур, в период проведения авиаучетов фиксировали небольшие группы оленей общей численностью до 10 особей.

В Таборинском районе в 1960—1970-х годах олень обитал как на левобережье, так и на правобережье Тавды (на правобережье — в бассейне р. Таборинка и районе озер Большое и Малое Кривое) (Корытин, 2001, 2003а). Согласно сообщению районного охотоведа В.Л. Шишкина, впоследствии южная граница ареала смещалась на северо-восток. Олень исчез на правобережье, а на левобережье встречался в районе озер Большой и Малый Ах, в бассейне р. Черной. В начале 1980-х годов А.А. Киселев наблюдал группу из 20 оленей в бассейне р. Черной при проведении авиаучета копытных. В последующие годы встречи и следы обитания северных оленей отмечены в районе Куминского болота (верховья рек Волчимья и Б. Икса). Согласно В.Л. Шишкину, в настоящее время небольшая группа оленей (не более 20—30 особей), возможно, обитает в районе болота Черное.

Другой изолированный очаг обитания северного оленя находится в Ивдельском округе Свердловской области и на сопредельных участках Пермского края (Корытин, 2001, 2003а). Весной 1985 г. на западном склоне горы Молебный Камень автор наблюдал следы и помет группы из 7—8 диких северных оленей. В это же время в верховьях р. Мойвы он же видел переправлявшегося через реку одиночного оленя. Приблизительно в районе слияния Мойвы и Вишеры были обнаружены следы группы оленей из 6 особей. В.Ю. Куприн сообщал о присутствии северного оленя в предгольцовой части и редкостойных кедровниках Тулымского Камня в начале и середине 1980-х годов. О постоянном присутствии и встречах в это время групп оленей из 5—15 особей в бассейне Ниолса и на водоразделе Ниолс—Мойва сообщал начальник метеостанции В.С. Обывальцев, о встречах небольших групп диких оленей — пастух-оленевод П. Бахтияров и егерь Ивдельского госпромхоза Н. Ахмедеев. При этом последний однажды наблюдал стадо из 150—200 оленей в осенний период в верховьях р. Тахты.

Следует отметить, что в рассматриваемом районе манси не выпасают домашних оленей. Пастбища, расположенные в горной тундре, в целом отличаются скудным общим запасом лишайников из-за наличия больших участков крутых и каменистых склонов. Однако отдельные пологие участки обладают непло-

хим запасом лишайников, в том числе родов *Cladina* и *Cetraria*. Признаки повреждения оленями выражены крайне слабо, что в целом несопоставимо с тундрами, расположенными севернее, где в летний период выпасались домашние олени.

Снижение антропогенного пресса на севере Свердловской области (прекращение интенсивных рубок леса, снижение уровня браконьерства, а также разрушение дорог) в последние годы позволяет предполагать, что группировка северного оленя в этом районе сохранилась и продолжает существовать. Кроме того, к концу 1990-х годов полностью прекратили свое существование стада домашних оленей, принадлежавших манси, общая численность которых на середину — конец 80-х годов оценивалась разными экспертами до 600—1000 особей. Таким образом, освободились летние пастбища оленей в районе гор Гумпкопай, Отортен, Сампалчахль, емкость которых составляла около 2500—2700 оленей в год (Корытин и др., 1986).

Весной 2008 г. следы присутствия северного оленя на склонах г. Отортен (помет, сброшенные рога) были обнаружены группой сотрудников Фонда охраны дикой природы. Надо отметить, что и в середине 1980-х годов на восточном склоне горы Гумкопай автор неоднократно находил сброшенные рога северного оленя, которые безусловно, принадлежали диким животным. Быки начинают сбрасывать рога не ранее середины — конца ноября (важенки еще позднее), а домашних оленей из горных тундр перегоняют в тайгу не позднее первой половины октября.

Обитающая в районе хребта Молебный Камень и севернее группировка состоит как из диких оленей, так и из отбитых дикими самцами домашних животных. Несмотря на то, что домашних оленей здесь нет порядка 10 лет, в наблюдаемых группах присутствуют олени как типично дикого размера и окраса, так и более мелкие и светлые.

Согласно сообщениям директора госпромхоза «Ивдельский» С.В. Шевелева, в районе обитает две группировки северных оленей: продолжает существовать группировка оленя в верховьях р. Тахты численностью до 300 особей (информация о которой приведена выше) и, кроме того, олень обитает в среднем течении р. Лявдинки (60—70 особей). Численность оленя здесь медленно растет на протяжении последних 15 лет.

По последним опросным сведениям (весна 2008 г.), олень обитает также в бассейнах рек Тыпыл и Тылай, на западных склонах гор Чердынский, Косьвинский, Конжаковский, Ольвин-

ский Камень. Факт обитания оленя в этом районе требует дополнительного подтверждения.

В целом можно заключить, что в течение прошедших 150 лет произошло существенное сокращение ареала северного оленя в Свердловской области. Согласно ряду авторов (Гептнер и др., 1961; Перовский, 1975), такую же картину наблюдали в европейской части ареала северного оленя. Сокращение численности происходит, в частности, в Пермском крае (Сыроечковский, 1986) и Республике Коми. В последней олень обитает теперь только в равнинной части севернее г. Сыктывкара (Непрон, 2003). В Печоро-Илычском заповеднике за последние 50 лет численность сократилась вчетверо (Сокольский, 1975; Нейфельд, 2003). Олень полностью исчез в Челябинской области — последнее упоминание относится к 20-м годам XX в. (Ушков, 1993).

Северного оленя можно смело отнести к видам, плохо и медленно адаптирующимся к антропогенным изменениям среды обитания, соответственно нуждающемся в защите.

Глава 5 КАБАН

5.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАБАНА НА УРАЛЕ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Сведения о распространении кабана на Урале в плейстоцене весьма фрагментарны. П.А. Косинцев (1988, 1996) не включает вид *Sus scrofa* в список представителей фауны региона в позднем плейстоцене. Он отмечает (Косинцев, 1988), что остатки дикого кабана были определены из лесостепной и степной зон Западной Сибири. В работе А.В. Варова и П.А. Косинцева (1996) приведены сведения об обитании кабана в среднем голоцене в зонах южной тайги и смешанных лесов Приуралья. Количество остатков животных очень невелико — не более 1% всех остатков копытных в местонахождениях (объединенные данные Петренко (1984) и других авторов — цит. по: Варов, Косинцев, 1996).

А.А. Данилкин (2001) на основании палеонтологических материалов проводит границу распространения кабана в голоцене до р. Вишеры, т. е. севернее 60° с. ш., а к востоку от Урала — до широты г. Нижний Тагил. По мнению П.А. Косинцева (личное сообщение), распространение кабана в среднем голоцене (около 8000—4500 лет назад) охватывало территорию Среднего Урала, однако с момента формирования современных растительных сообществ региона в позднем голоцене он обитал лишь в пределах степной и лесостепной зон.

Это положение косвенно подтверждают литературные сведениям о распространении вида в XVIII—XIX столетиях. П.И. Рычков (1762) о кабане в Оренбургской губернии сообщает: «Кабаны, или дикие свиньи, в Башкирии и на здешней стороне Яика (р. Урал. — *Прим. авт.*) редко случаются. Напротив того, за рекой Яиком по реке Илеку вверх (то есть на территории современного Казахстана. — *Прим. авт.*), а особливо около тех озер, на которых камыш растет, яицкие и илецкие казаки в зимние времена бьют их для пищи весьма немало, а иногда и в Оренбург битых привозят» (с. 288). В работе «Путешествия по раз-

ным провинциям Российской империи» (1786) П.С. Паллас, ссылаясь на рассказы охотников, говорит об обитании кабанов в районе озер Копчи и Чебаркуль. Данная информация представляется противоречивой, так как эти озера значительно удалены друг от друга. Также, по сообщениям охотников, кабаны обитали в Куртамышском лесу. Таким образом, в XVIII в. северная граница распространения вида проходила по лесостепной зоне. В XIX в. и первой половине XX в. исследователи Урала не включали кабана в фауну региона (Сабанеев, 1874; Словцов, 1892; Белоусов, 1915; Куклин, 1938; Марвин, 1969).

5.2. ЗАСЕЛЕНИЕ КАБАНОМ ТЕРРИТОРИИ УРАЛА ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX в.

Сведения об обитании кабана на территории Башкирии и Оренбургской области до 1970-х годов отсутствуют. Относительно подробная информация имеется о путях расселения кабана по территории Среднего Урала (Свердловская и Пермская области).

Первое сообщение об обитании кабана в Пермской области было получено из Карагайского района в 1971 г. (см. здесь и далее табл. 5.1). В 1973 г. животных встречали в западной части области в Очерском и Большесосновском районах, вблизи границы с Удмуртией (Животный мир Прикамья, 1989). В конце 1970-х годов вид присутствовал уже во всех частях Пермской области,

Таблица 5.1

Распространение кабана на территории западной части Среднего Урала (Пермская область) в 1978—1985 гг.

Годы	Природная зона			
	южная	центральная	восточная	северная
Год первых наблюдений	1973	1971	1979	1979
1978—1979	+	+	–	—
1979—1980	+	+	+	+
1980—1981	+	+	—	+
1981—1982	+	+	—	+
1982—1983	+	+	—	—
1983—1984	*	*	*	*
1984—1985	+	+	+	+

Примечание: (+) — вид отмечен в данной природной зоне, (*) — авторы не располагают данными).

включая районы, расположенные к северу от 60° с. ш. Правда, на этой территории кабаны появлялись лишь эпизодически. Так, следы отдельных животных (1—3 особи) были отмечены в восточных и северных районах в зимний сезон 1979/80 гг. Зимой 1980/81 и 1981/82 гг. кабанов встречали в северных районах и не наблюдали в восточной горной части области. При этом в южных и центральных районах отмечали по несколько десятков следов. Общее число учтенных следов кабана в южных и центральных районах в 1978—1979 гг. составило — 72, в 1979—1980 гг. — 73, в 1980—1981 гг. — 101, в 1981—1982 гг. — 115. В 1983—1985 гг. кабаны встречались только в центральных и южных районах Пермской области, причем плотность их населения в центральных районах была заметно выше, чем в южной части региона. В сезон 1984/85 г. число встреченных следов животных резко возрастает, а в 1986—2000 гг. их ежегодно обнаруживали почти на всей территории Пермской области. В частности, вид постоянно присутствовал в центральных, южных и северных (кроме 1990 г.) районах. В восточной горной части региона животные встречались реже (в 1987 и 1991—1996 гг.).

Вопрос о происхождении кабанов, из которых сформировалось ядро популяции вида в западной части Среднего Урала, остается открытым. Имеются две точки зрения на данную проблему: первая состоит в том, что пермская популяция сформировалась за счет естественной миграции животных из Удмуртии и Кировской области, вторая — что животные расселились в центральные части Пермского края из Свердловской области, с востока. Как будет показано ниже, это обусловлено отсутствием выраженного хронологического и пространственного градиента численности и плотности населения кабана, а наибольшее обилие животных наблюдается в центральной части Пермской области.

Первые встречи кабанов на территории Свердловской области были отмечены в 1969 г. в Артинском округе (Киселев, 1986), т. е. в Предуралье, вблизи границы с Башкортостаном.

Примерно в то же время (в начале 1970-х годов) кабаны появились на территории Удмуртии и в Кировской области (Животный мир Прикамья, 1989). Как уже говорилось выше, в Пермской области вид не отмечали до 1971 г., в начале 1970-х годов встречи животных были локализованы в западных и центральных районах (Животный мир Прикамья, 1989). Эти данные позволяют предполагать, что экспансия кабана в Свердловскую область шла из Башкортостана, где он обитал с 1960-х гг. В период с 1970 по 1977 г. следы деятельности кабанов неоднократно обнаруживали в запад-

Таблица 5.2

Выпуски кабана в Свердловской области (по: Киселев, 1986)

Дата выпуска	Район выпуска	Количество выпущенных животных	Происхождение животных
14.04.1978	Сысертский	30	Киргизия
1979	То же	171	Брестская область, Кабардино-Балкария
13.04.1981	—"—	123	Приморский край
08.02.1982	—"—	44	Смоленская область
06.03.1982	Камышловский	23	То же
09.04.1982	То же	27	—"—
06.02.1983	Сысертский	68	—"—
06.02.1983	Камышловский	33	—"—
23.02.1984	То же	37	Калужская область
23.02.1984	Алапаевский	33	То же
23.02.1984	Сысертский	27	—"—
02.03.1984	Туринский	50	Владимирская область

ной части Свердловской области на территориях Артинского, Ачитского, Красноуфимского и Шалинского округов (Киселев, 1986). Видимо, кабаны обитали в этих районах в основном в бесснежный период, не оставаясь на зимовку. Об этом говорит то, что в анкетах охоткорреспондентов ВНИИОЗ, характеризующих состояние фауны в осенне-зимние периоды 1970-х годов, упоминаний о встречах кабанов нет.

В конце 1970-х годов Управление охотничьего хозяйства Свердловской области начало серию мероприятий по акклиматизации кабана на Урале (табл. 5.2). В апреле 1978 г. в Сысертском округе (юг Свердловской обл., вблизи границы с Челябинской обл.) было выпущено 30 кабанов, отловленных в Киргизии. Осенью 1978 г. на территории Верхне-Сысертского опытно-показательного участка (ОПУ), где были выпущены кабаны, находились две группы животных (15 экз.), среди которых были и молодые (Кузьминых, 1986). К этому времени область регулярных заходов кабанов охватывала всю юго-западную часть Свердловской области (рис. 5.1): Красноуфимский, Артинский, Ачитский, Шалинский, Нижнесергинский округа (Кузьминых, 1986, сведения охоткорреспондентов ВНИИОЗ). Так как встречи кабанов в этих районах были немногочисленными, то можно полагать, что в конце 1970-х годов звери еще не обитали здесь постоянно, а заходили из Башкортостана.

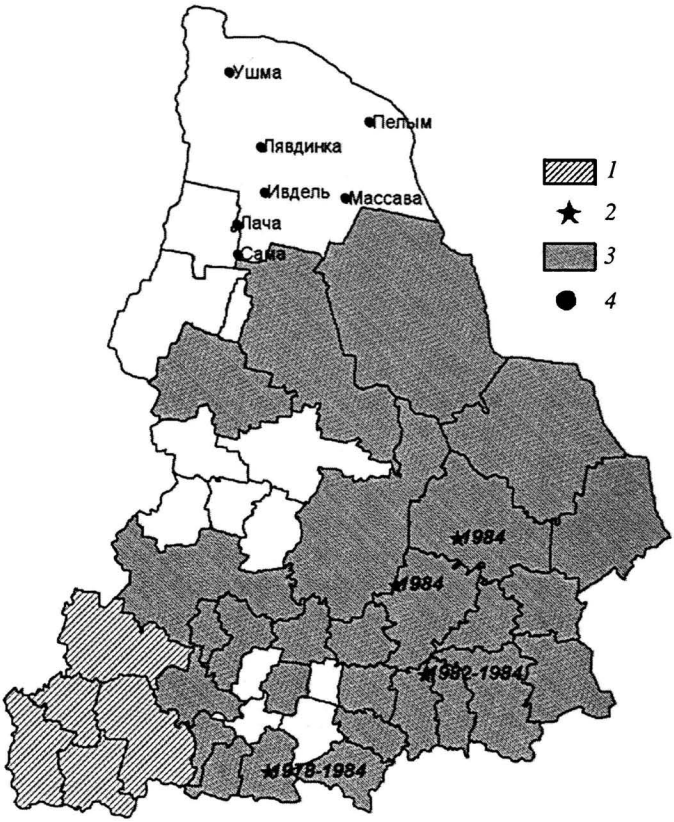


Рис. 5.1. Распространение кабана в Свердловской области в 1969—1986 гг.
1 — районы естественной экспансии в 1969—1977 гг.; *2* — места и годы выпусков кабанов; *3* — область распространения к 1986 г.; *4* — места встреч кабана на территории Ивдельского района

В апреле 1979 г. на территории Верхне-Сысертского ОПУ был выпущен 171 кабан. Животных завозили из Брестской области и Кабардино-Балкарии. Имеются сведения (Кузьминых, 1986) о том, что большая их часть мигрировала от мест выпуска в южном направлении, т. е. в Челябинскую область. Действительно, первые встречи кабанов в Челябинской области были отмечены в 1979 г. в Каслинском районе, граничащем со Свердловской областью (Матвеев, Бакунин, 1994). Осенью 1979 г. следы кабаньих стад с сеголетками обнаруживали, как и в прошлые годы, в районах, расположенных в юго-западной части Свердловской области, на западном макросклоне Урала. В это же время следы крупного кабана были отмечены в Пульниковском охотхозяйстве в Камышловском округе (юг центральной части

Свердловской области, граница с Курганской областью). Таким образом, сезон 1979/80 г. можно считать началом периода активного заселения кабанами Свердловской области. Встречи стад с сеголетками в юго-западной части региона позволяют предполагать, что в этот период кабаны начали постоянно обитать на данной территории. В 1980—1981 гг., помимо районов горного Предуралья и южной части Среднего Урала, встречи кабанов отмечены в предгорной части Свердловской области — Полевском, Режевском и Богдановичском округах. В 1980—1982 гг. животных наблюдали вблизи восточной (Тавдинский округ) и северной (Ивдельский округ) границ Свердловской области. В Ивдельском округе зимой 1979/80 г. двух кабанов встречали на трассе газопровода Тюмень—Центр, два года спустя в восточной части округа, возле пос. Массава, был убит взрослый кабан (Киселев, 1986). Встреча кабана в Тавдинском округе была отмечена зимой 1981/82 г. Расселение зверей в Тавдинский и Ивдельский округа произошло, скорее всего, из Тюменской области, где заходы кабанов отмечали с конца 1970-х годов (Бакланов, 1986), а с 1980 г. проводились выпуски животных в целях их акклиматизации.

Начиная с весны 1982 г. выпуски кабанов осуществляли, помимо Сысертского, также и в Камышловском округе на территории Юрмычского заказника (Киселев, 1986), что, по-видимому, ускорило процесс расселения зверей в северо-восточном направлении — зимой 1982/83 г. их уже встречали в восточной и юго-восточной частях Свердловской области: Ирбитском, Байкаловском и Алапаевском округах. В 1984 г. были произведены выпуски кабанов в Алапаевском и Слободотуринском округах, после чего звери появились в Талицком, Пышминском, Тугулымском и Гаринском округах (Кузьминых, 1986).

К концу 1986 г. кабаны заселили большую часть Свердловской области — зверей регулярно встречали в юго-западных, юго-восточных и центральных районах, заходы отдельных особей отмечали в горной части — Горнозаводском (бывшем Пригородном), Кушвинском, Качканарском и Серовском округах, восточной части Новолялинского округа. На севере области их наблюдали в Ивдельском округе около поселков Пелым, Массава, Лявдинка, Ушма, Сама, Лача (Кузьминых, 1986). В 1985 г. кабан был встречен на р. Лозьве возле г. Ивделя. По данным Всесоюзного научно-исследовательского института охотоведения и звероводства (Кузьминых, 1986; сведения охоткорреспондентов), незаселенными в это время оставались лишь северо-запад-

ная часть области (Карпинский, Североуральский, западные части Новолялинского и Ивдельского округов) и некоторые районы центральной части региона (Красноуральский, Верхнесалдинский, Верхотурский, Среднеуральский, Верхнепышминский, Асбестовский и Белоярский округа).

Таким образом, можно выделить два основных пути заселения кабаном Среднего Урала: 1) естественная экспансия вида в северном и северо-восточном направлениях; 2) акклиматизация животных из различных регионов бывшего СССР.

5.3. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СОВРЕМЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ЗАПАСОВ ВИДА НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Анализ динамики численности и распространения кабана в Предуралье и западной части Среднего Урала был сделан нами в разрезе природных зон Пермской области, по которым ведется мониторинг состояния животного мира, в частности охотничьих животных. Материалом для анализа послужили результаты зимних маршрутных учетов и архивные данные Пермского облохотуправления.

Динамика численности кабана в целом по Пермской области в период 1986—2000 гг. обнаруживает плавный рост до 1997 г., после чего следует резкий спад в 1999—2000 гг. Основные запасы вида сконцентрированы в центральной и южной частях региона. В среднем за рассмотренный период плотность населения была наиболее высокой в центральных районах Пермской области, самой низкой — в ее восточной части. Рассматривая динамику численности вида по отдельным зонам, можно выделить следующие периоды (рис. 5.2):

1986—1989 гг. — разнонаправленные колебания плотности и численности вида в центральных и южных районах Пермской области. Разница тенденций наиболее заметна в 1988 г., когда пик обилия животных в центральной части области происходил на фоне глубокого спада в южных районах — в обоих случаях изменение примерно в 1,8 раза по сравнению с 1987 г. Напротив, в 1989 г. наблюдалось резкое снижение плотности населения кабана в центральной зоне на фоне незначительного подъема на юге, поэтому показатели плотности населения в этих двух природных зонах были примерно равны и составили около 0,35 ос/1000 га. В северной части региона рост численности и плотности наблюдался в 1987 г., а в 1988—1989 гг. эти показатели снижались. Практически анало-

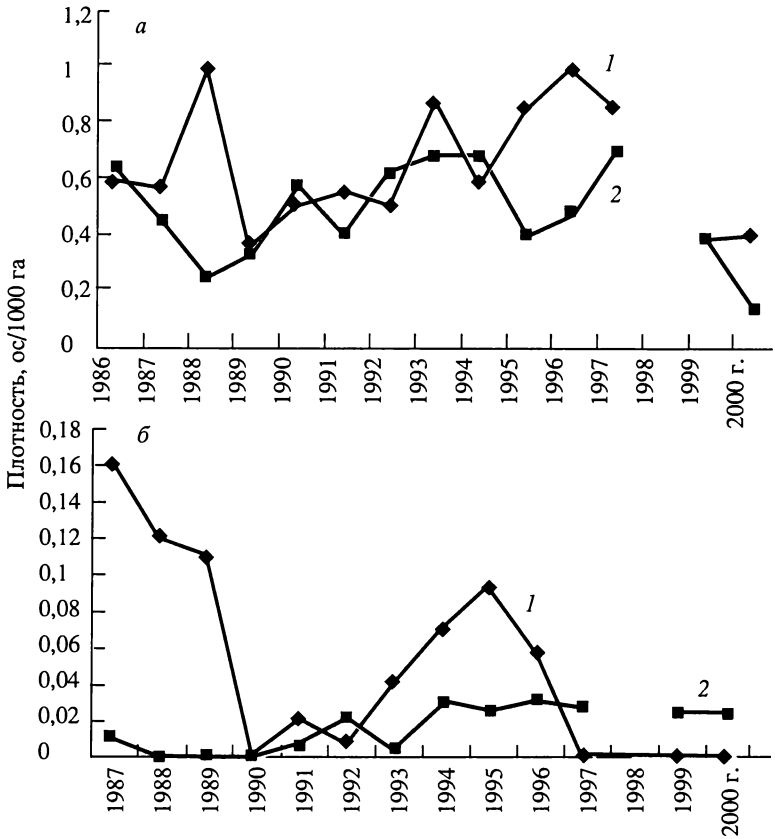


Рис. 5.2. Динамика плотности населения кабана в природных зонах Пермской области в 1986—2000 гг.

а: *1* — центральная зона, *2* — южная зона; *б*: *1* — северная зона, *2* — восточная зона (данные за 1998 г. отсутствуют)

гичная динамика наблюдалась в эти годы и в восточной части области, хотя плотность населения кабана там была на порядок ниже по сравнению с северными районами.

1990—1994 гг. — численность и плотность населения кабана в среднем по области увеличивалась. В центральной зоне в 1990—1992 гг. в целом наблюдается плавный рост на фоне колебаний численности и плотности в южных, северных и восточных районах. Заметные изменения численности в центральных районах происходят в 1993—1994 гг. (за резким пиком следует спад), но в среднем в этой зоне сохраняется тенденция роста плотности населения. В южных, северных и восточных районах в 1993—1994 гг. наблюдается увеличение численности и плотности населения вида.

1995—1998 гг. — в центральной части области сохраняется тенденция к увеличению поголовья кабана, плотность населения возрастает до 0,8—1 ос/1000 га. В то же время в южной части области наблюдается заметный спад, но уже к 1997 г. поголовье кабана здесь снова возрастает. В северных районах численность снижалась, начиная с 1995 г, а на востоке население вида оставалось стабильно низким на протяжении всего периода. Данные по отдельным природным зонам за 1998 г. отсутствуют. Численность вида в этом году уменьшается примерно на 300 особей по сравнению с 1997 г.

1999—2000 г. — значительное снижение плотности населения кабана по сравнению с 1997 г. В 1999 г. в центральной и южной частях региона она составляет около 0,4 ос/1000 га. В 2000 г. в центре области она остается неизменной, а на юге плотность населения и численность снижаются более чем в два раза по сравнению с 1999 г. В эти годы кабан отсутствует в учетных данных по северной части региона (отмечены лишь отдельные встречи на юге Чердынского района в бесснежный период), его численность в горной части области составляет не более 50 особей.

Анализ динамики численности и распространения кабана в Пермской области позволяет предполагать, что ядро популяции вида располагается в центральной ее части — именно здесь регистрировали первые встречи животных, отсюда происходило расселение вида по территории западной части Среднего Урала, именно в этой зоне на протяжении многих лет наблюдались самые высокие в регионе показатели численности и плотности населения. В пользу этого предположения говорит также тот факт, что численность животных в центральной зоне варьирует независимо от северного, восточного или южного регионов. Резкие спады обилия в центральной зоне наблюдаются, если в предыдущем году средняя плотность населения вида превысила 0,8 ос/1000 га.

Численность кабана в южной природной зоне всегда оставалась ниже, чем в центральной. Заметные спады численности наблюдали, если в предыдущем году плотность населения здесь превысила таковую в центральной зоне. Если же плотность населения кабана в южной зоне была меньше, чем в центральной, то изменения в этих двух природных зонах имели в целом сходную динамику, как, например, в 1989—1994 гг. По-видимому,это обусловлено относительно высокой емкостью угодий для кабана центральных районов по сравнению с другими частями региона — около 0,6—0,7 особи на 1000 га для всех типов местообитаний. При возрастании этого показателя до 0,8 ос/1000 га и выше на следующий год наблюдается снижение численности, которое, возможно, происхо-

дит за счет расселения части особей в соседние природные зоны. Интересно, что в случае пиков плотности населения кабана в центральной зоне его обилие в северных районах увеличивается в тот же год, а в южных — с запаздыванием на один год. Можно предполагать, что скорость расселения животных к северу выше, чем к югу. Одной из причин этого может быть то, что в северной части области относительно высока доля интразональных местообитаний (пойменных угодий, болот), вдоль которых чаще всего идет расселение вида на новые территории.

Анализ динамики численности кабана в восточной части Среднего Урала (Свердловская область) также основан на данных зимних маршрутных учетов (ЗМУ) Управления охотничьего хозяйства Свердловской области и структур, являвшихся правопреемниками этой организации. В материалах регулярных учетов кабан появляется начиная с 1988 г. Ошибка ЗМУ в отношении кабана достаточна велика, так как животные ведут групповой образ жизни и зимой передвигаются по тропам. Как правило, это приводит к занижению количества особей при подсчете пересечений следов. С другой стороны, для ряда районов оценки обилия, полученные с помощью ЗМУ, явно завышены, и в первую очередь для северной части Свердловской области. Причина завышения состоит в том, что в этих районах кабан обитает лишь на небольших участках, а данные учета экстраполируются на всю территорию. Тем не менее наши собственные наблюдения на модельных участках показывают, что результаты ЗМУ в целом корректно отражают закономерности изменения обилия вида в пределах области его постоянного распространения.

Анализ динамики населения кабана в 1988—2000 гг. проводился с учетом того, что мероприятия по его акклиматизации прекратились лишь в середине 1980-х годов. К этому времени определилась северная граница распространения вида, однако формирование устойчивой пространственной структуры популяции еще не завершено. Поэтому анализ динамики численности кабана в восточной части Среднего Урала в конце 1980-х — начале 1990-х годов был выполнен нами с учетом динамики области его распространения.

На основании данных ЗМУ в динамике распространения и численности кабана в Свердловской области в 1988—1997 гг. можно выделить три основных этапа:

1988—1991 гг. — период быстрого роста численности. За 4 года поголовье увеличилось в 2,6 раза — от 1852 ос. в 1988 г. до 4716 в 1991 г. Наибольший прирост наблюдался в 1991 г. — послепромысловая численность возросла на 43% по сравнению с аналогич-

ным показателем прошлого года. Средняя плотность населения в районах, где кабан обитал, увеличилась от 0,27 ос/1000га в 1988 г. до 0,42 ос/1000 га в 1991 г., т. е. приблизительно в 1,5 раза.

Величина плотности населения кабана в этот период оставалась стабильно высокой в южной и восточной частях области (Сысертском, Байкаловском, Туринском и Тугулымском округах) (рис. 5.3, 5.4). В 1990 г. вид отсутствовал в ряде округов, располо-

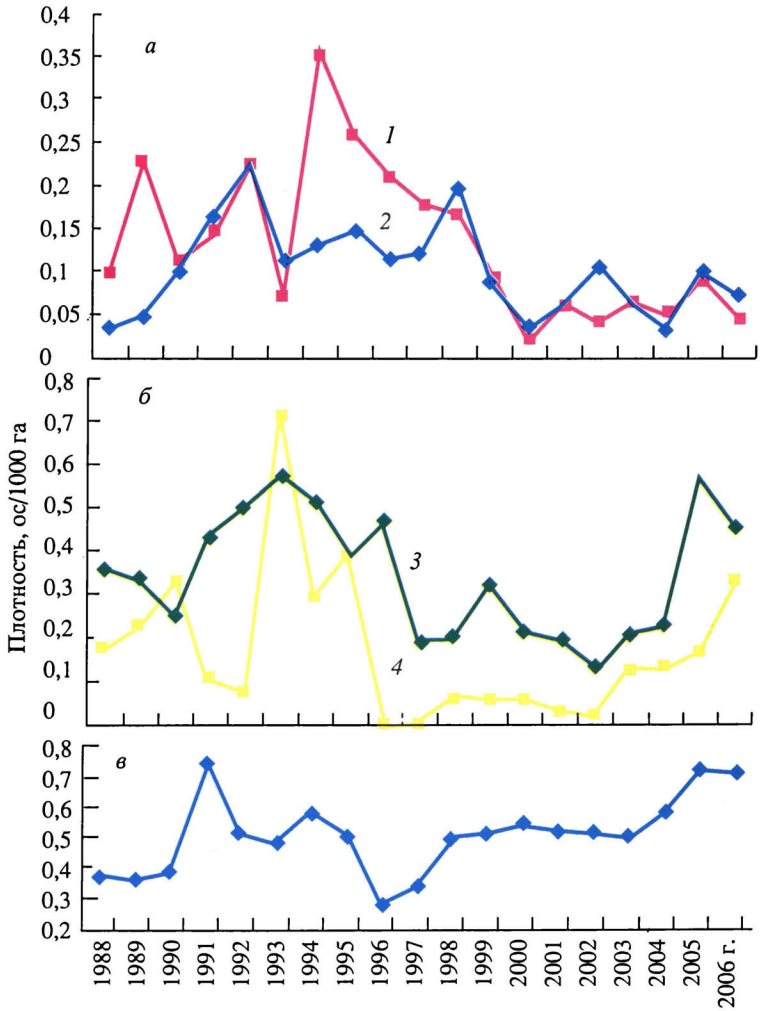


Рис. 5.3. Динамика плотности населения кабана в Свердловской области.
а: *1* — северо-восточный, *2* — северо-западный; *б*: *3* — центральный, *4* — юго-западный, *в* — юго-восточный регионы

а

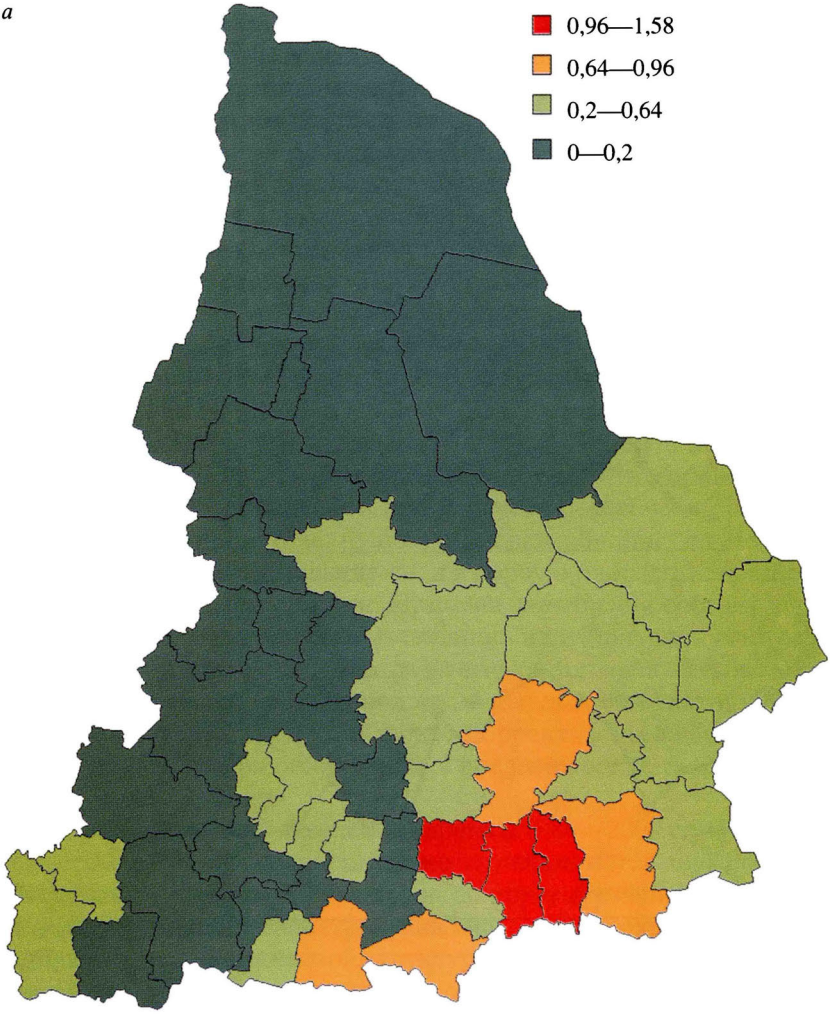
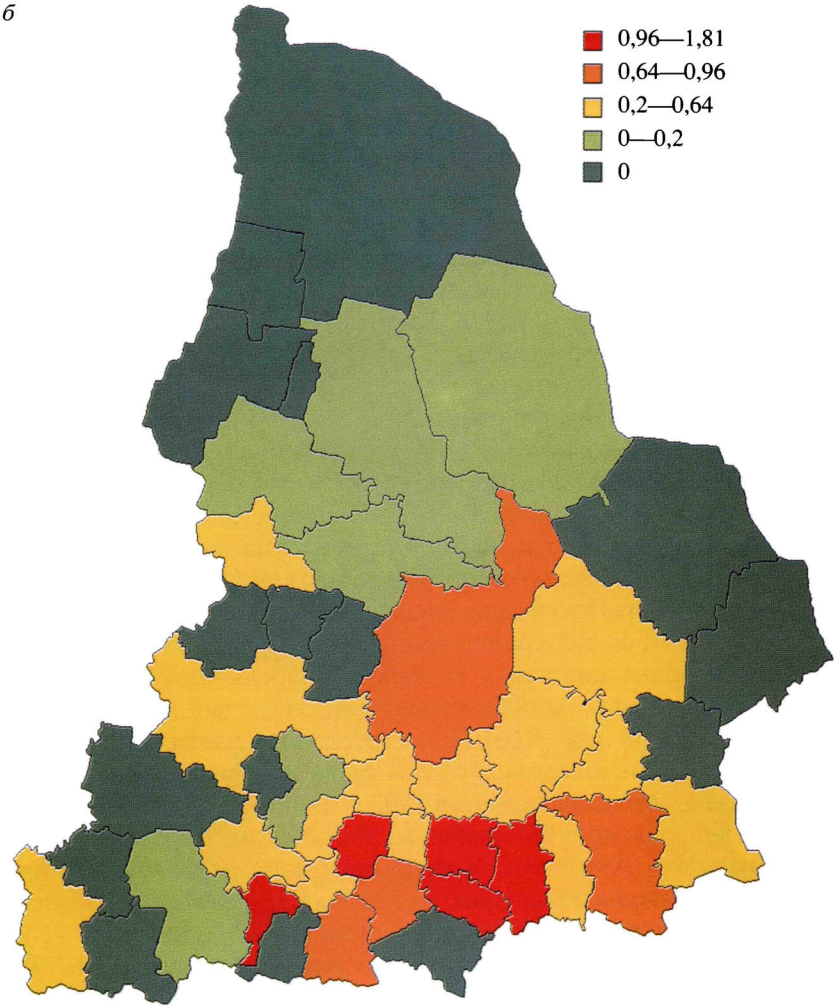


Рис. 5.4. Распространение и плотность населения (ос/1000 га) кабана

б



в районах Свердловской области в 1991 (*а*) 1994 (*б*) годах

женных на севере и западе области, — Кушвинском, Нижнесергинском, Верхотурском, Таборинском. Значительная часть области в этот период не была заселена кабанами, и доля районов с низкой плотностью была выше доли районов, где эта величина превышала 0,2 ос/1000 га. По мнению Е.В. Фадеева (1973), после достижения такого показателя плотности начинался быстрый рост поголовья вида при заселении им лесной зоны Европейской России.

Пик численности и плотности населения животных в 1991 г. сопровождался их расселением в северном направлении (рис. 5.4*а*). Высокая плотность населения кабана в год пика численности наблюдалась во всей юго-восточной части и ряде центральных и западных округов (Кировградском, Невьянском, Артинском и Красноуфимском). В северных и северо-западных, а также в некоторых густонаселенных районах центральной части области она оставалась низкой.

В качестве основной тенденции изменения пространственного распределения животных по территории Свердловской области в этот период можно считать снижение плотности населения кабана в западной части региона и, напротив, возрастание — в центральных, восточных и юго-восточных районах.

1992—1994 гг. После пика численности 1991 г. в 1992—1993 гг. наблюдались общее сокращение области распространения и снижение поголовья животных. В первую очередь плотность снизилась в северных и северо-западных, а впоследствии и в ряде центральных районов (рис. 5.4*б*). В юго-восточной части области снижение плотности населения кабана было невелико (см. рис. 5.3). Рост численности и плотности в 1992 г. был отмечен в некоторых округах центрального (Белоярском, Режевском, Асбестовском) и юго-западного (Ачитском, Красноуфимском) регионов области. Отдельные заходы животных наблюдались в северо-восточных округах: Серовском, Верхне-Салдинском и Таборинском.

Основной тенденцией изменения состояния популяции в этот период можно считать сокращение области распространения кабана, сопровождавшееся увеличением плотности населения животных в юго-восточной и некоторых районах центральной части региона.

1995—1997 гг. В этот период наблюдался рост плотности населения кабана в западной части области, сопровождавшийся ее относительным снижением в районах центральной и юго-восточной частей (см. рис. 5.3) — значения плотности кабана в большинстве из них не превышали 0,5 ос/1000 га. При этом встречи животных регулярно отмечали в Новолялинском, Гаринском и Ивдельском округах (рис. 5.5).

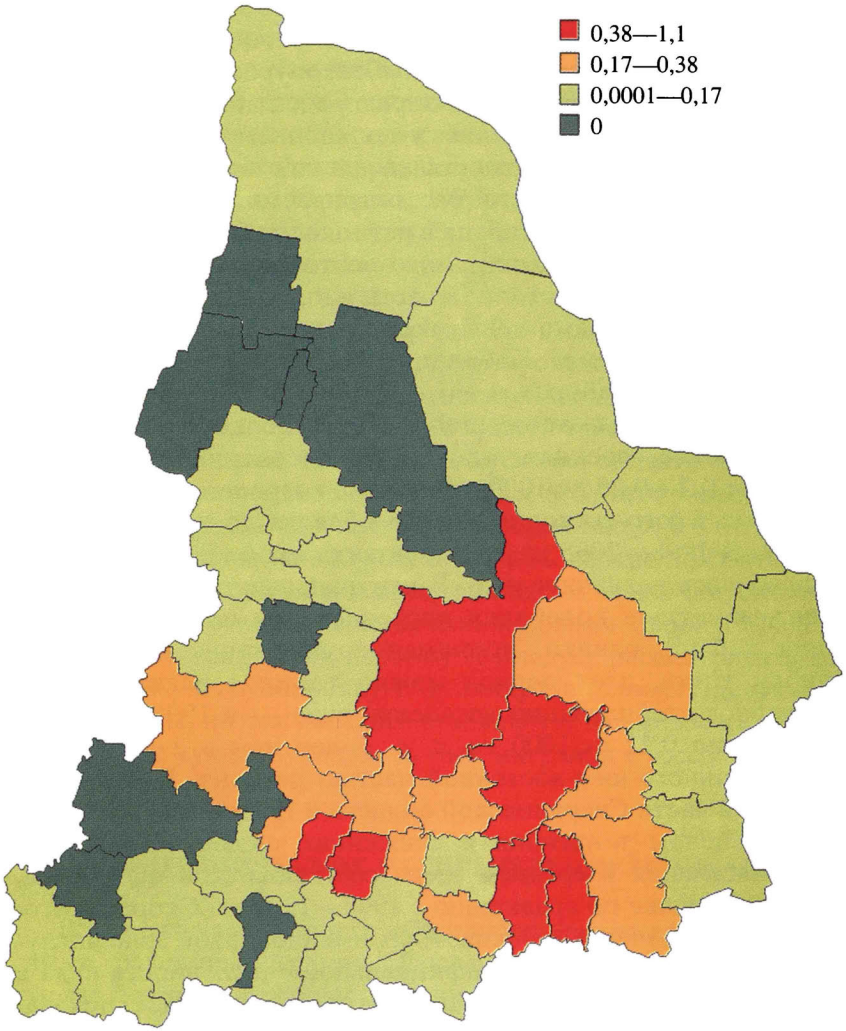


Рис. 5.5. Распространение и плотность населения (ос/1000 га) кабана в районах Свердловской области в 1997 г.

Таким образом, в 1995—1997 гг. кабан обитал практически во всех районах области. По данным ЗМУ, звери стабильно отсутствовали лишь в горной части региона — в Шалинском, Ачитском, Карпинском и Североуральском округах. Изменения пространственного распределения животных в 1995—1997 гг. сопровождались уменьшением их поголовья — в целом по области плотность населения животных снижалась на протяжении всего рассматриваемого периода. Область распространения кабана в регионе стабилизируется, ядро популяции размещается в юго-восточных и центральных районах, юг северо-восточной части и юго-западная часть области являются зонами невысокой численности и непостоянного присутствия вида. Кабан практически полностью отсутствует в горных районах.

В 1998—2004 гг. после стабилизации области распространения кабана средняя плотность населения оставалась на уровне 0,2—0,25 ос/1000 га на фоне возрастания поголовья животных в юго-восточной части области до уровня 1993—1995 гг. В 1998—2005 гг. она составила около 0,53 ос/1000 га и колебалась незначительно. В центральных районах наблюдались заметные колебания численности и плотности населения кабана, однако, принимая во внимание возможные ошибки учета, этот период можно также характеризовать как период стабилизации населения вида — в 1998—2004 гг. он составил 0,22 ос/1000 га, т. е. более чем в 2 раза ниже по сравнению с юго-восточной частью региона. Для северо-восточной части Свердловской области в 1998—2004 гг. характерна в целом тенденция к снижению численности. Плотность населения в среднем здесь составила 0,08 ос/1000 га, что на 40% ниже по сравнению с 1990—1997 гг. Скорее всего, снижение встречаемости животных именно в этой зоне послужило причиной снижения «официальной» численности вида в регионе из-за завышенных (как уже говорилось ранее) показателей его обилия в северных районах. Численность и плотность населения кабана в юго-западной части Свердловской области были очень низкими в 1998—2001 гг., а с 2003 г. стали расти довольно значительными темпами, и к 2005—2006 гг. заметно увеличились. Рост отмечен для всех природных зон: наиболее заметен он в юго-восточных, центральных и юго-западных районах, в то время как в северо-восточной и горной частях они оставалась такими же низкими, как и в предыдущие годы.

Таким образом, за 30 лет, прошедших с начала акклиматизации кабана в восточной части Среднего Урала, состояние популяции вида на территории региона претерпело существенные изменения. Наиболее заметным оказалось уменьшение численности кабана на юге горной части Среднего Урала (юго-западная часть Свердловской области) и «смещение» основного ядра популяции в юго-восточную, равнинную, часть региона. Динамику численности вида до середины 1990-х годов определяли процессы формирования области устойчивого распространения вида, в дальнейшем ключевую роль оказывало влияние человека в форме легальной и нелегальной охоты и биотехнических мероприятий, в частности зимней подкормки. Роль климатических факторов, по крайней мере на стадии формирования области устойчивого распространения, была относительно невелика (Марков, 1997*б*). В целом популяция вида в южной тайге Среднего Урала является стабильной, естественные условия области постоянного распространения вида обеспечивают его устойчивое существование со средней плотностью населения около 0,3 ос/1000 га, т. е. около 3 голов на 100 км^2. Это очень низкие показатели по сравнению с историческим ареалом вида — зоной широколиственных лесов, степной и лесостепной зонами Европы (Фадеев, 1987; Briedermann, 1986), поэтому ее следует рассматривать как периферийную группировку, обитающую в условиях, далеких от оптимальных, но тем не менее стабильную и самовоспроизводящуюся, а не существующую за счет миграций с соседних территорий.

5.4. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПИТАНИЕ

В разных частях своего обширного ареала кабан населяет самые различные стации. Так, в Европе он предпочитает густые ельники, буковые и дубовые леса (Briedermann, 1986), в лесостепной зоне — спелые дубравы (Самигуллин, 1990), в равнинных частях Казахстана — густые заросли тростника и рогоза (Слудский, 1956), в горах Кавказа и Средней Азии — лиственные и смешанные леса с обильно плодоносящими фруктовыми деревьями и орешником (Гептнер и др., 1961), на Дальнем Востоке — дубово-широколиственные и кедровые леса (Бромлей, 1964). В Иране, как и в Европе, стациями обитания вида являются в основном широколиственные леса (de Vos, Sassani, 1977). В Северной Америке, помимо

Таблица 5.3

Встречаемость кабанов в различных биотопах (данные 218 встреч животных и следов их жизнедеятельности, в скобках — % от общего числа встреч за сезон)

Биотоп	Зима	Весна	Лето	Осень
Суходольный луг	0	0	44 (47,3)	9 (12,3)
Влажный луг	0	0	23 (24,4)	4 (5,47)
Мелколиственный лес	2 (4,5)	0	1(1,06)	24 (32,8)
Заболоченный лес, низовое болото	24 (54,5)	0	2 (2,12)	6 (8,21)
Верховое болото	2 (4,5)	0	0	0
Светлохвойный лес	0	0	0	2 (2,73)
Темнохвойный лес	0	2 (100)	1 (1,06)	1 (1,36)
Смешанный лес	14 (31,8)	0	0	4(5,47)
Сельскохозяйственные поля	4 (9,0)	0	23 (24,4)	23 (31,5)

Таблица 5.4

Значение индексов избирательности (*S*) использования кабанами местообитаний в зимний период (ноябрь—март)

Тип местообитаний	Районы	
	горные и предгорные	равнинные
Смешанные и светлохвойные леса	2,00	0,91
Темнохвойные леса	1,30	0,99
Лиственные леса	0,00	1,68
Открытые местообитания (поля, луга)	0,00	0,12
Болота	2,98	2,83

дубовых и буковых, кабан обитает в гикориевых лесах (Briedermann, 1986). В Чили кабан встречается главным образом в горных лесах Анд с высокой долей бука, однако для обитания вида пригодно большинство районов страны — до Огненной Земли и прибрежных районов Кордильер (Skewes-Ramm, 1994).

Большинство авторов отмечают, что характер биотопического распределения животных определяется в основном такими факторами, как обилие и доступность кормов, наличие водопоев, высота снежного покрова, защитные свойства биотопов. О характере биотопического распределения кабана в восточной части Среднего Урала и его сезонной динамике можно судить по данным встреч животных и следов их деятельности, приведенных в табл. 5.3.

Сведения о биотопическом распределении кабана зимой (с ноября по февраль) по данным опроса охотников и собственных наблюдений представлены на рис. 5.6*а*. Как видно, наблюдаются различия в частоте использования различных типов местообитаний в западной и восточной частях Свердловской области: в предгорной и горной частях региона наибольшее число встреч было отмечено в смешанных лесах, а в равнинных районах — в мелколиственных. Для оценки степени привлекательности отдельных типов местообитаний был рассчитан индекс избирательности (Savage, 1931, цит. по: Manly et al., 2002):

$$S = P/L,$$

где P — доля встреч в данном типе местообитаний от общего числа следов во всех местообитаниях, L — доля угодий данного типа в районе исследования.

Значения индекса > 1 ед наблюдаются в случае, если биотоп является предпочитаемым, близок к единице, если используется пропорционально доступности, и < 1, если животные избегают данный тип угодий. Значения индекса S приведены в табл. 5.4. В западной части области темнохвойные леса не используются избирательно, относительно высокая (по сравнению с восточной частью) доля встреч животных в этом типе угодий объясняется его максимальной представленностью. Частота использования болот и смешанных лесов выше их доли от общей площади угодий, поэтому их можно рассматривать здесь как предпочитаемые местообитания. Напротив, мелколиственные леса и открытые угодья (поля) кабаны не используют.

В восточной части Свердловской области к предпочитаемым местообитаниям можно отнести болота и мелколиственные леса. Светлохвойные, смешанные и темнохвойные леса животные используют пропорционально их представленности. Так же, как и в западной части, на востоке области зимой кабаны избегают открытых участков (лугов и полей).

Распределение встреч кабана летом показано на рис. 5.6*б*. Очевидно, что в бесснежный период в первую очередь обнаруживаются следы кормовой активности животных, т. е. порои. Таким образом, картина летнего стациального распределения животных сильно смещена в сторону угодий, где животные находят корм. В случае Свердловской области это открытые местообитания, в первую очередь — сенокосные луга. Заметных различий между западной и восточной частями региона нет — в обоих случаях максимальную активность животных в середине

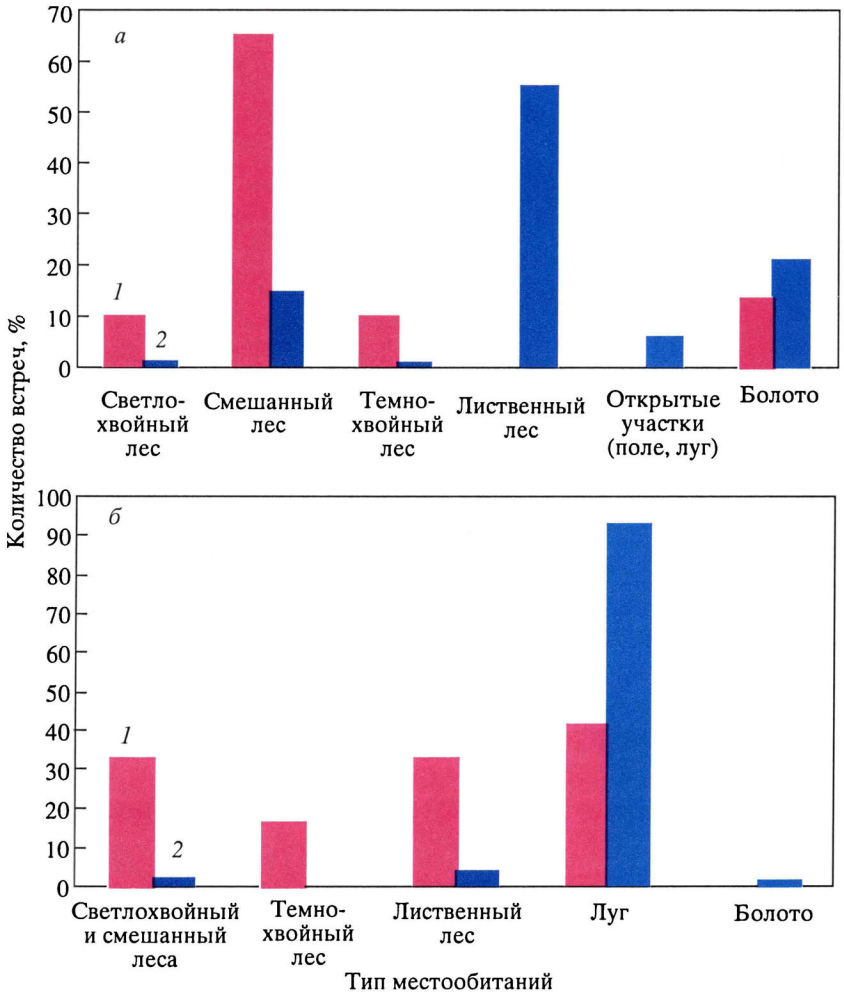


Рис. 5.6. Биотопическое распределение кабана в зимний (*а*, ноябрь—март) и летний (*б*, май—октябрь) периоды в восточной части Среднего Урала (количество встреч от общего числа наблюдений в природной зоне):

1 — горные и предгорные районы; *2* — равнинные районы

Таблица 5.5

Значение индексов избирательности использования (*S*) местообитаний осенью (август—октябрь) на юго-востоке Свердловской области (равнинные районы)

Тип местообитаний	*S*
Смешанные и светлохвойные леса	0,385
Лиственный лес	1,104
Луг	1,229
Сельскохозяйственное поле	1,041
Болото	0,229

лета наблюдали в открытых местообитаниях. Отдельные наблюдения в начале лета были приурочены к мелколиственным (в восточных районах), а также смешанным и темнохвойным (в западных районах) лесам.

Сведения об использовании животными местообитаний осенью (в августе—октябре) получены только для юго-восточных равнинных районов области. Наибольшее количество следов обнаружено в мелколиственных лесах и на сельскохозяйственных полях. Сравнение характера стациального распределения животных с соотношением типов угодий в районах исследования с помощью коэффициента избирательности *S* показывает, что осенью кабаны избегают светлохвойные, смешанные леса и болота, а сельскохозяйственные поля, лиственные леса (березняки, осинники) и луга используются фактически пропорционально их представленности (табл. 5.5).

Занимаемые кабаном стации можно условно подразделить на «кормовые» и «стации укрытия». К последним мы относили типы местообитаний, где обнаруживали лежки животных, к кормовым — биотопы, где обнаруживали следы кормовой деятельности животных.

Стации укрытия кабана в таежной зоне выполняют функции защиты животных от непогоды, хищников, человека. В восточной, равнинной части Свердловской области (Ирбитский округ) зимой и в середине лета мы обнаруживали лежки животных в заболоченных лиственных лесах и на тростниковых болотах, осенью — в сухих лиственных лесах на муравейниках. Размещение лежек в последнем типе угодий, скорее всего, было связано с близостью этих участков к сельскохозяйственным полям. В предгорных районах (центральная часть Свердловской области, Артемовский и Верхнепышминский округа), где отсутствуют большие массивы заболоченных лиственных лесов, лежки кабанов находили в припойменных ельниках. Основной характеристикой стаций укрытия ка-

банов является наличие густой растительности, которая не только защищает от непогоды и затрудняет преследование животных хищниками и человеком, но и служит материалом для постройки «гнезд» (гайн). При обитании кабанов в тростниковых болотах и заболоченных лесах основным материалом для постройки гайн служат ветви деревьев и кустарников, стебли болотной растительности. Устройство кабанами лежек в ельниках и смешанных лесах подробно описано в литературе (Briedermann, 1986; Русаков, 1980; Русаков, Тимофеева, 1984).

Кормовые стации кабана в восточной части Среднего Урала существенно различаются по сезонам, что, видимо, обусловлено изменением доступности отдельных видов корма. Как уже отмечалось выше, в летний период питание кабана связано с луговыми биоценозами, отличающимися между собой по некоторым характеристикам (например, особенностям гидрологического режима), однако весьма сходными по видовому составу растений. Во всех местах обнаружения массовых пороев кабана преобладают злаковые (тимофеевка, мятлик, вейник), различные виды клеверов, мышиный горошек, поповник, лапчатка гусиная. По-видимому, подземные части растений составляют основную часть рациона кабанов в летний период. Для таких типов луговых сообществ, как разнотравные луга, закустаренные сенокосы, поймы рек, характерны высокие запасы почвенных беспозвоночных (Русаков, Тимофеева, 1984), поэтому данные стации могут иметь значение как источник кормов животного происхождения. Нами практически не изучена роль зеленых частей растений в питании кабана. Данные о составе летних кормов, имеющиеся в литературных источниках, в целом подтверждают наибольшую значимость разнотравных лугов как кормовых стаций в летний период (Дормидонтов, 1969; Русаков, Тимофеева, 1984; Тупицына, 1988). Мелколиственные леса летом используются только в качестве «проходного» типа угодий — животные стараются придерживаться лесных массивов и колков при перемещении от стаций укрытия к кормовым участкам.

Осенью резко возрастает связь животных с агроландшафтом, однако в отличие от летнего периода их привлекают не сенокосные угодья, а в основном поля с сельскохозяйственными культурами. Наиболее сильно кабан повреждает овес и горох. Остатки урожая этих культур могут служить объектами питания животных даже на протяжении большей части зимнего периода. Можно сказать, что сельскохозяйственные культуры составляют основу питания кабана осенью, что в целом характерно для

вида на всем протяжении его ареала (Genov,1981; Briedermann, 1986; Włazelko, Łabudzki, 1992). Частота и объем повреждения кабанами полей с сельскохозяйственными культурами в значительной мере обусловлены местоположением полей по отношению к стациям укрытия, которыми осенью, как и в летний период, служат полосы заболоченных лесов невдалеке от сельскохозяйственных полей. Наши наблюдения показывают, что, посещая поля с горохом, кабаны практически никогда не отходят на расстояние более 150—200 м от ближайшего леса, колка или болота, что существенно снижает площадь потрав. Случаев интенсивного посещения ими полей с кормовой кукурузой нами не было отмечено, как и потрав таких культур, как рожь и пшеница. Кормовая активность кабана на полях с неубранной рожью или пшеницей часто бывает связана с разорением ими нор грызунов.

Осенью до установления снежного покрова кабаны также кормятся на скошенных сенокосных лугах. Большинство отмеченных нами осенних пороев на лугах совпадали с участками летней кормовой активности — животные расширяли площадь летних пороев, разрывая дернину от края старой пороечной площадки.

Основными источниками естественных кормов для кабана в зимнее время являются низовые болота и заболоченные лиственные леса. Благодаря относительно слабому промерзанию почвы животные имеют возможность поедать хвощи, корни рогоза и другие болотные растения. Значимость кормов антропогенного происхождения (остатки сельскохозяйственных культур на полях, искусственная подкормка) в зимний период, безусловно, очень высока. Высокое качество таких кормов способно снизить смертность животных, однако наши многочисленные наблюдения и некоторые литературные данные (Мамаев, 1986) свидетельствуют о том, что успех подкормки в значительной мере определяется условиями существования животных в данном районе. Так, в многоснежную зиму 1995/96 г. в Харловском охотничьем хозяйстве (Ирбитский округ Свердловской области) кабаны не посещали выложенную с осени искусственную подкормку, питаясь естественными кормами. Всю зиму семья кабанов с 9 поросятами, несколько подсвинков и секач провели на участке, покрытом заболоченным осиново-березовым лесом. Сходные наблюдения приводит М.П. Павлов (1999) для Кировской области. По-видимому, большая глубина снега и удаленность подкормочных площадок от мест естественной концентрации животных способны снизить успех такого рода биотехнических мероприятий.

По нашему мнению, на Среднем Урале в зимний период пространственное распределение кабанов обусловлено главным образом размещением стаций укрытия. Важность защитных свойств стаций определяется не только возможностью укрывания животных от преследования человеком или хищниками, но и наличием естественных «строительных материалов» для постройки гайн и утепленных лежек, что позволяет животным лучше переносить воздействие низких температур. В целом характер биотопического распределения кабана в западной части Свердловской области достаточно типичен для таежной зоны (Фадеев, 1987; Русаков, 1980; Русаков, Тимофеева, 1984; Тупицына, 1988), а в восточной ее части набор используемых видом стаций сходен с таковым для азиатских популяций вида (Слудский, 1956; Азаров, Деков, 1990; Горелов, 1994).

Необходимо отметить, что подтвердились предположения организаторов интродукции кабана в Свердловской области (Киселев, 1986) о значимости болот как основной экологической ниши вида. К сожалению, такая стенобионтность делает его поголовье весьма зависимым от присутствия этого типа угодий, доступности кормовых ресурсов на болотах, а низкая питательная ценность таких кормов в большинстве случаев определяет необходимость искусственной подкормки животных.

5.5. ВЛИЯНИЕ КОРМОДОБЫВАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАБАНА НА СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Как уже отмечалось, кабан отсутствовал на Среднем Урале с момента формирования растительных сообществ современного типа. Его исчезновение в среднем голоцене во многом было вызвано именно трансформацией экосистем, в частности сменой широколиственных лесов темнохвойными (Алексеева, 1990; Варов, Косинцев, 1996), поэтому внедрение кабана в природные сообщества Среднего Урала, очевидно, не могло не вызвать перестроек в структуре и механизме функционирования данных сообществ. Особое место кабана в трофических цепях лесных экосистем обусловлено в первую очередь спектром кормов и способом добывания пищи — это единственный всеядный представитель копытных животных, причем доля животных кормов в его рационе может быть весьма высока. Основным способом добывания как растительного, так и животного корма для кабана является роющая деятельность (Русаков, Тимофеева, 1984), что определяет различия в ха-

рактере его потребления растительной пищи по сравнению с другими копытными. Доля подземных частей растений в рационе кабана в Белоруссии колеблется в течение года от 50,6% летом до 90,7% зимой (Лебедева, 1956, цит. по: Козло, 1975). Вне зоны широколиственных лесов этот показатель резко возрастает (Слудский, 1956; Дормидонтов, 1969; Русаков, Тимофеева, 1984). Основу животных кормов на большей части ареала вида составляют почвенные беспозвоночные и мелкие грызуны, также добываемые с помощью роющей деятельности (Briedermann, 1986; Genov, 1981; Козло, 1975).

Влияние роющей деятельности кабана на растительный покров в местах его обитания наиболее хорошо изучено. В Западной Европе эту проблему исследовал Л. Бридерманн (Briedermann, 1986). Им было показано в целом положительное влияние кормовой активности кабана на состояние лесных сообществ, в основном за счет увеличения всхожести семян и поедания личинок насекомых-вредителей лесных культур. Работы П.Г. Козло (1975), Л.Г. Емельяновой (1982), О.С. Русакова (1984) и Е.К. Тимофеевой (1980) свидетельствуют о более неоднозначном влиянии кормодобывающей деятельности кабана на состояние растительных сообществ. По данным этих авторов, кормодобывающая деятельность животных может приводить к существенным изменениям в характере растительного покрова на местах пороев и подрыву кормовой базы вида.

Устойчивость растительных сообществ кормовых стаций к воздействию внешних факторов, в данном случае — роющей деятельности, определяется их экологическими характеристиками, главным образом видовым составом и разнообразием травянистой растительности, которые в свою очередь зависят от влажности, освещенности, высоты конкретного участка местности (Bratton, 1975). Оценка воздействия роющей деятельности кабана на состояние растительных сообществ Среднего Урала включала описание различий в интенсивности роющей деятельности животных в разных биотопах и оценку характера изменения травянистого покрова на местах пороев. Анализ роющей активности кабана в спектре его кормовых стаций в бесснежный период сводился к сравнению характеристик отдельных пороев и пороечных площадок[4] (суммарной площади пороев, максимального, минимального и среднего размеров пороя) с рядом показателей,

[4] За пороечную площадку принимали одиночный порой или группу пороев площадью не менее 0,25 м^2 и отстоящий от других пороев не менее чем на 50 м.

Таблица 5.6

Основные характеристики обследованных пороечных площадок

Параметр	Значение		
	среднее	минимальное	максимальное
Суммарная площадь пороев на площадке, м^2	6,14	0,21	42,26
Площадь нарушенной поверхности на одной площадке, м^2:			
средняя	0,56	0,03	11,60
минимальная	0,53	0,02	11,60
максимальная	1,76	0,07	11,60
Расстояние, м^2:			
до леса	30,13	4,8	157,2
до водоема	129,88	9	700
до дороги	7,034	0	51,6

Таблица 5.7

Факторные нагрузки экологических характеристик стаций пороев и показателей интенсивности роющей деятельности на оси главных компонент

Переменная	Фактор 1	Фактор 2
Расстояние:		
до леса	0,447	–0,169
до водоема	–0,211	0,767
до дороги	0,821	–0,136
Площадь пороев:		
суммарная	0,074	0,899
минимальная	0,944	0,120
максимальная	0,681	0,667
средняя	0,951	0,171
Доля объясненной вариации, %	45,5	27,6

описывающих их положение относительно ближайшего убежища (леса, группы деревьев или болота), ближайшего водоема (определяющего гидрорежим стации, а следовательно, и плотность почвы и видовой состав растений), ближайшей дороги (характеризующей степень антропогенной трансформации ландшафта).

Всего было обследовано 27 пороечных площадок (табл. 5.6), а результаты факторного анализа связи рассмотренных параметров приведены в табл. 5.7. Минимальная, максимальная и средняя площади пороев на пороечной площадке были положительно связаны с расстоянием от пороечной площадки до ближай-

шей дороги, прослеживалась также слабая отрицательная зависимость от расстояния до водоема. Суммарная площадь пороев оказалась относительно независимой от данного показателя и связанной с расстоянием до ближайшего водоема.

Учитывая, что расстояние до дороги и водоема влияет на такие показатели, как плотность почвы и видовой состав растений, различия в их влиянии на интенсивность роющей деятельности кабанов могут быть объяснены следующим образом. Основной причиной изменения интенсивности роющей деятельности кабана является динамика кормовых ресурсов — площадь, поврежденная пороями, возрастает в неурожайные годы и в стациях с малым запасом кормов (Briedermann, 1986; Козло, 1975; Дуров, 1970; Емельянова, 1990; и др.). Слаботрансформированные (удаленные от дорог) участки, особенно вблизи водоемов, характеризуются высоким разнообразием растительных и животных кормов (почвенных беспозвоночных), а также меньшей плотностью верхнего слоя почвы, что увеличивает доступность кормов для кабана (Русаков, Тимофеева, 1984). В таких биотопах животные интенсивно осваивают кормовые ресурсы различных участков при средних показателях кормодобывающего «усилия» (минимальной, максимальной и средней площади пороя). С возрастанием расстояния до водоема снижаются, по-видимому, как обилие, так и доступность кормов, что приводит к экстенсивному характеру освоения данных территорий и соответственно увеличению суммарной площади пороев и максимальной площади отдельного пороя в пределах пороечной площадки.

Исследование факторов, регулирующих распределение пороев, выполненное в Италии, (Gallo Orsi et al., 1995), показало существенную связь кормовой активности животных с защитными свойствами биотопов. В нашем случае наблюдалась слабая положительная связь расстояния до ближайшего убежища с минимальной, максимальной и средней площадью пороя, т. е. с величиной «поискового усилия», и практически отсутствие связи данного показателя с суммарной площадью пороев на отдельной пороечной площадке. Такой характер связи кормового поведения кабана с защитными свойствами биотопов может объясняться, по нашему мнению, динамикой запасов и качества кормов, поскольку питательная ценность растений, произрастающих под пологом леса, ниже, чем на лесных полянах и опушках леса, хорошо освещенных солнцем (Томмэ, 1964, цит. по: Русаков, Тимофеева, 1984).

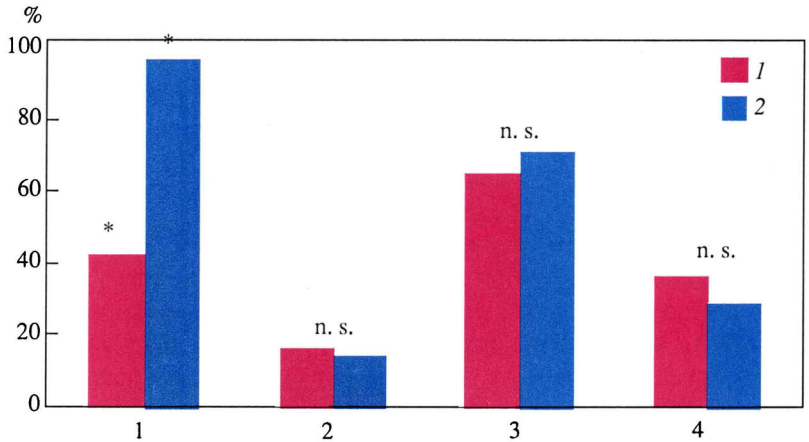


Рис. 5.7. Изменение структуры растительного покрова на однолетних кабаньих пороях (*1* — нарушенные участки) по сравнению с контролем (*2* — ненарушенные участки).

1 — общее проективное покрытие растительности; 2 — общее число видов травянистых растений; 3 — количество общих (для пороя и контроля) видов растений, %: 4 — количество специфичных видов растений (представленных только на порое или на контрольной площадке), %; * — различия статистически достоверны (тест Манна-Уитни, $p < 0,05$), n. s. — различия статистически недостоверны

Оценку изменения состояния растительных сообществ на местах однолетних кабаньих пороев и многолетних пороечных площадках проводили путем сравнения структуры растительного покрова на порое с площадкой размером 0,25 м^2, расположенной в том же биотопе на расстоянии не менее 1 м от пороя. В случае неоднородных условий на ненарушенных участках закладывали несколько контрольных площадок. Для анализа были обобщены данные по 18 площадкам.

Участки однолетних кабаньих пороев характеризуются снижением общего проективного покрытия растительности (рис. 5.7), при этом значительно уменьшаются проективное покрытие и встречаемость таких видов, как *Carum carvi, Trifolium pratense, Ranunculus acris*, а также злаков (*Phleum pratense, Poa pratense* и др.). Напротив, у видов *Leucanthemum vulgare, Stellaria graminea, Taraxacum officinalis, Achillea millefolia, Rynanthus* sp. данные показатели увеличиваются. Общее число видов на пороях возрастает за счет появления *Viola* sp., *Thlaspi arvense, Mathricaria inodora, Ranunculus repens, Trifolium repens, Artemisia vulgaris.*

Характер восстановления растительных сообществ на местах регулярных локальных нарушений, в частности многолетних кабаньих пороечных площадок, обусловлен особенностями исходных почвенно-растительных сообществ (Давыдов, Коробейникова, 1974; Абрамчук, 1980; Лопатин, Абатуров, 1983). На

влажных пойменных лугах (доминирующие виды — таволга шестилепестная, чемерица, сныть обыкновенная) проективное покрытие на нарушенных участках не превышает 10%, их в основном заселяют *Cirsium* sp. и *Plantago major*. На злаковых лугах (доминирующие виды — тимофеевка луговая, ежа сборная, поповник, тмин, тысячелистник, лютик) проективное покрытие на двухлетних пороях, как правило, не ниже 50%. Видовой состав растений в целом сходен с описанным выше для однолетних пороев, однако доля фоновых для исходного сообщества видов в нем значительно выше, чем на местах однолетних пороев.

Таким образом, основными следствиями роющей деятельности кабана являются:

1) изменение видового состава растительности его кормовых стаций в сторону снижения доли видов, характерных для исходных сообществ, и возрастания доли сорных, синантропных и интерстациальных видов;

2) возрастание в ряде случаев видового богатства травянистых растений на местах пороев;

3) снижение проективного покрытия растительности на местах кормежки животных.

Эти выводы весьма сходны с данными других авторов, исследовавших последствия роющей деятельности кабана как в местах его интродукции, так и в пределах исторического ареала. В работе, посвященной влиянию кабана на состояние аборигенной флоры национального парка Грейт Смоки Маунтейнз (США), в частности было показано, что кормодобывающая деятельность животных приводит к снижению проективного покрытия до 2—15%, тогда как на неповрежденных участках оно составляет 80—110%, число видов на местах пороев также снижается (Bratton, 1975). В других работах, выполненных в различных частях Европы (Briedermann, 1986; Welander, 1995), а также нами показано возрастание видового богатства растений в результате роющей деятельности кабана. В частности, Й. Веландер (Welander, 1995) отмечает, что возрастание числа видов является нормальной реакцией сообщества на умеренные внешние нарушения. Он полагает, что реинтродукция кабана в Швеции воссоздает процесс регулярного нарушения сообществ, к которому исторически адаптировалось большинство видов шведской флоры, и поэтому роющая деятельность животных способствует реконструкции естественного состояния растительных сообществ данного региона. Возрастание видового богатства растительных сообществ в камышовых болотах и ольховых лесах юга Швеции, как и в на-

шем случае, было следствием увеличения доли видов, нетипичных для исходных сообществ. Аналогичные тенденции изменения видового состава растений отмечены Л.Г. Емельяновой (1990) в Белоруссии и В.Г. Онипченко и К.А. Голиковым (1996) в Тебердинском заповеднике, но в то же время эти авторы, как и С. Браттон (Bratton, 1975), отмечают снижение видового разнообразия на местах пороев.

По-видимому, расхождение результатов может быть обусловлено следующими причинами:

1. Возраст пороев. Й. Веландер рассматривал все порои независимо от их возраста. Согласно нашим данным, на двухлетних кабаньих пороях представлены как виды, заселившие участки после повреждения исходного почвенно-растительного покрова, так и типичные для биотопа в целом. Аналогичные результаты получены Л.Г. Емельяновой в 1980 и 1990 гг. Подобный смешанный видовой состав растений, очевидно, обусловливает увеличение видового богатства.

2. Характер растительных сообществ. Даже не учитывая серьезные климатические и в целом экологические различия сопоставляемых регионов, можно ожидать различных трендов в восстановлении растительности на местах пороев просто из-за различий рассматриваемых стаций.

Несмотря на различия в видовом богатстве, тенденции к изменению видового состава сообществ и значительному снижению проективного покрытия растительности в результате роющей деятельности кабана по данным всех упомянутых выше авторов, а также согласно исследованиям В.П. Вехника, С.В. Саксонова (1989) и М.Г. и Н.П. Дворниковых (1989), остаются практически неизменными. Следовательно, эти изменения можно считать основным результатом воздействия роющей деятельности кабана на растительные сообщества. Важной чертой влияния роющей деятельности кабана на луговые сообщества Среднего Урала является сходство изменения состояния сообществ с изменениями, наблюдаемыми при устойчивом антропогенном воздействии (сенокошение, выпас скота) (Абрамчук, 1980).

Многие авторы (Гусев, 1988; Козло, 1975; Русаков, Тимофеева, 1984) отмечают, что величина воздействия кабана на растительные сообщества зависит от плотности населения животных. В Свердловской области, с учетом относительно небольшого спектра кормовых стаций, влияние этого фактора носит, безусловно, значимый характер.

Глава 6 ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ КОПЫТНЫХ

Популяции копытных млекопитающих, помимо естественных факторов регуляции численности, среди которых традиционно принято выделять как наиболее значимые запасы кормов и хищников, испытывают на себе значительное влияние таких антропогенных факторов, как охота и трансформация местообитаний. Мы уделили больше внимания антропогенным факторам, поскольку именно они, по нашему мнению, оказывают наиболее существенное воздействие на популяции копытных млекопитающих.

6.1. ДОБЫЧА. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ДОБЫЧИ

Проблема адекватности структуры выборки структуре популяции у копытных многократно обсуждалась в литературе. Исследователи признают факт искажения структуры выборки из-за преимущественного вылова животных того или иного пола или возрастного класса (Бутурлин, 1934; Язан, 1967, 1975; Юргенсон, 1968; Глушков, 1975, 1982; Тимофеева, 1974; Верещагин, Русаков, 1979; и др.). Большинство исследователей считает, что взрослые животные у копытных млекопитающих при отсутствии отдельных квот на добычу молодых и взрослых добываются избирательно. При анализе избирательности добычи по полу общепринятой точкой зрения является признание преимущественной добычи самцов, по крайней мере для одного вида — лося. Некоторые авторы (Briedermann, 1986; Червонный, 1980; Простаков, 1996) указывают на возможную избирательную добычу самцов при отстреле кабана. Преимущественное изъятие представителей одной внутрипопуляционной группы должно рано или поздно приводить к превалированию других, в частности отмеченная выше преимущественная добыча самцов в популяциях лося и кабана рано или поздно должна стать причиной повышения в популяции доли самок.

Исследователи, занимавшиеся оценкой соотношения полов у лося, показывают весьма противоречивую картину динамики.

В период, охваченный исследованиями (1950—1970-е годы), на значительной части ареала вида в соотношении полов как в выборке, так и в популяции не произошло существенного сдвига в пользу самок. И только примеры крайнего выражения избирательной добычи одного из полов (законодательный запрет добычи самок, практиковавшийся в ряде стран, в том числе и в России в начале XX в.) приводят к резкому превалированию другого пола в популяции. Е.К. Тимофеева (1974), анализируя такие случаи, отмечает, что подобные меры могут весьма быстро исказить структуру популяции в пользу самок (до соотношений 1:2,4; 1:3 и даже 1:9), что в свою очередь при отсутствии ярко выраженной склонности к полигамии у лося приводит к снижению репродуктивного потенциала и деградации популяции. Сравнивая современные данные о соотношении полов в добыче (55,5% самцов) и по визуальным наблюдениям (52,1% самцов, 1960-е годы, Ленинградская обл.), она приходит к заключению о преимущественной добыче самцов, а анализируя материалы других авторов, делает вывод о том, что преобладание самцов в популяции наблюдается только на части ареала вида.

По данным В.Н. Большакова и Б.С. Кубанцева (1984), в популяции лося преобладали самки, однако различия в соотношении полов в основном не превышали 1,5-кратного порога (доля самок не более 60%). По литературным данным, проанализированным Н.Л. Лебедевой (1986), самки среди взрослых животных преобладали в 5 случаях из 9. В.Д. Херувимов (1969) отмечает, что преобладание самок в популяции лося в Тамбовской области фиксируется как по данным визуальных встреч, так и по результатам сплошного отстрела.

На основании приведенных выше материалов можно заключить, что преимущественный отстрел самцов у лося не приводил к существенному искажению структуры популяции. Некоторое превалирование самцов у эмбрионов (в среднем 53—54% с колебаниями от 46 до 58% — Тимофеева, 1974; Верещагин, Русаков, 1979) компенсировалось преимущественной добычей взрослых самцов, а при существовавшей в те годы сравнительно невысокой интенсивности промысла приводило к относительно небольшому преобладанию самок в популяции.

Соотношение полов в популяциях европейской и сибирской косуль также сдвинуто в пользу самок. На большей части европейской территории России доля самок колеблется от 54 до 68% (Гептнер и др., 1961). Согласно данным Т. Рандвеера (1989), в Эстонии этот показатель равен 64,5%, а в Дании соотношение сам-

цов и самок составляет 1:2 (Strandgaard, 1972, цит. по: Филонов, 1993). Преобладание самцов среди взрослых животных было отмечено только в популяции косули в Швеции (Borg, 1970, цит. по: Филонов, 1993).

Ситуация в популяциях сибирской косули практически идентична таковой для европейской. Данные о соотношении полов у косули Ильменского заповедника (Южный Урал) говорят о том, что начиная с середины 40-х годов там преобладали самки (Ушков, 1947; Аверин, 1949), к концу 60-х годов их доля составляла 69% (Дворников, 1984). В Хинганском заповеднике (Дальний Восток России) доли самцов и самок составляли соответственно 45 и 55% (Дарман, 1986). Аналогичные сведения по Западному Забайкалью (Южная Сибирь) приводит М.Н. Смирнов (1978). В подтверждение тенденции к преобладанию самок в популяциях косули следует отметить, что данные, приводимые А.А. Данилкиным (1992), говорят о том, что независимо от плотности населения животных доля самок в популяциях всегда равна или выше доли самцов.

Соотношение полов в популяциях кабана в Европе и на европейской части России близко к 1:1 (Briedermann, 1986; Простаков, 1996) или наблюдается преобладание самцов (Иванова, 1980; Ватолин, 1980). Анализ промысловых выборок, выполненный указанными авторами, показал безусловное преобладание в них самцов (соотношение полов чаще всего не менее 2:1). Изучая многолетнюю динамику соотношения полов в природе и промысловых выборках, Н.Н. Простаков (1996) обнаружил повышенную долю самцов в добыче по сравнению с долей особей данного пола в популяции, что позволило автору сделать заключение об избирательной добыче самцов. К аналогичному выводу пришел и Л. Бридерман (Briedermann, 1986), сравнивая соотношение полов среди отловленных и отстрелянных животных. Однако О.С. Русаков и Е.К. Тимофеева (1984), проанализировав изменения в соотношении полов в промысловых выборках кабана из северо-западных районов России на разных фазах динамики численности вида, отметили постоянство преобладания в них самцов и отсутствие сдвига в пользу самок. На основании этого они предположили, что преобладание самцов вообще характерно для популяций кабана, существующих вблизи северной границы видового ареала, и преобладание этого пола в выборке не свидетельствует о его избирательной добыче.

Далее рассмотрим ситуацию с добычей копытных в Свердловской области (Korytin et al., 2000; Корытин и др., 2002; Bolshakov et al., 2003).

Таблица 6.1

Количество животных, информация о добыче которых использована в работе

Вид	Сезон добычи, гг.									
	1983/84	1984/85	1985/86	1988/89	1990/91	1991/92	1992/93	1993/94	1994/95	1995/96
Лось	>2000	>2000	>2000	1897	—	—	2823	2799	1689	1213
Кабан	—	—	—	—	289	—	255	358	261	260
Косуля	—	—	—	—	—	565	530	593	—	—

Таблица 6.2

Соотношение полов у лося среди добытых взрослых животных в Свердловской области

Показатель	Сезон добычи, гг.							
	1983/84	1984/85	1985/86	1988/89	1992/93	1993/94	1994/95	1995/96
Доля самок в добыче	0,456	0,438	0,427	0,415	0,437	0,438	0,392	0,372
N	>2000	>2000	>2000	1897	2823	2799	1689	1213

Система эксплуатации популяций копытных млекопитающих основана на выдаче индивидуальных или групповых лицензий, которые в советский период подразделялись на «спортивные» и «заготовительные»[5]. До 1996 г. основным управляющим фактором была величина изъятия, которая для всех видов копытных в среднем не превышала 10—15% для лося и косули и 20—30% для кабана от уровня численности. В рассмотренный период законодательные ограничения на добычу животных по полу и возрасту отсутствовали. Для анализа использованы содержащиеся в лицензиях сведения о дате добычи, поле и возрасте животного. Количество проанализированных лицензий приведено в табл. 6.1.

Факт наличия преимущественной добычи одной из структурных групп популяции определяли по методу, предложенному В.С. Смирновым и Н.С. Корытиным (1979). Сущность метода заключается в том, что об отсутствии избирательного вылова будет говорить случайное либо не изменяющееся соотно-

[5] При охоте по заготовительной лицензии охотник был обязан продать мясо добытого животного государственной заготовительной организации, при охоте по спортивной лицензии охотник платил деньги за добычу животного, а мясо мог использовать по своему усмотрению.

шение структурных групп популяции среди добытых в начале, середине и конце сезона охоты, о преимущественной добыче — факт снижения доли какой-либо структурной группы в течение сезона промысла. Наиболее ярко искажение структуры популяции проявляется в выборке, взятой в начале сезона добычи при общем высоком уровне промысловой нагрузки. Основным предположением при таком подходе к анализу будет являться допущение о постоянной величине превышения вероятности добычи животного из избирательно добываемой группы над вероятностью добычи животного из неизбирательно добываемой группы на протяжении всего сезона охоты. Сезон промысла делили на три равные части, но не по хронологическому принципу, а по числу добытых животных в целях выравнивания промысловой нагрузки в течение сезона охоты, а также в связи с разной продолжительностью охотничьих сезонов в разные годы.

Результаты исследований показали, что соотношение полов в добыче лося в Свердловской области также существенно сдвинуто в пользу самцов, что полностью согласуется с материалами многих авторов. Некоторое отличие заключается в том, что доля самок среди добытых взрослых животных (табл. 6.2) за период с 1983 по 1996 г. имела тенденцию к монотонному снижению, несколько нарушенную в сезоны 1992/93 и 1993/94 гг. В целом доля самок в добыче снизилась с 45,6% в сезон 1983/84 г. до 37,2% в сезон 1995/96 г. — за 12-летний период доля самок снизилась на 9%, а соотношение полов изменилось соответственно с 1,19:1 до 1,69:1 в пользу самцов. Достоверность наблюдаемого процесса не вызывает сомнений из-за большого объема проанализированных выборок.

Аналогичный процесс наблюдается и в популяции кабана, возможно, только его интенсивность еще выше, чем в популяции лося. Начиная с 1990 г. за шесть промысловых сезонов доля самок среди добытых животных снизилась с 37,4% в первый год до 25,8% в сезон 1995/96 г., или на 11% (табл. 6.3). Отсюда возникает вопрос, действительно ли мы наблюдаем процесс снижения доли взрослых самок в популяции либо низкая доля самок в выборках является артефактом, вызванным избирательной добычей самцов.

Рассмотрим, как изменяется доля самок в добыче в течение промыслового сезона. Напомним, что отсутствие каких-либо изменений либо случайные колебания доли самок будут свидетельствовать об отсутствии избирательной добычи, а сниже-

Таблица 6.3

Соотношение полов у кабана среди добытых взрослых животных в Свердловской области

Показатель	Сезон добычи, гг.				
	1990/91	1992/93	1993/94	1994/95	1995/96
Доля самок в добыче	0,374	0,345	0,3	0,28	0,258
N	289	255	358	261	260

ние доли самок в добыче указывать на избирательный вылов последних.

На рис. 6.1*а*, показано изменение доли самок лося в добыче в начале, середине и конце промыслового сезона. Как видим, на протяжении всех пяти промысловых сезонов наблюдается незначительное, но отчетливое снижение доли самок к концу сезона охоты. Эти результаты в целом оказались идентичными полученным ранее при несколько ином способе обработки материала (Погодин, Корытин, 1997). Практически такие же данные получены нами при анализе материалов из соседнего региона — Пермской области.

Достаточно отчетливая картина снижения доли самок наблюдается и в популяции косули (рис. 6.1*б*). Тенденция снижения доли самок к концу сезона в течение трех охотничьих сезонов бесспорно свидетельствует об их избирательной добыче. Слабый наклон кривых говорит о низкой интенсивности добычи животных.

Более противоречивая ситуация характерна для кабана (рис. 6.1*в*). В первый сезон анализируемого периода наблюдается повышение доли самок к концу охотничьего сезона, что определенно указывает на преимущественную добычу самцов. Во второй сезон доля самок оказывается практически постоянной на протяжении всего периода. Три последующих сезона охоты демонстрируют отчетливое снижение доли самок в выборке к концу периода.

Таким образом, из рассмотренных трех видов копытных млекопитающих у двух, обитающих на территории Свердловской области, а именно у лося и косули, мы наблюдаем бесспорную картину снижения доли самок в добыче на протяжении промыслового сезона. Анализ материалов лицензий, выданных на добычу кабана, показал, что из рассмотренных пяти сезонов охоты в течение трех также наблюдается снижение доли самок к концу сезона и только в одном отмечено снижение доли самцов.

Полученные результаты позволяют сделать вывод об избирательной добыче самок в популяциях копытных млекопитающих на территории Свердловской области. Незначительное сни-

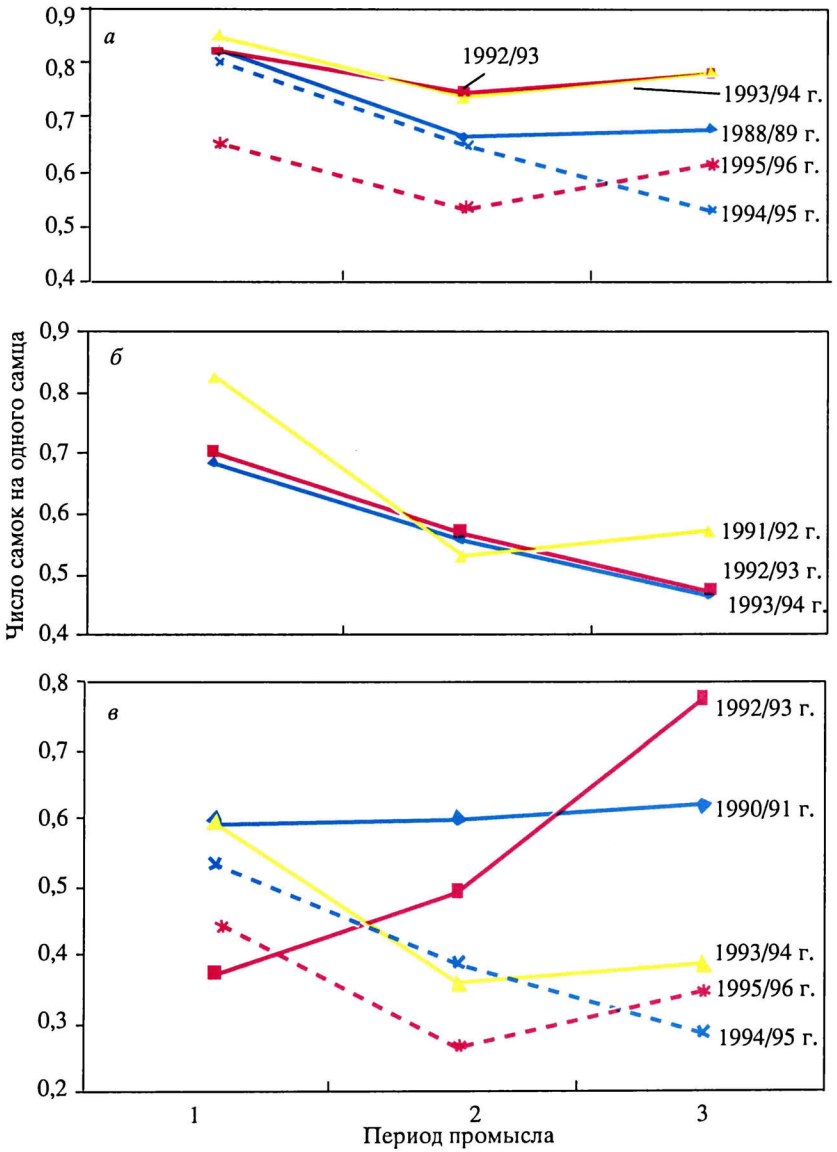


Рис. 6.1. Изменение соотношения полов среди добытых лосей (*а*), косуль (*б*) и кабанов (*в*) в течение сезона охоты (см. пояснения в тексте)

жение доли самок к концу сезона промысла свидетельствует о низкой величине избирательности добычи. Иными словами, превышение вероятности добычи самки в случае избирательного вылова над вероятностью добычи самки при неизбирательной элиминации в нашем случае невелико (по сравнению, скажем, с подобными процессами, протекающими в популяциях хищных млекопитающих; см. Смирнов, Корытин, 1979), и последствия этого процесса могут сказаться только спустя годы. Этому также способствует общая относительно низкая интенсивность изъятия копытных, которая, скажем, для лося составляла в Свердловской области в среднем не более 10—15%.

Анализ результатов исследований соотношения полов у лося в 1960-е — 1970-е годы показывает, что в тот период, скорее всего, избирательно добывались самцы. На снижение доли самцов к концу сезона промысла указывали О.С. Русаков (1982) и В.М. Глушков (1985). Видимо, на процесс формирования выборки влияет большой набор факторов, и итоговый результат будет зависеть от их соотношения.

Все факторы, оказывающие воздействие на процесс формирования выборки, можно объединить в три большие группы. В первую группу, следуя за В.С. Смирновым и Н.С. Корытиным (1979), включим факторы естественного характера. К ним могут относиться различия в осторожности животных разного пола, длине суточного наследа и др. Так, немногочисленные опубликованные материалы (Тимофеева, 1974; Никулин, 1978) свидетельствуют о несколько большей длине суточного хода у взрослых самцов лося. Н.М. Гордиюк (1993, 1994) на большом материале показал, что в условиях заповедника суточный ход самок почти вдвое больше, чем у самцов. Е.С. Канаков (1985) обнаружил существенную разницу в стациальных предпочтениях половых групп: соотношение полов среди лосей, обитавших в сосновых лесах, было сдвинуто в пользу самцов, а среди лосей, обитавших в лиственных лесах, больше было самок.

Для косули также показано различие в поведении самцов и самок. Ряд авторов (Flint, Krzywinsky, Turner, 1978: цит. по Тимофеева, 1984; San Jose et al., 1997) констатирует бóльшую подвижность самцов по сравнению с самками в период гона и в зимний период и бóльшую склонность самцов к ведению одиночного образа жизни. А.А. Воронин (1980) приводит данные о том, что длина суточного хода группы кабанов, состоящей из взрослых самок, подсвинков и яловых самок, составляет 10—12 км, в то время как суточный ход взрослых самцов не превышает 4,2 км

вместе с жировкой. В случае беспокойства длина перехода группы возрастает до 15—20 км, тогда как самец отходит только на 1—2 км, а затем возвращается на старый участок.

Таким образом, для всех проанализированных видов характерны связанные с полом различия в подвижности и биотопическом распределении, которые могут определять разную вероятность добычи самца или самки в ходе охоты.

Во вторую группу факторов мы объединяем способы охоты, которые могут приводить к преимущественному вылову той или иной структурной группы. Так, при охоте на вабу добываются почти исключительно самцы. Охота с собакой приводит к преимущественной добыче самок как у лося, так и у кабана (Слудский, 1956; Русаков, Тимофеева, 1984; Загузов, 1988; Варнаков, 1988; Смирнов, 1994, цит. по: Данилкин, 1998), особенно если с самкой находятся молодые. На облавных охотах чаще отстреливают самок (Данилкин, 1998). В.М. Глушков (1982) приводит данные свидетельствующие о том, что самок лося добывают больше при использовании всех основных способов охоты: окладом, с подхода и лайкой.

К третьей группе факторов относим прямое преднамеренное предпочтение охотника к добыче той или иной структурной группы. Это касается в первую очередь трофейной охоты. Кроме того, эффекты такого типа проявляются при анализе результатов добычи копытных по так называемым «спортивным» и «заготовительным» лицензиям.

Различное сочетание факторов в каждом конкретном случае будет определять соотношение полов в выборке. Н.К. Верещагин и О.С. Русаков (1979) показали, что при добыче лося в спортивных целях соотношение полов сдвинуто в пользу самок (57,4%), а при добыче по заготовительным лицензиям доля самок составляет только 39,8%. Аналогичные материалы эти авторы приводят и для кабана. По нашим данным (табл. 6.4), на-

Таблица 6.4

Соотношение полов у лосей, добытых в спортивных целях и для мясозаготовок

Сезон промысла	Число проанализированных лицензий	Доля самок в добыче	
		по спортивным лицензиям	по заготовительным лицензиям
1993/94 г.	2686	51,2	40,0
1994/95 г.	1720	40,7	36,0

блюдается сходная картина. И хотя полученные нами различия не так выражены, как у Н.К. Верещагина и О.С. Русакова, общая тенденция остается той же: по заготовительным лицензиям добывается больше самцов, по спортивным — относительно больше самок.

Однако более детальное рассмотрение соотношения полов в добыче по периодам промысла показало (рис. 6.2) что число самок лося на одного самца, добытых по заготовительным лицензиям, в 1993/94 г. осталось примерно тем же как в начале сезона, так и в конце. В 1994/95 г. эта величина несколько снизилась к концу сезона охоты. Динамика соотношения полов среди лосей, добытых по спортивным лицензиям, демонстрирует значительное снижение доли самок от начала сезона к его концу (рис. 6.2*б*). Причем в 1994/95 г. в начале сезона добывалось в среднем по 2,5 самки на одного самца, а в конце сезона охоты по спортивным лицензиям не было добыто ни одной самки. Полученный результат свидетельствует о сильно выраженной преднамеренной добыче самок при охоте на лося по спортивным лицензиям.

Аналогичный анализ данных по кабану нам удалось провести только по одному сезону охоты — 1990/91 г.: доля самцов среди кабанов, добытых по заготовительным лицензиям, оказалась равной 67,5%, по спортивным — несколько ниже, а именно 58,9%. В течение сезона промысла доля самок, добытых по спортивным лицензиям, снижалась (рис. 6.3*а*), а по заготовительным увеличивалась, соответственно снижалась доля самцов (рис. 6.3*б*). Следует отметить, что начиная с сезона 1993/94 г. для охоты на кабана выдавались только спортивные лицензии, что, видимо, и определило ярко выраженную преимущественную добычу самок в эти сезоны.

Таким образом, результаты проведенных исследований позволяют считать, что снижение доли самок среди добытых лосей и кабанов в Свердловской области с 1983 по 1996 г. и с 1990 по 1996 г. не является артефактом и действительно имеет место. Происходит это в результате общей слабо выраженной преимущественной добычи самок. Преимущественная добыча этого пола характерна также и для популяции косуль. Постепенное накопление дефицита самок у лося началось, по-видимому, раньше рассмотренного периода. Вполне возможно, что на части территории области соотношение полов в популяции лося сдвинуто в пользу самцов еще сильнее, чем наблюдаемое по промысловой выборке. Несомненно, что длительное, многолетнее накопление дефицита самок в популяции

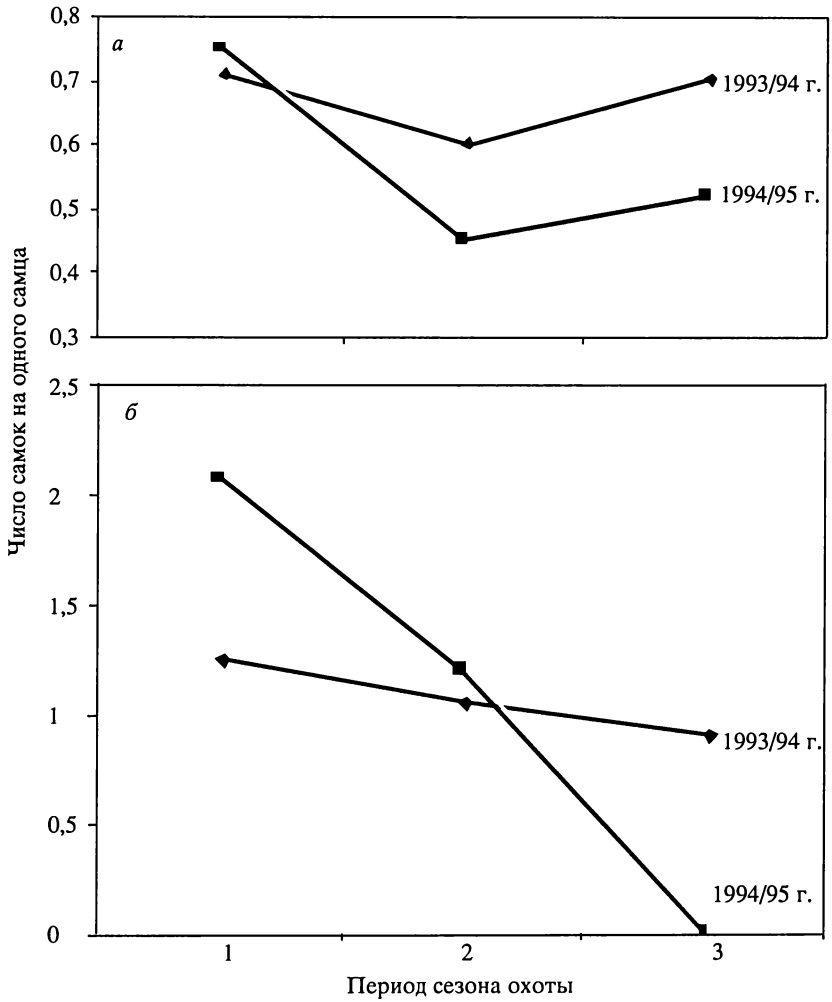


Рис. 6.2. Изменение соотношения полов в течение сезона охоты среди лосей, добытых по заготовительным (*а*) и спортивным (*б*) лицензиям

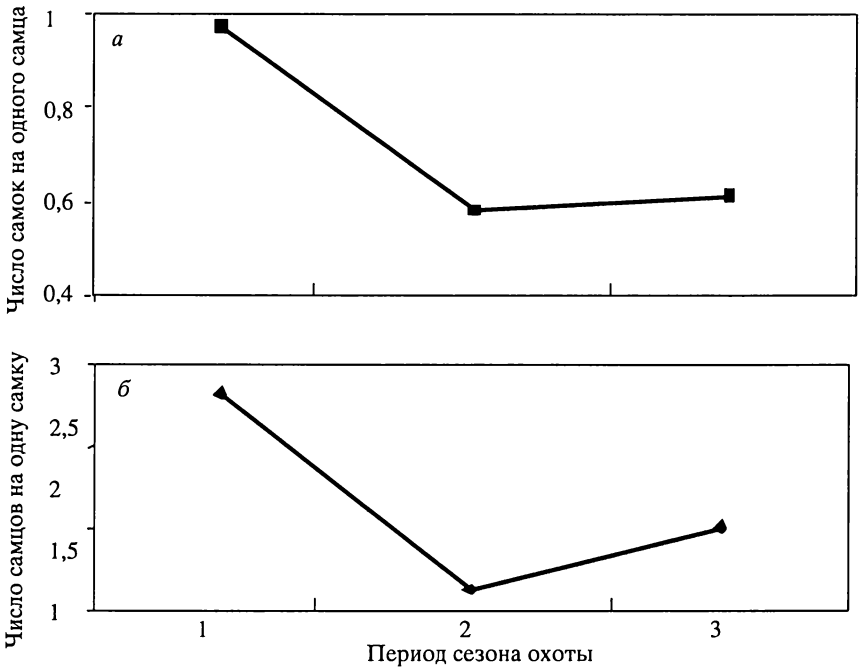


Рис. 6.3. Изменение соотношения полов в течение сезона промысла 1990/91 г. среди кабанов, добытых по спортивным (*а*) и заготовительным (*б*) лицензиям

лося стало одной из причин снижения численности этого вида в Свердловской области в последние годы.

Несколько противоречивым представляется тот факт, что избирательная добыча самок косули в начале 1990-х годов сочеталась с быстрым ростом численности популяции в данный период. Мы полагаем, что причина этого состоит, во-первых, в низкой доле изъятия животных из популяции, а во-вторых, в том, что репродуктивный потенциал популяции мог восстанавливаться за счет косуль, мигрировавших в пограничные районы Свердловской области из лесостепной зоны, где плотность населения косули была и остается очень высокой.

Отсутствие полной синхронности изменения доли самок в добыче у кабана в течение пяти рассмотренных сезонов охоты определяется, видимо, различным соотношением выданных спортивных и заготовительных лицензий. Так, начиная с сезона 1993/94 г., когда на кабана стали выдавать только спортивные лицензии, мы наблюдаем отчетливое снижение доли самок. В сезон 1990/91 гг., когда в общей выборке соотношение

полов оставалось постоянным (см. рис. 6.1, *в*), доля самок среди добытых по спортивным лицензиям также снижалась (см. рис. 6.3, *а*), а среди добытых по заготовительным лицензиям снижалась доля самцов (см. рис. 6.3, *б*). При этом доля реализованных заготовительных лицензий в этот сезон составляла 68% от всех выданных.

Таким образом, можно уверенно полагать, что формирование структуры выборки при добыче копытных определяется соотношением числа выданных спортивных и заготовительных лицензий. Доля спортивных лицензий всегда была ниже доли заготовительных, и этим объясняется достаточно слабое проявление преимущественной добычи самок. Вполне вероятно, что в регионах, где доля заготовительных лицензий была подавляющей, общий эффект воздействия мог выражаться в преимущественной добыче самцов. Представляется необходимым отметить, что формирование структуры выборки при добыче копытных происходит практически исключительно под воздействием **преднамеренного** выбора охотника в отличие от других групп охотничьих животных, при добыче которых нет прямого контакта либо внешние различия между структурными группами популяции не столь ярки.

Важно также отметить, что эффект относительно небольшой избирательности добычи самок усиливается наблюдаемой для всех видов копытных тенденцией к повышенному прессу охоты на взрослых животных. Совокупный эффект такого воздействия приводит к общему снижению репродуктивного потенциала популяций лося, кабана и косули, что особенно существенно для последних двух видов в связи с относительно низкой плотностью их населения вблизи северной границы ареала.

6.2. СТРУКТУРА СМЕРТНОСТИ КОПЫТНЫХ

Изучению структуры смертности копытных по найденным останкам погибших животных посвящено значительное число публикаций (см., например, Данилкин, 1999). Результаты исследований свидетельствуют о том, что основными факторами гибели копытных являются браконьерство и хищничество. На большом количестве обработанного материала (Перовский, 1988; Глушков и др., 1989) показано, что в среднем для России в 1980-х годах вклад этих факторов в относительную смертность лося составлял приблизительно по 30% от общей непро-

мысловой смертности. В последние годы уровень браконьерства во многих регионах России заметно вырос, причем как в охотничьих хозяйствах, так и на охраняемых территориях. По материалам Н.М. Гордиюка (2002), относительная смертность лося от браконьерства в Башкирском заповеднике составляет 56,5%, тогда как от всех хищников — 20,3%, а от волка — лишь 11,6%. Хищничество волка, рыси и бродячих собак характеризуется выраженной избирательностью в зависимости от вида жертвы: среди лосей, добытых волками, повышена доля сеголетков (Fuller, Keith, 1980; Peterson, 1984), а среди взрослых — самок (Собанский, 1976; Peterson et al., 1984), хотя имеется и противоположная точка зрения (например, Fuller, Keith, 1980). Большинство авторов указывает, что волк добывает преимущественно взрослых самцов, в то время как рысь — в основном самок и сеголеток, а бродячие собаки — главным образом молодняк (см. обзор: Данилкин, Блузма, 1992).

Структура смертности оценена нами по результатам анкетирования охоткорреспондентов, осуществлявшегося совместно с Управлением охотничьего хозяйства Свердловской области в 1998—2003 гг. (Корытин и др., 2007). В анкетах регистрировали случаи обнаружения павших животных. По возможности устанавливали причину смерти, пол и примерный возраст. Анкетный материал может содержать в себе значительное количество как случайных, так и систематических ошибок, что особенно сильно может сказываться на результате при малом объеме выборок. Однако авторы отдают себе отчет в том, что в современных условиях другие альтернативные способы сбора подобного материала практически неосуществимы. Помимо общей оценки распределения относительной смертности и избирательности хищничества, определяли динамику изменения роли разных факторов относительной смертности во времени.

Всего за 5 лет зарегистрировано 1456 случаев гибели лося, косули и кабана. Распределение найденных останков по причинам гибели в целом за весь период приведено в табл. 6.5.

Браконьерство оказалось основным, или ведущим, фактором относительной смертности у всех трех видов копытных. На втором месте по величине воздействия у лося и косули стоит хищничество. Основным хищником лося является волк (18,8%), медведь добывает значительно меньше (2,6%). Основным хищником кабана также является волк (16,4%), косули — рысь (19,0%), на втором месте стоят бродячие собаки (9,8%), доля волка минимальна — 5,7%. Третьим существенным фактором смертности у кабана и косули оказалось истощение, в массе характерное для многоснежных зим.

Таблица 6.5

Распределение найденных останков копытных в зависимости от причины гибели, %

Вид	Браконьерство	Волк	Медведь	Рысь	Собака	Хищники
Лось	53,0	18,8	2,6	0,0	0,0	4,6
Косуля	24,3	5,7	0,0	19,0	9,8	4,5
Кабан	29,5	16,4	0,0	0,0	0,0	0,8

Вид	Ранение	Травма	Утонул	Истощение	Неизвестна	*n*
Лось	4,0	3,6	2,4	2,2	8,8	581
Косуля	2,3	2,0	0,0	18,5	13,9	753
Кабан	1,6	0,0	0,8	30,3	18,9	122

Рассмотрим далее изменение факторов смертности во времени. Доля браконьерской добычи увеличилась за анализируемый период у всех видов. В начале периода в результате браконьерской добычи погибало 34,3% лосей, в конце — уже 63,8% (табл. 6.6).

У косули — 17,4% и 43,1% соответственно (табл. 6.7). Для кабана тенденция роста браконьерской добычи проявляется не столь отчетливо из-за малочисленности материала. Отметим, что именно в этот период в области действовала специальная программа по сохранению численности копытных.

Динамика добычи жертвы основными хищниками — волком и рысью — относительно стабильна в течение всего периода исследования — в среднем по 19% лосей у волка и косуль у рыси ежегодно. Этого нельзя сказать о хищничестве бродячих собак, роль которых в смертности косули существенно возросла к концу периода (так же как и роль браконьерства) — с 8—10% до 16—18% и стала сопоставимой со смертностью от основного хищника. К концу рассматриваемого периода смертность от браконьерства превышала у лося втрое, а у косули вдвое смертность от основного хищника.

Многоснежные зимы 1998 и 1999 гг. существенно изменили структуру смертности у кабана и косули: более 20% косуль и около 30% найденных павшими кабанов погибали в этот период от истощения. Структура смертности разных функциональных групп популяций лося и косули приведена в табл. 6.8 и 6.9.

Доля сеголеток лося и косули оказалась наименьшей в добыче браконьеров, волк добывает их несколько больше — 23,2% у лося и 32,3% у косули. При этом браконьеры добывают больше самцов лося как среди сеголеток, так и среди взрослых, а волк —

Таблица 6.6

Динамика изменения факторов относительной смертности лося по годам, %

Год	Браконьерство	Волк	Медведь	Хищник*	Ранение	Травма	Утонул	Истощение	Неизвестна	*n*
1998	34,3	21,9	5,1	13,9	2,2	0,7	4,4	8,8	8,8	137
1999	55,0	16,8	2,0	2,5	5,4	5,0	2,0	0,0	11,4	202
2001	63,7	15,4	2,2	3,3	2,2	3,3	0,0	1,1	8,8	91
2002	57,7	19,7	1,4	0,0	8,5	2,8	4,2	0,0	5,6	71
2003	63,8	21,3	1,3	0,0	1,3	6,3	1,3	0,0	5,0	80

*Ближе не определен.

Таблица 6.7

Динамика изменения факторов относительной смертности косули по годам, %

Год	Браконьерство	Волк	Рысь	Собаки	Хищник	Ранение	Травма	Истощениел	Неизвестна	*n*
1998	17,4	6,8	14,4	10,0	4,1	2,4	2,4	22,6	20,0	340
1999	26,2	7,5	23,8	7,5	5,6	0,0	2,0	22,6	4,8	252
2001	36,9	0,0	20,0	7,7	4,6	3,1	0,0	6,2	21,5	65
2002	26,7	0,0	22,2	15,6	6,7	15,6	2,2	2,2	8,9	45
2003	43,1	2,0	21,6	17,6	0,0	0,0	2,0	0,0	13,7	51

Таблица 6.8

Доля сеголеток лося и косули, найденных павшими от разных причин, %

Причина гибели	Лось		Косуля	
	n	Количеств сеголеток, %	*n*	Количество сеголеток, %
Браконьерство	263	18,3	69	27,5
Волк	95	23,2	31	32,3
Медведь	12	0,0	—	—
Рысь	—	—	110	42,7
Собака	—	—	42	66,7
Истощение	13	58,0	74	0,6

примерно в равной пропорции. Отметим, что добычей медведя в нашем случае становились исключительно взрослые лоси с некоторым превалированием самок, хотя число зарегистрированных случаев хищничества медведя невелико (всего 10).

Косулю добывают три хищника — волк, рысь и собака. При этом отчетливо прослеживается зависимость размера жертвы от размера хищника. Доля сеголеток косули в добыче волка мини-

Таблица 6.9

Доля самцов лося и косули среди погибших от разных причин, %

Причина гибели	Лось				Косуля			
	доля среди сеголеток	*n*	доля среди взрослых	*n*	доля среди сеголеток	*n*	доля среди взрослых	*n*
Браконьерство	61,1	18	57,5	174	50,0	14	46,7	45
Волк	50,0	12	50,0	64	33,6	6	73,7	19
Медведь	0,0	0	40,0	10	—	—	—	—
Рысь	—	—	—	—	50,0	36	50,0	54
Собака	—	—	—	—	52,4	21	38,5	13
Истощение	50	2	60,0	5	45,0	33	32,0	19

мальна. Рысь и собака добывают больше сеголетков — соответственно 42,7 и 66,7%. Рысь добывает самцов и самок косули в равной пропорции. Собаки из взрослых животных чаще добывают самок, в то время как волк — самцов. Волк может легко добыть как взрослого самца, так и взрослую самку косули и при этом предпочитает более крупную жертву. Собаки испытывают явные трудности и стремятся добыть более слабую жертву. От истощения чаще погибают сеголетки (по 60% у лося и косули).Среди взрослых косуль от истощения чаще гибнут самки (см. табл. 6.9).

Итак, свыше 70% непромысловой смертности у лося определяется двумя причинами — браконьерской добычей (53%) и хищничеством волка (18,8%), около 80% у косули — хищничеством (суммарно рысь, собака и волк — 34,5%), браконьерской добычей (24,3%) и истощением (18,5%), примерно 60% у кабана — браконьерской добычей (29,5%) и истощением (30,3%). Уровень смертности от браконьерства в начале 2000-х годов существенно вырос по сравнению с концом 1990-х. В настоящее время нелегальная охота является основным фактором смертности в популяции лося и одним из основных — в популяциях кабана и косули.

Попытаемся далее рассмотреть изменение факторов смертности в пространстве. Характер изменений факторов относительной смертности лося в регионах оказался различным (табл. 6.10). Доля браконьерской добычи существенно различается по регионам — от 37% в северо-восточном до 67,5% в юго-восточном. Интересно, что доля погибших от ранений прямо пропорционально связана с относительной величиной браконьерской добычи (R^2 = 0,54). Доля основного хищника — волка —

Таблица 6.10

Динамика изменения факторов смертности лося (в долях) в регионах области

Регион	Браконьерство	Волк	Медведь	Хищники	Ранение
Северо-западный	0,589	0,238	0,030	0,018	0,024
Северо-восточный	0,370	0,283	0,054	0,022	0,000
Центральный	0,569	0,105	0,007	0,020	0,085
Юго-восточный	0,675	0,145	0,000	0,000	0,060
Юго-западный	0,381	0,179	0,048	0,226	0,012

Регион	Травма	Утонул	Истощение	Неизвестна	*n*
Северо-западный	0,030	0,006	0,000	0,065	168
Северо-восточный	0,033	0,043	0,043	0,152	92
Центральный	0,065	0,039	0,033	0,078	153
Юго-восточный	0,000	0,000	0,036	0,084	83
Юго-западный	0,036	0,036	0,000	0,083	84

также существенно колеблется: от 10,5% в центральной части области до 28,3% на северо-востоке.

Относительная величина браконьерской добычи существенно связана с плотностью сельского населения в регионах ($R^2 = 0,29$). Доля волка в смертности лося совершенно не связана со средней плотностью самого лося в рассматриваемый период, но в определенной степени прямо пропорционально связана с плотностью населения волка в регионе ($R^2 = 0,31$).

Наиболее высокая связь доли волка в смертности лося прослеживается с соотношением численности лося и волка в регионе ($R^2 = 0,45$; $r = 0,67$): чем меньше лосей приходится на одного волка, тем выше доля волка в смертности лося, т. е. тем больше интенсивность воздействия волка на популяцию лося. Так, на северо-востоке области плотность волка составляет 0,037 ос/1000 га, соотношение лось/волк минимально и равно 35,5, а доля волка в смертности лося максимальна и составляет 28% (см. табл. 6.10). В юго-восточном регионе плотность волка ниже более чем вдвое (0,016), соотношение лось/волк составляет 108,2, доля волка в смертности лося равна 14,5%.

Интересно, что доли нелегальной добычи и хищничества волка изменяются обратно пропорционально и достоверно ($R^2 = 0,72$). Вероятно, подобная связь вызвана тем, что браконьерство наиболее сильно развито в районах с высокой плотностью сельского населения и в этих же районах (юго-восточный и центральный регионы) ведется интенсивная борьба с волком.

Структура относительной смертности, определенная по найденным останкам павших животных, может характеризовать мощность, степень проявления того или иного фактора смертности в сравнении с другими. Но по структуре относительной смертности нельзя судить об абсолютных размерах гибели животных, так как в двух разных регионах со сходной структурой относительной смертности они могут различаться и будут зависеть от коэффициента удельной смертности. Разработанная нами методика (Корытин, 2003, 2008) позволяет преобразовать показатели относительной смертности и оценить реальную, абсолютную гибель от разных факторов, в том числе от волка и браконьеров.

6.3. ОЦЕНКА АБСОЛЮТНЫХ РАЗМЕРОВ ГИБЕЛИ ЛОСЯ

Лось — крупное животное и это дает уникальную возможность по найденным останкам павших зверей с той или иной степенью точности определить причину гибели. Анализируя работы по оценке структуры и относительной величины смертности лося (Перовский, 1988, 2003; Глушков, Пиминов, Пономарев, 1989, Филонов, Калецкая, 1982; Филонов, 1989; Гордиюк, 1980; Верещагин, Русаков, 1979; Троицкий, 1974; Херувимов, 1969; Жирнов, Метельский, 1965; Лихачев, 1965; Глушков, 1988; Байдавлетов, 1989 и др., см. обзор: Данилкин, 1999), можно определить степень мощности факторов смертности, выделить главные и второстепенные, хотя по этим данным нельзя определенно сказать, сколько всего, в абсолютном выражении, погибает лосей по той или иной причине. Знание размеров гибели лося в абсолютном выражении будет способствовать решению многих неясных сейчас вопросов, в частности определению уровня нелегальной добычи, потерь популяции лося от хищничества волка и др.

Отношения в системе «лось — волк» изучены достаточно подробно. Существует обширная литература, характеризующая спектры питания и рационы хищника (см. обзор: Волк, 1985), во многих работах рассматриваются причины гибели копытных по найденным останкам. Имеются также публикации, в которых по соотношению численности хищника и жертвы делается вывод об относительной роли хищника на той или иной фазе численности. Есть работы, демонстрирующие ярко выраженную избирательность потребляемых жертв (молодые и старые животные). Существуют теоретические модели, согласно которым хищник не может оказывать подавляющего влияния на численность

Таблица 6.11

Сравнение основных популяционных параметров и значений абсолютной гибели лося в сезоны 1988/89 и 1995/96 гг.

Параметр	Сезон	
	1988/89 г.	1995/96 г.
Численность лося, шт.	21 000	19 600
*Удельная выживаемость**	*0,76*	*0,70*
Прирост численности, %	*14,5*	*26,7*
Легальная добыча, шт.	2848	1266
Численность волка, шт.	500	900
Добыто лосей волком всего, шт.	*472*	*1027*
Удельная добыча на одного волка, шт.	*0,94*	*1,14*
Соотношение численностей лось/волк, шт.	*41,6*	*21,8*
Добыто лосей браконьерами, шт.	*1540*	*3353*
Количество добытых браконьерами лосей на одного официального, шт.	*0,54*	*2,65*

* Курсивом выделены расчетные показатели.

жертвы. К сожалению, ни одно из перечисленных направлений исследований не дает относительно корректного ответа о фактическом численном воздействии волка на популяцию жертвы в целом. Экспертные оценки могут различаться на порядок и, как справедливо замечает А.А. Данилкин (2004), зависят от мировоззрения и профессии автора.

Оценка размеров абсолютной гибели лося получена путем сопоставления удельной выживаемости (смертности) животных с распределением причин относительной смертности, численностью и приростом численности копытных млекопитающих. Все материалы, необходимые для оценки абсолютных размеров хищничества волка либо медведя, получены на основе выборочных данных и содержат ошибку. Мы не знаем способа расчета суммарной ошибки, оценивающей достоверность оценки абсолютной смертности лося. Тем не менее считаем необходимым привести их здесь так как они, вероятно, являются первыми в своем роде, рассчитанными таким способом. Структура относительной смертности лося в Свердловской области рассмотрена нами в предыдущем разделе. Все основные популяционные параметры и величина абсолютной смертности лося приведены в табл. 6.11. Для примера взяты два сезона со сходной численностью лося.

Из табл. 6.11 видно, что в сезон 1988/89 г. при общей численности лося приблизительно 21 тыс. браконьерами было добыто

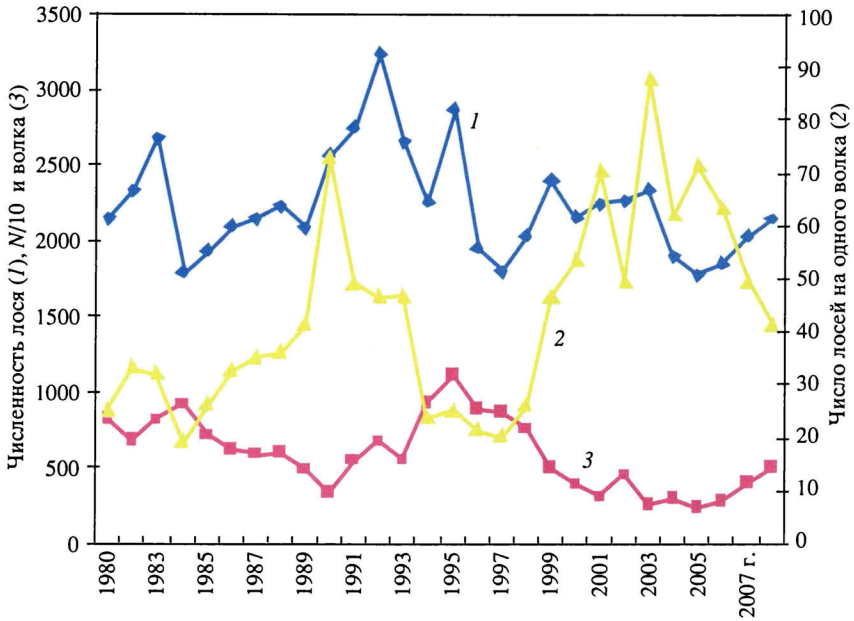


Рис. 6.4. Динамика численности лося и волка и соотношение численностей лось/волк в Свердловской области

1540 лосей, а в сезон 1995/96 г. при общей численности 19,5 тыс. браконьеры добыли 3300 лосей, или более чем в два раза больше. Отметим, что волки добывают более чем втрое меньше лосей, чем браконьеры. В результате хищничества волка погибает 2—5% лосей от послепромысловой численности, а один волк добывает примерно одного лося в год. Причем при снижении соотношения численностей лось/волк вдвое удельная добыча волка возрастает всего лишь на 21%. Эти результаты говорят о том, что даже при соотношении численностей лось/волк 20:1 волк не может оказывать подавляющего влияния на численность лося. Естественно, результаты двух лет не дают пока серьезных оснований говорить о достоверности выводов, к тому же и сам расчет абсолютной гибели достаточно сложен. Во всяком случае при соотношении 30:1 (Данилкин, 2006) можно уверенно говорить о том, что значимое влияние волка отсутствует, а при соотношениях, какие А.А. Данилкин приводит для некоторых областей европейской части России (вплоть до 3:1), естественно, воздействие волка будет огромным.

На рис. 6.4 показано изменение численности лося и волка в Свердловской области и их соотношение. Как видим, числен-

ность волка несколько запаздывает за изменениями численности лося. Так, первый пик численности лося был достигнут в 1983 г., а волка — в 1984 г., следующий пик пришелся на 1992 г. и 1995 г. соответственно. Иными словами, волк не оказывает значительного влияния на численность лося. С другой стороны, соотношение лось/волк оказалось минимальным (на уровне 20:1) именно в периоды депрессии численности лося.

Полученная нами оценка доли добываемых волком лосей в 2—5% случаев согласуется с прямыми наблюдениями за успешностью охоты волков на острове Айл-Ройал. В первом случае успешность охоты равнялась 4,6% (Mech, 1970, цит. по: Волк, 1985), во втором — 2% (Peterson, 1977, цит. по: Волк, 1985). Годовая потребность волка в пище оценена на основании массы содержимого желудков приблизительно в 500—800 кг (Волк, 1985). Доля лося в рационе волка значительно колеблется в работах разных авторов, а также в зависимости от региона. Приблизительно ее можно оценить в среднем в 30—50%. Учитывая, что средняя масса туши лося равна 200—250 кг, наша оценка удельного потребления в 1—1,2 лося в год (2—5% от общей численности лося) не противоречит исследованиям других авторов.

Сведения из литературных источников о распределении найденных останков лося в зависимости от причины гибели показывают, что на территориях заповедников, где в явном виде отсутствует такой фактор смертности, как браконьерство (или может отсутствовать теоретически), относительная доля волка (при отсутствии других видов крупных жертв) может возрастать до 85% (по материалам публикаций К.П. Филонова). Ориентировочные расчеты, сделанные для такого случая, дают оценку удельной добычи волка, равную приблизительно 3—4 лосям в год.

Данные об абсолютной смертности лося на Среднем Урале свидетельствуют о том, что браконьеры добывают примерно втрое больше лосей, чем волк. Причем уровень браконьерства по отношению к легальной добыче в последние годы рос с большой скоростью. Если в 1988/89 г. на одного легально добытого лося приходилось 0,54 добытого браконьерами, в 1995/96 г. — 2,65, то в дальнейшем рост уровня браконьерства продолжался в течение нескольких лет, в начале нового века это соотношение по приблизительным оценкам составило 9:1. Следовательно, необходимо резко усилить борьбу с браконьерством, как основным фактором смертности копытных, а в целом пересмотреть общую стратегию управления ресурсами копытных.

6.4. МОЗАИЧНОСТЬ УГОДИЙ

Роль бета-разнообразия местообитаний в пространственном распределении лося рассмотрена в главе 2.

Количественная оценка воздействия мозаичности на пространственное распределение описана в литературе для кабана и косули. Так, для лесов Прибалтики показано (Блузма, 1975), что при уменьшении площади сплошных лесных массивов плотность населения косули увеличивается (табл. 6.12). Точно такой же подход был использован при оценке эффекта экотона и мозаичности на плотность населения кабана (Янулайтис, Падайга, 1985). Корреляция между плотностью населения и площадью лесных массивов оказалась равной –0,92, причем рост плотности населения кабана идет нелинейно по мере уменьшения площади массива.

Увеличение мозаичности угодий позволяет животным переживать более суровые условия зимовки и селиться за пределами критических климатических условий. Так, Г.М. Ельский (1975) отмечает, что в Красноярском крае с появлением вырубок косуля начала зимовать в районах, где средняя глубина снежного покрова приближается или даже превышает критический уровень в 50 см. При этом опушки (граница между лесом и вырубкой) стали основным местом жировок. Звери не отходят далее 50—60 м от границы леса в глубь вырубки, причем интенсивность использования подроста в таких местах достигает 90—100%, в то время как в центральной части вырубки не превышает 35%.

В Свердловской области плотность населения кабана и косули также больше в мозаичных биотопах. С повышением мозаичности плотность населения видов возрастает нелинейно (рис. 6.5), т. е. с

Таблица 6.12

Относительная плотность населения косули в лесах разной площади (по: Блузма, 1975)

Год	Фаза	Площадь лесного массива, га				
		до 100	100—500	500—1000	1000—5000	более 5000
1960	Интенсивный рост	2,8	1,4	1	0,7	0,4
1965	Замедление роста	2,3	1,4	0,9	0,7	0,6
1968	Пик численности	2,9	1,6	0,9	0,6	0,5
1971	Депрессия численности	3	1,5	0,9	0,6	0,3

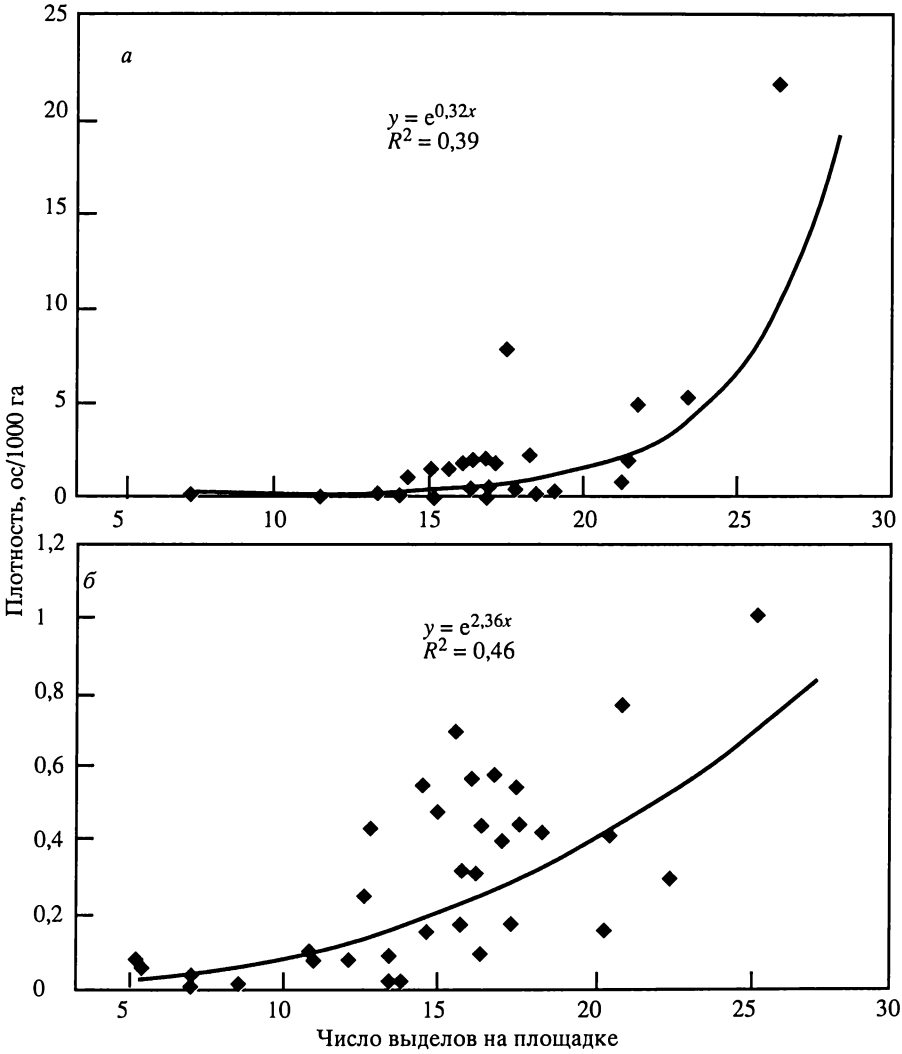


Рис. 6.5. Зависимость изменения плотности населения косули (*а*) и кабана (*б*) от мозаичности угодий.

Точки — административные округа Свердловской области

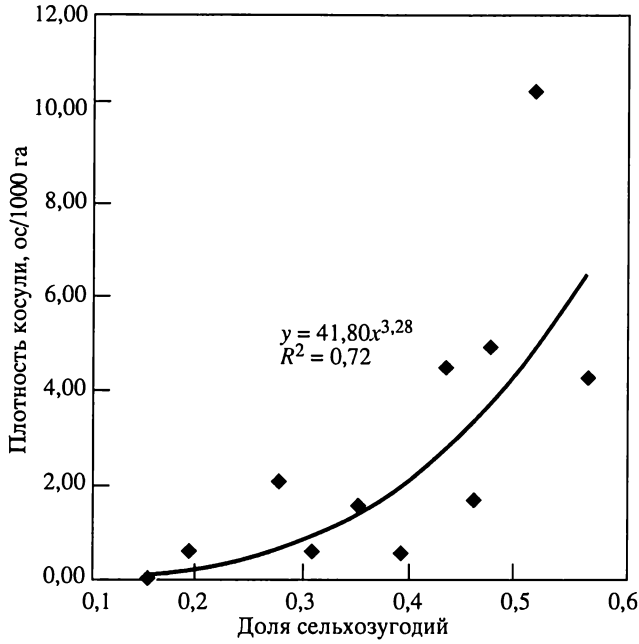


Рис. 6.6. Зависимость плотности населения косули от доли сельскохозяйственных угодий в административном округе (юго-восточный регион Свердловской области)

большей скоростью, чем растет мозаичность. Необходимо отметить, что мозаичность угодий возрастает с севера на юг, в этом же направлении сопряженно изменяется и ряд таких биотических и абиотических факторов, как, например, доля лиственных пород в растительном покрове, доля сельскохозяйственных угодий, глубина снежного покрова и др. Вполне вероятно, что эти два вида реагируют не только на увеличение мозаичности угодий, но и на ряд других факторов. Юго-восточный регион, где плотность населения кабана и косули максимальна в области, включает 12 административных округов. В этом регионе плотность населения косули изменяется в том числе и в зависимости от доли открытых угодий в административном округе (рис. 6.6). Коэффициент корреляции между долей полей в административном округе и плотностью населения косули оказался равным 0,85 ($p < 0{,}01$), причем увеличение плотности идет нелинейно по мере роста доли открытых угодий (Bolshakov, Korytin, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние 150 лет на Урале, и в частности на Среднем Урале, произошли существенные изменения в распространении и численности копытных млекопитающих. Численность многочисленного в XIX в. северного оленя настолько сократилась, что он оказался занесенным в региональную Красную книгу. Ареал северного оленя простирался до Южного Урала и почти полностью захватывал территорию современной Свердловской области. В настоящее время южнее Свердловской области олень полностью отсутствует, а в пределах области обитает в виде отдельных небольших очагов.

В середине и второй половине XIX в. лось был достаточно многочисленным видом, в начале XX в. его численность сократилась, и ее восстановление началось в 50-х годах XX в. В XIX в. лось отсутствовал в юго-восточной части области и далее к югу, в северной части Курганской области. В настоящее время вид полностью заселил эту территорию, и его плотность здесь относительно высока.

Во времена Л. П. Сабанеева на юго-востоке области также отсутствовала и косуля. Он упоминает, что на восток косуля еще «заходит в Камышловские леса», но далее ее нет; нет косули и в Шадринском уезде. Сейчас юго-восток области — регион с наивысшей плотностью населения косули. В Курганской области (в том числе и в бывшем Шадринском уезде) современная плотность косули — самая высокая на всей восточной половине Урала.

Кабан исчез с территории Среднего Урала не позднее 4—2 тыс. лет назад. Естественная экспансия вида на Средний Урал началась в конце 60-х — начале 70-х годов XX в. и совпала с беспрецедентным расширением ареала вида в европейской части России. В конце 1970-х годов проводились массовые мероприятия по интродукции (реинтродукции?) кабана в Свердловской области, без которых кабан вряд ли смог самостоятельно заселить ту часть области, где обитает сейчас.

Изменения ареалов коснулись и представителей других отря-

дов млекопитающих: сократились ареалы соболя, росомахи, аборигенного бобра и др. Сокращение ареалов одних видов и расширение других традиционно связывают с прямым преследованием со стороны человека и антропогенным преобразованием среды обитания. Это уже достаточно давняя тема научных исследований (Формозов, 1937, 1959; Кириков, 1966), однако результаты работ практически не принимаются во внимание обществом. Численность населения человека и соответственно преобразование среды обитания животных происходят нелинейно и с высокой скоростью, что может повлечь за собой еще более существенные изменения за более короткие сроки.

Совершенно очевидно, что преобразование среды обитания необходимо осуществлять более продуманно, чтобы сохранить хотя бы на отдельных участках суши те виды, которые наиболее ярко реагируют на изменение среды сокращением численности и ареала. Существующей системы заповедания отдельных небольших участков суши явно недостаточно для того, чтобы сохранить крупные виды млекопитающих (например, северного оленя на Урале). Необходима разработка нового подхода на региональном уровне, в котором развитие общества и техногенез сочетались бы со щадящим воздействием на окружающую среду.

Очевидно также, что необходимо продолжать и развивать исследования в области изучения воздействия изменяющейся среды обитания на популяции уязвимых видов, в первую очередь на виды, испытывающие прямое воздействие человека в виде охоты и промысла. Эти виды подвергаются наибольшему риску уничтожения.

Разработанная нами методика оценки мозаичности угодий на больших территориях позволила получить зависимости изменения плотности населения копытных млекопитающих от бета-разнообразия местообитаний. Вероятно, антропогенные преобразования угодий уже настолько велики, что при существующей плотности копытных такие факторы, как запасы кормов и тип растительности, уходят на второй план, а определяющими становятся другие характеристики биотопов. В этой связи представляется актуальным детальное исследование фактора мозаичности и его роль в распределении по территории других видов млекопитающих (по крайней мере, охотничьих). В дальнейшем этот параметр было бы целесообразным использовать при бонитировке охотничьих угодий в методике охотустройства.

Методика оценки размеров абсолютной гибели крупных млекопитающих, в частности лося, позволила прояснить некото-

рые особенности экологии этого вида, кроме того, с достаточной определенностью показать роль браконьерства в снижении численности лося в середине 1990-х годов. Для качественного управления популяциями крупных видов млекопитающих, в частности копытных, совершенно недостаточно одного параметра — весенней численности. Если мы хотим хотя бы немного приблизиться к скандинавскому уровню ведения хозяйства по лосю, необходим пересмотр системы управления, внедрение системы слежения за плодовитостью, смертностью и рядом других популяционных параметров копытных.

СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ РАЙОН

Места обитания северного оленя, хребет Молебный Камень, г. Эквачахль (*фото И. Кузнецовой*)

Горная тундра, северо-восточный отрог хребта Молебный Камень (*фото И. Кузнецовой*)

Главный уральский хребет
(*фото И. Кузнецовой*)

Вырубки на склонах Главного уральского хребта
(*фото И. Кузнецовой*)

Смешанный хвойный лес по берегам оз. Валенторское, северная тайга
(*фото И. Кузнецовой*)

Озеро Большое Княспинское
(*фото И. Кузнецовой*)

Светлохвойный лес, северная тайга
(*фото И. Кузнецовой*)

Северо-восточный регион
(*фото И. Кузнецовой*)

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ РАЙОН

Темнохвойный лес в северной части региона, южная тайга
(*фото И. Кузнецовой*)

Сосняк с подростом ели, южная тайга
(*фото Н. Погодина*)

Сосняк с подростом ели и кедра
(*фото Н. Погодина*)

Взрослый самец косули
(*фото А. Гурина*)

Наброды косули
(*фото Н. Погодина*)

ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ РАЙОН

Сырой мелколиственный лес, подзона предлесостепных сосново-березовых лесов (*фото Н. Погодина*)

Сосняк лишайниковый, подзона южной тайги (*фото Н. Корытина*)

Кабаньи наброды
(*фото Н. Погодина*)

«Гайно» кабана
(*фото Н. Погодина*)

Порои кабана
(*фото Н. Корытина*)

Место приема кабаном «грязевых ванн»
(*фото Н. Корытина*)

След кабана
(*фото Н. Корытина*)

Лежка косули
(*фото Н. Погодина*)

Молодой самец косули
(*фото А. Гурина*)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А.В. Луга лесостепного Зауралья, их продуктивность и пути рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 27 с.

Аверин Ю.В. Экология косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall) в Ильменском заповеднике // Тр. Ильменского заповедника, 1949. Вып. 4. С. 9—62.

Азаров В.И., Деков В.М. Дикие копытные Тюменской области и задачи их рациональной эксплуатации // Ресурсы животного мира Сибири. Звери и птицы. Новосибирск, 1990. С. 184.

Алексеева Л.И. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие). М.: Наука, 1990. С. 59—60.

Байдавлетов Р.Ж. Влияние крупных хищников на популяцию лося в Казахстане // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1989. Ч. 1. С. 117—118.

Бакланов Б. Кабаны под Тюменью // Охота и охотничье хоз-во, 1986. № 6. С. 11.

Белоусов В.И. Опыт обследования соболиного промысла и промысловой охоты вообще в Чердынском и Верхотурском уездах Пермской губернии. Петроград, 1915. 63 с.

Блузма П.П. Влияние размера отдельных лесов на плотность населения косули // Охотничье хозяйство в интесивном комплексном лесном хозяйстве: Тез. докл. к науч. конф. Каунас—Гиркопис, 1975. С. 44—46.

Большаков В.Н. Звери Урала. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1977. 136 с.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.

Борискин Г.Ф. Суточный ход лосей // Охота и охотничье хозяйство, 1976. № 4. С. 16.

Борискин Г.Ф. Состояние численности лося в Свердловской области // Сборник НТИ ВНИИОЗ. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1977. С. 17—22.

Борискин Г.Ф. Промысел лося в Свердловской области // Охота и охотничье хоз-во, 1978. № 2. С. 23—27.

Борискин Г.Ф. Стадность лосей на Среднем Урале // Млекопитающие Уральских гор: Информ. мат-лы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1979. С. 5—7.

Борискин Г.Ф. Результаты зимних троплений суточного хода лося в Свердловской области // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1980. С. 99—101.

Бромлей Г.Ф. Уссурийский кабан. М.: Наука, 1964. 107 с.

Бутурлин С.А. Лоси. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 68 с.

Бухменов В.П. Миграция лося на Среднем Урале // Копытные фауны СССР.

Экология, морфология, использование и охрана. М.: Наука, 1975. С. 66—67.

Варнаков А.П. Об изменении сроков охоты на кабана // Научно-технический прогресс — в практику перестройки охотничьего хозяйства: Мат-лы науч. конф. М., 1988. С. 100—102.

Варов А.И., Косинцев П.А. Крупные млекопитающие Приуралья в позднем голоцене. Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 110—117.

Ватолин Б.А. Распространение, численность и влияние экологических факторов на кабана в Брянской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 131—132.

Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-Запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное значение). Л.: Наука, 1979. 307 с.

Вехник В.П., Саксонов С.В. Опыт воздействия кабана на фитоценозы каменистой степи Жигулевского заповедника // Экология, морфология, использование диких копытных. М.,1989. С. 192—193.

Винницкий В. Копытные на Урале // Боец-охотник, 1937. № 9. С. 26—28.

Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология / Под ред. Д.И. Бибикова. М.: Наука, 1985. 606 с.

Воронин А.А. Суточная активность кабана на юге Нечерноземья // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 285.

Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. школа, 1961. С. 360.

Глушков В.М. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяции лосей и их размещение // Сборник НТИ ВНИИОЗ. Киров, 1975. Вып. 5(8). С. 40—44.

Глушков В.М. Структура популяции лося Вятской тайги и ее регулирование промыслом // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 127—135.

Глушков В.М. Управление популяциями лося: биологические предпосылки и практические возможности // Управление популяциями диких копытных животных: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1985. С. 5—13.

Глушков В.М. Этолого-экологические аспекты динамики гибели лосей (*A. alces*) в природе // Поведение охотничьих животных. Киров, 1988. С. 46—57.

Глушков В.М., Пиминов В.Н., Пономарев В.П. Зимняя смертность и резервы промысла диких копытных // Управление популяциями диких копытных животных: Сб. науч. тр. Киров, 1989. С. 81—92.

Голишова В., Обртел Р., Кожена И., Данилкин А.А. Питание / Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 124—140.

Гордиюк Н.М. Факторы смертности лося и марала в Башкирском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 140—141.

Гордиюк Н.М. Особенности питания и использования территории лосями разного пола и возраста на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. Т. 98, вып. 3. С. 80—90.

Гордиюк Н.М. Зимняя экология лося на Южном Урале // Вопросы экологии и охраны охотничье-промысловых животных на Южном Урале. Миасс, 1994.— С. 29—42.

Гордиюк Н.М. Взаимоотношения копытных животных и крупных хищников Южного Урала. Миасс: Геотур, 2002. 477 с.

Горелов И.Г. Биология сибирского кабана // РАН СО. Институт цитологии и генетики. Новосибирск, 1994. 82 с.

Гусев А.А. Допустимая плотность населения диких копытных животных и опыт ее поддержания в Центрально-Черноземном заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 114—128.

Давыдов В.А., Коробейникова В.П. Экспериментальное изучение влияния грызунов на луговую растительность // Экология, 1974. № 2. С. 100.

Данилкин А.А. Внутрипопуляционная структура и поведение сибирской косули: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1978. 24 с.

Данилкин А.А. Ареал // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992а. С. 64—86.

Данилкин А.А. Структура популяции // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992б. С. 160—185.

Данилкин А.А. Лось в России: использование ресурсов // Охота и охотничье хоз-во, 1998. № 9. С. 8—11.

Данилкин А.А. Оленьи (Cervidae). М.: Геос, 1999. 552 с.

Данилкин А.А. Кабан: небывалое расселение или восстановление ареала // Докл. РАН, 2001. Т. 30, вып. 2. С. 276 — 279.

Данилкин А.А. Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами). М.: Геос, 2006. 366 с.

Данилкин А.А., Блузма П.П. Численность // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 247—275.

Данилов Д.Н., Русанов Я.С., Рыковский А.С. и др. Основы охотустройства. М.: Лесная пром-сть, 1966. 331 с.

Дарман Ю.А. Биология косули Хинганского заповедника: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1986. 24 с.

Дворников М.Г. Экология и биогеоценотическая роль копытных в Ильменском государственном заповеднике им. В.И. Ленина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984. 25 с.

Дворников М.Г., Дворникова Н.П. О влиянии роющей деятельности кабана на травянистую растительность лесных биогеоценозов Ильменского заповедника // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. Ч. 2. М., 1989. С. 200—201.

Дементьев Г.П. Козуля. М.; Л.: КОИЗ, 1933. С. 14—22.

Демидов Г.И. Дикие козы в Павде // Урал. охотник, 1926. № 3.

Демидов Г.И. Хроника // Сов. охотник, 1940. № 6.

Демидов Г.И. Отчет о состоянии численности соболя и лося в северной части Ивдельского района: Гос. архив Свердл. обл., ф. Р-2413, оп. 1, д. 10а, л. 1—33. Свердловск, 1954.

Дидэ Э. Методы анализа данных. М.: Финансы и статистика, 1985. 356 с.

Дормидонтов Р.В. Опыт и результаты интродукции кабанов в Завидовском заповедно-охотничьем хозяйстве в период 1935—1961 гг. // Труды Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства. Вып. 1. М.: Военное издательство МО СССР, 1969. С. 209—250.

Дробинский О.К. Учет промысловых животных на постоянных маршрутах в феврале 1960 г. // Материалы, справки о работе заповедника «Денежкин Камень». 1960—1961. Гос. архив Свердл. обл., ф. Р-2413, оп. 1, д. 4, л. 1—456.

Дунин В.Ф., Козло П.Г. Лось в Беларуси. Экология и лесохозяйственное значение. Минск: Навука і тэхніка, 1992. 207 с.

Дуров В.Н. Влияние кабана на состояние его кормовых растений в районе Кавказского заповедника // Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 35—36.

Ельский Г.М. Структура лесных угодий и плотность населения диких копытных животных в местах зимовок // Охотничье хозяйство в интесивном комплексном лесном хозяйстве: Тез. докл. науч. конф. Каунас—Гиркопис, 1975. С. 42—43.

Емельянова Л.Г. Влияние кормодобывающей деятельности кабана (*Sus scrofa* L.) на растительный покров // Материалы IV съезда Всесоюзного териологического общества. М., 1982. С. 203—204.

Емельянова Л.Г. Оценка процесса восстановления фитоценозов на пороях кабана в смешанных лесах Белоруссии // Материалы V съезда Всесоюзного териологического общества. Т. 1. М., 1990. С. 277.

Животный мир Прикамья. Пермь, 1989. С. 170—171.

Жирнов Л.В., Метельский А.П. О численности и промысле лосей в Московской области // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. Сб. 2. С. 240—258.

Загузов А.В. О возможностях рациональной эксплуатации лося в среднетаежном Зауралье // Вопросы динамики популяций млекопитающих: Информ. мат-лы. Свердловск, 1988. С. 30—31.

Злобин Б.Д. Подкормка охотничьих животных. М.: Агропромиздат, 1985. 144 с.

Иванова Г.И. Динамика численности кабана в европейской части РСФСР // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 161—162.

Калецкий А.А. Лось // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная промсть, 1978. С. 87—129.

Канаков Е.С. Биологические основы рационального использования ресурсов лося // Управление популяциями диких копытных животных: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1985. С. 14—27.

Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 410 с.

Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 346 с.

Киселев А.А. Кабан на Среднем Урале // Охота и охотничье хоз-во, 1986. № 11. С. 12—14.

Киселев А.А. Косуля на Урале: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск. 1979. 23 с.

Киселев А.А. Распространение и численность косули на Среднем Урале // Охотоведение. Использование и охрана лесных копытных. М.: Лесная промсть, 1976. С. 63—71.

Киселев А.А., Шляпников Л.Д. Запасы зимних кормов лося, косули и зайца-беляка в горных районах Среднего Урала // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Т. 3. Животный мир. Свердловск, 1978. С. 131—134.

Киселев А.А. Косуля Среднего и Южного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор // Сборник научных трудов. Екатеринбург, 1992. С. 150—164.

Клевезаль Г.А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.

Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
Кнорре Е.П. Итоги и перспективы одомашнения лося // Труды Печоро-Илычского гос.зап. Вып. 9. Сыктывкар, 1961. С. 5—113.
Кнорре Е.П. Экология лося // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. 7. Сыктывкар, 1959. С. 5—122.
Козло П.Г. Дикий кабан. Минск: Ураджай, 1975. 224 с.
Козловский А.А. Лесные охотничьи угодья. М.: Лесная пром-сть, 1971. С. 157.
Колесников Б.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
Корытин Н.С. О распространении северного оленя на Среднем и Северном Урале // Экология, 2001. № 1. С. 64—66.
Корытин Н.С. Сравнение оценок возраста и веса лося, получаемых разными способами // Проблемы современного охотоведения: Мат-лы междун. научно-практич. конф. М., 2002а. С. 133—138.
Корытин Н.С. Демографический анализ популяции лося на Среднем Урале // Зоол. журн., 2002б. Т. 81, № 11. С. 1382—1388.
Корытин Н.С. Северный олень в Свердловской области // Северный олень в России. 1982—2002. М., 2003а. С. 135—138.
Корытин Н.С. Оценка абсолютной гибели лося от разных причин // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы VII съезда териологич. об-ва. М., 2003. С. 174.
Корытин Н.С. Лось: причины снижения численности // Охота и охотничье хоз-во, 2008. № 6. С. 1—4.
Корытин Н.С., Большаков В.Н., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Состояние популяций и избирательность добычи копытных млекопитающих на Среднем Урале // Экология, 2002. № 3. С. 193—200.
Корытин Н.С., Киселев А.А., Магомедова М.А и др. О потенциальных возможностях развития оленеводства на Среднем Урале // Ботаника, физиология растений, кормопроизводство: Тез. докл. X1 всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 2. С. 60—61.
Корытин Н.С., Погодин Н.Л. Пространственное размещение лося в Свердловской области и факторы, его определяющие // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат-лы междун. науч.-практич. конф., посвященной 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002а. С. 276—278.
Корытин Н.С., Погодин Н.Л. Опыт мониторинга популяции лося в Свердловской области // Проблемы современного охотоведения: Мат-лы междун. науч.-практич. конф. М., 2002б. С. 125—132.
Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Комплексные исследования взаимоотношений в системе «растительность — хищники — копытные» на примере Среднего Урала // Региональный конкурс РФФИ «Урал» за 2002 г. Свердловская область: Аннотационные отчеты. Екатеринбург, 2003а. С. 335—340.
Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Мозаичность угодий как фактор, определяющий уровень плотности населения копытных // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Мат-лы III междун. симпозиума. Петрозаводск, 2003б. С. 119—122.
Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Оценка роли различных факторов непромысловой смертности копытных на Среднем Урале // Современные

проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат-лы междун. науч.-практич. конф. Киров, 2007. С. 220—221.

Коряков Б.Ф. Отчет о работе по выбору мест для выпуска соболя в средней части Свердловской области. Гос. архив Свердл. обл., ф. Р-2413, оп. 1, д. 1, л. 1—27. Свердловск, 1950.

Коряков Б.Ф. Состояние численности куницы и соболя в Таборинском районе Свердловской области. Гос. архив Свердл. обл., ф. Р-2413, оп. 1, д. 10, л. 1—37. Свердловск, 1954.

Косинцев П.А. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 32—51.

Косинцев П.А. Фауна крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене: Мат-лы исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: «Екатеринбург», 1996. С. 84—109.

Косинцев П.А. Косуля из археологических памятников Урала и Западной Сибири (эпоха бронзы — средневековье) // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 39—43.

Кузьмина Е.И. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971. Т. 49. С. 44—122.

Кузьминых Ю.А. Результаты выпусков кабана в районах Свердловской области // Отчет по хоздоговорной теме / Урал. отд.ВНИИОЗ им. Б.М. Житкова. Свердловск, 1986. 27 с.

Куклин С.А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск: Свердловское обл. изд-во, 1938. 244 с.

Кулагин Н.М. Лоси СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 120 с.

Куражковский Ю.П. К изучению экологии косули в лесных насаждениях засушливых областей // Охрана природы, 1952. Сб. 15. С. 122—126.

Куражковский Ю.П. Об адаптации диких копытных к изменениям ландшафта, созданных деятельностью человека // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 2. С. 188—190.

Лавров Н.П. Географическое распространение, биология и хозяйственное значение козули в СССР // Труды по лесному опытному делу. М.: «Новая деревня», 1929. Вып. 6. С. 49—82.

Лаптев И.П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд. ТГУ, 1958. 196 с.

Лебедева Н.Л. Структура популяции // Биология и использование лося. Обзор исследований. М.: Наука, 1986. С. 106—109.

Лихачев Г.Н. Лоси в Тульских засеках в 1935—1951 гг. // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. Сб. 2. С. 66—79.

Ломанов И.К. Закономерности динамики численности и размещения лося в европейской части России. М.: Изд. ЦНИЛ Охотдепартамента МСХиП РФ, 1995. 60 с.

Лопатин В.Н., Абатуров Б.Д. Теоретический анализ влияния фитофагов на продуктивность растительности // Экология, 1983. № 6. С. 75.

Лопатин В.Н., Росоловский С.В. Демографический анализ и его использование для оценки состояния популяции // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 24—39.

Маланьин А.Г. О влиянии волка на характер гибели лосей в природном комплексе Висимского заповедника // Исследования природы в заповедниках Урала: Информ. мат-лы. Свердловск, 1990. С. 42—44.

Мамаев Ю. Подкормка кабанов: всегда ли она нужна? // Охота и охотничье хоз-во, 1986. № 11. С. 14—16.

Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Вып. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1969. 155 с.

Марков Н.И. Современное состояние популяции кабана в Свердловской области. Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства: Мат-лы науч. конф., посвященной 75-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова. Киров, 1997а. С. 158—159.

Марков Н.И. Динамика численности кабана в Свердловской области и ее связь с климатическими факторами // Экология, 1997б. № 4. С. 305—310.

Марков Н.И., Погодин Н.Л., Корытин Н.С. Сравнительный анализ зимнего питания лося (*Alces alces*) и сибирской косули (*Capreolus capreolus*) на Среднем Урале // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междун. совещ. М., 2007. С. 283.

Матвеев А.С., Бакунин В.А. Промысловые звери и птицы Челябинской области. Челябинск, 1994. 382 с.

Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР (с алгоритмами расчета численности). М., 1990. 51 с.

Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. СПб., 1869. 316 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 403 с.

Нейфельд Н.Д. Многолетние изменения численности и распределения дикого северного оленя в верховьях Печоры // Северный олень в России (1982—2002). М., 2003. С. 125—130.

Непрон Н.А. Анализ состояния популяции дикого северного оленя в Республике Коми // Северный олень в России (1982—2002). М., 2003. С. 119—124.

Никулин В.Ф. Длина суточного хода лосей в верхнем Прикамье // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1978. С. 63.

Никулин В.Ф. Лось Верхнекамья и его роль в лесном и охотничьем хозяйствах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1981. 23 с.

Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1997. 251 с.

Овеснов С.А. Флористическое районирование Земли: Учеб. пос. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2007. 67 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 704 с.

Онипченко В.Г., Голиков К.А. Демутационные смены после пороев кабанов на альпийских лишайниковых пустошах в Тебердинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. Биол, 1996. Т. 101, вып. 4. С. 49—54.

Павлов М.П. Кабан: почему он прижился в Вятской тайге? // Охота и охотничье хоз-во, 1999. № 7. С. 8—11.

Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров, 1974. С. 370—436.

Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государсвта по повелению Санкт-Петербургской академии наук. Спб., 1786 (1770. Ч. 2., кн. 2). 571 с.

Перовский М.Д. Об изменениях ареала дикого северного оленя в СССР // Дикий северный олень в СССР. М., 1975. С. 141—145.

Перовский М.Д. Роль различных факторов в потерях популяций диких копытных животных в РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М., 1988. С. 106—126.

Перовский М.Д. Методы управления популяциями охотничьих животных России. М.: «Лион», 2003. 251 с.

Погодин Н.Л., Корытин Н.С. Избирательность отстрела лося в Свердловской области // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С. 167—175.

Погодин Н.Л. Оценка степени сходства динамики численности лося в различных районах Свердловской области // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург, 1996. С. 173—183.

Полузадов Н.Б. Состояние численности соболя и других пушных зверей в Ивдельском районе: Гос. архив Свердл. обл., ф. Р-2413, оп. 1, д. 25, л. 1—39. Свердловск, 1956.

Прокаев В.И. О теоретических и методических основах некоторых схем физико-географического районирования Урала // Труды МОИП. Отд. географ., М., 1966. Т. XVIII. С. 121—133.

Простаков Н.Н. Копытные животные Центрального Черноземья. Воронеж: Ворон. гос. ун-т, 1996. 373 с.

Ражев Д.И., Косинцев П.А., Улитко А.И. Фауна крупных млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из грота Бобылек (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во «Рифей», 2005. С. 190—211.

Рандвеер Т.Э. Экологические особенности и хозяйственное использование популяции косули (*Capreolus capreolus* L.) в Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Рожков Ю.И., Проняев А.В., Пискунов О.Д. и др. Лось. Популяционно-биологический анализ лицензионной информации // Охотничьи животные России. М., 2001. Вып. 4. 263 с.

Росоловский С.В., Попова Т.В., Приклонский С.Г. и др. Статистический анализ структуры и динамики популяции лося в Окском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 39—63.

Румянцев Г. Всегда ли лось вредит лесу? // Охота и охотничье хоз-во, 1964. № 5. С. 16.

Русаков О.С. Особенности размножения кабана в Северо-западных областях СССР // Копытные фауны СССР(экология, морфология, использование и охрана): Тез. докл. М., 1980. С. 199.

Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан (экология, ресурсы, хозяйственное значение на Северо-Западе СССР). Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 207 с.

Русаков О.С. Региональные особенности промысла диких копытных на Северо-Западе СССР // Млекопитающие СССР:Тезисы докл. III съезда всесоюз. териол. об-ва. М., 1982. Т. 2. С. 247.

Русанов Я.С., Сорокина Л.И. Лес и копытные. М.: Лесная пром-сть, 1984. 126 с.

Рычков П.И. Топография Оренбургская, то-есть обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное коллежским советником императорской Академии наук корреспондентом Петром Рычковым. Ч. 1, 2. СПб., 1762. С. 260—297.

Сабанеев Л.П. Звериный промысел в Уральских горах // Беседа. Журн. ученый, литературный и политический, 1872. Кн. 6. С. 62—108.

Сабанеев Л.П. Позвоночные животные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Изд-во МОИП, 1874. 206 с.

Сабанеев Л.П. Косуля и козлиный промысел в Уральских горах // Природа, 1875. Кн. 4. С. 1—21.

Сабанеев Л.П. Лось и его добывание в Пермской губернии // Природа и охота, 1882. № 10. С. 33—62.

Сабанеев Л.П. Охотничьи звери / Сост. Е.А. Калганов. М.: Физкультура и спорт, 1988. 480 с.

Сабанеев Л.П. Охотничьи звери. М.: Терра, 1992. С. 388—389.

Самигуллин Г. Распределение и численность кабана в Оренбургской области // Материалы V съезда Всесоюзного териологического общества. М., 1990. Т. 3. С. 113.

Словцов И.Я. Позвоночные животные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии // Материалы по изучению флоры и фауны Российской империи. Отд. зоол. М., 1892. Вып. 1. С. 1—18.

Слудский А.А. Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотическое значение, промысел). Алма-Ата: Изд-во АН Каз ССР, 1956. 220 с.

Смирнов К.А. Использование лосем (*Alces alces*) кормовых ресурсов в южной тайге при высокой плотности популяции // Зоол. журн., 1986. Т. 65, вып. 3. С. 436—443.

Смирнов К.А. Роль лося в биоценозах южной тайги. М.: Наука, 1987. 113 с.

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

Смирнов М.Н. Косуля в западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978. 189 с.

Смирнов Н.Г., Бородин А.В., Косинцев П.А. Роль природных и антропогенных факторов в динамике ареалов некоторых млекопитающих Урала // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала: Информ. мат-лы. III. Животный мир. Свердловск, 1978. С. 19—20.

Собанский Г.Г., Сопин Л., Макаров О. Волк на Алтае // Охота и охотничье хоз-во, 1976. № 5. С. 12—14.

Соколов В.Е., Данилкин А.А. Сибирская косуля. М.: Наука, 1981. 144 с.

Сокольский С.М. Дикий северный олень в верховьях Печоры // Дикий северный олень в СССР М.: Сов. Россия, 1975. С. 178—181.

Соломон Г. Зависящие от данных методы кластер-анализа // Классификация и кластер: Тр. науч. семинара. М.: Мир, 1980.

Сыроечковский Е.Е. Северный олень. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.

Тимофеева Е.К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 174 с.

Троицкий Г.А. Численность и промысел лося в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 161—173.

Тупицына Л.Ф. Динамика численности и размещения кабана (*Sus scrofa* L.) в Дарвинском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 128—139.

Туржанский Б.В. Заметки о передвижении диких козуль на Урале (по личным наблюдениям) // Урал. охотник, 1929. № 10. С. 458.

Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. М., 1902. С. 38—40, 398—489.

Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 461 с.

Ушков С.Л. Промысловая фауна Ильменского заповедника // Труды Ильменского заповедника, 1947. Т. 3(1). С. 87—159.

Ушков С.Л. Звери и птицы Ильменского заповедника. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 268 с.

Фадеев Е.В. Динамика численности кабана (*Sus scrofa*) в Европейской России // Зоол. журн., 1973. Т. LII, вып. 8. С. 1214—1219.

Филонов К.П. Лось. М.: Лесная пром-сть, 1983. 248 с.

Фадеев Е.В. Кабан // Охота и охотничье хоз-во, 1987. № 2. С. 10—13.

Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.: Наука, 1989. 253 с.

Филонов К.П. Оценка состояния популяций оленьих. М.: Наука, 1993. 271 с.

Филонов К.П., Калецкая М.Л. Лось и волк в Дарвинском заповеднике // Зоол. журн., 1982. Т. 61, вып. 12. С. 1893—1900.

Формозов А.Н. Об освоении фауны наземных позвоночных и вопросах ее реконструкции. Ч. 1. Изменение фауны человеком // Зоол. журн., 1937. Т. 16, вып. 3. С. 407—422.

Формозов А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП, 1946. 152 с.

Формозов А.Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172—194.

Херувимов В.Д. Лось. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1969. 432 с.

Цалкин В.И. К истории млекопитающих восточноевропейской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963. Т. 68, вып. 2. С. 43—62.

Чащин С.П. О распространении и численности промысловых млекопитающих Пермской области // Охрана природы на Урале. Труды комиссии по охране природы УФАН СССР. Свердловск, 1962. С. 69.

Червонный В.В. Индивидуальный участок обитания кабана зимой // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 216.

Чернявская С.И. Млекопитающие заповедника «Денежкин Камень» // Труды гос. запов. «Денежкин Камень», 1958. Вып. 1. С. 88—105.

Чикишев А.Г. Физико-географическое районирование Урала // Труды МОИП. Отд. географ. М., 1966. Т. XVIII. С. 7—84.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шварц С.С., Павлинин В.Н., Данилов В.Н. Животный мир Урала: Наземные позвоночные. Свердловск: Свердлгиз, 1951. 116 с.

Эверсманн Э.Я. Естественная история Оренбургского края. СПб., 1850. Ч. 2. 255 с.

Юргенсон П.Б. Учет зимнего пребывания лосей в лесных угодьях средней полосы // Ресурсы фауны промысловых зверей СССР и их учет. М., 1963. С. 118—124.

Юргенсон П.Б. Охотничьи звери и птицы (прикладная экология). М.: Лесная пром-сть, 1968. 308 с.

Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесная пром-сть, 1973. 173 с.

Язан Ю.П. Влияние промысла на популяцию лосей // Охота и охотничье хоз-во, 1967. № 10. С. 18—19.

Язан Ю.П. Вес и размеры вятских лосей // Труды Кировского с.-х. ин-та, 1970. Т. 22, вып. 52. С. 194—202.

Язан Ю.П. Охотничьи звери печорской тайги. Киров: Кировск. отд. Волго-Вятского кн. изд-ва, 1972. 383 с.
Язан Ю.П. Некоторые последствия избирательности промысла лосей // Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве: Тез. докл. к науч. конф. Каунас—Гириопис, 1975. С. 136—138.
Янулайтис З.П., Падайга В.И. Управление численностью дикого кабана в Южной Прибалтике // Управление популяциями диких копытных животных. М., 1985. С. 111—122.
Bolshakov V.N., Korytin N.S. Effect of landscape alteration on the dynamics of mammal communities // Beitrage zür Jagd-und Wildforschung / Gesellschaft für Wildtier- und Jagdforschung, 2008. V. 32. P. 251—256.
Bolshakov V.N., Korytin N.S., Markov N.I., Pogodin N.L. Wpliw polowan na structure plciowa populacji losia zamieszkujacej Srodkowy Ural // Los w Polsce. Strategia restytucji. Wierzba k. Popielna, 2003. P. 16—17.
Bratton S.P. The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Grey Beech Forest in the Great Smoky Mountains // Ecology, 1975, Vol. 56. P. 1356—1366.
Briedermann L. Schwarzwild // VEB Deutscher Landwirtschaftverlag. Berlin, 1986. 540 S.
de Vos A.V., Sassani A. Eine study der population des Schwarzwilde (*Sus scrofa*) in dem Mohammad Reza Shah National Park // Zs. Jagdwiss, 1977, Bd 23. S. 113—126.
Flint A.P.F., Krzwinski A. Sex differences in tame budgeting in roe deer during daring the rut // Acta Theriologika, 1997. Vol. 42(3). P. 312—320.
Fuller T.K., Keith L.B. Wolf population dynamics and prey relationships in Northeastern Alberta // J. of Wildlife Management, 1980. Vol. 44, № 3. P. 583—602.
Gallo Orsi U., Macchi A., Perrone A., Durio P. Biometric data and growth rates of a Wild boar population living in Italian Alps // IBEX J. of mountain ecology, 1995. Vol. 3. P. 60—63.
Genov P. Die Verbreitung des Schwarzwildes (*Sus scrofa*) in Eurasien und seine Anpassung an die Nahrungverhaltnisse // Zs. Jagdwiss., 1981. Bd 27. S. 221—231.
Labudsky L., Wlasenko M. Saisonale Dynamik der vom Schwarzwild im Feldbau verursachen Schaden im Forschungsgebiet Zielonka // Zs. Jagdwiss., 1991. Bd 37. S. 250—257.
Leopold A. Game management. New York; London: C. Scribner's Sons, 1933. 481 p.
Korytin N.S. Ocena smiertelnosci populacji losia na terenach Srodkowego Uralu // Los w Polsce. Strategia restytucji. Wierzba k. Popielna, 2003. P. 18.
Korytin N.S., Bolshakov V.N., Markov N.I., Pogodin N.L. The effec of hunting on sex ratio in populations of ungulates in Middle Urals // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung. 2000. Vol. 25. P. 49—61.
Manly B.F.J., McDonald L.L., Thomas D.L. et al. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. Second Edition. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publishers, 2002. P. 10.
Peterson R.O., Woolington J.D., Bailey N. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska // Wildlife Monogr., 1984. Vol. 88. 52 p.
San Jose C., Lovari S., Ferrari N. Grouping in roe deer: on effect of habitat openness or cover distribution // Acta Ther., 1997. Vol. 42(2). P. 235—239.
Skewes-Ramm O. Schwarzwild im Chile. Ph. D. Dissertation Institut for Wildbiologie und Jagdkunde. Goettingen, 1994. P. 195, 197.
Welander J. Are the wild boars a future threat to Swedish flora? // IBEX J. of mountain ecology, 1995. Vol. 3. P. 165—167.
Wlazelko M., Łabudzki L. Über die Nahrungskomponenten und die trophische Stellung des Schwarzwildes im Forschungsgebiet Zielonka // Zs. Jagdwiss., 1992. Vol. 38. S. 81—87.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (*В.Н. Большаков, Н.И. Марков, Н.С. Корытин*) 3

Глава 1. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЛЬЕФА, КЛИМАТА И РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА (*Н.Л. Погодин*) 8

1.1. Рельеф 8
1.2. Климат 10
1.3. Растительность 16

Глава 2. ЛОСЬ (*Н.С. Корытин*) 22

2.1. Размеры и масса тела 30
2.2. Сравнение оценок возраста и массы лося, полученных разными способами 33
2.3. Сезонные миграции 39
2.4. Питание 40
2.5. Мозаичность угодий 51
2.6. Структура популяции, выживаемость, плодовитость 57

Глава 3. СИБИРСКАЯ КОСУЛЯ (*Н.Л. Погодин*) 69

3.1. Распространение и численность 69
3.2. Миграции 76
3.3. Биотопы 77
3.4. Питание 78
3.5. Структура популяции 84

Глава 4. СЕВЕРНЫЙ ОЛЕНЬ (*Н.С. Корытин*) 86

Глава 5. КАБАН (*Н.И. Марков*) 91

5.1. Распространение кабана на Урале в плейстоцене и голоцене . 91
5.2. Заселение кабаном территории Урала во второй половине XX в. 92
5.3. Динамика численности и современное размещение запасов вида на Среднем Урале 97
5.4. Биотопическое распределение и питание 107
5.5. Влияние кормодобывающей деятельности кабана на состояние растительных сообществ 114

Глава 6. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ КОПЫТНЫХ (*Н.С. Корытин, В.Н. Большаков*) 121

6.1. Добыча. Избирательность добычи 121
6.2. Структура смертности копытных 133
6.3. Оценка абсолютных размеров гибели лося 139
6.4. Мозаичность угодий 143

ЗАКЛЮЧЕНИЕ (*В.Н. Большаков, Н.С. Корытин*) 146

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 149

Научное издание

Владимир Николаевич Большаков
Николай Сергеевич Корытин
Николай Ильич Марков
Николай Леонидович Погодин

КОПЫТНЫЕ (MAMMALIA, ARTIODACTYLA)
НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Рекомендовано к изданию
ученым советом Института экологии
растений и животных и НИСО УрО РАН

Редактор *К.И. Ушакова*
Технический редактор *Е.М. Бородулина*
Корректор *Г.Н. Старкова*
Компьютерная верстка *И.И. Глазыриной*

На обложке фото Н. Корытина, А. Гурина

ISBN 978-5-7691-2069-5

9 785769 120695

НИСО № 47(09)—104. Сдано в набор 21.07.09. Подписано в печать 11.08.09.
Формат 60×90 1/16. Бумага типографская. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 10. Уч.-изд. л. 13. Тираж 200 экз. Заказ 188.

Типография «Уральский центр
академического обслуживания».
620219, г. Екатеринбург, ул. Первомайская, 91.