



Professor Anatoly M. Volokh

Doctor of biology sciences

Head of Department of the Ecology and Environmental Protection

Honorary Member of the Union of hunter and fieshermen of Ukraine

Honorary Member of the Union of reseasrch wildlife and hunting of Germany

MAMMALS HUNTED IN STEPPE UKRAINE

Tavria State Agrotechnological University, Melitopol

А. М. ВОЛОХ

ОХОТНИЧЬИ ЗВЕРИ СТЕПНОЙ УКРАИНЫ

В 2-х книгах

Книга первая

1

Херсон ФЛП Гринь Д.С. 2014

УДК 599.742.1: 639.11.16
ББК 233.442.1.767.36
Б 77

Рецензенты

Емельянов И.Г., член-корреспондент НАН Украины, доктор биол. наук, профессор (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, г. Киев)
Писанец Е.М., доктор биол. наук, профессор (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, г. Киев)

Волох А.М.
Б 77 Охотничьи звери Степной Украины: Монография. / А.М. Волох. – Херсон: ФЛП Гринь Д.С., 2014. – 412 с.

ISBN 966-

Ландшафты степной зоны в Украине претерпели сильную трансформацию в XX ст. и сейчас представляют собой совокупность агроценозов с вкраплением водных, водно-болотных и лесных сообществ. Несмотря на это, в них нашлось место для обитания эвритопных и лесных млекопитающих, а также степных реликтов. В книге рассматриваются: особенности формирования современной фауны охотничьих зверей, динамика их ареалов и численности, приводятся результаты изучения экологической и морфологической адаптации аборигенных и адвентивных видов. Особое внимание уделено управлению ресурсами охотничьих зверей и охране их популяций. Книга предназначена для читателей, интересующихся вопросами охраны и рационального использования ресурсов животного мира.

Библиогр. 788 назв. Табл. 87. Илл. 87.

Reviewers

Professor **I.G. Emelyanov**, Corresponding Member of National Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Biological Sciences (National Museum of the Natural History, Kiev)
Professor **E.M. Pysanets**, Doctor of Biological Sciences (National Museum of the Natural History, Kiev)

Volokh A.M.
Б 77 Mammals Hunted in Steppe Ukraine: Monograph. / A.M. Volokh. – Kherson: Grinn D.S., 2014. – 412 p.

ISBN 966-

The landscapes of the steppe zone in Ukraine have suffered from strong transformation in the 20th century and currently are represented as a group of agrocoenoses with occasional inclusions of aquatic, wetland and forest communities. Nevertheless, they are able to support eurytrope and forest mammals as well as steppe relicts. The book discusses the development of the modern fauna of hunted mammals, dynamics of their ranges and abundance, and presents the results of studying ecological and morphological adaptations of indigenous and adventive species. A special attention is paid to population management and conservation of the game animals. The book is intended for readers interested in conservation and sustainable use of wildlife resources.

References 788. Tables 87. Illustr. 87.

Ответственный редактор

© Волох А.М., 2014.
© Издательство «Гринь Д.С.». Оформление, 2014.
ISBN 966-

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	7
ГЛАВА 1 УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ДИКИХ ЖИВОТНЫХ	12
Рельеф и ландшафты	13
Растительность и леса	14
Климат	30
Реки и болота	34
ГЛАВА 2 ФАУНА ОХОТНИЧЬИХ ЗВЕРЕЙ	39
Состояние териофауны в доисторическое время	39
Изменение охотничьей фауны в голоцене	43
Интродукция животных	48
Тенденция развития териофауны	52
ГЛАВА 3 ДИНАМИКА АРЕАЛОВ	55
Изменения ареалов и их причины	57
Грызуны	60
Хищные звери	84
Копытные	106
Зайцеобразные	156
ГЛАВА 4 БИОТОПЫ, УБЕЖИЩА И СООРУЖЕНИЯ ЗВЕРЕЙ	171
Грызуны	172
Хищные звери	181
Парнокопытные	196
Зайцеобразные	213
ГЛАВА 5 РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗРАСТНО-ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ	221
Грызуны	221
Хищные звери	230
Парнокопытные	245
Зайцеобразные	288
ГЛАВА 6 СМЕРТНОСТЬ И ЗАБОЛЕВАНИЯ ДИКИХ ЗВЕРЕЙ	297
Гибель животных от различных причин	298
Паразиты и болезни	326
Влияние хищников на популяции жертв	342
Охота как причина гибели животных	359
Литература	379

CONTENTS

PREFACE	7
CHAPTER 1. HABITATS OF WILD ANIMALS	11
Relief and landscapes	11
Vegetation and forests	12
Climate	25
Rivers and marshes	28
CHAPTER 2. FAUNA OF HUNTED MAMMALS	32
State of mammal fauna in prehistoric times	32
Changes in the hunted fauna in Holocene	35
Introduction of animals	39
Trends in the mammal fauna development	43
CHAPTER 3. DYNAMICS OF RANGES	45
Changes in the ranges and their causes	46
Regularities of the range dynamics	130
CHAPTER 4. BIOTOPES, SHELTERS AND ANIMAL-BUILT STRUCTURES	136
Rodents	136
Predators	144
Even-toed ungulates	156
Lagomorphs	169
CHAPTER 5. REPRODUCTION AND AGE-SEX	
POPULATION STRUCTURE	176
Rodents	176
Predators	183
Even-toed ungulates	195
Lagomorphs	230
CHAPTER 6. MORTALITY AND DISEASES OF WILD MAMMALS	237
Different causes of animal deaths	237
Parasites and diseases	260
Impact of predators on prey populations	272
Hunting as a cause of the animal mortality	285
References	301

*Светлой памяти нашего учителя
Константина Павловича Филонова
посвящается*

ПРЕДИСЛОВИЕ

В конце XIX – начале XX ст. во многих странах из-за неумеренного использования ресурсов животного мира и преобразования мест обитания произошло сокращение ареалов и численности охотничьих зверей. Длительная депрессия популяций крупных грызунов (бобр, байбак), некоторых хищных (барсук, выдра), всех копытных наблюдалась и в Украине, что, впрочем, не привело к обеднению охотничьей териофауны. Более того, на территории страны появились новые виды, а ресурсы некоторых, ранее очень редких животных, в 80-х годах XX ст. достигли пиковых величин.

Особенно существенные изменения произошли на юге Украины. Вследствие почти полной трансформации степных ценозов в агроэкосистемы, а также, благодаря интенсивным работам по созданию искусственных лесов и лесополос, здесь на большой площади сформировались своеобразные лесополевые биоценозы. Существенные преобразования коснулись больших рек и малых степных речек, которые во многих местах были перекрыты плотинами гидроэлектростанций и небольшими земляными дамбами. Несмотря на быструю деградацию природных экосистем, в новых экологических условиях удалось воссоздать популяции зверей, которые здесь обитали в очень давние времена (бобр, белка, барсук, дикий кабан, косуля, лось, благородный олень) или вообще отсутствовали (ондатра, американская норка, енотовидная собака, пятнистый олень, европейские лань и муфлон). Вместе с тем, некоторые из аборигенных видов (степной и лесной хорьки, перевязка, европейская норка) не смогли приспособиться к новым условиям и их ареалы очень сократились. Это свидетельствует о неоднозначности происходящих процессов и о недостаточности наших знаний о механизмах изменения фауны.

Хотя сейчас почти вся территория степной зоны находится под интенсивным влиянием сельскохозяйственного и промышленного производства, ещё недавно здесь обитало около 20% кабанов, 65% ланей, свыше 30% косуль, 30% благородных оленей и около 45% зайцев страны. К сожалению, после обретения Украиной независимости в некогда успешной республике деградировала экономика, что привело к развитию безработицы и обнищанию населения. Кроме того, во многих сферах развилась коррупция, повсеместно усилились преступность и браконьерство, что способствовало сокращению популяций многих охотничьих животных.

При этом биомасса крупных зверей снизилась более чем в 1,5 раза, а добыча сократилась с 11 до 7% от их численности (Природно-ресурсный аспект, 2001).

Изменение политической ситуации в Украине привело к формированию новых отношений в аграрном секторе. При предыдущем государственном устройстве, когда сельскохозяйственным предприятиям планировалось достижение определённых показателей по урожайности агротехнических культур, производству продукции животноводства и т.п., были невозможны самостоятельные действия по увеличению денежных доходов. После получения земли в индивидуальную собственность каждый из новых владельцев попытался достигнуть экономического благосостояния собственным путём. Ещё раньше, из-за появления искусственных тканей и формирования моды на их использование, существенно снизился спрос на шерсть и сократилось значение мирового овцеводства. Кроме того, при разделе имущества между бывшими колхозниками было разрушено большинство ферм и крупных животноводческих комплексов. На фоне импорта в Украину большого количества мяса и мясных продуктов из-за рубежа, это способствовало общему упадку животноводства, а также сделало нецелесообразным выращивание на юге многих кормовых культур (кукуруза, сорго – *Sorghum bicolor*, суданская трава – *S. sudanense*, просо, люцерна, эспарцет и др.), которые являлись важными источниками корма и для диких животных.

Восстановление частной собственности на землю способствовало появлению крупных арендаторов, которые стали грубо нарушать научно обоснованные севообороты, не заботясь об экологических последствиях. При высоких ценах на энергоносители, несовершенной налоговой и кредитной политике, законодательных сложностях, их деятельность оказалась очень ограниченной, которая свелась преимущественно к выращиванию пшеницы, ячменя и подсолнечника, а в последние годы – рапса и сои. Ведение сельского хозяйства в новых условиях без должного контроля со стороны государства привело к резкому увеличению смертности диких животных и способствовало дальнейшему сокращению популяций особо ценных охотничьих видов.

Непонимание обывателями истинных причин этого явления усилило антиохотничьи настроения, что нашло отражение в средствах массовой информации и в неудачных попытках парламента запретить охоту в Украине. В то же время, резкое сокращение популяций многих охотничьих животных в конце XX ст. не привело к реальному ужесточению наказания за их незаконную добычу, сыгравшего ранее важную роль в восстановлении численности ценных пушных зверей и копытных. С другой стороны, диалог между сторонниками и противниками охоты очень важен и даже необходим для поиска «золотой середины» между рациональным использованием животных ресурсов и их охраной. Хотя, следует заметить, что нецелесообразность запрета на использование ресурсов диких животных подтверждена в мире многочисленными экспериментами, которые имели печальные последствия. Сейчас в степной зоне наблюдается сокращение площади биотопов, пригодных для крупных зверей, а все животные давно обитают в условиях значительной динамики среды, ритм которой задаётся преимущественно человеком. Поэтому прекращение эксплуатации ресурсов охотничьих животных чревато

не только экономическими потерями и ухудшением санитарно-эпидемиологической обстановки, но и исчезновением некоторых локальных популяций в недалёком будущем. Последнее может быть, как следствием упразднения охраны угодий и биотехнических мероприятий из-за нецелесообразности затрат, так и следствием лимитирующего воздействия хищников, развития эпизоотий, инбридинга и других причин. Особенно это проявляется при интенсивном давлении антропогенных факторов на среду, ослабление которого весьма желательно, но вряд ли возможно в ближайшее время...

До сих пор, несмотря на хозяйственную важность и ценность охотничьих зверей, многие стороны их экологии в Украине остаются слабо изученными. Кроме того, мониторинг популяций редких видов, которые не так давно были объектами охотничьего использования, ведётся формально и по сути общественность не располагает объективной информацией об их истинном состоянии. Что касается моральной стороны охоты, как деяния, которое лишает животных жизни, то обсуждение этого неоспоримого факта не является целью книги. Но я думаю, что в недалёком будущем гуманизация общества приведёт к сокращению охотничьих территорий и возрастанию интереса людей к созерцанию диких животных в природе и к их более глубокому изучению. С другой стороны, следует ожидать увеличения площади частных охотничьих угодий с высокой плотностью дичи, её интенсивным разведением и более эффективным использованием, чем сейчас.

Названные причины побудили меня к написанию данной книги, в которой обобщены результаты собственных исследований, проведенных преимущественно в 1976-2012 гг. на территории всех степных областей, а также АР Крым. В некоторых случаях для выяснения общих закономерностей изменения фауны, численности популяций, особенностей экологии охотничьих зверей приводятся материалы, собранные и в других природных зонах. В большей степени это касается европейского бобра, исследования которого специально проводилось мною в 1973-1979 гг. в лесостепи на территории Черкасской, Полтавской и Кировоградской областей.

Надеюсь, что приведенные в монографии материалы будут интересными для натуралистов, преподавателей экологии и биологии, а также окажутся полезными для практики охотничьего хозяйства и охраны диких животных.

В первой книге изложены результаты исследований, которые касаются экологических условий диких зверей, истории формирования их фауны, динамики ареалов, а также особенностей репродукции, смертности и возрастно-половой структуры популяций. Учитывая, что книга имеет научно-прикладную направленность, ниже в сжатом виде изложены отдельные особенности сбора материалов и методики их обработки, которые могут быть важными для исследователей.

Наиболее трудной работой выявились поиски и уточнение материалов по интродукции охотничьих зверей. Во многих случаях документация по этому вопросу велась небрежно – до сих пор неизвестно, в каких местах в 1969-1972 гг. было выпущено 173 кабана (Павлов и др., 1974). Поскольку первые учёты диких животных в Украине стали проводиться лишь с 1961-1963 гг., весьма сложной также оказалась реконструкция особенностей формирования южных популяций копыт-

ных. Поэтому для анализа динамики их ареалов в 1981 г. проводился анкетный опрос работников охотничьих обществ во всех административных районах степных областей. При изучении пространственной структуры группировок кабана, косули и лося использовался «метод ближайшего соседа» (Одум, 1975). Для выяснения особенностей формирования южных маргинальных популяций дикого кабана исследовали изменчивость чешуи слёзной кости, как популяционного маркера. Сравнительные эталоны для этого были получены во время экспедиций 1975 г. в Диканьское государственное охотничье хозяйство (Полтавская обл.), 1988 г. – на Дальний Восток (Россия, Приморский край) и 1998-2012 гг. – в Карпаты (Черновицкая обл.). С этой же целью проводилось изучение иммуногенетического полиморфизма кабана по группам крови, выполненного совместно с д.б.н., проф. С.П. Князевым (Новосибирск). Большое значение для понимания генетической природы существующих ныне популяций благородного оленя, европейской и сибирской косуль имели исследования собранных нами материалов, проведенных под руководством д.б.н., проф. А.А. Данилкина (Москва).

Нами также проводилось изучение эмбрионального развития благородного оленя и дикого кабана. Материалы по оленю были собраны на территории государственного ландшафтного заказника «Коса Обиточная» (Азовское море), а также во время проведения охот на о-ве Джарылгач (Черное море) и в Радинской лесной даче (Николаевская область), а по кабану – в Запорожской области. Добытых самок вскрывали по стандартной методике, эмбрионы фиксировали в 7 % растворе формалина с последующим взвешиванием и измерением показателей, которые используют при морфологических исследованиях диких копытных. В качестве экстерьерных признаков использовали: 1) длина тела; 2) длина хвоста; 3) высота уха; 4) длина головы; 5) длина передней конечности (пяти); 6) длина задней конечности (плюсны); 7) высота в холке; 8) высота в крестце; 9) обхват груди за передними конечностями; 10) косая длина туловища; 11) масса тела. Возраст эмбрионов оленя определяли путем сравнения дат изъятия животных со сроками спаривания и отёла самок. Учитывая, что гон оленей длится полтора месяца, а в некоторые годы и дольше, существуют определённые отклонения сроков оплодотворения от средней даты. К сожалению, в связи с особенностями организации охот на копытных в Украине, нам не удалось получить материалы, которые касались бы поздних стадий развития плодов.

При изучении влияния охоты на популяции зайца-русака, результаты собственных исследований были объединены с информацией, собранной в разных областях степной зоны и АР Крыма при помощи специально разработанных анкет. Таким образом удалось получить данные о добыче в 1977-1978; 1980-1988 и 1991-2003 гг. более чем 1,5 тыс. зверьков, а также сведения о плотности населения и биотопическом распределении свыше 14 тыс. особей.

Названия животных, их таксономический статус приведены согласно общепринятой классификации (Каталог млекопитающих СССР, 1981). При проведении многих исследований использовались приёмы и подходы, взятые у Г.А. Новикова (1953).

Благодарности

Большую помощь при проведении исследований мне оказали зоологи: В.В. Ветров, С.В. Винтер, С.В. Воловник, В.А. Демченко, Н.Н. Евтушевский, С.П. Князев, А.И. Кошелев, В.А. Лобков, И.С. Митяй, Е.М. Писанец, В.М. Попенко, П.П. Рева, Н.В. Роженко, В.Д. Сиохин, И.И. Черничко, Р.Н. Черничко, Л.С. Шевченко, а также охотоведы, работники лесного и заповедного хозяйства: Г.А. Бойко, Н.Т. Галушка, К.В. Дода, В.В. Кирилюк, Н.А. Мироненко, Н.М. Наумов, А.П. Островский, Е.С. Поповчук, С.В. Самохин, Ю.Б. Ткачук, Н.Ф. Тхор и И.Н. Шейгас. Весьма важными для профессионального становления видятся дни, проведенные на охоте и в охотустроительных экспедициях с д.б.н., проф. В.И. Лысенком, который всегда оказывал мне разнообразную помощь и поддержку.

К сожалению, почти невозможно назвать имена всех, кто помогал в сборе материала и способствовал работе над этой книгой. Однако следует воздать должное моим бывшим студентам (Андрющенко Ю., Белашков И., Вьюн О., Горлов П., Долуденко С., Ефименко Н., Карасёв А., Кашкарёва А., Кеменов В., Кухленко С., Лагуткина Е., Левада А., Леженкин О., Мануилова О., Палайда И., Писанец А., Середняк Д., Смолина С., Сычёва О., Топка В., Черемисов А., Чихрадзе И., Янушевская О. и др.), которым я очень признателен за участие в проведении полевых и лабораторных исследований.

Особой благодарности заслуживает моя жена Ирина, которая на протяжении многих лет проявляла терпение и понимание, а также была мне надёжным другом и помощником.

ГЛАВА 1

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ДИКИХ ЖИВОТНЫХ

Степная зона в пределах Украины простирается с юго-запада на северо-восток страны более чем на 1 тыс. км – от низовий р. Дунай до южных отрогов Среднерусской возвышенности (рис. 1.1). Её ширина составляет около 100 км на западе и 300 км на востоке, а на долготе Перекопского перешейка ~450 км. Здесь расположены: Донецкая, Запорожская, Николаевская, Одесская, Херсонская области, а также южные районы Кировоградской, Луганской, Харьковской областей и равнинная часть Автономной Республики Крым. Общая площадь степной зоны составляет около 220 тыс. кв. км или 36,5 % территории страны.



Рис. 1.1 Расположение степной зоны в Украине:

1 – естественные границы; 2 – территория зоны; 3 – административные центры

Рельеф и ландшафты

Территория степной зоны в Украине представляет собой равнину с возвышенной северо-восточной частью, которая образована Донецким кряжем (г. Могила-Мечетная: 367 м н.у.м.) и Приазовской возвышенностью (г. Бельмак-Могила: 324 м н.у.м.). Рельеф северной части средневолнистый, покрытый густой сетью оврагов, балок и неглубоких, но широких речных долин; на юге он становится типично равнинным.

Наиболее распространёнными ландшафтными элементами южной Украины являются суффозионные формы рельефа – степные блюдца и поды диаметром от 30 м до 12 км. Среди них следует выделить: Агайманский, Чапельский, Сивашский, Генический и другие. Площадь таких понижений обычно превышает 30 км² при глубине от 2 до 4 м. Они распространены в Арбузинском, Березанском, Веселиновском районах Николаевской, Голопристанском, Каланчакском, Чаплынском районах Херсонской, Мелитопольском, Токмакском, Приазовском районах Запорожской областей и в других местах. Одним из наиболее значительных считается Каменский под в Херсонской области, который имеет 40 км в длину и свыше 15 км в ширину.

Поды являются важными водосборными структурами южной степи, так как, имея водоупорное дно, высвобождаются от накопленной воды лишь путём испарения. Поэтому после снежных зим или после ливней они превращаются во временные озёра, которые могут стать смертельными ловушками для зайцев и других зверей. Раньше поды были покрыты ковыльно-луговыми и типчаково-ковыльными степями, но после неудачных попыток их сельскохозяйственного использования, они были покинуты и стали залежами. Известно, что некоторые из подов были распаханы ещё в 1914 г., а в 1953-1957 гг. их распахали вторично. Поэтому, несмотря на внешний степной облик некоторых из них, растительные группировки этих геоморфологических структур имеют очень обеднённую растительность. Раньше водоёмы, образовавшиеся в подах, в маловодных районах междуречья р. Молочной и р. Днепра были важными местами водопоев для диких и домашних животных. Сейчас же, благодаря использованию некоторых из подов в качестве резервуаров для сброса воды из ирригационных систем, они выделяются от окружающих ландшафтов гидрофильной растительностью, заросли которой служат укрытием для лисы, енотовидной собаки, дикого кабана и других зверей.

Самые южные районы степной зоны заняты Причерноморской низменностью. На севере её наибольшая высота достигает отметки 160 м н.у.м., а вблизи моря она не превышает 2 м. С помощью Перекопского перешейка эта низменность соединяется с Северо-Крымской равниной.

К западу от Перекопа расположено незамерзающее Чёрное море, а на востоке – Азовское, которое в некоторые годы покрывается льдом на 2-4 месяца. Часто морские льды, которые слабо посещаются людьми, используют для дневного отдыха зайцы и лисы. В результате морской абразии на крайнем юге степной зоны образовались своеобразные длинные и узкие полуострова, которые

называют «косами». В Азовском море это: Бердянская, Белосарайская, Обиточная, Степановская, Кривая и Федотова, а в Чёрном – Кинбурнская (120 кв. км) и Тендеровская косы. Наиболее значительной из них в Украине является Арабатская стрелка, которая имеет 115 км в длину и 0,3-7,5 км в ширину. Ещё в 1100-1200 гг. она соединила Крымский полуостров с материковой частью, отделив залив Сиваш от Азовского моря (Геогр. энциклопедия, 1989).

Большинство морских кос используется для рекреации, а некоторые из них (Обиточная, Кинбурнская), а также о-в Джарылгач (5605 га) и п-ов Бирючий (7732 га) играют важную роль в охотничьем хозяйстве Украины. В XIX и начале XX ст., из-за высокого уровня Азовского моря, Бирючий был островом, однако сейчас он соединён с материком Федотовой косой, лишь отдельные участки которой затапливаются во время сильных штормов. Все морские косы и острова в недалеком прошлом были облесены и сейчас вместе с заповедником «Аскания-Нова» некоторые из них являются важными очагами обитания и разведения европейской лани, европейского муфлона, а также асканийского благородного оленя.

Растительность и леса

В степных районах Украины в прошлом был хорошо развит естественный травяной растительный покров, под которым образовались черноземы. Он сформировался в условиях дефицита влаги, что привело к господству на междуречьях травянистой засухоустойчивой растительности. Максимум фитомассы здесь образовывали дерновинные злаки (житняк, келерия, ковыль, типчак). При продвижении с севера на юг в степной зоне можно было наблюдать разнотравно-типчаково-полынные, типчаково-ковыльные и полынно-типчаковые или пустынные полынно-дерновинно-злаковые степи. В указанном направлении происходило и уменьшение биологической продуктивности травостоя, а также увеличение его ксероморфности. На фоне этого наблюдалось возрастание видового разнообразия эфемеров и эфемероидов, имеющих сокращённый вегетативный период, а также способных использовать грунтовую влагу весной и осенью (Лавренко, 1947).

Долгое время степная биота развивалась без заметного влияния антропогенных факторов, поскольку, в сравнении с лесной зоной, условия для обитания людей здесь были значительно жестче. Поэтому даже в XVI-XVII ст. в Степной Украине обитало незначительное количество людей. Однако татары и ногайцы, которые были едва ли ни единственными народами в причерноморских и приазовских степях, уже тогда стали использовать почти всё их пространство для выпаса многочисленных лошадей и овец. У некоторых мурз насчитывалось по несколько сотен тысяч животных, что вынуждало людей к постоянному передвижению с места на место в поисках травы и воды. Это было одной из причин кочевого способа жизни и делало нецелесообразным создание постоянных населённых пунктов. Вследствие этого, влияние деятельности людей на природу имело локальный характер. Кроме домашних животных, в степях Приазовья и Причерноморья водились многочисленные дикие копытные (туры, сай-

гаки и тарпаны), а в пойменных лесах – благородные олени, европейские косули и дикие кабаны (Кириков, 1983), которые вместе с бобрами играли важную средообразующую роль в прибрежных биоценозах.

Во все времена большое влияние на природу степной зоны оказывали пожары, причиной которых являются грозы и специальные палы. Летом 1687 г. во время похода российских и украинских войск, направленного на усмирение крымских татар, последние подожгли степь, что лишило лошадей корма и усложнило нахождение на этой территории людей. Пожары охватили степь на значительном пространстве – от р. Конские Воды (сейчас – Конка) до самого Крыма. В некоторых местах ширина горящей полосы достигала 200 вёрст или 213,4 км. Следствием этого были: гибель многих диких зверей, а также миграция диких лошадей и диких свиней. Последних особенно много было возле р. Янчекрак, которая сейчас протекает по территории Васильевского района Запорожской области. В таких местах подножный корм для животных появлялся не раньше, чем через 10-15 дней после сильных дождей (Яворницький, 1992), которые в Южной Украине летом бывают довольно редко. Естественно, что такие обширные пожары имели и положительное значение для степной экосистемы, поскольку переводили накопившуюся растительность («степной войлок») в доступный для растений пепел. До сих пор пожары от попадания молний являются грозным экологическим явлением для всех степных заповедников и, по устному сообщению директора биосферного заповедника «Аскания-Нова» В.С. Гавриленка, случаются едва ли не ежегодно...

Позже славяне, которые в XVI-XVIII ст. начали селиться в Причерноморье, также отдали предпочтение скотоводству, хотя и владели земледельческими навыками. Обуславливалось это не только естественными условиями, которые при малых затратах труда позволяли получать наиболее важные для людей продукты питания, но и условиями их жизни. Спасаясь от феодального гнёта, переселенцы не всегда имели возможности взять с собой земледельческие орудия, которые, кроме того, трудно было приобрести в новых, удалённых от ремесленных центров, местах. В то же время, обзавестись в степи скотом, который люди покупали или просто отбирали друг у друга в те смутные времена, не составляло большого труда. Превосходство скотоводства над земледелием во многом также было обусловлено высоким спросом на животноводческую продукцию, а также возможностью её доставки к рынкам сбыта в живом виде. Все это и определило ведущую роль животноводческой отрасли на первых порах освоения Степной Украины (Пірко, 2004).

По мере формирования оседлого населения, которыми были сначала запорожские казаки в зимовниках, а потом и переселенцы со Слободской Украины, изменялся и видовой состав домашних животных. При повсеместном доминировании овец и коз, в хозяйстве славян уменьшилось количество лошадей, зато появилось много коров, рабочих волов, свиней, а также ослов и даже буйволов. Из птиц население разводило, в порядке предпочтения: гусей, кур и индеек. Долгое время к востоку от Днепра скотоводство оставалось ведущей отраслью сельского хозяйства, сохраняя полукочевой характер. Коней, коров, овец и других домашних животных разводили не только запорожцы, но и военные поселенцы, монастыри, а также обитатели новых городов и поселков, построенных по указанию

царского правительства (Яворницкий, 1990). Несмотря на это, влияние человека на степную биоту оставалось незначительным.

Экологическая ситуация в степной зоне резко изменилась в конце 70-годов XVIII ст. После перехода к России, согласно Белградского мира (1739 г.), левобережной части будущей Екатеринославской губернии, вся её территория представляла собой целинные степи с вкраплением пойменных и байрачных лесов. Лишь после переселения сюда более 16 тыс. сербов, а также других славян с Балканского полуострова, с 1740 г. началось её освоение. Скорость преобразования степных ландшафтов, где вообще отсутствовала пашня (табл. 1.1), была огромной. В 1763 г. площадь пахотных земель в Бахмутском и Славяносербском уездах, на которые собственно и была подразделена левобережная часть Екатеринославской губернии, составляла 8,8; в 1793 г. – 59,8; а в 1887 г. – 76,2 %, что значительно выше чем сейчас во многих европейских странах. За то же время произошло сокращение лесистости – от 4,9 до 2,2 %, а также площади лугов и сенокосов – от 20,2 до 13,2 %. Подобные процессы происходили и в других местах степной зоны. Так, на территории Херсонской губернии в 1796 г. площадь пашни уже составляла 10,7; в 1768 г. – 44,9; а в 1887 г. – 77,6 %. В это же время в Таврической губернии её доля увеличилась от 3,0 (1796 г.) до 63,5 (1887 г.) % (Цветков, 1957),

Таблица 1.1

**Распределение земельных угодий в годы присоединения их
к Российской империи***

Губернии	Годы	Площадь, тыс. га	Пашня		Степи и сенокосы		Леса		Неудобья	
			Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Екатеринославская (левобережье)	1700	1431	–	–	1145	80,0	97	6,8	189	13,2
Екатеринославская (правобережье)	1740	4909	–	–	898	18,3	123	2,5	3888	79,2
Херсонская	1774	7128	–	–	5916	83,0	128	1,8	1084	15,2
Таврическая	1783	6017	–	–	4074	67,7	361	6,0	1582	26,3
Бессарабская	1812	4563	516	11,3	1638	35,9	547	12,0	1862	40,8

*По: С.В. Цветков (1957)

Особенно заметным преобразование степной биоты стало в северных уездах Левобережья, где земледелие стало активно вытеснять скотоводство, поскольку приоритетным в то время стало производство зерна. Среди зерновых культур первое место заняла рожь, после неё: пшеница, гречиха, ячмень, овес и просо, а среди технических – лен и конопля, хотя их доля в балансе посевов была незначительной. На полях постепенно стали доминировать озимые, в то время, как в начале XVIII ст. преимущество отдавалось яровым культурам. Незначительные площади использовались под посевы гороха и фасоли, ещё меньшие – под плантации картофеля, который тогда еще не превратился в настоящую полевую культуру. Из огородных растений обычными стали: капуста, свекла, лук, чеснок, морковь и петрушка; из бахчевых – арбуз, дыня,

тыква и огурец. В 70-годах в Азовской губернии стали разводить шелкопрядов, для чего были созданы шелковичные плантации (Пірко, 2004). В эти годы большинство украинских крестьян обработку земли производили тяжелым деревянным плугом с лемехом и череслами. При вспашке целины в него запрягали по 6-8, а при вспашке обрабатываемых ранее земель – по 2 пары волов. В то же время, на землях иностранцев, преимущественно немцев, которые стали владельцами значительных наделов земли в Южной Украине, использовались стальные плуги (Güldenstaedt, 1787-1991).

В конце XVIII ст. в Украине доминировали переложная и трехпольная системы возделывания грунта. В южных районах, где еще имелось много целины, преобладала первая, а в более освоенных северных – вторая. Трехпольная система заключалась в том, что крестьяне делили пашню на три части, из которых каждая после двухгодичного использования оставлялась на третий год под перелог (залежи). Это давало возможность выращивать больше зерновых и других культур, что, кроме постоянного обеспечения растущего населения хлебом, сделало целесообразным оседлый способ обитания людей наряду с увеличением количества сельскохозяйственных животных. Известно, что в 1795 г. в Екатеринославском наместничестве из 21064,9 тыс. га земельных угодий под усадьбами находилось 0,5 %; под сенокосами – 18,3 %; под лесом – 1,4 %; под пашней – 59,4 %; часть угодий (7,3 %) была признана непригодной для сельского хозяйства, а часть (13,2 %) – ещё не подверглась размежеванию (Пірко, 2004).

Интенсификация земледелия, привнесение новых технологий многократно усилили влияние человека на среду обитания диких животных. Это способствовало кардинальной трансформации степных, лесных и водно-болотных угодий. После переселения в XVIII-XIX ст. на юг большого количества славян, почти все ландшафты степной зоны в короткий срок были превращены в поля и пастбища. Уже в то время площадь пашни была довольно значительной и её доля составляла 10,3-31,5 % от всех земель (табл. 1.2).

Таблица 1.2

Характеристика земельных угодий на юге Украины в конце XIX ст.*

Уезды	Площадь, тыс. га	Соотношение, %			
		Пашня	Степи и покос- ные луга	Непригодные для вспашки земли	Леса
Верхне-Днепровский	912,6	31,5	60,5	7,0	1,0
Павлоградский	1136,2	30,6	60,8	8,0	0,6
Новомосковский	85,3	29,9	55,1	10,5	4,5
Екатеринославский	986,7	21,8	65,1	9,6	3,5
Днепровский	2503,6	16,4	79,0	10,2	0,3
Александровский	2430,5	10,3	80,0	8,9	0,8
<i>Всего:</i>	<i>8054,9</i>	<i>19,1</i>	<i>72,7</i>	<i>9,1</i>	<i>1,0</i>

*По: С.В. Кириков (1983)

Антропогенная трансформация степной биоты особенно усилилась после отмены крепостного права в 1861 г., когда многие помещики продали свои угодья

крестьянам. Последние распахали всю землю, уничтожили усадьбы, рощи и большинство степных лесов. Во многих местах на смену целинным степям пришли виноградники, огороды, сады и поля; были внедрены новые сельскохозяйственные культуры (люцерна и томаты), а также распространилось искусственное орошение (Тарнани, 1910).

Освоение целины украинского юга было ускорено строительством железных дорог, которое получило особое развитие после 1857 г. Они связали крупные земледельческие районы с морским побережьем, где в кратчайшие сроки были модернизированы Одесский, Николаевский, Бердянский и Мариупольский порты, а также построены специальные пристани в ряде приморских сёл. Это дало возможность экспортировать избытки зерна из Малороссии в другие страны. По данным Е.С. Карнауховой (1947), его чистый сбор на душу населения в Южном степном районе в 1909-1913 гг. составил 7,84 центнеров, что на 269,2 % больше, чем в 1864-1866 гг.

К сожалению, увеличение производства зерна произошло не за счёт улучшения технологии его выращивания, а преимущество за счёт увеличения площади пашни. Поэтому в последнем десятилетии XIX ст. и в первом десятилетии XX ст. площадь распаханых земель в степной зоне к западу от Дона значительно возросла, а участки целины и выгоны стали встречаться среди огромных пахотных массивов небольшими, редко разбросанными пятнами (Докучаев, 1951). Это уже в те далёкие годы разделило ареалы мелких степных хищников (перевязка, степной хорь, ласка) и крупных грызунов (тушканчики, слепыши, байбак, обыкновенный хомяк) на изолированные участки.

Довольно быстро наиболее важной формой южного сельского хозяйства стало замещение зональных группировок организмов родственными им степными агрокультурами и домашними животными. На изменённых пастбищах, которые сохранились лишь на склонах и в поймах рек, козы, овцы и крупный рогатый скот вытеснили диких лошадей – единственных копытных, которые дожили в степях до XX ст. Под влиянием выпаса большого количества домашних животных и вытаптывания ими растительности, произошло иссушение нижних горизонтов почвы и уменьшение её влажности с глубиной. Последствием этого стало угнетение злаков, формирование разреженного покрова из полыни (*Artemisia sp.*), степной астры (*Aster amellus*), изменение видового состава насекомых, уменьшение их обилия, а также дальнейшее опустынивание и засоление пониженных участков (Формозов, 1962). Это ещё больше ухудшило условия обитания представителей аборигенной степной фауны.

По данным разных авторов, известно, что в IV ст. до н.э. прибрежные районы Южной Украины между устьем Днепра и Перекопским заливом покрывали густые леса. Ещё в XV ст. они в виде отдельных участков встречались на юге России повсеместно – до современных, безлесых сейчас, степей Саратовской губернии включительно (Чихачёв, 1982). В те годы по рекам, от истоков до побережий Чёрного и Азовского морей, были распространены преимущественно грабовые, буковые и дубовые леса (Кириков, 1983). Поскольку бук испытывает высокую потребность в кальции, которым богаты известковые почвы в низовьях

Днепра, Днестра и Дуная, современное его отсутствие в регионе объясняется недостатком влаги. Ведь по требованию к влаге бук относится к мезофитам, которые могут произрастать на равнине при выпадении не менее 700 мм осадков в год. Это свидетельствует о том, что в XV ст. на юге современной Украины был довольно влажный климат, благодаря которому здесь в поймах больших рек были распространены лесные биоценозы с характерными видами диких животных (благородный олень, косуля, лось, кабан, бобр, медведь и др.).

Естественно, что во время интенсивного освоения человеком степной зоны указанные леса были вырублены в первую очередь. Вкупе с увеличением сухости климата, вскоре их заменили леса нового генезиса, в которых доминирующими породами стали ивы и тополя. В некоторых местах пойм больших рек их отдельные участки уцелели до наших дней в виде узкополосных интразональных ландшафтов. По данным генерального межевания, в 1846 г. довольно большой лесной массив (<5 тыс. га) располагался в пойме р. Самары; в котором основными породами были: дуб, а также сосна с примесью клёна, ясеня, береста и липы. И хотя лес интенсивно использовался для потребностей заводов помещика Родзянка, он в приличном состоянии сохранился до сих пор. На восток от р. Самары небольшие леса встречались по степным речкам: Нижняя Терса, Солёная, Волчья, Гайчур, Янчул, Мокрые Ялы, Бахмут, Кальмиус, Кальчик, на береговых склонах Азовского моря, а также в отдельных балках и древних оврагах. Наибольшими из них были Дибровские на р. Волчья – 616,3 га) и Бахмутские или Кременские – 14500 га (Яворницький, 1990). Огромный ущерб последним нанесли Артёмовские соляные промыслы, которые в XVI-XVII ст. обеспечивали солью весь юг Российской империи. Поскольку на производство 50 пудов соли требовалось до 2 кубических сажень (4,27 куб. м) дров, интенсификация её производства стала важной причиной сокращения площади лесов в Донецком крае. Многие лесные массивы здесь были уничтожены также при строительстве кораблей Черноморского флота (1793-1799 гг.). В 1834 г. площадь лесов Миусского округа составляла всего 13,7 тыс. га. Однако, благодаря деятельности созданных здесь ещё в 1862 г. лесничеств, леса удалось сберечь и даже частично восстановить (Данько, 1960).

В 40-60-годах XVIII ст. правительство Российской империи приступило к заселению северных и северо-западных окраин Запорожья военными поселенцами, с целью их отмежевания от Правобережной и Левобережной Украины. Это также негативно сказалось на немногочисленных лесных ресурсах, которые использовались при строительстве посёлков, а также были в то время основным топливом в регионе. В XVIII-XIX ст. значительный лес, который назывался Великим Лугом, находился в пойме Днепра ниже современного г. Запорожья и достигал 75 км в длину и 27 км в ширину. Большая часть его была уничтожена во время затопления ложа Каховского водохранилища. Сейчас остатки этого лесного массива сохранились лишь в юго-западной части о-ва Хортица и на днепровских островах Беленько-Разумовской гряды. Ещё один лес, который в 1802 г. имел площадь 7250 га, был расположен в низовьях Днепра возле Голой Пристани, Качах Лагереи и Цюрупинска (стар. назв. – Алёшки). Однако его основная часть

была уничтожена государственными поселенцами, хотя известно, что ещё в 1832 г. площадь этого массива составляла 2754 га.

В целом, с 1700 по 1914 гг. лесистость новороссийских губерний уменьшилась от 6,8 до 3,9 %. В 1914 г. в Екатеринославской губернии площадь лесов составила 235 (3,7 %), в Херсонской – 121 (1,7 %), в Бессарабской – 256 (5,6 %) и в Таврической – 319 (5,3 %) тыс. га (Цветков, 1957). Вообще уничтожение лесов в первой трети XX ст., обусловленное длительным безвластием, лихолетьями революции, I-й мировой и гражданской войн, приобрело массовый характер. За 50 лет (1873-1923 гг.) в Украине она сократилась почти на 18 % (табл. 1.3).

Таблица 1.3

Изменение площади лесов (га) в Украине с 1873 по 1923 гг.*

Губернии	1873 г.	1923 г.	Уменьшение на	
			га	%
Черниговская	572481,8	453381,7	119100,1	20,8
Харьковская	491832,8	431470,7	60362,1	12,3
Полтавская	259845,8	230618,2	29227,7	11,2
Киевская	1012272,6	861378,3	150894,3	14,9
Подольская	437930,5	366151,1	71779,4	16,4
Волынская	897822,6	817923,3	79899,4	8,9
Одесская	315831,8	164411,2	151420,6	47,9
Екатеринославская	211230,2	123094,9	88135,4	41,7
Донецкая	221377,3	182908,8	38468,5	17,4
<i>Всего:</i>	<i>4420625,4</i>	<i>3631338,2</i>	<i>789287,2</i>	<i>17,9</i>

*По: В.К. Аверин (1923 а)

В те годы были уничтожены обширные леса по правому берегу Ворсклы – от Санжар до границы Харьковской губернии. Вместо них остались лишь небольшие лесные острова у Хорола, Лубен, Прилук и по р. Сула. Также заметно сократилась площадь плавневых лесов в пойме Днепра. Однако самые большие рубки были произведены вблизи крупных городов в наименее лесистых районах юга, где обитало наибольшее количество людей. Вследствие этого, площадь лесов в Одесской губернии уменьшилась на 151,4 тыс. га, в Екатеринославской – на 88,2 тыс. га, а в Донецкой – на 38,5 тыс. га (Аверин, 1923 а).

Много лесов, расположенных на территории Юго-Восточной Украины, пострадало в период индустриализации в 20-40 гг. XX ст. Заготовленный лес массово использовался для крепи на угольных шахтах, для изготовления шпал и различных строительных конструкций. Это ухудшило условия обитания косули и других представителей лесной фауны.

Все естественные леса, расположенные в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей, разделяют на: аренные, байрачные и пойменные (поёмные). Аренные леса, которые сохранились как исключительная редкость в бассейне Северского Донца и на Левобережье Днепра, представлены преимущественно нагорными дубравами, где господствуют дуб, ясень, липа, клён, орешник и бересклет. В долинах днепровских притоков (Орель, Самара, Ингулец) встречаются

типичные пойменные леса, которые также представлены дубравами. Все они очень похожи между собой, но несколько отличаются составом характерных пород (ольха, тополя, ивы) (Бельгард, 1971). Довольно много небольших байрачных лесов сохранилось в Николаевской (Доманевский, Веселиновский, Вradiевский и Октябрьский р-ны), Одесской (Балтский, Котовский, Красноокнянский, Новомихайловский р-ны), Донецкой (Артёмовский, Константиновский, Красноармейский, Шахтёрский р-ны), Днепропетровской (Верхнеднепровский, Синельниковский, Павлоградский, Новомосковский, Царичанский р-ны) областях, а также на Харьковщине и Кировоградщине.

На границе степной и лесостепной зон расположены такие лесные урочища, как: Комаровщина (2888 га), Большое и Малое Грабовое (600 га), Волошанская дача (643 га), Капитановский и Воинский байраки в Днепропетровской области, а также значительные, как для юга, естественные леса – Черный, Нерубайский, Голочанский в Кировоградской, Савранский – в Одесской, Парасоский – в Полтавской областях и некоторые другие.

В подзоне типчаково-ковыльных степей, где коэффициент увлажнения очень мал, небольшие лесные участки располагаются лишь в поймах и на песках речных террас (берёзовые, дубовые и осиновые колки). Эти перелески сохранились в небольшом числе в низовьях Южного Буга, Днепра, на Кинбурнской косе и в некоторых других местах (рис. 1.2).



Рис. 1.2 Колки в Нижнем Приднепровье (Херсонская обл., Цюрупинский р-н, 2012 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

Колки существовали и выше по течению Днепра, но в большинстве своём были затоплены водами Каховского водохранилища в 1953-1954 гг. Их остатки в конце XX ст. ещё были заметны возле сс. Ивановка, Водяное, у г. Энергодар Каменско-Днепровско-го р-на Запорожской области, а также на берегах притока Самары – р. Волчья. Считается, что в XIX ст. колки были важнейшими зимовочными станциями косули, благородного оленя и сайгака в низовьях рр. Южного Буга и Днепра (Насимович, 1961).

Своеобразная растительность сохранилась на

Донецком кряже, который, по сути, является лесостепным островом в степной зоне. Благодаря приподнятости его территории на 200-367 м н.у.м., здесь выпадает сравнительно много осадков (500-600 мм) и поэтому леса выходят на междуре-

чья. Особенно это характерно для Дебальцево-Ивановского кряжа. Обычно в балках, где скапливается влага, здесь господствует низкопродуктивный дуб и сопутствующие ему породы: ясень, клён полевой, вяз граболистный, а на северном склоне – липа. В байрачных лесах, кроме них, обычны: граб, дикая яблоня и дикая груша. В негустом подлеске повсеместно преобладает клён татарский, а на западе – скумпия и кизил. Характерными кустарниками Донбасса являются жостер, бирючина, бересклет, боярышник, гордовина и шиповник (Шеляг-Сосонко, Андриенко, 1985).

Особые растительные сообщества сформировались в низовьях Днепра (260 кв. км), Днестра (76,2 кв. км), Южного Буга (82 кв. км) и Дуная (украинская часть – 741 кв. км), а также в различных участках их пойм. Здесь сохранились леса из белой и ломкой ивы, черного тополя, клейкой ольхи и других лиственных древесно-кустарниковых пород (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989), которые называют «плавнями». Значительную площадь они занимают на Днепре, где тянутся полосой от г. Новая Каховка до Днепровского лимана. Подобные леса уцелели и на других больших и многоводных реках (Ингулец, Оскол, Северский Донец), где они являются важными биотопами для многих охотничьих зверей и птиц. В Южной Украине по эффективности пассивной защиты животных от отрицательного влияния антропогенных факторов они не имеют себе равных. В трансформированных ландшафтах степной зоны сейчас все водно-болотные угодья являются своеобразными рефугиумами для многих охотничьих животных.

Важнейшей особенностью южных районов Украины является широкое распространение искусственных древесно-кустарниковых насаждений. Они, за некоторым исключением, хотя и не создают больших массивов, тем не менее, вполне достаточны для обитания косули, кабана, пятнистого и благородного оленей и даже лося. В степной зоне о разведении древесных растений известно с XVII ст., которое было положено запорожскими казаками. После упразднения Сечи их посадки вошли в поместья разных землевладельцев и просуществовали до середины XIX ст. Их остатки, представленные преимущественно дубами 120-150-летнего возраста, были заметны ещё в 1851 г. в бывшей Шестаковской балке на территории современной Новоронцовки Херсонской области. В 1787 г. был издан указ об умножении лесов в казённых и частных дачах, что способствовало созданию многих лесных насаждений. В значительной мере интенсификации этой работы способствовало учреждение в 1798 г. Лесного департамента. В 1807-1815 гг. искусственные лесонасаждения были созданы в Екатеринославской губернии на площади 239, в Херсонской – 135,5 и в Полтавской – 51,0 га. С 1831 по 1837 гг. только в Екатеринославской губернии было посажено более 2185 га рощ и лесов (Цветков, 1957).

Первые искусственные леса были заложены помещиками ещё в 1810-1820 гг. на северо-западе степной зоны, где выпадает достаточное для произрастания древесно-кустарниковых пород количество осадков. Среди них лесные урочища «Василиева пасека» и «Лабиринт», которые были созданы в 1817-1870 гг. по инициативе и при финансировании графа В.П. Скаржинского в имении «Трикраты» на территории современного Вознесенского района Николаевс-

кой области. Сейчас они охраняются, как государственный ландшафтный заказник «Рацинская дача». В XIX ст. на территории Первомайского района в угодьях помещика Сабанеева заложили Катериновский лес, площадь которого в наши дни составляет 1600 га. Несколько позже искусственные леса стали создавать и в других районах Южной Украины. Так, в засушливом Приазовье первые посадки лесных культур были сделаны в 1838-1840 гг. на берегах р. Молочной немецкими колонистами. Этот опыт был одобрен лесным департаментом и с 1843 г. на крайнем юге стали закладывать искусственные лесные массивы, которые существуют до сих пор (табл. 1.4). Среди них особое значение для диких животных имеет Великоанадольский лес, заложенный в 1843 г. на территории бывшего Мариупольского уезда Екатеринославской губернии лесничим В.Е. Граффом и лесоводом Ф.К. Арнольдом. Сейчас в нём доминируют насаждения из дуба, ясеня, клёнов, граба, липы, белой акации и других лесных культур (Географічна енциклопедія, 1989-1991).

Таблица 1.4

Характеристика некоторых искусственных лесов

Год закладки	Назвние леса	Площадь, га	Области
1810	Дубрава Мазурская	128	Одесская
1813	Рацинская дача	1782	Николаевская
1834	Нижнеднепровский	84000	Николаевская, Херсонская
1843	Велико-Анадольский	2543	Донецкая
1843	Шайтанский	690	Донецкая
1846	Старо-Бердянский	996	Запорожская
1846	Архангельский	1200	Херсонская
1846	Недогирский	216	Херсонская
1847	Каменская лесная дача	844	Запорожская
1873	Владимировский	1212	Николаевская
1874	Больше-Михайловский	1216	Днепропетровская
1876	Комиссаровский	947	Днепропетровская
1878	Володарский	1547	Донецкая
1881	Грушеватский	608	Днепропетровская
1899	Алтагирский	1098	Запорожская
1926	Радионовский	390	Запорожская
1950	Барановский	1577	Одесская
1953	Березовский	319	Одесская
1957	Дальницкий	1204	Одесская
1957	Гуровский	600	Днепропетровская

Раньше имелись и другие искусственные лесные массивы, однако они были уничтожены населением в различные годы, отличающиеся особыми экономическими трудностями. Среди таковых была Джекенлыцкая лесная дача (902 га), которую создали на территории Приазовского р-на Запорожской области ещё в 1883 г. После признания её неперспективной для лесоведения, она была зарезервирована для сельскохозяйственного использования. Однако в 1924-1926 гг. все

лесные насаждения указанной дачи были вырублены крестьянами ближайших сёл «на дрова».

Искусственные лесонасаждения многократно пытались создать и в других приморских районах степной зоны. В 60-годах XX ст. около 2 тыс. га хвойного леса из крымской сосны было посажено на песчаных массивах Жебриянской гряды у с. Лески Измаильского р-на Одесской области. В 1969 г. во время очень высокого паводка на Дунае он был затоплен и многие насаждения, несмотря на обвалование территории многочисленными дамбами, погибли.

По устным сведениям В.П. Коломийчука, в 1963-1972 гг. было заложено 1062 га лесных культур на о-ве Джарылгач в Чёрном море, где для этой цели использовали 20 древесно-кустарниковых пород. В 1981 г. после затопления части острова 98 % насаждений погибло, поэтому в 1986 г. более 1 тыс. га их было списано. Позже лесомелиорация острова была возобновлена – в 1998 г. удалось создать посадки площадью 44 га, однако вскоре они засохли.

Довольно длительную историю имеет лесоразведение на п-ове Бирючий, где первые опытные посадки (тополи пирамидальный и Болле, шелковица белая, акация белая и лох узколистный) были осуществлены ещё в 1914 г. Несмотря на положительный результат, дальнейшие работы были возобновлены лишь в 1957 г. Во время их проведения, кроме упомянутых, было высажено много других деревьев (айва обыкновенная, вяз мелколистный, клён ясенелистный, платан западный, тополь бальзамический, ясень зелёный, ивы – ломкая, вавилонская и белая), а также кустарников (бирючина, вишня войлочная, жимолость татарская, кизил, свидина белая, скумпия, смородина золотистая). К сожалению, из-за неверного выбора мест и использования традиционных технологий в очень суровых экологических условиях, ожидаемого эффекта достичь не удалось. Лишь после 1958 г. при создании на Бирючем защитных ремиз для фазанов, которые предусматривали закладку лесонасаждений ленточно-прямоугольной формы шириной 20-50 м, на площади 650 га были сформированы ценные лесные угодья (рис. 1.3).

Посадки леса на п-ове Бирючий, где уже тогда обитало значительное поголовье благородного оленя и лани, оказались весьма дорогим мероприятием, поскольку насаждения пришлось оградить металлической сеткой. Со временем, не выдержав длительной засухи, глубокого промерзания почвы, частых затоплений морской водой и повреждения копытными, которые периодически проникали через порывы в заграждениях, много культур погибло. Поэтому с 1992 г. работы по созданию лесных угодий на полуострове были прекращены. При проведении проектных изысканий в 1994 г. площадь древесно-кустарниковых насаждений на п-ове Бирючий составляла 345,2, а в 2008 г. – 290,9 га. Несмотря на незначительную территорию, своеобразные лесные угодья играют исключительно важную роль в жизни диких зверей и птиц, как места кормления, укрытия от непогоды, отдыха, рождения и воспитания молодняка.

Для большинства искусственных лесов Южной Украины характерными являются следующие черты: небольшая площадь (300-2000 га), островной характер расположения, богатый породный состав с большим количеством экзотов, чёткое



Рис. 1.3 Вид лесных насаждений на п-ове Бирючий в 2007 г.

© Фото: В. Демченко / V. Demchenko

деление территории на кварталы и более тщательный уход за лесными культурами, чем в естественных лесах. Все они являются любимыми местами отдыха населения ближайших городов и сёл. В связи с этим, во время размножения диких животных и выкармливания ими молодняка здесь очень возрастает влияние фактора беспокойства. За свою короткую историю искусственные леса пережили засухи 1900-1905, 1916-1921, 1946-1948, 1972, 1975 гг.; пыльные бури 1943, 1960, 1969 гг., а также политические (революция 1917 г., гражданская война, коллективизация, Великая Отечественная война

1941-1945 гг., крах СССР в 1991 г.) и другие события. Несмотря на это, большинство созданных ранее лесных массивов существует до сих пор и является важными местами обитания охотничьих зверей в степной зоне Украины.

В 70-годы активизировались работы по созданию лесных насаждений на Обиточной косе, площадь которых к концу XX ст. составила 436 га. Для облесения здесь использовали около 30 видов деревьев и кустарников, хотя в суровых экологических условиях выжили немногие. Среди них: лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia*) и лох серебристый (*E. argentea*), скумпия кожевенная (*Cotinus coggygria*), тамарикс четырёхтычинковый (*Tamarix tetrandra*), тополь чёрный (*Populus nigra*), шефердия серебристая (*Shepherdia argentea*), вязы: граболистный или берест (*Ulmus carpinifolia*), гладкий (*U. laevis*) и пробковый (*U. suberosa*), а также акация белая (*Robinia pseudoacacia*). Однако все они очень сильно повреждены благородным оленем, численность популяции которого была особенно значительной в период с 1988 ($n = 186$) по 1992 ($n = 177$) годы. Больше всего от этих копытных доставалось и достаётся вязам, молодые ветки, кора и листья которых являются любимым кормом во многих частях ареала благородного оленя. Много лет тому назад на Обиточную косу проник восточный ломонос (*Clematis orientalis* L.). Как и другие лианы, это растение в качестве подпорки использует различные виды деревьев, но особенно часто лох. Обвивая его стволы, ломонос формирует заросли, которые напоминают беседки диаметром 2-3 м с крышей (рис. 1.4). Эти образования, как в жаркие дни, так и во время дождя или сильного ветра, часто выбирают для отдыха благородные олени. Побег ломоноса также стали важным кормом для этих зверей.



Рис. 1.4 Заросли восточного ломоноса на Обиточной косе в 2006 г.

© Фото: А. Кошелев / A. Koshelev

В целом, расселение этой лианы привело к гибели многих древесно-кустарниковых насаждений. Причиной этого является нарушение у растений нормального сокодвижения, поскольку побеги ломоноса пережимают ситовидные трубки, по которым от листьев к корням транспортируются питательные вещества.

После оккупации Обиточной косы большим бакланом (*Phalacrocorax carbo*) и использования им деревьев для создания гнёзд (рис. 1.5), многие из них погибли от губительного влияния испражнений этой птицы. В результате этого, площадь лесных насаждений которые были важными биотопами благородного оленя, сократилась более, чем в 2 раза. В 2000-2010 гг. по этой причине засохло много деревьев на о-вах Большие Кучугуры, возле г. Энергодар (Запорожская обл., Каховское вдхр.), на побережье Казантипского (АР Крым) и Ейского (Российская Федерация) заливов в Азовском море и в других местах. Это значительно сократило ёмкость угодий, пригодных для обитания различных видов зверей и птиц.

В причерноморских районах Днепра расположены древнедельтовые равнины, которые состоят из 7 холмистых песчаных арен – Алёшковской, Виноградовской, Збурьевской, Ивановской, Казачье-Лагерной, Кинбурнской и Основьянской. С давних времен они являются наименее населёнными районами Украины. Ландшафтное разнообразие указанным песчаным степям придают блюдцеобразные саги с пресной и солёной водой, зарослями тростника, рогоза, камыша, а также берёзово-дубовыми, ольховыми и осиновыми колками. В связи с интенсивной дефляцией, отсюда ветрами выносилось много песка, который, в буквальном смысле, засыпал окрестные поля и населённые пункты. Поэтому в 1834 г. было начато облесение этих арен, площадь которых лишь на первой надпойменной террасе составляет 161 тыс. га. В 1860 г. эти работы приобрели значительный размах, а после 1949 г. стали наиболее интенсивными. В результате было посажено 84 тыс. га леса, 83,3 % площади которого составили насаждения обыкновенной (*Pinus silvestris*) и крымской (*P. pallasiana*) сосен. Это ухудшило условия обитания реликтовых млекопитающих, таких как: большой тушканчик, обыкновенный емуранчик и песчаный слепыш, позже занесенных в Красную книгу Украины (2009).



Рис. 1.5 Повреждение бакланами деревьев на Обиточной косе (2009 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

Сейчас в степной зоне леса занимают наибольшие площади в Кременском (43,3 тыс. га) и Новоайдарском (28,8 тыс. га) районах Луганской, Краснолиманском районе Донецкой (33,6 тыс. га), Ново-московском районе Днепропетровской (22 тыс. га) и Александрийском районе Кировоградской (9,1 тыс. га) областей. Благодаря доминированию сосновых насаждений, на которые приходится 44-63 % лесопокрывной площади, все они характеризуются высокой пожарной опасностью и малоприспособлены для обитания охотничьих зверей. Типичными для всей степной зоны являются кустарники, расположенные во многих балках и на склонах речных долин, которые представлены небольшими куртинами тёрна, степного миндаля и караганы. В таких местах и сейчас любят устраивать логова волки, лисицы и барсуки.

Учитывая высокую биологическую значимость лесов в степной зоне, при их создании были допущены определённые просчёты. В советское время практиковалось формирование однородных древостоев для получения в будущем деловой древесины. Это было достигнуто путем широкого внедрения хвойных культур, в результате чего многие пойменные и особенно аренные леса утратили прежние высокие защитные и кормовые характеристики и были превращены в низкопродуктивные ценозы. Кроме того, в связи с подтоплением земель, что является следствием зарегулирования стока многих рек плотинами, а также дренажа воды из ирригационных систем, во многих местах наблюдается гибель лесных массивов.

С целью ослабления отрицательного влияния на сельскохозяйственные культуры суховея, в степной зоне большое распространение получило создание полевых лесополос (рис. 1.6). Наиболее старыми из них являются Велико-Анадольские (Донецкая обл.) и Деркульские (Луганская обл.), которые были заложены еще в 1893-1902 гг. Масштабное создание лесных полос было начато лишь в 1936-1937 гг., но ему помешала Великая Отечественная война. После принятия ЦК ВКП (б) и Советом Министров в 1948 г. постановления «О плане полевых лесонасаждений, внедрении травопольных севооборотов, строительстве прудов и водоёмов для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР», работы по созданию лесонасаждений были возобновлены. Типичные лесополосы тех лет состояли из 5-10



Рис. 1.6 Современные ландшафты степной зоны

© Фото: В. Демченко / V. Demchenko

пород: вяз, абрикос, аморфа, белая акация, дуб, лох, ясень, скумпия, клёны американский, полевой и татарский, магалебская вишня и другие. Реализация принятого в 1967 г. ЦК КПСС и Советом Министров СССР постановления «О борьбе с ветровой и водной эрозией» способствовала значительному увеличению их площадей не только в южных районах, но и вообще в стране. Сейчас лесополосы во многом определяют внешний облик степной зоны и являются основными убежищами для многих зверей и птиц во время сельскохозяйственных работ. Развитие лесоведения на юге Украины также привело к изменению зоогеографических комплексов: в конце XX ст. лесные виды в разнообразных экосистемах степной зоны стали составлять 21-41 % (Мясоедова, Булахов, 1975).

Таким образом, в течение XX ст. лесорастительные условия существования диких животных на юге Украины очень изменились. К настоящему времени почти две трети степной зоны распаханно, а около 77 % её территории используется для получения сельскохозяйственной продукции (табл. 1.5).

Таблица 1.5

Характеристика территории степных областей Украины (тыс. га)

Область	Общая площадь	Сельскохозяйственные угодья	Пашня		Площадь лесов
			всего	% от общей площади	
Одесская	3330	2562,7	2081	62,5	72,6
Николаевская	2450	2003,3	1716	70,1	23,0
Херсонская	2856	1908,6	1712,2	60,0	45,0
Запорожская	2718	2246,3	1944	71,5	42,8
Днепропетровская	3190	2518	2155	67,6	78,9
Донецкая	2650	2037	1686	63,6	94,2
Луганская	2670	1888	1458	54,6	155,8
<i>Всего:</i>	<i>19864</i>	<i>15163,9</i>	<i>12752,2</i>	<i>64,2</i>	<i>512,3</i>

Широкое внедрение в регионе озимых зерновых культур, которые вытеснили своих диких родственников и дают больше половины урожая зерновых страны, существенным образом улучшило зимние кормовые условия зай-

ца-русака, кабана, косули и других копытных. В середине 60-годов XX ст. в севооборотах существенное значение приобрели многолетние бобовые травы, в частности, эспарцет и люцерна. В то же время, равнинный рельеф степных ландшафтов определил доминирование больших пахотных массивов (80-200 га и более), засеянных монокультурами. Это способствовало повышению уровня механизации работ в земледелии и сокращению затрат человеческого труда, но привело к разрушению основных биотопов и повышению уровня смертности многих животных. Систематическое использование земель под ограниченный набор культур способствовало выносу из грунта значительного количества питательных веществ, что потребовало компенсации с помощью минеральных и органических удобрений. Их чрезмерное использование в недалеком прошлом стало также причиной отравления и гибели большого количества охотничьих животных.

В целом, физико-химические условия степной Украины достаточно благоприятные для существования популяций многих охотничьих животных. Однако малое количество осадков, неблагоприятный фосфорно-кальциевый баланс растительных кормов (много кальция и очень мало фосфора) отрицательно влияет на продуктивность ценозов. Быстрое выгорание трав, которое сопровождается резким снижением количества каротина и белков, вызывает необходимость специальной подкормки охотничьих и соблюдение особых рационов кормления домашних животных. Поэтому в степной зоне большое значение имеет соблюдение научно обоснованных севооборотов, увеличение площади искусственных лесов и полезащитных лесных полос, которые также защищают землю от чрезмерного иссушения и от развития эрозионных процессов. Это смягчает отрицательное влияние сельскохозяйственных работ на диких животных, нарушает относительную монотонность ландшафтов степной зоны и увеличивает разнообразие экологических условий.

По истечению многих лет оказалось, что некоторые из древесно-кустарниковых растений (айлант китайский, лох узколистный, клён ясенелистный и др.) способны к самостоятельному размножению, расселению и формированию насаждений без участия человека (Лобков, 2010). Сейчас это хорошо заметно на морских косах, в зонах влияния оросительных систем, в поймах степных рек, а также в различных депрессиях земной поверхности.

После развала Советского Союза в степной зоне произошли масштабные изменения, причиной которых стало резкое сокращение сельскохозяйственной деятельности. Это вылилось в многократном уменьшении численности крупного рогатого скота, птицы, свиней, овец и в сокращении площади пахотных земель. На брошенных полях развился рудеральный фитокомплекс с доминированием адвентивных видов. Прекращение выпаса домашних копытных привело к зарастанию многих полей бурьянами, что, в свою очередь, вызвало сокращение численности степных видов млекопитающих, пресмыкающихся и насекомых. Во многих местах были разрушены ирригационные каналы, упразднено выращивание риса и значительно сократилось прежнее влияние орошения на окружающую среду (Селюнина, 2013).

Со временем, на большей части степной зоны земледелие было восстановлено и сейчас на мировом рынке Украина является важнейшим экспортёром пшеницы, подсолнечника и других культур. Однако ещё много земель в приморских районах, в окрестностях заброшенных шахт и других предприятий не обрабатывается из-за низкой урожайности сельскохозяйственных растений на эродированных, засоленных и химически загрязнённых грунтах. Как ни странно, длительная депрессия сельскохозяйственного производства существенно не улучшила условия обитания охотничьих животных и не привела к увеличению их численности.

Климат

Своеобразие природы Степной Украины обусловлено особенностями климата, который здесь несколько мягче, чем в соседних степях Восточной Евразии. На её территории наблюдается высокая концентрация тепловых ресурсов, продолжительный вегетационный период и наименьшая влажность воздуха в стране. Средняя температура января в пределах всего региона колеблется незначительно – от минус 3 ° в Одесской области до минус 9 ° в Луганской, а июля, соответственно, от +20° – до +24 °С.

Существенное значение для животных имеет продолжительность безморозного периода, который составляет 208 дней на западе и 138 на северо-востоке, а также вегетационного – 210-150 дней. Годовая сумма осадков колеблется от 300-350 мм в Причерноморье до 550 мм на Донском кряже, причём их максимум приходится на первую половину лета. На большей части степной зоны число дней с осадками составляет 120-140 дней, а в приморских районах – около 100. В связи с ливневым характером, в некоторые годы за сутки может выпасть их значительное количество – 104 мм (Днепропетровск), 106 (Луганск), 156 (Херсон), 163 (Болград), 189 (Аскания-Нова). Для всего региона характерна очень высокая испаряемость, которая не бывает ниже, чем 900-1000 мм в год (Географічна енциклопедія, 1989-1991).

Весной и зимой часто дуют сильные восточные ветры, которые на морском побережье становятся причиной нагона воды. При этом могут затопляться большие площади пониженных участков суши, косы и острова. В результате таких локальных наводнений зимой 1969/70 гг. на п-ове Бирючем погибло нескольких сотен благородных оленей, а осенью 1997 г. – большая часть поголовья европейского муфлона. Иногда сильные ветры приводят к возникновению пыльных бурь, которые переносят значительное количество почвы, создают эоловые формы рельефа, уничтожают посевы и снижают плодородие почвы. Весьма трагическими для сельского и охотничьего хозяйства Украины оказались пыльные бури 1960 и 1969 гг., которые по площади охвата территории и причинённым убыткам превзошли все предыдущие в XX ст. В 1969 г. при усилении восточного ветра до 28-35 м/сек., а в Приазовье – более 40 м/сек., произошло сильное выветривание верхнего слоя почвы и её перенос

на большое расстояние. В период с 1 января по 29 февраля интенсивной ветровой эрозией было охвачено 14 юго-восточных областей Украины площадью 250 тыс. кв. км. При этом скорость движения бури превышала 300 км/сутки в западном направлении и более, чем 100 км – в северном. В результате накопления значительного количества грунта в полевых защитных лесополосах и садах сформировались высокие земляные валы, которые иногда достигали верхушек деревьев. Это значительно улучшило экологические условия барсука, лисицы и енотовидной собаки, которые стали охотно использовать такие места для создания выводковых и временных нор. Пыльные бури также отрицательно повлияли на зайца-русака, поскольку они уничтожили много посевов озимых культур, которые сейчас являются основными кормами этого вида зимой.

Степная зона Украины отличается своеобразным течением климатических сезонов. Раньше всего весна начинается на юго-западе степной зоны – в Одесской, Николаевской и Херсонской областях. Здесь уже в конце февраля температура воздуха часто переходит через 0° С и снежный покров полностью исчезает. На юго-востоке, в Луганской, Донецкой и на востоке Запорожской областей это происходит в первой половине марта. Климатические особенности весны оказывают большое влияние на успешность размножения и выживаемость молодняка всех охотничьих зверей. Главным событием в условиях быстрого потепления является возобновление вегетации озимых культур и малочисленных эфемеров, которые сохранились на склонах балок, а также на побережьях некоторых рек и лиманов. Это происходит обычно после третьей декады марта, хотя отдельные растения под снегом могут оставаться зелёными на протяжении всей зимы. Следует обратить внимание на то, что характерной региональной чертой этого периода является кратковременное, почти ежегодное возвращение холодов с заморозками и снегопадами. Такая погода приводит к гибели большого количества зайчат первого выводка и новорожденных поросят. Кроме того, весенние морозы, которые могут достигать –5-10°, повреждают цветы дуба и таким образом отрицательно влияют на урожай желудей. А во многих лесах юга именно жёлуди являются любимыми зимними и ранневесенними кормами дикого кабана.

В начале февраля 1995 г. всю Европу охватила сильнейшая оттепель, которая длилась до 10 марта. Во время неё в Приазовье дневная температура воздуха достигла плюс 18-20°, в Москве – 7-8 и даже в Воркуте было плюс 2°. На юге Украины начался сев зерновых, многие люди посадили картофель, редис и другие ранние культуры. Внезапно 11 марта начался сильный ветер, который сопровождался резким снижением температуры воздуха до минус 7-8 °С. Морозы продолжались до 17 марта, после чего началось потепление и наступила настоящая весна...

Завершающий этап весны длится с третьей декады апреля до последних чисел мая, но и он может сопровождаться опасными для новорожденных животных похолоданиями. Например, 8-9 мая 1998 г. температура воздуха снизилась на юго-западе степной зоны до –5°, а на северо-востоке – до минус 11 °С. Это пагубно сказалось на плодоношении ореховых, черешневых и яблоневых садов; на больших пространствах вымерзли виноградники, посадки картофеля, и вообще пострадали все сельскохозяйственные и лесные культуры. Кроме непосредствен-

ного вреда, который такие климатические аномалии наносят хозяйству, они значительно снижают урожайность всех кормовых растений, поедаемых дикими и домашними животными.

Лето на юге очень жаркое и продолжительное. Нередко июльские и августовские температуры достигают 40°, при этом часто пересыхают небольшие речки, которые являются главными источниками пресной воды для диких зверей. Под влиянием испарения, в них очень увеличивается концентрация солей. Если в норме минерализация поверхностных вод колеблется от 500 до 1000 мг/л, то в засушливые годы она возрастает в несколько раз. На севере степной зоны, где преобладают карбонатно-кальциевые воды и речная сеть хорошо развита, этого не наблюдается. Для крайнего юга с хлоридными и сульфатно-натриевыми водами, июль-сентябрь является периодом острого дефицита пресной воды, что бывает причиной локальных миграций кабанов, косуль и других зверей. Пытаясь утолить жажду, копытные попадают в многочисленные оросительные каналы, которые имеют скользкие бетонные стенки, и гибнут в них.

Высыхание и обмеление водоёмов оказывает отрицательное влияние на зверей водно-болотного комплекса. В это время жилища бобра и ондатры становятся доступными для хищников, а сами животные вынуждены в поисках пригодных угодий мигрировать по суше, где они особенно уязвимы. Это приводит к гибели значительной части зверей. В меньшей степени от летних засух страдают выдра и норка. В послевоенные годы на юге Украины довольно продолжительной была засуха 1946 г., которая уничтожила посевы зерновых и других культур, и поэтому стала причиной голода 1947 г. За последние 43 года (1970-2013 гг.) наиболее сильные засухи, которые охватили большую часть Украины, Молдавию и юго-западные районы России, отмечались в 1972 и 1975 гг.

Осень в южной Украине является самым коротким сезоном и начинается обычно в октябре; с середины этого месяца после первых заморозков наблюдается листопад. Сентябрь в этом регионе обычно очень тёплый, во время которого, например в 2012 г., температура воздуха в Одессе колебалась в пределах 19-28, в Луганске – 19-30, а в Запорожье – 19-27°. Однако в сентябре 2013 г. несмотря на информацию климатологов о всемирном потеплении климата, с 1 сентября началось постепенное но неуклонное похолодание, вследствие чего температура воздуха в Донецке, Запорожье и Луганске опустилась до 9-10, в Одессе – до 14-18, а в Херсоне – до 11-17 °С. Такая холодная погода на юге страны раньше была зарегистрирована в 1901 г.

Переход от осени к зиме обычно выражен не чётко, поскольку морозная погода в начале сезона очень неустойчива, а снег выпадает лишь в декабре. Крайне редко (1963/64 гг.), на большей территории степной зоны с выпадением первого снега в середине ноября может установиться постоянный снежный покров. Обычно в Придунавье снег лежит всего 30 дней в году, на Приазовской низменности – около 40, в районе Донецкого кряжа – около 80, а в отдельные годы (1965-1966, 1973-1974, 1999-2000) вообще может отсутствовать. Зимние морозы непродолжительны, но они обеспечивают наличие на водоемах ледостава, хотя

такие большие реки как Днепр, Южный Буг, Днестр и Дунай замерзают не каждый год.

Нередко в середине зимы наблюдаются продолжительные оттепели с туманом и гололедицей. Во время их, чаще всего в приморских районах, снежный покров может исчезать полностью, и оголенный грунт поддается влиянию наступающим вслед за оттепелью морозам. Вследствие такой погоды, часто возникает гололедица с образованием плотного ледяного наста, что приводит к гибели посевов озимых культур – важных зимних кормов оленей, зайца-русака и делает невозможным их поедание. Особенно катастрофическими были зимы 1953/54, 1984/85, 1986/87 и 1997/98 гг.

В январе 1954 г. во многих местах Южной Украины температура воздуха колебалась в пределах минус 29-34°, что вызвало промерзание на большую глубину грунта и водоёмов. Зимой 1984/85 гг. выпало большое количество снега, на котором вследствие чередования оттепелей и морозов сформировалась ледяная корка толщиной около 5 см! Температура воздуха в Приазовье опустилась до – 24°, а в Донбассе – до минус 34°. Снег лежал до 20 марта, после чего началось его резкое таяние, которое вызвало значительные разливы малых рек, затопление степных подов и наводнения в поймах всех больших рек. В течение суровой зимы и катастрофической весны повсеместно погибло много зайцев, оленей, косуль и кабанов. Однако наводнения сыграли важную роль в расселении ондатры и выдры. Такая же нетипично суровая зима наблюдалась и в 1986/87 г. В середине марта морозы достигали 15-20°, а снеговой покров лежал до начала апреля. Даже 31 марта 1987 г. в Мелитопольском, Акимовском и Приазовском районах Запорожской области средняя высота снежного покрова составляла 20 см, утренняя температура воздуха была –9-10 °С, а глубина промерзания грунта достигала 60 см. Хотя в указанный год обошлось без наводнений, однако смертность многих диких животных от голода и переохлаждения была значительной.

Крымские степи характеризуются менее континентальным климатом: температура января обычно не превышает 0°, июля – плюс 22 °, а годовая амплитуда составляет всего 20 градусов. С ноября по апрель здесь возможны заморозки, но число дней с морозом составляет 60-70 в год, а в некоторые зимы бывают кратковременные метели (Географічна енциклопедія, 1989-1991). Именно здесь наблюдаются самые лучшие экологические условия для зайца-русака и отмечается наибольшая плотность его населения в нашей стране.

На юге Украины наблюдаются, как очень тёплые, так и очень холодные годы. Удивительно тёплым выдался 1990 г., во время которого безморозный период, например, в г. Мелитополе (Запорожская обл.) длился 284 дня. Самым холодным был 1948 г., в течение которого было всего 156 дней с положительными температурами.

В конце XX ст. и особенно в первом десятилетии XXI ст. характер погоды на юге Украины сильно изменился. Весьма важным стало увеличение количества осадков, которое сейчас на юге Украины достигло 400-450 мм. Несмотря на высокие температуры (38-42°) и довольно длительный летний период, который, скажем, в 2012 г. полностью захватил сентябрь (средняя температура воздуха в Запорожье 22,5±0,53°) и первую декаду октября, с недавних пор характерными стали скачкообразные похолодания. Например, в 2013 г. уже 4 сентября температура воздуха снизилась с 28° до 14 °С. Практически осенняя погода продлилась до конца сентября; причём в последнюю неделю месяца температура воздуха опустилась до 10-15°. В указанном году её сред-

немесячная величина в сентябре, по сравнению с 2012 г., была на 5° ниже и составила 17,5±0,91°, а из 30 дней месяца только один (13.09) был ясным. После этого пришло потепление, которое продолжалось до 18.01.2014 г., что обусловило начало вегетации и даже цветение некоторых растений. После этого, на фоне сообщений СМИ о всемирном потеплении климата, в конце января 2014 г. территорию всей страны охватили сильные морозы, которые в Луганской и Донецкой областях достигли –22–28°, а в приазовских и причерноморских районах – минус 15–18°. Это крайне негативно повлияло на всех диких животных и, конечно же, доставило много неприятностей людям.

Таким образом, можно констатировать, что климатические условия для диких животных в степной зоне являются вполне благоприятными, однако засухи, неперіодические снегопады с плотным снежным покровом и гололёдами, резкое снижение температуры при сильных ветрах, которые вызывают затопление морского побережья и пыльные бури способны нанести значительный ущерб популяциям многих охотничьих зверей.

Реки и болота

Через степную зону Украины протекают такие большие реки, как Днепр, Днестр, Дунай, Северский Донец и Южный Буг. Они характеризуются значительной площадью водосбора, большой длиной русел и мощностью стока, а также меридиональным направлением речных долин. Наибольшую ценность для охотничьих зверей всегда представляли их облесённые поймы с большим количеством озёр, болот и крупными массивами тростниковых зарослей. Именно их наличие во многом обеспечивает современное разнообразие животного и растительного мира в степной зоне страны. Однако эти места также весьма благоприятны для земледелия и других форм хозяйственного использования. Поэтому с давних времён они подвергались осушению, которое уже в 1873–1923 гг. привело к уменьшению площади болот на 10,6 % (табл. 1.6). Естественно, что это значительно ухудшило условия обитания бобра, выдры, норки, горностая, кабана и других охотничьих животных.

Интенсификация сельскохозяйственного и промышленного производства, решение энергетических проблем привели к зарегулированию стока всех рек степной зоны. Так, к 1950 г. в степных районах Европейской части СССР было создано свыше 4,5 тыс., а также капитально отремонтировано почти 4 тыс. прудов и других искусственных водоёмов. В 60-годы в совхозах и колхозах планировали дополнительно создать около 8 тыс. прудов и построить на многих степных реках гидроэлектростанции. Все эти водные сооружения лишили водоёмы постепенности и естественности многих гидрологических процессов, что существенно изменило условия обитания диких животных (Волох, 2006). Перекрытие г. Днепра плотинами ДнепроГЭС (1932 г.), Каховской ГЭС (1955 г.), ДнепроДзержинской ГЭС (1964 г.) создало значительные водо-

хранилища, которые затопили пойменные леса, повысили базис эрозии притоков, а также способствовали сокращению поверхностного стока, заилению русел, изменению термического и биохимического режима водоёмов.

Таблица 1.3

Изменение площади болот (га) в Украине с 1873 по 1923 гг.*

Губернии	1873 г.	1923 г.	Уменьшение на	
			га	%
Черниговская	500263,1	450238,1	50025,0	9,9
Харьковская	152906,9	137616,6	15290,3	10,0
Полтавская	184366,1	151429,3	32936,8	17,9
Киевская	424699,2	382228,7	42470,5	10,0
Подольская	80026,9	72024,4	8002,5	9,9
Волынская	786693,2	708019,1	78674,1	10,0
Одесская	48949,1	44053,9	4895,2	10,0
Екатеринославская	76890,6	69201,3	7689,3	10,0
Донецкая	2254795,1	2014811,4	239983,7	10,6
Всего:	500263,1	450238,1	50025,0	9,9

*По: В.К. Аверин (1923 г.)

Много гидроэлектростанций и различных дамб было построено в бассейнах и других рек (Южный Буг, Северский Донец, Кальмиус, Ингул, Ингулец, Самара), что также ухудшило условия существования многих охотничьих зверей и птиц. В результате создания Каховского водохранилища были затоплены Конские плавни площадью около 70 тыс. га, которые являлись важнейшими убежищами для косули, европейской норки, выдры и других зверей (рис. 1.7). Однако даже в середине XX ст. здесь ощущалось значительное влияние антропогенных факторов. К этому времени все плодородные земли плавней использовались для выращивания картофеля, овощей и зерновых культур. В отдельные засушливые года здесь выпасали много домашних свиней и до 100 тыс. голов крупного рогатого скота, который сюда пригоняли из других районов Украины. Это создавало значительную плотность домашних копытных, достигавшей огромной величины – более 500 особей /1 тыс. га угодий. В поймах больших рек существенное влияние на всё животное население оказывали наводнения, которые сейчас имеют совсем иной характер, чем несколько десятилетий назад. В частности, до зарегулирования Днестра водообмен и затопление его поймы происходило 3–11 раз в течение вегетационного сезона, что способствовало активному протеканию экологических процессов. Но, в то же время, высокий уровень воды сокращал площадь пригодных для существования многих зверей биотопов, а паводковый режим выступал в виде лимитирующего фактора, который сокращал выживаемость молодняка. Экологическое преимущество здесь имели такие амфибионты, как ондатра, водяная полёвка, европейская норка и выдра (Роженко, 2006).

После заполнения Дубоссарского (1954 г.) и Днестровского (1986 г.) водохранилищ произошло значительное сокращение объёма речного стока в дельте реки, а также его перераспределение во времени и уменьшение количества павод-



Рис. 1.7 Остатки пойменных лесов на Днепре возле г. Запорожье в 2013 г.

© Фото: А. Волох / A. Volokh

ков до 1-2. Например, в 1986/87 гг. на зимние месяцы приходилось 32 % стока, на весну – 28 % и на лето – 20 %, тогда, как до создания водохранилищ 28-37 % его объема расходовалось весной и летом и лишь 17-19 % – зимой (Сиренко и др., 1992). Это существенно изменило особенности функционирования дельтовой экосистемы, отрицательно повлияло на большинство её компонентов и привело к сокращению площади водно-болотных угодий. Следствием зарегулирования стока стало исчезновение в низовьях Днестра многих озёр, высыхание лесов и увеличение площади пойменных лугов. В конце XX ст. они стали важными местами для кормёжки диких зверей. Вечерами в 90-годах на лугах между с. Маяки (Беляевский р-н Одесской обл.) и с. Паланка (Молдова) можно было встретить 30-50 кабанов. Сейчас луга интенсивно зарастают тростником, что происходит из-за повышения уровня Чёрного моря, которое распространилось и на низовья впадающих в него рек.

Кроме крупных водотоков, территория степной зоны Украины дренирована мелководными речками, которые относятся к бассейну Черного и Азовского морей. Сейчас все они превращены в пруды с распаханymi берегами, воду которых нельзя использовать для питья через загрязнение пестицидами, минеральными удобрениями и другими вредными для здоровья людей примесями. Большинство русел мелких речек было спрямлено, что отрицательно отразилось на их гидрологическом режиме и не принесло ожидаемого результата. Сейчас все эти водоёмы представляют собой образец ускоренной эвтрофикации, очень заросли макрофитами, среди которых доминирует тростник южный, тогда как другие водно-болотные растения (рогозы, сытники, камыш лесной, бульбокамыш морской) стали встречаться несравненно реже.

На востоке степной Украины под влиянием мощных речных потоков, которые в далеком прошлом несли воду из Подольской возвышенности и Карпат к Черному морю, образовались глубокие заливы. Запруженные морскими наносами, они отделились от моря особыми косами и стали лиманами (Алибей, Березанский, Днепро-Бугский, Куяльницкий, Тилигульский, Сасык, Шаганы, Хаджибейский и др.). Подобные образования возникли и на побережье Азовского моря (Молочный, Утлюкский лиманы, оз. Сиваш). Впоследствии их верховья и пони-

женные берега заросли тростником и стали важными станциями обитания многих хищных, копытных и ондатры.

В связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства в степной зоне, которая отличается низкой увлажнённостью, в 1951-1994 гг. было построено много крупных оросительных систем (табл. 1.7). Прimitивная технология полива напуском воды по бороздам была заменена на более современную, с использованием мощных дождевальных установок, что ухудшило условия обитания полевой дичи. Неиспользованная же вода с растворёнными пестицидами и удобрениями стала сбрасываться в реки и лиманы, вызывая их ускоренную эвтрофикацию. Особенно заметно это влияние на Восточном Сиваше, где на опреснённых водах вблизи сёл Пшеничное, Урожайное, Шубино, Красновка, Львово Джанкойского и Советского районов АР Крым образовались тростниковые заросли площадью более 80 кв. км. Обширные тростниковые массивы возникли также в Чаплынском, Каланчакском, Новотроицком районах Херсонской области и в других местах.

Во всех оросительных системах много воды через трещины в бетонной облицовке каналов проникает в землю, что способствует подъёму грунтовых вод и локальному заболачиванию. В конце XX ст. её годовые потери на фильтрацию лишь на Краснознаменском магистральном канале составили 81 млн. куб. м, а в Северо-Крымском – 37 млн. куб. м. В таких местах возникли заросшие гигрофитами участки, в которых поселяются хищные звери и кабаны. Однако следует отметить, что на юге страны каналы являются серьёзным препятствием для всех копытных и сейчас во многих местах юга отрицательно влияют на их численность.

Таблица 1.7

Характеристика наибольших оросительных систем

Годы создания	Название системы, канала	Область	Площадь орошения, тыс. га
1951-1963	Ингулецкая	Николаевская	62,7
1952-1955	Каменский Под	Запорожская	14,0
1956-1976	Краснознаменская	Херсонская	96,9
1957-1994	Северо-Крымская	Херсонская, АР Крым	357,0
1962-1975	Татарбунарская	Одесская	31,7
1964-1990	Нижнеднестровская	Одесская	37,0
1967-1991	Каховская	Запорожская, Херсонская	262,0
1968-1990	Северо-Рогачинская	Запорожская, Херсонская	109,3
1969-1976	Никопольская	Днепропетровская	13,7
1970-1975	Фрунзовская	Днепропетровская	35,3
1970-1981	Днепр-Донбасс	Харьковская	165,0
1974-1984	Явкинская	Николаевская	50,0
1980-1984	Магдалиновская	Днепропетровская	25,7
1981-1983	Октябрьская	Запорожская	13,5
1982-1990	Приазовская	Запорожская, Донецкая	96,8
1985-1990	Дунай-Днестровская	Одесская	45,0

Зарегулирование стока южных рек и строительство ирригационных систем стали основной причиной подпора стока грунтовых вод, подъёма их уровня и подтопления лесонасаждений, сельскохозяйственных угодий и населенных пунктов. В 1999 г. на территории Украины насчитывалось 280 тыс. га подтопленных земель, в том числе 206 тыс. га сельскохозяйственных угодий. В то же время, в трансформированной степной зоне сохранилось очень мало мест, пригодных для обитания и воспроизводства диких зверей. Наиболее ценными биотопами являются пойменные и байрачные леса, гидрофильная растительность вдоль берегов рек и лиманов, древесно-кустарниковые заросли в балках, все искусственные леса, а также ползащитные и противоэрозионные лесополосы. Не вызывает сомнения важное кормовое значение агроценозов, которые без предшествующих угодий, теряют свою ценность для большинства охотничьих животных.

Ещё недавно в степной зоне Украины проживало около 19 млн. человек при средней плотности 97,7 чел./км² (в Донецкой области – 203,9; в Луганской – 90,3 чел./км²). Это значительно превышало плотность населения любых охотничьих или домашних животных и отрицательно влияло на все компоненты окружающей среды. Анализируя приведенные материалы, можно сделать вывод, что за последние 100 лет в Южной Украине под влиянием антропогенных факторов условия обитания животных изменились так существенно и быстро, как этого никогда не наблюдалось даже в далёкие доисторические времена.

ГЛАВА 2

ФАУНА ОХОТНИЧЬИХ ЗВЕРЕЙ

Фауна охотничьих млекопитающих южной Украины приобрела современные черты в течение второй половины XX ст. под воздействием масштабной интродукции животных на фоне интенсивного преобразования среды их обитания. Значительную роль в её динамике сыграло почти полное уничтожение степной биоты, сокращение площади пойменных и байрачных лесов, создание сети искусственных лесонасаждений, изменение гидрологического и биохимического режима водоёмов и т. п. Важное значение также имели государственные организационные мероприятия, среди которых следует назвать формирование системы природоохранных территорий и охотничьих хозяйств, а также совершенствование законодательства. И хотя доминирующая роль антропогенных факторов в становлении современных фаунистических комплексов не вызывает сомнений, изменения животного мира происходили как до появления человеческой цивилизации, так и в процессе её развития.

Состояние териофауны в доисторическое время

В древнем плейстоцене, более 1 миллиона лет назад, фауна юга Украины имела типично африканский вид. Здесь обитали разнообразные антилопы, газели, лошади, олени и другие крупные млекопитающие. Но с началом европейского вюрма, для которого было характерно похолодание климата и периодическое возникновение в средних широтах значительных материковых оледенений, на всей территории нашей страны особого расцвета достигла мамонтовая фауна. Её фоновыми видами 70-60 тыс. лет назад, кроме мамонта, были: шерстистый носорог, первобытный бизон, широкопалая лошадь, песец, заяц-беляк, северный олень, копытный лемминг и прочие представители тундрового комплекса (Пидопличко, 1950). Однако в Причерноморье ещё долго обитали такие теплолюбивые лесные и саванные звери, как: южный слон, красный волк, леопард, европейский осёл, гигантский олень, пещерные формы гиены, медведя и льва. Ледниковый период истории Земли, который длился около 2 млн. лет, не был временем непрерывного холода. В Европе между главными ледниковыми эпохами (гюнц, миндель, рисс и вюрм) наблюдались заметные потепления, каждое из которых длилось ~15-20 тыс. лет. Экстремальные периоды часть животных пережила в своеобразных оазисах, существовавших благодаря орографическим, климатическим и биоценотическим особенностям территории. Естественно, что из таких мест периодически происходило выселение зверей, которое особенно активизировалось в атлантический период (8,0-4,5 тыс. лет назад). Во время голоценового климатического оп-

тимума (6,5-5,0 тыс. лет назад) наблюдалось расширение ареалов многих видов. Позже, в суббореальный и субатлантический периоды голоцена (4,5 тыс. лет назад – современность) после некоторого похолодания и стабилизации климата, наоборот, произошло их заметное сокращение (Борисенков, Пасецкий, 1983).

Во второй половине вюрма (25-40 тыс. лет назад) стал заметен значительный прогресс охотничьей культуры в Европе. Древние жители неандертальцы, чьи немногочисленные поселения располагались исключительно в поймах рек, ещё не знали ни скотоводства, ни земледелия; поэтому их основным занятием было собирательство и охота. Благодаря последней, они обеспечивали себя основными продуктами питания, материалами для изготовления одежды, охотничьих орудий и строительства жилищ. В палеолите и неолите люди употребляли в пищу мясо всех добываемых животных, о чём свидетельствует исследование кухонных останков из их стоянок (табл. 2.1).

Во время плейстоценовых ледниковых эпох резкое похолодание охватывало значительные пространства планеты, включая тропики, где, кроме того, существенно изменился режим увлажнения. Во время максимального развития оледенения (16-14 тыс. лет назад) уровень Мирового океана находился на ~85 м ниже, чем сейчас, а циркуляция атмосферы в июле напоминала таковую в январе. Поэтому среднегодовая температура воздуха над поверхностью суши в Северном полушарии была ниже современной на 5,3 °C (Будыко и др., 1986). Суровые климатические условия в умеренной зоне, по мнению многих исследователей, делали невозможным развитие даже самого примитивного земледелия. Таким образом, лишь охота давала возможность выжить древним людям в те времена. Несмотря на простоту орудий, её эффективность была очень высокой, чему способствовала высокая численность крупных млекопитающих. Однако длительное влияние пессимальных условий вызвало глобальную перестройку экосистем, что 10-12 тыс. лет назад сначала привело к сокращению ареалов, а потом и к вымиранию гигантского оленя, первобытного бизона, тура и других видов. Все эти животные имели низкую физиологическую устойчивость к длительному влиянию засух, низких температур и голодания.

На значительных просторах Евразии ведущим фактором четвертичных вымираний были резкие изменения холодного континентального климата в конце вюрма-валдая на тёплый, влажный и многоснежный, который превратил кормные тундровые и луговые степи в заболоченные малопродуктивные тундры (Верещагин, 1988). Процесс исчезновения теплолюбивых видов, наверное, происходил очень быстро, так как и в современных тундрах благополучие популяций очень зависит от климатических условий конкретного года. По возможности, даже очень приспособленные к обитанию в холодных районах северные олени с наступлением зимы кочуют далеко на юг, а население мелких млекопитающих склонно к очень значительным колебаниям численности. В частности, изучая фауну Гыданского п-ова (координаты базового лагеря – 71°38' сев. ш.; 79°43' вост. д.), мы за всё суровое лето 1989 г. не встретили ни одного зайца-беляка, хотя следы его прежнего пребывания попадались довольно часто. Наиболее многочисленный грызун гыданских и таймырских тундр сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*) был довольно редок, а копытный (*Dicrostonyx torquatus*) вообще отмечен несколько раз. Это стало причиной высокой смертности среди молодых песцов и

способствовало ранней миграции всех зверей указанного вида, которые уже в середине лета покинули свои территориальные участки (Volokh, 2000).

Таблица 2.1

Древняя фауна охотничьих зверей Степной Украины*

Отряд	Вид	Численность	
		Палеолит	Неолит
Насекомоядные – <i>Insectivora</i>	Выхухоль (<i>Desmana moschata</i> L.)	Мало	Мало
	Крот (<i>Talpa europaea</i> L.)	-	Единично
Зайцеобразные – <i>Leporidae</i>	Заяц-русак (<i>Lepus europaeus</i> Pall.)	Много	Очень много
	Заяц-беляк (<i>Lepus timidus</i> L.)	Мало	-
	Заяц-донской (<i>Lepus tanaiticus</i> Gur.)	Мало	-
Грызуны – <i>Rodentia</i>	Байбак (<i>Marmota bobac</i> Müll.)	Мало	Много
	Бобр европейский (<i>Castor fiber</i> L.)	Мало	Много
	Дикобраз (<i>Hystrix vinogradovi</i> Argir.)	Единично	-
Хищные – <i>Carnivora</i>	Медведь бурый (<i>Ursus arctos</i> L.)	Очень много	Мало
	Медведь пещерный (<i>Ursus spelaeus</i> Ros.et Hein.)	Очень много	-
	Гиена пещерная (<i>Crocota spelaea</i> Gold.)	Мало	-
	Лев пещерный (<i>Panthera spelaea</i> Gold.)	Много	-
	Леопард (<i>Panthera pardus</i> L.)	Единично	-
	Рысь (<i>Felis linx</i> L.)	Единично	Единично
	Кот лесной (<i>Felis silvestris</i> Schreb.)	-	Единично
	Выдра (<i>Lutra lutra</i> L.)	-	Много
	Куница лесная (<i>Martes martes</i> L.)	-	Мало
	Куница каменная (<i>Martes foina</i> Erx.)	-	Мало
	Ласка (<i>Mustela nivalis</i> L.)	-	Мало
	Горноста́й (<i>Mustela erminea</i> L.)	Единично	Единично
	Хорь степной (<i>Mustela eversmanni</i> Les.)	Единично	Мало
	Хорь лесной (<i>Mustela putorius</i> L.)	Мало	Мало
	Перевязка (<i>Vormella peregusna</i> Güld.)	Единично	Единично
	Барсук (<i>Meles meles</i> L.)	Много	Много
	Россомаха (<i>Gulo gulo</i> L.)	Мало	Мало
	Волк красный (<i>Cuon alpinus</i> Pall.)	Единично	-
	Волк (<i>Canis lupus</i> L.)	Много	Много
	Песец (<i>Alopex lagopus</i> Gr.)	Мало	-
	Лисица (<i>Vulpes vulpes</i> L.)	Много	Много
	Корсак (<i>Vulpes corsak</i> L.)	Много	Мало
Хоботные – <i>Proboscidae</i>	Мамонт (<i>Mammuthus primigenius</i> Blum.)	Много	-
	Слон южный (<i>Archidiskodon meridionalis</i> Nes.)	Мало	-
Непарно- копытные – <i>Perisodactyla</i>	Кулан (<i>Equus hemionus</i> Pall.)	Мало	Много
	Лошадь широкопалая (<i>Equus latipes</i> Grom.)	Много	-
	Осёл плейстоценовый (<i>Equus hydruntinus</i> Reg.)	Очень много	-
	Тарпан (<i>Equus gmelini</i> Ant.)	Мало	Много
Парнокопытные – <i>Artiodactyla</i>	Носорог шерстистый (<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.)	Мало	-
	Свинья дикая (<i>Sus scrofa</i> L.)	-	Очень много
	Олень гигантский (<i>Megaloceros giganteus</i> Blum.)	Много	-
	Олень северный (<i>Rangifer tarandus</i> L.)	Много	Мало
	Лось (<i>Alces alces</i> L.)	Мало	Мало
	Косуля европейская (<i>Capreolus capreolus</i> L.)	Мало	Много
	Бизон древний (<i>Bison priscus</i> Boj.)	Много	-
	Тур (<i>Bos primigenius</i> Boj.)	Единично	Много
	Зубр (<i>Bison bonasus</i> L.)	-	Мало
	Сайгак (<i>Saiga tatarica</i> L.)	Много	Очень много
Всего видов:		38	30

*Сто особей и более – очень много; десять и более – много; до десяти – мало; 1-2 – единично

Воздействие резкого понижения температуры на жизнедеятельность бывает весьма разнообразной (Будыко и др., 1986). Для каждого организма существуют пределы низких температур, которые:

- а) непосредственно приводят его к гибели;
- б) уменьшают сопротивление к инфекционным и иным заболеваниям;
- в) нарушают процессы репродукции;
- г) уничтожают источники пищи и др.

Поэтому повторяемость похолоданий на больших площадях стала основной причиной снижения численности и исчезновения целых популяций европейского дикого осла, широкопалой лошади, пещерных форм медведя, льва и гиены. Кроме того, вюрмским похолоданием были оттеснены на территорию современной степной зоны и в предгорья Крыма группировки зверей тундрово-степного комплекса – зайца-беляка, песца и северного оленя (Верещагин, Барышников, 1980).

В целом в палеолитических стоянках были найденные останки 38 видов, которые сейчас можно отнести к объектам охоты, а в неолитических – всего лишь 30. Наибольшие потери понесла группа крупных растительноядных – копытных, хоботных и специализированных хищников, которыми были пещерные формы. В то же время, в конце плейстоцена с юга и юго-запада Европы имела место иммиграция новых видов (благородный олень, тур, тарпан и др.), что оказало большое влияние на фауну Южной Украины (Белан, 1989).

Не вызывает сомнения локальная роль древних охотников в сокращении численности крупных зверей с продолжительным дорепродуктивным периодом и низкой плодовитостью, таких как: мамонт, шерстистый носорог, первобытный бизон и другие (Підоплічко, 1956). Однако всё же причиной исчезновения многих видов и фаун несомненно является несоответствие биологических потребностей животных и экологических условий, изменение которых произошло очень быстро. Причём их глобальность, наверняка, была значительной, ведь известно, что современные крупные локальные климатические катастрофы (течение Эль-Ниньо, засухи в Восточной Африке и Южной Австралии), хотя и приводили к массовой гибели людей и сельскохозяйственных животных, вовсе не способствовали вымиранию видов.

В палеолите и ещё больше в неолите на современной территории Южной Украины, которая почти не испытала влияние материкового оледенения, быстро увеличивалось население первобытных племён. Основным занятием его были рыболовство и охота, которые существенно влияли на отдельные популяции млекопитающих, и в меньшей степени – в целом на фауну. Даже в позднелепистоценовое время были заметны региональные особенности териофауны. В частности, на юго-западе и на востоке страны редко отмечались находки сайгака, что объясняется его малочисленностью и сезонным характером пребывания животных на восточноевропейских равнинах во время весенне-летних миграций (Бибикина, Старкин, 1985). Зимние стада сайгака, скорее всего, концентрировались в Крыму, где было найдено много остеологических останков, принадлежащих взрослым особям. Здесь этот вид обитал в одно время с мамонтом, шерстистым носорогом, северным оленем, песцом и другими представителями мамонтовой фауны (Вере-

щагин, Барышников, 1980). В позднем плейстоцене в Южной Европе обычным видом была европейская косуля, которая в Крыму и на Русской равнине представлена незначительным количеством находок. Вместе с тем, на территории Левобережной Украины и на Северном Кавказе очень многочисленной была сибирская косуля.

По мнению многих палеоокологов, на юге неолитические охотники проявляли незначительный интерес к пушному промыслу и потому в их поселениях очень редко встречаются кости кунных, мясо которых, к тому же, имеет неприятный привкус. Можно лишь предполагать, что реальная численность их в природе была значительно выше, чем можно судить по кухонным останкам. Сейчас в Южной Украине такие хищники, как степной хорек и перевязка трофически и территориально связаны с поселениями малого и крапчатого сусликов. По некоторым данным все районы коренных поселений этих видов были приурочены к возвышенным участкам древней суши, которые не заливались водой даже во время наибольших трансгрессий Чёрного и Каспийского морей. Среди известных центров возникновения современного ареала малого суслика указывают Донецкий кряж (Варшавский, 1963). Вероятно, этот регион являлся также важным рефугиумом в те далёкие времена и для мелких кунных.

Изменение охотничьей фауны в голоцене

В раннем голоцене уже установилась близкая к современной дифференциация природных зон. Однако под влиянием климатических пульсаций их границы испытывали периодические изменения. В частности в атлантический период степная зона занимала значительно большую площадь, чем сейчас, и её северная граница проходила по территории юга Среднерусской возвышенности. В Северном Причерноморье, судя по обнаруженным в стоянках древнего человека костям, которые удалось диагностировать, на долю видов, обитающих в открытых биотопах, в начале раннего голоцена приходилось 75 % особей, а во второй половине этого периода – только 38 %. Особенно резко (в ~6-7 раз) произошло снижение численности сайгака, а также тарпана (в ~3-4 раза), которые в то время оставались важнейшими компонентами степной биоты (Бибикина, 1984).

Климатические условия вюрмского оледенения исключали возможность сохранения на территории современных лесостепной и степной зон широколиственных лесов, благоприятных для обитания многих крупных млекопитающих. По данным палинологического анализа, отложения ледниковых эпох содержат лишь пыльцу недревесных арктических видов, так как господствующим ландшафтом в те времена была своеобразная тундровая степь. С наступившим позднее потеплением появились и первые деревья (ивы и берёзы). На Русской равнине сукцессии лесной растительности начались с берёзово-сосновой серии вблизи возможных лесных убежищ, например, около Донецкого кряжа, и имели общую направленность с востока на запад (Гроссет, 1961).

Новые тенденции в развитии растительности, скорее всего, были связаны с планетарными климатическими изменениями, которые наметились в суббореальный (5-3 тыс. лет тому назад, в эпоху бронзы) и, в особенности, в субатлантический период. Для них характерными были увеличение влажности и снижение средних температур. Считается, что в Европе за последние 4 тыс. лет было семь холодных и влажных периодов (Борисенков, Пассецкий, 1983). Это привело к появлению новых лесных массивов и к их проникновению по поймам рек далеко на юг. Известно, что в южной лесостепи большие площади были заняты дубово-грабовыми и дубово-буковыми лесами, которые в среднем голоцене по долинам Днестра, Днестра и Дуная доходили до Черного моря.

Увеличение лесопокрытой территории произошло за счёт сокращения площади степей, хотя, благодаря этому, в степной зоне значительно возросла мозаичность биотопов и сформировались условия, пригодные для совместного проживания типично лесных и степных животных. При сопоставлении ареалов находок из археологических памятников Восточной Европы было установлено, что в неолитических стоянках кости таких лесных зверей, как: лось, лесная куница, рысь, россомаха, белка, лесной кот не встречались южнее 48° сев. ш. и, таким образом, их распространение не выходило за южную границу современной лесостепи. В поселениях поздней бронзы, раннего железа и средневековья, в особенности в I-тыс. н. э., эти животные уже были обычными на широтах типичной степи. Однако местами их обитания были лишь припойменные районы, где крупные леса уцелели до конца XIX ст. В то же время, такие степные звери, как: сурок, корсак, сайгак, кулан и тарпан были обычными животными, популяции которых испытывали неодинаковое давление со стороны древних охотников. Например, в Нижнем Приднепровье от неолита к средневековью очень сократилась численность кулана, хотя увеличилось поголовье сайгака (Бибикова, 1963). В июле 1594 г. послы римского императора Эрих Лясота и Якоб Генбель в пойме Днепр между речками Самоткань и Домоткань добыли медведя. Это свидетельствует о значительной площади лесов, которыми в то время была покрыта правобережная территория современной Днепропетровской области. С другой стороны, известно, что в 1647-1657 гг. в Южной Украине водилось так много сайгаков, что ихними шкурами у запорожских казаков были обтянуты колчаны для стрел, а лучников называли «сагайдакерами» (Яворницкий, 1991).

Разведение на юге со второй половины V ст. до н. э. домашних животных привело к увеличению численности крупного рогатого скота, а также к появлению овец и коз, предки которых здесь никогда не обитали (Шнирельман, 1980). Это стало причиной повсеместной зональной пастбищной дигрессии растительного покрова (Динесман, 1982), что существенно улучшило условия обитания байбака, крапчатого и серого сусликов. Увеличение их численности способствовало росту популяций мелких хищников (ласка, степной хорь, перевязка, корсак). Вместе с этим, в начале нашей эры среди кухонных останков в поселениях людей на юге Украины лесные копытные незначительно преобладали над степными (табл. 2.2). Но, наблюдалось ли это в природе действительно или причиной этого была избирательность охотничьего промысла, вероятно, мы не узнаем никогда...

В некоторых древних городищах (Ольвия) среди костных останков, относящихся к IV-I ст. до нашей эры, были найденные кости львов и леопардов. По мнению одних учёных, эти звери тогда ещё могли обитать в Причерноморье; по мнению других, крупных хищников использовали для гладиаторских боёв и поэтому они могли быть объектами клеточного содержания или разведения в зверинцах греческих городов-колоний. Однако последующие находки костей льва в трипольских памятниках на территории Одесской области (Бибикова, 1973) и леопарда (Винокур, Хотюн, 1963) в скифских курганах северо-западной Украины развеяли сомнения относительно их естественного обитания в античное время. Всё же надо признать, что, несмотря на длительное существование письменности, до наших дней сохранилось небольшое количество источников, по которым можно ясно представить изменения фауны охотничьих зверей в древние времена. Едва ли нам удастся выяснить эти особенности до конца и тем более установить их истинные причины.

Таблица 2.2
Значение различных копытных в охотничьем промысле, %*

Время	Лесные виды	Степные виды	Дикий кабан	Отношение кол-ва степных видов к лесным
Первые века н. э.	46	38	17	0,9
Начало I тысячелетия н. э.	58	9	33	0,2
Вторая половина III-начало II тысячелетия до н. э.	25	64	11	2,6
Середина IV-начало III тысячелетия до н. э.	45	45	10	1,0

*По: Л.Г. Динесман (1982)

На протяжении двух последних тысячелетий климат и геологическая история Южной Украины не испытывали серьезных потрясений, хотя в 1780-1870 гг. и в 1900-1910 гг. наблюдалась очень холодная погода, а периоды 1850-1870 и 1920-1950 гг. отличались высокой влажностью. Поэтому причиной фаунистических изменений стали исключительно антропогенные факторы, влияние которых стало особенно заметным с XVIII ст. После ликвидации в 1775 г. Запорожской Сечи, степь, ранее занятая ногайцами и татарами, в короткий срок была заселена славянами. С 1795 по 1811 гг. в Херсонскую, Таврическую и Екатеринославскую губернии из Левобережной Украины переселилось около 100 тысяч будущих скотоводов и земледельцев (Кириков, 1983). Началось интенсивное освоение степной зоны, которое привело к полной трансформации степной биоты и уничтожению лесов. Все уцелевшие лесные массивы подверглись массовым рубкам, что привело к резкому сокращению лесистости. В те времена в Днепровском уезде она сократилась до 0,3 %, в Екатеринославском – до 3,4 % и в Александровском – до 0,8 %. После отмены крепостничества в 1861 г., что в значительной степени стимулировало развитие капиталистических отношений, указанные процессы заметно усилились.

Таблица 2.3

Фауна охотничьих зверей Степной Украины в голоцене

Виды	Встречаемость		
	VI ст. до н.э. – VI ст. н.э.	VII - XII ст.	Конец XX ст.
Выхухоль	Редко	Единично	Очень редко
Крот	Редко	Единично	Локально
Заяц-русак	Часто	Часто	Часто
Кролик дикий*	-	-	Редко
Бобр европейский	Часто	Часто	Редко
Байбак	Часто	Часто	Часто
Белка обыкновенная*	-	-	Локально
Ондатра*	-	-	Часто
Волк	Часто	Часто	Часто
Шакал обыкновенный	-	-	Локально
Лисица обыкновенная	Часто	Часто	Часто
Корсак	Редко	Единично	Очень редко
Собака енотовидная*	-	-	Часто
Медведь бурый	Редко	Редко	-
Выдра речная	Редко	Редко	Часто
Куница лесная	Редко	Редко	Редко
Куница каменная	Редко	Редко	Очень часто
Барсук обыкновенный	Часто	Часто	Часто
Норка европейская	Редко	Единично	Очень редко
Норка американская*	-	-	Локально
Хорь лесной	Редко	Единично	Локально
Хорь степной	Редко	Единично	Очень редко
Перевязка	Редко	Единично	Очень редко
Ласка обыкновенная	Редко	Единично	Часто
Горностай	Единично	Единично	Очень редко
Леопард	Редко	-	-
Лев	Редко	-	-
Кот лесной	Редко	Единично	Очень редко
Кулан*	Часто	Часто	Локально
Тарпан	Редко	Очень часто	-
Свинья дикая	Часто	Часто	Часто
Олень благородный	Очень часто	Очень часто	Локально
Олень пятнистый*	-	-	Локально
Олень северный	Редко	Редко	-
Лось европейский	Часто	Часто	Редко
Лань европейская*	-	-	Локально
Косуля сибирская?	Часто	Часто	Локально
Косуля европейская	Часто	Часто	Часто
Муфлон европейский*	-	-	Редко
Сайгак	Очень часто	Очень часто	-
Зубр	Редко	Редко	-
Тур	Редко	Редко	-
Всего:	33	31	34

*Интродуцированные виды

Несмотря на это, в XIX ст. из охотничьего степного териологического комплекса исчезло незначительное количество стенолюбивых видов – корсак, сайгак и тарпан. Последний, к сожалению, как зоологический вид, был уничтожен полностью, а популяции таких важных для человека зверей как байбак и бобр оказались на грани исчезновения. Поэтому в те годы фаунистические изменения приобрели масштабный характер (табл. 2.3). Интенсификация скотоводства в XIX-начале XX ст. также отрицательно повлияла на травоядных через вытеснение диких копытных с водопоев, лучших пастбищ и распространение нехарактерных для того времени болезней. Среди них: ящур и сибирская язва, которые были заимствованы у домашних животных. Хотя в 60-годы XIX ст., вследствие снижения цены на шерсть и увеличения цены на пшеницу, поголовье овец, прежде всего, стало сокращаться, количество домашних животных было значительным. В 1841-1848 гг. лишь в Херсонской губернии насчитывалось 202-428 тыс. лошадей, 700-832 тыс. крупного рогатого скота и 1838 тыс. овец. На территории Одесской губернии в 1913 г. содержали 814 тыс. лошадей, 826 тыс. голов крупного рогатого скота, 397 тыс. овец, 419 тыс. свиней и столько же коз. Следствием этого было увеличение площади выгонов и уничтожение степной растительности, в особенности, вредного для овец ковыля, который выжигали дважды на год. Это способствовало расселению и росту численности, прежде всего, серого суслика (Браунер, 1923), что оказало положительное влияние на мелких кунных. Большое количество домашних копытных, в свою очередь, служило основой для процветания южной группировки волка.

Для понимания глобальности изменений фауны млекопитающих, которые произошли вследствие уничтожения степной биоты, можно использовать пример из недавнего прошлого. Распашка в 1954/55 гг. в Казахстане 18 млн. га целинной степи сначала не оказала заметного влияния на фауну. Однако, когда в 1957 г. пашня стала составлять 10 % площади государства, началось повсеместное вымирание сурка, степной пеструшки и корсака (Павленко, 1968), но, вместе с тем, произошло расширение ареалов зайца-русака, хомяка и некоторых других млекопитающих (Слудский, 1956). В Каменной степи (Воронежская обл.) распашка целины в сочетании с интенсивным промыслом были признаны основными причинами снижения численности и исчезновения во многих местах байбака (Барабаш-Никифоров, 1957). Подобная картина наблюдалась на территории Голодной степи в Средней Азии, где после распашки целинных земель и орошения посевов наблюдалось исчезновение перевязки, степного хорька, ласки, корсака, волка и шакала. Новые условия способствовали непредвиденной интродукции серой крысы, а также росту её численности с дальнейшей экспансией вида в границах всего Целинного края.

Интродукция животных

В конце XVIII и в начале XIX ст., в связи с исчезновением многих видов животных и сокращением популяций охотничьих зверей, широкое распространение получила интродукция аборигенных и экзотических видов. Изначально в процессе её преследовались исключительно утилитарные цели, что нашло своё воплощение в создании частных охотничьих хозяйств. В Российской империи их наилучшими образцами были «Заказники императорской охоты». Так, на территории одного из них, в горном Крыму (1913-1917 гг.) были предприняты попытки акклиматизации зубра, европейского муфлона, кавказского тура и других зверей (Дулицкий, 2001). Позже высказывались предложения о необходимости интродукции сайгака, зубра, косули и благородного оленя на о-ве Джарылгач в Черном море (Браунер, 1929).

После создания Советского государства передовыми учеными того времени Б.М. Житковым, П.А. Мантейфелем, В.Я. Генерозовым и другими специалистами охотничьего хозяйства была сформулирована концепция «Обогащение и реконструкция фауны СССР», которую одобрили в 1933 г. на I-всесоюзном съезде по охране природы и содействию развития природных богатств (Фортунатов, 1933). Таким образом впервые в мировой истории изменения фауны были узаконены на государственном уровне и стали активно внедряться в практику согласно специального плана. В 1948 г. продолжение указанных работ было закреплено в постановлении ЦК ВКП (б), которое предусматривало создания грандиозной системы государственных и колхозных пограничных лесных полос. По мнению зоологов того времени, в местах искусственных лесонасаждений целесообразным считалось объединение интересов сельского, лесного и охотничьего хозяйства. Для этого рекомендовалось «уничтожить вредных и расселить полезных животных» (Колосов, 1950). В списке потенциальных отечественных интродуцентов называли: каменную куницу, лесного и степного хорьков, горностая, ласку, европейскую норку, барсука, белку, выхухоль и крота, а из иностранных пушных зверей – скунса, колонка и енотовидную собаку. В наиболее значительных лесах лесостепи планировалось интродуцировать косулю, пятнистого оленя и европейскую лань. Считалось необходимым проведение опытов по разведению «черно-бурых лисиц с дальнейшим расселением для улучшения качества меха местных зверей» (Аверин, 1927), а также создание очагов обитания белки в Велико-Анадольском, Деркульском и других лесах. Надо отметить, что большинство из провозглашенных идей, часть из которых не имела достаточно глубокого биологического обоснования и не учитывала дальнейшие экологические, а также эволюционные последствия, было реализовано. Например, в 50-годы XX ст. в Кременском районе Луганской области «...для улучшения качества меха...» было выпущено 10 лисиц-сиводушек (Павлов и др., 1974), что, конечно же, что не принесло желаемых результатов.

В Южной Украине основные работы по интродукции охотничьих зверей планировалось провести на территории Херсонской, Донецкой, Харьковской и

Луганской областей, а также в Крыму. План реконструкции охотничьей фауны был согласован с Главным управлением пограничного лесоразведения при Совете Министров СССР. Хотя вторая мировая война воспрепятствовала его выполнению, ещё до её начала были сделаны многочисленные выпуски енотовидной собаки, алтайской белки в крымские леса, выхухоль из бассейна Северского Донца в обширные на то время плавни Днепра, осуществлена интродукция благородного оленя на п-ов Бирючий и пятнистого – в причерноморские районы Херсонщины (Павлов, 1999). Особая роль в восстановлении поголовья и создании новых группировок придавалась заповеднику «Аскания-Нова», сотрудники которого хорошо освоили технологию выращивания европейской лани, европейского муфлона, благородного и пятнистого оленей, бизона, зубра, сайгака и многих других животных (Треус, 1968). Несмотря на предостережение А.А. Браунера (1929), который считал, что «муфлон никогда не сможет жить в украинской степи», именно в степной зоне Украины удалось сформировать самые значительные очаги обитания этого животного. Наиболее масштабные работы по интродукции охотничьих зверей в Южной Украине проводились в послевоенное время. Благодаря им были созданы современные популяции ондатры, енотовидной собаки, пятнистого и благородного оленей. Существенные положительные результаты были получены при полувольном разведении кулана в Азово-Сивашском национальном природном парке (п-ов Бирючий) и лошади Пржевальского в рекреационной зоне Запорожского автозавода (сейчас – рекреационный парк «Таврия»).

Волна изменения фауны охотничьих зверей достигла апогея в 1960-1970 гг. В этот период на территории Южной Украины было расселено, а также вывезено в другие районы СССР с целью «освежения крови», большое количество животных 15 видов (Woloch, 2007). Но пренебрежение исполнителей к теоретическим разработкам и критическим замечаниям известных ученых, а также выполнение заказов представителей местной власти, которые иногда противоречили здравому смыслу, привели к провалу работы по интродукции бурого медведя, козерога и зубра – в Крыму, сайгака – на полуострове Бирючий, нутрии – в низовьях Днепра, дикого кролика – более, чем в сотне мест страны.

В связи с сокращением ареала европейской выхухоль, в Украине неоднократно предпринимались попытки её расселения. Однако, несмотря на интродукцию около 400 зверьков на территории 5 областей, существенного положительного результата достичь не удалось. Более того, в последней трети XX ст. выхухоль исчезла и в местах своего аборигенного проживания на территории Кременского района Луганской области, откуда брали животных для расселения (Загороднюк та ін., 2002).

Благодаря интродукции в 1953 г. крота ($n = 101$), на территории Великоанадольского лесничества в засушливой Донецкой области был создан локальный очаг обитания этого вида. Недавно здесь обитало 550-600 зверьков, изолированных от естественного ареала значительными просторами полей и другими непригодными биотопами (Мельниченко та ін., 2002). Несмотря на значительную продолжительность обитания вида в новом месте, экологическая и хозяйственная целесообразность такого эксперимента довольно сомнительна.

Особое значение в Украине придавали расселению дикого кролика, которое наиболее активно проводили в 1965-1976 гг. на территории 20 областей (Архипчук, Груздев, 1986). Только в Крыму (1961-1986 гг.) было выпущено ~1,5 тысяч зверьков и создано более 20 очагов обитания этого вида (Литус, 1986). В дальнейшем, несмотря на высокую численность (7,2 тыс. особей) и значительную плотность (25-26 особей/1 га) в отдельных местах полуострова, неумеренная эксплуатация ресурсов (отлов для расселения 5,2 тыс. и отстрел 3,4 тыс. зверьков), болезни и браконьерство привели к полному уничтожению дикого кролика в большинстве мест некогда успешной интродукции (Шулятьев, 1987). Следует отметить, что гораздо раньше, в 1929-1935 гг., для вольного размножения было расселено более 1,2 тыс. домашних кроликов на Кинбурнской косе (Николаевская обл.) и более 2,5 тыс. – на склонах Крымских гор в Бахчисарайском р-не. Однако вскоре все животные погибли от болезней, браконьеров, хищников и бескормицы (Колосов, 1975). Позже много выпусков зверьков домашней формы было произведено в низовьях Днепра, на Арабатской стрелке и в других местах, но все они закончились неудачей. Между тем, один из известных охотоведов страны, бывший руководитель Украинского отделения ВНИО Ю.Н. Кириллов (1957), предупреждал, что выпуски дикого кролика не дают положительных результатов «из-за несоответствия условий мест выпуска биологическим требованиям вида». Недавно подобная ситуация наблюдалась с байбаком, ресурсы которого в конце XX ст. достигли 110 тысяч особей и требовали рационального охотничьего использования. Вместо этого проводились многочисленные дорогостоящие попытки расселения зверьков в степной и лесостепной зонах. За 50 лет в Украине было интродуцировано около 600 сурков, которые прижились лишь в Аскании-Новой, в Донецкой, Одесской и Николаевской областях. Причём на территории последней, кроме украинских, расселяли животных из Казахстана, в чём не было никакой необходимости (Токарский, 1997). И только в начале XXI ст. в стране стали проводить охоту на байбака, что во времени совпало с разгулом браконьерства, которое может привести к быстрому сокращению ещё недавно процветающие популяции. Всего же в стране в течение XX ст. было расселено ~58 тыс. особей млекопитающих, которые относились к 29 видам.

Несмотря на успешное выращивание сайгака в полувольных условиях в заповеднике «Аскания-Нова» (Гавриленко, Треус, 1999), восстановить его естественные популяции в Украине не удалось. В 1958 г. 20 (7 ♂ и 13 ♀) животных этого вида было выпущено на п-ов Бирючий. Часть антилоп погибла от стресса во время транспортировки, а остальные мигрировали в соседние угодья, где были уничтожены браконьерами (Банников, 1975). В западных районах Одесской области сайгак, как большая редкость встречался до 1793 г. (Браунер, 1923), а на таврических землях – до 1827-1830 гг. (Фальц-Фейн, 1997). Не выдержав конкуренции с домашними лошадьми, крупным рогатым скотом и многочисленными овцами при постоянном преследовании людьми, этот вид исчез так незаметно, что с конца XIX ст. о нём вообще не упоминается в литературных источниках. Ещё в 1887 г. Ф. Фальц-Фейн завёз в Аскания-Нову сайгаков из Астраханской области и добился хороших результатов по их разведению в неволе. Однако во

время гражданской войны 1918-1920 гг. около 200 антилоп вышло в степь через поломанную изгородь (Аверин, 1923). Несмотря на такое большое количество животных, это не привело к образованию популяции сайгака в Причерноморье. Поэтому в наши дни полевые ландшафты с развитой сетью мелиоративных каналов, автомобильных дорог и лесополос, с большим количеством населённых пунктов являются непригодными биотопами для таких недавно обычных представителей степного териологического комплекса, как сайгак и кулан. Тем не менее, попытки по разведению в природе этих зверей продолжают. По устному сообщению Виктории Смаголь, научного сотрудника заповедника «Аскания-Нова», на территории НПП «Чаривна гавань», который был создан на п-ове Тарханкут в Крыму, после месячной передержки в загородке площадью 2 га, в ноябре 2013 г. вместе с 7 взрослыми туркменскими куланами в просторный вольер (100 га) было выпущено 11 полугодовалых сайгачат...

Надо сказать, что в XX ст. интродукция охотничьих зверей во многих странах была весьма распространённым явлением, что оказало большое влияние на их фауну. Благодаря ней, в Великобритании были созданы популяции кенгуру (*Macropus rufogriseus*), мунтжака (*Muntiacus reevesi*) и водяного оленя (*Hydropotes inermis*), в Финляндии – белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*), в Словении – оленя-аксиса (*Cervus axis*), в Германии – енота-полоскуна (*Procyon lotor*). В некоторых местах её осуществляли лишь после тщательного изучения возможного отрицательного влияния сельского хозяйства и охоты на новые виды, их стойкости против болезней и местных хищников, образа жизни и многих популяционных характеристик. Согласно программе, разработанной в 1948 г. сотрудниками Бюро спортивного рыболовства и охоты, в США удалось создать устойчивые очаги обитания лани, косули, различных оленей (благородный, пятнистый, замбар, аксис), некоторых антилоп, дикого кабана, зайца-русака, дикого кролика и др. При этом не было отмечено случаев завоза в страну паразитов и болезней чужеземного происхождения, что считается важным достижением указанной акции (Вимп, 1970). Естественно, что под влиянием видов-вселенцев происходит и изменение среды их обитания. В России из 62 видов млекопитающих, чужеродных для определённых регионов, к охотничьим относят 36 (58,1 %). Из них наиболее опасными для природных экосистем признаны: обыкновенный и канадский бобры, ондатра, дикий кабан, американская норка, енотовидная и домашняя собаки (Хляп и др., 2008). Деятельность этих зверей также отрицательно сказывается на функционировании естественных экосистем и в Украине.

Обобщая результаты этого подраздела, уместно отметить, что из 9 интродуцированных для охотничьего использования видов 7 (кролик дикий, ондатра, собака енотовидная, норка американская, олень пятнистый, муфлон европейский и лань европейская) являются экзотическими, которые никогда ранее в нашей стране не встречались. В то же время кулан и белка в разные периоды развития природных экосистем уже были обитателями соответствующих биотопов, однако сейчас они представлены иными формами. Поэтому их можно также причислить к истинным интродуцентам. Это же касается и благородного оленя, многочисленные палеозоологические останки которого обнаружены на территории стоянок

древних людей. Сейчас на юге Украины его популяции представлены уникальными животными, которых раньше никогда и нигде в мире не было. В целом, интродукция охотничьих зверей на территории нашей страны способствовала появлению новых очагов обитания некоторых видов, создала предпосылки для формирования новых межвидовых отношений и повысила хозяйственную ценность отдельных территорий. Она обогатила генофонд многих популяций, увеличила их гетерозиготность, что способствовало повышению выживаемости потомков и увеличению численности. Но интродукция имела и отрицательные последствия, такие как: расселение возбудителей опасных для человека болезней (японский и таёжный энцефалит), а также отдельных паразитов (*Echinostoma revoutum*, *Quinqueserialisb quinqueserialis*, *Plagiorchis proximus e. a.*) (Максимов и др., 1975). Особенно опасной является быстрая трансформация такого важного эволюционного достояния, как генотипы дикого кабана, благородного оленя, зайца-русака и других видов (Woloch, 2007).

Таким образом можно констатировать, что основные изменения охотничьей териофауны в степной зоне Украины произошли в послевоенное время. Этому способствовали несколько причин, среди которых можно выделить:

- а) прекращение охотничьего использования ресурсов некоторых видов, упорядочение структуры и форм деятельности охотничьих хозяйств, а также установление сурового режима охраны по отношению к диким животным;
- б) создание сети специальных заказников и интенсивные работы по реакклиматизации представителей аборигенной фауны;
- в) интродукция новых видов с целью их акклиматизации и натурализации;
- г) ускоренное превращение степной биоты в совокупность агросистем, размежованных лесополосами, что существенно улучшило кормовые условия многих охотничьих зверей и создало предпосылки для обитания некоторых копытных на ранее безлесых территориях.

Тенденция развития териофауны

Доминирование антропогенного ландшафта в конце XX ст., благодаря распашке степи, зарегулирования речного стока, индустриализации, интенсивной урбанизации и другим явлениям, связанных с развитием производственных сил, существенно повлияли на биологическое разнообразие и условия существования большинства животных и растений. Естественно, что это привело к изменению фауны охотничьих млекопитающих, к структурной перестройке и упрощению большинства биогеоценозов.

Несмотря на то, что количество видов зверей, которые являются объектами охоты, почти за 26 столетий осталось почти без изменений, на территории Южной Украины полностью исчезли такие реликты минувших фаун, как: северный олень, леопард, лев, а также постоянно преследуемые человеком крупные копытные (тур, зубр, тарпан, сайгак) и некоторые хищные (бурый медведь). Среди сов-

ременных видов из рек степной Украины исчезла выхухоль, хотя надежда на обнаружение её в бассейне Северского Донца ещё остаётся (Загороднюк та ін., 2002). Повсеместно усилилась тенденция к сокращению численности и к исчезновению целых группировок обыкновенного хомяка и всех видов сусликов, которые являются важными трофическими компонентами для многих кунных.

В конце XX-го ст. мы стали свидетелями не только резкого сокращения численности популяций и ареалов определенных видов, но и их восстановления. Небывалая экспансия некоторых животных превзошла самые смелые прогнозы. Если в VI ст. фауна охотничьих зверей в степной Украине состояла из 33, в VII-XII ст. – из 31, в начале XX ст. – из 20, то в конце XX ст. она возросла до 33 видов (Woloch, 2007). На данное время всех их можно разделить на следующие группы:

- виды, популяции которых удалось восстановить в границах исторических ареалов вследствие охраны уцелевших очагов обитания и реакклиматизационных работ (европейский бобр, благородный олень, европейская косуля, степной сурок, дикий кабан и обыкновенная выдра);
- убиквисты, которые обитают в степной зоне с давних времён, а их популяции, несмотря на трансформацию биотопов и регулярное изъятие, подвержены периодическим колебаниям (волк, лисица, заяц-русак, лесной хорёк, ласка);
- новые виды, интродуцированные специально для освоения природных биотопов с целью акклиматизации (дикий кролик, ондатра, нутрия, енотовидная собака, европейская лань, европейский муфлон, пятнистый олень, белка) или случайно (американская норка);
- виды, которые самостоятельно освоили существующие и новые биотопы, такие как: искусственные леса и полесозащитные лесополосы (барсук, лесная куница, лось), а также населённые пункты (каменная куница);
- стенотопные виды (перевязка, степной хорь, горностай, европейская норка и лесной кот), реликтовый характер ареалов которых сейчас вызовет наибольшее беспокойство.

Недавнее возвращение корсака в степную зону Украины (Боровик, 1999) лишь вселяет надежду на возрождение его юго-восточной популяции. Современные знания по экологии вида свидетельствуют о невозможности его обитания в антропогенном ландшафте. Даже в типичных местах постоянного проживания корсака в Казахстане, Средней Азии и в Забайкалье сейчас наблюдается значительное сокращение его численности и ареала. Причиной этого, прежде всего, зоологи считают земледельческое освоение целинных земель, общую урбанизацию и, в последнюю очередь, – охоту (Гептнер и др., 1967).

Проведенные исследования позволили сформулировать концепцию развития охотничьей териофауны на юге Украины и функционирования южных периферийных популяций (Волох, 2004):

- Несмотря на существенные структурные изменения степной биоты, фауна большинства охотничьих зверей сохранила способность к динамичному реагированию сокращением и увеличением видового разнообразия, хотя ведущим в этом процессе стали антропогенные факторы.

- Формирование периферийных популяций некоторых зверей (лось, косуля, кабан, барсук, выдра, шакал и др.) произошло вследствие их охраны на большой части ареалов и создание на юге благоприятных условий. Среди последних следует назвать формирование большого числа искусственных лесных биотопов и увеличение их площади.

- С последней трети XX ст. весьма тёплыми стали зимы, вследствие чего на многих водоёмах уменьшилась толщина льда и сократилась длительность ледостава. Это способствовало расширению на юг ареала выдры, которая расселяется зимой.

- В южных районах Украины расположены пульсирующие окраины ареалов крупных млекопитающих, которые представлены малыми изолированными популяциями. Следствием этого является их слабая устойчивость и высокая зависимость от различных экологических факторов.

- Лесные и лесостепные иммигранты, популяции и ареалы которых флуктуируют более всего, являются теми ценофилами, которые при расселении используют интразональные пойменные ландшафты. Это даёт им возможность проникать далеко на юг без существенного преодоления сопротивления среды и морфологических адаптаций.

В дальнейшем можно прогнозировать полное исчезновение из степной зоны Украины лося, снижение численности которого напоминает ситуацию в начале XX ст. Уничтожение степи, сукцессионные изменения в ассоциациях вторичной растительности из-за резкого сокращения поголовья овец и крупного рогатого скота уже привели к исчезновению многих колоний малого и крапчатого сусликов. Следствием этого может быть вымирание перевязки и степного хоря, ареалы которых сейчас представляет собой разрозненные и малочисленные очаги обитания в степной зоне. Особое беспокойство вызывает состояние группировок лесного кота в дельтах Днестра и Дуная. Можно надеяться на дальнейшее увеличение численности и расширение ареалов шакала и лесной куницы.

Вообще в XXI ст. фауна охотничьих животных региона не должна испытать существенных изменений. Наибольшая угроза нависла над животными, которые долгое время были объектами охоты, а сейчас относятся к категории редких и исчезающих. Они требуют нашего наибольшего внимания и финансовых затрат на мероприятия по формированию общественного мнения об их важности в функционировании экосистем, на восстановление структуры биотопов и на создание питомников для разведения зверей в неволе с последующей интродукцией в оптимальные уголья. Однако существует и другая точка зрения, смысл которой состоит в том, что эволюция человека включает не только его морфологические изменения и акселерацию, но и поведение, а также взаимоотношение с природой, которое выражается преимущественно в её преобразовании для своих растущих потребностей. Поэтому наши попытки сохранить некоторые виды в процессе интенсивной трансформации среды их обитания до её полной непригодности, лишь оттягивает время их исчезновения. К сожалению, мало верится в то, что этот процесс имеет волнообразный характер и человечество в состоянии его стабилизировать, а потом направить вспять...

ГЛАВА 3

ДИНАМИКА АРЕАЛОВ

Все охотничьи животные очень зависят от антропогенных факторов, влияние которых сейчас нельзя сравнить ни с одним из природных процессов. Более того, в отдельные периоды развития человеческого общества зачастую именно они определяли эволюционную судьбу некоторых видов. Особенно это стало заметным в начале XX ст., когда во многих местах Украины были истреблены копытные и наиболее ценные пушные звери. Их преследование стало несколько интенсивным, что просвещённые слои населения, осознав грозящую опасность исчезновения, выступили с инициативой по запрещению охоты на косуль, кабанов, оленей, бобров, сурков, а также на других зверей и птиц (Корнеев, 1964). Однако эти меры имели исключительно локальный характер и осуществлялись лишь крупными землевладельцами в своих владениях. Такие помещики, как Браницкие, Радзвиллы – в Подолии; Тышкевичи, Сангушко, Потоцкие, Цилиакусы – на Волыни; Грохольские, Конепольские – на Одешине; Харитоненко, Кенинг – на Харьковщине; Балашова – на Черкащине; Юсупов – в Крыму и другие создали частные охотничьи хозяйства. В них были установлены строгие правила охоты, которая проводилась всего несколько раз в году, а также осуществлялась подкормка диких животных. Кроме того, в вольерах разводили преимущественно привезённых из-за границы ланей и благородных оленей, которых после увеличения численности выпускали в охотничьи уголья.

В степной зоне большое значение для поддержания ресурсов крупных охотничьих зверей имел зоопарк А. Фальц-Фейна в с. Гавриловка Нововоронцовского р-на Херсонской области, где разводили благородных оленей и европейских косуль. После революции его обитателей выпустили на волю, а в советское время здесь был создан охотничий заказник. Это ускорило восстановление поголовья косули в Правобережной Украине и привело к формированию популяции благородного оленя, которая существует и поныне. Ещё в 1894 г. Законом об охоте была запрещена добыча степного хорька, как полезного животного, в сельскохозяйственных районах некоторых губерний Российской империи (Абеленцев, 1968).

Нельзя не вспомнить о достойных уважения инициативах, таких как создание «Обществ правильной охоты и рыбной ловли» (1910 г.), введение разовых и годовых охотничьих билетов, пятилетний запрет министра Земельных дел Украины (1918 г.) на отстрел лосей, оленей, косуль, кабанов и других животных. Однако указанные меры лишь замедлили уничтожение их отдельных группировок.

Первая мировая война, последующие за ней революционные события и гражданская война, изменившие уклад населения и разрушившие экономику Российской империи, способствовали почти бесконтрольному использованию всех природных ресурсов. В те годы особенно пострадало поголовье крупных охотничьих зверей и их основные биотопы – леса. Встреча даже единичных лосей в 1918-1919 гг. на территории Киевской и Волынской губерний стала исключительно редким явлением. Если в малонаселённых на то время лесах Белоруссии популяции бобра, лося, кабана, косули были доведены до депрессивного состояния (Федюшин, 1929), то в безлесых районах степной Украины они исчезли очень давно. Масштабность разграбления природных богатств, которая имело место в начале XX ст., сейчас трудно даже представить. Например, в 1900 г. в Богодуховском уезде Харьковской губернии крупным сахарозаводчиком Харитоненком было создано Натальевское охотничье хозяйство, где разводили благородных оленей кавказского и немецкого происхождения. Несмотря на то, что в 1917 г. их численность превысила 1 тыс. особей, во время послереволюционного безвластия и гражданской войны все звери были уничтожены (Ранцев, 1923).

В конце XIX ст. несколько охотничьих хозяйств и заповедников, принадлежащих польским помещикам, существовало в Балтском округе Одесской области. Здесь разводили европейскую косулю, благородного оленя и дикого кабана. Это способствовало расселению этих зверей и поддержке очагов их обитания в природе. Однако в годы гражданской войны большинство зверей было уничтожено – лишь несколько оленей уцелело в Лесничевском лесу, где в 1920 г. видели 2 особи (Волянский, 2008).

В 1914-1920 гг. на крайнем юге страны обитание благородного оленя и косули было ограничено лишь горными районами Крыма, где их преследовали круглогодично (Браунер, 1923). В равнинной степи охота на зайцев, лисиц и других животных также проводилась независимо от времени года. Лишь после 1921 г., когда был создан Всеукраинский союз охотников и рыболовов (ВУСОП), и особенно после установления в 1926 г. уголовной ответственности за браконьерство, негативное влияние последнего стало ослабевать. Особое значение для сохранения поголовья диких животных в те годы имели специальный документ «Правила проведения полювання, їх терміни і засоби», утверждённый Советом Народных Комиссаров в 1927 г.

Последующее невероятное восстановление в степной зоне Украины популяций копытных, которое имело место в 70-80-х годах XX ст., а также расселение и увеличение группировок других видов (байбак, бобр, белка, ондатра, барсук, выдра и др.) показало недостаточность наших знаний в вопросах теории ареала и динамики популяций. Поэтому поиски причин экспансии некоторых охотничьих зверей в южные районы, изучение особенностей формирования их географических популяций стали предметом нашего специального исследования.

Изменения ареалов и их причины

Стремление к расширению области обитания присуще каждому виду животных, а способность и склонность к расселению является одним из средств поддержания его целостности. Но всё же, специальных исследований и обобщений о расселении животных немного и потому существует определённая трудность в проведении ретроспективного анализа таких явлений.

Границы ареалов многих зверей достаточно лабильны и их кажущаяся устойчивость объясняется небольшой длительностью наших наблюдений. Анализ поступательных движений животных (лось, кабан, косуля, заяц-русак и др.), которые в XX ст. расширили область обитания, показывает, что на их расселение оказали влияние разные экологические факторы. В значительной степени этому процессу способствовала хозяйственная деятельность человека, которая привела к увеличению или уменьшению площади пригодных местообитаний с соответствующими характеристиками. Тем не менее, объяснить всю динамику очертаний ареалов только этим невозможно, поскольку волны расселения также возникали и угасали безо всяких изменений ландшафта. Всё же без наличия соответствующих биотопов формирование новых очагов обитания животных или восстановление старых представляется невозможным.

На основе материалов, которые относятся к началу XX ст., была сделана попытка объяснить расположение северных границ ареалов некоторых копытных высотой снежного покрова. Считалось, что распространение кабана лимитирует среднемаксимальная высота снега в 30-40 см, благородного оленя и косули – 50 см, лося – 70-90 см (Формозов, 1946). Однако последующие события опровергли приведенные расчеты. Несомненно, снежные зимы ограничивали распространение и периодически сокращали численность копытных, но не были основными причинами этого – они лишь повышали эффективность их уничтожения браконьерами и хищниками. В дальнейшем, несмотря на значительную высоту снежного покрова, после улучшения кормовой базы в процессе существенного увеличения площади агроценозов в российском Нечерноземье, косуля и кабан самостоятельно заселили север лесной зоны и достигли промысловой численности (Верещагин, Русаков, 1979; Фадеев, 1982), а лось стал регулярно встречаться в тундровой зоне (Филонов, 1983).

На фоне распространённого мнения о существенном влиянии антропогенных факторов на динамику ареалов, ещё в конце XIX ст. возникли и другие суждения по этому поводу. Выдающиеся географы А.И. Воейков (1963) и В.В. Докучаев (1951), высказывая свои взгляды о влиянии человека на природу степей и придавая его деятельности первостепенное значение, одновременно подчеркивали важность изменения естественной среды в результате усиления сухости климата. Существует также мнение, что пульсация границ ареалов в большей степени зависит от современных факторов и имеет мало общего с историческими причинами, в том числе и с последствиями ледникового периода. Последнее значительное похолодание в Европе, Северной и Южной Америке относится к середине XIX ст., когда наблюдалось вымер-

зание маслин и цитрусовых в Италии и на юге Франции, а также увеличение количества суровых зим и дождевых летних сезонов в Европе, Западной Сибири, Казахстане и в других местах. Однако это, по большому счёту, мало повлияло на очертания ареалов большинства зверей и птиц.

Особое значение для расселения животных имело потепление климата, которое началось в 80-годах XIX ст. и достигло апогея в 30-годы XX ст. Оно сопровождалось увеличением среднегодовых температур, сокращением морозного периода, повсеместным таянием ледников и повышением уровня Каспийского моря, что привело к пространственному перераспределению млекопитающих и птиц. Следствием этого были существенные продвижения животных в новые области в 1880-1890 и в 1930-1940 гг. Очень важным для их удачного расселения считается не только сам факт потепления, которое и сейчас имеет место во всём Северном полушарии, но и то, что оно наиболее ярко проявилось зимой. Это дало возможность пионерам миграции закрепиться на достигнутых рубежах в высоких широтах Северной Европы (Kalela, 1950). Благодаря потеплению климата, в северных районах удалось существенно увеличить площади сельскохозяйственных угодий, что улучшило условия зимовки многих животных. К 1930 г. в Карелии северная граница ареала крота достигла $65^{\circ}10'$, лесного хорька – $64^{\circ}10'$, зайца-русака – $62^{\circ}35'$ сев. широты. В то же время на территории этой республики исчез песок, а южная граница распространения северного оленя продвинулась на север до $62^{\circ}20'$ сев. ш. (Марвин, 1959). На Кольском п-ове стали появляться лоси, которые в 1933 г. были отмечены возле г. Мурманска на 69° сев. широты (Семёнов-Тянь-Шанский, 1948). В 30-е годы наблюдалось проникновение в Прибалтику кабанов, которые за несколько лет заселили территорию Эстонии, но позже вымерли в течение трёх суровых зим (Erkinaro et al., 1982). Вообще, в то время увеличение популяций кабана отличалось значительной масштабностью и охватило даже зону пустынь с интразональным речным и озёрным ландшафтом (Слудский, 1956).

Именно на протяжении первой половины XX ст. у некоторых видов наблюдалась явная пульсация отдельных участков ареалов, которые выдвинулись «языками» по экологическим руслу далеко вперёд или отодвинулись назад (такими можно считать южные границы ареалов выдры и лесной куницы) (Барабаш-Никифоров, 1957). Иногда они проявляли чрезвычайную устойчивость, что привело к расширению ареала. При этом поступательное движение некоторых млекопитающих происходило широким фронтом: одна часть их останавливалась на определённых рубежах и временно возвращалась назад, другая же проявляла тенденцию к дальнейшей экспансии.

В последней трети XX ст. наметилась вторая волна расселения животных, чему также способствовали тёплые и малоснежные зимы. В частности, в Швеции очаги обитания косули были обнаружены на $65^{\circ}40'$, а отдельные особи и даже группы зверей этого вида периодически стали проникать до Полярного круга – до $66^{\circ}33'$ сев. широты (Markgren, 1966). В 1964-1975 гг. косуль неоднократно отмечали на юге Карелии, а в 1974 г. – в Мурманской области России (Верещагин, Русаков, 1979). В 1969/70 гг. были зарегистрированы первые заходы кабана в Карелию, численность

которого в 1974/75 гг. составила 65-70 особей. При этом отдельные звери проникли на север до $62^{\circ}52'$ сев. широты (Данилов, 2005). Примерно в эти же годы начался быстрый рост поголовья и восстановление ареала лося, которые наблюдались почти одновременно в Северной Америке и в Евразии. В Европейской части бывшего СССР этому во многом способствовали эффективная охрана и улучшение кормовой базы на большой площади, которое произошло в процессе сукцессионной замены хвойных лесов лиственными молодняками (Филонов, 1983). В 60-годы между Ладожским озером и Северной Двиной ареал русака достиг Белого моря, хотя пребывание его здесь непостоянно, поскольку очень зависит от состояния сельскохозяйственных угодий и климатических особенностей конкретного года (Груздев, 1974). В 1951-1956 гг. этот вид локально стал встречаться в агроценозах и на лесных опушках Финляндии, однако вскоре исчез, что вызвало стремительный рост численности менее конкурентного беляка (Lind, 1963). Обобщая тенденции изменения териофауны в XX ст., П.И. Данилов (2005) отмечает значительное продвижение на север ежа, крота, лесного хорька, барсука, волка, косули и, особенно, – стремительное расселение кабана.

Указанную глобальность изменений ареалов у разных видов млекопитающих, с одной стороны, можно объяснить сокращением общего уровня смертности в оптимальных и иных участках ареала вследствие менее суровых зимних условий. С другой стороны, оно же стало причиной увеличения численности и плотности населения животных, что вызвало выселение части особей, а также обеспечило лучшую выживаемость эмигрантов и их потомков в новых местах. Этому способствовали: большая доступность пищи в экстремальные периоды года, увеличение её концентрации и лучшее качество во время наиболее интенсивного роста и развития зверей. В конце концов, очень важным следует считать уменьшение зависимости от естественного отбора физиологически недостаточно приспособленных к колебаниям климата особей.

В нашей стране косвенно восстановлению ареалов охотничьих животных также способствовало запрещение охоты в зелёных зонах вокруг областных центров и городов областного подчинения на площади 6,9 млн. га, что в 1954 г. было закреплено специальным постановлением правительства Украинской ССР. Кроме того, в начале 60-годов было создано много новых заказников, площадь которых в 1955 г. достигла 2,46 млн. га, а также приписных охотничьих хозяйств (1,22 млн. га), где охране и подкормке животных уделялось особое внимание.

В целом, многие биологи склоняются к мысли, что общими причинами динамики ареалов являются:

- а) изменение ландшафтов из-за геологических, космических и антропогенных причин;
- б) периодические и непериодические колебания климата;
- в) изменение численности самих животных, которое происходит в процессе внутривидовых перестроек и под влиянием деятельности человека.

Тем не менее, несмотря на восстановление ареалов многих охотничьих зверей в первой половине XX ст., популяции некоторых из них (бобр, выдра, байбак) оказались на грани исчезновения.

Грызуны

В прошлом среди охотничьих зверей Украины несколько видов грызунов (степной сурок или байбак, а также европейский бобр) имели важное хозяйственное значение, а их костные останки были найдены во многих палео- и неолитических поселениях человека (Підоплічко, 1956). Не углубляясь в анализ распространения этих видов в древности, следует сказать, что неограниченное использование их ресурсов особенно усилилось в XIX ст., что привело к существенному уменьшению популяций и сокращению ареалов.

Степной сурок или байбак. В прежние времена этот вид был широко распространён в лесостепной и степной зонах Российской империи. Однако интенсивное использование ресурсов байбака, ради заготовок шкур и жира, способствовало его исчезновению во многих местах (рис. 3.1).



Рис. 3.1 Взрослый байбак
(Меловской район, Луганская область, 2009 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

слабо лимитированная охота на степного сурка превратилась в его постоянное преследование. Очень скоро это привело к исчезновению большинства байбачьих колоний, которые на территории Украины к 1917-1919 гг. сохранились лишь в нескольких местах (Мигулін, 1938; Огнев, 1947):

- 1) у железной дороги Бахмач-Киев близ ст. Плиски (Борзенской уезд Черниговской губернии);
- 2) в оврагах и балках Волчанского уезда к северу от Харькова;

- 3) в долине р. Бурлук в Купянском района близ с. Шиповатое;
- 4) на землях Лимаревского и Деркульского конных заводов (на юго-восток от Беловодска);
- 5) в степях Стрельцовского конного завода;
- 6) на землях Провальского конного завода в Луганском районе.

Вскоре сурки у ст. Плиски были уничтожены и к 1925 г. их поселения в Украине уцелели лишь в Луганской и Харьковской областях. Важным условием для обитания байбака было наличие большого количества пастбищ и сенокосов, которые сохранились на территории старинных конезаводов: Деркульского, Стрельцовского, Лимаревского, Новоалександровского, Провальского на Луганщине, а также – целинных земель на склонах балок и оврагов в долине р. Великий Бурлук на Харьковщине (Мигулін, 1938). Весьма существенным для охраны байбачьих колоний было установление с 1892 г. заповедного режима в Старобельском (ныне Беловодском) районе Луганской области у с. Городище (12 га) и в Деркульской степи (Борейко, 2002), а также заповедание в 1923 г. Стрельцовой степи (Аверин, 1923 а). Последнее привело к увеличению местной группировки степного сурка, хотя в других местах его численность, вследствие постоянного преследования зверька, существенно сократилась. В 1926 г. в Деркульской степи имелось 128, в Лимаревской ~45 жилых нор, а в Стрельцовой обитало около 9 тыс. байбаков (Литвиненко, 1928), хотя полагают, что последняя цифра преувеличена в 4-5 раз (Селезнев, 1936). В то же время в Провальской степи степные сурки занимали территорию в ~1,5 тыс. га с плотностью 3-4 норы/1 га (Мигулін, 1938).

Несмотря на некоторое увеличение численности и ареала вида, в 1919-1926 гг., популяционная ситуация, которую во многом определял незаконный промысел, не улучшилась. В 1937/38 гг. в Стрельцовой степи было учтено примерно такое же количество байбаков, как и в 1926 г. – около 9 тыс. особей (Милютин, 1941). Это позволяет предположить, что площадь распространения этого зверька в Украине к этому времени существенно не изменилась. Важным для сохранения среды обитания сурка было установление в 1937 г. охранный режима на склонах р. Великий Бурлук, в Хомутовской и Провальской степях, а также провозглашение в 1940 г. Стрельцовой степи областным заповедником (Борейко, 2002).

Особенно сократилась численность байбака во время Великой Отечественной войны и в послевоенные голодные годы, когда люди для того, чтобы выжить, добывали и употребляли в пищу сусликов, тушканчиков, хомяков и других животных. Поэтому даже в 1956 г. везде численность сурков была очень мала – в наиболее оптимальной Стрельцовой степи на площади 525 га обитало около 500 особей. Положительным было лишь то, что ареал вида не сократился и байбаки уцелели в прежних местах обитания, а также в Аскания-Нова, где зверьков выпускали в 1930-1934 гг. (Самош, 1957). Несмотря на то, что население занималось регулярным нелегальным промыслом во всех местах обитания сурка, реальной борьбы с браконьерством в то время в стране не велось...

Заметное увеличение ареала байбака в Украине произошло в середине XX ст. после освоения остатков целинных и залежных земель в местах обитания вида. В 1950/51 гг. было распахано около 1 тыс. га степных и луговых участков в Бело-

водском районе Луганской области, что заставило переселиться некоторых байбаков в другие места и способствовало увеличению плотности их населения в нетронутых балках. В 1953/55 гг. после распахки вокруг заповедника «Стрельцовская степь» около 10 тыс. га степи наблюдалась значительная гибель этих грызунов. Как ни странно, сокращение площади обитания стало толчком к расселению выживших особей и к их усиленному размножению. Они заселили новые балки в Меловском, Беловодском, Старобельском, Марковском и Ново-Псковском районах Луганской области, а также проникли в смежные районы РСФСР. Особенно много новых поселений байбака появилось в Кантемировском районе Воронежской, а также в Чертковском, Миллеровском и Богучаровском районах Ростовской областей (Абеленцев, 1975). В 1950 г. здесь было учтено 530 особей, а к 1960 г. их количество возросло в 5-6 раз (Абеленцев и др., 1961). В Велико-Бурлуцком районе и в заповеднике «Стрельцовская степь» плотность байбаков достигла значительной величины (2 семейных норы/1 га). Это послужило неубедительным поводом для организации в 1955 г. на территории Меловского района Луганской области массового отстрела и отлова животных, которое было разрешено Советом Министров УССР (Борейко, 2002). Несмотря на расселение и общее увеличение численности, в начале 60-годов байбаки по различным причинам исчезли в Провальской степи (Абеленцев и др., 1961). Причём это произошло так быстро, что точную дату исчезновения некогда многочисленного вида в этом месте установить невозможно. По данным зоологов (Марочкина, Тимошенков, 1990), в 1986 г. здесь ещё встречались уцелевшие сурчины.

В начале 60-годов также стало наблюдаться расселение байбаков из харьковского очага (рис. 3.2), хотя заметный рост этой популяции начался ещё в 1947 г. (Самош, 1957). За короткое время зверьки заселили большинство балок, оврагов, пустырей и лесных опушек, площадь которых составила ~20 тыс. га. Отсюда байбаки проникли в Волчанский и Двуреченский районы Харьковской области, а некоторые – в соседний Валуйский район Белгородской области России (Токарский, 1997).

В.И. Абеленцев (1971) полагал, что к 1965 г. в Украине обитало около 20 тыс. байбаков. К тому времени они заняли почти все целинные участки в рефугиумах и, расселяясь в различные стороны, значительно увеличили ареал. В Луганской области расширение площади пахотных земель, выпас крупного рогатого скота в байбачьих угодьях, размещение посевов вблизи них вынуждали зверьков переходить с одних мест на другие, что способствовало появлению новых мелких колоний. При расселении они даже переплывали небольшие степные речки Деркул и Камышная. К 1966-1968 гг. в большинстве мест плотность населения зверьков достигла критических величин. Испытывая значительную внутривидовую территориальную и трофическую конкуренцию, байбаки начали активно занимать агроценозы и даже окраины некоторых населённых пунктов. При этом они стали повреждать посевы различных сельскохозяйственных культур, отдавая предпочтение подсолнечнику. Впервые была высказана озабоченность дальнейшей судьбой степного сурка в Украине, связанная с перенаселённостью угодий (Сахно, 1972).



Рис. 3.2 Динамика ареала байбака в степной зоне*

*По: В.А. Токарский и др. (2011) с дополнениями автора

Наблюдения в 1970-1972 гг. показали дальнейший значительный рост численности степного сурка на неудобьях Харьковской и Луганской областей, которая достигла 70 тыс. особей. В заповеднике «Стрельцовская степь» и в прилегающей к ней зоне количество байбаков достигло 3 тысяч. Вследствие увеличения плотности их населения в основных очагах обитания, стало чаще происходить выселение зверьков. Благодаря проникновению байбаков в прилегающие районы Воронежской и Ростовской областей, а также их активному расселению в новых местах обитания, наметилась тенденция к слиянию харьковских и луганских колоний в один мощный очаг (Абеленцев, 1975). В 70-годы на территории Ростовской области было начато охотничье использование ресурсов байбака (Сахно, 1972) – вида, которому ещё недавно угрожало исчезновение. Это свидетельствует о значительном успехе зоологов и охотоведов Украины, деятельность которых способствовала частичному восстановлению ареала степного сурка на юго-западе Российской Федерации.

Восстановлению популяций байбака, кроме охраны его поселений, во многом способствовала довольно большая работа по искусственному расселению (табл. 3.1). Впервые в Украине степных сурков интродуцировали в 1887 г. в Асканию-Нова из донских степей, однако все они погибли во время зимней спячки в 1888 г., вероятно, вследствие затопления их нор талой и дождевой водою. Второй раз привезли 8 байбаков в 1894 г., которых пытались разводить в зоопарке. Несмотря на тщательный уход за ними, к 1913 г. в неволе уцелела лишь одна особь. Лишь после завоза крупных партий зверьков в 1930 г. ($n = 100$) и в 1934 г. ($n = 25$) в заповеднике удалось создать довольно устойчивый очаг нового вида. Байбаки

успешно пережили лихолетья Великой Отечественной войны и в 1949 г. их популяция насчитывала примерно 250 особей (Реут, 1983). Однако, по мере уменьшения площади целинных земель, численность байбаков стала сокращаться и в 1955-1956 гг. в заповеднике они исчезли (Сокур, 1961).

Таблица 3.1

Данные о выпусках байбака в степной зоне Украины*

Годы выпуска	Место выпуска	Кол-во особей	Место отлова
<i>Херсонская область</i>			
1887	Заповедник "Аскания-Нова"	?	Донская область
1930	Заповедник "Аскания-Нова"	100	Провальская степь
1934	Заповедник "Аскания-Нова"	25	Стрельцовская степь
1950	Черноморский заповедник	18	Зап-к "Стрельцовская степь"
1951	Азово-Сивашский заповедник	46	Зап-к "Стрельцовская степь"
1961	Черноморский заповедник	15	Зап-к "Стрельцовская степь"
1967	Заповедник "Аскания-Нова"	112	Харьковская область
1970	Заповедник "Аскания-Нова"	34	Луганская область
1971	Заповедник "Аскания-Нова"	32	Луганская область
<i>Луганская область</i>			
1936	Деркульская степь	100	Стрельцовская степь
1986	Троицкий р-н	17	Марковский р-н
1988	Троицкий р-н	30	Марковский р-н
1993-1996	Краснодонский р-н	50	Беловодский р-н
1993-1996	Попаснянский р-н	30	Беловодский р-н
1993-1996	Белокуракинский р-н	25	Беловодский р-н
1993-1996	Сватовской р-н	30	Меловской р-н
1993-1996	Кременской р-н	23	Меловской р-н
1993-1996	Луганский заповедник	50	Марковский р-н
<i>Днепропетровская область</i>			
1992	Верхнеднепровский р-н	20	Луганская область
1992	Синельниковский р-н	20	Луганская область
1992	Криничанский р-н	20	Луганская область
2000	Юрьевский р-н	10	Харьковская область
2001	Верхнеднепровский р-н	20	Харьковская область
2001	Новомосковский р-н	36	Харьковская область
2001	Синельниковский р-н	34	Харьковская область
2001	Солоньянский р-н	60	Харьковская область
<i>Донецкая область</i>			
1951	Зап-к "Хомутовская степь"	43	Зап-к "Стрельцовская степь"
1964	Зап-к "Хомутовская степь"	?	Зап-к "Стрельцовская степь"
1971	Зап-к "Хомутовская степь"	?	Зап-к "Стрельцовская степь"
1988	Зап-к "Хомутовская степь"	60	Луганская область
1987, 1988	Артёмовский р-н	100	Зап-к "Стрельцовская степь"
1987, 1988	Константиновский р-н	90	Зап-к "Стрельцовская степь"
1990	Зап-к "Хомутовская степь"	48	Луганская область
1991	Славянский р-н	370	Харьковская область
1989-1993	Александровский р-н	152	Харьковская область
1989	Великоновосёловский р-н	50	Луганская область
1989-1994	Добропольский р-н	141	Харьковская область
1988-1992	Старобешевский р-н	140	Луганская и Харьковская области
1989-1995	Володарский р-н	125	Харьковская область
1996	Волновашский р-н	50	Харьковская область
2004	Зап-к "Хомутовская степь"	4	Зап-к "Стрельцовская степь"

Таблица 3.1 (окончание)

Годы выпуска	Место выпуска	Кол-во особей	Место отлова
<i>Запорожская область</i>			
1991	Приазовский р-н	20	Луганская область
1993-1996	Запорожский р-н	130	Харьковская область
1994-1996	Гуляйпольский р-н	186	Харьковская область
1996	Васильевский р-н	12	Луганская область
1993, 1996	Вольнянский р-н	135	Харьковская область
1996	Ореховский р-н	35	Луганская область
<i>Николаевская область</i>			
1978	Вознесенский р-н	50	КазССР, Карагандинская область
1982	Еланецкий р-н	70	Зап-к "Стрельцовская степь"
1990	Вознесенский р-н	81	Харьковская область
1991	Веселиновский р-н	105	Харьковская область
1992	Николаевский р-н	40	Харьковская область
2001, 2002	НПП "Бугский Гард"	30	Харьковская область
<i>Одесская область</i>			
1980, 1990	Арцызский р-н	40	Харьковская область
1988, 1990	Красноокнянский р-н	50	Харьковская область
1988, 1989	Любашовский р-н	60	Харьковская область
1990	Болградский р-н	20	Харьковская область
1990	Ширяевский р-н	20	Харьковская область
2000	Арцызский р-н	20	Харьковская область

*По: М.П. Павлов и др., (1974); В.А. Токарский (1997) с дополнениями и уточнениями автора

Несмотря на множество вероятных причин (инбридинг, влияние хищников, укусы гадюк и др.), которые могли способствовать гибели сурков, наиболее убедительной является нехватка корма в аномально засушливом 1953/54 гг. Сокращение количества осадков против нормы более чем в 2 раза привело к уменьшению фитомассы наземного травостоя в 2-4 раза. Не накопив достаточное количество жира, большинство байбаков погибло во время зимней спячки (Сокур и др., 1988). Оставшиеся в живых немногочисленные зверьки и их ослабленное потомство не смогли противостоять различным экологическим невзгодам и после суровой зимы 1955/56 гг. исчезли вовсе. Последующие выпуски байбака в Аскании-Нова оказались более успешными и привели к формированию новой популяции, которая в 1996 г. состояла из 22 поселений и насчитывала около 630 особей (Полищук, Веденьков, 1995). Однако впоследствии численность этого зверька снова пошла на убыль...

Учитывая сильную трансформацию природной биоты в Украине, большие надежды в восстановлении популяций байбака возлагали на степные заповедники, которые, по представлению зоологов (Воинственский и др., 1963; Гизенко, 1963), располагали соответствующими экологическими условиями. В 1950 г. в Черноморский заповедник с целью акклиматизации было завезено 18 сурков из Стрельцовой степи. В начале сентября зверьков выпустили на Потиевском участке в приморской солончаковой степи. У себя на родине сурки в это время обычно находились в спячке. Все животные были сильно истощены и не смогли вовремя укрыться от врагов и дневной жары в норах и, прежде чем залечь в спячку, разбежались. На другой год в местах выпуска их не оказалось. В 1961 г. в за-

поведнике нашли нужным повторить опыт акклиматизации сурков. Завоз зверьков был намечен на апрель 1961 г. с таким расчетом, чтобы самки поступили беременными. В первой половине апреля в Стрельцовской степи было отловлено 15 зверьков (9 самцов и 6 самок), которых выпустили на Потиевском ($n = 9$) и Ягорлыцком ($n = 6$) участках. В первой декаде июня у них появился молодняк, а 7 июля были обнаружены норы, вырытые сурчатами. Учитывая, что потенциальным врагом байбаков является степной хорёк, в 1961 г. на Потиевском участке было отловлено 17 особей этого вида. Хотя результаты интродукции сурка были признаны удовлетворительными (Гизенко, 1963), крупную популяцию здесь создать не удалось.

Ещё в 1951, 1964 и 1971 гг. предпринимались попытки создания популяции байбака в отделении Украинского степного заповедника «Хомутовская степь» (табл. 3.1). При посещении нами этого участка в 1981 г. зверьков там уже не было, хотя были ещё заметны старые сурчины. Последующие 4 выпуска сурков, проведенных в период с 1988 по 2004 гг., также оказались безуспешными. Среди причин неудачных попыток реакклиматизации называли: пресс хищников, отсутствие постоянного выпаса копытных и недостаточное количество выпускаемых байбаков. К сожалению, по непонятным сейчас причинам, количество зверьков, завозимых в 1951 и 1964 гг., установить не удалось (Генов, Сиренко, 1997). Уместно заметить, что зоологи, которые раньше проводили исследования на территории заповедника, констатировали значительное ухудшение экологических условий и явное их несоответствие биологическим требованиям этих крупных степных грызунов (Тимошенко, Кондратенко, 2006).

Большое значение для восстановления ареала байбака имело усиление существующих рефугиумов вида и расширение их окраин. Для этой цели в 20 районах Харьковской области (1972-1996 гг.) было интродуцировано свыше 1,8 тыс. зверьков (Грубник, Авдеев, 1997), в 7 районах Луганской (1986-1996 гг.) – более 200 (Наумов, Самойлов, 1997) и в 10 районах Донецкой – более 1,3 тыс. особей (Угневенко, Тараненко, 1997). На территории последней области в 2002 г. наиболее крупные колонии степного сурка были зарегистрированы в Александровском (300-350 особей), Красноармейском (до 500 особей) и в Володарском (400-450 особей) районах (Тараненко и др., 2008). Реакклиматизация этого вида здесь оказалась настолько успешной, что в 2008 г. в некоторых районах Донецкой области было начато охотничье использование образовавшихся ресурсов. Кроме того, по устным сведениям донецкого охотоведа В.П. Угневенка, в начале XXI ст. байбаки проникли на территорию соседних Межевского и Покровского районов Днепропетровской области и образовали там несколько десятков поселений. Весьма успешными оказались выпуски степного сурка в Вознесенском и Еланецком районах Николаевской области, где в 1986 г. было учтено 260 (Сокур и др., 1988), в 1993 г. – 115, а в 2000 г. – 144 особи. В то же время, несмотря на интродукцию в Одесской области (1980-2000 гг.) 210 байбаков, их поселения сформировались лишь в Любашовском районе у с. Степановка. В 2007 г. здесь обитало около 100 зверей, а также было отмечено расселение сурков в различных направлениях. По устным сведениям охотоведа Г.А. Бойка, примерно, в 2004-2006 гг. из указанного

места байбаки проникли в соседнюю Николаевскую область, где в 2013 г. на территории Врадиевского района обитало около 70, а на территории Кривоозёрского – около 150 особей.

Несмотря на явные успехи искусственного расселения, во многих местах создать новые популяции байбака не удалось. Причём это наблюдалось как на заповедных территориях (Хомутовская степь, Черноморский заповедник), так и в охотничьих угодьях Запорожской, Винницкой, Днепропетровской, Кировоградской, Киевской, Одесской, Сумской и Хмельницкой областей. В 1986-1990 гг. было расселено 119 байбаков в степных районах Крыма (Евпаторийский – 10, Ленинский – 10, Черноморский – 20 и др.), но животные нигде не прижились. В 1992 г. было выпущено 60 зверьков в Днепропетровской области (Верхнеднепровский, Синельниковский, Криничанский р-ны), но уже через год их обнаружить не удалось (Токарский, 1997). Однако в некоторых местах сурки обитали довольно долго. Так, в 2009 г. несколько их поселений было обнаружено в Васильевском и Вольнянском районах Запорожской области, где зверьков выпускали ещё в 1996 г.

Всего с 1980 по 2004 гг. в Украине было расселено около 10 тыс. степных сурков более чем 100 пунктах. Анализ их интродукции показал довольно низкую приживаемость выпущенных зверьков (10-15%), причинами чего считают: неправильный выбор мест для выпусков, отсутствие регулярного мониторинга, случайный подбор зверьков и слабую охрану новых поселений (Токарский и др., 2011).

Таким образом, к концу XX ст. популяции байбака в Украине были восстановлены. По данным Комитета статистики Украины, в 2000 г. численность байбака в Луганской области составляла более 26 тыс. особей, в Харьковской – около 48 тыс., в Полтавской – более 1 тыс., в Донецкой – более 0,5 тыс. В Харьковской области, по сравнению с периодом наибольшей депрессии, ареал грызуна вырос в сотни раз и охватил многие участки Великобурлуцкого, Двуречанского, Купянского, Шевченковского, Чугуевского и Волчанского районов. В Луганской области сурки заселили весь Марковский, Беловодский, Старобельский, часть Белокуракинского, Краснодонского, Новоайдарского, Новопсковского, Станично-Луганского и Троицкого районов. Кроме того, зверьки также проникли в Кантемировский, Ольховатский и Россошанский районы Воронежской, Чертковский, Миллеровский и Богучаровский районы Ростовской областей России. Из Ольховатского и Россошанского районов они расселились на территорию Ровеньского района Белгородской области и, таким образом, ранее разрозненные луганская и харьковская группировки объединились в одну макропопуляцию (Токарский и др., 2011). Причём в 2004 г. численность байбака на российской стороне достигла 22,4 тыс. особей, а ареал охватил 18 из 21 района Белгородской области (Москвитин, Марченко, 2006).

Несмотря на предыдущие успехи, с конца 80-х годов по 2007 гг. численность степного сурка сократилась более, чем в 2 раза. Причиной этого специалисты считают ухудшение условий обитания вида, которые произошли из-за 5-кратного сокращения поголовья крупного рогатого скота – основного потребителя травяных кормов. По результатам исследований зоологов (Середнёва, 1985;

Токарский и др., 2011), после прекращения выпаса произошло резкое увеличение некормовой фитомассы и уменьшение ёмкости местообитаний байбака. Это повлекло за собой снижение выживаемости молодняка, уменьшение плотности населения популяций и общее сокращение численности.

Европейский бобр. К началу XX ст. в Украине немногочисленные бобровые поселения уцелели лишь в бассейне Днепра на территории Житомирского и Киевского Полесья (Шарлемань, 1927). Южнее Киева, несмотря на обилие болот и озёр, расположенных в пойме этой реки и весьма пригодных для обитания указанного вида, везде распространение бобра было довольно спорадичным и нерегулярным. В степной зоне, как большая редкость, он встречался в 1839 г. под Херсоном (Шарлемань, 1921), а в 1910-1915 гг. – на Днепре возле Кременчуга на оз. Святое или Светличное (Фененко, 1915).

В 20-30-годах XX ст. бобры нередко появлялись в городской черте Киева на днепровских островах, а также возле с. Ржищев Киевской области (Шарлемань, 1927). Самые южные поселения вида находились на нескольких озёрах (Затенацкое и Дубинка) возле Кременчуга, где, по данным Ю. Прожиги (1928), все звери были уничтожены в 1927 г. Этот факт представляется мне весьма сомнительным, поскольку позже именно в этом районе неоднократно наблюдали отдельных бобров и появление их небольших поселений. По данным Г.М. Панова (1987), в начале XX ст. бобры сохранились в Украине не менее, чем в 55-60 местах на 19 реках в ~30 административных районах в 5 областях Полесья и 2 областях лесостепной зоны.

Раньше из-за ценного меха и лечебной «бобровой струи» этот грызун повсеместно подвергался преследованию и уничтожению. И только после запрещения охоты на бобра в 1922 г., а также благодаря взятию под охрану практически всех мест его обитания, численность вида в Украине стала расти. Большая заслуга в этом принадлежит Всеукраинскому союзу охотников и рыболовов (ВУСООР), члены которого в 1927-1931 гг. создали несколько бобровых заказников и два заповедника. В 1929 г в нашей стране обитало примерно 150-200 бобров (Шарлемань, 1937). Однако в 1934 г. СНК УССР принял декрет о ликвидации ВУСООРа, после чего несколько сотен различных охотничьих заказников фактически осталось без охраны (Борейко, 2002). Это способствовало сокращению численности бобров, а также исчезновению многих поселений. Поэтому непосредственно перед Великой Отечественной войной во всей Украине было зарегистрировано немногим более 20 бобровых колоний, в которых обитало 150-200 особей – к 1949 г. их число сократилось до 60-80 (Кириллов, 1953).

Ниже Киева на Днепре, по устному сообщению проф. М.А. Воинственского, ещё в 1937 г. бобры обитали на оз. Васильковское недалеко от Канева. Кроме того, в 50-годы их поселения имелись на р. Трубеж близ с. Городище Переяслав-Хмельницкого района (Киевская обл.), которые были известны местному населению ~40 лет, а также – у с. Домантово (Марин, 1954). Для охраны редких на то время животных (белка, выдра, дикий кабан, косуля, лесная куница) в низовьях Трубежа был создан Белозерский охотничий заказник (15 тыс. га), на территории

которого в 1955 г. было учтено свыше 55 бобров (Пархоменко, 1957). Во время Великой Отечественной войны часть их проникла в р. Старая Рось у с. Бабичи Каневского района (Черкасская обл.), где были обнаружены в 1947 г. (Корнеев, 1950). В 1957 г. сотрудниками ВНИИЖП здесь было учтено 4 бобровые колонии. Охотоведы, учитывая высокую плотность населённых пунктов и постоянное браконьерство, считали, что для восстановления ареала этот очаг не будет иметь особого значения, но они ошиблись. Именно отсюда животные расселились вниз по Днепру и, по данным охотоведа Полтавского облсовета УООР Майборода К.Н., уже в 1949 г. создали несколько колоний в устье р. Сула. До затопления этих мест водами Кременчугского водохранилища они располагались у с. Гусиное между сс. Жовнино и Веремиевка. В 50-годы звери также заселили днепровские острова Гырипка, Круглик и Заречный, на территории которых ещё в 1923 г. был установлен заповедный режим, а также появились у с. Сушки Каневского района (устное сообщение проф. А.Б. Кистяковского). В 1951 г. бобров обнаружили на р. Трубеж у г. Переяслав-Хмельницкий (Кириллов, 1953), а несколькими годами позже – в устье р. Тясмин и на Днепре у Градижска (Кириллов, 1957). Таким образом, в начале 60-годов XX ст. на южном пределе ареала в пойме Днепра было известно четыре очага обитания европейского бобра, которые в дальнейшем послужили центрами формирования южной маргинальной популяции этого вида (рис. 3.3).

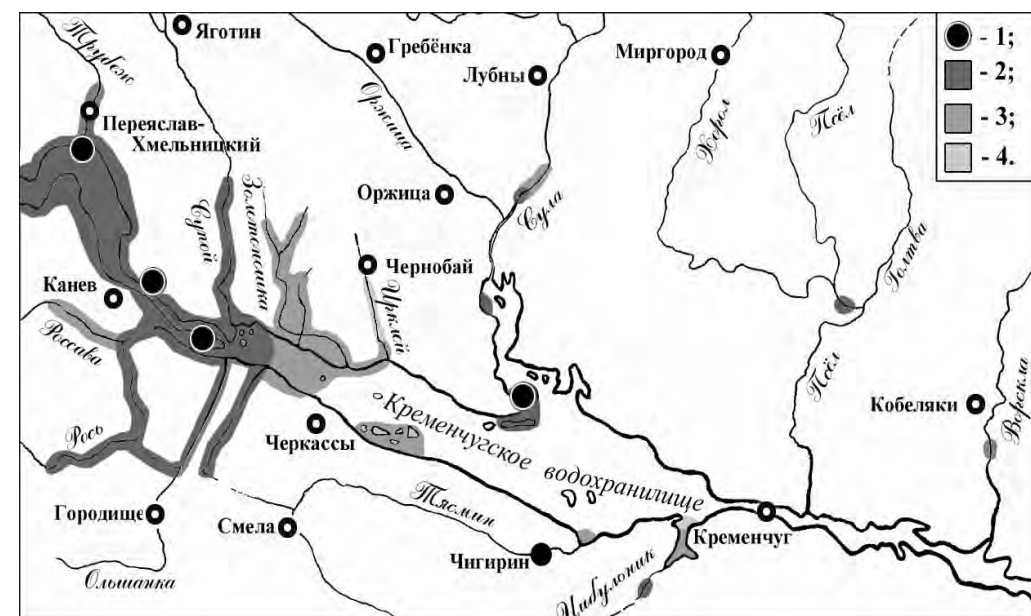


Рис. 3.3 Динамика южной границы ареала бобра в бассейне Днепра: 1 – очаги обитания в 1958 г., 2 – распространение в 1959-1968 гг., 3 – в 1968-1972 гг., 4 – в 1972-1980 гг.

К началу 70-х годов XX ст. европейский бобр был повсеместно распространен в Киевской области, а отдельные колонии его встречались южнее Киева на территории Васильковского и Кагарлыцкого районов (Панов, 1985). Малое исходное поголовье, большая дисперсия особей, постоянное преследование человеком препятствовали восстановлению ареала и росту численности этого грызуна. Нельзя также исключать и отрицательное воздействие возможного инбридинга. Только после создания в 1960 г. Кременчугского водохранилища, водами которого были затоплены низкие острова и прилегающие к ним отмели, стала заметной миграция бобров в реки. Именно в их устьях и в верховье водохранилища сформировались довольно благоприятные экологические условия для обитания этих зверей: сравнительно высокие берега и оптимальная глубина, обилие древесно-кустарниковой растительности, удаленность от населенных пунктов и др.). После этого стало наблюдаться увеличение численности и расселение зверей.

В рассматриваемой динамике естественного ареала бобра можно выделить несколько периодов, различающихся темпами освоения территории:

1. 1959-1968 гг. – период интенсивного расселения и роста численности. Бобры широко расселились по пойменным озерам и заливам Днепра до г. Черкассы. По р. Рось они продвинулись более чем на 30 км и достигли с. Деренковец (Корсунь-Шевченковский р-н Черкасской обл.). На р. Супой возникло несколько поселений, самое крупное из которых было в ур. Ревучий. По р. Ольшанка звери достигли с. Староселье (Городищенский р-н Черкасской обл.), заселили р. Фосса – канал, соединяющий упомянутую речку с р. Рось, и проникли в оз. Ирдынь. Бобры, обитавшие в устье р. Сула, продвинулись вверх по её течению и образовали 2 поселения на территории Полтавской области – у с. Чутовка (Оржицкий р-н) и у с. Худолиевка (Семёновский р-н). В этих местах они обитали до засухи 1975 г. (данные рыбнадзора Комлача). Несколько бобровых поселений возникло в Сулинском заливе Кременчугского водохранилища на территории Чернобаевского района Черкасской области. В 1967 г. бобры, вероятно всего из устья Сулы, появились на р. Цибульник в Кировоградской области.

Изучение особенностей формирования ареала бобра в бассейне Днепра позволяет предполагать существование в то время отдельных поселений южнее г. Кременчуг, поскольку сразу же после создания Днепродзержинского водохранилища (1962 г.) появление зверей зафиксировали в устье р. Орель у г. Днепропетровск. Осенью 1967 г. бобровая семья была обнаружена на р. Восьмачка (бассейн Ворсклы) у с. Гарбузівка Кобелякского р-на Полтавской области. Со слов охотоведа Ф. Шарого, бобров здесь периодически видели чуть ли не с 20-х годов XX ст. В 1968 г. бобровое поселение появилось на р. Псёл (ур. Лемешковое) в Козельщанском районе возле с. Голтва (устные сведения бывшего председателя Полтавского облсовета УООР Спинжара В.И.).

2. 1968-1972 гг. – период снижения темпов расселения и прироста численности. Он характеризовался затоплением ложа Каневского водохранилища, где обитало большое количество бобров. Охотничьим организациям удалось отловить и переселить в другие места Украины менее 10% поголовья, остальные животные были вынуждены мигрировать, что привело к распаду многих семей

(Свтушевский, 2012). Кроме того, весной 1970 г. наблюдался очень высокий паводок, во время которого вода в районе Канева достигла отметки 7,74 м. Хотя при этом погибло много молодняка, затопление жилищ привело к интенсивному расселению бобров, которые в 1966 г. появились на р. Сула у с. Нарожье, в 1969 г. – у с. Лукомье Семёновского р-на Полтавской области, а также в других местах Приднепровья. К 1972 г. бобры по р. Рось достигли с. Стеблёв, преодолев плотину Корсунь-Шевченковской ГЭС, и поселились на р. Россава у с. Степанцы. В этот период возник ряд крупных поселений в низовьях р. Ольшанка, на р. Фосса; множество бобровых семей появилось на р. Золотоношка возле сёл: Деньги, Синеоковка, Чеховка Золотоношского района. По р. Супой отдельные мигранты достигли с. Беспальче Драбовского района Черкасской области. Небольшие поселения возникли на плавучих островах в устье р. Ирклей, а также в Тясминском заливе Кременчугского водохранилища. По р. Сула звери продвинулись вверх по течению и в 1972 г. построили хатку в заливе у с. Мусиевка (Хорольский р-н Полтавская обл.). В 1970 г. на р. Орель возле с. Михайловка (Царичанский р-н Днепропетровская обл.) было учтено 2 семьи бобров. К 1972 г. эти звери обитали практически на всех, пригодных для этой цели, островах Кременчугского водохранилища (Круглик, Шелеста, Чайковского, Прохоровский, Гетьманский, Просеред и др.). В связи с расселением бобров за 1968-1972 гг., южная граница ареала бобра продвинулась на юг более, чем на 30 км.

3. 1972-1980 гг. – период резкого сокращения темпов расселения и прироста численности. К 1975 г. почти все пригодные в регионе были заняты бобрами, а дальнейшее расселение их на Кременчугском, Каневском водохранилищах и притоках Днепра признано проблематичным (Болденков, Панов, 1975). Правда, в некоторых местах (рр. Ирклей и Сула) наблюдалось освоение животными пригодных биотопов. С 1972 по 1975 гг. на р. Сула 5 бобровых поселений образовалось у с. Мусиевка (Хорольский р-н), 11 – у сс. Худолиевка, Лукомье и Нарожье (Семёновский р-н Полтавской обл.), 7 – в устье р. Омельник (Светловодский р-н Кировоградской обл.) и 2 – в устье р. Тясмин (Чигиринский р-н Черкасской обл.). Однако летом 1975 г. многие из поселений перестали существовать, причиной чего стала необычайная засуха, охватившая весь юг Европейской части бывшего СССР. Высыхание значительного количества водоёмов, падение гидрологического уровня на несколько метров существенно сократило площадь угодий и сделало многие из них вообще непригодными для обитания бобров. Это также усилило внутривидовую конкуренцию, которая из-за перенаселённости угодий ещё раньше достигла критического уровня. Следствием последнего стала беспорядочная миграция зверей, которая происходила накануне заготовки зимних кормов. Это увеличило уровень смертности бобров от разных причин, привело к уменьшению южной маргинальной популяции и затормозило расширение ареала (Волох, 1979).

К 1980 г. южная часть естественного ареала бобра в бассейне Днепра охватывала такие реки: Трубеж (до с. Большая Каратуль Переяслав-Хмельницкого р-на Киевской обл.); Рось (до с. Стеблёв Корсунь-Шевченковского р-на Черкасской обл.); Россава (до с. Степанцы Переяслав-Хмельницкого р-на Киевской обл.); Супой (до с. Гельмязов Золотоношского р-на Черкасской обл.); Ольшанка (до

с. Староселье Городищенского р-на Черкасской обл.); Золотоношка (до с. Драбовец Золотоношского р-на Черкасской обл.); Ирклей (до с. Великие Каневцы Чернобаевского р-на Черкасской обл.) и Сула (до с. Лукомье Семёновского р-на Полтавской обл.).

Восстановлению ареала бобра в Украине во многом способствовали интенсивные работы по его расселению, которые начались ещё в 1930 г. и в 1950 г. на территории Киевской и Житомирской областей (Павлов и др., 1974). С целью ускорения этого процесса на юге ареала, также было сделано несколько выпусков зверей в бассейнах Днепра, Южного Буга и в других местах, большинство из которых оказались успешными (табл. 3.2). Они во многом определили пространственную структуру современного ареала бобра в Украине.

В лесостепной и степной зонах выпуски бобров имели следующие последствия:

- В Кировоградской области в оз. Берестуватка, расположенном в Чёрном лесу, в 1964 г. выпустили 7 зверей, отловленных в зоне затопления Киевской ГЭС (Семипольское охотничье хозяйство). Животные хорошо прижились в новом месте, быстро освоили все пригодные места и дали потомство. Несмотря на это, следует отметить, что место для выпуска было выбрано неудачно, поскольку указанное озеро изолировано от других водоёмов. В 1976 г. здесь насчитывалось 13 зверей, которые зимой обитали в хатках, а во время высокого уровня воды – в норах. Из-за невозможности отселения особей, здесь наблюдался очень низкий прирост численности, который за 12 лет составил всего 5,2% в год (Волох, 1979). В 90-е годы XX ст. все бобры здесь были уничтожены.

- В Черкасской области, где бобры обитали ещё с 50-х годов, в 1975 г. сотрудниками Украинского отделения ВНИИОЗ был произведён выпуск 14 бобров в оз. Ирдынь, которое изобилует торфяными карьерами, и 2 взрослых зверей – в пруд звероводческого хозяйства. Однако в последнем месте животные стали сильно повреждать прибрежные искусственные лесонасаждения и в 1976 г. их пришлось отловить. Из озера бобры проникли в верховье р. Тясмин и вскоре расселились в бассейне этой речки.

- В Полтавской области в 1966 г. было учтено 6 бобров, а в 1969 г. – 24, которые проникли сюда из Черкасской области. После сверхвысокого половодья 1970 г. многие из них покинули прежние места обитания и поэтому считались погибшими. Хотя, как свидетельствуют приведенные выше материалы, это не соответствует действительности. Во всяком случае, новый отсчёт поголовья бобра на Полтавщине начался с 1972 г., после выпуска 17 зверей, доставленных из зоны затопления Каневского водохранилища (Ржищевское охотничье хоз-во). Их расселили в угодьях Диканьского государственного охотничьего хозяйства на речках Ворскла, Добрешин и Мерла. Через несколько недель после выпуска в ур. Пидваривка (р. Ворскла) был обнаружен павший бобр, причину гибели которого установить не удалось. В 1973 г. проводился выпуск зверей на р. Грунь-Ташань – притоке Псла в Зеньковском районе. Однако осенью здесь были обнаружены трупы двух бобров, погибших от гнойного воспаления мозговых оболочек и нарушения целостности черепа. Возможно, эти травмы животные получили ещё при

транспортировке. Во всяком случае, в 1976 г. между сс. Дадакаловка и Трояновка нам удалось найти следы пребывания лишь 1 бобра. В 1975/76 гг. в Полтавской области было расселено ещё 19 зверей, отловленных на рр. Рось и Ольшанка в Черкасской области. Работы по расселению бобра в Полтавской области оказались весьма успешными, поскольку в 2000 г. на её территории было учтено 972 особей этого вида. Более того, ещё в середине 70-х годов бобры из Полтавской области проникли на территорию западных районов Харьковской и южных районов Сумской областей, где впоследствии возникло много поселений. В частности, в 1999-2000 гг. на участке р. Мерла (приток Ворсклы) протяжённостью ~100 км от с. Марьино (Полтавская обл.) до г. Богодухов (Харьковская обл.) было учтено 53 бобровых колонии (Токарский и др., 2002). В 2004 г. несколько поселений бобра в Полтавской области было учтено на островах Стрелецкий, Большой и Малый Шеламаи в Днепродзержинском водохранилище возле г. Кременчуг (Ружиленко та ін., 2011).

Таблица 3.2

Данные о выпусках бобра в лесостепной и степной зонах*

Годы выпуска	Место	Кол-во особей	Место отлова
<i>Кировоградская область</i>			
1964	Знаменский р-н, Хировское лес-во, оз. Берестуватка	7	Киевская область
<i>Винницкая область</i>			
1964	Калиновский р-н, Ивановское лес-во, р. Южный Буг	37	Киевская область
<i>Херсонская область</i>			
1967	Цюрупинский р-н, р. Днепр	19	Киевская область
<i>Луганская область</i>			
1971	Кременской р-н, р. Северский Донец	20	Житомирская область
1981	Меловской р-н, р. Черепаша	2	Луганская область
<i>Днепропетровская область</i>			
1972	Петриковский р-н, р. Орель	6	Киевская область
<i>Николаевская область</i>			
1973	Врадиевский р-н, р. Кодыма	5	Киевская область
<i>Полтавская область</i>			
1972	Котелевецкий р-н, р. Ворскла	9	Киевская область
1972	Котелевецкий р-н, р. Мерла	2	Киевская область
1972	Диканьский р-н, р. Добрешин	6	Киевская область
1973	Зеньковский р-н, р. Грунь-Ташань	6	Киевская область
1975	Диканьский р-н, р. Добрешин	4	Черкасская область
1975	Котелевецкий р-н, р. Ворскла	5	Черкасская область
1975	Котелевецкий р-н, р. Мерла	2	Черкасская область
1976	Диканьский р-н, р. Ворскла	8	Черкасская область
<i>Черкасская область</i>			
1975	Черкасский р-н, оз. Ирдынь	14	Черкасская область

- На территории Днепропетровской области в 1972 г. егеря Шульговского лесничества выпустили 6 бобров (4 ♀ и 2 ♂) в ур. Штанцы (старица р. Орель на левобережье Днепродзержинского водохранилища), которых они привезли из Полтавской области. В то время на Полтавщине расселяли животных из зоны затопления Киевского водохранилища, поэтому интродуцированные бобры могут иметь только киевское происхождение. Позже звери сформировали небольшой очаг из нескольких колоний, расположенных в устье р. Домоткань у с. Заречное Верхнеднепровского р-на, на левобережье Днестра у лодочной станции «Зозуля» Самарского р-на, а также в Петриковском районе на Днепродзержинском водохранилище у гирла р. Орель (старое русло). В 2001 г. в Днепропетровской области обитало 55 бобров, а в 2005 г. – около 70 (Антонец, Окулова, 2014).

- В Херсонской области в 1965 г. было интродуцировано 19 зверей из Киевской области. Их выпустили в р. Басанка, один из рукавов Днестра, на территории Крынковского лесничества (кв. 11-12) вблизи с. Крынки (Цюрупинский р-н). В дальнейшем они расселились вниз и вверх по Днестру и в 1979 г. здесь уже обитало более 60 особей. Отдельные звери, скорее всего через шлюзы Каховской ГЭС, проникали даже в Каховское водохранилище. Об этом свидетельствуют характерные погрызы деревьев, которые впервые были обнаружены нами в 1984 г. вблизи г. Энергодар (Запорожская обл.). Бобры также проникли на Кинбурнский полуостров (в 90-е годы там было 1 большое поселение во внутренних озёрах). А в 1981 г. их появление было зафиксировано в Черноморском заповеднике, где в конце XX ст. на территории участка Воляжин лес постоянно обитала 1 семья из 5-6 зверей (Селюнина, 1996). К настоящему времени ареал бобра в низовье Днестра охватывает территорию от г. Новая Каховка до устья реки. По данным Комитета статистики Украины, в 2009 г. здесь обитало немногим более 60 особей, что, по результатам наших наблюдений, занижено, как минимум, в 1,5 раза.

- В Николаевской области в 1973 г. выпустили 5 бобров на территории государственного охотничьего хозяйства «Катеринка» (р. Кодыма). Выпуск прошёл удачно, поскольку к 2002 г. звери хорошо освоили угодья и проникли в р. Южный Буг. Хотя в ведомостях «2ТП-Охота» с 1998 г. данные о пребывании здесь бобров отсутствуют, это противоречит истине. При проведении нами в 2006 г. охотустройства, на территории охотничьего хозяйства «Бакшала» было обнаружено 3 небольших бобровых поселения. Вполне вероятно, что в угодьях области единичные особи обитают и сейчас.

- В Луганской области после выпуска в 1971 г. бобров ($n = 20$) на территории Кременского лесного массива, они постепенно расселились по притокам Северского Донца. В 1981 г. пара зверей была выпущена в р. Черепаха на территории охранной зоны заповедного отделения «Стрельцовская степь», которые после 1982 г. мигрировали в другие угодья (Кондратенко, Боровик, 2006). В 1989 г. бобры появились на р. Айдар (данные С.В. Курилова), в 1992 г. – на р. Евсуг в Беловодском районе (данные В. Гетьмана), в 1995 г. – на р. Деркул в Марковском районе (данные В.И. Тугарева), а в 2000 г. – на р. Верхнее Провалье в заповеднике «Провальская степь» (Кондратенко, 2006). Причем луганские охотники считают, что в реки Айдар и Деркул звери проникли из близлежащих притоков р. Дон

(Россия). Однако следует заметить, что при выпусках бобры иногда преодолевают весьма значительные расстояния, которые могут превышать 50 км в год. В штате Висконсин (Канада) после мечения 2200 особей, которых переселили в новые места, было зарегистрировано перемещение 472 зверьков. Около 90% их отделились от мест выпуска, в среднем, на 12,8 км (Knudsen, Hale, 1965). Поэтому наши представления о происхождении определённых бобровых очагов могут быть ошибочными. В 80-е годы бобры из кременского очага достигли территории Донецкой области. В 1989 г. здесь их численность составила 11-18 особей (Марочкина, Тимошенко, 1990). К началу XXI ст. она возрасла до 400-600 зверей, которые стали обитать в Артёмовском, Краснолиманском и Славянском районах в бассейне Северского Донца. Кроме того, несколько бобров проникло в верховье р. Самара на территорию Александровского района (Тараненко и др., 2008).

В настоящее время ареал европейского бобра в Украине охватывает территорию всех полесских, большинства лесостепных и небольшую часть степных областей (рис. 3.4). Кроме того, в 2003-2007 гг. бобры, предположительно из Венгрии и Польши, проникли в Закарпатскую область, где на территории Береговского, Виноградовского, Иршавского, Мукачевского, Ужгородского и Хустского районов на рр. Боржава, Латорица, Тисса, Уж, а также на Ужгородском канале создали около 20 поселений (Башта, Поттиш, 2007; устное сообщение охотоведа В.И. Машуры).



Рис. 3.4 Распространение бобра в начале XXI ст. на территории Украины и места его выпусков

Недавно появилась информация об обнаружении в 2011 г. бобрового поселения в Измаильском районе Одесской области на Дунае. Скорее всего, его образовали потомки животных, которых расселяли в Румынии на р. Ольт возле г. Брашов (бывший Сталин). Сюда из ФРГ (Бавария) с целью реакклиматизации ещё в 1998 г. было выпущено 8, а в 1999 г. – 19 бобров, которые сформировали несколько поселений на притоках Дуная (Ionescu et al., 2001). Таким образом, благодаря охране уцелевших поселений и искусственному расселению бобров в различных частях страны, удалось не только восстановить исторический ареал вида, но и создать новые популяции. Сейчас европейский и канадский бобры обитают на территории 36 государств мира, в т.ч. в Белоруссии, Украине, России, Казахстане, а также в 24 европейских и 3 азиатских странах (Савельев, 2003).

Ондатра. Этот грызун является важным объектом пушного промысла в Северной Америке, где его мясо также употребляют в пищу. В Европу ондатру впервые завезли в 1905 г. на территорию Чехии, несколько позже – в Англию, Бельгию, Германию и Финляндию, откуда она расселилась по различным водоёмам. Во многих европейских странах её численность жёстко контролируется, поскольку этот грызун рытьём многочисленных длинных нор наносит ущерб земляным противопаводковым и другим гидротехническим сооружениям. Особенно интенсивно борьба с ондатрой велась и ведётся в Германии, где для этой цели при учреждениях по защите растений даже была организована специальная служба, которая функционировала до 1949 г. В результате внедрения специальных мероприятий, в 1915-1942 гг. на территории страны удалось добыть 410,38 тыс., а в 1946-1967 гг. – 2701,59 тыс. особей. Однако полностью ондатру уничтожить не удалось. В этом плане среди европейских стран наиболее успешной оказалась только Великобритания, где популяции интродуцированного ранее вида исчезли в 1939 г. (Ондатра, 1993).

Научное и экономическое обоснование акклиматизации ондатры в бывшем СССР было разработано в 1925 г. выдающимся охотоведом, проф. Б.М. Житковым, хотя сама идея её вселения озвучивалась различными учёными ещё раньше. Надо заметить, что в научных кругах было и довольно много противников интродукции этого вида, которые опасались неблагоприятных хозяйственных (снижение численности раков и перловицы, повреждение прибрежных посевов и огородов, разрушение гидротехнических сооружений), эпидемиологических (завоз новых паразитов и возбудителей различных болезней) и биоценологических (нарушение сложившихся экологических связей, вытеснение выхухоли и др.) последствий. Тем не менее, в СССР с 1927 г. были начаты опыты по клеточному разведению ондатры и изучению её биологии. Несмотря на их неудачу, в 1928 г. на о-ве Большой Соловецкий (Белое море) и на о-ве Карагинский (Камчатка) были произведены два первых выпуска. До 1932 г. в страну из Великобритании, Канады и Финляндии было доставлено довольно большое количество племенных зверьков ($n = 2543$), которые стали основателями новых популяций. Позже созданные группировки избрали важнейшими резерватами для интродукции ондатры в Евразии, в результате чего удалось сформировать громадный ареал этого

вида на территории европейских стран, СССР, Китая, Монголии и Японии (Лавров, 1957).

Расселение ондатры в Украине началось неудачным выпуском 36 зверьков в 1929 г. в огороженный пруд под Харьковом. Более успешной оказалась плановая интродукция в 1944 г. на территории Запорожской области, когда в пойму Днестра выпустили 120 особей, доставленных из Курганской области (Россия). Наибольшее количество ондатр ($n = 707$) в степной зоне одновременно было расселено в 1945 г. на территории Днепропетровской, Луганской, Николаевской и Херсонской областей. В 1945-1965 гг. 4465 зверьков выпустили во многие водоёмы лесостепной зоны, в 1945-1965 – 5870 на территории Полесья, 661 – в Закарпатье, а также 1739 – в соседней Молдове (Павлов и др., 1973). Весьма успешной оказалась интродукция ондатры в низовьях Днестра на территории Херсонщины, которую начали в 1945 г. расселением зверьков ($n = 182$) из Архангельской области. В 1946-1953 гг. произвели выпуски 1677 особей в 47 местах во внутренних водоёмах днепровской дельты (Гізенко, 1966). Это привело к быстрому формированию мощной популяции, которая через несколько лет стала основой для создания в этом районе промыслового охотничьего хозяйства.

В 1946 г. был осуществлён выпуск ондатры ($n = 141$) в Кучурганский лиман на территории Беляевского района Одесской области. В 1948 г. 200 зверьков завезли в Полтавскую область и выпустили в левые притоки Днестра – Псёл и Ворсклу. Позже отсюда ондатра проникла вниз по их течению в степную зону, где в левобережной части Днепродзержинского водохранилища образовала три небольших очага – у с. Келеберда Кременчугского района, в низовьях р. Псёл и в устье р. Ворскла (Самош, 1979). Представителей указанного вида лишь ни разу не выпускали в Донецкой области и в Крыму. В дальнейшем, во многих местах Украины практиковалось внутриобластное расселение зверьков, которое осуществляли преимущественно районные организации УООР. Например, с 1949 по 1966 гг. было сделано несколько выпусков довольно большого количества местной ондатры ($n = 5285$) в Придунавье, которая там стала важным средообразующим компонентом в водно-болотных экосистемах. Кроме того, только в 1966 г. на территории Одесской, Кировоградской, Николаевской и Херсонской областей было отловлено 11,29 тыс. зверьков, которых использовали для последующего расселения (Логинова, 1968). Поэтому опубликованные данные (Берестенников и др., 1969; Павлов и др., 1973) о том, что в XX ст. в водоёмах Украины было расселено более 20 тыс. ондатр, из которых около 10 тыс. – в степной зоне (табл. 3.3), существенно занижены. К сожалению, эта работа, результаты которой оказались весьма положительными, слабо документировалась. Однако даже по приведенным данным видно, что в степной зоне было расселено более 55 % от всего количества интродуцированных в стране зверьков.

Расселение огромного количества ондатр во многих областях Украины и прилегающих стран способствовало быстрому формированию ареала. Интродуценты 1944-1945 гг. очень быстро освоили пойму Днестра и низовья притоков, откуда по водоёмам Запорожской и Днепропетровской областей стали интенсивно расселяться со скоростью 12-16 км в год (Куренная и др., 1973). Этому в зна-

чительной степени способствовали: высокая успешность размножения зверей, слабая конкуренция со стороны других видов, незначительное влияние хищничества и браконьерства. Однако после создания Каховской ГЭС (1953-1955 гг.), когда основные биотопы ондатры были затоплены, численность её сократилась, а интенсивность экспансии уменьшилась. Последующее зарегулирование стока р. Самара несколькими плотинами, а Днепра плотинной Днепрогидростроительской ГЭС (1964 г.) привело к дальнейшему сокращению площади ондатровых угодий. Совместно с интенсивным браконьерством, которое было обусловлено высокой ценной на шкурки нового животного, это значительно замедлило скорость его расселения. Тем не менее, к 1981 г. ондатра освоила весь бассейн Самары с притоками: Волчья, Терновка, Бык, Верхняя Терса, Конка и др., но в то же время она отсутствовала во всех реках, которые впадают в Азовское море между Белосарайской косой и п-овом Бирючий. В дальнейшем ондатра также заселила реки Приазовья, но этот процесс отличался определёнными особенностями (Волох, 2002 а)...

Таблица 3.3

Данные о выпусках ондатры в степной зоне*

Области	Г о д ы						Всего:
	1944/48	1949/52	1953/55	1956/60	1961/64	1965	
Днепропетровская	421	267	—	—	—	—	688
Запорожская	357	298	—	—	—	385	1040
Луганская	144	144	—	—	—	—	288
Николаевская	160	243	100	—	60	—	536
Одесская	189	513	523	1800	1690	1066	5781
Херсонская	212	1131	347	—	—	—	1690
Всего:	1483	2596	970	1800	1750	1451	10050
Украина:	3273	5130	2518	2169	1690	3326	18106

*По: Д.С. Берестенников и др. (1969); М.П. Павлов и др. (1973)

В степной зоне Днепр имеет очень мало левых притоков, среди которых наиболее крупным является р. Конка. Именно по этой реке ондатра из Днепра медленно продвигалась вверх и в 1979-1980 гг. достигла её верховий, которые находятся на Приазовской возвышенности рядом с истоками многих рек Азовского бассейна (рис. 3.5). Последние представляют собой слабые водотоки, которые давно превращены в пруды и водохранилища. Благодаря высокой плодовитости, население ондатры за короткий срок достигло высокой плотности. Это способствовало быстрому освоению молодыми зверьками новых мест обитания, которые вскоре преодолели водораздел между Днепровским и Азовским бассейнами. С этого момента началось освоение ондатрой рек Северо-Западного Приазовья, где её никто не выпускал. Вскоре все эти водоёмы почти одновременно были заселены новым видом, отдельные представители которого достигли морского побережья. После 1988 г. летние поселения ондатры даже стали появляться на мелководьях Обиточной, Бердянской и Степановской кос в Азовском море, где экологические условия для этого вида крайне неблагоприятны. Из водоёмов, рас-

положенных на Приазовской возвышенности, ондатра также проникла в истоки рр. Гайчур и Янчул (бассейн Днепра), и стала расселяться вниз по их течению. При этом она заселила все пруды, расположенные в балках на некотором расстоянии от основных русел.

В 1982-1985 гг. ондатра полностью освоила эти притоки, проникла в р. Волчья на территории Покровского района Днепропетровской области и соединилась со своими сородичами в р. Самара (рис. 3.5). Значительно позже, в 1989 г., она была обнаружена на территории заповедника «Каменные Могилы» (Донецкая обл.), на р. Каратыш (Тимошенко, Марочкина, 1990), истоки которой находятся на расстоянии ~24 км от истоков р. Гайчур и ~50 км от истоков р. Конка.

Благодаря высокой плодовитости и способности к преодолению географических преград, среди охотничьих зверей ондатра отличается едва ли не наибольшей скоростью расселения, которая при благоприятных условиях может превышать 70 км в год. Например, из очага, созданного в 1905 г. вблизи Праги (Чехия), она в 1914 г. достигла Баварии, в 1915 г. — Венгрии, в 1921 г. — Словакии, в 1929 г. — Польши, в 1932 г. — бывшей Югославии, а в 1940 г. — Румынии. К 1928 г. площадь её центрально-европейской макропопуляции составила 33, а в 1933 г. ~ 200

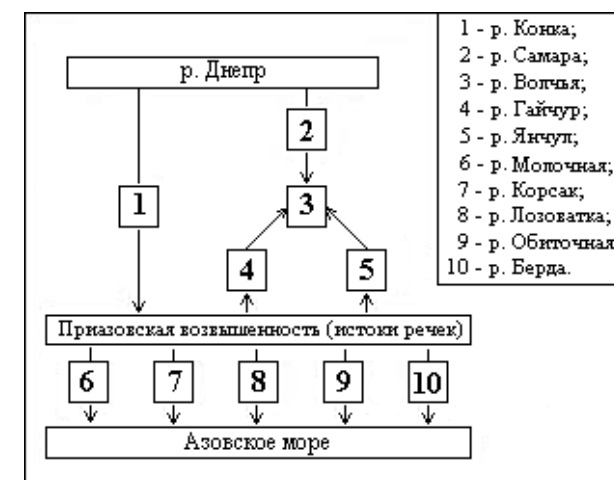


Рис. 3.5 Особенности экспансии ондатры в реки Северо-Западного Приазовья

тыс. кв. км (Лавров, 1957). При расселении ондатры в Приазовье скорость её продвижения также была высокой и составляла $12,87 \pm 1,79$ км в год (Волох, 2002 а). В южных районах эффективному расселению всех аквабионтов (бобр, выдра, и норка) препятствуют: слабо развитая гидрографическая сеть, частые обмеления и высыхания водоёмов, их промерзание во время суровых зим и, как следствие, высокая уязвимость зверьков со стороны хищников и человека. По мере продвижения вверх по течению к истокам Конки, расстояние между пригодными для обитания ондатры биотопами увеличивалось, что приводило к значительным тратам времени на поиски ею благоприятных мест. Поскольку исследовательская миграция всегда сопровождается повышенным уровнем смертности, она также влияла на эффективность расселения. Однако зимой 1984/1985 гг. выпало очень много снега, который лежал до конца марта, что на юге бывает чрезвычайно редко. Поэтому весеннее тепло способствовало его одновременному и интенсивному таянию на огромной территории. Это привело

к резкому подъёму уровня воды во всех речках и к затоплению значительных площадей в их поймах, а также к появлению водотоков во многих балках. Половодье ускорило расселение ондатры, которая весной 1985 г. продвинулась вниз по течению приазовских речек на ~31 км. Таким образом, при её расселении в указанном регионе наиболее эффективным оказался миграционный путь по р. Конка, из истоков которой вид проник в другие речки как Азовского, так и Днепровского бассейнов. Положительное значение для формирования ареала также имели меры по расселению ондатры отдельными лицами и колхозами в 1983 г. на р. Солёная вблизи с. Атманай (Акимовский р-н Запорожской обл.) и в 1989 г. – в пруды с. Сивашовка (Новотроицкий р-н Херсонской обл.). Потомки животных, которые были интродуцированы в Акимовском р-не, уже в 1986 г. были обнаружены нами на рр. Великий и Малый Утлюки, а в 1988 г. – на р. Тащанак.

Западная часть Приазовья была заселена ондатрой из низовий Днепра, которая по Северо-Крымскому каналу проникла в оз. Сиваш. У с. Портовое Раздольненского р-на 1 зверька впервые добыли охотники в 1972 г. Позже она расселилась по водно-болотным угодьям и оросительным каналам Джанкойского, Краснопереконского, Нижнегорского, Первомайского и Раздольненского районов. К 1982 г. самое южное поселение ондатры было зарегистрировано вблизи с. Стефановка Джанкойского района (Гринченко, Дулицкий, 1984).

К настоящему времени, несмотря на всеобщее снижение численности, ондатра обитает во всех административных районах степной зоны страны, а её расселение по водоёмам Крыма продолжается.

Нутрия. Идея акклиматизации этого теплолюбивого грызуна из Южной Америки в СССР принадлежит проф. Житкову Б.М. – известному учёному, который хорошо изучил опыт разведения нутрии в европейских странах. Впервые в СССР зверьков ($n = 2656$) привезли в 1930-1932 гг. из Аргентины, Британии и Германии. Большинство нутрий разместили в клетках, а часть выпустили на волю. Во время Великой Отечественной войны с территории США к нам вместе с военной техникой и продовольствием доставлялась одежда. Среди последней были шубы из «обезьяньего» меха – так тогда у товароведов назывались стриженные шкурки нутрии с удалённой остью, которые были высоко оценены населением. Поэтому в послевоенное время расселению этого грызуна, обладающего, к тому же, вкусным мясом, в СССР стали уделять большое внимание. До 1950 г. опытным путём изучалась возможность создания диких популяций нутрии в разных частях страны, однако ощутимых результатов удалось добиться лишь в Закавказье (Павлов и др., 1973).

В Украину нутрию впервые привезли в 1948 г. ($n = 60$) в ондатровое хозяйство объединения «Заготживсырьё», расположенного в низовье Днепра на территории Голопристанского района Херсонской области, из Азербайджана (табл. 3.4). В первый год при полувольном содержании здесь было выращено 450 особей молодняка и удалось сохранить почти всех производителей.

Таблица 3.4

Данные о выпусках нутрии в Украине

Годы выпуска	Место	Кол-во особей	Место отлова
<i>Херсонская область</i>			
1948	Голопристанский р-н, р. Днепр	60	Азербайджанская ССР
<i>Днепропетровская область</i>			
1971	Павлоградский р-н, озера в пойме р. Орель	52	Воронежская область
1990	Криворожский р-н, Красинское вдхр.	8	Частный сектор

Удачный опыт разведения нового вида послужил основой для создания в 1950-1951 гг. на территории Запорожской, Донецкой, Луганской, Черкасской, Львовской и других областей страны 20 ферм с поголовьем в 1,5 тыс. животных (Кириллов, 1957). После этого много зверей появилось в частных хозяйствах как сельских, так и городских жителей. В 1953-1954 гг. нутрию уже выращивали в более чем 30 колхозах Украины, а за 10 лет численность зверьков, которых содержали в клетках и вольерах, превысила 100 тысяч (Колесов, 1968). В 1971 г. 52 нутрии привезли из Воронежской области, которых расселили по озерам в пойме р. Орель на территории Павлоградского района Днепропетровской области. Этот выпуск оказался неудачным и сейчас здесь указанный вид в природе не обитает.

В связи с расширением географии разведения нутрии, во многих местах, стали отмечать возникновение её небольших поселений на разных речках и прудах, образованных убежавшими зверьками. По устным сведениям А.Б. Гринченка, устойчивая популяция этого вида долгое время существовала на Сиваше в Нижнегорском и Джанкойском районах (АР Крым), где зверьки часто попадались в капканы ондатроловов в 90-х годах XX ст. В 1993-1994 гг. нутрия появилась на территории Черноморского заповедника (Потиевский и Ягорлыцкий Кут). Следы её пребывания также отмечали на берегах Потиевских озёр и Тендровского залива (Селюнина, 1996). Временные поселения нутрии периодически возникали на р. Северский Донец и в его пойменных озёрах (Лиманский, Кондратенко, 2006), на р. Грузский Еланчик (Тимошенко, Кондратенко, 2006), в Украинском Приазовье – на Берде, Молочной и Обиточной, в Одесской области – на Кучургане, Куяльнике, Сарате, Когильнике, а также на других водоёмах во всех южных областях Украины. В таких местах мы неоднократно обнаруживали зверьков, которые устраивали большие гнёзда в тростниковых зарослях на льду и доживали до весны. После существенного сокращения поголовья нутрии в приусадебных хозяйствах, которое произошло в начале XXI ст., также исчезли и временные поселения этих животных в естественных условиях.

Поскольку нутрия не способна постоянно обитать в водоёмах с ледовым покровом, её интродукция в нашей стране оказалась неудачной, но есть исключения. В 1990 г. один из жителей Кривого Рога выпустил 4 пары нутрий в незамерзающие пруды очистных сооружений между сс. Красиное и Широкоє. Зверьки здесь прижились, дали потомство и создали небольшую популяцию, которая, скорее всего, суще-

ствуется и сейчас (табл. 3.4). По устным сведениям доц. В.И. Стригунова, примерно до 2000 г. в этих прудах ежегодно добывали до 35 нутрий, однако после сокращения спроса на местные меха, охота на указанный вид стала иметь случайный характер. Несмотря на неудачные попытки расселения нутрии в водоёмах с умеренным климатом, нужно отметить, что, благодаря им, жители Украины получили новый вид млекопитающих, который они успешно разводят в неволе.

Обыкновенная белка. В начале XX ст. этот грызун в небольшом количестве обитал в лесах Северной и Центральной Бессарабии, в северной части Одесской области и в Черном лесу на Кировоградщине (Браунер, 1923). Эти места располагаются в лесостепной зоне, где сохранились сравнительно большие массивы древних лесов. Согласно исследованиям многих палеозологов, останки белки никогда не находили в степной зоне Украины и в Крыму. Последнее вызывало недоумение учёных, поскольку в горных лесах для этого вида имелись все необходимые условия. Поэтому в сентябре 1940 г. в центральную часть Крымского заповедника была завезена партия зверьков ($n = 124$) алтайского подвида (*Sciurus vulgaris exalbidus*), которые к 1947 г. заселили все леса полуострова. Интродукция оказалась весьма эффективной, поскольку в послевоенное время даже удалось организовать промысел зверьков «на шкурку». Максимальное количество белок (45,5 тыс.) было добыто в 1966 г., хотя после этого заготовки снизились: в 1969 г. они составили 13,8, а в 1970 г. – 20 тыс. шкурок (Дулицкий, 2001). К сожалению, в 90-годах, по неизвестным причинам, погибло так много животных, что крымская популяция не возобновилась донныне. В июне 1986 г. при пешем передвижении лесом от с. Соколиное (Бахчисарайский р-н) до г. Сююрю-Кая на маршруте длиной ~16 км мы обнаружили 6 погибших зверьков. Их тушки были ещё свежими и не имели никаких механических повреждений: было такое впечатление, что белки погибли внезапно, как от отравления каким-то ядом или от эпизоотии...

Успешно также прошла интродукция алтайской белки, которую ещё называют телеуткой, в Луганской области, где в Кременецких лесах было расселено 335 зверьков: 114 – в 1948 г. и 221 – в 1949 г. (Пархоменко, 1957). Правда, украинские зоологи (Воинственский и др., 1963) оценивали её, как неудачную, из-за выпуска чужеродной формы в места обитания представителей украинского подвида (*S. v. ukrainicus*), что, дословно, «полностью нейтрализовало эффект акклиматизации».

Весьма удачной оказалась интродукция нескольких белок неизвестного происхождения в 1965 г. на территории Старо-Бердянского леса (Мелитопольский р-н, Запорожская обл.), где сформировалась устойчивая популяция, которая существует до сих пор. По фенотипическим признакам зверьки, обитающие в этом искусственном лесу, очень похожи на алтайских белок.

Позже телеутку расселяли в сосновых лесах Херсонской области на территории Алёшковских Кучугур. Сюда в 1983 г. доставили 15 белок из Крыма, а в 1986 г. – 110 из Киргизии, которые хорошо прижились и расселились на большой территории, включая лесные участки днепровских плавней, сады и населённые пункты (Роман, 1995).

В 1988 г. белка впервые была отмечена в Черноморском государственном заповеднике, где стала обычным обитателем сосновых насаждений на Солёноозёрном лесостепном участке (Селюнина, 1996). Обитает она сейчас и в парковых насаждениях биосферного заповедника «Аскания-Нова» (рис. 3.6).

Известно, что в 1979 г. 80 белок, которых доставили из Северного Казахстана, интродуцировали на территории г. Днепропетровск. За несколько лет они успешно заселили многие лесные насаждения и стали характерными обитателями парковой зоны. В 1980 г. было зафиксировано проникновение этого грызуна из соседней Харьковской области, как считают зоологи (Булахов, Пахомов, 2006), в аренные боры и сосновые насаждения на территории Павлоградского района Днепропетровской области около сс. Сосновка, Вязовок и Терновка. Возможно, указанная иммиграция и имела место, но следует заметить, что в 1960 г. на территории Павлоградского района было расселено 30 белок, доставленных из прибайкальских лесов.

В 1998 г. был произведен выпуск зверьков ($n = 96$) крымского происхождения в ур. Слюсаревское (Одесская обл., Савранский лес). Вскоре белки расселились по северным лесам области. По данным А.М. Архипова, в начале XXI ст. участились встречи зверьков в Раздельнянском районе. Этого зверька видели в дубово-ясеновой лесопосадке у железнодорожной станции «Кучурган» (2006 г.), вблизи г. Раздельная (2008/09 гг.), в с. Кучурган (2009 г.), в Кардамичёвском лесопарке (2009 г.), расположенном на 20 км к северу от г. Раздельная. Это свидетельствует об удачной интродукции, которая способствовала расселению белки и созданию её новых популяций на западе степной зоны страны.

На территории Донецкой области основное поголовье белки сосредоточено в пойменных лесах Северского Донца, в сосняках и нагорных дубравах, а также в зелёных зонах крупных городов. Часто её группировки в населённых пунктах были образованы убежавшими и специально выпущенными зверьками, содержащими в неволе. В 1989 и в 1997-1998 гг. зоологи зафиксировали спады численности в локальной популяции белки, которые в 2006-2007 гг. сменились на незначительный рост. В 2005 г. белка появилась в Великоанадольском лесу, а в 2007 г. – в пойменных лесах по р. Жеребец в Краснолиманском районе (Тараненко и др., 2008).



Рис. 3.6 Алтайская белка в парке заповедника «Аскания-Нова»

© Фото: И. Полищук / I. Poyshchuk

В конце XX ст. в степной зоне Украины белка спорадично обитала на территории Донецкой, Луганской, Запорожской, Одесской и Херсонской областей. В 1993 г. её численность составила 1149, а в 1996 г. – 1056 особей. По ведомственным данным, в 2000 г. белка ($n = 488$) уже встречалась на территории всех степных областей, кроме Николаевской, хотя и здесь в 1969 г. сотрудники Института зоологии АН УССР выпустили 6 зверьков на территории ГОХ «Катеринка».

Подводя итог расселению обыкновенной белки в степной зоне, следует сказать, что благодаря ненаправленной интродукции во многих лесных урочищах и в парках городов (Днепропетровск, Донецк, Кривой Рог, Луганск, Запорожье, Мелитополь и др.) удалось создать новые очаги обитания этого вида. Причём основу большинства городских популяций представляют зверьки различного происхождения, выпущенные на волю горожанами. Поскольку сейчас в Украине белка не является объектом охотничьего промысла, как, скажем, в России, учёт её ресурсов проводится формально. Поэтому ведомственные данные о её численности отражают реальную ситуацию лишь в немногих местах.

Хищные звери

Хищные звери являются важными трофическими конкурентами человека и способны существенно влиять на численность диких копытных, а также наносить ощутимый урон поголовью домашних животных. Мелкие хищники тесно связаны трофическими и топическими отношениями преимущественно с грызунами и поэтому очень зависят от состояния их популяций. Кроме того, многие хищные звери являются важными объектами пушного промысла и поэтому их группировки с древних времён подвергаются постоянному охотничьему прессу. С развитием цивилизации, их численность и распространение напрямую стало зависеть от экономического благосостояния людей и от моды на определённые меха. В частности, в конце XX ст. из-за снижения спроса на мех выдры и лесной куницы, их численность и ареалы очень увеличились. В то же время, ареалы некоторых хищников (европейская норка, горностай, степной хорь), на ресурсы которых охота в Украине никогда не оказывала существенного влияния, заметно сократились. Причиной этого является антропогенное преобразование биотопов, пригодных для обитания этих видов.

Волк. Этот хищник всегда был обычным видом в Южной Украине. В 50-х годах XVIII ст. из Запорожья в Российскую империю ежегодно продавали около 4 тыс. волчьих и лисьих шкур. На волков охотились весьма усердно потому, что они уничтожали много домашнего скота, а скотоводство было главным занятием запорожцев и ногайцев. В редких уцелевших документах того времени отмечено, что эти хищники встречались во многих земельных дачах, расположенных в Херсонской губернии на берегах Днепра, Ингульца и Высуни. Они были обычными на Керченском полуострове, на Арабатской стрелке и даже заходили на о-в

Тендра (Кириков, 1983). Однако их постоянное преследование на протяжении длительного периода, которое поощрялось и поощряется государством, в XX ст. привело к повсеместному сокращению численности и ареала. Раньше всего волк исчез в Крыму, где последнего зверя добыли в 1914 г. в Баксанской лесной даче. В 1928 г. 6 особей видели около Меккензиевых гор в районе Севастополя, одного из которых охотникам удалось добыть (Мильченко, 1928). После этого волки неоднократно проникали в Крым, но их также уничтожали. На северо-западе степной зоны в Одесской области их почти полностью истребили к началу XX ст., но с 1917 г. численность волка снова выросла и в 1920 г. он стал обычным видом в Балтских лесах (Волянский, 2008).

В 1948-1950 гг. волк обитал во всех областях Украины, кроме Крыма. В степной зоне наиболее заселённой им была Луганская область, где этого зверя регистрировали в 31 из 34 районов. Особенно много волков обитало на её северо-востоке. Довольно обычным в те годы волк был и на территории Днепропетровской области. Здесь он постоянно обитал в Межевском, Павлоградском, Петропавловском и Юрьевском районах, откуда периодически проникал в Новомосковский и Синельниковский районы. Нерегулярно волки появлялись в Пятихатском районе, который граничит с Кировоградской областью, где их численность была значительной. В Запорожской области основной очаг обитания вида находился в Черниговском и Куйбышевском районах, откуда волки заходили в незаселённые тогда песчаные кучугуры, расположенные на побережье Азовского моря в Бердянском и Приазовском районах. В Донецкой области указанный вид встречался редко и был характерен лишь для Великоновоселковского, Володарского и Тельмановского районов (Корнеев, 1950). Известно, что в Днепропетровской области волчьи логова со щенками находили в Комиссаровском (Верхнеднепровский р-н) и Великомихайловском (Покровский р-н) лесных массивах, а в Запорожской – в Алтагирском лесу вблизи Молочного лимана (Писарева, 1953, 1960). В Херсонской области волки были многочисленными на территории левобережных районов (Голопристанский, Каланчакский, Скадовский и Цюрупинский), в то время как в правобережных (Белозёрский, Бериславский, Великоалександровский и Нововоронцовский) они в небольшом количестве появились лишь после зимы 1948/49 гг., перейдя через замёрзший Днепр. В Николаевской области эти звери постоянно обитали лишь в бывшем Широколановском районе, хотя иногда отдельных особей добывали в Березанском, Вознесенском и Новоодесском районах. В Одесской области волк был обычным видом во всех прилегающих к Молдавии районах и в плавнях Днестровского лимана, но особенно высокая его численность отмечалась в Придунавье. Отсюда единичные особи проникали в Березовский, Ивановский и Ширяевский районы.

В конце 50-х годов в степных областях страны обитало ~50 волков, в начале 60-х ~40, а в начале 70-х годов ни одного (Гурский, 1969). Причинами такого резкого сокращения численности этого пластичного хищника стали:

а) интенсивное уничтожение зверей в течение круглого года, которое стимулировалось высоким денежным и прочим материальным вознаграждением (телёнок, овца и т.п.);

б) увеличение площади пахотных земель за счёт вовлечения в севообороты различных неудобий, которые были важными биотопами для размножения и отдыха животных.

Если в 1962 г. в Украине было учтено 370, то в 1967 г. – 154 волка; этот зверь полностью исчез в Кировоградской, Черкасской и Херсонской областях, а также в Крыму (Крайнев, 1968). Но, по данным А.И. Дулицкого (2001), отдельные волки всё же проникали на полуостров в 1952, 1953 и 1960 гг. – на территорию Бахчисарайского, Сакского и Ленинского районов. Даже на территории лесостепных, граничащих с нашей страной Белгородской, Курской и Орловской областей России, в 1966-1972 гг. наблюдалось резкое снижение плотности волка до 0,4-0,5 особей/1 тыс. кв. км, а во многих местах он перестал встречаться вообще (Приклонский, Осмоловская, 1975).

Однако после уменьшения размера материального вознаграждения за добычу указанного хищника, в конце 70-х годов охотничье давление на его популяции значительно сократилось. В результате этого, численность волка стала стремительно расти. Например, в Республике Беларусь её увеличение стало заметным после снижения изъятия хищников до 25-30 % в год (Вадковский, 1978). В 1971-1980 гг. произошло восстановление очагов обитания волка в Украинском Полесье и в Карпатах. Очень быстро указанный процесс приобрел значительные масштабы и появление этого зверя стали отмечать в разных местах Румынии, Польши, Словакии и других стран. Несмотря на интенсивное расселение волка в 70-е годы, в XX ст., в степной и лесостепной зонах он постоянно обитал лишь в небольшом количестве мест (рис. 3.7):

А) в Республике Молдова, откуда звери регулярно заходили на близлежащие территории;

Б) в северных районах Одесской области, где имелись большие по площади леса;

В) до 1972 г. – в Павлоградском районе Днепропетровской области;

Г) в пойме р. Северского Донца на территории Харьковской и Донецкой областей;

Д) на севере Полтавской области, где в приграничных районах России и Украины существовал мощный очаг обитания указанного вида.

Кроме того, на востоке степной зоны в Луганскую и Донецкую области регулярно проникали волки из России, где их быстро уничтожали. По данным Главного охотничьего управления Украины, в 1970 г. они стали постоянно обитать на территории 14, в 1974 г. – 17, в 1976 г. – 18, а в 1981 г. – 21 областей страны. В этот время их пребывание не фиксировали лишь в Николаевской, Кировоградской, Запорожской областях и в Крыму, хотя в 1975 г. был зарегистрирован единственный заход волка на территорию Крымского заповедно-охотничьего хозяйства (Дулицкий, 2001).

Официально пребывание волка на Кировоградщине стали отмечать с 1991 г., на Запорожье – в 1992 г., однако реально процесс восстановления его популяций начался раньше. По нашим данным, в 1960-1979 гг. на территории степной зоны постоянно указанный хищник обитал в Ивановском районе Одес-

кой, в Краснолиманском Донецкой и в Июмском Харьковской областей. В лесистой Харьковщине в те годы волк был довольно редким животным. В степной зоне его встречи отмечали на территории Купянского (1974), Зачепиловского (1977) и Двуреченского (1980) районов. В Одесской области волки периодически появлялись в Николаевском (1962), Саратском (1965), Болградском (1970), Ширяевском (1971), Тарутинском (1976), а также изредка – в Раздольненском районах. Кроме того, на территории Березовского района возникла группировка из 9 особей, которую удалось уничтожить в 1965 г. В 1975-1980 гг. на территории Ширяевского района ежегодно добывали 2-3, а в 1981 г. – 5 зверей.



Рис. 3.7 Экспансия волка на территорию Южной Украины
1 – ареал в 70-х годах XX ст.; 2 – места постоянного обитания;
3 – места и время первой регистрации в 1962-2009 гг.

В Днепропетровской области волк дольше всего обитал в Павлоградском районе, где в 1972 г. на территории леса «Волошанская дача» охотникам удалось добыть последнего на тот период зверя. В Царичанском районе в 1964 г. волка добыли в Бойсейковском лесу, после чего до 1979 г. не было зафиксировано ни одной его встречи. В Донецкой области в 1962-1963 гг. отмечали заходы одиночных волков на территорию Константиновского, Старобешевского и Славянского районов, тогда как в других местах эти звери отсутствовали. В Николаевской области в 1962 г. отдельные звери эпизодически появлялись на территории Весе-

линовского и Братского, в 1978 г. – Враниевского, а в 1980 г. – Первомайского районов. В 1962 г. 1 зверя охотники добыли в Цюрупинском, а в 1972 г. 1 – в Великоалександровском районах из стаи, в которой было 6 особей. В 1968 г. волки поселились в Корсунском лесу на территории Каховского района Херсонской области.

В 1972 г волки появились в Черноморском заповеднике, где наносили большой урон популяции пятнистого оленя (Берестенников, 1977). Начиная с 1975 г. эти хищники стали обитать в низовьях Днепра постоянно (Издебский, 1979), хотя длительное время здесь их численность ограничивалась 2-4 особями. В 1985-1987 гг. был установлен контроль за ежегодно размножающейся парой волков в Скадовском районе Херсонской области. За 3 года здесь было добыто 14 волчат, 1 прибылую самку и 2 зверей в возрасте 5-6 лет (Гурский, 1989). В 1988 г. на территории Черноморского заповедника было зарегистрировано 22 встречи волка, в 1990 г. – 65, а к 1995 г. здесь сформировалась территориальная группировка этого зверя. В 1999-2000 гг. на заповедных участках обитало ~20, а всего в регионе, включая Кинбурнскую косу, – около 50 волков (Селюнина, 2001).

Со временем, в Херсонской и Николаевской областях, где и сейчас имеются значительных по площади незаселённые людьми уголья (Алешковские Кучугуры, Кинбурнская коса), сформировался устойчивый очаг вида, откуда животные стали расселяться в прилегающие районы. В 2000 г. впервые после долгих лет отсутствия волки появились на территории заповедника «Аскания-Нова», где в 2001 г. было учтено 6 зверей. Достоверно установлено, что хищникам в загонах Большого Чапельского пода удалось добыть 7 сайгаков. В течение года на территории Новотроицкого и Чаплынского районов Херсонской области охотниками за год было изъято 13 волков (Думенко, 2002), что косвенно свидетельствует о резком увеличении популяции ещё недавно пребывавшей в состоянии крайней депрессии.

В 1960-1979 гг. на территории Запорожской области заходы волков отмечали в Мелитопольском (1 добыт в 1971 г.), Пологовском (1975), Весёловском (1978) и Токмацком (1978) районах. В 1980 г. на территории Весёловского района была отмечена стая из 7 особей, в 1981 г. на территории Черниговского – из 3-х, а в 1979 г. в Токмацком районе (Тихобрунская балка) был обнаружен выводок из 6-волчат, что в те годы было невероятным событием. В то же время, на территории Новониколаевского района эти звери перестали встречаться с 1950 г., на территории Приморского – с 1959 г.

В 70-годы волки также появились и на востоке степной зоны, поскольку на территории соседней Ростовской области в России их поголовье выросло настолько, что здесь ежегодно стали добывать от 63 (1974 г.) до 309 (1981 г.) особей (Казаков, Даликов, 1983). Благодаря их расселению из соседних территорий, с 1974 г. волки стали постоянно обитать в Луганской, с 1978 г. – в Донецкой, а с 1981 г. – в Днепропетровской областях.

Как следствие разрушения популяций волка человеком, во многих местах появились волко-собачьи гибриды, что было зафиксировано еще в конце 50-годов в Молдове, Одесской и Николаевской (Гурский, 1969), а позже – в Херсонской

(Селюнина, 1996) и других областях Южной Украины. Восстановление популяций волка в 70-годы XX ст. на юге Украины во многом стало возможным благодаря интенсивному развитию животноводства и, в частности, значительному увеличению поголовья овец. В немаловажной степени на это также повлиял резкий рост популяций таких диких копытных, как: лось, косуля, кабан, а также благородный и пятнистый олени.

В Крыму волки постоянно стали встречаться после 2003 г. Причём звери проникли на полуостров с 2-х сторон: с севера – с территории Херсонской области, и с запада – из Кубанских плавней. По устным сведениям охотника Маркова В.В., на Керченском п-ове (Ленинский р-н) встречи волков стали относительно частыми после суровой зимы 1984-1985 гг., а в 1993 и в 1996 г. здесь удалось добыть 2-х одиночных самцов. Примерно, с 1998 г. из Кубани волки периодически стали заходить на территорию Белогорского р-на и дальше в Присивашье. Весной 2004 и 2005 гг. на границе АР Крым и Херсонской обл. вблизи сс. Сивашское и Дружелюбовка (Новотроицкий р-н) наблюдали одиночных волков (устное сообщение С.Н. Подорожного и В.В. Кинды), которые сейчас в этих местах стали настоящим бедствием для сельских жителей. По устным сведениям П.Л. Воеводкина, в 2003-2006 гг. нескольких зверей добыли в Белогорском, Первомайском, Джанкойском и Нижнегорском районах. В 2009 г. одного волка несколько раз видели, а в 2014 г. добыли в Байдарской долине возле Севастополя, (устное сообщение охотоведа Самохина С.В.). Наше исследование черепа этого зверя показало, что в природу он попал, скорее всего, после длительного содержания в вольере. Об этом свидетельствуют не сточенные, как это бывает у старых животных, а сломанные зубы: верхний правый М₁, а также нижние левые Рm₃ и Рm₄. Такие травмы обычно получают хищники, когда они, пытаясь обрести свободу, грызут металлическую ограду. Кроме того, слабая облитерация швов между костями подтверждает сравнительно небольшой возраст добытого зверя, что не вяжется с плохим состоянием зубов. По опросным данным, удалось установить, что несколько лет тому назад около с. Холмовка в неволе содержали 6-7 волков, которых щенками привезли с материка. Скорее всего, добытый зверь является одним из них. Тем не менее, процесс заселения волком Крымского полуострова продолжается...

Расширение ареала волка и увеличение его численности в конце XX ст., с одной стороны, было обусловлено значительным сокращением охотничьего прессы на его популяции, а с другой – улучшением экологических условий, которые стали следствием упадка сельскохозяйственного производства. После ликвидации колхозов и ориентации независимой Украины на капитализацию экономики многие поля на юге, вследствие низкой экономической эффективности земледелия, были брошены. Это привело к зарастанию их сорняками, что улучшило защитные свойства угодий для многих зверей. Позже во всём регионе стали доминировать посеы подсолнечника, которые даже после уборки урожая остаются весьма комфортными биотопами для волка (Voloikh, 2011). К этому надо добавить резкое снижение количества сельского населения и исчезновение многих сел вообще, что также явилось весьма важным фактором для возрождения группировок указанного вида.



Рис. 3.8 Шакал на п-ове Бирючий
(Азово-Сивашский НПП)

© Фото: В. Коломийчук / V. Kolomijchuk

луострове. В доисторическое время и позже обыкновенный шакал вроде бы не обитал в Украине, что подтверждается отсутствием здесь его палеозоологических останков. Однако в некоторых публикациях, которые касаются описанию природы Юго-Восточной Украины начала XIX ст., упоминается, наряду с волком, об обитании «чокалки» (Яворницький, 1990), т.е. – шакала. В известной сводке «Млекопитающие Советского Союза. (Морские коровы и хищные)» (Гептнер и др., 1967) говорится о нередких заходах этого зверя в XIX ст. с территории Кавказа вдоль восточного побережья Азовского моря до низовий Дона и даже до Таганрога. Как показывают современные события, скорее всего, непериодические проникновения шакала в юго-восточные районы Украины и в Крым раньше были обычным явлением.

В первой половине XX ст. в Европе шакал встречался лишь на территории Албании, Греции, Болгарии и Далмации. Известны заходы отдельных животных из этого района в Венгрию, Румынию (Vasiliu 1961; Spassov, 1989) и даже в Молдову (Кузнецов, 1952), где в те годы не возникло ни одной популяции. Ареал шакала продолжал сокращаться и, поэтому, сначала в Албании и Сербии, а с 1962 г. в Болгарии, на этот вид была запрещена охота. Здесь также стали проводиться работы по улучшению защитных условий в местах обитания шакала путём создания хвойных насаждений (Demeter, Spassov, 1993). Вскоре его численность и плотность населения в аборигенном очаге существенно увеличились, что способ-

Шакал. Весьма интересным биологическим событием XX ст., которое требует особого рассмотрения, является инвазия обыкновенного шакала (рис. 3.8). Предполагается, что в конце плейстоцена или в начале голоцена шакал из Северной Африки или Передней Азии проник в Европу (Spassov, 1989). По представлениям других исследователей (Kühn, 1935), европейская популяция была создана искусственно в XV ст. в процессе интродукции животных из африканского континента. В 1847-1863 гг. по данным П.А. Чихачёва (1982), это животное редко встречалось на Греческом полуострове во Фракии, в придунайских провинциях и было довольно многочисленным в Турции на Анатолийском полуострове.

Позднее интенсивной эмиграции части зверьков. Поэтому с 80-х годов XX ст. шакал стал регулярно проникать в Венгрию (Demetr, 1984), с 1987 г. – в Италию (Lapini, Perco, 1988) и Австрию (Hoi-Leiter, Kraus, 1989), а с 1989 г. – в Македонию (Krystufek, Tvrtkovic, 1990). В 1998 г. заход шакала был зарегистрирован в Саксонии недалеко от границы ФРГ и Польши, в 2005 г. – в Польше, а в 2012 одного зверя этого вида сфотографировали в национальном парке «Баварский лес» (Rösler, 2012). В 2012 г. 1 шакала добыли в Белоруссии (сообщение В. Грычика), в 2013 г. – 3 особей в Эстонии (сообщение Т. Марана). Ещё раньше, в 1959 и 1961 гг., было зафиксировано расселение шакала на юг и юго-восток Карпат в Румынии, где он создал несколько очагов обитания в Трансильвании (Vasiliu, 1961), а позже – и в других местах страны.

В научной литературе имеются сведения о поступлении в 1947 г. на украинские пункты по заготовке мехов 19 шкур шакала, в 1952-1953 гг. – 5, а в 1955 г. – 1 (Бакеев, 1976). Но, поскольку никто из зоологов самих зверей не встречал, скорее всего, их добыли на территории Казахстана, куда в то время ездили много украинцев для освоения целинных земель. В 1997 г. шакал из Румынии проник в Украину, где образовал на юго-западе страны новую популяцию (Roženko, Volokh, 2010), которая сейчас успешно развивается (рис. 3.9). Причем, сначала пара шакалов проникла в дельту Днестра, преодолев комфортные, с нашей точки зрения, уголья в дельте Дуная, где 1 животного видели в 1997 г. на острове Малый Далер. И только после возникновения днестровской популяции в 1998-2000 гг. шакал заселил низовья Дуная вторично (обнаружен в 2007 г.), где сейчас успешно размножается. Такое, почти радиальное расселение животных очень напоминает экспансию вида в Южной Европе (Demeter, Spassov, 1993).

Современное проникновение шакала в Украину было установлено зоологом Н.В. Роженком. В марте 1998 г. на автомагистрали Одесса-Рени между с. Маяки Беляевского р-на (Одесская обл.) и с. Паланка (Республика Молдова) он обнаружил погибшего от столкновения с автомобилем неизвестного зверя, который был идентифицирован, как шакал. Подобных случаев было много и в других странах, но везде вероятность встречи этого зверя была настолько фантастической, что многие исследователи принимали его за койота, убежавшего из зоопарка. Со слов Н.В. Роженка, шакалы появлялись в дельте Днестра и раньше, поскольку в 1986/87 гг. он неоднократно слышал их характерный вой. Однако в те годы это не привело к формированию какой-либо группировки вида.

С 2001 г. шакала стали регистрировать в Закарпатской области Украины, где в январе 2005 г. случайно удалось добыть одну самку. В 2002-2004 гг. охотники добыли 6 зверьков этого вида в Береговском и Виноградовском (Башта, Потіш, 2007), а в 2011 г. одного – в Перечинском районах (устные сведения Л.В. Петрусика). В 2004 г. трёх похожих на шакалов зверей видели в Черновицкой области, куда они могли проникнуть из Румынии по пойме р. Сирет. По устному сообщению И.В. Загороднюка, в декабре 2009 г. одного шакала добыли между с. Новокопачин (Летичевский р-н, Хмельницкая область) и с. Осичок (Литинский р-н, Винницкая область).

Другим очагом постоянного обитания шакала, близкого к границам Ук-

раины, был Кавказ. В XIX ст. выселявшихся отсюда зверей отмечали у гг. Мариуполь, Ставрополь, Тамбов, в дельтах рр. Волга, Кубань, Дон и даже на Крымском полуострове (Сатунин, 1915). В 1950-1960 гг. область обитания и численность этого вида на Кавказе очень сократились, причиной чего считали высыхание Каспийского моря и сокращение площади тростниковых зарослей (Гептнер и др., 1967). В 70-годах этот процесс сменился на довольно быстрый рост популяции, который привёл к расширению ареала (рис. 3.9), хотя ещё в 1948-1960 гг. появление отдельных животных фиксировали в дельте р. Кубань возле Азовского моря (Бакеев, 1976). После 1965 г. шакал начал расселяться от побережья Каспийского моря на запад, а также от черноморского побережья Кавказа через Краснодарский край – на восток (Кудактин, 1979). В Западном Кавказе этот вид с 1970 по 1977 гг. продвинулся на юго-восток более чем на 150 км (Витович, 1979). В 1972 г. было отмечено появление шакала в Кубанских плавнях возле г. Тимашевск, а также в дельте р. Дон. До этого времени указанный хищник обитал только в пойменных лесах по р. Кубанка – бывшей дельте Кубани (устное сообщение А.М. Гинеева).

К концу XX ст. указанный вид заселил всю обширную дельту р. Кубань, где для него имелись подходящие условия. Отсюда зимой 2001/02 г. шакалы по льду перешли Керченский пролив и проникли на косу Тузла в Крым. Позже одного зверя удалось добыть – им оказался взрослый, нормально упитанный самец. Очень скоро шакал заселил западное побережье Азовского моря (оз. Сиваш) и в 2002-2008 гг. создал здесь небольшую популяцию (устные сообщения охотоведов П.Л. Воеводкина, Б. Кулиева). Отсюда шакалы стали проникать на территорию континентальной Украины и в 2008 г. достигли г. Запорожья, а в 2011 г. – низовий Днепра. Здесь 22.08.2011 г. в охотничьих угодьях ООО НПО «Экофилтър» возле с. Крынки (Херсонская обл., Цюрупинский р-н) в пойме Днепра охотоведу М.И. Шестопалу удалось добыть этого необычного для региона зверя.

Из Северного Кавказа шакалы, которые поселились в дельте р. Дон и в поймы р. Маныч (Россия), вскоре стали проникать на территорию Восточной Украины. Зимой 2003 г. впервые трёх зверей добыли в Донецкой области на территории Артёмовского района (данные А.А. Доброва и Л.И. Тараненка), а в 2005-2013 гг. появление шакала отмечали в Амвросиевском, Володарском (Половецкая степь), Добропольском (у с. Новониколаевка), Константиновском (у с. Грузское) и Першотравневом районах (устные сведения Г.Н. Молодана и В.П. Угневенка). Зимой 2012-2013 гг. двух самцов шакала добыли охотники в Полтавской области на территории Карловского района возле сс. Климовка и Белуховка, а также видели вблизи с. Халтурино (устные сведения В.Н. Перистого). Пока что, кавказским мигрантам не удалось сформировать популяцию на юго-востоке Украины, но такую возможность исключать нельзя.

На 2013 г. ареал шакала в Украине был представлен тремя разрозненными популяциями, в которых животные обитают постоянно и успешно размножаются (рис. 3.9). Наибольшую площадь занимает группировка, которая расположена на крайнем юго-западе страны. Сейчас она частично охватывает территории Белгород-Днестровского, Беляевского, Болградского, Килийского, Измаильского, Овидиополь-

ского, Ренийского и Татарбунарского районов Одесской области. Кроме того, шакалов также добывают в Арцизском, Саратовском и Тарутинском районах. Вторая группировка сформировалась в Присивашье на территории АР Крым, где шакалы обитают в Джанкойском, Краснопереконском, Кировском, Ленинском, Нижнегорском и Советском районах. Третья группировка находится в Геническом районе Херсонской области на полуострове Бирючий (Азово-Сивашский национальный природный парк). Здесь, благодаря значительным по площади тростниковым займищам и высокой численности копытных, указанные хищники нашли исключительно благоприятные экологические условия.

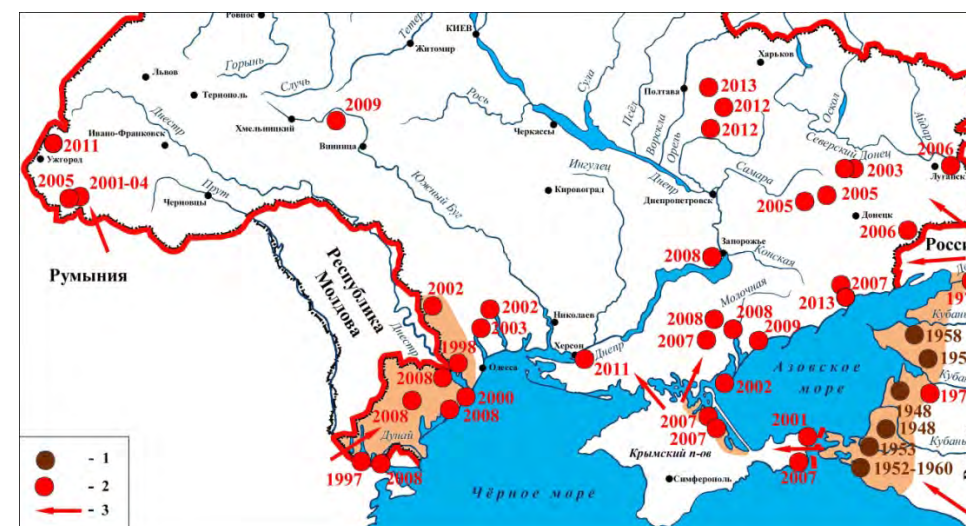


Рис. 3.9 Распространение шакала в Украине:

1 – расселение зверей до 1960 г.; 2 – первое обнаружение зверей в 1970-2013 гг.;
3 – направление экспансии

Очень сомнительным является заход «стаи шакала» в 2004-2005 гг. на территорию ландшафтного заказника государственного значения «Белецковские плавни», расположенного в окрестностях г. Кременчуг в Полтавской области (Ружіленко та ін., 2011). Дело в том, что пребывание указанного зверька было определено лишь по следам, которые идентифицировать непросто. Кроме того плотность населения шакала (21 особь/2980 га) является нереально большой; что, наряду с отсутствием достоверных артефактов, не вызывает доверия к приведенным данным...

Механизмы инвазии шакала изучены недостаточно. Существующие гипотезы основаны на постоянстве реакций животных по отношению к изменениям структуры экосистем. Типичными при этом становятся: диффузия вида на новую территорию, что приводит к увеличению площади ареала и к появлению новых популяций. Однако это вовсе не объясняет причину экспансии до недавнего вре-

мени редкого вида, каким был шакал в Европе в середине XX ст. Можно лишь предполагать, что она связана с естественной цикличностью популяций, хотя при этом пусковые механизмы расселения зверей остаются неизвестными.

Очень важной предпосылкой для экспансии вида было одновременное улучшение защитных условий на большой территории южных районов Европы и Азии, вследствие создания искусственных лесов, ирригационных систем с озёрами и тростниковыми зарослями, а также сокращение площади агроценозов. Поскольку шакал относится к теплолюбивым видам, существенной причиной расширения его ареала также считают потепление климата (Бакеев, 1976). Обращает на себя внимание не только сам факт появления нового вида в фауне региона, но и то что расселение шакала из балканского, кавказского и среднеазиатского очагов обитания началось в одно и то же время, а также отличалось определённой синхронностью.

Енотовидная собака. Первые опытные выпуски енотовидных собак были осуществлены в Украине ещё в 1928-1931 гг. на территории Полтавской области. С 1930 г. в колхозах и в частном секторе на территории Днепропетровской, Донецкой, Запорожской, Киевской, Кировоградской, Луганской, Полтавской, Харьковской, Хмельницкой и Херсонской областей этих зверьков начали разводить для получения меха. Эффективность этой работы была очень высока. Например, в Мелитопольском районе Запорожской области от пары животных за 5 лет было получено около 120 особей. В 1941 г. в начале Великой Отечественной войны всех их выпустили на свободу, что сыграло важную роль в формировании украинской части ареала енотовидной собаки (Корнеев, 1954). На юге её расселение ($n \approx 100$) было начато в дельте Днепра в 1936-1938 гг. В 1935-1941 гг. на территории Киевской, Харьковской, Черниговской и Луганской областей удалось сформировать северо-восточный очаг обитания этого вида. В частности, в 1935 и 1937 гг. расселили, соответственно, 40 и 13 енотовидных собак в вухолевом хозяйстве на территории Кременского района Луганской области. В 1935 г. 24 зверька выпустили в угодья тогдашних Авдеевского и Селидовского районов Донецкой области (Корнеев, 1954). Эти акции были настолько удачными, что уже в 1940 г. енотовидная собака стала объектом охоты в Луганской области. В 1946 г. её шкурки поступили на заготовительные пункты из всех её административных районов, а также из северной части Донецкой области (Сахно, 1948). Из очага, сформированного, скорее всего, в результате выпуска зверей в Мелитопольском районе Запорожской области в 1941 г., енотовидные собаки уже в 1945 г. проникли на побережье Азовского моря. Зимой 1946-1947 гг. первую особь охотники добыли в районе с. Старо-Петровка возле устья р. Берда. С этого времени зверьков указанного вида стали регулярно наблюдать на Бердянской и Обиточной косах, а также по речках: Берда, Кильтичия и Обиточная (Костюченко, 1950). В 1947-1954 гг. южный очаг был усилен выпусками животных в Днепропетровской, Винницкой, Николаевской областях и в северном Крыму.

Довольно много енотовидных собак было выпущено в Молдавии на территории Кодр. В 1949 г. здесь интродуцировали зверьков из Тверской области

России ($n = 95$), а в 1950 г. ($n = 122$) и в 1954 г. ($n = 148$) – из Луганской и Херсонской областей (Павлов и др., 1974). Вскоре размножившиеся и расселившиеся по территории страны особи стали проникать в соседнюю Одесскую область (Гурский, Назаренко, 1966 а). К 1949 г. енотовидная собака заселила все украинские территории, прилегающие к Азовскому, к 1956 г. – к Чёрному морям (Woloch., Roženko, 2007), а в 1957 г. она стала обитателем румынской дельты Дуная (Алмэшан, 1966).

С 1948 по 1953 гг. акклиматизацию животных указанного вида проводили в Западной Украине, где на территории Волынской, Ровенской, Тернопольской, Хмельницкой, Львовской, Ивано-Франковской, Черновицкой и Закарпатской областей было расселено более 1 тыс. енотовидных собак. В это же время также было интродуцировано много зверьков в пограничных с Украиной областях России и Белоруссии (Woloch, Roženko, 2007). Почти равномерное расселение большого количества животных способствовало быстрому формированию популяций енотовидной собаки в Украине и вообще в Европейской части СССР. Учитывая характерную для этого вида моногамию и небольшой размер индивидуальных участков, площадь которых у взрослых самцов и самок почти одинакова и летом составляет 250-1124 га, создаётся впечатление, что эти звери не очень склонны к миграциям. Тем не менее, по результатам мечения в Финляндии (Helle, Taskinen, 1991), в течение 1,5 года большинство животных (59%) переместилось на 2-10 км, а 18% – почти на 23 км. Причём молодые самцы расселялись на большие расстояния, чем самки. В России средняя длина перемещения енотовидных собак за сутки колебалась от 0,6 до 7,3 км (Аверина, 1978). Конечно же, определенное значение для успеха миграций также имеют индивидуальные особенности животных. Например, после выпуска 20 пар енотовидных собак в Кременском районе Луганской области, большинство их быстро расселилось на его территории, причём один зверёк за месяц преодолел ~80 км. Однако, некоторые особи, воспитанные в неволе, ещё целую неделю не покидали открытых клеток (Сахно, 1948).

В 1968 г. появление этого зверька было зафиксировано на территории биосферного заповедника «Аскания-Нова» (устное сообщение И.К. Полищука). Интересно, что М.Е. Писарева (1953, 1955, 1960), которая работала в составе комплексной экспедиции Днепропетровского государственного университета (1949-1954 гг.), не отмечает наличие енотовидной собаки в лесах Южной Украины. Очевидно, её численность в те годы была очень низкой. Высокая скорость расселения енотовидной собаки наблюдалась и в других местах Европы. В начале 60-х годов XX ст. она достигла западной границы Польши, проникла в Германию (Dudzinski et al., 1965) и Финляндию (Helle, Taskinen, 1991), в 1963 г. – в Чехию (Halvas, Borůvka, 1964), а в 1983 г. была впервые зарегистрирована в Норвегии (Wikan, Henriksen, 1991).

Сейчас енотовидная собака встречается во всех областях Украины, но основные очаги её обитания находятся в низовьях Дуная, Днестра, Днепра, Южного Буга и на побережье оз. Сиваш. Мигранты из Присивашья и, со слов охотников, из Тамани (Россия) заселили все пригодные биотопы на Керченском полуострове. Сравнительно недавно, по устным данным охотоведа Самохина С.В., енотовид-

ная собака проникла в горные районы Крыма, подтверждением чего является добыча трёх зверьков в 1980-2004 гг. возле Севастополя. В конце XX ст., вследствие интенсивной трансформации водно-болотных угодий, численность енотовидной собаки очень сократилась, а её небольшие популяции исчезли вообще. Но всё же, несмотря на это, она остаётся важным адвентивным видом украинской териофауны.

Барсук. Среди всех хищных зверей нашей страны барсук (рис. 3.10) отличается наиболее вкусным мясом и целебным жиром. Поэтому издавна его ресурсы эксплуатировались человеком, а в годы лихолетья популяции этого зверька подвергались сильнейшему истреблению. По данным А.П. Корнеева (1967), в Украине большой урон популяциям барсука был нанесён в 1950-1960 гг. Хотя в эти годы его добыча была строго лимитирована и разрешалась лишь по лицензиям, многие охотники превышали установленный размер изъятия. В результате перепромысла произошло значительное сокращение численности барсука и исчезновение многих его поселений. Однако в степной зоне этот зверёк никогда не был объектом регулярной охоты и поэтому она по-настоящему не влияла на его распространение и численность.

Несмотря на то, что барсук является типичным обитателем лесных угодий, он давно проник в степную зону Украины. Скорее всего, этот вид сначала стал обитателем пойменных лесов, а потом – и других биотопов. Во всяком случае, его палеозоологические останки на юге нашей страны найдены во многих поселениях древнего человека, начиная с раннего неолита, которые располагались преимущественно в поймах рек (Пидопличко, 1956; Бибилова, Белан, 1983). В скифско-сарматскую эпоху (VIII в. до н.э. - IV в. н.э.) в бассейнах Нижнего Днепра, Ингульца и Южного Буга, очевидно, численность барсука была незначительной, поскольку его кости обнаружили лишь в 4-х археологических памятниках из 29 (Цалкин, 1959). Останки этого зверька также были найдены при исследовании пещерных стоянок человека в Крыму, в Приазовье возле Мелитополя, Молочанска, Мариуполя и в других местах Южной Украины (Корнієць, 1962). Впоследствии барсук исчез на обширном пространстве между устьями Днепра и Дона. Скорее всего, это было связано с уничтожением, как самого зверька, так и его основных биотопов, которыми в то время в степной зоне были леса и кустарники в долинах рек. Поэтому к началу XX ст. барсук остался обычным видом лишь в Полесье, в горно-лесном Крыму и в некоторых местах лесостепи, где сохранились большие лесные массивы. В степи же он являлся редким животным, распространение которого отличалось значительной спорадичностью (Шарлемань, 1937).

В 20-е годы лишь в северных районах Одесской и Николаевской областей, территория которых относится к лесостепной зоне, численность барсука была довольно стабильной. Этот зверёк часто посещал окрестные поля и приусадебные участки крестьян, где наносил вред огородным и бахчевым культурам (Волянский, 2008). Очевидно, на западе степной зоны его поселения имелись и в других районах, поскольку ещё А.А. Браунер (1923) писал о том, что «барсук водится повсюду в лесах, лесках и даже в степных кустарниках». Подтверждением этому

является добыча одного зверька на полях орошения возле г. Одесса ещё в 1935 году (Мигулин, 1938).



Рис. 3.10 Барсук на берегу Азовского моря

© Фото: В. Коломийчук / V. Kolomijchuk

С давних пор барсук обитает на территории Республики Молдова, где он населяет леса Кодр, островные леса северных районов и южные гарцевые леса (Корчмарь, 1962). В Херсонской области в 1921 г. нескольких молодых особей видели на Днепре возле Каховки во время наводнения (Федоров, 1926). Ранее в музее Херсона хранился череп барсука, добытого в 1912 г. в районе Белозерки. Известно, что этот зверёк обитал на правом берегу Днепра по небольшим лесам речных долин и балок, а также в Черном лесу на Кировоградщине. На левом берегу поселения этого животного имелись в Днепропетровской (Верхнеднепровский и Новомосковский р-ны), Харьковской и Запорожской (Запорожский р-н) областях (Мигулин, 1929). Несмотря на это, заметного расселения животных из существующих очагов не наблюдалось.

Совсем немного сведений о распространении этого вида в 20-е годы относится к Восточной Украине. Очевидно, на её территории барсука тогда было настолько мало, что зоологи о нём либо вообще не упоминали (Зверезомб-Зубовский, 1923), либо писали без какой-либо конкретики, как о редком представителе фауны (Мигулин, 1938). Барсук был весьма малочисленным зверьком и на территории пограничных с нашей страной Белгородской и Курской областей России. Резкое снижение его поголовья стало особенно заметным с 90-х годов XIX ст., вызванное существенным повышением закупочных цен на барсучьи шкуры и сало (Плигинский, 1929). В указанное время также произошло значительное сокращение площади лесов в Украине (Аверин, 1923 а) и особенно в Донбассе (Данько, 1960), что могло отрицательно сказаться и на состоянии восточной популяции барсука. Имеются сведения о наличии в коллекции зоологического музея (ННПМ НАНУ) черепа этого зверька, добытого в 1921 г. возле с. Ольгинка Волновашского района (Загороднюк, Коробченко, 2008). Сейчас эта

находка интересна тем, что в начале XX ст. здесь доминировали степные ландшафты, а ближайшие поселения барсука, по мнению зоологов тех лет, находились в пойменных лесах по Северскому Донцу (Шарлемань, 1937; Сокур, 1960). Более того, об его обитании не упоминается при описании фауны позвоночных животных Велико-Анадольского леса даже в 1953 г. (Писарева, 1955), расположенного вблизи упомянутого выше села.

В послевоенное время, которое характеризовалось созданием большого количества лесополос и небольших лесных массивов, в степной зоне были созданы благоприятные условия для барсука. Вкупе с запрещением охоты на него, которое периодически вводилось в Украине, это способствовало, как увеличению численности указанного хищника на юге страны, так и его расселению. Ещё в начале XX ст. было зарегистрировано проникновение барсука с территории Молдовы в приграничные районы (Ренийский, Измаильский, Болградский, Тарутинский, Саратский и др.) Одесской области, которые сейчас полностью заселены этим видом. Постепенно барсук освоил пойму Дуная на украинском и румынском берегах, а также все его крупные острова (Большой Татару, Кислицкий, Ермаков и др.). По устным данным охотоведа А. Савастру, летом 2011 г. в дельте Дуная только на острове Кислицкий было учтено более 10 семей этого зверька. Осенью 1986 г. барсука впервые обнаружили в дельте Днестра, который к концу XX ст. заселил все её острова до акватории Днестровского лимана включительно (Роженко, 2007). Распространению этого зверька в низовьях Дуная и Днестра, где по несколько раз в год наблюдаются сверхвысокие паводки, во многом способствовало создание полей, различных дамб и насыпей. Эти сооружения существенно улучшили гнездопригодные условия барсука и уменьшили его зависимость от влияния водной стихии.

Известно, что в 60-годы XX ст. пребывание барсука было зарегистрировано во всех областях степной зоны (рис. 3.11). В Николаевской области в 1957 г. барсуков добывали на территории Владимирской опытной станции, в лесном урочище «Лабиринт», в лесополосах возле Акмечетки, Баштанки, Вознесенска, Каменки, Нового Буга, Рациного, Песчаного Брода, в каменоломнях Новопетровки и Новой Одессы, а также в других местах (Абеленцев, 1968).

По данным М.Е. Писаревой (1960), в 1955-1956 гг. барсук обитал во многих искусственных лесах юга (Велико-Михайловский, Березовский, Владимировский, Грушеватский, Комиссаровский и Рацинский). Во время первого всеукраинского учёта диких животных в 1961 гг. наибольшая его численность была в Днепропетровской (350 особей), Одесской (120) и Луганской (100), а наименьшая – в Донецкой (50), Херсонской (40), Николаевской (40) и Запорожской (30) областях. Проверить эти сведения сейчас невозможно, но, скорее всего, они несколько занижены, поскольку в 1951-1961 гг. только в степной зоне охотники заготовили более 570 барсучьих шкур или 23,7% от всего количества в УССР.

В Херсонской области барсук заселил балки и лесные урочища в районе Берислава, Великоалександровки, Гавриловки, Нововоронцовки на Левобережье Днестра (Абеленцев, 1968). В 1950-1960 гг. этот вид освоил лесостепные участки Кинбурнского полуострова, а в 1965 г. проник на территорию Солёноозёрного

участка Черноморского заповедника (Берестеников, 1977). После 1967 г. он стал постоянным обитателем заповедной территории (Селюнина, 1992). Позже поселение барсука было обнаружено в ур. Юркивцы недалеко от с. Геройское. В конце 90-х годов его следы стали фиксировать на полуострове Ягорлыцкий Кут и на Потиевском участке возле с. Железный Порт (Голопристанский р-н Херсонской обл.) (Селюнина, 2008; Роман и др., 2008).



Рис. 3.11 Современное распространение барсука в Южной Украине:
1 – наиболее южные находки на 1966 г.; 2 – находки в 1999-2013 гг.

В 1983 г. барсука обнаружили зоологи на территории биосферного заповедника «Аскания-Нова», где нескольких животных видели на Большом Чапельском поде. Немногочисленные встречи этого зверька были зафиксированы также в 1988 и 1990 гг., а после 1992 г. – даже жилые норы. Однако случаев размножения в те годы установить не удалось (Поліщук, 2002). Весной 2009 г. одиночный большой барсук забрёл на остров Куюк-Тук (оз. Сиваш), где был застрелен с профилактической целью. В 2011-2012 гг. несколько поселений этого зверька обнаружили охотники в старых лисьих норах на территории Новотроицкого (возле сёл Калиновка и Сивашское), а также Ивановского (сс. Благодатное, Фрунзе) районов. Причём они располагались на равнине безо всяких древесно-кустарниковых насаждений.

В Николаевской области сейчас, по устным данным охотоведа Г.А. Бойка, барсук населяет все административные районы, включая уголья, непосредственно

прилегающие к побережью Чёрного моря и Днепро-Бугского лимана. В 1997 г. нашими коллегами из Института зоологии НАНУ были обнаружены две семьи этого вида на территории природного заповедника «Еланецкая степь» в балках Орловая и Прусаковая. В июле 2011 г. в тех же местах мы зафиксировали следы молодого барсука.

В Днепропетровской области, где барсук является аборигенным видом, он обитает повсеместно, но особенно много его городков обнаружено в долинах Днепра и Орели. Поселения этого зверька известны в пойменных, байрачных и аренных лесах; в перелесках и лесополосах, а также в балках и оврагах на территории Апостоловского, Верхнеднепровского, Криничанского, Магдалиновского, Новомосковского, Никопольского, Павлоградского, Петриковского, Томаковского, Солонянского, Софиевского и Царичанского районов (Булахов, Пахомов, 2006).

На территории Запорожской области барсук благополучно дожил до наших дней. Его несколько особей охотники случайно добыли в 1978-1980 гг. возле с. Отрадное Запорожского района. Постепенно этот зверёк, не испытывая существенного негативного влияния со стороны человека, заселил территорию всей области. Существенным фактором для экспансии барсука в полевые ландшафты могло стать строительство плотин ДнепроГЭСа (1932 г.) и Каховской ГЭС (1953-1955 гг.) с последующим затопление водами Днепра лесистой поймы. Вскоре этот вид проник далеко на юг, поскольку в 1950 г. он уже встречался в Алтагирском (Богатырском) лесу на территории Акимовского, а также в Старо-Бердянском лесу на территории Мелитопольского районов. После 1962 г. поселения барсука появились в Бердянском, Гуляйпольском, Ореховском, Приморском, Токмацком и других районах Запорожской области, многие из которых существуют и сейчас.

В 1967 г. на биостанции Мелитопольского педагогического института жил барсучёнок Фенька, которого в Алтагирском лесу поймала лайка нашего преподавателя зоологии К.П. Филонова. Позже он был передан в знаменитый московский цирк Л. Дурова, где успешно гастролировал до конца своих дней. В этом же году было заготовлено 1 шкурку барсука в Акимовском, 3 – в Мелитопольском районах Запорожской области. 18.03.1970 г. взрослого самца (12 кг) на берегу Молочного лимана (Запорожская обл., Акимовский р-н) поймали и задушили собаки! Очевидно, уже в те годы барсук был обычным, хотя и не многочисленным зверьком Украинского Приазовья.

Однако на юго-востоке Украины во многих районах барсука действительно долго не было. По мнению В.И. Абеленцева, в 60-х годах XX ст. его крайние восточные поселения располагались в лесных урочищах возле Краматорска, Красноармейска, Дружковки, Славянска и Мелового. За короткое время этот лесной вид так быстро освоил громадную территорию, что современному поколению людей трудно поверить в его недавнее отсутствие. На территории Донецкой области уже в 1994-2002 гг. барсук обитал в Фёдоровском, Азовском, Никаноровском, Теплинском и Краснолиманском лесах. Он успешно расселился по полезашитным лесополосам и овражным лесонасаждениям Артёмовского, Великоновоселковского, Володарского, Волновашского, Першотравневого, Славянского, Старобешевского, Краснолиманского и Тельмановского районов (Колесников, Кондратенко, 2006). В 1995-2007 гг. барсука обнаружили на территории Александровского, Амвросиевского, Константиновского, Добропольского, Шахтерского и Ясиноватского районов Донетчины (Тараненко и др., 2008). Сравните-

льно недавно 5-6 семей барсука было учтено в заповеднике «Провальская степь», где он постепенно занимает все пригодные местообитания, конкурируя с лисицей (Кондратенко, 2006). Обычным этот вид стал и в заповеднике «Меловая флора», на территории которого отмечено его успешное размножение (Лиманский, Кондратенко, 2006). Указанный хищник уже много лет обитает в Украинском степном заповеднике на участках «Хомутовская степь» (Тимошенко, Кондратенко, 2006) и «Каменные могилы» (Сиренко, Мартынов, 1998). В Першотравневом районе Донецкой области были даже случаи проникновения барсука на Белосарайскую косу (устные сведения Д.В. Пилипенка и Б.Р. Мельниченко). Сейчас этот зверёк также стал постоянным обитателем дубрав на территории НПП «Святые горы» (Тараненко и др., 2008).

В Луганской области барсук является аборигенным видом, который населяет остатки аренных лесов и байраков. В 2006-2007 гг., во время проведения охотустроительных работ, мы выявили его поселения в Беловодском (ур. Городищенское, Диброва, Редкозуб, Лесные Стенки, Яруватое и др.), Краснодонском, Кременском, Марковском, Меловском, Новоайдарском (пойма р. Айдар), Рубежнском (ур. Желобок), Троицком (Белокуракинский лес) и других районах. Указанный вид сейчас также встречается в Антрацитовском, Белокуракинском, Сватовском, Станично-Луганском и Старобельском районах (Загороднюк, Коробченко, 2008).

В Крыму барсук обитает преимущественно в горных лесах – от мыса Сарыч возле Севастополя на западе до Феодосии на востоке. Однако и здесь наблюдается тенденция к его расселению, поскольку в конце XX ст. барсука видели и добывали: в с. Портовое Раздольненского района, возле оз. Донузлав, на полуострове Казантип (Дулицкий, 2001). Этот зверёк также проник в Марьевский лес возле Керчи, где его следы мы обнаружили ещё в 2002 г. Тем не менее, экспансия барсука из горных лесов в степные районы Крыма происходит очень медленно. Во всяком случае, до 2011 г. все опрошенные охотники Джанкойского, Красноперекского, Раздольненского и Советского районов этого зверька в своих угодьях не встречали (устные данные М. Середняка).

При расселении барсуки легко преодолевают водные преграды. Так весной 1925 г. люди видели как один зверёк переплыл Днепр (Корнеев, 1967), а летом 2009 г. И.И. Черничко (устное сообщение) наблюдал барсука, который переплывал лиман Сивашик в Акимовском районе Запорожской области.

В наше время на юге Украины незаселенными барсуком являются лишь некоторые приазовские косы, а также большинство присивашских районов. По сути, сейчас наблюдается тенденция к слиянию изолированных ранее Сарматским, а потом Куяльницким морями крымской и континентальной частей ареалов, как указанного вида, так и некоторых других млекопитающих.

Лесная и каменная куницы. Лесная куница является представителем древней лесной фауны, субфоссильные останки которой были найдены во многих палеолитических и неолитических стоянках человека на территории Южной Украины (Бибилова, 1963; Пидопличко, 1938, 1956). До недавнего времени в Молдове она населяла леса Кодр, сопредельные с Буковиной районы и очень редко

встречалась в пойменных лесах Приднестровья (Аверин и др., 1979). Сейчас в пределах основной части ареала этот зверёк является типичным обитателем лесной зоны, где предпочитает большие массивы спелого и перестойного леса с заросшими кустарником и травой полянами, а также с участками молодняков (Граков, 1981).

В XX ст. мы стали свидетелями экспансии лесной куницы на юг, ареал которой в конце 60-х годов XX ст. располагался в лесной и, частично, – в лесостепной зонах. Условно его южную границу проводили от южных лесов Молдовы по линии: Кодыма, Балта, Саврань (Одесская обл.), Лысая Гора (Николаевская обл.) через Новомосковский и Павлоградский районы Днепропетровской области на г. Славянск (Донецкая обл.), пгт. Станично-Луганский, пойменные леса Северского Донца до украинско-российской границы (Абеленцев, 1973). В 50-70-е годы XX ст. южная окраина её ареала полностью переместилась в лесостепь, где куница посёпленно заселила, в основном, пойменные леса. В 1995 г. появление этого вида было зафиксировано на территории Днепро-Орельского природного заповедника (Антонец, Окулова, 2014).

После создания в Южной Украине системы полезачитных лесных полос, искусственных лесов и достижения ими среднего возраста, лесная куница стала осваивать эти новые биотопы. Присущая ей полифагия с доминированием в пищевом рационе грызунов и поеданием растительной пищи (Данилов, Туманов, 1976; Граков, 1981) стала вспомогательным фактором, который способствовал расселению вида (рис. 3.12).



Рис. 3.12 Экспансия лесной куницы:

1 – ареал в 1962 г.; 2 – места и год обнаружения зверьков; 3 – направление расселения

Целесообразно также обратить внимание на то, что ресурсы лесной куницы в Украине использовались и используются сейчас очень слабо (преимущественно в Полесье и в Карпатах).

На данное время в степной зоне страны известно несколько мест обитания лесной куницы, обнаруженных на различном расстоянии от южной границы прежнего ареала:

- Пойма Днестра (1998 г.) севернее с. Маяки Беляевского района Одесской области (Лобков, Роженко, 1998).
- Лес (1998 г.) у с. Севериновка Ивановского района Одесской области (Лобков, Роженко, 1998).
- Плавни на Днестре ниже г. Новая Каховка, где, по устным сведениям бывшего егеря Крынковского охотничьего хозяйства УООР (Херсонская обл.) А.Г. Бондаренка, лесная куница стала встречаться с 1982 г. Позже её пребывание в этих местах было подтверждено соответствующими артефактами (Роман, 2000).
- Облесённая Дубовая балка (1999 г.) на правом берегу р. Днепр у с. Беленькое Запорожского района (устные данные В.В. Кирилюка).
- Полезачитные лесополосы (2001, 2002 гг.) у с. Максимовка Вольнянского района Запорожской области (устные данные С.В. Катыша).
- Великоанадольский лес, где впервые куницу обнаружили наши респонденты в 1997 г. Постоянство её пребывания в этом лесу было подтверждено коллегами в 2007 г. (Тараненко и др., 2008).
- Полезачитные лесополосы (2004 г.) вблизи с. Холодная Балка Беляевского района Одесской области (устные данные В.И. Пилюги).
- Посадки лоха (гнездо сороки) в старом карьере по добыче песка (2004 г.) вблизи с. Очеретовка и в сосновом лесу (2005 г.) около с. Новокрасное Раздельнянского района Одесской области (данные А.М. Архипова).
- Заросшая кустарником балка (2009, 2010 гг.) на правом берегу р. Днепр у с. Долиновка Запорожского района (устные данные В.В. Кирилюка).
- Полезачитные лесополосы возле с. Шевченковское Куйбышевского района Запорожской области, где впервые лесную куницу добыли охотники в 2010 г.
- Участок Черноморского биосферного заповедника «Волыжин лес», который расположен на Кинбурнском полуострове. Здесь пребывание лесной куницы достоверно было подтверждено в 2012 г., хотя устные сведения о её появлении в этих местах стали поступать с 2000 г. (Селюнина, 2013).

В указанном перечне обращает на себя внимание довольно раннее обнаружение вида в плавнях Днестра по сравнению с другими местами Южной Украины. Не исключено, что этот участок имеет реликтовое происхождение, поскольку до 1955 г. большую площадь здесь занимали лиственные леса, затопленные позже водами Каховского водохранилища.

Учитывая, что раньше лесную куницу неоднократно добывали на севере степной зоны, можно утверждать о попытках указанного вида расширить ареал путем освоения лесных биотопов, которые в большинстве своём здесь имеют антропогенное происхождение. Вместе с тем, следует отметить, что за 40 лет ис-

следований эта куница никогда не встречалась ни нам, ни охотникам, с которыми мы имеем довольно тесные контакты, в Украинском Приазовье. Поэтому сообщение об обнаружении указанного вида у с. Мордвиновка Мелитопольского района Запорожской области, установленное по следам на снегу (!) (Роман, 2000), является ошибочным. Это же касается и рассуждений упомянутого автора об обитании лесной куницы на территории Черноморского заповедника в 60-годы XX ст., не подтверждённых ни музейными экспонатами, ни публикациями работавших в регионе териологов.

В середине XX ст., по неизвестным причинам, стал формироваться новый экотип каменной куницы, приспособленный к современному культурному ландшафту, что было отмечено в Нидерландах, ФРГ, Дании и в других странах Европы (Broekhuizen, Müskens, 1984). Возможной причиной возникновения её городских очагов обитания называют увеличение концентрации более доступных кормов (разведение домашних животных, появление в населённых пунктах популяций серой крысы, сизого голубя и т.п.). Даже на Кавказе этот зверёк стал типичным обитателем антропогенного ландшафта. В Молдове раньше каменная куница населяла северные территории, предпочитая летом скалистые берега и овраги, поросшие лесом, а зимой – населённые пункты (Корчмарь, 1962 а). Сейчас этот вид круглогодично обитает в каждом городе и селе этой страны (устное сообщение охотоведа из Приднестровья С.Н. Сокова).

Существенный рост численности и синантропизация каменной куницы произошли и в степной зоне Украины. Раньше этот зверёк не имел значительного распространения в регионе, а плотность его населения везде была низкой. Более того, костные останки каменной куницы не были обнаружены в многочисленных городищах скифско-сарматской эпохи (VIII в. до н.э. – IV в. н.э.) (Цалкин, 1959). В 30-годы она встречалась преимущественно в лесостепной и степной зонах на Правобережье Днепра и лишь изредка – на Левобережье. Известны случаи её добычи в Днепропетровске, возле Запорожья, в Херсоне и в Первомайском районе Николаевской области (Мигулін, 1938). В 70-годы XX ст. южную границу ареала этого вида в Украине представляли, как условную линию, идущую от границ южной Молдовы на восток через Балту, Савранский лес западнее Первомайска к Днепродзержинску через Самарский бор и далее к Изюму и устью Оскола (Гептнер и др., 1967). Однако это представление неверно, поскольку много очагов каменной куницы в то время было расположено гораздо южнее. Экспансия вида на юг и заселение им населённых пунктов в степной зоне, вероятно, началась ещё во время войны, но особенно она стала заметной в 60-годы XX ст. (Абеленцев, 1973). Люди сначала стали фиксировать нападения неизвестного хищника на домашнюю птицу, предполагая, что это проделки степного хорька, численность которого тогда было довольно высокой. Но позже выяснилось, что это каменная куница. В 1948 г. её появление было зафиксировано в посёлке Аскания-Нова (Поліщук, 2002), а в 1949 г. – одну самку указанного вида добыли в г. Приморск Запорожской области (Огульчанский, 1954). В эти годы каменная куница уже обитала в Богатырском (Акимовский р-н), Старо-Бердянском (Мелитопольский р-н) (Писарева, 1953) и Велико-Анадольском (Писарева, 1955) лесах. В 1952 г. она

также перестала быть редкостью для Бердянска, Гуляйполя, Полог, Приморска и других населённых пунктов Запорожской области. Более того, этот вид стал заселять лесополосы, созданные в 1938-1939 гг., а также каменистые берега верхнего и среднего течения таких приазовских рек, как: Берда, Лозоватка и Обиточная (Огульчанский, 1954).

В 1960-1966 гг. на заготовительные конторы Николаевской области поступило 990 шкурок каменной куницы, которая уже тогда обитала во всех её административных районах. В 1955-1966 гг. в Херсонской области, судя по данным заготовителей, было добыто 614 зверьков. В те годы каменная куница проникла в Присивашье, поскольку случаи её добычи были зарегистрированы в бывшем Сивашском (1961), Чаплынском и Скадовском (1964), а также в Новотроицком (1965) районах. Лишь после 1966 г. указанный зверёк стал известен населению Ивановского и Горностаевского районов. В целом, численность его повсеместно на юге Украины быстро увеличилась. В конце XX ст. плотность населения каменной куницы на территории Херсонской области оценивали в Казацких плавнях (2,4 тыс. га) на уровне 20-30, в дельте Днепра (25 тыс. га) – 0,5-1 и в Алёшковских песках (150 тыс. га) – 1-3 особей/1 тыс. га (Роман, 2002). В 1960-1966 гг. каменная куница также была довольно обычным видом и в Запорожской области, о чем свидетельствует сдача охотниками её шкурок ($n = 452$) на заготовительные пункты. Однако в большинстве районов её поголовье оставалось невысоким: за 7 лет не удалось добыть этого зверька в Приазовском и Гуляйпольском и лишь единично – в Акимовском (1962) и Приморском (1960) районах. Но, по устным сведениям К.П. Филонова, в 60-годах каменная куница стала чаще встречаться в Украинском Приазовье, а численность её стала заметно расти. Если в 1964 г. в Радионовской лесной даче (Акимовский р-н) было зарегистрировано 3 вывода, то в 1965 г. – не менее 5. Кроме того, много куниц появилось в Мелитополе.

По данным облпотребсоюза, в 1960-1964 гг. в Донецкой области было заготовлено 160 шкурок каменной куницы. Интересно, что ни одного зверька не было добыто в Великоновоселковском, Красноармейском, Красно-Лиманском, Марьинском и Новоазовском районах. Возможно каменная куница в этих местах отсутствовала, но, скорее всего, в те годы она была ещё малочисленным животным. Сейчас этот вид обитает в каждом населённом пункте степной зоны Украины. Вне их каменная куница редка, хотя и создаёт небольшие очаги в лесополосах, искусственных лесах и в других биотопах, используя для выведения молодняки кучи хвороста, старые гнёзда сорок и грачей, пустоты под плитами оросительных каналов, а также норы лисицы и енотовидной собаки. Среди всех куных региона её численность является довольно высокой и уступает только ласке.

Формированию современного кружева ареала каменной куницы во многом способствовало появление новых сёл, крупных животноводческих комплексов, развитие инфраструктуры приморских районов, а также способность вида к синантропизации.

Копытные

Несмотря на хозяйственную важность копытных, состояние их ресурсов в Украине и распространение в XIX ст., а также в течение первой половины XX ст. слабо изучены. Достаточно сказать, что регулярные учёты численности охотничьих животных здесь были начаты лишь в 1961 году. Немногочисленные исключения имели локальный характер и относились лишь к территории государственных заповедников и некоторых охотничьих хозяйств.

В связи с малым количеством региональных исследований и публикацией их результатов в местных, недоступных для многих зоологов источниках информации, при написании обобщающих работ (Гептнер и др., 1961) были допущены неточности и даже ошибки. Кроме того, в давних монографиях (Мигулин, 1938) больше уделяли описанию внешних признаков, биологии животных и совсем мало – распространению. Лишь в сводке И.Т. Сокура (1961) приведены карты ареалов большинства зверей, но они лишены подробностей и отражают состояние популяций в 60-годах прошлого столетия. Тем не менее, следует воздать должное всем исследователям, которые много потрудились для сбора очень ценной информации. Именно благодаря им, стало возможным проведение ретроспективных исследований относительно динамики ареалов копытных и других млекопитающих.

Европейская косуля. Указанный вид сформировался в лиственных лесах Европы ещё в среднем плейстоцене, но современные очертания ареала косули приобрёл лишь в голоцене. В Крыму этот вид, вероятнее всего, появился в мезолите в результате миграции из кавказских лесов (Короткевич, 1963). Субфоссильные останки косули здесь были обнаружены в некоторых карстовых пещерах (Бачинский, Дублянский, 1968; Волох, 2007), что подтверждает эту точку зрения. Однако, если геологическая история территории, населённой косулей, не испытала существенных потрясений за время развития цивилизации, то сама судьба вида на отдельных этапах развития взаимоотношений человека и природы складывалась по-разному. Но всегда это животное было очень уязвимым объектом охоты, которая в годы социальных неурядиц и ослабления государственной власти стала основной причиной заметного сокращения численности и ареала косули.

В период интенсивного развития капиталистических отношений в конце XIX-начале XX ст. именно популяции копытных испытали существенное отрицательное влияние со стороны человека. Повсеместно в Украине и России охота на них проводилась в течение всего года. В этот период даже при очень благоприятных условиях обитания в лесостепной зоне косулю уничтожали в большинстве лесных массивов. В частности, в 1891 г. управляющий имения Шубина в Самарском лесу (Днепропетровская обл.) за одну зиму отстрелял 28 косуль (Барабаш, 1928). В Лубенском округе на Полтавщине, несмотря на значительную площадь лесов (45,4 тыс. га), последнее животное было добыто ещё в 1907 г. (Тиссаревский, 1927). К сожалению, таких случаев было великое множество. Учитывая ката-

строфическое сокращение численности косули, земским собранием Харьковской губернии ещё в 1895 г. был принят указ о запрете охоты на неё. Но эта мера, которая длилась 10 лет, привела к очень незначительному увеличению местной группировки. Причиной неудачи считали инбридинг, для смягчения влияния которого было принято решение о завозе животных из Кавказа и Сибири (Аверин, 1927). Но всё же, благодаря своевременно принятым охранным мерам, локально косулю удалось сохранить от уничтожения.

Очень важное значение для сохранения всех копытных в конце XIX-начале XX ст. имели частные меры крупных помещиков, которые значительную часть угодий отводили под заказники, на территории которых охота была полностью запрещена. Вследствие этого к 1917 г. численность косули во многих местах Полесья и Лесостепи возросла. В частности, на Харьковщине к этому времени уже обитало около 600 особей указанного вида (Корнеев, 1964). Но вскоре из фронтов I-мировой войны возвратилось много вооружённых людей, которые, пользуясь безвластием, послереволюционной неразберихой, в короткий срок уничтожили многие локальные группировки косули (Дроздовский, 1923).

Особенно критическое положение с ресурсами косули сложилось на территории степной Украины, которая стала ареной гражданской войны. Это способствовало оскуднению многих природных ресурсов, но более всего в то тяжёлое время пострадали леса, которые были и остаются основными биотопами этого копытного. Именно в 20-30-годы наблюдалась наибольшая депрессия популяций вида в XX ст., когда южная граница ареала проходила примерно по линии: Дубоссары, Ананьев, Умань, Корсунь-Шевченковский, Переяслав-Хмельницкий, Конотоп, Изюм, Валуйки (Гептнер и др., 1961). Конечно, в пределах его звери были распределены очень спорадично, а во многих местах вообще отсутствовали. В 1921-1922 гг. небольшие стада косуль отмечали близ Павлограда (Барабаш, 1928), в Балтском и Первомайском округах Одесской, в Купянском, Волчанском и Змиевском Харьковской, а также в Новомосковском округе Днепропетровской губерний (Аверин, 1923 а). На Подолии в угодьях графини Браницкой существовал питомник косуль, который удалось сохранить и после революции (Павлов, 1923). Но таких случаев было мало – везде уничтожение копытных проводилось очень интенсивно. Причём наиболее в этом была повинна лесная охрана, представители которой обладали правом на владение оружием и имели особые полномочия (Ботько, 1928).

Южнее указанной границы уцелели лишь небольшие островки обитания косули в Голочанском, Нерубайском, Чёрном (Кировоградская область), Самарском лесах (Днепропетровская область) и в горном Крыму. Но численность животных здесь была незначительной – в 1927 г. в Самарском лесу обитало около 25 особей, а в Чёрном их было немного больше (Барабаш, 1928). В 1927-1928 гг. на Харьковщине косуля встречалась в Гомельшанской лесной даче, где насчитывали 30-40 особей (Масловский, 1929). Она была немногочисленной и в других местах лесостепи: возле Браилова (Винницкий округ) в Людовском лесничестве на площади 1600 га обитало 25-40 косуль, в Литинском – ещё меньше (Маркевич, 1929).

В Крыму более всего косуля пострадала во время революции, гражданской войны и голода 1921 г. После организации Крымского заповедника (1923 г.) на его территории обитало около 100, а во всём Крыму – не более 500 особей. Благодаря строгим мерам по охране лесов и населяющих их копытных, численность косули быстро восстановилась и уже зимой 1926/27 гг. в заповеднике имелось около 1 тыс. зверей этого вида (Шерешевский, 1927).

Благодаря заказникам, созданных ещё польскими магнатами, косуля сохранилась на севере Одесской области в Балтских лесах. Установленные ещё до революции запреты для части населения каким-то образом действовали и в 20-годы (Волянский, 2008). Меры по упорядочению использования охотничьих ресурсов, предпринимаемые молодой советской страной, способствовали увеличению численности и частичному восстановлению ареала косули во многих местах Украины. В 1925/27 гг. она стала обычным животным на территории Савранского леса в Одесской области; причём, в отдельных табунках одновременно насчитывали до 20 особей (Плохоцкий, 1927). При обследовании Серебрянского лесного массива (22-29 тыс. га) на Луганщине было обнаружено 50-60 особей косули (Вальх, 1928). После уничтожения волков она появилась в Тульчинском округе на Винничине, где в 1928 г. наблюдали группы из 30 особей (Мекленбургцев, 1928). В 1926 г., впервые после революции, стада из 3-7 косуль стали отмечать в Переяславском р-не Киевской области (Герман, 1926).

С целью ускорения темпов восстановления численности, в 1926 г. в Парасоцкий лес возле Диканьки на Полтавщине привезли нескольких косуль из Правобережной Украины для вольерного разведения с последующей интродукцией (Аверин, 1927). Учитывая высокую численность животных на территории охотничьего заказника «Голоче» (Голованевский р-н Кировоградской обл.), в январе 1929 г. здесь было отловлено 42 особи для переселения в Печенеги на Харьковщине. К сожалению, большинство животных, не выдержав продолжительной транспортировки железной дорогой (7 суток) при сильных морозах (-20°C), погибло и лишь 17 косуль удалось доставить к месту назначения (Толмачов, 1929). Тем не менее, это было важной акцией для восстановления ареала.

В 1930 г. на юге косуля обитала в лесах Бираульского и Крутянского округов в Молдове, Балтского и Котовского – в Одесской, Первомайского – в Николаевской, Уманского и Шевченковского – в Черкасской, а также Изюмского, Богодуховского, Краснокутского и Чугуевского округов – в Харьковской областях. За пределами основного ареала животные населяли упомянутые выше леса Кировоградщины, Днепропетровщины и горного Крыма. По данным наших респондентов, в 1933-1941 гг. косули заселили лесные урочища в Братском, Врадиевском и Баштанском районах Николаевской, а также в Днепродзержинском, Криворожском, Широковском и Софиевском районах Днепропетровской областей. В 1939 г. появление 3 косуль было зарегистрировано в Новогирском лесу в Великоалександровском районе на Херсонщине. Таким образом, перед Великой Отечественной войной на Правобережье Украины южная граница распространения косули приблизительно совпадала с границей лесостепной зоны, а по поймам Днестра, Южного Буга, Ингула и Ингульца она проникала в степную зону (рис. 3.13). На юго-западе в довоенные годы косуля вообще не встре-

чалась в Причерноморье, но была редким животным в северных лесостепных районах Одесской и Николаевской областей (Гурский, Назаренко, 1966).

На Левобережье численность косули возрастала очень медленно, главными причинами этого были: отсутствие значительных очагов обитания вида и браконьерство. Последнее усилилось после акций «раскулачивания», а также после голодных (1921, 1922, 1933) лет. Они способствовали иммиграции в индустриальные Донбасс и Харьков, которые нуждались в рабочей силе, большого количества сельских жителей. В сравнительно короткий срок косуля была истреблена в Изюмском, Купянском, Зачепиловском, Лозовском и в других районах Харьковской области. И всё же отдельные животные постепенно проникали дальше и дальше на юго-восток и уже в 1930 г. первые косули появились в лесах Славянского района в Донецкой области. Таким образом, в предвоенные годы косуля населяла Лесостепь и Полесье в Украине, была обычным видом в Карпатах и в горном Крыму, но полностью отсутствовала в степной зоне. Однако везде её ареал имел пятнистый характер, а численность была невысокой.

В годы Великой Отечественной войны вся территория Украины оказалась в центре интенсивных боевых действий, которые стали причиной существенных потерь не только людского населения, но и поголовья всех копытных зверей. Как следствие этого, южная граница косули переместилась на север лесостепной зоны, но это длилось недолго. После освобождения Левобережья от немецкой оккупации в 1943 г. численность животных стала увеличиваться и к 1947 г. косулей было заселено большинство лесов Луганской, Полтавской и Харьковской областей. Однако восстановлению её ареала препятствовало браконьерство, которое было вызвано нехваткой продовольствия в тяжёлые послевоенные годы. В 1946-1947 гг. на юге Украины разразился голод, во время которого, не говоря уже о косуле, люди были вынуждены добывать и употреблять в пищу сусликов, кошек, собак и других животных. Поэтому особенно медленно процесс восстановления ареала косули происходил в индустриальных районах Донецкой, Луганской и Днепропетровской областей, где плотность населения людей была очень высокой. К 1947 г. южная граница ареала косули пролегла от Валук по Деркулу и Северскому Донцу на Изюм, Новомосковск, Днепродзержинск, Баштанку, Вознесенск, Николаевку, Фрунзовку и дальше в Молдову (рис. 3.13), но всё же, южнее её периодически появлялись отдельные животные и даже стада.

Со слов старожилов, в 1948 г. косуля стала встречаться в Бериславском районе Херсонской области. В 1949-1954 гг. она обитала в Комиссаровском, Грушеватском и Владимирском лесных массивах, а в Рацинском и Гуровском лесах её численность была высокой (Писарева, 1960). В 1948-1950 гг. косуля по пойме Ингульца проникла в Базавлуцкие и Конские плавни на Днепре, а в 1952 г. появилась в Велико-Анадольском лесу на Левобережье. В 1956 г. впервые указанный вид был зарегистрирован в Бельманской лесной даче в Куйбышевском районе Запорожской области. Но, в целом, естественное восстановление ареала везде происходило очень медленно и стало заметным лишь в середине 50-годов XX ст. Важная роль в этом процессе принадлежит лесной службе, которая с 1955 г. была привлечена к охране охотничьих угодий.

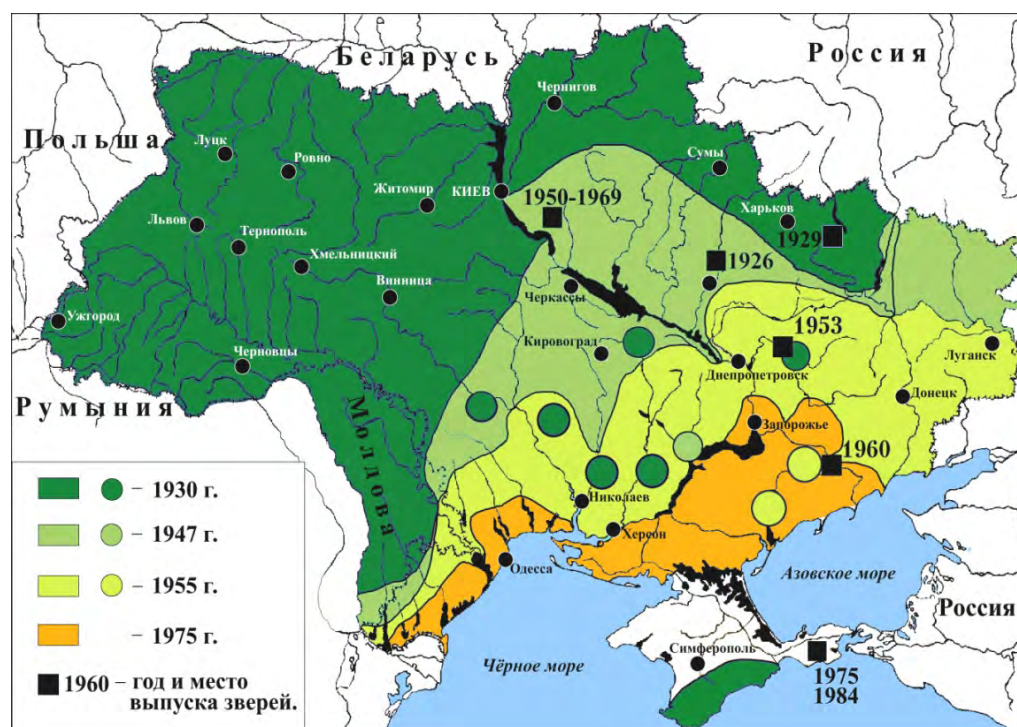


Рис. 3.13 Динамика ареала европейской косули в Украине в XX ст.

Существенное влияние на восстановление ареала в степной зоне оказали животные из Молдовы, где, несмотря на низкую численность, в течение длительного времени существовали небольшие группировки вида по всей территории страны (Аверин и др., 1979). После запрета охоты на копытных в 1945 г. численность косули резко возросла, что привело к проникновению молдавских мигрантов в юго-западную Украину. При этом некоторые самцы переплывали Хаджибейский лиман, а одного зверя удалось отловить в Чёрном море на расстоянии ~1 км от берега (Гурский, 1975). В 1950-1953 гг., вследствие интенсивного расселения косули, в лесах Тарутинского, Ивановского, Николаевского и некоторых других районов Одесской области возникли новые очаги её обитания.

Таким образом, причерноморские группировки косули были сформированы мигрантами из Молдовы и Подолии, где указанный вид не исчезал из фауны вовсе. На юго-западе в Придунавье безусловно определенное влияние на этот процесс создавали звери из румынской Добруджи. Ведь известно, что, несмотря на оседлый характер проживания косуль, некоторые особи за короткое время способны преодолевать незначительные расстояния. Обычно для телят они составляют 0,6 км в год, для однолетних и взрослых самцов, соответственно, 2,3 и 2,4 км, для молодых самок – 1,4, для взрослых – 2,0 км. Однако известны случаи, когда самцы за год отдалялись от основного местообитания на 25-32, а самки – на 20 км (Reimoser, Zandl, 1987).

Важное значение в послевоенном восстановлении ареала косули на территории лесостепного Левобережья принадлежит реакклиматизационным мероприятиям. Интродукция довольно большого количества зверей в разные охотничьи хозяйства способствовала обогащению генофонда популяций (Волох, 2007). Это значительно ускорило формирование кружева ареала и расселение косули. Сравнительно быстро нарастала её численность в обширных плавневых лесах по Днепру южнее Запорожья. Известно, что в 1924 г. это животное обитало здесь на территории специально созданного для охраны благородного оленя и косули охотничьего заказника «Гавриловка» в бывшем Качкаровском р-не (Фёдоров, 1926). Правда, весной 1951 г., во время очень высокого паводка, в пойме Днепра (Базавлуцкие плавни) погибло много зверей, однако 7 косуль удалось спасти (Стаховский, Мясоедова, 1957). Приведенные данные свидетельствуют, что здесь к 1950 г. сформировалась значительная группировка этого вида. Последующее затопление плавней водами Каховского водохранилища (1953-1955 гг.), которому предшествовала вырубка лесов, привело к выселению многих животных в соседние районы Днепропетровской, Запорожской и Херсонской областей. Этот процесс наблюдался даже в 1955-1958 гг., после чего косуля появилась в некоторых лесах Приазовья (Волох, 2007). Таким образом, до 1955 г. основные биотопы на юге Украины были освоены косулей, а южная граница её ареала полностью располагалась в степной зоне. Условно её можно провести севернее Рени, Тарутино, Беляевки, через Николаевку Одесской области на Вознесенск, Херсон, по правому берегу Днепра к Никополу и дальше на Славгород, Донецк через Велико-Анадольский лес к побережью Азовского моря в направлении Кривой косы.

Запрет охоты, охрана уцелевших очагов обитания косули, установление уголовной ответственности за браконьерство, способствовали дальнейшему росту её численности и расселению. Следствием этого стало появление животных в угодьях Ренийского (1956 г.), Арцизского (1957 г.), Болградского (1958 г.), Беляевского (1960 г.) и других районов Одесской области. В эти годы также наблюдалось проникновение косуль из Румынии на дунайские острова Кислицкий, Татару, Большой и Маленький Далеры, но численность зверей здесь была невысокой. Окончательно юго-западный очаг обитания косули в Украине сформировался лишь в 1962-1968 гг., когда она стала регулярно встречаться почти во всех лесных биотопах.

Большое значение для формирования южных группировок косули на Левобережье, и, прежде всего, в Приазовье, имела интродукция в 1960 г. 12 животных из Харьковской области в Бельманскую лесную дачу (табл. 3.5). Это значительно ускорило освоение видом равнинных степных районов, однако из-за малой площади лесных насаждений этот процесс всё же имел более низкие темпы, чем в других частях ареала. По данным наших респондентов, косуля впервые появилась на территории Новотроицкого района Херсонской области в 1958 г., Чаплынского – в 1961 г., Каланчакского – в 1974 г. После 1965 г. её начали регулярно отмечать в Черноморском государственном заповеднике (Гизенко, 1967), а в 1969 г. косулю впервые увидели на территории заповедника «Аскания-Нова» (Поліщук, 2001).

В 1972-1975 гг. косуля стала постоянным обитателем лесных и полевых угодий почти во всех административных районах Украины. Она стала встречать-

ся даже в аридных местах, которые непосредственно прилегают к Чёрному и Азовскому морям и имеют очень незначительную площадь лесных угодий. Некоторые животные, используя лесополосы вдоль Северо-Крымского канала, после 1973 г. стали проникать из Херсонской области в Раздольненский и Джанкойский районы Крыма (Дулицкий, 2001). В 1988 г. в крымских горных лесах численность косули вообще достигла максимума в XX ст. и составила 4,7 тыс. особей. Тем не менее, это не повлекло за собой расширение её ареала в этом регионе.

После создания в середине XX ст. на безлесом Керченском полуострове нескольких лесных массивов, здесь появились экологические условия для обитания косули. Позже у представителей охотничьих организаций возникла мысль заселить их этим видом, однако реализация идеи была вялой и не привела к положительным результатам (табл. 3.5). После выпуска пары косуль в Марьевском лесу, самца вскоре нашли мёртвым; самка ещё несколько лет жила одна, а потом исчезла. Завоз второй пары закончился подобным образом...

Таблица 3.5

Данные о расселении европейской косули в степной зоне

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Днепропетровская область</i>			
1953	Павлоградский р-н, охот. хозяйство районной организации УООР	20	Кавказ (место неизвестно)
<i>Запорожская область</i>			
1960	Куйбышевский р-н, Бельманская лесная дача	12	Харьковская область, ГОХ «Печенеги»
<i>АР Крым</i>			
1975	Керченский п-ов, Марьевский лес	2	АР Крым (♀),
1984	Керченский п-ов, Марьевский лес	2	Киевская область (♂), АР Крым (♀)

Интересно, что восстановление ареала косули в Украине совпало во времени с его расширением в Феноскандии (Pullainen, 1980), а также с увеличением численности в соседних Польше, Венгрии, Чехии, Словакии и Румынии, где в 1959-1968 гг. на фермах выращивали и расселяли по 500-700 зверей в год (Stubbe, 1967). Таким образом, к 1975 г. вся территория южной Украины, за исключением безлесых присивашских районов и крымских равнин, была заселена европейской косулей. Но на южной границе ареала её распространение имело нестабильный характер и зависело, главным образом, от наличия лесных урочищ и уровня браконьерства (Волох, 2007).

Важным показателем насыщенности ареала является расстояние между ближайшими очагами обитания вида. В 1963-1979 гг. во время формирования популяций в степной зоне этот показатель для косули составлял $44,6 \pm 3,42$ км ($limit = 19,0-96,3$ км), а при высокой численности в 1978-1992 гг. он сократился до $8,0 \pm 0,51$ км ($limit = 3,1-14,8$ км). По мере сокращения численности животных

из-за неэффективного использования её ресурсов и браконьерства, насыщенность угодий животными уменьшалась, что привело в 2003 г. к увеличению расстояния между её очагами до $12,6 \pm 1,65$ ($limit = 5,2-39,1$ км).

Весьма интересным является вопрос о распространении в Южной Украине сибирской косули, черепа и рога которой были исследованы А.А. Браунером (1915) и которая якобы обитала в Самарском лесу. После совместного изучения с И.В. Загороднюком (2001) этих материалов, которые хранятся в Национальном зоологическом музее Украины, мы подтверждаем диагноз ученого. Однако появились сомнения относительно происхождения коллекции... Дело в том, что А.А. Браунер никогда не бывал в Днепропетровской области, где находится Самарский лес, и, следовательно, указанные материалы попали к нему окольным путём. Несмотря на последующую добычу в этом регионе нескольких тысяч косуль, ни одна из них не имела характерных морфологических признаков сибирского вида (*C. pygargus*), среди которых наиболее заметными являются большие размеры рогов, тела и его массы. Кроме того, безлесое урочище «Казачий Гай», указанное на музейной этикетке, находится на расстоянии 26-30 км от Самарского леса. Скорее всего, сибирские косули обитали в вольере какого-то помещика, а после революции 1917 г. были выпущены на волю. Конечно, можно предположить их влияние на генотип европейской формы при её низкой численности в те годы, поскольку специальными опытами возможность гибридизации указанных видов доказана (Штуббе, Брухгольц, 1979). Однако при этом большая часть гибридов остаётся фертильной, наблюдаются существенные сложности при спаривании и родах, а также высокая смертность новорожденных. Интересно, что у 2 косуль из Самарского леса ($n = 9$), кроме обычных 70 хромосом, были обнаружены 2 микрохромосомы, характерные для кариотипа *C. pygargus*. Тем не менее, в соседних реликтовых очагах европейской косули (Чёрный и Голочанский леса) их найти не удалось (Данилкин, 1999). Отдельно надо заметить, что географическая изменчивость кариотипа европейской косули относится к слабо изученным вопросам. Сам же А.А. Браунер (1928 а) сообщал, что в ур. Казачий Гай осталось всего 15 сибирских косуль, но там обитает 8 волков и поэтому исчезновение этих животных – дело ближайшего времени. Позже многие зоологи безо всяких сомнений и исследований включали сибирскую косулю в фаунистические списки (Шарлемань, 1937; Мигулин, 1938; Булахов, Пахомов, 2006), хотя длительное существование её микроизолята внутри ареала европейского вида даже теоретически мне представлялся невозможным (Волох, 2007). Поэтому не удивительно, что наши наблюдения в Днепропетровской области (2001-2003 гг.) показали отсутствие зверей с морфологическими признаками сибирской косули во всех её административных районах. Нам также не удалось обнаружить гаплотипы митохондриальной ДНК, принадлежащие ей, в других местах Южной и Юго-Западной Украины (Zvyachynaya et al., 2013). Однако, как показали дальнейшие события, точкой в этом вопросе ставить рано...

По устным сведениям проф. А.П. Савельева (Россия), в архивах ему удалось обнаружить интересные сведения, которые могут пролить свет на происхождение некоторых очагов обитания охотничьих зверей в Европе. В конце XIX–начале XX ст. большую известность получила деятель-

ность Осипа Неживова (упоминается также: Иосиф Неживых, Joseph Neschiwow), который доставлял для частных зверинцев различных диких животных. Этот уникальный человек, бывший пермский крепостной графов Строгановых, родился в ~1860 г. и рекрутом попал на военную службу в крепость, расположенную на юго-восточной границе Российской империи (сейчас г. Нарын в Киргизии). После окончания службы О.Е. Неживов остался в Туркестанском крае навсегда. Страстный охотник, прирожденный натуралист поставлял диких зверей из далёких азиатских земель во многие страны Европы и даже в Америку, где его называли русским Гагенбеком и сибирским Тигреро. Со своим отрядом (до 40 человек охотников-киргизов) он ходил «за товаром» в Монголию, Кашгар, Памир и Тибет. Известно, что О.Е. Неживов привозил животных, в т.ч. и сибирских косуль, сначала в зоопарк немецкого г. Бреслау (теперь – польский г. Вроцлав) и уже оттуда реализовывал различным помещикам, в том числе и польским магнатам, проживающим на территории современной Украины. Количество зверей, которые доставлялись вагонами, даже по современным меркам было огромным. Возможно, указанным путём сибирская косуля попала и в частный зверинец на территорию современной Днепропетровской области, поскольку другого вразумительного объяснения кратковременному пребыванию этого вида в одном месте сейчас найти трудно...

Прежнее представление о том, что сибирская и европейская косули относятся к одному виду, способствовало попыткам её интродукции в Украине. Причём это животное, как наиболее крупную форму, расселяли исключительно в Киевской области на территории хозяйств, где охотилась партийная элита. Для интродукции использовались лишь сибирские косули из российского Приморья. Так в 1929 г. 20 особей выпустили в Киево-Святошинском р-не (Выше-Дубечанское охотхозяйство), 25 – в 1959 г. в Богуславском р-не, 27 – в Броварском р-не (Залесское государственное лесохозяйство). К сожалению, результаты этих экспериментов исследованы не были, а зря... В литературе имеются данные о том, как после выпуска в 1960 г. на территории Белгородской области 10 особей сибирской косули в 1988 г. (через 28 лет!) на расстоянии 25 км от места выпуска был добыт самец с типичными рогами сибирского вида (Москвитин, 2005).

Молекулярно-генетический анализ образцов мышечной ткани косули ($n = 8$) из Самарского леса (Днепропетровская обл.), из других районов Украины ($n = 33$), а также образцов сибирской и европейской косуль из России ($n = 49$) привели к невероятным результатам. Они однозначно подтверждают существование сибирской косули в Самарском лесу. Её генофонд, видимо, не подвергался существенным трансформациям в историческое время, за исключением неизбежной потери генетического разнообразия в условиях жесткого антропогенного пресса, а также изоляции (Плахина и др., 2014). Уникальным является то, что исследуемая группировка, несмотря на «сибирский» генотип, в настоящее время по фенотипу заметно не отличается от европейского вида. Причины этого нам пока что не ясны...

После 1993 г. в степной зоне произошло резкое уменьшение численности европейской косули, что повлекло за собой и сокращение ареала. Участие в течение многих лет в работе охотустроительной экспедиции показало значительное завышение (иногда в несколько раз) данных по численности копытных почти во всех, за редким исключением, охотничьих хозяйствах степной и лесостепной Украины, а также Крыма. Это давало возможность получать лимиты на добычу копытных при отсутствии необходимых ресурсов, что ещё больше усугубило сложившуюся ситуацию. Поэтому сейчас косуля исчезла из всех степных районов АР Крым, и стала очень редкой в причерноморских и приазовских районах Украины. Кроме того, полевые популяции вида, образование которых было следствием перенаселения животными оптимальных (лесных) биотопов, тоже перестали

существовать. Сейчас все известные группировки косули не только на границе ареала, но и внутри него, существуют лишь на территории искусственных и естественных лесов.

В начале XXI ст. Украинское общество охотников и рыболовов, которому после принудительного передела достались худшие по качеству, но большие по площади охотничьи угодья, очень поредело из-за удорожания оружия, самой охоты, введения обязательного страхования жизни с 2003 г., а также из-за бедности людей. После принятия Верховной Радой Украины Закона «Про мисливське господарство та полювання» (2000) была установлена минимальная площадь егерского обхода (не менее 7 тыс. га лесных и 10 тыс. га полевых или водно-болотных угодий). Не вдаваясь в анализ этого положения, следует заметить, что большинство хозяйств, которые в советское время существовали и развивались преимущественно за счёт взносов охотников, финансово оказались не способными содержать эффективную егерскую службу. В то же время, обнищавшее сельское население начало в больших объёмах производить самовольные рубки полезащитных лесополос, которые в XX ст. стали важными биотопами всех копытных, и косули в частности. Сами же копытные превратились из объектов охоты в объекты преследования, в котором принимают участие все слои населения. На таком фоне очень трудно стало охранять животных и государственным лесохозяйственным хозяйствам, в угодьях которых сейчас сосредоточено основное поголовье копытных и которые наиболее обеспечены ресурсами для этой цели.

Вообще современная ситуация с косулей скорее напоминает обстановку послереволюционного времени, когда она была уничтожена в степной зоне вообще, а южная граница ареала вида переместилась на север в лесостепную зону.

Лось. В давние времена лось был многочисленным животным в лесной и лесостепной зонах Украины. Значительно реже этот вид встречался на юге страны, где он населял преимущественно пойменные и байрачные леса. В частности, в 1667 г. лось был обычным животным у г. Изюм Харьковской области, а в 1740 г. – в Чёрном лесу (Кировоградская область), который располагался на границе лесостепи и степи (Яворницький, 1990). Сравнительная простота охоты, лёгкость поиска зверя, значительная хозяйственная ценность были существенными факторами для интенсивного использования его ресурсов. Поэтому уже в неолите древние охотники оказывали ощутимое влияние на популяции лосей. С развитием же цивилизации охота стала основным фактором, определяющим состояние его численности и ареала.

Революционные события, первая мировая и гражданская войны, которые стали причиной экономической и социальной катастрофы для миллионов людей, а также длительное безвластие способствовали развитию бесконтрольной охоты на лосей в бывшей Российской империи. Особенно характерным было браконьерство крестьян, как протест против монопольного права помещиков на добычу этого зверя, которое достигло апогея во время революций 1905 и 1917 гг. Известно, что в ~1890-1895 гг. в лесах по р. Снов (Черниговская губ.) появились косули и лоси, которые быстро размножились, вследствие чего стали встречаться их ста-

да из 7-12 зверей. Однако в 1905 г. у крестьян появились ружья, с помощью которых за 3-4 года они истребили большинство копытных (П.П., 1910). Если в 1914-1917 гг. в Овручском и Луцком уездах на Волыни регистрировали стада из 8-11 лосей, то после революции 1917 г. каждая встреча этого животного стала уникальным событием (Щербина, 1924). В это время, невзирая на уголовную ответственность за браконьерство, преследование лосей проводилось круглый год. В 1918-1919 гг. на границе Киевской и Волынской губерний было обнаружено 2 зверя в одном стаде и 3 – в другом. Вскоре в первом из них крестьяне добыли одного, а во втором – двух зверей (Томкевич, 1921). Имеются опубликованные редакцией «Зоологического журнала Украины» сведения о том, что, кроме этих животных, в 1919 г. во всей стране уцелело лишь несколько лосей в Волынской и Черниговской губернии. Поэтому уже в 20-годах XX ст. лось даже в глухих лесах Полесья стал очень редким животным – в 1927 г. во всей Беларуси обитало не более 150 особей (Федюшин, 1929). В 1925-1928 гг. отдельные лоси стали появляться на территории Курской области России, хотя местные звери были уничтожены ещё во время первой мировой войны (Плигинский, 1929). Это свидетельствует о существовании небольшого количества животных в разных местах, которые со временем всё же были изъяты разными людьми, вследствие чего южная граница ареала лося стала проходить севернее Москвы (Гептнер и др., 1961).

На фоне депрессии популяций и сокращения ареала, очень интересным выглядит длительное пребывание 1 лося в днепровских плавнях у г. Запорожье (Аверин, 1923 а), обнаружение отдельных зверей в 1925-1928 гг. в лесах Киевской, Житомирской и Сумской областей (Мигулін, 1938), а в 1938 г. – возле г. Золотоноша Черкасской области (Пархоменко, 1963).

Постепенная нормализация жизни населения, восстановление работы государственных структур, внедрение природоохранных мероприятий создали важные предпосылки для роста численности лося во всей лесной зоне на территории разных стран. В начале 30-годов это привело к расширению его ареала во всех направлениях. В это время в соседней Беларуси стало наблюдаться увеличение численности, которая к 1936 г. достигла 220 особей (Сержанин, 1961). Увеличение численности лося произошло и в России, поэтому непосредственно перед Великой Отечественной войной граница его ареала продвинулась на 200-400 км в южном направлении (Гептнер и др., 1961). Однако это не привело к росту численности и формированию популяций лося в Украине, хотя увеличило частоту заходов отдельных зверей на её территорию.

В послевоенное время, когда плотность населения лося в пограничных районах заметно возросла, его проникновение в Украину стало регулярным. Особенно интенсивно оно происходило в 1947-1948 гг., а также летом и осенью 1960 г., когда наблюдался значительный приток зверей из лесов Белоруссии и России (Болденков, 1975). В 1949 г. одиночные лоси появились в Лохвицком, в 1954 г. – в Гадячском районах Полтавской, в 1951 г. – в Яготинском, Броварском и Ржищевском районах Киевской областей, но вскоре были уничтожены местными жителями (Гавриленко, 1956). Однако до 1952 г. группировки лося возникли в Киевской, Ровенской, Житомирской, Черниговской, Сумской, Хмельницкой, Полтав-

ской и других областях, а отдельные животные стали обитать на территории Харьковщины.

За 20 лет после окончания Великой Отечественной войны южная граница ареала лося сместилась к югу по пойме Днестра на 350-500 км, а по пойме Северского Донца – на 200-250 км. На Правобережье появление зверей было зафиксировано в Винницкой, Кировоградской и Львовской областях (Галака, 1964). В дальнейшем темпы расселения лося стали очень значительными и до 1958 г. этот вид почти полностью заселил восточную лесостепь, а некоторые особи проникли даже в предгорья Карпат (Татаринев, 1973). В 1957 г. пара лосей появилась в Кременском лесу (Луганская обл.), а в 1965 г. их здесь насчитывалось уже более 60 особей (Тимофеева, 1966). В том же году 2 зверя были учтены в Велико-Анадольском лесу (Донецкая обл.) и в Куйбышевском лесничестве (Запорожская обл.). На Днепропетровщине первых лосей заметили в 1957 г. в пойме р. Самара (Петропавловский р-н) и в верховье Днепровского водохранилища (Петриковский р-н), а в 1968-1970 гг. эти звери стали обитать во многих лесных массивах области (Булахов, Пахомов, 2006).

При расселении животные проявляли значительную дисперсию и были отмечены в 1960 г. на территории Первомайского района Донецкой, в 1961 г. – Приморского р-на Запорожской и Новобугского р-на Николаевской областей. В 1960 г. лось появился на территории Черноморского заповедника (Гизенко, 1967), а в 1962 г. – в Цюрупинском районе Херсонской области и даже образовал в низовьях Днестра небольшую группировку из 9 особей (Издебский, 1975). Таким образом, в 1957-1962 гг. лесной вид, которым безусловно является лось, стал интенсивно осваивать степную зону, используя во время миграций преимущественно пойменные леса по Северскому Донцу и Днепру. В 1964 г. один бык проник даже на территорию Румынии в дельту Дуная (Алмэшан, 1966). К сожалению, первые мигранты часто не боялись людей (рис. 3.14) и большинство их погибло от рук браконьеров.



Рис. 3.14 Многие из мигрирующих лосей совершенно не боялись людей (Запорожская обл., Мелитопольский р-н, Старо-Бердянский лес – октябрь, 1979 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

До 1961 г. лоси везде населяли лишь естественные леса: в частности в Харьковской области они жили исключительно на лесистом северо-западе, а их численность не превышала 40 особей. В этом же году в Луганской области было учтено около 25 животных, в Донецкой – 4, в Днепропетровской – 6, которые также обитали в больших лесах. Интересно, что низкая численность и плотность населения лося не стали помехой для расселения – в 1960 г. его появление было зафиксировано в Павлоградском и Синельниковском, а в 1962 г. – в Петропавловском, Царичанском и Днепродзержинском р-нах Днепропетровской области. Отсюда звери двигались вдоль левого берега Днепра и по поймам его притоков. Известны также случаи преодоления Днепра животными вплавь с левого на правый берег между Днепродзержинском и Днепропетровском (Волох, 2008). В 1995 г. видели, как лосиха с 2 телятами переплывала с правого берега реки на о-в Хортица возле ур. «Вырва» в г. Запорожье (устные данные охотника О.А. Дибровы).

Интенсивной миграции лося в этот период способствовало значительное увеличение плотности его населения и численности на территории России и Северной Украины, благодаря запрету охоты на этот вид. В дальнейшем скорость расселения лосей значительно снизилась. Особенно стало заметным сокращение темпов продвижения зверей по долинам рек. Одной из причин этого было несоответствие биотопов экологическим потребностям лося и большое количество преград в виде карьеров, свалок, бытовых и промышленных сооружений Донецкой, Днепропетровской и Запорожской агломераций. В некоторой мере, именно они обусловили направление миграционных потоков в степные просторы восточной Украины. В 1964-1965 гг. лоси появились в Волновашском, Краснолиманском, Старобешевском районах Донбасса, а также в Вольнянском, Токмацком и Мелитопольском районах Запорожской области.

В это время наблюдались первые заходы лося в Одесскую область, появление которых было отмечено нашими респондентами в 1965 г. в Николаевском и Тарутинском районах. Интересно, что в стороне от основных миграционных путей оказались территории Хмельницкой, Винницкой и Кировоградской областей с большим количеством пригодных для вида биотопов, где в 1966 г. было, соответственно, учтено всего 15, 12 и 3 лосей. В некоторых местах Кировоградской первые встречи животных были зафиксированы значительно позже, чем где-либо в лесостепи. В Ольшанском районе лоси появились в 1965 г., в Новоукраинском и Компаньевском – в 1973 г., в Петровском – в 1974 г., в Бобринецком – в 1976 г., а в Устиновском районе этот вид отсутствовал до 1981 г.

Таким образом, на 1966 г. южную границу ареала лося можно условно провести через Красноград Львовской области и дальше на юго-восток – через Хмельник Винницкой, Лысянку, Каменку Черкасской, Александрию Кировоградской, южнее Днепропетровска и Павлограда, через Горловку Донецкой, севернее Краснодона Луганской областей к украино-российской границе. Южнее этой условной линии к тому времени были известны одиночные встречи лосей в Шепетовском, Славутском районах Хмельницкой области, в Знаменском, Новомиргородском Кировоградской, Братском Николаевской, Тарутинском, Балтском и Котовском районах Одесской областей (рис. 3.15).

В дальнейшем, скорее всего из лесов Нижнего Днепра, по лесополосам вдоль Северо-Крымского канала лоси проникли в Каланчакский (1968 г.), Чаплинский (1975 г.) и Генический (1978 г.) районы, а также в Крым. В 1971 г. молодого самца видели в Нижнегорском районе, а в 1976 г. одиночных лосей – возле с. Стальное Джанкойского, с. Песчаное Бахчисарайского районов и возле г. Саки (Дулицкий, 2001).

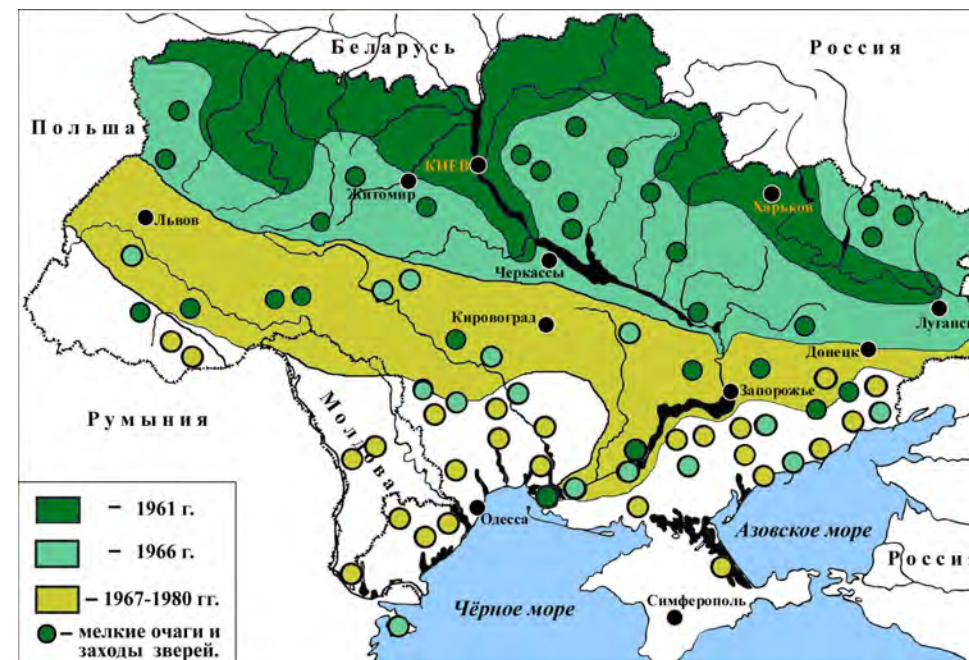


Рис. 3.15 Динамика южной границы ареала лося в Украине

В 1955-1971 гг., в период расширения ареала лося, расстояние между его очагами и отдельными животными составляло $106,6 \pm 9,12$ км ($limit = 13,1-300,2$ км). В 1980-1990 гг., когда степные популяции лося достигли максимального размера, этот показатель уменьшился до $24,4 \pm 5,67$ км ($limit = 3,1-135,0$ км), что свидетельствовало о высокой заполненности угодий лесным видом.

В оптимальной части ареала лося, на территории России, ещё в 1946 г. было начато ограниченное хозяйственное использование его ресурсов. В связи с резким возрастанием численности европейских популяций, размеры изъятия животных увеличивались из года в год. Если в 1960 г. на территории России было добыто 9,2 тыс. лосей, то в 1962 г. – 21,3 тыс. (Филонов, 1983). С 1965 г. началась охота на лося и в Белоруссии, где за 11 лет было изъято около 30 тыс. животных (Козло, 1983). Несмотря на то, что в здесь в 1967 г. обитало около 20 тыс. лосей (Сержанин, 1970), эмиграция лося на украинскую территорию очень сократилась и перестала влиять на дальнейшее формирование ареала. С середины 60-годов началось

промышленное использование поголовья лося и в Украине: в 1965 г. было изъято свыше 60 особей (Болденков, 1973). Поэтому, начиная с 1966 г. для заселения южных районов Левобережной Украины первоочередное значение стала иметь миграция лосей из Луганской и Донецкой областей, где в пойменных лесах Северского Донца сформировалась устойчивая популяция этого вида. В 1967-1968 гг., при одновременном появлении животных в Васильковском и Покровском (Велико-Михайловский лес) районах Днепропетровской области, в Каменско-Днепровском, Лысогорском, Куйбышевском, Старо-Бердянском лесничествах, на о-ве Хортица (Запорожская область) и в Великоанадольском лесу (Донецкая область), на юге степной зоны образовалась незначительная популяция лося. В дальнейшем именно вокруг неё развивались основные популяционные события, которые привели к увеличению численности вида в Украинском Приазовье и к дальнейшему расселению животных.

На Правобережье существенно выросла численность лося в Винницкой (в 1981 г. – 382) и Кировоградской (в 1975 г. – 170) областях, а также в искусственных лесах возле Кривого Рога. В 1967-1975 гг. группировка лося из 30 особей образовалась на территории Молдовы (Аверин и др., 1979). Этот процесс сопровождался выселением части животных и в 1971 г. 3 лосей видели в Прибугском охотхозяйстве (Первомайский р-н Николаевской области), а в 1970-1973 гг. – в приморских районах Одесской области (Гурский, 1975). Немного позже, в 1976-1977 гг., заходы этих зверей были зафиксированы в междуречье Днестра и Дуная на территории Ренийского, Белгород-Днестровского и Саратского районов, а в 1975-1980 гг. – в Ивановском, Ширяевском и Великомихайловском районах. В эти же годы лоси появились в Новобугском, Новоодесском и Баштанском районах Николаевской области.

Таким образом, можно констатировать, что к 1980 г. южная граница ареала лося в Украине достигла современного максимума. Её можно условно провести от польского Пшемисля по предгорьям Карпат через Стрый, Ивано-Франковск, Коломыю, Черновцы к украино-румынской границе. Далее, пересекая территорию Республики Молдовы, – севернее Ришкан через Флорешти на Ананьев, Братское, Кривой Рог. Потом её следует проводить вдоль правого берега Ингульца к устью Днепра и по его левому берегу на северо-восток к Васильевке Запорожской области. Отсюда граница ареала поворачивает на восток и через Орехов, Гуляйполе, Волноваху, Красный Луч направляется к украинско-российской границе. Южнее этого рубежа располагалось несколько небольших очагов лося, в частности, в Старо-Бердянском и Бельманском лесах (Запорожская обл.), в Рацинском лесу (Николаевская обл.) и в некоторых других местах, где сейчас этого зверя уже нет. Хотя заметные перемещения животных продолжались до конца XX ст., к 1980 г. почти все основные биотопы степной зоны были заселены лосем. Это сдерживало дальнейшее проникновение зверя на юг (Волох, 2008).

Массовая миграция первых лосей происходила из Белоруссии и России на Украину (1947/48 гг.) исключительно в южном и юго-восточном направлениях. Её причиной было возникновение избыточной плотности населения этого зверя в оптимальной части ареала, которой является лесная зона. Высокая способность к

преодолению многих преград и препятствий отличает миграцию этого вида от других животных. Хотя лоси и придерживались лесных биотопов, но требования к ним они предъявляли невысокие. Увеличение численности новых популяций стимулировало подвижность животных, чему также способствовала слабая населённость ими угодий в периферийной зоне ареала.

На северной границе распространения вида в 1955-1959 г. это привело к их частому появлению даже в таких крупных городах, как Санкт-Петербург и Москва (Тимофеева, 1974). По результатам мечения лосей, более всего привязанными к одному месту являются беременные самки и самки с телятами: их индивидуальный участок в отдельные года зимой не превышал 30-40, а летом – 300-400 га (за 3 года – 1,4 тыс. га). Взрослые самцы за 2 года осваивали участки площадью 5,5 тыс. га и за 10 месяцев преодолевали расстояние в 21 км, максимум – 90-125 км (Байдавлетов, 1999; Bowles, Gladfelter, 1980). Яловые самки также способны перемещаться на большие расстояния; за лето одна прошла 25 км, а другая такое же расстояние преодолела за 3 дня (Перовский, 1976). Вместе с тем, в Швеции среди меченных 43 взрослых самок и 15 лосят значительных перемещений и динамики в размерах индивидуального участка летом выявлено не было, но вариация среди взрослых самцов была значительной и составляла 0,9-30,3 кв. км (Cederlung et al., 1987).

На южной границе ареала в Украине, где пригодных биотопов для обитания лося очень мало, а площади их ограничены, перемещения животных наблюдались во все сезоны и даже зимой. В Украинском Приазовье они имели доминирующее направление с северо-востока на юго-запад под углом $204,3 \pm 6,4^\circ$. Это соответствует общему направлению продвижению лосей из лесов, расположенных в пойме Северского Донца на территории Харьковской и Донецкой областей. Поскольку указанные материалы получены при наблюдении за разными мигрирующими животными ($n = 131$), то они воспроиздают лишь общую тенденцию экспансии животных в юго-восточном регионе страны (рис. 3.16).

Часть лосей проникла на крайний юг Украины из Луганской области, но, встретив непреодолимую преграду в виде Азовского моря, была вынуждена двигаться вдоль его побережья. Периодически эти животные появлялись на Белосарайской, Кривой, Степановской косах и в других приморских местах (устные

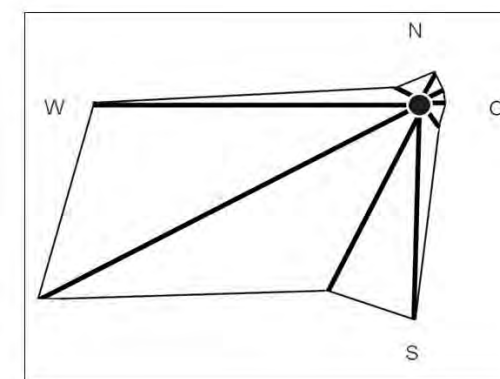


Рис. 3.16 Расселение лося в 1969-1979 гг., %: центр – г. Мелитополь (Запорожская обл.)

сведения директора НПП «Меотида» Г.Н. Молодана). В течение миграций лоси накапливались в некоторых искусственных лесах, которые встречались им на пути. Образование стад из 7-16 животных известны нам из Велико-Анадольского (Донецкая обл.), Старо-Бердянского и Каменско-Днепровского (Запорожская обл.) лесов. При этом часть животных оставалась, а часть, через несколько дней, а, иногда, и недель после появления двигалась дальше.

Безусловно, миграции копытных сыграли существенную роль в формировании южных популяций. Успешности этого процесса также в значительной мере способствовало внедрение очень суровых охранных мероприятий – от уголовной ответственности до осуждения браконьерства, как аморального общественного явления, в средствах массовой информации. Но сейчас, как следствие социальных неурядиц, вызванных изменением государственного устройства и капитализацией экономики, на юге с очень ограниченной площадью пригодных биотопов, миграции копытных утратили свое бывшее значение. В XX ст. максимальное количество лосей в Украине (17,9 тыс.) обитало в 1973 г. Однако на январь 2002 г. их поголовье составило всего 4377 особей, что свидетельствует о его сокращении, по сравнению с максимумом, на 75,5%. В степной зоне, где в 1988 г. 1,3 тыс. лосей обитало во всех областях, их пребывание сейчас ограничено лишь лесами Донецкой, Днепропетровской и Луганской областей. В 2003 г. на их территории было учтено 82, а в 2009 г. – всего 125 зверей. В это время расстояние между известными очагами обитания лосей в степной зоне увеличилось до $125,7 \pm 7,02$ км ($limit = 90,1 - 183,2$ км) и этот процесс продолжается (Voloikh, 2009).

Естественно, что изъятие большого количества особей привело к сокращению ареала лосей. Сейчас его южная граница снова поднялась на север и почти полностью находится в лесостепной зоне. Лишь по рр. Днепру, Самаре и Северскому Донцу ареал этого вида незначительно заходит в степную зону. Украины. Однако даже сейчас, при низкой плотности зверя в оптимальных местах обитания, отдельные особи проникают далеко на юг, где становятся объектами немедленного уничтожения.

В начале осени 2000 г. во время уборки подсолнечника в Приазовском районе (Запорожская обл.) на поле, которое примыкало к Молочному лиману, механизаторы подняли 2 лосей. На грузовом автомобиле они стали гоняться за животными и ударили 1 зверя бампером. Лосю удалось уйти от преследователей, но от страшных травм он скончался. Летом 2002 г. на территории Мелитопольского района у с. Светлодолинское появился самец лосей, который держался на поле подсолнечника. Позже он переместился на 80 км на юго-запад к с. Новгородовка и больше его никто не видел.

По сообщению директора НПП «Бугский Гард» В.А. Артамонова, самец лосей был обнаружен в акациевом лесном массиве 1-4.07.2002 г. у с. Грушевка в Первомайском районе Николаевской области. Вскоре (5.07.02) этого же быка видели у с. Щуцкое в Доманевском районе на расстоянии ~50 км от первого места, а 9.10.02 г. во время охоты, скорее всего, этого же лосей выгнали из старого сада, расположенного у с. Богдановка Доманевского района.

В мае 2006 г. в Гуляйпольском районе Запорожской области у с. Дорожнянка встретили лосиху в саду, которая позже родила 1 теленка, и обитала здесь до декабря 2007 г., а потом исчезла (устные данные В.Ф. Брезницкого).

В ноябре 2008 г. одного лосей заметили около с. Бабиное в Верхнерогачикском районе Херсонской области (устные данные А.А. Снопкова), а второго – летом у с. Кирово в Ореховском районе Запорожской, но вскоре зверей не стало.

В период с 2005 по 2010 гг., на территории Херсонской области в районе расположения

Черноморского биосферного заповедника было зафиксировано 4 встречи лосей (Селюнина, 2013).

С августа по октябрь 2013 г. в Запорожской области видели самца лосей, который кормился на полях и в лесополосах, но постепенно передвигался с востока на запад – от с. Орлово (Мелитопольский р-н) до с. Старобогдановка (Михайловский р-н). Несмотря на запрет охоты, несколько раз этого зверя пытались добыть браконьеры и в середине осени лось исчез (устные данные охотоведа В.А. Николаева)...

К сожалению, таких примеров можно привести десятки. Поскольку во многих местах степной зоны лось перестал обитать, работники охотничьих хозяйств появление отдельных зверей «не показывают» и таких зверей особо не охраняют.

В динамике современного ареала лосей в Украине наблюдались следующие закономерности:

- Сокращение ареала происходило вследствие уничтожения зверей и их биотопов по направлению от периферии к рефугиатам, а восстановление – наоборот.
- Все очаги обитания вида возникали лишь на территории лесов.
- Несмотря на невысокую плотность населения животных в новых местах обитания, часть из лосей проявляла высокую склонность к миграциям, осваивая лесные биотопы за пределами ареала.
- В начале экспансии некоторые звери проявляли нехарактерную для диких животных доверчивость по отношению к людям и незначительную способность к оседлости.
- Миграции происходили широким фронтом, но основные направления были обусловлены расположением речных долин и лесных массивов.
- Состояние ареала лосей в XX ст. напрямую связано с уровнем использования его ресурсов и их охраны.

Благородный олень. В доисторические времена этот вид на юге Украины был многочисленным животным, который, с появлением огнестрельного оружия, повсеместно был уничтожен. К началу XX ст. благородный олень уцелел только в Крымских горах на территории бывшей «Царской охоты» в районе Космо-Дамиановского монастыря. Происхождение крымской популяции оленя точно не известно. Считается, что описанный Н. Шарлеманем крымский подвид (*Cervus elaphus brauneri* Charlemaigne, 1920) представляет собой уникальную форму животного, которая хорошо отличается от других подвидов морфологическими особенностями. В связи с этим, одни зоологи (Пузанов, 1931) говорили об эндемичности крымского оленя, другие (Бибикова, 1975) считали его реликтом, который раньше заселял юг континентальной Украины. Однако известный знаток южной фауны А.А. Браунер (1935 а) скептически относился к идее аборигенного происхождения крымской популяции. Основываясь на отсутствии в горном Крыму таких млекопитающих, как: белка, сони, лесная куница и других типично лесных видов, он считал, что олени на полуострове появились сравнительно недавно: либо в результате проникновения с Кавказа, либо были завезены крымскими ханами. Эта точка зрения не нашла поддержки у известных зоологов СССР (Гептнер и др., 1961), которые указывали на то, что крымский подвид является хорошо обособленной формой, занимающей промежуточное положение между карпатским и кавказским оленями. Кроме того, палеозоологические останки

благородного оленя известны в Крыму из позднеплейстоценовых, позднеголоценовых, техноценовых и более поздних отложений (Бачинский, Дублянский, 1968). Однако, надо заметить, что полностью исключить влияние иных подвидов на крымскую популяцию нельзя. Известно, что в 1912 г. на территорию полуострова завозили зверей кавказского происхождения, которых содержали в вольерах. После нарушения изгороди, для сохранности чистоты крымского оленя, якобы все (?) они были отстреляны администрацией императорского зверинца. Во время революции 1917 г. так же поступили с кавказскими оленями, которые обитали на ограждённой территории в имении князя Юсупова «Орлиный Залёт». Проведенные нами исследования молекулярно-генетической изменчивости (Кузнецова и др., 2007), показали родство крымского оленя, с одной стороны, с животными Западной, Северной и Южной Европы, а с другой – с таковыми из Турции, Краснодарского края, Дагестана, Карачаево-Черкессии, Северной Осетии и Аскании-Нова. То есть, «кавказский след» в генетической карте крымского оленя всё же имеется...

Впервые в степную зону Украины благородных оленей привезли из Германии: в 1894 г. ($n = 2$) и в 1986 г. ($n = 2$) на территорию зоопарка «Аскания-Нова». В 1910 г. был приобретён 1 кавказский, в 1911 г. – 2 крымских оленя, в 1933 г. – 2 изюбря, в 1959 г. – 2 бухарских (хангула), в 1933 г. – 1, а в 1960 г. – 2 вапити. Больше всего в «Асканию-Нова» завозилось маралов: в 1896-1911 гг. – 7, а в 1929-1962 гг. – 4 особей (Треус, 1968). Впоследствии именно марал и крымский олень, а потом уже представители других подвидов сыграли важную роль в формировании сложного гибрида, интродукция которого способствовала частичному восстановлению прежнего ареала благородного оленя в Украине.

Из книги в книгу переписываются данные о том, что, якобы в 1918 г. в зоопарк имения «Гавриловка» (сейчас Ново-Воронцовский р-н Херсонской области) было доставлено из Аскании-Нова 30 благородных оленей средневропейской группы (Треус, 1968; Павлов и др., 1974; Павлов, 1999). Это не соответствует действительности, поскольку в 1913 г. в заповеднике имелось всего 3 крымских оленя, 1 кавказский, 1 марал, а также 18 помесей марала и крымского оленя, а в сентябре 1921 г. – 31 гибрид, 1 крымский олень и 1 марал (Аверин, 1923). Между этими датами прошло всего 8 лет, половина из которых пришлось на революцию и гражданскую войну, во время которых в «Аскании-Нова» было уничтожено много различных животных. Поэтому в 1918 г. на её территории не могло быть так много чистокровных оленей: скорее всего это были гибриды марала и крымского оленя. Первоначальной целью их создания было увеличение веса животных и рогов, поскольку Ф. Фальц-Фейн заинтересовался разведением оленей для получения пантов. Более того, в 1908 г. известный по отлову лошадей Пржевальского Н.И. Асанов реализовал на Бийской ярмарке по хорошей цене (7-8,5 руб./1 фунт) пару маральных пантов из Аскании. В дальнейшем их выращивание здесь наладилось, поскольку для этого на Нижегородской выставке был куплен элитный марал-производитель алтайского происхождения (Розанов, 1929). Группу гибридов, которых А. Брем за большой рост называл алтайскими вапити, хозяин «Аскании» даже подарил царю Николаю II. Считается, что все они позже погибли от неправильного содержания в Гатчине (Фальц-Фейн, 1997), но на самом деле установить это сейчас невозможно. В 20-годах проф. А.А. Браунер, буду-

чи заведующим зоопарка и териологом заповедника, обратил внимание на то, что «олени представляют пёструю смесь крымского, европейского и марала». Он рекомендовал оставить самок, имеющих облик крымского оленя, для поглотительного скрещивания с пока отсутствующим чистокровным самцом указанной формы. При этом обращалось внимание, что стадо маралов и благородных оленей к 1924 г. увеличилось до 52 особей, из которых 39 подлежит отчуждению (К вопросу..., 1924).

Таким образом, в результате сначала направленной, а потом естественной гибридизации хозяин «Аскании-Нова» Ф. Фальц-Фейн получил хорошо адаптированную к засушливым условиям юга особую форму благородного оленя, которого называли асканийским маралом (рис. 3.17). Это можно считать за демонстрацию возможного гибридного образования некоторых из современных цервин. В его формировании принимали участие преимущественно крымский благородный олень и марал, а также кавказский олень, изюбрь, хангул и вапити (Ишунин, 1960).

Известно, что гибридизация в роде *Cervus* осуществляется легче, чем у оленей других родов, а её следствием является увеличение гетерозиготности и репродуктивного потенциала (Harrington, 1985). Конечно, согласно современным представлений о сохранении биоразнообразия, создание полигибридных форм копытных не оправдано ни с научной, ни с хозяйственной точек зрения, поскольку в последующих поколениях у потомков наблюдается расщепление признаков, характерных для даного вида или подвида (Варнаков, 1976). Кроме того, при выпусках таких животных существует риск обесценивания творческой роли природы – результата естественного отбора признаков, полезных в данных условиях (Насимович, 1961). Однако такие животные могут оказаться весьма ценными для выращивания в сельском хозяйстве, о чём свидетельствуют успехи человечества в селекции различных пород свиней, овец, коз и крупного рогатого скота, основателями которых являются дикие предки. Тем более, что на границах ареалов разных видов рода *Cervus* давно известны различные померзоточные формы. Ещё П. Мачи (Matschi, 1907), в местах соприкосновения популяций марала и изюбря описал своеобразных, но не признаваемых ныне *C. wachei* Noack, а также



Рис. 3.17 Асканийский марал
(Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 30.07.2010)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

C. biedermanni Matschi (Каталог млекопитающих, 1981). Поэтому не удивительно, что в странах с развитой охотничьей культурой, таких как Австро-Венгрия, Великобритания, Германия и других, предпринималось множество попыток создания гибридов для улучшения трофейных качеств благородного оленя. В конце XIX ст. на территорию Чехии завозились вапити, которые смешались с местными оленями и растворились в них (Meerwarth, 1909). По данным А.Б. Герцага (1983), в Западной Словакии и Чехии в результате скрещивания карпатского (*C. e. montanus* Bot.) с иными подвидами образовалась форма, которую называли альпино-атлантическим оленем (*C. e. hippelelaphus* Erx.). Поэтому свободная гибридизация оленей в Аскания-Нова приветствовалась, поскольку она была распространённым явлением того времени во многих странах.

Учитывая, что в начале XX ст. в степной зоне Украины не обитало вообще ни одного вида копытных, следует воздать должное Ф. Фальц-Фейну и его последователям за их нелёгкий труд по созданию уникальной формы оленя. При этом надо отметить, что сотрудники заповедника «Аскания-Нова» не ставили перед собой охотоведческих задач и не предполагали выращивать животных для заселения ими охотничьих угодий. Эта удачная мысль пришла советским функционерам гораздо позже, в результате чего были созданы дикие популяции асканийского марала на о-ве Джарылгач (Чёрное море), на п-ове Бирючий и на Обиточной косе (Азовское море), а также в некоторых местах континентальной Украины (табл. 3.6), Республики Молдовы, России и Казахстана.

В степной зоне наиболее значительной сейчас является популяция благородного оленя на Бирючем (Азово-Сивашский НПП), где в 2009 г. было учтено 1293 особи на площади 7258,6 га при плотности 178,1 особи/1тыс. га! Весьма важным был завоз в 1982 г. на этот полуостров 20 (7 ♂ и 13 ♀) оленей из Крымского заповедника (устное сообщение охотоведа Н.Ф. Тхора), что обогатило генотип асканийского марала, но из-за поглотительного скрещивания практически не повлияло на его экстерьер.

Создание популяций асканийского марала на территориях, где не было никаких других оленей, является безусловным успехом сотрудников заповедника «Аскания-Нова», многих советских зоологов и охотоведов. Даже сейчас никто не может утвердительно сказать, какой вид копытных смог бы процветать на безлесом побережье Чёрного и Азовского морей при дефиците или отсутствии пресной воды. Между тем, численность асканийского марала в степной зоне Украины превысила размеры аборигенной крымской популяции, что свидетельствует о его важном экологическом и хозяйственном значении. Поэтому пока что представляется неразумным опустошение охотничьих угодий для замены этого гибрида другими оленями, как это предлагают некоторые управленцы. Тем более, что, согласно результатов наших исследований (Кузнецова и др., 2008), ни крымский, ни карпатский, ни кавказский олени не являются генетически хорошо обособленными подвидами.

Несмотря на это, в 1961-1977 гг. в лесах Львовской и Черновицкой областей, где обитает чистокровный карпатский олень, было расселено 58 зверей из Воронежского заповедника и 83 – из Беловежской Пуши (Павлов, 1999). По дан-

ным З.В. Селюниной (2011), с середины 60-годов в охотничьи хозяйства Херсонской области ежегодно завозили оленей, чаще всего из Крыма. Причём это осуществлялось безконтрольно, поскольку ведомственные материалы или публикации об этих выпусках отсутствуют. Со слов бывших егерей, лишь известно, что в 1986-1987 гг. на территорию Голопристанского и Цюрупинского районов было завезено 57 особей благородного оленя. Крымские интродуценты проникали на территорию Черноморского биосферного заповедника, где успешно скрещивались с нечистокровными пятнистыми оленями. Это ещё более усугубило и без того неблагоприятную биологическую ситуацию. В целом, можно констатировать, что расселение благородного оленя в бывшей Украинской ССР проводилось без учёта генетической ценности отдельных популяций. Во многих местах это привело к нежелательному образованию сложных межвидовых гибридов.

Отдельно следует заметить, что в 1963 г. на территории Котовского района Одесской области было интродуцировано 3 особи (1 ♂ и 2 ♀) среднеевропейского подвида (*C. e. elaphus*), доставленные из Болгарии. Выпуск оказался неудачным и олени вскоре исчезли. В 1967 г. 5 особей (1 ♂ и 4 ♀) изюбра (*C. e. xanthopygu*), доставленных из Одесского зоопарка, выпустили в охотничьих угодьях Березовского района. Вскоре они стали успешно размножаться и их численность в 1971 г. достигла 20 (Галака, 1973), в 1975 г. – 60, а в 1985 г. – 45 особей. Впоследствии, несмотря на выпуск в 1989-1990 гг. 42 благородных оленей, всех их уничтожили браконьеры.

Таблица 3.6
Данные о выпусках благородного оленя в степной зоне*

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Херсонская область</i>			
1918	Ново-Воронцовский р-н, с. Гавриловка	30	Аскания-Нова
1928	Азово-Сивашский заповедник, п-ов Бирючий	3 (2 ♀)	Аскания-Нова
1946	Азово-Сивашский заповедник, п-ов Бирючий	12 ♀	Аскания-Нова
1951	Азово-Сивашский заповедник, п-ов Бирючий	3 ♂	Аскания-Нова
1957	Азово-Сивашское ГЗОХ, п-ов Бирючий	4 ♀	Аскания-Нова
1972	Скадовский р-н, о-в Джарылгач	13	Азово-Сиваш. ГЗОХ
1974	Скадовский р-н, о-в Джарылгач	20 (10 ♀)	Азово-Сиваш. ГЗОХ
1975	Скадовский р-н, о-в Джарылгач	23 (10 ♀)	Азово-Сиваш. ГЗОХ
1982	Азово-Сивашское ГЗОХ, п-ов Бирючий	20 (13 ♀)	Крымское ГЗОХ
1986/87	Голопристанский, Цюрупинский р-ны, ОХ УООР	57	Крымское ГЗОХ
2000	Охотничье хозяйство ООО НПО «Экофилтр»	10	О-в Джарылгач
2010	Охотничье хозяйство ООО НПО «Экофилтр»	10 (2 ♀)	Крымский зап-к
<i>Луганская область</i>			
1962	Кременской р-н, Кременское ОХ УООР	16 (12 ♀)	Воронежский зап-к
1977	Лисичанский р-н, охот. хоз-во УООР	11	Аскания-Нова
<i>Донецкая область</i>			
1985	Володарский р-н, ур. Новая Роща	10	Аскания-Нова
1990	Краматорский р-н, охот. хоз-во УООР	10	Аскания-Нова
1991	Краматорский р-н, охот. хоз-во УООР	10	Аскания-Нова

Продолжение таблицы 3.6

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Одесская область</i>			
1963	Котовский р-н, охот. хоз-во УООР	3	Болгария
1967	Березовский р-н, охот. хоз-во УООР	5 (4 ♀)	Одесский зоопарк
1989	Балтский р-н, Урочище «Ракулово»	12	Киевская обл.
1990	Балтский р-н, воен. охот. хоз-во «Кармелюки»	30	Киевская обл.
<i>Николаевская область</i>			
1970	Вознесенский р-н, Рацинский лес, ГОХ	10-15	Крымское ГЗОХ
1973	Вознесенский р-н, Рацинский лес, ГОХ	10-15	Аскания-Нова
1978	Вознесенский р-н, Рацинский лес, ГОХ	8	Крымское ГЗОХ
1979	Вознесенский р-н, Рацинский лес, ГОХ	15	Крымское ГЗОХ
1980	Вознесенский р-н, Рацинский лес, ГОХ	15	Крымское ГЗОХ
<i>АР Крым</i>			
1972	Судакский лесхоззаг, Феодосийское ОХ	49 (39 ♀)	Крымское ГЗОХ
1973	Судакский лесхоззаг, Феодосийское ОХ	8 (6 ♀)	Крымское ГЗОХ
<i>Запорожская область</i>			
1974	Куйбышевский р-н, ГОХ «Куйбышевское»	14	П-ов Бирючий
1974	Приморский р-н, коса Обиточная	14 (9 ♀)	П-ов Бирючий
1993	Куйбышевский р-н, ГОХ «Куйбышевское»	1 ♀	Коса Обиточная
1993	Новониколаевский р-н, рекр. парк «Таврия»	9 (5 ♀)	П-ов Бирючий

*По: М.П. Павлов и др., (1974) с дополнениями и уточнениями автора

Несмотря на длительность существования в степной зоне Украины популяций благородного оленя, это не повлияло на расширение его ареала за счёт самостоятельного расселения зверей. Между тем, по результатам мечения известно, что взрослые самцы и самки за 2 года способны отдаляться от основного места обитания, в среднем, на 3, а некоторые особи – на 20 км (Davidson, 1979). Хотя в Германии, по результатам телеметрических исследований, большинство взрослых самцов обитало на площади 877-4183, а самок – 901-1687 га, некоторые из них в течение одних суток уходили от места мечения почти на 12 км. Причём, независимо от пола, одни из оленей возвращались назад, а другие – нет (Tottewitz, Neumann, 2010).

В Мордовском заповеднике (Россия), где асканийские маралы были интродуцированы в 1937 ($n = 4$) и в 1940 ($n = 5$) годах, отдельные самцы были обнаружены на расстоянии около 100 км, а группы из 2-7 особей обоего пола – на расстоянии 18-60 км от мест выпуска (Штарёв, 1970).

К сожалению, в период становления украинской государственности исчезли очаги обитания благородного оленя в Донецкой области, в Куйбышевском районе Запорожской, очень сократились размеры гавриловской популяции в Херсонской областях, а также в других местах страны. Многие годы мигранты из очагов, созданных на юге Украины, проникали вглубь Крымского полуострова, на Арабатскую стрелку и в континентальные охотничьи угодья (рис. 3.18), однако нигде им не удалось закрепиться в новых местах. Это же наблюдается и в других местах Украины...

- Зимой 1993 г. 22 благородных оленя проникли из соседней Ростовской области (Россия) в Луганскую на территорию Краснодонского (устные данные В.Н. Панченка) и осенью 1995 г. более 20 зверей – на территорию Станично-Луганского районов (устные данные В.Г. Васильченко), но вскоре все они были уничтожены браконьерами.

- Периодически олени, обитающие на правом берегу Днепра (Гавриловское ГОХ), по льду переходят Каховское водохранилище. По устным данным А.А. Снопкова, в июне 1978 г. у с. Великая Знаменка (Каменско-Днепровский р-н Запорожской обл.) было отмечено стадо оленей, состоящее из ~180 особей! Осенью все эти звери, которые к тому времени переместились на территорию Велико-Лепетихского района Херсонской области, были изъяты во время промышленного острела.

- В 1979 г. группировка оленя существовала в ур. Дубовая Балка на территории Братского района Николаевской области (устные данные Ф.В. Устинова), но также была уничтожена.

- В мае-июне 2006 г. двух оленей видели на поле у с. Жовтневое (Токмацкий р-н, Запорожской обл.), куда они могли проникнуть лишь из Обиточной косы, преодолев по прямой путь длиной более 80 км. Однако через месяц этих животных в угодьях уже не было.

- По сведениям проф. Домнича В.И., в 2008 г. 4 благородных оленя были непреднамеренно интродуцированы на о-ве Хортица возле Запорожья, но в 2013 г. они также исчезли...

Таким образом, самостоятельное проникновение благородных оленей на новые территории нигде не привело к формированию очагов их обитания. Главная причина неудачного расселения практически всех копытных заключается в массовом браконьерстве, целью которого является добыча животных любым способом и в любое время года. Лишь отдельным зверям удавалось прожить в новых угодьях в течение нескольких месяцев, после чего все они были уничтожены различными людьми.

Однако появились и положительные примеры, которые достойны подражания. В 2005 г. в пойму Днепра южнее г. Новая Каховка на территории охотничьего хозяйства ООО НПО «Экофилтър» было выпущено 4 оленёнка трёхмесячного возраста, доставленных из острова Джарылгач. Все животные успешно дожили до половой зрелости и в 2009 г. 1 самка родила двойню! В 2010 г. этот выпуск был усилен интродукцией 10 годовалых оленей (2 ♀), доставленных из Крымского государственного заповедника. К сожалению, в последнем случае 3 самца погибло от разных причин, однако остальные 7 зверей, по данным охотоведа М.И. Шестопала, примкнули к существующему стаду. И хотя при формировании поголовья были допущены определённые ошибки, хочется верить, что в скором времени в низовье Днепра может появиться новая популяция благородного оленя.



Рис. 3.18 Попытки неудачного расселения благородного оленя:
1 – место и год первого выпуска;
2 – направление и расстояние

Пятнистый олень. Этот вид является типичным представителем теплолюбивой фауны Юго-Восточной Азии. На Дальнем Востоке России, откуда оленя интродуцировали в Украину, он обитает на пределе своих экологических возможностей – преимущественно на территории 10-15-километровой малоснежной горно-лесной полосы, прилегающей к Японскому морю. На родине его биотопами являются кедрово-широколиственные леса с подлеском и густым травостоем (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Впервые в нашу страну (зоопарк «Аскания-Нова») самца и самку пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulanum* Sw.) завезли в 1909 г. по одним данным, из Московского зоологического сада, по другим, из о-ва Аскольд, от которых 02.07.1910 г. был получен первый приплод (Розанов, 1929). В 1912 г. сюда доставили ещё пару зверей из зоопарка Гагенбека (Германия), которые также успешно размножались. Однако к концу гражданской войны в зоопарке уцелело лишь две ланки, которые были покрыты самцом крымского благородного оленя. В результате этого в 1921-1923 гг. было получено несколько межвидовых гибридов. В 1921 г. самки покрывались полукровным производителем, а позже – самцом 1926 г. рождения, имевшего 0,75 крови пятнистого оленя (Треус, 1968). В 1924 г. в Аскания-Нова обитало: 1 самец, 4 самки пятнистого оленя, 52 особи «сложных кровей» (К вопросу..., 1924), а в 1928 г. – 10 особей. В 1929 г. в зоопарк было завезено ещё 3 чистокровных оленя (1 ♂ и 2 ♀), что позволило начать работу по разведению животных на поглощение гибридов пятнистым оленем (Треус, 1968). В результате этого гибридные олени вроде бы утратили чуждые *Cervus nippon* морфологические и биологические особенности (Салганский и др., 1963), но, как показали дальнейшие исследования, это произошло не в полной мере. Межвидовая гибридизация способствовала увеличению размеров тела и массы зверей асканийского происхождения, что было выявлено в популяции оленей из Черноморского заповедника (Берестенников, 1968; Присяжнюк, 1978; Євтушевський, 2009). Позже это, как будто бы, было устранено селекцией завезенных в 1947-1958 гг. чистокровных пятнистых оленей ($n = 85$), в результате чего в Аскании-Нова удалось создать генетически устойчивое стадо.

Целью разведения пятнистого оленя в «Аскания-Нова» была его адаптация к аридным условиям степной зоны и получение пантов. До 1914 г. здесь производилась их резка и реализация через известного охотника и заводчика Юлия Янковского, обитавшего на о-ве Аскольд в имении «Сидеми» возле Владивостока. Несмотря на дальность доставки, экономическая эффективность выращивания пятнистых оленей для получения пантов оказалась такой высокой, что её возобновили в 1929 г. (Розанов, 1929). Вследствие различных реорганизаций, постигших наши заповедники, в 1935 г. 45 особей пятнистого оленя было переведено в «Буркуты» – отделение заповедника «Аскания-Нова». Сначала животных содержали в загонах, а потом некоторых из них перевели на вольный выпас с целью последующего одомашнивания (Салганский, 1962). В 1941 г. здесь обитало 80 зверей, которых в начале войны выпустили в плавни Днепра. Несмотря на сложности военного времени и немецкую оккупацию, животные выжили. В 1948-

1953 гг. здесь было отловлено 51 олень, которых вместе с 13 особями, привезенными в 1950 г. из Дальнего Востока, использовали для формирования одомашненного стада. Весной 1953 г. 2 оленя были пойманы во время разлива Днепра у с. Ивановка Каменско-Днепровского района Запорожской области, а в мае 1954 г. одно животное наблюдали в окрестностях с. Водяное на поле проса в 10-12 км от плавней (Лисецкий, 1959). К сожалению, в 1957 г. Постановлением Совета Министров СССР № 3192 «О заповедниках» заповедник «Буркуты», как и много другие, был ликвидирован. В итоге, интересная и полезная работа была загублена, а звери ($n \sim 200$) были расселены по охотничьим хозяйствам, заповедникам и зоопаркам СССР. К 1967 г. в Аскании-Нова содержалось около 100 пятнистых оленей (Треус, 1968), которые в дальнейшем были использованы для создания диких популяций во многих местах Украины, Молдовы, России и других стран.

В 1957 г. из «Буркутов» 20 (10 ♂ и 10 ♀) особей, которые являлись гибридами пятнистого и благородного оленей с доминированием признаков первого, было привезено в Черноморский заповедник. Причём, их первоначальный облик настолько отличался от типичного пятнистого оленя, что некоторые зоологи называли их «асканийскими маралами» и отмечали, что пятнистость у них наблюдается до 5-летнего возраста (Гизенко, 1963). Среди интродуцентов было 6 взрослых животных, остальные были годовиками и телятами. Их выпустили на территорию Солёноозёрного участка (2293 га), 4,9% которого тогда было покрыто лесом. С 1958 г. в этой группировке появились первые оленята; в 1960 г. здесь обитало ~ 40 , в 1962 г. – 72, в 1966 г. ~ 200 , а в 1974 г. ~ 400 особей. Вследствие успешной репродукции и создания высокой плотности (> 50 особей/ 1 тыс. га), стало наблюдаться расселение животных и даже их выход за границы заповедника. В частности, они стали встречаться на территории других заповедных участков (Ивано-Рыбальчанский, Вольжин лес), в сосновых посадках на берегу Днепро-Бугского лимана (Берестенников, 1968) и даже на Тендеровской косе (Селюнина, 1996). Высокая плотность населения животных способствовала уничтожению ими многих берёзово-дубово-осиновых колков, повреждению почвенного покрова целинных участков, сокращению площади уникальных растительных ассоциаций. Поэтому, несмотря на успешность акции, ещё с 1974 г. здесь был начат отстрел оленей с целью регулирования численности, который в конце XX ст. закончился полным уничтожением некогда процветающей популяции (Євтушевський, 2009).

Довольно успешной оказалась интродукция пятнистого оленя и в других местах степной зоны (табл. 3.7). В результате неё были созданы устойчивые очаги обитания этого экзотического вида в Днепропетровской, где в 1976-1986 гг. в Обуховских плавнях обитало ~ 150 особей (устные данные Н.Г. Белоусова), в Донецкой и Луганской областях. В 1983 г. 38 особей пятнистого оленя было привезено в Балтский район Одесской области из охотничьего хозяйства «Барсуки» (Россия, Калужская обл.), где их интродуцировали на территории хозяйства военных охотников «Кармелюки». К 1992 г. численность оленей здесь достигла пика и составила 213 особей. С 1999 по 2007 гг., несмотря на трудности переходного периода в жизни страны, её удалось удержать на уровне 95-110 особей.

Таблица 3.7

Данные о выпусках пятнистого оленя в степной зоне*

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Херсонская область</i>			
1935	Голопристанский р-н, заповедник «Буркуты»	45	Аскания-Нова
1957	Черноморский заповедник	20	Буркуты
1974	Голопристанский р-н, заповедник «Буркуты»	20	Черноморский заповедник
<i>Донецкая область</i>			
1962	Краснолиманский р-н, Чернецкое ОХ УООР	10	Залесское ГЛОХ
1982	Володарский р-н, Приазовский лесхоз, Куйбышевское лесничество	10	Вольеры Комсомольского рудоуправления
1986	Краснолиманский р-н, Чернецкое ОХ УООР	15	Залесское ГЛОХ
1988	Волновашский р-н, Великоанадольский лес	20	Залесское ГЛОХ
<i>Запорожская область</i>			
1973	Васильевский р-н, Лысогорское охот-хоз-во УООР	11-16	Охот.хоз-во «Имшан»
<i>Луганская область</i>			
1961	Кременской р-н, охот.хоз-во УООР	10	Залесское ГЛОХ
1977	Лисичанский р-н, охот.хоз-во УООР	8	Аскания-Нова
1986	Военное охотничье хозяйство	12	Кременское ГЛОХ
1986	Охот.хоз-во Луганского райсовета УООР	11	Кременское ГЛОХ
<i>Днепропетровская область</i>			
1961	Павлоградский р-н, охот.хоз-во УООР	11	Залесское ГЛОХ
1971	Пятихатский р-н, Комисаровское ОХ УООР	6	Охот.хоз-во «Имшан»
1972	Павлоградский р-н, охот.хоз-во УООР	6	Охот.хоз-во «Имшан»
1973	Днепропетровский р-н, Обуховское ОХ УООР	8	Охот.хоз-во «Имшан»
1974	Днепропетровский р-н, Обуховское ОХ УООР	3	Охот.хоз-во «Имшан»
1975	Днепропетровский р-н, Обуховское ОХ УООР	20	Аскания-Нова
1979	Днепропетровский р-н, Обуховское ОХ УООР	15	Охот.хоз-во «Имшан»
1980	Днепропетровский р-н, Обуховское ОХ УООР	10	Охот.хоз-во «Имшан»
1987	Днепропетровский р-н, Обуховское ОХ УООР	10	Охот.хоз-во «Имшан»
<i>Николаевская область</i>			
1972	Первомайский р-н, ГОХ «Катеринка»	3	Охот.хоз-во «Имшан»
1973	Первомайский р-н, ГОХ «Катеринка»	9	Охот.хоз-во «Имшан»
1973	Очаковский р-н, Кинбурнская коса	6	Черноморский заповедник
1977	Первомайский р-н, ГОХ «Катеринка»	30	Аскания-Нова
1980	Очаковский р-н, Кинбурнская коса	40	Аскания-Нова
1984	Еланецкий ландшафтный заказник	5	Аскания-Нова
<i>АР Крым</i>			
1973	Судакское охотничье хозяйство	7	Черноморский заповедник
<i>Одесская область</i>			
1983	Балтский р-н, воен. охот.хоз-во «Кармелюки»	38	Россия, Калужская область, охот.хоз-во «Барсуки»

*По: М.П. Павлов и др., (1974); М.Н. Евтушевский (2009) с дополнениями и уточнениями автора

Большой ошибкой был выпуск сложных гибридов пятнистого оленя в Крым (1973 г.), где в это же время на территории Феодосийского района производилась интродукция крымского благородного оленя. Это могло отрицательно сказаться на генотипе аборигенной формы, поскольку все представители рода *Cervus* легко скрещиваются между собой и образуют плодовитое потомство. Причём в партии,

доставленной из Черноморского заповедника, из 7 зверей было 6 самок, что уже само по себе является неправильным. По устным сведениям проф. Домнича В.И., в 2007 г. 3 пятнистых оленя (1 взрослая и 1 полувзрослая самки, а также 1 полувзрослый самец) были непреднамеренно интродуцированы на о-ве Хортица. В 2013 г. зоологи Запорожского национального университета учли 12 особей, что лишь сулит перспективы для развития новой группировки пятнистого оленя.

В настоящее время охотничьи хозяйства Украины продолжают насыщать уголья благородными и пятнистыми оленями одновременно, что способствует межвидовой гибридизации и нивелирует трофейную ценность обеих видов. Иногда олени после выпуска и передержки в вольере покидали новую территорию и перемещались на довольно значительные расстояния. Известно, что в Ростовской области молодая оленуха из партии совхозных животных, привезенных из Хабаровского края, через 20 дней была обнаружена на расстоянии 80 км по прямой от места выпуска. Здесь же старая самка прошла за 2 месяца 230 км в сторону Хопёрского заповедника, откуда её привезли в хозяйство. В период гона наблюдался уход оленей из леса по лесополосам на 5-7 км с последующим возвратом (Фертиков, 1975).

В Новой Зеландии пятнистые олени за 17 месяцев удалялись от мест мечения на 0,41-17,7 км. Наибольшую привязанность к своим участкам проявляли взрослые самки, которые за 24,5 месяца перемещались на 1,7 км, а наименьшую – взрослые самцы, которых через 9 месяцев обнаруживали на расстоянии 5,9 км (Davidson, 1979).

В литературе (Павлов, 1999) приводятся сведения о выпуске в 1973 г. 14 пятнистых оленей из Черкасской области (охотничье хозяйство УООР «Имшан») на территорию Лысогорского охотничьего хозяйства (Запорожская обл.). Несмотря на то, что с того момента прошло сравнительно немного времени, установить особенности расселения и дальнейшую судьбу интродуцентов оказалось непросто. В рукописи бывшего начальника Главного охотничьего управления МСХ УССР Болденкова С.В. «Расселение диких животных по УССР» в столбике «Пятнистый олень» имеется строчка: «Запорожская область – 11 шт». Никто из живущих ныне старожилов не помнит об указанном выпуске, однако председатель Васильевской районной организации УТМР Горбик В.П. сообщил о встрече 1 пятнистого оленя осенью ~1978 г. на территории соседнего Белозёрского района. Одного зверя этого же вида в лесу на Лысой горе наблюдал бывший помощник лесничего Васильевского лесхоза Карташов А.П. в ~1980 г...

К сожалению, в Южной Украине, несмотря на длительность обитания пятнистого оленя (в Черноморском заповеднике – с 1957 г., в Луганской и Днепропетровской обл. – с 1961 г., в Донецкой – с 1962 г., в Николаевской – с 1972 г., в Одесской – с 1983 г.) не удалось зафиксировать ни одного случая образования новых группировок расселяющимися животными. Причиной этого является преднамеренное уничтожение людьми всех зверей, которые покидали территории охотничьих хозяйств или заповедников.

Европейская лань. В позднем плейстоцене это животное обитало в Южной Европе, Малой Азии и в Северо-Западной Африке, но почти везде было уничтожено человеком. Примерно в XV ст. из Палестины, Сирии и Египта ланей в Европу привезли римляне (Шнирельман, 1980). Здесь европейская лань

(рис. 3.19) стала очень популярным охотничьим зверем, которого позже, благодаря неприхотливости и высоким трофейным качествам, расселили во многих странах мира. В 1829-1864 гг. её завезли на Тасманию, в Южную Австралию и Новую Зеландию. Позже её интродуцировали в Южной Африке, на Мадагаскаре, в Перу, Чили, США и Канаде. В 80-годах XX ст. европейская лань стала обитать в Австрии, Албании, Белоруссии, Бельгии, Болгарии, Великобритании, Венгрии, Германии, Голландии, Испании, Италии, Литве, Люксембурге, Норвегии, Польше, России, Украине, Финляндии, Швейцарии и Югославии (Siefke, 1978).



Рис. 3.19 Самец европейской лани
(Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 13.09.2009)

Фото: А. Волох / A. Volokh

В Украину европейскую лань неоднократно завозили помещики, но во всех местах этот доверчивый олень был уничтожен во время революционных событий 1905-1917 гг. Больше повезло животным, обитающим в зоопарке заповедника «Аскания-Нова». Привезенные в 1889-1914 гг. Ф. Фальц-Фейном из Германии лани ($n = 12$) довольно быстро адаптировались к новым условиям. Однако, несмотря на успешное размножение, из-за лихолетий революции и гражданской войны к 1922 г. в заповеднике на вольном выпасе пребывало 23 лани (Аверин, 1923), а в 1924 г. – всего 10 (9 ♀) (К

вопросу о современном положении..., 1924). Со временем эти животные размножились «в себе» без завоза новых производителей. В результате инбридинга в стаде появилось много альбиносов и меланистов, а также увеличилась яловость самок. К сожалению, этот неполноценный племенной материал использовали для нескольких выпусков (Салганский, 1962). Так, в 1948 г., в виде эксперимента, было выпущено 8 особей лани в заболоченные леса Хортицы, которые стали успешно размножаться. В 1953 г. здесь было учтено 10 зверей, однако последующее затопление южной части острова водами Каховского водохранилища и антропогенное преобразование его угодий значительно ухудшили условия обитания указанного вида. По устным данным К. Сушка, здесь в последний раз видели нескольких ланей в 1960 г. В 1951 г. 9 (3 ♂ и 6 ♀) зверей этого вида впервые из заповедника «Аскания-Нова» привезли на Бирючий, однако эта попытка оказалась неудачной. Во время суровой зимы 1953/54 гг. большая часть животных ($n = 8$) погибла.

Весьма интересными и важными для практики оказались опыты по про-

верке возможности эффективного скрещивания европейской лани с другими видами оленей, проведенные в «Аскания-Нова» проф. Е.П. Стекленёвым (1975). Этот замечательный учёный выяснил, что спаривание указанных животных в каких-либо комбинациях по полу оказалось безрезультатным. Полученные результаты дали возможность успешно расселять лань во многих местах, не опасаясь возможной гибридизации, которая во многих странах нанесла большой вред генетической чистоте оленьих стад (табл. 3.8).

Надо обратить внимание на то, что при исследовании в Великобритании генетико-биохимической структуры 37 популяций лани ни по одному из 30 белковых локусов не было выявлено генетической изменчивости, хотя для других близкородственных видов (лось, марал, белохвостый олень) она является весьма характерной (0,006-0,092). Причиной утраты биохимического полиморфизма считают прохождение стадии «бутылочного горлышка» в мезо-неолитический период (Pemberton, Smith, 1985). Однако это также могло быть следствием уничтожения лани на большей части ареала с последующим его искусственным восстановлением из небольшого числа родственных особей в историческое время (А.В.). Иными словами, вид, который сейчас весьма широко используется в мировом охотничьем хозяйстве и фермерстве, является довольно уязвимым уже на генетическом уровне. Поэтому лишь после того, как в 1953-1961 гг. в «Асканию-Нова» из различных зоопарков завезли ещё 7 зверей, что, несомненно, увеличило гетерозиготность и снизило вероятность инбридинга, в заповеднике удалось создать устойчивое стадо (Треус, 1968). В дальнейшем потомки асканийских животных стали основой для создания диких популяций европейской лани в Украине и в соседних странах (Республика Беларусь, Республика Молдова, Российская Федерация).

Поэтому, располагая уже качественным племенным материалом, после повторного завоза в 1956 г. 6 (3 ♀), а в 1960 г. 5 (2 ♀) ланей на п-ове Бирючий удалось достичь положительных результатов (Салганский, 1962). В настоящее время здесь находится наибольшая популяция европейской лани в Украине, численность которой в 2005-2012 гг. превышала 2 тыс. особей. К сожалению, современное законодательство на данном этапе развития нашей страны не позволяет эффективно использовать созданные ресурсы этого вида, однако надежда на его усовершенствование остаётся (Волох, 2013).

Довольно удачным оказался выпуск европейской лани на остров Джарылгач в Чёрном море. После интродукции в конце 80-годов 14 особей здесь сформировалась устойчивая популяция, которая, несмотря на регулярную эксплуатацию, в 2009-2011 г. насчитывала 112-139 зверей. На п-ове Бирючий, который является ядром Азово-Сивашского НПП, европейская лань обитает в условиях высочайшей плотности копытных. В 2012 г. она превышала 450 особей/1 тыс. га, что создало значительную трофическую конкуренцию этого небольшого животного с многочисленным крупным асканийским маралом (Домніч, 2007). Хотя обычно индивидуальный участок европейской лани не превышает 2 тыс. га (Tottewitz, Neumann, 2010), указанные условия обитания способствуют интенсивному выселению многих особей этого вида за пределы Бирючего. Причём это наблюдается с давних пор...

Таблица 3.8

Данные о выпусках европейской лани

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Херсонская область</i>			
1951	Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий	9 (6 ♀)	Аскания-Нова
1956	Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий	6 (3 ♀)	Аскания-Нова
1960	Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий	5 (2 ♀)	Аскания-Нова
1986	Скадовский р-н, о-в Джарылгач	14	П-ов Бирючий
1992	Цюрупинский р-н, Костогрызовское лес-во	28	П-ов Бирючий
2006	Охотхозяйство ООО НПО «Экофилтър»	50	П-ов Бирючий
<i>Николаевская область</i>			
1984	Еланецкий ландшафтный заказник	5	Аскания-Нова
2000	Вознесенский р-н, Рацинский лес	12	Еланецкий заказник
<i>Одесская область</i>			
1994	Измаильский р-н, о-в Татару (р. Дунай)	16	Аскания-Нова
1998	Раздольненский р-н, ОХ «Ридна природа»	15	Аскания-Нова
1999	Овидиопольский р-н, охотничье хозяйство	9-10	Аскания-Нова
1999	Белгород-Днестровский р-н, с. Пивдэннэ,	3	Республика Молдова
2000	Раздольненский р-н, ОХ «Ридна природа»	2 ♂	Рекр. парк «Таврия»
<i>Днепропетровская область</i>			
1972	Солонянский р-н, ОХ «Калиновское»	11 (7 ♀)	Киевская область
1975	Солонянский р-н, ОХ «Калиновское»	10 (6 ♀)	Аскания-Нова
1999	Днепропетровский р-н, с. Чумаки, КСП	18	Аскания-Нова, П-ов Бирючий
2000	Петриковский р-н, Шульговский лес	37	Аскания-Нова
<i>АР Крым</i>			
1973	Феодосийский р-н, Судакское охот. хозяйство	31 (18 ♀)	Аскания-Нова
1975	Феодосийский р-н, Судакское охот. хозяйство	10 (7 ♀)	Аскания-Нова
<i>Запорожская область</i>			
1948	Запорожский р-н, о-в Хортица	6 (4 ♀)	Аскания-Нова
1995	Вольнянский р-н, охот. хозяйство УООР	8 (7 ♀)	П-ов Бирючий
1993	Новониколаевский р-н, рекр. парк «Таврия»	7 (4 ♀)	Аскания-Нова
1993	Новониколаевский р-н, рекр. парк «Таврия»	15 (8 ♀)	П-ов Бирючий
1999	Мелитопольский р-н, Старо-Бердянский лес	3 ♂	П-ов Бирючий

*По: М.П. Павлов и др., (1974) с дополнениями и уточнениями автора

Например, в 1964 г. 1 особь была отмечена в Радионовской лесной даче (устные данные К.П. Филонова), в 1976 г. – 1 возле с. Данило-Ивановка, в 1978 г. – 3 между сс. Косых и Ефремовка (устные данные В.И. Лысенка), в 1978 г. – 1 в Богатырской лесной даче (Акимовский р-н Запорожской области) и в других местах. В целом, более чем за 50 лет со времени интродукции лани, одному рогачу в 1975 г. удалось дойти до Старо-Бердянского леса (с. Ново-Филипповка), а другому в 1999 г. – до с. Трудовое (Мелитопольский р-н Запорожской обл.), преодолев путь около 100 км. Лишь отдельные лани, которые покинули место постоянного обитания, смогли просуществовать в новых угодьях 4-6 месяцев (рис. 3.20). В отдельные годы территорию п-ова Бирючий покидало несколько десятков особей, а в 2003 г. – свыше 150. Поскольку всем оленям присуща регуляция численности, зависящая от плотно-

сти (Одум, 1975; Филонов 1977), это явление наблюдается во все сезоны года. Однако особую интенсивность эмиграция зверей имеет место в октябре-ноябре во время гона, когда перенаселённую территорию стремятся покинуть не только молодые самцы, но и некоторые самки с телятами. При этом иногда животным приходится пересекать морскую акваторию по льду или вплавь, но чаще всего они перемещаются по узкой Федотовой косе через с. Степок мимо многочисленных баз отдыха. Сейчас практически все расселяющиеся лани на этом участке становятся жертвами браконьеров, которыми являются как местные, так и приезжие охотники.

Указанная ситуация имела место и в других районах страны, где выпускали европейскую лань. В 1984 г. из «Аскания-Нова» было завезено 5 особей (2 ♂ и 3 ♀) на территорию Еланецкого ландшафтного заказника «Роза» (с 1996 г. – природный заповедник), где они содержались вместе с другими видами копытных в вольере площадью 70 га. К сожалению, эти животные, несмотря на охрану, исчезли зимой 2003/04 гг. Интродуцированные лани в Цюрупинском районе (1992 г.) Херсонской, а также в угодьях Вольнянского (1995 г.) и Мелитопольского (1999 г.) районов Запорожской областей были истреблены волками и браконьерами в течение 1 года. На острове Татару (р. Дунай) возле г. Измаил, животные указанного вида прожили с 1994 до 2002 г., но также были уничтожены людьми. По устным сведениям проф. Домнича В.И., в 2008 г. 3 лани были непреднамеренно интродуцированы на острове Хортица, но в 2010 г. их там уже не было...

Учитывая, что позитивный опыт разведения европейской лани на юге Украины был получен преимущественно на островных территориях, в 2006 г. был осуществлён её выпуск ($n = 50$) на острова Днепра вблизи с. Казачьи Лагерь Цюрупинского района Херсонской области в угодья охотничьего хозяйства ООО НПО «Экофилтър». Несмотря на гибель небольшого количества зверей в первые годы после выпуска, здесь удалось создать популяцию, которая в 2011 г. насчитывала около 90 особей (Шестопал, 2012).

В 1977 г. лань обитала в 7, в 2003 г. – в 11, а в 2007 г. – в 10 областях Украины. В начале XXI ст. в степной зоне её небольшие очаги из 4-15 особей имелись на территории Днепропетровской, Одесской, Николаевской, Запорожской и Херсонской областей. Сей-

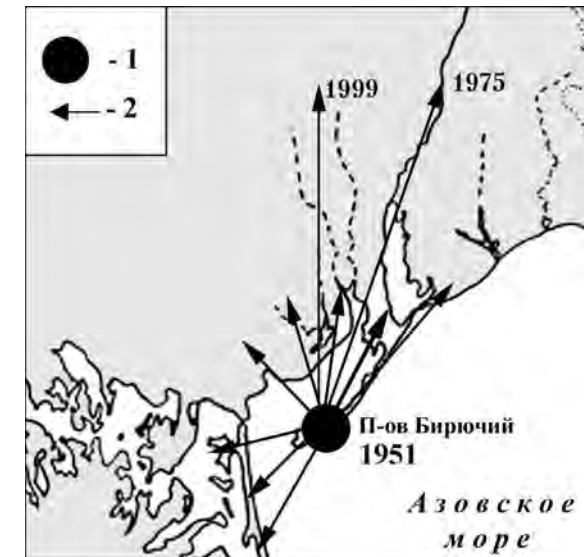


Рис. 3.20 Неудачное расселение лани:
1 – место и год первого выпуска;
2 – направление и расстояние

час основная популяция указанного вида существует в Азово-Сивашском НПП (п-ов Бирючий), где в 1994 г. было учтено 733, а в 2007-2009 гг. (максимум) – 2284-2461 особей. Несмотря на то, что сейчас в Украине было создано лишь несколько популяций европейской лани, она продолжает оставаться перспективным видом для разведения на огороженных территориях.

Европейский муфлон. Для Европы муфлон является экзотическим животным, которое проникло в неолите из Малой Азии в Средиземноморье. Его основные аборигенные популяции находятся на островах Корсика, Сардиния, Кипр, а также на Анатолийском п-ове (Турция). В связи с трансформацией угодий и увеличением численности коз, которые являются серьезными трофическими конкурентами этого барана, его численность везде очень сократилась. Особенно пострадали популяции корсиканского и кипрского муфлонов, последний из которых был занесен в Красную книгу МСОП. Если в начале XX ст. численность корсиканского составляла 14 тыс. особей, то в 1967 г. она не превышала 200 (Лобанов, 1988). В XVIII ст. европейского муфлона стали расселять в Австрии (1732 г.), позже – в Словакии (1868 г.), Чехии, Германии, Дании и даже в Северной Америке. В 80-годах его численность вне автохтонного ареала достигла ~30 тыс. особей (Haafte, 1974).

В Украину впервые европейского муфлона ($n = 4$) завезли в 1894 г. в Аскания-Нову, где его использовали в селекционной работе. В 1911 г. здесь обитало 25, а в 1921 г. – 40 животных (18 чистокровных и 22 помеси с домашней овцой). После выбраковки в 1921-1934 гг., в заповеднике сохранили всех животных, имеющих облик и окраску дикой формы, однако сомнения в их чистокровности оставались (Браунер, 1935). С 1927 г. в Аскании-Нова интенсивно проводились опыты по гибридизации муфлона с овцами, которые привели к созданию новых ценных пород – горного мериноса и архаромериноса. После этого содержание стада муфлонов было признано нецелесообразным и к 1945 г. этот вид (3 особи) уцелел лишь в асканийском зоопарке. Позже перед степным заповедником, в котором пытались одновременно решать проблемы животноводства и охраны природы, были поставлены новые задачи. В 1950-1972 гг. в Аскания-Нову было завезено 26 чистокровных зверей (4 – из Италии; 14 – из Словакии и 8 – из различных зоопарков СССР. В результате кропотливого труда, сотрудникам заповедника удалось создать популяцию европейского муфлона с хорошим экстерьером (рис. 3.21). За много лет (1895-1961 гг.) в «Аскания-Нова» было выращено 275 чистокровных особей и получено 235 гибридов с другими представителями рода *Ovis* (Треус, 1986).

Ещё в начале XX ст. начались работы по созданию популяции европейского муфлона в горных лесах Крыма на территории охотничьего хозяйства царя Николая II. В 1913 г. из Германии представители фирмы «Мориц» привезли 10 животных корсиканского происхождения, которых поместили в вольер вместе с 3 гибридами овцы и муфлона из Аскании-Нова. В 1917 г. здесь имелось 30 животных, которых выпустили в лес, однако революция и гражданская война не позволили довести дело до конца. В это сложное время большинство животных было уничтожено браконьерами, но нескольким особям удалось уцелеть. В 1923 г. их насчитывалось 5-8, в 1930 г. – 130, а в 1941 – 490. Кроме того, в 1941 г.

в зоопарке Крымского заповедника содержалось 4 муфлона крымского происхождения и 9 – из заповедника «Аскания-Нова» (Янушко, 1955). Уже после войны, в 1946 г. в горных лесах было обнаружено стадо из 35 зверей. Несмотря на их охрану и подселение 20 животных из заповедников «Аскания-Нова» и «Беловежская Пуща», особого увеличения популяции не произошло – в конце 80-годов в Крыму обитало всего 250-300 муфлонов. В 2003 г. в Крымском заповеднике было учтено ~60 животных (Дулицкий, 2001). Таким образом, почти за 100 лет после выпуска численность этого вида ни разу не была достаточно большой. Например, в Словакии, где муфлонов выпустили более, чем 100 лет назад, их поголовье при очень интенсивной эксплуатации в 1985 г. превысило 2500 особей. В Болгарии, где в 1967-1971 гг. расселили 415 особей, их численность в 1986 г. составила 3370 (Briedermann и. а., 1987). По мнению сотрудников бывшего Крымского государственного заповедно-охотничьего хозяйства (ГЗОХ) А.И. Дулицкого и А.А. Кормилицина (1970), причиной неудачной интродукции теплолюбивого муфлона в Крыму является неправильный выбор места для выпуска, которое отличается суровыми зимними условиями. Это приводило к массовой гибели животных в многоснежные 1954, 1957, 1965, 1967 и другие годы. Малое исходное поголовье также способствовало формированию инбредного потомства с последующими отрицательными последствиями (высокая смертность молодняка, сокращение плодовитости и малая продолжительности жизни).

По устному сообщению директора Орлино-Куйбышевского охотничьего хозяйства КВО Рябова А.М., из Крымского заповедника в вольер, который находится в ур. «Чайный Домик» возле Севастополя, в 1985 г. было доставлено 12, а в 1986 г. ещё 9 муфлонов. В 1987 г., когда их численность достигла 46 особей, всех зверей выпустили на волю. К сожалению, позже много муфлонов было уничтожено браконьерами и в 2002 г. в угодьях хозяйства обитало всего 47 особей. В 1990-1995 гг. местные жители наблюдали одиночных баранов на яйле у кромки леса в районе Большого каньона Крыма. В ноябре-декабре 2002 г. стадо из 12 особей держалось в лесах над Байдарской долиной. В 1988-2003 гг. поголовье муфлона в Орлино-Куйбышевском охотничьем хозяйстве оценивали на уровне 50 особей.



Рис. 3.21 Европейский муфлон из биосферного заповедника «Аскания-Нова» (18.11.2009 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

В 1976 г. из заповедника «Аскания-Нова» было впервые завезено муфлона ($n = 10$) на п-ов Бирючий, а в 1981-1993 гг. – на о-в Джарылгач ($n = 49$) которые весьма быстро здесь размножились и создали устойчивые популяции. В 1993 г. этих животных стали разводить на территории рекреационного парка «Таврия». Здесь на огороженной территории (276 га) обитают муфлоны асканийского происхождения, которые имеют хорошие биологические характеристики и высокое качество трофеев (Woloch, 2003). При первоначальном поголовье из 20 особей, парк с 1999 по 2003 гг. отправил в различные охотничьи хозяйства Украины и России более 200 животных. В 2003 г. отсюда 35 зверей (12 ♂ и 23 ♀) были вывезены в Ростовское государственное охотничье хозяйство (РФ), где в 2008 г. в вольере ($S = 20$ га) на территории Александровского участка их группировка возросла до 70 особей. Кроме того, при выгрузке 5 зверей убежали и дали начало вольной популяции, которая сейчас успешно развивается (Лихацкий, Коломийцев, 2008). Надо отметить, что в Украине было сделано много попыток создания новых очагов обитания европейского муфлона (табл. 3.9), но большинство из них заканчивалось неудачно (Woloch, 1999).

В 2001-2002 гг. в вольер частного охотничьего хозяйства «Красный камень» (АР Крым) возле Севастополя было завезено 16 зверей асканийского происхождения. По устным данным охотоведа Самохина С.В., к 01.01.2003 г. здесь уже обитало 23 муфлона. Впоследствии несколько животных убежало на волю, а нескольких особей работники охотничьего хозяйства выпустили специально для проведения охоты. Хотя всех зверей добыть не удалось, это не привело к образованию новой группировки муфлона в Крыму. Точно так же выпускали зверей в Шульговский лес на территории Днепропетровской области, где вскоре всех их отстреляли.

В 2000 г. в плавни Днепра южнее Новой Каховки (охотничье хозяйство ООО НПО «Экофилтър») из о-ва Джарылгач было завезено 10 ягнят муфлона. После передержки их в вольере, а также последующего выкармливания коровьим молоком и молочной смесью зверей выпустили на волю. К 2009 г. на днепровских островах уже обитало 63 особи, к которым в том же году подселили ещё 4 муфлонят. Однако во время суровой зимы 2009/10 гг. более половины поголовья пало и, несмотря на выпуски в 2011 и 2012 гг. 16 особей из Крыма, существенно улучшить ситуацию пока не удалось. В 2012 г. в охотничьем хозяйстве было учтено 48 муфлонов (Шестопал, 2012). Если учесть, что в его угодьях в течение 12 лет выпустили 30 зверей, дальнейшая работа по созданию очага обитания указанного вида выглядит мало перспективной.

В 2001. г. 5 муфлонов, среди которых был 1 взрослый самец (погиб при транспортировке), 1 взрослая самка и 3 ягнёнка, привезли из Одесской области в государственное охотничье хозяйство «Холодная гора» (Белогорский р-н, АР Крым), где они содержатся и довольно эффективно размножаются в вольере.

Сейчас на юге Украины европейский муфлон обитает локально в горных и предгорных лесах Крыма, а также на побережье Днепра, Азовского и Чёрного морей. Интересным является то, что его разведение оказалось наиболее эффективным на территории степной зоны с небольшим количеством осадков, высокими летними температурами и при незначительной площади лесов.

Таблица 3.9

Данные о выпусках европейского муфлона*

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Херсонская область</i>			
1976	П-ов Бирючий (Азовское море)	10	Аскания-Нова
1981	О-в Джарылгач (Чёрное море)	12	П-ов Бирючий
1992	О-в Джарылгач (Чёрное море)	15	П-ов Бирючий
1993	О-в Джарылгач (Чёрное море)	22	П-ов Бирючий
2000	Охот. хозяйство ООО НПО «Экофилтър»	10	О-в Джарылгач
2001	О-в Джарылгач (Чёрное море)	18	П-ов Бирючий
2001	О-в Джарылгач (Чёрное море)	13	Аскания-Нова
2007	П-ов Бирючий (Азовское море)	30	О-в Джарылгач
2009	Охот. хозяйство ООО НПО «Экофилтър»	4	О-в Джарылгач
2009	О-в Джарылгач (Чёрное море)	16	Аскания-Нова
2011	Охот. хозяйство ООО НПО «Экофилтър»	2 (1 ♀)	Крымский заповедник
2012	Охот. хозяйство ООО НПО «Экофилтър»	14 (5 ♀)	ГОХ «Холодная гора»
<i>АР Крым</i>			
1913	Крымский заказник	10	Германия
1913	Крымский заказник	3	Аскания-Нова, гибрид
1972	Крымский заповедник	1	Беловежская Пуща
1977	Крымский заповедник	19	Аскания-Нова
1985/86	Орлино-Куйбышевское ОХ КВО	12	Крымский заповедник
2001/02	Охот. хозяйство «Красный камень», вольер	16	Рекр. парк «Таврия»
2001	ГОХ «Холодная гора», вольер	5	ОХ «Ридна природа»
<i>Запорожская область</i>			
1993	Новониколаевский р-н, рекр. парк «Таврия»	5 (3 ♀)	Аскания-Нова
1993	Новониколаевский р-н, рекр. парк «Таврия»	15	П-ов Бирючий
1994	Вольнянский р-н, охот. хозяйство УООР	14	Аскания-Нова
<i>Николаевская область</i>			
1994	Еланецкий ландшафтный заказник, вольер	4	Аскания-Нова
<i>Одесская область</i>			
1992	Раздольненский р-н, ОХ «Ридна природа»	10	О-в Джарылгач
1999	Овидиопольский р-н, ОХ «Приднестровское» и «Дыка птыця»	30	Аскания Нова
1999	Б.-Днестровский р-н, с. Пивдэннэ, вольер	4	Республика Молдова
2000	Раздольненский р-н, ОХ «Ридна природа»	2 ♂	Рекр. парк «Таврия»
2004	Овидиопольский р-н, ОХ «Приднестровское» и «Дыка птыця»	10	Аскания Нова
<i>Днепропетровская область</i>			
1999	Петриковский р-н, Шульговский лес	12	Рекр. парк «Таврия»
2000	Петриковский р-н, Шульговский лес	10	Рекр. парк «Таврия»
2001	Петриковский р-н, Шульговский лес	10	Рекр. парк «Таврия»
2002	Павлоградский р-н, ОХ УООР, вольер	10	Рекр. парк «Таврия»

*По: М.П. Павлов и др., (1974) с дополнениями и уточнениями автора

Дикий кабан. Ареал этого зверя в историческое время охватывал территорию всей Украины, но в XIX ст. по неизвестным причинам он исчез на огромных пространствах. Скорее всего, это произошло в результате одновременного влияния на его

популяции нескольких неблагоприятных факторов. В частности, существенной причиной могла стать частая повторяемость продолжительных снежных зим с гололедецей. Очень суровыми в Европе были зимы 1822-1823, 1829-1830, 1837-1838, 1890-1891 гг. В неурожайные для бука и дуба годы (1902-1904, 1906, 1908 гг.) с суровой зимней погодой наблюдалось вымирание кабанов в горных районах Кавказа (Динник, 1910). Именно в конце XIX ст. кабаны исчезли в низовьях Дона, Днепра, в горах Крыма, на побережье Азовского моря (Алфераки, 1910; Браунер, 1923; Слудский, 1956), а также в Нидерландах и в странах Северной Европы (Pelzers, 1988). В 1907/08 гг. суровая зима с глубокими снегами и настом погубила многих зверей в Украинском Полесье, а в 1910 г. во время охоты, которая проводилась круглый год, был убит последний кабан в Черниговской губернии (П.П., 1910). В 20-годы кабан, как большая редкость, обитал в Ирдынских болотах на Черкашине (Ланге, 1925). Надо сказать, что мы располагаем очень скудными литературными сведениями об охоте в конце XIX - начале XX ст., которая имела преимущественно истребительный характер. Например, в Средней Азии в те годы предпринимались жуткие акции по уничтожению дикого кабана, как вредителя сельскохозяйственных культур. В 1927 г. здесь проводился «Двумесечник по борьбе с кабанами», в течении которого в Коканде было добыто 510 зверей, а в Фергане с 10 по 13 июля – 714 взрослых кабанов и 87 поросят. Причём на эту деятельность было потрачено огромную сумму денег для премирования охотников (Ениколов, 1927). Такие мероприятия в Украине нам не известны, но круглогодичный отстрел копытных, что было усугублено лихолетьями войн и революций, проводился повсеместно...

Известно, что в 1925-1928 гг. дикий кабан также отсутствовал в Курской, Белгородской и других областях Центральной России (Плигинский, 1929). По данным А.А. Мигулина (1938), в период с 1917 по 1937 гг. нескольких зверей добыли в Каменец-Подольском районе Хмельницкой, а также в Белоцерковском и Дымерской районах Киевской областей. В этот период кабан ещё встречался в больших лесах северного Правобережья и Бессарабии, но на Днепре и на Днестре все звери, по выражению А.А. Браунера (1928 б) «утонули в 1845 г. во время очень большого наводнения». Конечно же с этим нельзя согласиться, поскольку кабан хорошо плавает, а в поймах больших рек всегда есть различные возвышенные участки, где животные спасаются в половодье, а также сплавины, которые поднимаются вместе с водой. Однако несомненным является то, что в 30-годы XX ст. популяции кабана в Украине находились в состоянии глубокой депрессии, а южная граница ареала проходила в лесостепных и полесских районах. Известно, что в это время указанный вид встречался в Карпатах, а также на территории Винницкой, Хмельницкой, Черниговской и Киевской областей (Аверин, 1923 а; Мекленбурцев, 1928; Великохатко, 1929; Корнеев, 1964), но везде численность зверей была крайне низкой. Кроме того, изредка одиночные звери появлялись в северных районах Одесской области (Пузанов, 1962). Все авторы того времени единодушны во мнении, что основной причиной депрессии популяций копытных была неограниченная охота.

Несмотря на значительную плодовитость, полифагию, высокую социальную организацию, снижение численности кабана и его локальное уничтожение

является довольно простым делом. В особенности это быстро происходит на границе ареала в маргинальных (окраинных) популяциях, которые сами по себе обычно невелики и поэтому очень уязвимы. Характерное избирательное изъятие в процессе охоты наибольших по массе и количеству мяса производителей обычно приводит к измельчанию особей и к значительному омоложению стада. Впоследствии это может стать причиной сложных негативных последствий, порой непонятных для многих охотоведов.

У кабана, который среди всех копытных отличается наибольшей плодовитостью, основную часть популяции составляют поросята. При неравномерном изъятии зверей по возрасту, что всегда имеет место на практике, они в большинстве случаев остаются доминирующей структурой стада. По многолетним данным, на юге Украины их доля составляет около 60 % от всего поголовья (Volkh, 2008). В связи с высокой концентрацией кормов в регионе и благодаря благоприятным экологическим условиям, поросята быстро растут и рано достигают половой зрелости. Поэтому, при небольшом количестве взрослых самцов, в размножении начинают участвовать сеголетки, которые при нормальной возрастно-половой структуре для этого имеют очень мало шансов. Следует заметить, что по своим экстерьерным показателям они могут покрывать только сверстниц; поэтому взрослые свиньи остаются неоплодотворёнными, что сразу же отрицательно сказывается на динамике численности и её приросте. Поскольку до появления нового выводка поросята живут в материнском стаде, то сексуальными партнерами молодых самцов могут быть только сёстры.

Для понимания сути этого явления, есть смысл проанализировать результаты эксперимента, проведенного на домашних свиньях. Он достаточно ярко иллюстрирует негативные последствия близкородственного скрещивания (табл. 3.10).

Таблица 3.10

Результаты скрещивания сибсов у домашних свиней*

Опыт	n	Finbr. Wright		Величина приплода	Родились живыми, %	Дожили до 70 дней, %	Соотношение: самки/самцы
		Свиноматки	Приплод				
Начало	694	0+	0+	7,15	97,0	58,1	1 : 1,1
F ₁	189	0,09	0,33	6,75	93,7	41,2	1 : 1,3
F ₂	64	0,33	0,42	4,26	90,6	26,6	1 : 1,6

*По: Mc Phee et al. (1931)

В результате спаривания братьев с сёстрами образуются гибриды, которых называют сибсами. При их скрещивании между собой линия теоретически теряет около 25 % гетерозиготности в каждом поколении, о чём свидетельствует увеличение коэффициента инбридинга или коэффициента Райта (*f*). При высокой интенсивности инбридинга много нежелательных (обычно, рецессивных) генов передаётся по наследству, поскольку в этих условиях скорость фиксации выше, чем скорость элиминации гомозигот отбором (Сулей, 1983). Указанный эксперимент был остановлен уже через два поколения в связи с резким ухудшением приспособ-

собственности гибридов. При этом среднее количество поросят в выводке сократилось с 7,15 (первое поколение) до 4,26 (второе поколение), а также очень снизилась (более чем на 50 %) выживаемость новорожденных – в среднем, из 4-х особей до 70 дней доживал лишь один поросёнок. Характерно, что снижение плодовитости и жизнеспособности обычно сопровождается изменением соотношения полов в пользу самцов. Это происходит потому, что у млекопитающих мужская X-хромосома всегда гемизиготна, тогда как женская пара X-хромосом в следующих инбредных поколениях увеличивает гомозиготность. Поэтому при высоких уровнях инбридинга доля самцов среди выживших поросят возрастает. А дальше нетрудно себе представить сокращение численности и вырождение всей популяции вследствие сокращения доли размножающихся самок, снижения их плодовитости и увеличения уровня смертности среди всех животных.

В лабораторных условиях при изучении 38 видов млекопитающих было установлено, что детёныши от пар: родители-потомки и брат-сестра характеризуются пониженной выживаемостью, которая составляет около 33 % (1-100 %) (Lewin, 1989). При использовании инбридинга в племенной работе с овцами было также выявлено сокращение темпов их роста в эмбриональном и постэмбриональном периоде по линейным показателям и по массе тела. Существенные отрицательные последствия стали наблюдаться со второго поколения, следствием чего стали высокая яловость самок (32,1-52,4 %), значительное количество мертворожденных ягнят (10,0 %) и низкая выживаемость молодняка (Глембоцкий, 1956). Таким образом, инбридинг приводит не только к увеличению ювенильной смертности, но и к эмбриональной гибели, снижению плодовитости и уменьшению резистентности по отношению к заболеваниям, благодаря чему вред от него превышает полученные генетические преимущества. Поэтому при постоянном преследовании кабана человеком, инбридинг, вкупе с другими факторами, также мог способствовать исчезновению его группировок и сокращению ареала в XIX ст.

При оптимальных условиях обитания, которое имеет место в центральных участках ареала, кабан является оседлым животным. Наблюдение в российской лесостепи за 168 мечеными животными показало, что молодые самки после достижения половой зрелости недалеко отходят от места своего рождения, а ежегодный прирост индивидуального участка обитания взрослых свиней в среднем составляет 1,1 кв. км – от 0,5 до 3,4 (Царёв, 2000). Подобная ситуация наблюдалась и в США, где кабаны за год отдалялись от мест выпуска всего на 3,7-10,8 км, в среднем, – на 4,2 км (Pine, Gerdes, 1973). Однако в местах с интенсивной охотой величина таких перемещений обычно возрастает – во Франции за 6 лет из 230 меченых зверей 67 кабанов удалились от места отлова на ~40 км. Основное же количество их переместились на ~20 км, причём самки не отдалялись от места постоянного проживания более чем на 5 км, но всё же более 25% кабанов в течение года покинуло материнский участок (Spitz, 1987). В Польше из 507 меченых кабанов, несмотря на усиленную подкормку, отдельные особи переместились на 250 км. При этом, приток по отношению к оседлым животным в разные годы составлял 51-113%, а отток – 37-94%. Интересно, что среди эмигрантов более чем 60% особей были подсвинками (Andrzejewski, Jezierski, 1978). На территории

бывшей ГДР, где было произведено мечение 3334 кабанов, молодые самцы в возрасте 1⁺ года отдалялись от места поимки на 8 км, тогда как самки – лишь на 2 км. Причём самцы имели два пика миграций: в апреле-мае – после рождения поросят и в октябре-декабре – в период интенсивной охоты. Среди самок мигрировали преимущественно животные возрастом 1⁺ год, а у свиней старше 2 года миграцию вообще обнаружить не удалось (Stubbe, 1987). В то же время, во Франции (Камарг), где в 1981-1987 гг. поместили 230 и повторно поймали 67 (29,1 %) кабанов, большая часть зверей удалилась на расстояние 20±4,6 км. Причём отдельные особи преодолели за несколько лет расстояние в 40 км, самки – не более 5, а 25% молодых зверей уже в первый год покинуло родительские участки (Spitz, 1989).

Расселяющиеся животные являются носителями соответствующих генотипов и их важное эволюционное значение не вызывает сомнений, но они испытывают на себе и всё влияние новых условий обитания. На окраинах ареала одиночные кабаны способны преодолевать довольно большие расстояния. Так, в 1953 г. в Архангельской области было добыто молодого самца на расстоянии 700 км от северной границы распространения вида. Это событие было настолько невероятным, что животного сначала приняли за одичавшего домашнего хряка (Холостов, 1956). В 1965 г. в Финляндии была зарегистрирована первая встреча кабана, который доплыл до острова Бёрге в Ботническом заливе и умер от изнеможения. Позже было установлено, что среди первых мигрантов здесь было 65 % самцов и лишь 7 % самок, хотя у 28 % животных пол выяснить не удалось (Erkinaro et al., 1982).

В Украине дикий кабан продолжительное время был редким животным, а его основное поголовье обитало в Карпатах. Но и здесь он не имел значительного распространения, поскольку подвергался постоянному преследованию. До 1940 г. кабан был обычным видом лишь в Ивано-Франковской и Львовской областях (Мигулін, 1938); в Черновицкой области даже в 60-годах кабаны встречались лишь в немногих горных лесах (Шнарович, 1959). Во время Великой Отечественной войны, когда влияние охоты на популяции вида было минимальным, началось увеличение численности и расселение кабана. Этому также способствовала непреднамеренная интродукция зверей из охотничьих парков польских, венгерских и чешских магнатов (Корнеев, 1964). Поэтому после войны, в 1945-1948 гг. восстановление бывшего ареала стало особенно заметным. Благодаря высокой плодовитости и скороспелости, кабан быстро восстановил численность, а отдельные его особи стали проникать в новые районы. В частности, в 1946 г. впервые в XX ст. было отмечено появление зверей в Воронежской, а в 1948 г. – в Липецкой областях РСФСР (Барабаш-Никифоров, 1957).

В 1948 г. дикий кабан уже обитал в 18 из 25 областей Украины, а в некоторых местах Прикарпатья он стал наносить значительный ущерб посевам сельскохозяйственных и лесных культур. Это стало поводом для возобновления неконтролируемой охоты в конце 50-х годов XX ст. В 1947-1948 гг. лишь на территории Львовской области было добыто ~2 тыс., а в 1948-1949 гг. в Ивано-Франковской – свыше 1 тыс. зверей. Интенсивное преследование кабана снова привело к сокращению его численности и ареала в стране. В частности, в Киевской области количество животных уменьшилось на 90 %, в Винницкой, Волынской, Кировоград-

ской областях вид был представлен единичными особями, а в Хмельницкой и в Одесской исчез вообще (Корнеев, 1964). В соседней Молдове численность кабана сократилась до 100-150 особей, а в низовьях р. Днестра и в Кодрах его встречи стали большой редкостью (Аверин и др., 1979).

В 1950 г. постановлением Управления охотничьего хозяйства УССР добыча кабана в стране была запрещена сроком на 1 год. После этого охоту на него разрешили проводить в течение семи месяцев – с 1 октября по 1 марта, а позже только трёх – с 1 октября по 31 декабря. Причём к нарушителям стали применять строгие меры – от изгнания из общества охотников и порицания через органы массовой информации до уголовного наказания. Благодаря этим мероприятиям, началось восстановление ресурсов кабана и его расселение на значительном пространстве. Отдельных животных стали встречать в местах, где вид был неизвестен людям вообще. В 1950 г. кабана видели у с. Николаевка Бердянского района, а в 1954 г. охотники случайно добыли секача в Каменско-Днепровском районе Запорожской области (Ненько, 1955), что в то время было невероятным событием. Однако в 1949-1954 гг. кабан отсутствовал во всех естественных и искусственных лесах, расположенных в степной зоне Украины (Писарева, 1960). В целом, в 1955 г. ареал кабана в Украине состоял из нескольких отдаленных друг от друга отдельных очагов. Наиболее значительным по площади был полесский, к которому примыкали на западе польские угодья, а на севере – белорусские и российские. Его южная граница пролегла по территории Волыни и Хмельницкой области через Шепетовку на Житомир и дальше – на Вышгород, Бобровицу, Кролевец и Глухов к украинско-российской границе (рис. 3.23).

В 1946 г. кабаны стали часто встречаться в лесах Кролевецкого, Ямпольского и Серединно-Будского районов Сумской области, а к 1950 г. они заселили всю её территорию (Кушниренко, Матвеев, 1973). До 1965 г. эти животные обитали только на севере Житомирской области, но к 1970 г. кабаны расселились по всем районам и достигли высокой численности (Кулеша, Черныш, 1973). По данным Е.В. Фадеева (1973), из полесского очага, который он называл белорусско-украинским, звери проникли в Белгородскую, Тульскую, Курскую области и по Левобережью Днепра через водораздел попали в бассейн Дона.

Выдающееся значение для заселения кабанами юго-западных районов Украины имел карпатский очаг. Его западную границу в те годы условно можно провести между Вулканическим и Полонинским горными хребтами – от Перечина на Рахов, а восточную – от Старого Самбора на Ивано-Франковск и Черновцы. Определенное влияние на него оказывали мигранты из соседней Польши и Румынии.

Третий, бессарабский, очаг имел исключительно важное значение для формирования в Украине причерноморской популяции. Нельзя также исключать возможность обмена между бессарабской и карпатской группировками кабана. В 60-годах стало наблюдаться расширение его ареала на территории Молдовы, где появление отдельных особей было зафиксировано в Страшенском, Каларашском и других лесничествах, а также в долине р. Прут (Аверин и др., 1979). Постепенно возрастала численность группировки в Кодрах, величина которой в 1965 г. достигла 50 особей (Гурский, Назаренко, 1966).

За пределами указанных центров небольшое количество зверей обитало в Подолии, на юге Киевской, в Кировоградской, Полтавской областях, а также в незначительном количестве других мест. Но их отдаленность друг от друга и низкая численность не могли существенно повлиять на быстрое восстановление ареала. Однако всё же строгие меры по регламентации охоты, создание специальных заказников по сохранению уцелевших очагов кабана способствовали постепенному увеличению его численности и расселению.

На формирование юго-западной части ареала кабана в Украине большое влияние оказывали карпатские мигранты, фенотипическая близость которых с животными из Северного Причерноморья была хорошо заметна в конце XX ст. (Волох, 2010). В Карпатах, как одном из центров естественного расселения кабана, нами были выявлены животные с 5 характерными фенотипами (3.22). Чаще всего в Северное Причерноморье проникали кабаны фенотипов А, В и С, которые в аборигенном очаге на территории Черновицкой области встречались с частотой около 81 % ($n = 43$). Звери, которых в 1967-1975 гг. добывали в северных районах Одесской области, были представлены преимущественно этими фенотипами. Значительно позже, вследствие скрещивания прикарпатских иммигрантов с представителями других генотипов, везде в Украинском Причерноморье стали доминировать особи гетерогенного происхождения. Тем не менее, периодически сюда продолжают проникать животные с севера и наоборот, осуществляя панмиксию между прикарпатской и причерноморской популяциями.

В 1998-2001 гг. в северных районах (Балтский, Котовский и Красноокнянский) Одесской области было добыто несколько самцов в возрасте 11-19 месяцев, которые относились к фенотипам В и С. В 2003 г. на территории Сто-рожинецкого района (Чер-

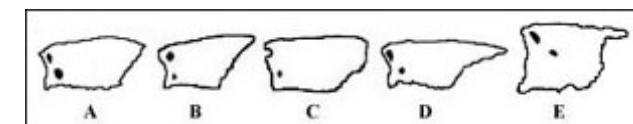


Рис. 3.22 Изменчивость чешуи слёзной кости дикого кабана из Черновицкой области

новицкая обл.) впервые был добыт кабан с близкой к квадрату формой чешуи слёзной кости, характерной для подвида *S. s. ussuricus* (фенотип Е). С 2005 г. там же стали попадаться звери с узкой, неизвестной ранее в Карпатах, формой (фенотип D). Хотя частота встречаемости указанных признаков невелика (D – 11,6%; E – 7,0%), это свидетельствует о существенных генетических изменениях, происходящих в карпатской популяции. Они обусловлены влиянием мигрантов из соседних территорий и трансформацией генотипа в процессе микроэволюции. Карпатских и причерноморских кабанов также объединяет высокая частота встречаемости аллотипов $\lambda M5$ и G1. По данным наших респондентов, в 1950-1960 гг. звери из бессарабского очага стали регулярно проникать на территорию Тарутинского, Саратского, Ивановского и других районов Одесской области.

В 1961 г. дикий кабан, как большая редкость, уже встречался в румынской части дунайской дельты. В этот же период его появление было зафиксировано в

Изюмском, Лозоватском (1951) и Волчанском (1958) районах Харьковской, а также – в Ново-Дуванском и Сватовском районах Луганской областей. В 1953 г. одиночный кабан появился в Велико-Анадольском лесу, но вскоре исчез. В 1954 г. крупного секача добыли охотники в Днепровских плавнях у с. Благовещенка Каменско-Днепровского района Запорожской области. Со слов колхозников было известно, что в этих местах домашние хряки нередко приходили с плавней со свежими ранами от клыков дикого кабана. Известны также случаи появления в приплоде домашних свиней полосатых поросят (Лисецкий, 1959). Это свидетельствует о том, что после 1950 г. дикий кабан стал постоянным, хотя и немногочисленным обитателем пойменных лесов на Днестре между Каховкой и Запорожьем. Затопление поймы во время заполнения Каховского водохранилища наверняка способствовало выселению части кабанов, поскольку встречи этих животных участились. В частности, в 1956 г. одного зверя добыли охотники вблизи с. Юрьевка Царичанского района на Днепропетровщине (данные охотоведа В. Мосиенка). В 1957 г. кабана видели в Бердянском и Куйбышевском районах Запорожской, а в 1958 г. – в Голопристанском районе Херсонской (Берестенников, 1977) областей. С 1960 г. этого зверя стали встречать в Павлоградском и Синельниковском районах Днепропетровской, с 1962 г. – в Мариупольском районе Донецкой, а также в некоторых районах Хмельницкой областей. Сравнительно частое появление кабана в новых местах свидетельствовало об интенсивном расширении его ареала в те годы. Таким образом, в 1960 г. кабан встречался во всех полесских, лесостепных и в некоторых степных районах Украины. Значительно увеличилась площадь обитания этого животного в Республике Молдова, мигранты из которой стали регулярно проникать в пограничные районы Одесской области. На Левобережье важными местами обитания кабана стали: Парасоцкий лес в Полтавской, Самарский – в Днепропетровской, а на Правобережье – Голочанский, Нерубайский и Чёрный леса в Кировоградской областях.

Несмотря на увеличение численности и расселение кабана, этот процесс происходил довольно медленно. С целью скорейшего восстановления ареала и создания новых популяций, на территории бывшего СССР ещё с 1935 г. стали проводить выпуски животных. В результате этого в XX ст. на территории Украины было расселено около 500 кабанов из разных частей ареала, однако наибольшее влияние на формирование южных популяций оказали реакклиматизационные мероприятия 1957-1972 гг. (табл. 3.11). В различных источниках (Воинственский и др., 1963; Колосов, 1975) сообщается о выпусках кабанов в 60-годы на территории Киевской и Полтавской областей. Однако, несмотря на специальные поиски, подтвердить это фактическими материалами нам не удалось.

Первый, документально подтверждённый выпуск кабанов в Украине, был произведен лишь в 1957 г. на территории Крымского заповедника после завоза крупной партии зверей ($n = 37$) из Приморского края РСФСР. Это привело к быстрому заселению диким кабаном всех пригодных мест, который уже в 1961 г. обитал во всех горных лесах полуострова (Кормилицин, Дулицкий, 1972). Упомянутые исследователи сообщают, что кроме подсвинок, доставленных в Крым, была одна двухлетняя самка из Черниговской области Украины. Это, по их мнению, могло повлиять на морфоло-

гические особенности животных. Однако, скорее всего, здесь вкралась ошибка, поскольку кабаны были доставлены из Пожарского района Приморского края РСФСР, где есть с. Черниговка. И ещё, поскольку в 1957 г. кабанов в Черниговской области не отлавливали, следовательно – и не вывозили.

Таблица 3.11

Данные о выпусках дикого кабана*

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Днепропетровская область</i>			
1961	Павлоградский р-н, охот. хоз-во УООР	31	Россия, Приморский край
1967	Павлоградский р-н, охот. хоз-во УООР	6	Буковинское ГОХ
1997	Петриковский р-н, Шульговский лес	6	Одесский зоопарк
1999	Охот. хозяйства райорганизаций УООР	45	Местные
<i>Кировоградская область</i>			
1968	Голованевский р-н, ГОХ «Голоче»	21	Диканьское ГОХ
<i>Запорожская область</i>			
1972	Васильевский р-н, охот. хоз-во УООР	14	Диканьское ГОХ
<i>Луганская область</i>			
1969	Кременской р-н, охот. хозяйство УООР	3 (♀)	Диканьское ГОХ
<i>АР Крым</i>			
1957	Крымское ГЗОХ	37	Россия, Приморский край
1972	Орлино-Куйбышевское ОХ ВВО	16	Черниговская область
1977	Крымское ГЗОХ	21	Залесское ГЛОХ
1977	Крымское ГЗОХ	8	Днепров.-Тетеревское ГЛОХ
1978	Крымское ГЗОХ	24	Воронежский заповедник
<i>Одесская область</i>			
1986	Балтский, Котовский р-ны, охот. хоз-ва УООР	26	Черниговская область, Борзнянский р-н
<i>Николаевская область</i>			
1993	Казанковский р-н, Владимирский лес	6	Местные

*По: М.П. Павлов и др., (1974); с дополнениями и уточнениями автора

Интродукция в горные леса Крыма кабана из российского Дальнего Востока, представленного там уссурийским подвидом (*Sus scrofa ussuricus*), привела к формированию своеобразной группировки, генетическая структура которой развивалась без влияния континентальных иммигрантов. Сначала это было обусловлено отсутствием животных в прилегающем к полуострову Украинском Причерноморье, а когда в этом регионе возникли очаги обитания вида, в Крыму уже обитало более 1,5 тыс. зверей дальневосточного происхождения. Поэтому последующее расселение здесь кабанов из других областей существенно не повлияло на генотип сформированной популяции.

Немногочисленные мигранты, проникающие в Крым из материка, механически ограничены «бутылочным горлышком» Чонгарского и Перекопского перешейков, неразвитостью оптимальных биотопов на путях миграций и высоким уровнем браконьерства. Хотя эффект основателя и не может существенно изменить общее на-

правление естественного отбора, тем не менее он приводит к большим изменениям генофонда и способствует дивергенции. Создание же новой популяции из малого числа особей уже имеет важное эволюционное значение (Wright, 1977). Следовательно, ограниченность притока генов привела к тому, что в результате поглотительного скрещивания основными интродуцентами немногочисленных носителей иных генотипов, в горном Крыму сложилась относительно мономорфная географическая популяция кабанов, относящихся к подвиду *S. s. ussuricus*. Абсолютное большинство исследованных черепов (93,9%) из этого района ($n = 61$) имели близкую к квадрату форму чешуи слёзной кости, что характерно для монгольской и дальневосточной форм (Филиппченко, 1933). Указанный фен не был обнаружен лишь у нескольких взрослых самцов, добытых возле Севастополя. Эти звери, скорее всего, пришли в горные леса из тростниковых займищ Сиваша, куда давно проникли кабаны из Нижнего Днепра, для которых характерна удлинённая чешуя слёзной кости (рис. 3.23). Конечно же, нельзя исключить и влияние представителей других подвидов, интродуцированных в Крыму.

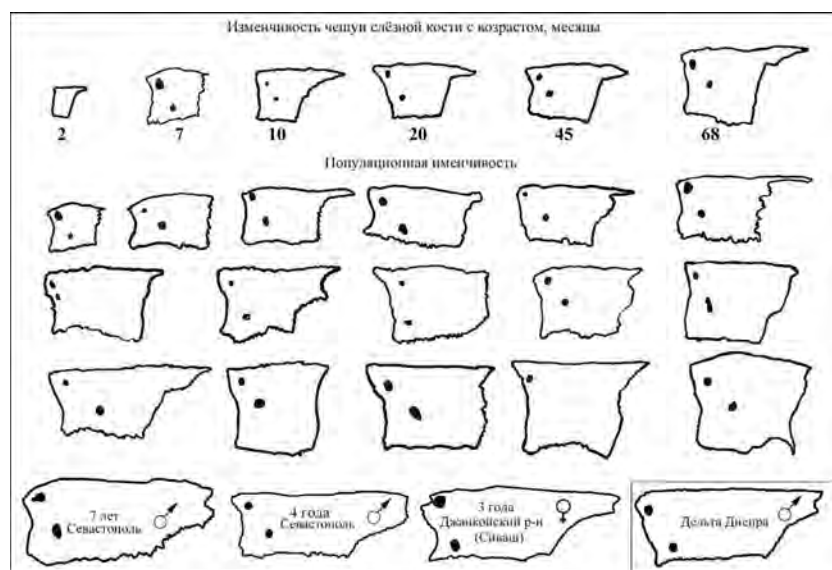


Рис. 3.23 Изменчивость формы слёзной кости у кабана из Крыма

После интродукции животных в Черкасской (1960) и Днепропетровской (1961) областях, пространство вокруг новых очагов обитания было за несколько лет заполнено расселяющимися животными. В 1961-1965 гг. кабаны появились на территории Днепродзержинского (1961 г.), Криворожского (1962 г.), Софиевского (1962 г.), Широковского (1962 г.), Петропавловского (1964 г.) районов Днепропетровской области; Волновашского (1961 г.), Краснолиманского (1962 г.), Первомайского (1962 г.), Добропольского (1963 г.), Славянского (1963 г.), Тельмановского (1964 г.) и Шахтёрского (1965 г.) районов Донецкой; Каховского (1962 г.) и Бериславского (1964 г.) районов

Херсонской; Вольнянского (1965 г.) района Запорожской областей и в других местах. В 1962 г. несколько кабанов переплыло Днепр и проникло на о-в Хортица, где в 1977 г. их численность достигла ~30 особей.

Наибольшее количество зверей ($n = 335$) было расселено в Киевской области, где часто охотилось правительство и члены ЦК КПУ. При этом никто из функционеров не задумывался о сохранении генотипа местных кабанов. Поэтому здесь расселяли представителей *S. scrofa ussuicus*, *S. s. attila*, *S. s. scrofa* и *S. s. nigripes*. Конечно это увеличило гетерозиготность образовавшейся группировки, но уменьшило её генетическую ценность и вовсе нивелировало популяционную уникальность.

Увеличение численности животных в Черновицкой, Хмельницкой, Винницкой, Кировоградской областей и в Молдавии привело к эмиграции значительного количества животных в прилегающие районы Николаевской, Одесской и других областей. А с 1965 г. стала наблюдаться регулярная миграция кабанов с территории Румынии на дунайские острова Кислицкий, Татару, Малый Далер и другие. К 1965 г. вся территория Украины, кроме Приазовья и Западного Причерноморья, была занята кабаном. Причём расселение животных происходило так быстро, что отдельные секачи уже в 1966 г. появились в Первомайском районе (ГОХ «Катеринка») Николаевской, в 1967 г. – в Антрацитском и Кременском районах Луганской, а также в Мелитопольском районе (Старо-Бердянский лес) Запорожской областей. В 1968 г. кабанов заметили на территории заповедника «Аскания-Нова» (Поліщук, 2001), в плавнях Нижнего Днепра (Издебский, Тарасов, 1982), в Ново-Воронцовском районе (ГОХ «Гавриловское») (Щербак, 1986) Херсонской и в Акимовском районе (Богатырский лес) Запорожской областей. В 1969 г. этого зверя охотники увидели во время охоты на зайца в Велико-Лепетихском районе Херсонской области. Встречи кабана в те годы, который одновременно появился во многих местах Левобережной Украины, свидетельствовали о завершении процесса формирования южных маргинальных популяций вида и ареала (рис. 3.24).

У всех исследованных диких свиней из Крыма, Одесской, Херсонской, Николаевской и Запорожской областей не выявлен аллель *Bdf1*, который имеет высокую концентрацию у зверей европейского и полностью отсутствует у зверей закавказского, сибирского и уссурийского подвидов. У представителей материковых популяций также не удалось обнаружить аллотип *Lpp3*, что является характерной чертой генотипа дальневосточных кабанов. При своём генетическом сходстве с представителями *S. s. ussuricus*, фенотипически они отличаются по форме слёзной кости, т.к. нами не выявлено ни одного случая обнаружения типичного для уссурийского подвида фена за пределами горных лесов Крыма. В то же время, у всех кабанов материковых группировок присутствует характерный для европейского подвида антиген *Ga*, не известный для зверей сибирских и уссурийских популяций (Тихонов, Князев, 1985).

Таким образом, интродукция кабанов различных подвидов в Украине способствовала формированию генетически разнородных группировок вида. Однако, в связи с выпуском большого количества представителей *S. s. ussuricus* во время депрессии многих украинских популяций, произошла трансформация генотипа на

большом пространстве. Этому во многом способствовали ранняя половая зрелость, высокая плодовитость кабанов и их способность к миграциям. Следствием этого стало генетическое сходство группировок, расположенных на большом расстоянии друг от друга, обусловленное общностью происхождения от представителей указанного подвида (Волох, 2001).

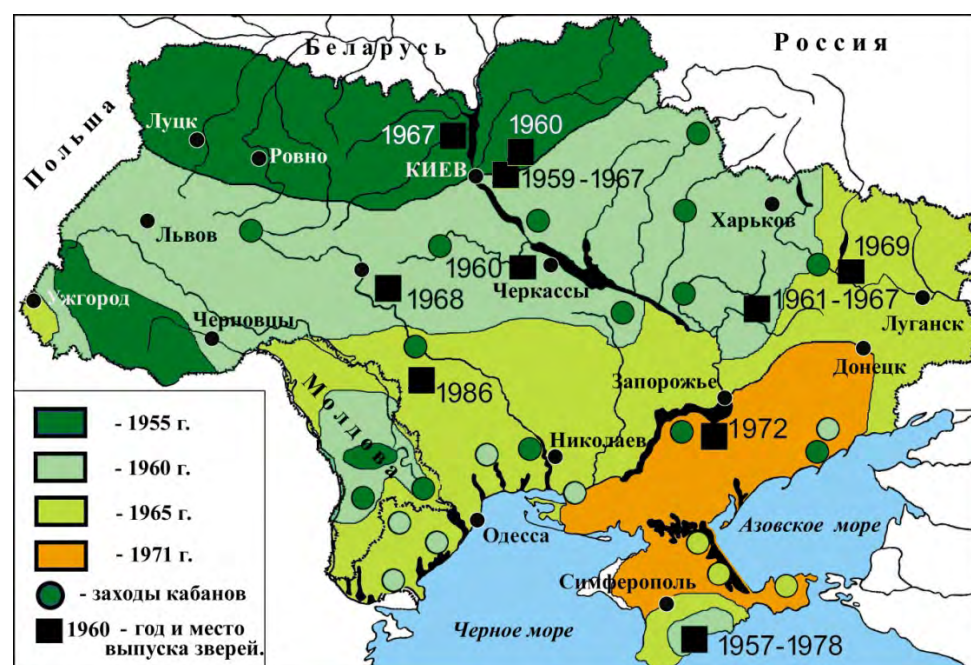


Рис. 3.24 Динамика ареала дикого кабана в Украине в XX ст.

Весьма значимыми для формирования юго-восточной части ареала кабана в Украине оказались реакклиматизационные мероприятия на Нижнем Дону, где этот зверь появился в 1966 г. В 1967 г. в пойме Северского Донца на территории Ростовской области также был отмечен заход 4-кабанов, которые потом ушли в Луганскую область (Фертиков, 1974). После выпуска на Азовском участке Ростовского ГЛОХ 74 особей (1970/71 гг.) из Нальчикского ГЛОХ за короткий срок удалось создать довольно крупную популяцию. Уже в 1973 г. численность кабана в Ростовской области превысила 900 особей (Казаков, Даликов, 1983), что способствовало выселению части зверей в Донбасс и созданию новых очагов обитания (Гречушкин и др., 1975). По данным наших респондентов, кабанов неоднократно встречали в Азовском море на расстоянии 20–30 км от берега, которые плыли от косы Длинная (РФ) в направлении г. Бердянск. Кроме того известно, что отдельные звери из Кубанских плавней периодически по льду заходили на косу Тузла и переплывали Керченский пролив. Они также очень отличаются от кабанов румынского и дальневосточного подвидов удлинённой и узкой чешуёй слёзной кости.

В Украинском Приазовье существенное влияние на формирование ареала оказывали представители разных группировок, что было обусловлено его окраинным положением и удалённостью от рефугиумов. Здесь наблюдается значительный полиморфизм животных по форме слезной кости, но ни разу не выявляли животных с типичными для уссурийского кабана фенами, хотя представителей этого подвида выпускали в разные годы на расстоянии 100–200 км от северной границы региона. В течение 1971–1975 гг. почти вся степная зона Украины была заселена кабаном: в последнюю очередь он проник в Чаплынский (1974 г.), Новотроицкий (1975 г.) и Каланчацкий (1976 г.) районы Херсонской области, а также в Красноперекопский район АР Крым (1975 г.).

Более 200 лет тому назад в дельте Дуная рыбаками из славянского племени липоване непреднамеренно был создан очаг обитания домашней свиньи в природе. Смешавшись с дикими кабаном, её потомки приобрели своеобразный облик, что существенно повлияло на генотип дикой формы в этом регионе (Майнхардт, 1983). По устному сообщению председателя Одесского областного совета УООР Жука С.К., в январе 1979 г. на территории Измаильского района в пойме Дуная было поймано 15–17 маленьких разномастных поросят, которых после передержки раздали людям. В том же году в дунайских плавнях охотники видели стадо из 13–14 особей, в котором лишь три имело облик дикого кабана, остальные были пятнистыми. В 1981 г. во время охоты здесь добыли чисто белую свинью. Нами в пойменном приграничном лесу 22–28 июня 2001 г. вблизи оз. Кугурлуй было зафиксировано наличие у трёх диких самок, соответственно: 5, 7 и 7 поросят, имеющих пёструю окраску волосяного покрова. Кроме того, в с. Новосельское Ренийского района у одной домашней свиноматки родилось 12, а у другой – 10 рыбых особей, что является следствием их спаривания с дикими кабаном во время выпаса в плавнях. И таких случаев в Придунавье множество. До сих пор, несмотря на селекционное изъятие, гибриды домашней и дикой форм кабана довольно часто встречаются на территории Измаильского, Килийского, Ренийского и несколько реже – Тарутинского районов Одесской области.

Во время формирования степных популяций кабана (1963–1977 гг.) расстояние между ближайшими очагами обитания составляла $41,6 \pm 3,28$ км (15,2–77,4 км). По мере освоения видом территории, оно стремительно сокращалось и в 1978–1992 гг. достигло минимального значения – $11,2 \pm 1,15$ км (3,1–24,3 км). Это стало следствием высоких темпов репродукции животного и незначительного использования его ресурсов охотниками и волком, поскольку популяции этого хищника находились в глубокой депрессии. Естественно, что внутри ареала существовали уголья, незаселённые кабаном. В частности, на территории Зачепиловского района (Харьковская обл.) последний появился лишь в 1970 г., в Хомутовской степи (Донецкая обл.) – в 1975 г., а в Устиновском районе (Кировоградская обл.) – в 1978 г., когда пространство вокруг них уже было освоено зверями.

При формировании южной части ареала кабана особенно заметное влияние на Левобережье создавали мигранты из Самарского леса и низовий Дона. На Правобережье выдающаяся роль принадлежала кабанам из Черного леса и государственного охотничьего хозяйства «Голоче» в Кировоградской области. В 90-годы XX ст. замет-

ным было проникновение животных из низовий Днепра в степной Крым и Приазовье. На юго-западе Южной Украины выдающуюся роль в формировании ареала сыграли карпатский и бессарабский очаги, мигранты из которых до сих пор периодически проникают в степные районы (Волох, 2002 б). Конечно, всегда существовали и менее заметные миграционные пути. По устным сведениям охотоведа Г.А. Бойка, в Херсонской и Николаевской областях в указанные годы часто наблюдались перемещения кабанов между Ингулецкими плавнями и низовьями Днепра, между Катериновским и Чёрным лесами, между Владимирским лесом и Базавлуцкими плавнями. Можно предположить, что в современных условиях, которые характеризуются как расселением большого числа животных, так и их интенсивным преследованием, возникли и другие миграционные направления.

Таким образом, за счет миграций зверей из разных регионов и как следствие интродукции, был восстановлен исторический ареал кабана и сформированы генетически полиморфные популяции вида. После распада СССР в Украине развился экономический и социальный кризис, который охватили все сферы жизни. Это способствовало появлению большого количества безработных людей и обнищанию населения, для части которого охота стала одним из средств выживания. Среди других последствий следует назвать: ухудшение криминогенной ситуации, низкую заработную плату работников охотничьих хозяйств, появление прослойки очень зажиточных граждан, часть из которых не очень чтит существующее законодательство. Это привело к невиданному доселе разгулу браконьерства, в результате которого исчезло много парцеллярных группировок и более, чем на 60% снизилась численность кабана во всей стране – от 59757 особей в 1992 г. до 36443 в 2000 г.

Наиболее сильно в те годы пострадали популяции кабана в степной зоне, где мало угодий, пригодных для его обитания. Однако это не повлияло на размер и очертание ареала, хотя и уменьшило его насыщенность животными. В 2002 г. расстояние между его известными очагами в степной зоне увеличилось до $51,3 \pm 3,61$ км (21,2–105,0 км). Несмотря на то, что к 1980 г. ареал кабана охватывал всю территорию Украины, работы по интродукции животных проводили и в последующие годы. В частности, в 90-годы XX ст. 20 зверей из Полтавской и Волынской областей выпустили в Голованевском ГЛОХ (Кировоградская обл.). В 1999–2002 гг. животных завозили в Полтавскую ($n = 31$), в 2002 г. – в Херсонскую ($n = 13$) и Днепропетровскую ($n = 2$), в 2003 г. – в Донецкую ($n = 20$) и Днепропетровскую ($n = 28$) области. Однако эти выпуски уже не имели существенного значения для формирования ареала.

В начале XXI ст. в Украине появилось много частных охотничьих хозяйств, большинство из которых стали затрачивать значительные средства на восстановление поголовья охотничьих животных и, в первую очередь, кабана. В настоящее время почти в каждой области страны имеется несколько питомников по разведению этого зверя. Однако, если в советское время интродуцировали только представителей диких форм, не считаясь с их генетическими особенностями, то новые хозяева стали расселять преимущественно кабанов «сложных кровей». В большинстве своём, это помеси диких и домашних животных (рис. 3.25), что в бли-

жайшем будущем грозит изменением генотипа многих популяций. Чаще всего для этой цели используют травоядных свиней мясной породы мангал, которая была выведена в процессе скрещивания дикого западноевропейского кабана с венгерской мангалицей. Само по себе это явление опасно тем, что указанные действия уменьшают сопротивляемость диких зверей по отношению к болезням. Между тем, в Украине неоднократно возникали значительные эпизоотии, распространение которых удалось предотвратить ценой очень больших усилий и значительных финансовых затрат. Другая опасность заключается в ухудшении трофейной ценности секачей, которая пока, что весьма высока (Woloch, 2002). Все эти ошибки, которые до сих пор полностью ликвидировать не удалось, уже имели место во многих европейских странах. Учитывая высокую плодовитость кабана и массовый характер явления в Украине, эти изменения могут произойти очень быстро.

Анализируя результаты исследований, можно утверждать, что расширение и восстановление ареалов копытных в Украине происходило благодаря взаимодействию многих факторов. Среди них наиболее важными были:

- совершенствование экологического и охотничьего законодательства;
- создание сети природоохранных территорий и охотничьих хозяйств;
- улучшение условий обитания животных в процессе создания большого количества лесных насаждений, а также увеличения площадей под кукурузой и озимыми культурами;
- интенсивная интродукция зверей с последующим внедрением комплекса биотехнических мероприятий;
- упорядочение использования охотничьих ресурсов путём использования специальных лицензий, ограничения сроков охоты, а также установления административной и уголовной ответственности за браконьерство;
- низкая численность волка в течение продолжительного времени как следствие постоянного и интенсивного контроля за его популяциями.



Рис. 3.25 Гибриды домашней и дикой формы кабана (Запорожская обл., Акимовский р-н, Шелюговское лесничество)

© Фото: Т. Матрухан /Т. Matrukhan

Зайцеобразные

Заяц-русак. Многие зайцеобразные ведут почти оседлый образ жизни. Во Франции, завезенные из-за границы русаки использовали территорию в 23-31 га, а средняя дистанция удаления от мест выпуска составляла $2,2 \pm 1,6$ км (Ricci, 1983). Радиус расселения у зайчат вообще был менее 1 км, у полувзрослых – $1,7 \pm 0,45$ км, а у взрослых – $1,9 \pm 0,6$ (самки) и $5,9 \pm 1,15$ км (самцы) (Périp, Cargnelutti, 1985). На территории Новой Зеландии, по результатам мечения и повторного отлова, было установлено, что самцы зайца-русака всех возрастов более подвижны, чем самки. Максимальные расстояния ухода первых за год, соответственно, составляли 1625 и 3150 м, а вторых – только 1250 м (Douglas, 1970). В Великобритании (Гэмпшир) средняя площадь участков обитания русака составила 38 (16-78) га (Tapper, Barnes, 1986). В Литве зимой зайцы чаще используют лесные биотопы, особенно при наличии глубокого снега. В конце зимы – начале весны они чаще посещают пастбища, посевы сельскохозяйственных культур и луга. Общая площадь жизненного пространства у русака в среднем составляет 106,8 (до 312) га, а основного участка обитания – всего 22,9-53,0 га. Длина же его суточного маршрута в открытых угодьях равна 4,07, а в закрытых (лесных) – всего 2,8 км (Белова, 1988).

Во время суровых зим раньше на юге Украины наблюдали миграцию зайцев, которые после сильных зимних бурь и снегопадов двигались большими табунами с северо-востока на юго-запад. Такие кочёвки наблюдались 2-3 раза в год, во время которых зверьки залегали на днёвку, образуя большие скопления (5-6 особей/1,0-1,5 га). Причём самцов в таких мигрирующих группах было значительно больше, чем самок. Иногда зайцы уходили по льду в Азовское море на 0,5 км от берега и дальше, где залегали на отдых в ледяных торосах (Костюченко, 1930). В своей замечательной книге о зайце-русаке А.М. Колосов и Н.Н. Бакеев (1947) приводят данные разных авторов о кочёвках зверьков, которые возникали в разных частях южной Украины после гололедицы, сильных снежных бурь и крепких морозов. Вследствие интенсивного перемещения зайцев зимой, в одних местах их численность сильно сокращалась, а в других увеличивалась. В 1923 г. возле Мариуполя появилось так много русаков, что отдельные охотники за ночь добывали по 100 зверьков, а некоторые – по 500! (Н. Неженцев). В то же время, одесские охотники отмечали, что зимой 1927 г. наблюдалась сильная откочёвка русаков в северо-западном направлении, которые собирались в группы по 15-20 особей (В. Зиминовский). Необычайно интенсивное перемещение зайцев было зафиксировано после сильного бурана в феврале 1928 г., когда снегом были засыпаны все здания и парки на территории имения «Аскания-Нова». После захода солнца, спасаясь от голодной смерти, тысячи зверьков за короткое время заполнили дворы и площадь населённого пункта (Б. Фортунатов). По сообщениям различных охотников, такая же перекочевка зайцев, стайками до 20 особей в каждой, имела место зимой 1928 г. во время морозной погоды с сильными северо-восточными ветрами в Мелитопольском районе Запорожской области, а также в других местах Приазовья.

Хотя заяц-русак, как биологический вид, сформировался в степной зоне, с развитием земледелия, по полевым ландшафтам он довольно быстро проник далеко на север в лесную зону. В 1871 г. русак был распространён на севере Европейской части СССР лишь до линии: Петербург-Казань, а на востоке – только до Уральских гор. Примерно за 100 лет (с 1825 по 1936 г.) он расширил свой ареал к северу и востоку на ~2 млн. кв. км (Груздев, 1974). Однако в 1950-1960 гг. его северная граница отступила на юг и сейчас заяц-русак стал весьма редким видом, скажем, в Южной Карелии и на севере Ленинградской области (Данилов, 2005).

После 20-годов произошло скачкообразное расселение зайца-русака на восток. В указанном направлении в течение XX ст. он продвинулся от Урала до Иртыша. Этому процессу способствовало освоение целинных земель в Южной Сибири и в Северном Казахстане, начатое ещё в XIX ст. В результате этого, на востоке бывшего СССР появилось много весьма пригодных для обитания этого зверька угодий в виде полей под озимыми культурами и угнетённых скотом пастбищ. В начале 30-годов, в результате нескольких, повторяющихся друг за другом малоснежных зим, произошло второе ещё более значительное расселение этого вида в разных направлениях, из которых наиболее эффективным оказалось восточное. В дальнейшем этот процесс замедлился и к 1966 г. почти полностью угас. Причиной прекращения экспансии зайца-русака на восток считают длительный морозный период и многоснежные зимы, которые стали препятствием для его эффективной репродукции на долготе Барабинской лесостепи в Сибири. На востоке климатические преграды усложнились образованием туманов – межвидовых гибридов русака с многочисленным беляком, которые являются стерильными (Груздев, 1974). Подобные сложности также возникли и при соприкосновении ареалов зайца-русака и толая в Казахстане, численность которых в местах совместного обитания, кроме того, низка вследствие межвидовой конкуренции (Фадеев, 1966).

Поскольку основными биотопами русака в XX ст. стали агроценозы, которые были созданы человеком практически во всех природных зонах, кроме тундры, именно с их появлением стали предприниматься попытки искусственного расселения русака в разных странах. В Европе наиболее успешной оказалась его интродукция в Швеции, которая была начата ещё в 1886 г. Благодаря нескольким выпускам, сравнительно за короткий срок заяц-русак заселил почти всю территорию страны, за исключением самых северных районов. Численность его возросла до 1950 г., после чего началось её неуклонное падение, как результат интенсификации сельскохозяйственного производства, урбанизации и развития транспортной инфраструктуры на фоне довольно суровых климатических условий (Frylestam, 1976).

Много усилий было затрачено на расселение русака и в Украине, целью которого было «освежение крови», т. е. улучшение генотипа, который до настоящего времени никем в стране не изучался. До 1968 г. в Полесье было выпущено 8280 особей, а в лесостепи – 631 (Павлов и др., 1974). В степной зоне наиболее активно зайцев расселяли в 1980-1986 гг, общая численность которых составила 2166 особей. Всего за годы Советской власти на территории 14 областей было расселено более 12 тыс. русаков. Однако, это нисколько не повлияло на ликвидацию депрессии популяций этого

вида в Украине (Крайнев, 1971), поскольку её главными причинами была высокая смертность зверьков от усилившегося влияния различных антропогенных факторов, а не инбридинг. В 1958-1960 г. в республику даже завозили зайца-русака из Польши ($n = 173$) и бывшей Чехословакии ($n = 488$), которых интродуцировали в Киевской, Черниговской и Донецкой областях.

Особенно непонятным сейчас кажется расселение зайца-русака в степной зоне (табл. 3.12), где численность и плотность населения этого зверька были тогда и являются сейчас наибольшими в стране. В частности, в 1960 г. около двух десятков зайцев отловили на п-ове Бирючий (Азово-Сивашское заповедно-охотничье хозяйство) и выпустили в степи заповедника «Аскания-Нова». В 1963 г. из ГОХ «Вознесенское» и «Катеринка» (Николаевская обл.) 158 особей перевезли в Днепропетровскую область и расселили в различных охотничьих хозяйствах УООР. В 1969 г. 182 чешских и словацких зайцев было интродуцировано на территории Велико-Анадольского лесничества, 54 – в Яруцком урочище и 129 – на территории Азовской лесной дачи в Донецкой области. И, конечно, вызывает полнейшее недоумение отлов зайцев в одних местах Николаевской (1963 г.), а также Запорожской (1992-1996 гг.) областей и выпуск их в других местах этих же административных территорий. Бывший начальник Главного охотничьего управления МСХ УССР Болденков С.В. (1973 а) отмечал ошибочность внутриареального расселения зайца-русака на территории Украины, в результате которого охотничьи хозяйства понесли огромные затраты, не получив никакой пользы. Кроме того, несколько тысяч зайцев было отловлено в Запорожской, Киевской, Николаевской и Херсонской областях для расселения в Казахстане, а также в России на территории Московской, Смоленской, Тульской, Рязанской и Ярославской областей, что также не дало ощутимых результатов.

Таблица 3.12

Данные о выпусках зайца-русака в степной зоне*			
Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>Донецкая область</i>			
1959	Волновашский, Красноармейский р-ны	365	Чехословакия
<i>Днепропетровская область</i>			
1963	Охот. хозяйства районных организаций УООР	158	Николаевская область
1967	Охот. хозяйства районных организаций УООР	68	Запорожская область
<i>Запорожская область</i>			
1992-1996	Охот. хозяйства районных организаций УООР	148	Запорожская область, ГОХ «Куйбышевское»
<i>Николаевская область</i>			
1964	Охот. хозяйства районных организаций УООР	68	ГОХ «Вознесенское»
<i>Херсонская область</i>			
1960	Чаплынский р-н, заповедник «Аскания-Нова»	18	Азово-Сиваш. ГЗОХ

*По: М.П. Павлов и др., (1974) с дополнениями автора

Зайца-русака также успешно интродуцировали на востоке России. В 1932 г. в Минусинской и Красноярской лесостепи было выпущено более 300 зверьков в

3-местах. Постепенно русак расселился на территории 30-районов, но численность его была небольшой: в 60-годах за сезон обычно один охотник добывал 1-3, редко – до 10 особей (Нумеров, Ким, 1965). В 1936-1961 гг. более 800 русаков было интродуцировано в Новосибирской области, в результате чего здесь возникло 3 популяции (Груздев, 1974). В некоторых местах этот вид достиг промысловой численности, преобладая над беляком. С 1949 г. на русака даже была начата охота, но с 1953 г. началось падение численности, причиной чего считают браконьерство (Фолитарек, Потапкина, 1969). Много русаков также было расселено в Иркутской, Читинской областях, а также в Хабаровском и Приморском краях (Павлов и др., 1974). Почти во всех местах выпусков, несмотря на суровые климатические условия, удалось сформировать устойчивые группировки вида, которые существуют до сих пор.

Особенно успешным оказалось искусственное расселение зайца-русака в 1888 г. в Аргентине, где он заселил полупустынные ландшафты и пампасы – своеобразные южноамериканские луга. В отличие от Европы, условия обитания в пампе характеризуются наличием круглогодичного зелёного калорийного корма, небольшим влиянием сельского хозяйства, в котором доминирует скотоводство (Dietrich, 1985). Поэтому аргентинские угодья во многом соответствуют биологическим требованиям русака, что вкупе с отсутствием трофических конкурентов и серьёзных хищников привело к успеху акции. Весьма крупные популяции этого зайца удалось сформировать и в Новой Зеландии, интродукция которого была начата в 1851 г. (Douglas, 1970).

Дикий кролик. Родиной этого зверька является Пиринейский полуостров, где он обитает в Испании и Португалии, а также – северо-запад Африки, где кролик является немногочисленным обитателем пустошей в Марокко и Алжире. Однако надо заметить, что в конце плиоцена он обитал во многих местах Европы, поскольку его палеозоологические останки были обнаружены в Германии, Франции, Бельгии и во всех южных странах.

Последующие естественные изменения климата и ландшафтов способствовали значительному сокращению ареала дикого кролика. Однако, учитывая высокое качество его мяса и меха, люди начали разводить этого плодovitого зверька в неволе и расселять на территории Европы ещё до нашей эры. Известно, что в Германии начало его domestikации относится к 1149 г., а первые случаи удачной интродукции – к 1176-1231 гг. Ещё в XV ст. дикого кролика впервые интродуцировали на Канарских, в 1235 г. – на Британских, в 1880 г. – на Фолклендских островах, а в 1835 г. – в Новой Зеландии и Австралии (Boback, 1970). Несмотря на огромный современный ареал, в 2008 г. Международным союзом охраны природы (IUCN) дикий кролик в местах аборигенного происхождения был признан уязвимым видом, которому угрожает исчезновение.

На территории Украины в начале XX ст. дикие кролики обитали в Одесской и Николаевской областях на побережье Куяльницкого, Тилигульского, Хаджибейского и в устье Бугского лиманов; по Днестру – до р. Кодыма и окрестностей г. Балта, а также в Радинском лесничестве (Браунер, 1923). Имеются сведе-

ния, что в 20-годы на побережье Черного моря от Овидиополя до Очакова был весьма многочисленен одичавший кролик (Аверин, 1923 а).

Характерными биотопами дикого кролика являются обрывистые террасы, степные балки, карстовые территории. Именно в таких местах он ещё недавно встречался под Одессой и в самом городе – в Аркадии, в районе Лузановки, а также на склонах Ниваховой горы. Наиболее крупная колония дикого кролика в Одесской области длительное время существовала на территории Краснопольского лесничества у с. Петровка и по балкам р. Тилигул (Березовский р-н). Этот зверёк был завезен сюда из Австрии ещё в дореволюционное время помещиком Курисом (рис. 2.36). После отлова в 1965-1966 гг. на территории Петровского заказника 702 кроликов для интродукции в другие районы, его численность стала неуклонно снижаться. В 1983 г. здесь, по ведомственным данным, обитало 150 особей, хотя обследовавшие эти места учёные считают, что эта величина была занижена в 5-6 раз. После суровой снежной и продолжительной зимы 1984/85 гг. численность кролика сильно сократилась и летом 1985 г. здесь было обнаружено лишь 4 жилых норы, а самих зверьков не удалось увидеть ни разу. Раньше весьма крупный очаг обитания дикого кролика в Украине располагался в Одесской области на побережье Хаджибейского лимана (ур. Холодная Балка, с. Каменное). Однако уже в 1985 г. в этих местах, а также в прилегающих к ним оврагах и балках были обнаружены следы деятельности лишь единичных зверьков (Архипчук, Груздев, 1986).



Рис. 3.26 Дикий кролик из Одесской области (2012 г.)

© Фото: В.Лобков / A. Lobkov

В Херсонской области в 30-годы XX ст. кролики встречались в Каховском, Херсонском, Снегиревском и Велико-Александровском районах. Они обитали даже на городском кладбище в Херсоне, но были выловлены местными жителями в голодные 1941-1945 годы (Гизенко, 1968). Поскольку эти зверьки обычно живут на весьма ограниченной территории и не способны к быстрой экспансии, большое число их колоний и значительная область обитания в Причерноморье безусловно были результатом искусственного расселения кроликов бывшими землевладельцами. Например, в Австрии за 5 месяцев самостоятельно ни один кролик не отошел от своей колонии дальше, чем на 50 м (Myers, Schneider, 1964).

Много лет в окрестностях Херсона в старых каменоломнях на правом склоне Верёвочной балки (1,5 га) процветала колония диких кроликов, которая была взята под охрану как памятник природы. Считается, что она была создана искусственно в 1894 г., после завоза помещиком Пиньковским 7 пар зверьков из Швейцарии (Кузнецов, 1930). Благодаря установлению охранного режима, эта колония просуществовала много десятилетий. С 1966 по 1979 гг. поголовье кроликов здесь выросло с 400-500 до 5 тыс.; по другим данным, в отдельные годы здесь обитало около 7,5 тыс. особей (Гизенко, Шевченко, 1973). С 1966 по 1979 гг. в балке для расселения в другие места Украины было отловлено 1548 зверьков. В дальнейшем угодья, где обитали дикие кролики, подверглись значительной трансформации. Поэтому в 1985 г. в Верёвочной балке осталось около 200, а в 2000-2009 гг. ~20-30 зверьков, которые обречены на вымирание.

В 1965-1976 гг. дикого кролика интродуцировали во многих охотничьих хозяйствах на территории 20 областей Украины (табл. 3.13). Главными очагами для получения племенного материала стал Березовский район (Краснопольское лес-во) в Одесской области и Верёвочная балка – в Херсонской. Часть зверьков была выращена в вольерах АН УССР, где делались попытки разведения диких кроликов херсонского происхождения. Несмотря на расселение громадного количества животных ($n = 11781$), лишь в некоторых местах удалось достичь кратковременного успеха. Дело в том, что украинские и российские зоологи преувеличивали экологические возможности теплолюбивого вида и были весьма оптимистичны в своих рекомендациях (Архипчук, Груздев, 1986; Гизенко, 1968; Гизенко, Шевченко, 1973). К тому же, это подпитывалось просьбами различных региональных властей, которые усматривали в интродукции дикого кролика резкое увеличение продуктивности охотничьих угодий.

Поэтому дикого кролика расселяли, как позже выяснилось, во многих совершенно неподходящих для его обитания местах северо-западной Украины с экстремальными климатическими условиями (Киевская, Ивано-Франковская, Тернопольская, Львовская и Волынская области). Не лучшим оказался выбор мест для интродукции и в других природных зонах страны, что закончилось полным провалом непродуманных акций и значительными финансовыми потерями. Кстати, попытки самостоятельного, неудачного и незаконного расселения дикого кролика имеют место и в наши дни...

В исконных местообитаниях дикие кролики обитают в районах с жарким и сухим летом, но с тёплой и влажной зимой. Такие климатические условия способствуют круглогодичной вегетации кормовых растений, их доступности, а также ограничивают развитие губительного для этих животных кокцидиоза. Например, в Южной Испании основными местами концентрации кроличьих колоний являются наиболее влажные участки у границ песчаных дюн, где имеются благоприятные условия для рытья глубоких нор (Roggers, Myers, 1979). В Южной Франции кролики обитают даже в болотистых местах (дельта Роны), однако при этом предпочитают селиться на дамбах и на территории разрушенных строений (Roggers, 1981).

Таблица 3.13

Данные о выпусках дикого кролика в южных областях Украины*

Годы выпуска	Места выпуска	Кол-во особей	Места отлова
<i>АР Крым</i>			
1961	Черноморский р-н, охот. хоз-во УООР	16	Одесская область
1963	Черноморский р-н, охот. хоз-во УООР	80	Херсонская область
1963	Евпаторийский р-н, Сакское охот. хоз-во УООР	19	Херсонская область
1965	Ленинский р-н, охот. хоз-во УООР	21	Вольеры АН УССР
1967	Ленинский р-н, охот. хоз-во УООР	20	Херсонская область
1968	Феодосийский р-н, охот. хоз-во УООР	26	Херсонская область
1968	Ленинский р-н, охот. хоз-во УООР	50	Херсонская область
1968	Керченское охот. хоз-во УООР	30	Херсонская область
1969	Керченское охот. хоз-во УООР	60	Херсонская область
1970	Феодосийский р-н, охот. хоз-во УООР	29	Херсонская область
1970	Феодосийский р-н, охот. хоз-во УООР	40	Херсонская область
1970	Евпаторийский р-н, Сакское охот. хоз-во УООР	50	Херсонская область
1970	Керченское охот. хоз-во УООР	60	Херсонская область
1971	Керченское охот. хоз-во УООР	32	Херсонская область
1972	Керченское охот. хоз-во УООР	34	Херсонская область
1972	Севастопольское охот. хоз-во УООР	20	Херсонская область
1972	Евпаторийский р-н, охот. хоз-во УООР	30	Херсонская область
<i>Одесская область</i>			
1949	Тилигульское охот. хоз-во ОдВО	14	Одесская область
1962	Приписное охот. хоз-во УООР	20	Одесская область
1966	Березовское охот. хоз-во УООР	170	Одесская область
<i>Николаевская область</i>			
1962	Вознесенское ГОХ	50	Херсонская область
1965	Баштанский р-н, ур. Христофоровка	50	Одесская область
1965	Баштанский р-н, ур. Марына Роща	50	Одесская область
<i>Запорожская область</i>			
1965	Васильевский р-н, охот. хоз-во УООР	200	Одесская область
1967	ОХ УООР, ур. «Дубовая Балка»	70	Херсонская область
1977	Запорожский р-н, охот. хоз-во УООР	25	АР Крым, Феодосий. р-н
1981	Запорожский р-н, Мало-Екатериинское ВОХ	27	Херсонская область
<i>Днепропетровская область</i>			
1965	Солонянский р-н, Калининское ОХ УООР	35	Вольеры АН УССР
1965	Солонянский р-н, Калининское ОХ УООР	50	Одесская область
1967	Солонянский р-н, Калининское ОХ УООР	100	Херсонская область
1968	Солонянский р-н, Калининское ОХ УООР	110	Херсонская область
<i>Луганская область</i>			
1976	Перевальский р-н, охот. хоз-во УООР	50	
1976	Зоринский р-н, охот. хоз-во УООР	50	АР Крым, Феодосий. р-н
1976	Славяносербский р-н, охот. хоз-во УООР	50	АР Крым, Феодосий. р-н
1976	Свердловский р-н, охот. хоз-во УООР	50	АР Крым, Феодосий. р-н
1976	Лутугинский р-н, охот. хоз-во УООР	20	АР Крым, Феодосий. р-н
<i>Донецкая область</i>			
1965	Старобешевский р-н, охот. хоз-во УООР	60	Одесская область
1965	Старобешевский р-н, охот. хоз-во УООР	41	Одесская область
1966	Володарский р-н, Фёдоровское ОХ УООР	51	Одесская область
<i>Херсонская область</i>			
1967	Гавриловское ГОХ	92	Херсонская область
1967	Велико-Александровский р-н, ОХ УООР	100	Херсонская область

*По: М.П. М.П. Павлов и др., (1974) с дополнениями и уточнениями автора

В Австралии наиболее успешной интродукция дикого кролика была в субтропических районах, где доминируют золотые пески (Pareer, Fullagar, 1986). Нигде в нашей стране таких экологических условий, как в Средиземноморье и в субтропической Австралии, нет. Поэтому даже в сравнительно теплом регионе, которым является Южная Украина, успех интродукции был кратковременным и локальным. Во многих местах кролики исчезли в течение 2-3 лет после выпуска. Наиболее результативной оказалась интродукция зверьков в прилегающих к Чёрному морю районах Крыма, где климатические условия являются наиболее подходящими для теплолюбивого вида. С 1966 по 1970 г. численность кроликов здесь составляла 4-5 тыс., а в 1975-1979 гг. достигла 20-25 тыс. особей. В некоторых местах был организован отстрел зверьков «на шкурку» и отлов для расселения. Наилучших успехов добились в Евпаторийском районе, где за 6 лет на площади 35 га было изъято более 6,5 тыс. зверьков (Архипчук, Груздев, 1986). Однако спустя несколько лет численность кролика повсеместно сократилась и многие его колонии исчезли. После завоза в 1976 г. более 200 кроликов в 5 районов Луганской области они быстро размножились, достигнув за 2,5 года численности около 600 особей. Однако после суровой зимы 1978/79 гг. их поголовье резко сократилось, а спустя несколько лет кролики и вовсе исчезли (устные данные Н.М. Наумова).

Несмотря на высокую смертность зверьков от естественных причин, повсеместно в Украине они были, в первую очередь, уничтожены браконьерами и охотниками. Во многих местах изъятие кроликов «на шкурку» и для расселения было неоправданно высоким, успешность которого определялось привязанностью зверьков к небольшой территории, лёгкостью добычи и дешевизной затрат (петли, капканы). Однако, в целом, на большей части страны экологические условия оказались неподходящими для создания крупных популяций указанного вида.

Закономерности изменения ареалов

Вследствие интенсивного использования лесных ресурсов, ещё 200 лет назад были трансформированы, а в ряде мест полностью уничтожены основные биотопы крупных млекопитающих на Среднедунайской и Среднерусской равнинах, на Нижнедунайской низменности, в Подолии и в других местах. Вместе с неконтролируемой охотой это привело к исчезновению равнинных популяций благородного оленя, европейской косули, дикого кабана, рыси и медведя. Правда, в речных долинах сохранились пойменные леса, которые соединяли лесные и лесостепные районы с окраинными южными степями. В течение длительного времени именно они являлись важными экологическими руслами, по которым лесные виды проникали далеко на юг. Однако в конце XIX ст. и в первой четверти XX ст. под влиянием интенсивной вырубki лесов и земледельческого освоения побережья больших рек, указанные миграционные коридоры были разрушены. Невозможность притока мигрантов, преследование животных, уничтожение основных биотопов обитания создали крайне рискованную ситуацию для всех

крупных охотничьих зверей. Южные границы их ареалов сместились в лесостепную и лесную зоны с небольшими остаточными очагами в некоторых местах. В целом, к началу XX ст. в Украине крупные млекопитающие уцелели лишь в Полесье, в Карпатах и в Крыму, которые, по сути, стали биогеографическими островами (Волох, 2004). Среди них наиболее значимым можно считать карпатский рефугиум, поскольку на его территории сохранились не только копытные, но и такие крупные хищники, как бурый медведь и рысь. В середине XX ст., благодаря охране, интродукции животных и упорядочению охоты, численность и плотность населения, в первую очередь, копытных в указанных очагах очень возросла. Это способствовало их естественному расселению, во время которого звери чаще всего использовали водно-болотные угодья и леса, расположенные в долинах больших рек. Их можно отнести к биотопным механизмам преодоления климатических рубежей во времени и пространстве. В сущности, пойменные леса вдоль Днестра были и являются сейчас важными миграционными коридорами для кабана, косули, волка, лесного кота и других видов, которые соединяют карпатские леса с причерноморскими степями. А, благодаря таким рекам, как Прут, Тиса и Сирет, которые относятся к бассейну Дуная, карпатские мигранты имеют возможность проникать в степную зону Украины кружным путем через Румынию и Молдову. Сказанное относится и к другим значительным рекам (Южный Буг, Днепр и Северский Донец), которые также имеют общее меридиональное направление и соединяют своими долинными интразональными ландшафтами северные лесные и южные степные районы. Это является важной предпосылкой для поддержания генетической структуры популяций без резкого преодоления животными среды с разными экологическими характеристиками. Существенное значение для расселения крупных охотничьих зверей, кроме пойменных биотопов, также имеют искусственные лесонасаждения, расположенные вдоль железных дорог. Большинство из них было создано после 1945 г. и сейчас представляет собой многопородные лесные угодья высокого качества. Все это обеспечило успешное восстановление ареалов, прежде всего, косули и кабана от Полесья и Карпатских гор до дельт Дуная, Днестра, Днепра и морского побережья включительно. При этом заселение новых территорий происходило в процессе постепенной естественной миграции млекопитающих в течение нескольких поколений (рис. 3.27).

На первый взгляд, важным центром для расселения копытных мог быть горный Крым. Но крымские леса, вследствие интенсивного земледельческого освоения прилегающей территории, оказались отделенными от материковых очагов благородного оленя, кабана, косули и других видов. Даже в годы расцвета группировок копытных в степной зоне, они не оказывали на их развитие какого-либо заметного влияния. По сути, сейчас горно-лесной Крым является изолятом с териофауной, которая сформировалась из местных видов и интродуцентов (Дулицкий, 2001). Существованию же карпатского очага угрожает большая опасность, поскольку: а) коммерческие интересы от эксплуатации древесины для многих людей реально превышают экологическую значимость и экономическую ценность диких млекопитающих;



Рис. 3.27 Речные долины как экологические русла для расселения крупных зверей

б) вырубка спелых и приспевающих лесов способствует снижению численности некоторых видов (лесной кот, рысь и бурый медведь);

в) замена лиственных лесов хвойными на большой площади уже привела к ухудшению условий обитания всех копытных, что в будущем значительно усилится.

Вообще все крупные звери в XX ст. лишились такого важного преимущества, как труднодоступность мест обитания и стали полностью зависеть от влияния антропогенных факторов. Несмотря на сравнительно большую площадь лесов в Украине, в течение последних 50 лет они очень изменились. Вместо значительных ареальных монолитов все леса превратились на островки, разделенные пространствами второстепенных биотопов, которые малопригодны для обитания копытных и крупных хищников. Несмотря на то, что между площадью островного биотопа и количеством обитающих видов существует положительная корреляция (Уилкоккс, 1983), эти территории в Южной Украине настолько малы, что указанные закономерности в отношении крупных охотничьих зверей незаметны. Вообще флуктуации ареалов охотничьих зверей стала поностью зависеть от влияния человека. В историческое время все известные сокращения их популяций приходились на периоды не природных, а социальных катаклизмов. Именно в смутные времена осуществлялась круглогодичная добыча животных любым способом, а также происходило интенсивное разрушение их биотопов вплоть до полного уничтожения.

Одним из самых традиционных обобщений в теории ареала является представление о закономерном изменении условий, которые способствуют распространению вида на определенной территории. Как правило, в центральной части ареала находится район с оптимальными условиями обитания, что определяет высокую и сравнительно стабильную численность организмов, далее от него находится зона средних условий с менее устойчивой численностью и на периферии ареала – зона пессимума, где вид встречается редко и имеет спорадичное распространение (Тимофеев-Рессовский и др., 1973; Грант, 1980). Южные районы Украины для некоторых охотничьих млекопитающих, особенно для копытных, являются окраинными частями ареалов, где мы выделяем оптимальные, второстепенные и временные биотопы (рис. 3.29). Для большинства наземных видов к оптимальным можно отнести леса и большие болота в поймах крупных рек, к второстепенным – плантации шелковицы, вино-

градники, все лесные полосы, сады, заросли гигрофитной растительности в поймах малых рек и т.п., к временным – агроценозы. К последним также можно отнести и мелиоративные каналы для ондатры, выдры и норки, большинство из которых высвобождается от воды на срок около 6 месяцев – с ноября по апрель включительно. Окраины и центральные части ареалов довольно существенно разнятся между собой по экологическим условиям, тем не менее, они связаны исторической и генетической природой обитания животных в одном монолите видового ареала. Поскольку биотический барьер нередко является более существенной преградой, чем абиотические условия, расселение лабильных видов становится более возможным при антропогенном нарушении ландшафтов, которое снижает устойчивость сообществ и их насыщенность видами (Кошкина, 1987).

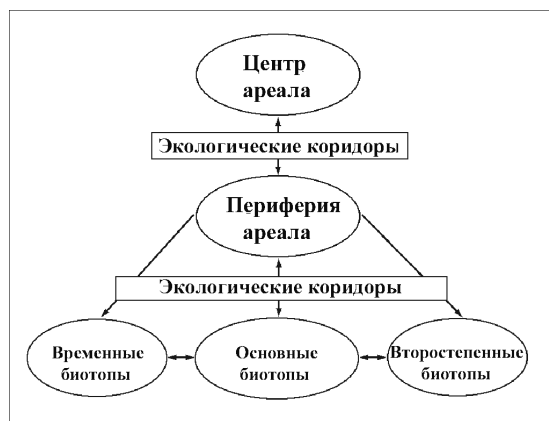


Рис. 3.28 Схема восстановления ареалов и формирования южных популяций некоторых копытных

пространств от рефугиумов в разные стороны, что, в конечном счёте, привело и формированию окраинных участков ареала (рис. 3.28). Обычно этот процесс захватывал и незначительные очаги обитания животных, которым удалось уцелеть в отдельных урочищах. Таким образом, в предыдущие периоды развития взаимоотношений человека и диких животных сокращение их популяций начиналось от периферии к центру ареала, а восстановление происходило в обратном направлении – от рефугиумов к окраинам. Эта закономерность ещё наблюдалась в XX ст., но её неестественность уже была заметной, поскольку формирование периферийных популяций и восстановление границ ареалов произошло лишь благодаря реализации охотниками специальных мероприятий. Среди них наибольшее значение имели:

а) охрана отдельных очагов обитания животных (создание заказников, заповедников, а также воспроизводственных участков на территории охотничьих хозяйств с полным запретом охоты на все виды дичи);

б) содействие определенным видам путем улучшения условий обитания и сокращение численности их трофических конкурентов и хищников;

в) интенсивное искусственное расселение большого количества животных.

Сейчас же, благодаря фрагментации основных биотопов и активного преследования животных, исчезновение стало угрожать им не только на периферии, но и в центре ареалов. При таких условиях самостоятельное восстановление ареальных границ и формирование новых популяций, прежде всего копытными, очень усложнилось, а для специализированных видов вообще стало невозможным. В течение XX ст. практически все сокращения ареалов и расселение большинства крупных зверей происходили и происходят, как результат влияния антропогенных факторов и определяются государственной политикой, уровнем развития экономики страны и культуры населения.

Накопленные за XX ст. материалы позволили установить амплитуды колебания видовых ареалов и обнаружить их наиболее устойчивые участки в Украине. Для крупных зверей ими оказались горные леса Карпат, Крыма и заболоченные районы Полесья, а для средних – ещё и поймы больших рек. В этих местах наблюдается:

1. оптимальное сочетание защитных, кормовых и других условий в течение продолжительного времени, которые в значительной степени отвечают биологическим потребностям животных;

2. большая площадь биотопов, пригодных для обитания различных животных.

В Южной Украине ежегодная пульсация качественных характеристик временных биотопов, менее частая – второстепенных, создает значительные колебательные движения в экосистемах. В этом регионе, где доминируют агроценозы, они происходят одновременно на значительной территории в процессе выполнения сельскохозяйственных работ. Последние имеют сезонный характер, обусловленный особенностями вегетации растений и технологией земледелия. Вследствие этого, после уборки урожая местообитания многих видов разрушаются, а после посева сельскохозяйственных культур – восстанавливаются. На фоне регулярной пульсации среды, это вызывает переселение большого количества животных в сжатые сроки и их накопление в оптимальных и во второстепенных биотопах. Хотя это явление длится уже более 100 лет, оно не привело к формированию у млекопитающих способности к упреждающим миграциям. Поэтому в группировках видов, которые отдают предпочтение агроценозам, во время разрушения среды наблюдается значительное увеличение смертности, что существенно снижает эффективность их репродукции.

Колебания численности животных также сопровождаются изменением их распределения в разных местах ареалов, но особенно интенсивно это происходит вблизи их границ, что проявляется в возникновении незаселённых участков и появлению небольших изолированных популяционных группировок. Относительно сплошная их заселенность восстанавливается в течение разного времени за счет размножения и расселения уцелевших особей. В области пульсирующих ареальных окраин этот процесс обычно имеет затяжной и скачкообразный характер.

Сравнение параметров распределения животных в границах одного таксона показало, что самцы и самки при расселении могут придерживаться разных стратегий. У копытных чаще всего отселяются молодые половозрелые самцы, которые проиграло брачные поединки или в районе обитания которых во время периода спаривания отсутствовали половозрелые самки. Это свойственно дикому кабану, а также всем видам оленей. Даже у предрасположенного к моногамии лося, самцы, которые остались без пары, мигрируют и, вдобавок, проявляют высокую агрессивность по отношению к людям, автомобилям и домашним млекопитающим.

Звери с высокой стадностью расселяются путём обособления групп, а с низкой – индивидуально или парами. Всё это связано с динамикой социальной и пространственной структуры, а также с генетикой популяций (Mc Cullough, 1985). Поэтому, взрослые самцы кабана чаще всего мигрируют поодиночке, молодые самцы – группами, а поросята – вместе с самками. Самцы ланей, косуль, лосей, благородных и пятнистых оленей обычно расселяются в составе однополых групп, которые могут состоять из разного количества животных как молодого, так и старшего возраста, или одиночно. Теоретически их дальнейшая эволюционная судьба на границе видовых ареалов (рис. 3.29) складывается двояко: либо они находят самок и вместе с ними создают новые популяционные группы, либо они погибают от различных причин.

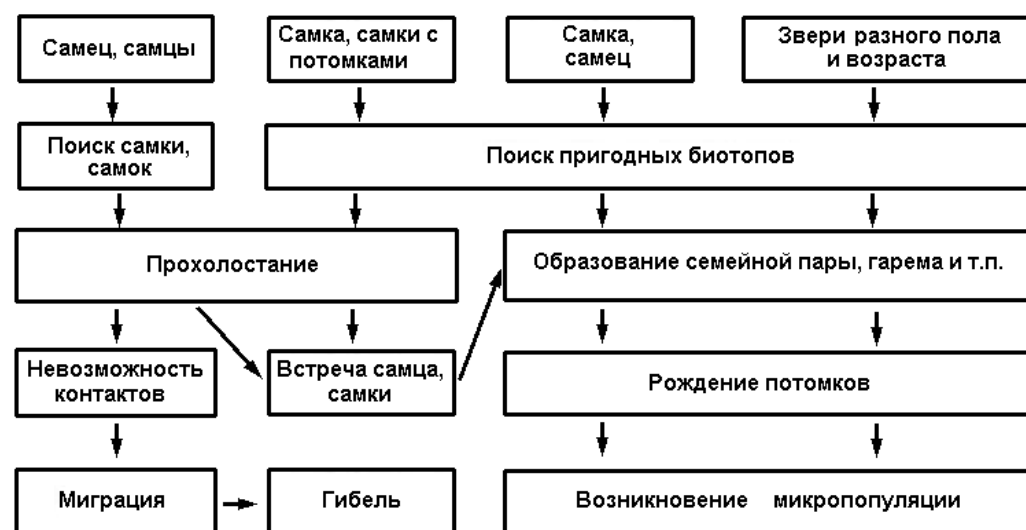


Рис. 3.29 Популяционная судьба мигрантов на границах ареала

Надо сказать, что стратегия самок и самцов у многих охотничьих зверей, за исключением явных моногамов (бобр, байбак) принципиально отличается между собой. Самцы, большей частью, перемещаются в поисках самок, самки же при расселении заняты поисками пригодных биотопов. Поэтому возникновение окраинных южных

популяций, формирование их пространственной, возрастной и половой структуры, а также периферийных участков ареала тесно связаны между собой. В случае встречи самцов с самками в период эструса последних даже за пределами основных биотопов, они мигрируют вместе. Вообще в скорости расселения и освоении новых биотопов плодовитые полиэстричные звери имеют больший перевес над моноэстричными и малоплодными видами (Волох, 2004). В условиях интенсивного браконьерства, группировки малоплодных крупных млекопитающих сохраняются на периферии видовых ареалов лишь в пределах природоохранных территорий и некоторых охотничьих хозяйств. Реальный шанс к дальнейшему существованию сохраняют небольшие, не очень заметные, но мобильные звери. Такими являются хищники (выдра, шакал, каменная и лесная куницы), которые оставляют мало следов своей деятельности, а потом уже – другие виды.

Всегда менее удачливыми были кролики, сурки и бобры, основными жилищами которых в течение года являются преимущественно норы. Многолетняя привязанность их к одной территории делает их особенно уязвимыми как со стороны охотников, так и хищников. В случае незначительного увеличения спроса на их мясо, жир и особенно на мех, что определяется довольно изменчивой модой, большинство группировок этих животных подвергалось и будет подвергаться интенсивному охотничьему прессу.

Таким образом, обобщая выше сказанное, в формировании южных популяций и пульсации границ ареалов большинства охотничьих зверей наблюдаются такие закономерности:

- на данном этапе развития нашего общества динамика ареалов происходит благодаря влиянию на ресурсы животных не природных, а преимущественно антропогенных факторов;
- восстановление и формирование популяций происходит только при наличии биотопов, которые соответствуют биологическим требованиям определённых видов;
- пригодные биотопы могут находиться на очень большом расстоянии от уцелевших очагов обитания определенных зверей, однако их количество, расположение и площадь определяют успешность формирования окраинных популяций;
- сокращение ареалов происходит вследствие уничтожения животных и их биотопов по направлению от периферии к рефугиумам, а восстановление – наоборот;
- расселение крупных зверей, образование их группировок и длительное обитание на периферии ареалов сейчас возможны лишь при условии строгой охраны и ограниченного использования ресурсов;
- в большинстве случаев при расселении самцы и самки придерживаются разной стратегии – у первых преобладает поиск самок, последние заняты поисками пригодных биотопов;
- перемещению животных, кроме явлений биологического характера, способствует сезонная пульсация защитных и кормовых качеств второстепенных биотопов, которые связаны с технологическими процессами в агросистемах;

- в XX ст. значительные очаги обитания крупных охотничьих зверей, такие как леса горного Крыма, Полесья и Карпат, в XX ст. утратили свое бывшее экологическое преимущество вследствие сильной их фрагментации и дотупности многих мест;
- на формирование популяций охотничьих зверей и расширение их ареалов существенно повлияла интродукция большого количества особей аборигенных и чужоземных видов в течение короткого времени.

В настоящее время из охотничьих зверей, которые процветают и расширяют ареал, первоочередной успех имеют не только плодовые фитофаги (ондатра, белка), заселившие соответствующие биотопы с достаточным количеством пищевых и других ресурсов, но и некоторые виды хищных (американская норка, выдра, лесная куница, барсук, шакал). Лимитирующим фактором для многих из них в XX ст. была и остаётся сейчас интенсивная охота, которая, кроме экономической целесообразности, требует определённой квалификации и опыта. К счастью, обычно этого как раз и не достаёт охотникам в новых областях обитания животных. Вообще появление новых зверей для большинства людей длительное время остаётся неизвестным, что даёт возможность животным освоить пригодные угоды и увеличить численность. Вследствие этого происходит их накопление в оптимальных биотопах, что приводит к дальнейшему расширению или восстановлению ареала.

ГЛАВА 4

БИОТОПЫ, УБЕЖИЩА И СООРУЖЕНИЯ ЗВЕРЕЙ

Длительное существование популяций диких животных предполагает наличие соответствующих их требованиям биотопов, успешную репродукцию и выживание потомков. В современных условиях не менее важным является приобретение животными навыков, позволяющих обитать им в динамичных агроценозах, в искусственных лесах, в населённых пунктах, на берегах водохранилищ и оросительных каналов, а также в других местах, созданных человеком или подвергающихся его интенсивному влиянию.

Состояние популяций во многом определяется как наличием биотопов, пригодных для обитания определённых видов, так и их величиной. Поскольку в степной зоне Украине доминируют пахотные земли, площадь прочих территорий очень мала. Среди них особенную важность для большинства копытных, хищных зверей и некоторых специализированных грызунов (бобр, ондатра, нутрия) имеют водно-болотные и лесные угоды и лишь для некоторых (заяц-русак, степной хорь, перевязка, ласка) – степные и луговые.

Несмотря на значительную экологическую валентность многих охотничьих зверей, устойчивость их популяций на юге Украины очень ограничена. Это, прежде всего, относится к хорошо заметным крупным копытным (косуля, лось, лань, муфлон, олень и кабан). Они способны жить в ограниченном количестве биотопов, а их существование целиком зависит от использования животных ресурсов человеком, а также – от влияния последнего на среду.

Очень чувствительными оказались группировки горностая, европейской норки, лесного и степного хорьков, перевязки и лесного кота, которые в Украине, в отличие от других зверей, никогда не подвергались ощутимому влиянию охоты. В большей мере представители этих видов страдают от сокращения площади основных биотопов и ухудшения их качества, вследствие чего животные вынуждены обитать в нехарактерных угодах. В таких условиях, из-за значительной дисперсии особей, усложняется встреча особей противоположного пола, повышается уровень смертности, что также отрицательно влияет на динамику численности и поддержание оптимальной популяционной структуры.

Отдельно следует заметить, что при изменении условий существования, вызванного интродукцией большого количества охотничьих зверей и их самостоятельным проникновением на территорию Южной Украины, виды выбирали биотопы, которые максимально соответствовали их биологическим характери-

стикам. Для большинства иммигрантов существенное значение имели интразональные ландшафты, использование которых смягчило отрицательное влияние антропогенных факторов. Вместе с тем, типичные представители аборигенной степной фауны утратили значительные площади основных биотопов и сейчас вынуждены обитать в трансформированных угодьях. Это привело к потере их популяциями экологической устойчивости, а также стало причиной сокращения численности и ареалов. Лишь немногие аборигенные виды (заяц-русак, лисица, волк, ласка) не утратили способности к обитанию в измененной среде, избирая для проживания в определенные фазы биологического цикла агроценозы. К такому же относится каменная куница, которая среди всех диких хищных зверей вообще стала доминирующим видом в населенных пунктах.

Грызуны

Бобр. Этот грызун может обитать в самых различных водных угодьях, которые отвечают его потребностям в кормах, имеют благоприятный гидрологический режим и условия для устройства жилищ. На южной границе естественного ареала мы выделили 7 типов биотопов (табл. 4.1), которые различаются между собой по экологическим характеристикам (Волох, 1979). Здесь наиболее важными для бобров являются острова и заливы на больших реках, а также – старицы и пойменные озёра на всех типах водоёмов. В лесостепной зоне в таких местах было учтено 65 % поселений, а в степной – 78,3 %. Например, в Днепропетровской области более 90 % их было обнаружено на берегах пойменных озёр и соединяющих их ериков (Антонец, Окулова, 2014). Часть поселений в лесостепи (около 5 %) расположено на сплавинах, которые опускаются и поднимаются вместе с водой, что положительно сказывается на выживаемости зверей. Однако их площадь невелика, поскольку здесь очень мало настоящих обширных болот. Угодья этого типа более характерны для Полесья.

Таблица 4.1

Распределение бобровых поселений на южной граница ареала в 1979-2011 гг.

№ п/п	Биотопы	Лесостепная зона		Степная зона	
		Абс.	%	Абс.	%
1.	Заливы и старицы на больших реках	110	35,6	12	17,4
2.	Озёра, лиманы	91	29,4	42	60,9
3.	Пруды	3	0,9	–	–
4.	Болота	8	2,6	2	2,9
5.	Торфяные карьеры	11	3,6	3	4,3
6.	Русла средних рек	54	17,5	–	–
7.	Русла малых рек, мелиоративные каналы	32	10,4	10	14,5
Всего:		309	100,0	69	100,0

Весьма благоприятными для обитания бобров везде являются русла средних по размерам рек. В бассейне Днепра это: Ворскла, Псёл, Рось, Сула, Супой, Ольшанка, а в бассейне Северского Донца – Айдар, Деркул, Евсуг и их некоторые притоки. При сравнительно небольшой глубине русла они имеют обрывистые берега, окаймлённые посадками из различных видов ив и тополей, что делает эти места удобными для устройства нор. Однако в последние годы здесь наблюдается значительная деградация бобровых поселений. Причиной этого является почти полное уничтожение древесно-кустарниковой растительности, обмеление русел, а в степной зоне – частое пересыхание водоёмов и слабое развитие гидрологической сети вообще.

По экологическим условиям очень похожими на малые реки являются мелиоративные каналы, построенные для осушения заболоченных земель. Они являются весьма распространёнными в лесостепной зоне (рр. Золотоношка, Трубеж, Россава, Супой, Ирдынка и др.) и, особенно, – в Полесье. Однако в таких местах звери чаще, чем где-либо, испытывают нехватку основных кормов, поскольку технология осушения предусматривает уничтожение деревьев, кустарников и превращение бывших болот в луга.

При выборе биотопа весьма важными характеристиками для бобров являются: наличие древесно-кустарниковых кормов и возможность устройства жилища. Наиболее распространёнными из последних в Украине и в других странах являются норы. Их строение впервые в нашей стране изучил Н. Фененко (1915) на оз. Святое возле Кременчуга. В своей работе он привёл схему горизонтального разреза кормовой норы с гнездовой камерой посередине, а также вертикальный основной норы с 3-камерами, несколькими ответвлениями и вентиляционными ходами.

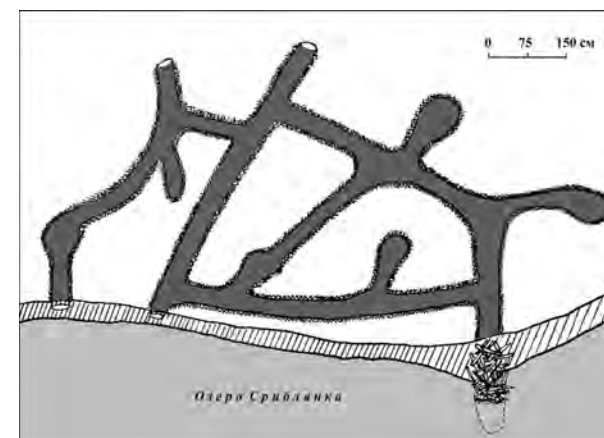


Рис. 4.1 Устройство бобровой норы
(р. Рось, Черкасская обл., 1976 г.)

Первое жилище имело в длину 4,45 м, второе – 15,15 м. Наши исследования показали, что по своему устройству современные норы ничем не отличаются от описанных ранее, а также от таковых из других частей ареала (рис. 4.1). В бассейне Среднего Днепра, в местах с большой амплитудой гидрологического уровня, они часто имеют несколько входов, расположенных на разной высоте.

Основной вход животные могут прикрывать плотно уложенными ветками, которые образуют «козырёк». В различные периоды жизни бобры пользуются как подводными, так и надводными входами. В центре бобровых поселений и особенно на их окраинах можно встретить кормовые норы и норы-убежища, которые представляют

собой туннели длиной 3-6 м с колбообразным расширением, обычно расположенным ближе к выходу на сушу. В местах, где зверьки обитают много лет, можно насчитать десятки старых нор, которые часто используются другими животными. Наиболее часто в них обитают: американская норка, выдра, лисица и енотовидная собака, хотя мы регистрировали пребывание в бобровых норах лесного хорька, ласки, горностая и каменной куницы. В болотистой местности, где низкие берега не позволяют располо-



Рис. 4.2 Бобровая хатка на осушенном болоте (2009 г.)

© Фото: А. Волох / А. Volokh

жих местах формируются, так называемые, «полухатки», которые с годами бобры достраивают вверх и в длину.

Все бобры, которые обитают в пойме Днепра ниже плотин ГЭС, очень зависят от гидрологического уровня, амплитуда колебаний которого в течение года может достигать 1-5 м. Эта динамика определяется особенностями работы гидроэлектростанций, которые в многоводные периоды сбрасывают избыток воды, а в маловодные расходуют её лишь для производства электроэнергии. В апреле-мае, когда в Киевское, Каневское, Кременчугское, Днепродзержинское водохранилища из верховий Днепра поступает много воды, вследствие чего на длительный срок затапливаются мелководья и создаётся значительный подпор на притоках, зверьки переселяются в резервные поселения. Как правило, они расположены в заливах, ериках и небольших озёрах с высокими берегами, в которых имеются вырытые в предыдущие годы норы или построены хатки. В этих местах зверьки выводят молодняк и обитают до наступления меженного периода, который длится 7-8 месяцев.

В июле, а в некоторые годы – в августе, бобры переселяются в жилища, которые они покинули весной. Благодаря такому приспособлению, которое мы условно назвали «хатка + нора» или «нора + нора» (рис. 4.3), зверьки успешно преодолевают неблагоприятные экологические условия. Причиной последних могут быть как антропогенные, так и природные факторы, например, половодья, вы-

званные резким таянием снега или обильными дождями. В районе наших исследований функционирование таких жилищных систем было обнаружено как в зоне влияния гидроэлектростанций, так и на некоторых озёрах, где оно отсутствует.

В целом, на исследованных водоёмах большая часть бобров (76,3 % семей) обитало в норах, намного меньше (6,9 %) – в хатках, и довольно много (16,8 %) в течение года были вынуждены попеременно использовать различные жилища. Это свидетельствует о высокой этологической адаптации европейского бобра к колебаниям гидрологического режима, что позволяет этому виду выживать в условиях значительной динамики и других факторов.

Среди всех охотничьих зверей мира бобры обладают наиболее выдающимися строительными способностями. Это даёт им возможность приспосабливать биотопы для своих нужд и улучшать условия существования во время различных катаклизмов. Одним из наиболее замечательных сооружений, которые создают эти зверьки, являются плотины. В большинстве случаев бобры строят

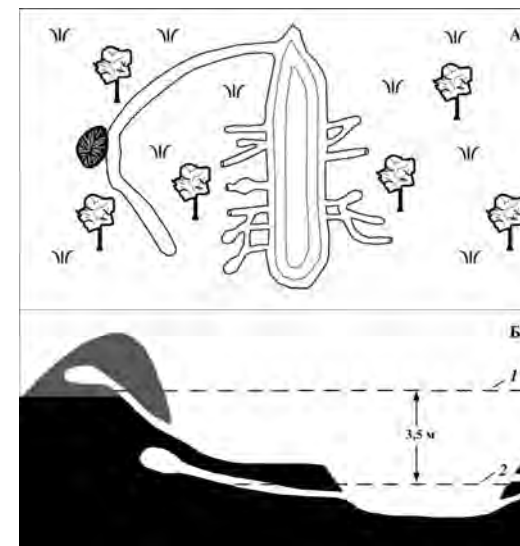


Рис. 4.3 Схема системы «хатка + нора» в зоне влияния Кременчугской ГЭС:
А – вид сверху; Б – вид сбоку;
1 – летний, 2 – зимний уровни воды

их в наиболее узких местах речного русла для удержания ниспадающего водного уровня. Поэтому на больших реках плотины практически не встречаются. По данным разных исследователей (Дьяков, 1975; Лавров, 1981) размеры плотин, сооружаемых европейскими бобрами, невелики и обычно составляют 1,5-15,0 м в длину. Крайне редко можно встретить значительно большие строения, например, в Белоруссии одна плотина достигала в длину 150 м, а в Воронежском заповеднике – 120 м. Высота последней превышала 1 м, а ширина – 80 см (Огнев, 1947). В районе наших исследований плотины также имели небольшие размеры (табл. 4.2). Самая большая плотина была построена бобрами в 2002 г. в истоках р. Каменка (бассейн р. Деркула). В 2010 г., по устным данным В.И. Тугарева, её длина превышала 12 м, а подъём уровня воды – 2,5 м. Однако в большинстве своём они обеспечивали подъём уровня на 0,2-0,4 м, чего вполне хватало, чтобы входы в бобровые норы находились под водой. Причём в Черкасской области в зоне влияния гидроэлектростанций их создание и ремонт было приурочено на конец зимы или начало весны, тогда как в Луганской – на период летней межени. Небольшие размеры плотин характерны и для других европейских популяций. В частности, в бассейне Эльбы в округе Галле (ФРГ) их длина составляла 5,1-6,1 м, однако ши-

рина основания некоторых достигала ~4 м! (Волох и др., 1987). Самые большие плотины строят канадские бобры (*C. canadensis*), длина которых превышает 100 м, а максимум составляет 652 м при ширине у основания 7 м и высоте 4,3 м (цит. по: Огнев, 1947).

Во время летней межени, когда многие реки и озёра очень мелеют, бобры вынуждены переселяться в другие места, рыть новые норы и углублять водоёмы для пополнения их водой. Весьма замечательными сооружениями этих грызунов являются каналы, длина которых в местах наших исследований составляла 3-154; ширина – 0,3-1,0 и глубина – 0,2-0,5 м.

Таблица 4.2

Размеры бобровых плотин в лесостепной и степной зонах

Область	Река	Длина. м	Ширина. м		Высота. м	
			основания	гребня	плотины	подъёма воды
Черкас- ская	Золотоношка	3,6	0,4	0,2	0,4	0,3
	Ольшанка	1,7	0,4	0,3	0,6	0,4
		9,7	0,5	0,4	0,4	0,2
		8,0	1,0	0,4	0,4	0,3
	Ореховка	3,0	0,9	0,5	1,0	0,4
Луган- ская*	Ирдынка	3,0	1,2	0,5	1,0	0,4
	Евсуг	9,2	2,7	0,5	1,5	1,4
		3,1	1,1	0,3	0,8	0,4
	Деркул	3,0	1,5	0,5	1,5	1,0
	Каменка	12,1	2,1	0,3	2,9	2,6

*В истоках р. Деркул (Марковский р-н) в 2009 г. было ещё 7 плотин длиной 2-3 м, которые исследовать не удалось

Несмотря на значительные колебания гидрологического уровня на водоёмах степной зоны, обусловленные влиянием как антропогенных, так и природных абиотических факторов, а также повсеместной деградацией прибрежных древесно-кустарниковых насаждений, европейский бобр сумел приспособиться к этим пессимальным экологическим условиям.

Ондатра. После расселения в водоёмах Украины этот грызун продемонстрировал высокую способность к преодолению различных преград и за короткое время освоил практически все водные биотопы. В целом, наибольшее количество ондатровых поселений в годы наших исследований располагалось в пойменных озёрах, на многочисленных лиманах и на малых речках (табл. 4.3). На юге страны во многих местах последние перегорожены преимущественно земляными дамбами, что ослабило или вовсе остановило речной сток. Поэтому, хотя при анализе биотопического распределения ондатры эти водоёмы рассматриваются как реки, они по сути являются прудами. Для этих водоёмов характерен бордюрный тип зарастания водной растительностью и незначительные колебания гидрологического уровня с летней меженью.

Сравнительно мало зверьков обитает в ирригационных каналах, большинство которых специально высвобождают от воды на осенне-зимний период. Поэтому в таких водоёмах иногда появляются расселяющиеся особи, а в некоторых магистральных каналах, которые обводнены постоянно, можно обнаружить небольшие ондатровые поселения. Несмотря на значительную протяженность этих водоёмов, в большинстве своём они имеют очень бедную кормовую базу, что не позволяет зверькам использовать их в качестве основных биотопов. Лишь в Придунавье и в Присивашье, где в каналах сформировалась обильная гидрофильная растительность, они имеют важное значение для обитания этого грызуна.

Значительно лучше ондатрой заселены осушительные каналы, которые в степной зоне встречаются преимущественно в дельтах больших рек. Например, в пойме р. Дуная они в большинстве своём приурочены к отгороженным дамбами участкам, которые называют польдерами. На одном из таких (польдер оз. Кугурлуй у с. Новосельское Ренийского р-на Одесской обл.) в 2001 г. при обследованных 18 каналов пребывание ондатры было установлено в 13 (72,2 %), а плотность населения составила 1,2 семьи/1 км. В низовьях Днестра, где было осушено более 15 тыс. га плавней, в дренажных каналах сначала возникло небольшое количество ондатровых поселений, но потом они повсеместно исчезли (Русев, 1986).

Таблица 4.3

Биотопическое распределение поселений ондатры в 1985-2011 гг.

№ п/п	Биотопы	Водоёмы в					Количество	
		Придунавье (n = 1142)	Приднестровье (n = 206)	Приднепровье (n = 792)	Приазовье (n = 926)	Присивашье (n = 545)	Абс.	%
1.	Заливы и старицы больших рек	5,6	11,9	38,6	–	–	395	10,9
2.	Озёра, лиманы	77,4	58,5	14,0	9,2	69,4	1579	43,7
3.	Пруды	1,1	16,6	12,2	33,8	14,5	533	14,8
4.	Болота	8,8	2,8	2,9	–	4,2	153	4,2
5.	Русла и старицы средних рек	–	–	11,2	22,4	–	89	2,5
6.	Русла и старицы малых рек	–	6,1	19,6	33,4	7,2	724	20,1
7.	Оросительные каналы	5,4	0,9	1,5	1,2	4,7	112	3,1
8.	Осушительные каналы	10,5	3,2	–	–	–	26	0,7
Всего:		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	3611	100,0

Довольно много ондатровых семей было учтено на берегах прудов (около 15 %), которые расположены в балках с малыми постоянными или временными водотоками, а также в поймах всех больших рек. В последнем случае пруды используют для выращивания мальков или товарной рыбы. Только в низовье Днестра их площадь до недавнего времени составляла 1500 га, а протяженность дамб, в которых охотно поселяется ондатра, – около 100 км (Русев, 1988). Такие пруды

являются некомфортными для зверька угодьями, поскольку при вылове рыбы из них спускают, по возможности, всю воду или сильно снижают её уровень.

Со времен начала интродукции ондатры в стране, её основные биотопы претерпели значительные изменения, что повлияло на пространственное распределение зверьков. Много водно-болотных угодий было осушено, и это привело к сокращению площади пригодных для обитания этого грызуна территорий а так же к локальному сокращению его численности. Но наиболее существенные изменения произошли в местах строительства гидроэлектростанций на Днестре, в результате чего были уничтожены лучшие биотопы ондатры. Под водой Каховского водохранилища (1953-1955 гг.) оказались Конские и Базавлукские плавни, где существовала самая крупная популяция вида в стране. Подобное наблюдалось на всех реках Украины, сток которых зарегулировали плотинами ГЭС.

Однако антропогенная трансформация речных пойм и гидростроительство в некоторых местах оказала и положительное влияние на популяции ондатры. После создания Дунай-Днестровской оросительной системы, в местах сброса воды в Дунай образовались мелководные Стенцовско-Жебриянские плавни. Они оказались весьма пригодными для обитания указанного грызуна, который полностью заселил новые водоёмы. В 2000 г., используя данные аэрофотосъёмки и результаты полевых работ, нами было установлено, что в тростниково-займищных угодьях (52,6 кв. км) имелось 329 ондатровых поселений, в которых обитало ~2700 зверьков. Кроме того, довольно много семей ($n = 179$) было учтено в различных каналах (Дунай-Сасык, Лаптыш и др.), длина которых составила 39,8 км. В этих местах обитало ~1500 особей при плотности 4,5 поселения или 37,7 особей/1 км русла. Значительное влияние сбросы воды из ирригационных систем оказали на восточную часть оз. Сиваш. В течение короткого времени здесь образовались тростниковые заросли, площадь которых сейчас составляет около 80 кв. км. Новые угодья оказались весьма подходящими для ондатры, которая сформировала в этих местах крупную популяцию. Причем зверьки на Сиваше обитают лишь в местах, где вода имеет низкую солёность – в пределах 3-6 ‰.

Это касается и других водоёмов Украинского Приазовья. Сейчас ондатра заселила многие каналы Северо-Крымской и Каховской оросительных систем. В январе 2011 г. на канале Р5 в Ивановском районе Херсонской области, по данным Ю.А. Андрищенко, в отдельных местах видели до 5 зверьков, которые держались разрозненно на закрайках льда и питались водной растительностью (рис. 4.4).

В современных условиях на больших реках наиболее благоприятные условия для обитания ондатры сложились в верховьях крупных водохранилищ, в заливах и на островах, где имеются внутренние водоёмы. Здесь больше всего её поселений встречается в бордюрных зарослях тростника и рогоза. Например, на Каховском водохранилище наибольший очаг этого вида охватывает острова Большие Кучугуры и плавни Беленько-Разумовской гряды возле г. Запорожье. Небольшие очаги ондатры расположены на левом берегу между с. Ивановка и г. Энергодар, в Рогачинском заливе и на Белозерском лимане, а также на правом – в низовьях рр. Томаковка и Базавлук. Вообще-то ондатра обитает во всех заливах Днестра и в речках, которые в него впадают, но её группировки здесь незначи-

тельны. Довольно большая популяция этого вида сформировалась в низовье Днестра, границы которой простираются от Каховской ГЭС до Днепропетровского лимана. Здесь основными биотопами зверька являются пойменные озёра, заливы и протоки, площадь которых составляет ~ 20 тыс. га (Гізенко, 1966).



Рис. 4.4 Ондатра на льду оросительного канала (Херсонская обл., Ивановский р-н, 17.01.2011)

© Фото: В. Попенко / V. Popenko

В Днепропетровской области, по данным В.Л. Булахова и М.И. Куренной (1976), основные поселения ондатры были обнаружены в пойменные озёрах крупных и средних рек, в руслах, озёрах и старицах малых рек, а также на мелководных участках днепровских водохранилищ (Днепродзержинское, озеро им. Ленина). На территории Днепропетровско-Орельского заповедника она населяет пойменные водоёмы, ерики и протоки (Антонец, Окулова, 2014). На малых реках днепровского региона сформировалось несколько типов пространственной структуры поселений этого грызуна. На руслах отмечается мозаичное распределение, в старицах

и постоянных пойменных озёрах – диффузное, во временных – циклическое (Мясоедова и др., 1988).

В дельте Днестра, где в 80-годах площадь биотопов, пригодных для обитания ондатры, составляла 22 тыс. га, наиболее благоприятные местообитания сосредоточены в средней части поймы. Здесь наблюдаются наименьшие амплитуды колебаний гидрологического уровня при максимуме паводков 1,6 м. Плотность поселений в этих местах раньше составляла 1/1 кв. км, тогда как на русле Днестра и его притоков – 0,2 хаток/1 кв. км и 0,4 нор/1 км береговой линии (Русев, 1986).

В других местах ареала ондатра использует нехарактерные для юга водоёмы. Например, в Северной Швеции, кроме рек, её типичными биотопами являются: морское побережье, а также озёра ледникового и термокарстового происхождения. Причем на море и в озёрах больше всего поселений встречается в местах со слабым волнобоем, тогда как на реках – в местах с невысокими летними паводками. Везде распространение вида лимитирует наличие крупнозернистой структуры почвы, где затруднено рытьё нор (Danell, 1978).

Ондатра относится к грызунам, основными жилищами которых являются норы и хатки. Известны также случаи, когда ондатра живёт и приносит потомство в открытых гнёздах под пологом растительности. Благодаря хорошо развитым

когтям на всех конечностях и мощной мускулатуре, представители этого вида способны за короткий срок вырыть большое количество нор. Их длина может достигать нескольких десятков метров. Норы ондатры бывают простыми – с 1-2 входами и сложными – с 4-6. В степной зоне Украины в простых, которые преобладают на руслах рек и во временных озерах, обычно обитает 1 семья, а в сложных, характерных для стариц и пойменных озёр, – 2-4 (Мясоедова и др., 1988). В Днепровско-Орельском заповеднике ондатра поселяется преимущественно в норах, однако в годы высокой численности, при отсутствии подходящих мест для норения, строит хатки (Антонец, Окулова, 2014).

Хатки являются довольно интересными сооружениями ондатры (рис. 4.5), которые бывают основными и кормовыми. Как правило, основные имеют большие размеры и располагаются в центре поселений озёрно-займищного типа или ближе к краю в прибрежных бордюрных зарослях русловых поселений. В дельте Днепра их высота составляла 60-80, а ширина – 100-130 см, тогда как в Стенцовских плавнях (дельта Дуная) они в полтора-два раза больше, что, вероятно, связано с колебаниями гидрологического уровня (Гизенко, 1966). Основным материалом для сооружения хаток



Рис. 4.5 Хатка ондатры на р. Малый Утлюк (Запорожская обл., Акимовский р-н, 2008 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

являются стебли и корневища водных растений – в Южной Украине это чаще всего тростник (*Phragmites*) и рогоз (*Thypha*). В качестве второстепенных в некоторых местах могут быть: роголистник (*Ceratophyllum*), водяной орех (*Trapa*), уруть (*Myriophyllum*) кувшинка (*Nymphaea*), кубышка (*Nuphar*), манник (*Glyceria*) и др. Очень редко, преимущественно на севере степной зоны, встречаются хатки, полностью сделанные из камыша (*Scirpus*).

В Западной Сибири и в лесостепной зоне Украины высота хаток достигает 60 см, а в водоёмах Молдовы – 1 м (Разумовский, 1967). По представлениям последнего автора, это связано с размерами растений, используемых для строительства жилищ, которые в южных районах длиннее и толще. Однако, на наш взгляд, это утверждение спорно. Скорее всего, размеры хаток зависят от величины семьи, и в значительно меньшей мере – от других факторов. Например, на р. Тясмин в лесостепной зоне наибольший диаметр измеренных нами хаток ($n = 18$) достигал

$133,3 \pm 13,49$ (50-220), наименьший – $114,6 \pm 9,41$ (50-240), а высота над уровнем воды – $60,5 \pm 6,21$ (40-80) см.

По данным А.Б. Гринченка и А.И. Дулицкого (1984), на Сиваше они исследовали хатки размером от 70-90 до 300 см в диаметре и от 50-70 до 160-180 см в высоту, основание которых обязательно располагалось на дне. Причём очень часто фундаментом им служил какой-нибудь предмет (бетонная опора, камень и другие предметы). В местах с хорошими кормовыми и защитными условиями и стабильным уровнем воды хатки располагались так густо, что их основания смыкались друг с другом, в менее благоприятных – расстояние между ними составляло 50-100 и более метров. На Сиваше упомянутые исследователи регистрировали группы хаток из 6-7 штук, между которыми было 4-7 м чистой акватории. Как правило, одна из них бывает жилой или основной, а остальные – кормовыми, что позволяет зверькам лучше использовать растительные ресурсы зимой во время ледостава. Как и бобры, в заболоченной местности ондатры могут строить полухатки (Берестенников и др., 1969). Однако, в степной зоне нам такие сооружения не попадались.

Хатки существенно защищают ондатр от неблагоприятного влияния низких температур, однако в них не так тепло, как может казаться на первый взгляд. Измерения, произведенные нами 26 декабря 1975 года в на р. Тясмин ($n = 7$) в 13-00, 19-00, 1-00 и 7-00 часов при толщине стенок жилищ $19,0 \pm 0,43$ (10-30) см показали, что при температуре наружного воздуха $-5,3 \pm 0,48$ ($-1,8-7,8$) в хатках её величина составляла $-3,0 \pm 0,20$ ($-1,2-4,8$) °C. То есть, зверькам даже при таких незначительных морозах приходится специально оберегать лунку, позволяющую выходить им из хатки за кормом, от замерзания. В местах, где ранее была развита добыча ондатры запрещёнными сейчас в Украине дугowymi капканами, наблюдалось промерзание хаток, гибель зверьков и даже исчезновение поселений. Кроме создания нор и хаток, ондатра способна рыть длинные (более 20 м), но неглубокие каналы (Hoffmann, 1952). Чаще всего зверьки создают их в местах с низкими уровнями воды, что в Южной Украине наблюдается во время летней межени. Обычно появление каналов свидетельствуют о неблагоприятных условиях обитания ондатры, причиной чего может быть обеднение кормовой базы, необычайно сильная засуха, перенаселение и пр. Передвижение зверьков по ним сопряжено с большим риском для жизни. Потому, как правило, в таких местах наблюдается высокая смертность грызунов, которая нерегулярно приводит к локальному снижению численности.

Хищные звери

Большинство хищников предъявляет невысокие требования к местам охоты, что связано, в первую очередь, не с характеристиками биотопов, а с концентрацией основных жертв. Зато при выборе мест для отдыха и особенно таковых для выведения молодняка они, несмотря на определённый консерватизм, довольно переборчивы. В первую очередь это касается самого крупного хищника степной зоны, каким является волк.

Волк. На территории своего огромного ареала этот хищный зверь обитает в самых разнообразных угодьях. При этом важнейшим фактором для их выбора является концентрация теплокровных животных, которые служат основой его рациона. В арктических районах волк тяготеет к местам пребывания северных оленей, в азиатских степях и пустынях – сайгаков, джейранов, дзеренов, а также овец, в горах Кавказа, в лесах Белоруссии, Сибири, и средней полосы России – косуль, благородных оленей и кабанов (Гептнер и др., 1967). На юге Украины, где концентрация пищи выше, чем в указанных районах, пребывание волка определяется преимущественно степенью его преследования человеком и наличием мест, пригодных для рождения волчат и их воспитания.

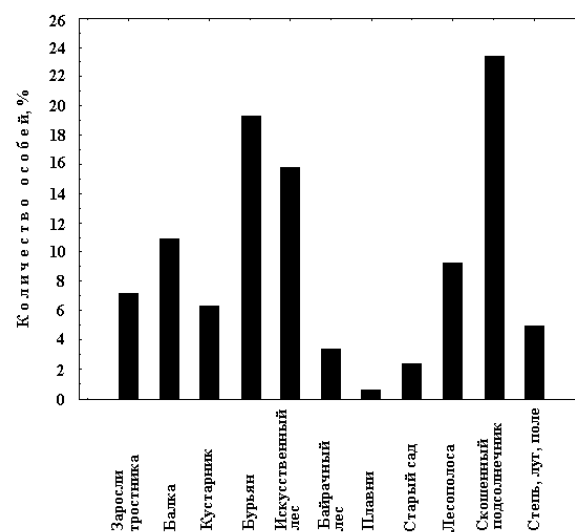


Рис. 4.6 Биотопическое распределение волка
(n = 1083)

Конечно, в зависимости от региональных особенностей ландшафта, особенностей биологического цикла, биотопическое распределение этого зверя меняется. Например, в 80-годы в Херсонской области волки для дневного отдыха чаще обирали сосновые молодняки, березово-осиновые колки, терновники, заросли травы среди песков, заросли тростника, которые распространены в различных депрессиях земной поверхности, а потом уже другие угодья (Издебский, 1979). Сейчас же на значительных пространствах степной зоны вне сезона размножения и раннего воспитания волчат наиболее часто звери располагаются во время днёвки на полях, где ранее возделывали подсолнечник (рис. 4.6). После уборки этой культуры, которая заканчивается поздней осенью или даже зимой, формируется густой часток из остатков сухих стеблей. Их высота составляет 30-50 см, что позволяет

На территории нашей страны этот зверь может встречаться в различных биотопах, что связано с его большим индивидуальным участком. Сейчас площадь последнего в степной зоне Украины для одной стаи составляет $157,5 \pm 18$ (127-189) кв. км (Шквиря, 2008), хотя в 1945-1975 гг. в юго-западных районах она достигала 300-350 кв. км. Несмотря на то, что волки часто перемещаются на значительное расстояние, они считаются оседлыми животными. Эти звери на территории своего участка имеют несколько мест, где они не охотятся, а лишь отдыхают. Такие места посещаются ими с периодичностью 3-5, а иногда – 10 дней (Гурский, 1978).

стоящему зверю обозревать довольно большую территорию, оставаясь при этом малозаметным для других обитателей агроценозов и для людей.

В сухую погоду в таких биотопах волки оставляют мало следов и поэтому места расположения их лёжек найти очень трудно. К тому же, сейчас посевы подсолнечника в степной зоне занимают большую территорию, которая в разных областях составляет 40-50% от площади пахотных земель.

Другим важнейшим биотопом, который волки часто используют для отдыха в нашем регионе, являются различные неудобья и брошенные поля, заросшие различными сорными растениями. В местах с равнинным ландшафтом важными местами днёвок волка являются густые лесополосы, старые сады, а также заросшие тростником и различными кустарниками балки. Эти места звери используют и для устройства логова во время размножения. Надо заметить, что куртины терна (*Prunus spinosa*), весьма распространенные в степной зоне, являются излюбленными местами устройства логовищ или нор для выведения потомства, однако они весьма редко используются хищниками для дневного отдыха. Интересно, что раньше на территории Южной Украины волки, в отличие от лисиц, редко устраивали лёжки в лесах, а также в тростниковых крепях, расположенных по берегам рек, лиманов и прудов. По мере насыщения угодий животными, эти биотопы стали использоваться ими довольно часто. Во время гона волки могут вообще отдыхать в чистом поле; при этом для лёжек они выбирают небольшие кучки сухих подсолнечниковых стеблей или холмики на пашне.

В Днепропетровской области 3-4 февраля 2003 г. при высоком снежном покрове с настом охотники с борта вертолёта обнаружили несколько небольших волчьих стай из 2-4 особей. Все звери во время днёвки использовали преимущественно плантации скошенного подсолнечника (данные В.Ф. Тыбана). В феврале 2008 г. на территории Гуляйпольского района (Запорожская обл.) была обнаружена стая из 6-и волков, которые лежали в чистом поле на снегу попарно на расстоянии 50-60 м между каждой парой (данные В.Ф. Брезницкого).

По данным И.Г. Гурского (1978), на западе степной зоны раньше места выведения молодняка у волка располагались в различных углублениях, хорошо скрытых растительностью. Среди них были окопы, блиндажи, остатки которых до сих пор заметны в местах интенсивных боёв, а также куртины тёрна, балки, овраги, заброшенные каменоломни, курганы среди озимых посевов, скирды соломы и тростниковые заросли. Все исследователи отмечают наличие у волка устойчивого гнездового консерватизма, который выражается в постоянстве использования одних и тех же мест для выведения молодняка. Причём это наблюдалось даже при регулярном изъятии щенков, что в советское время приветствовалось и финансово поощрялось.

В степной зоне Украины волки во время движения, по возможности, используют природные, а потом уже – антропогенные биотопы. При этом они довольно часто передвигаются по полевым дорогам и даже по сельским околицам. Там, где есть лесные массивы, волки также охотно прокладывают тропы по их окраинам (Шквиря, 1980).

При устройстве логовищ для выведения молодняка волки используют самые разнообразные биотопы и места в них. В 2003-2009 гг. охотниками Запорож-

ской области было обнаружено 34 логова, большинство (52,9 %) располагалось в агроценозах: 3 – на полях скошенного подсолнечника, 1 – в нише за бетонной стенкой ирригационного канала, 2 – в зарослях травы у основания оросительного агрегата «Фрегат», 1 – в куче перегноя, 1 – в скирде соломы, 3 – на необрабатываемом заросшем бурьяном поле, 7 – в ползащитных лесополосах. Несколько логовищ звери устроили на старом кладбище ($n = 2$), на территории разваленной фермы ($n = 3$), в куртинах терновника посередине поля ($n = 3$), в лесном урочище ($n = 1$), в куче земли среди тростника ($n = 1$) и в балке ($n = 6$).

Таким образом, в степной зоне волк охотно использует самые разнообразные уголья, среди которых в различные периоды его жизни важными являются как природные, так и антропогенные биотопы.

Шакал. В местах своего аборигенного обитания (Средняя Азия, Казахстан, Закавказье) этот вид населяет густые леса и водно-болотные уголья, изобилующие дичью. Он никогда не поднимается в горы выше 600 м н.у.м., предпочитая низменные территории с кустарниковыми и тростниковыми зарослями вдоль оросительных каналов, на побережьях рек, морей и даже вблизи населённых пунктов. В пустынях шакал избегает безводных мест и селится в более комфортных местах – в оазисах, в садах, на кладбищах, в развалинах, на берегах арыков, водохранилищ и в искусственных лесонасаждениях (Гептнер и др., 1967). В Грузии этот зверь предпочитает густые заросли кустарников и тростника на равнинах у воды. Реже шакал встречается в предгорьях, не поднимаясь выше 1000 м н.у.м., зато охотно поселяется вблизи населённых пунктов. В качестве убежищ обычно использует различные естественные углубления, расщелины, иногда норы барсуков, дикобразов и лисиц. Значительно реже этот зверь роет их самостоятельно (Бараташвили, 1979). В Южной Европе на территории Болгарии, Сербии, Хорватии, Словении и других стран он также обитает исключительно вблизи воды (Demeter, Spassov, 1993).

В степной Украине шакал встречается в различных биотопах, однако, как и в других частях своего ареала, он предпочитает водно-болотные уголья (рис. 4.7). В период активного расселения больше всего встреч (32,7%) было зафиксировано на побережьях лиманов (Днестровский, Утлюкский), озёр (Сиваш) и морей (Азовское и Чёрное). В водно-болотных угольях звери отдают предпочтение тростниковым зарослям, где было обнаружено много следов ихнего пребывания. Однако самих животных здесь можно встретить лишь случайно, поскольку подобраться в них в густых массивах тростника, которые имеют большие площади, нереально. Поэтому из большого количества встреч животных ($n = 531$) в юго-западной Украине на тростниковые заросли приходится всего 14 (2,6%), а в юго-восточной из 49 – 12 (24,5%), что не отражает фактического использования хищниками этого биотопа. Частота посещений шакалом водно-болотных угодий несомненно больше, поскольку на юго-западе Украины много раз ($n = 133$) зверей обнаруживали на автомобильных магистралях, которые проходили в поймах рек или вблизи крупных водоёмов рядом с большими по площади ассоциациями тростника (Роженко, 2006). Вообще шакалы очень любят исследовать дороги, где

они подбирают собак, кошек и, значительно реже, – диких животных, погибших под колёсами автомашин. В некоторых случаях эти хищники проявляют любопытство и сами выходят навстречу человеку, но это бывает редко...

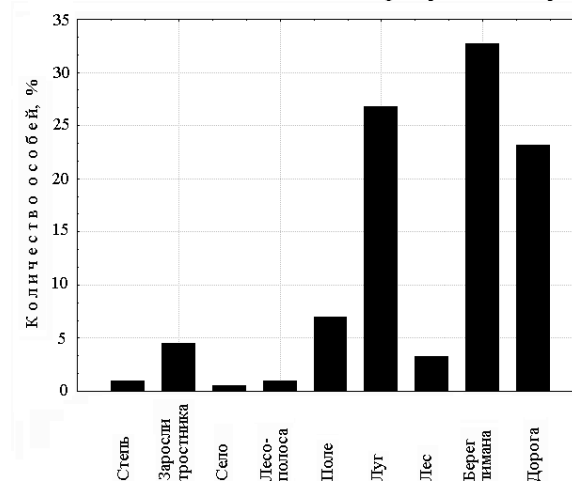


Рис. 4.7 Биотопическое распределение шакала ($n = 531$)

В Джанкойском районе у с. Рюмшино (АР Крым) 05.03.2008 г. охотник встретил шакала, который шёл по дороге рядом с тростниковыми зарослями. Зверь, увидев человека, отбежал на ~50 м, остановился и стал его рассматривать. При этом он вёл себя как дворная собака, которая совершенно не боится людей (устные сведения охотника В.В. Долгополова).

Важными биотопами для указанного вида также являются приморские и прилиманские луга, для которых характерна высокая численность полёвок и мышей – важных объектов питания шакала в Украине. Иногда хищники заходят в населённые

пункты, где наносят ущерб домашним животным.

Например, зимой 2002 г. с первых дней появления на косе Тузла (АР Крым) шакалы стали заходить во дворы и нападать на домашнюю птицу, а в апреле задушили в загоне более 20 ягнят. В мае 2008 г. в Джанкойском районе один хищник напал на привязанную собаку, но был застрелен её хозяином. Осенью 2008 г. шакал зашел в с. Садки на п-ове Бирючий (Херсонская обл.), но также был убит с подозрением на бешенство, хотя позже предварительный диагноз не подтвердился. По устным сведениям государственного инспектора ПЗФ В.В. Тадиушука, в декабре 2013 г. также на Бирючем взрослая самка шакала проникла в сарай с овцами, где и была добыта...

Вообще шакала в Украине можно встретить в любом биотопе – от лесных угодий до агроценозов и населённых пунктов.

Лисица. Наиболее многочисленным хищником степной зоны безусловно является обыкновенная лисица. Поскольку она менее требовательна, чем другие звери, к выбору мест отдыха и охоты, географическая изменчивость её биотопического распределения довольно велика. В Германии большинство лис отдыхает в густых кустарниках и на лугах (Pielowski, 1976), в Дании – на болотах (Jensen, 1968), в горных районах Азербайджана – в расщелинах скал или в небольших гротах (Гидаятов, 1965), в Испании – в зарослях ежевики (Blanco, 1986) и т. п. Лисицу можно встретить где угодно: на полях, лугах, в лесах, садах и даже в населённых пунктах. Известны случаи неоднократного посещения этим хищником Одессы, Запорожья, Днепропетровска, Львова и других больших городов, а про сёла – нечего даже и говорить. В Западной Европе вообще сформировались городские популяции лисиц, которые характерны

для Копенгагена (Jensen, 1968), Бристоля, Лондона (Harris, Smith, 1987), Берлина (Bötner u. a., 2009) и других городов.

Во время дневного отдыха лисица обычно использует биотопы двух категорий, которые очень различаются между собой по защищённости. В степной зоне к первой можно отнести поля, луга и степные участки, для которых характерен очень хороший обзор территории. В таких местах лисицы устраивают лёжки как на ровной поверхности, так и на небольших возвышениях, которыми могут кучки стеблей различных сельскохозяйственных культур, земляные глыбы, курганы, скирты соломы и др. Особенно часто указанные звери отдыхают на открытой местности во время гона. Например, 14.02.1981 г. в окрестностях с. Заливное (Новониколаевский р-н, Запорожская обл.) за 4 часа хождений мы обнаружили 3-х лисиц, отдыхающих на кучках стеблей подсолнечника посередине полей. Во время высокой цены на лисьи меха сформировалась даже особая специализация охотников, которые с помощью бинокля выслеживали зверей, отдыхающих в открытых местах, осторожно подходили к ним на расстояние выстрела и часто добывали. Расположение дневных лёжек лисицы в открытом ландшафте весьма характерное явление для степных заповедников (Аскания-Нова, Черноморский, Украинский степной и др.). Это также имеет место и в других регионах, включая лесостепную (Полушина, 1967) и лесную зоны, тайгу и даже тундру (Гептнер и др., 1967).

В степной зоне Украины на полях, лугах и степных участках было учтено 37,8 % лисиц, причем больше всего их было в Приднепровье (табл. 4.4). Причиной этого является высокая плотность их населения в этом регионе, что обусловило частую встречаемость хищников в полевых угодьях, где звери охотятся и отдыхают. Ко второй группе биотопов, которые избирает лисица для дневного отдыха, относятся густые заросли травы, а также древесно-кустарниковой и гигрофитной растительности. В лесных угодьях указанный зверёк часто отдыхает в непролуженных сосновых молодняках и кустарниках, в полевых – в лесополосах, на неубранных или брошенных полях, а также в балках. Однако, больше всего лисиц располагается на днёвку в зарослях тростника, а потом уже рогоза и других околотоводных растений, которые опоясывают побережья всех степных рек. На берегах лиманов, в вершинах прудов и ниже их дамб они вообще образуют значительные по площади ассоциации. По данным Н.В. Роженка (2007), который использовал при проведении исследований гончих собак, в Причерноморье более 45 % лисиц залегало на днёвку преимущественно в зарослях тростника. Причём в этих местах неподалеку друг от друга отдыхало несколько зверей, пришедших сюда независимо друг от друга (Гурский, 1979). Благодаря этому, в зарослях околотоводной растительности создаётся очень высокая плотность лисиц ($26,6 \pm 1,37$ особей/10 га или $4,4 \pm 0,18$ на 1 тростниковый массив при максимуме 17). Вероятность обнаружения хищников в таких местах очень высока, поскольку из 231 обследованных мест звери отсутствовали лишь в 2-х! Площадь таких угодий обычно не превышает 1-2 га (49,4%), хотя, конечно, для отдыха лисицы используют и более крупные тростниковые массивы (Роженко, 2006).

Таблица 4.4

Биотопическое распределение лисицы в 1978-2013 гг.*

Биотопы	Причерноморье		Приднепровье		Приазовье		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Луга	275	17,5	76	9,4	150	22,7	501	16,5
Тростниковые заросли	737	46,9	98	12,1	155	23,6	990	32,6
Леса лиственные	221	14,0	93	11,5	64	9,7	378	12,5
Леса хвойные	58	3,7	10	1,2	18	2,7	86	2,8
Сады, виноградники	45	2,9	109	13,5	77	11,7	231	7,6
Поля	195	12,4	194	24,1	103	15,7	492	16,2
Лесополосы	41	2,6	103	12,8	59	9,0	203	6,7
Участки степи	–	–	124	15,4	32	4,9	156	5,1
<i>Всего:</i>	<i>1572</i>	<i>100,0</i>	<i>807</i>	<i>100,0</i>	<i>658</i>	<i>100,0</i>	<i>3037</i>	<i>100,0</i>

*По: Н.И. Лебедева, В.И. Домнич (1998); М.В. Роженко (2006); данные В.В. Кирилюка и автора

Интересным является то, что в местах проведения частых охот с гончими, которые раньше были весьма популярны на территории Украинского Причерноморья, лисицы редко останавливались на днёвку в плотных тростниковых зарослях площадью менее 0,5 га. Такая избирательность не очень понятна, но не исключено, что она является результатом усвоения опыта животными, которые выжили после охоты. В других регионах, где зверей мало тревожат, местами их отдыха могут быть не только небольшие куртины тростника, но и небольшие островки травы на лугах и полях.

Причиной значительной динамики в использовании биотопов лисицей является большая площадь индивидуального участка, что вообще характерно для хищных зверей, и значительная дисперсия расселяющихся особей. В частности, в Дании на основе мечения почти 500 животных, было установлено, что в 1-й год жизни 85 % молодых самок и 75 % самцов ушли от мест рождения на ~15 км, а 5 особей (3 самца и 2 самки) были вообще добыты за 55-140 км от места отлова (Jensen, 1968). Близкие к этим результаты были получены в Киевской области, где на протяжении 1-2 лет большинство меченных А.Ф. Чирковой лисиц разошлось в радиусе 15-30, несколько – 2-5 и лишь одна отделилась на 120 км (Гептнер и др., 1967). В Воронежском заповеднике из 123 лисят большинство освоило различные биотопы в пределах 1-6 км, хотя 1 молодой самец преодолел за год 50 км (Сапельников, 1999). В Норвегии за 9 лет несколько зверей мигрировали на расстояние до 30 км (Lund, Munthe-Kaas, 1967). В то же время, в США зафиксированы случаи, когда одна самка более чем за 8 лет ушла от места мечения на 16 км (Tular, 1983), а другая, молодая, прошла за год 395 км (Ables, 1965). Однако при высокой концентрации животных кормов площадь индивидуального участка лисицы может быть небольшой. Например, в Центральной Испании на территории, где обитало много диких кроликов и имелась свалка бытовых отходов, размер участка обитания взрослого самца лисицы в течение 7 месяцев наблюдений составлял всего 113 га, а длина суточного хода ~5 км. Причём за сутки хищник использовал всего ~35 % занимаемой территории (Blanco, 1986).

Весьма интересно выглядит территориальное размещение жилищ лисицы, которые она создаёт для выведения молодняка. Оно весьма отличается от биотопического распределение самих зверей, поскольку основное количество нор (около 23 %) находилось на окраинах плакорных и байрачных лесов, несколько меньше – в безлесых долинах малых рек, а также на берегах лиманов (табл. 4.5).

Таблица 4.5

Территориальное распределение нор лисицы в 1978-2013 гг.

Биотопы	Причерноморье*		Приазовье		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Морские косы и острова	31	6,4	64	14,3	95	10,2
Берега лиманов	111	23,0	68	15,1	179	19,2
Долины малых рек	46	9,6	136	30,3	182	19,6
Долины больших рек	89	18,5	–	–	89	9,6
Лиственные леса, байраки	133	27,6	76	16,9	209	22,5
Хвойные леса	32	6,6	12	2,7	44	4,7
Сады, виноградники	11	2,3	6	1,3	17	1,8
Поля	6	1,2	3	0,7	9	0,9
Лесополосы	23	4,8	84	18,7	107	11,5
<i>Всего:</i>	<i>482</i>	<i>100,0</i>	<i>449</i>	<i>100,0</i>	<i>931</i>	<i>100,0</i>

*По: М.В. Роженко (2008)

В Причерноморье много нор (18,5 %) было обнаружено в поймах больших рек (Дунай, Днестр, Южный Буг, Днепр), тогда, как в Приазовье – на морских косах и островах (14,3 %), а также в многочисленных лесополосах (11,5 %). Во многих из них после пыльных бурь 1969 г. сформировались высокие земляные валы из принесенного ветрами чернозёма. Это весьма улучшило гнездопригодные условия охотничьих угодий для всех видов хищных зверей, но особенно – для лисицы.

Регулярное использование нор, в качестве убежищ для отдыха, мы наблюдали лишь у взрослых самок в период размножения, а также их щенков. Последние после распада выводков ещё некоторое время посещают места своего рождения и часто прячутся в норах. Поскольку под землёй более комфортно и безопасно, это наблюдается как в ненастные, так и в очень жаркие летние дни. Зимой лисы очень редко отдыхают в норах – обычно это бывает в дождливую или снежную погоду. В основном, когда в этом нет необходимости, хищники их избегают.

Норы лисицы могут сильно различаться по своему строению, что связано с ландшафтными особенностями территории и с их назначением. Весьма распространёнными являются как простые, так и сложные норы, однако используются они по-разному. Например, в степной зоне Украины из 219 обнаруженных нор 24,2 % было отнесено к выводковым. Причём 1,8 % имели простое строение в виде прямых или слабо разветвлённых тоннелей, а 22,4 % были сложными многоярусными сооружениями (табл. 4.6), которые занимали площадь до 130 кв. м. Сложные норы, несмотря на их высокую посещаемость, встречались почти с одинаковой частотой в различных районах исследований, тогда как простые были более ха-

рактерны для морских кос и для островов с песчаным грунтом (Домнич, Лебедева, 2000).

Таблица 4.6

Характеристика нор обыкновенной лисицы (%):
1 – выводковые, 2 – посещаемые, 3 – непосещаемые*

Районы исследований	n	Простые норы			Сложные норы		
		1	2	3	1	2	3
П-ов Бирючий (Азовское море)	101	–	25,8	24,7	18,8	19,8	10,9
О-в Хортица (р. Днепр)	46	4,4	15,2	13,0	21,7	26,1	19,6
ГЛОХ «Куйбышевское» (Запорожская обл.)	45	–	11,1	8,9	33,3	28,9	17,8
Кинбурнская коса (Черное море)	27	7,4	25,9	14,8	18,5	18,6	14,8
<i>Всего:</i>	<i>219</i>	<i>1,8</i>	<i>20,6</i>	<i>17,8</i>	<i>22,4</i>	<i>22,8</i>	<i>14,6</i>

*По: В.И. Домнич, Н.И. Лебедева (2000)

Ещё в начале XX ст. было подмечено, что, по мере трансформации степной биоты в Украине, лисица стала менять места, используемые для выведения потомства (Браунер, 1914). Она стала избегать открытых степей и полей, хотя раньше охотно устраивала норы в стогах сена, которое сохраняли много лет и использовали для подкормки овец. В 60-годах этот хищник стал часто нориться в обрывах оврагов, среди скал, а также в густых кустарниках и лесных урочищах (Формозов, 1962). Сейчас на полях также встречается очень мало лисьих нор, поскольку все агроценозы подвергаются регулярным структурным изменениям. Обычно звери создают жилища в таких местах лишь при очень высокой внутри-видовой конкуренции, используя для этого даже незначительные возвышения или углубления земной поверхности.

Хотя в XX ст. произошла значительная адаптация лисицы обитанию в антропогенном ландшафте (Браунер, 1923; Буневич, 1986; Лебедева, 2003; Jensen, 1968), в Южной Украине для рождения малышей она очень редко использует творения человеческой деятельности (бетонные трубы, остатки зданий и тому подобное). Но после достижения зверьками 5-6 месячного возраста и отселения от родителей именно они чаще всего занимают такие места. Это свидетельствует о больших потенциальных возможностях вида к обитанию в антропогенном ландшафте, что подтверждается существованием популяционных групп лисицы в таких крупных городских агломерациях, как Лондон, Париж, Лиссабон и другие. В этих городах лисы часто устраивают норы под гаражами, сараями, под бетонными настилами производственных построек, в различных насыпях и кучах мусора на территориях больниц, парков, огородов, кладбищ, аэропортов, спортивных площадок, метро и железных дорог (Harris, 1977). Здесь и выводки лисиц обычно располагаются в необычных и особых местах. Например, в Лондоне 25 % их было обнаружено под парковыми постройками (сараями, навесами), которые имели поднятый над землёй деревянный пол. Благодаря мечению большого количества щенков, было установлено, что в течение года лисицы меняют биотоп и уходят с центра города на его периферию. Средняя дистанция расселения у сам-

цов составила 7,9 км, а у самок – 3,9 при плотности 2,06 особей/1 кв. км (Page, 1981).

На юге Украины, где доминирующими угодьями являются агроценозы, довольно много взрослых и молодых зверей поселяется в скирдах соломы, независимо от места их расположения. И уж, конечно, в условиях равнинного рельефа хищники для устройства нор используют все древние курганы, которые на юге называют «могилами». В Одесской и Николаевской областях лисы часто устраивали норы в байрачных лесах, на склонах оврагов, в лесополосах, в терновниках и в дамбах бывших прудов (Гурский, 1979). В Западной Украине для этой цели они обычно использовали овраги, балки, карстовые впадины и заросли кустарников (Полушина, 1967). В Мордовском заповеднике, территория которого расположена в зоне тайги, лисица предпочитает нориться в сосняках (70 %), реже в смешанных лесах (15 %), на старых вырубках (10%) и в лиственных насаждениях (5 %) (Бородин, 1976).



Рис. 4.8 Лисята у норы байбака
(Луганская обл., заповедник «Стрельцовская степь»
2009 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

Большое влияние на расположение лисьих нор оказывает роющая деятельность крупных грызунов. В 1975 г. мы обнаружили даже выводок лисицы в норе, занятой семьёй бобра (Волох, 1979). На территории заповедника «Аскания-Нова» 62,5 % нор лисицы ($n = 49$) располагались в колониях байбака (Думенко, 2001). Много таких случаев наблюдалось нами во многих северных районах Луганской области (рис. 4.8), где указанный грызун является довольно многочисленным.

Естественно, что накануне щенения и во время воспитания молодняка лисицы стараются не отходить далеко от

своих жилищ. Обычно в этот период жизни размер их индивидуального участка сокращается до 0,31-2,33 кв. км (Kolb, 1986), хотя количество биотопов, посещаемых взрослыми животными, может быть довольно велико. В это время для популяции лисицы характерен пятнистый тип распределения особей, что связано с её оседлым пребыванием. При этом расстояние между выводковыми норами в украинской степи может достигать $2,7 \pm 0,14$ км (Думенко, 2001), тогда, как, к примеру, на юге Западной Сибири – $7,0 \pm 0,8$ км (Полещук, Сидоров, 2007). Интересно, что в последнем случае расстояние между норами с одиночными животными было значительно большим ($11,1 \pm 2,0$ км), чем между выводковыми жили-

щами. Заселение лисицами одного и того же норника происходит нерегулярно. Известно, что в Сибири одну нору эти хищники использовали 1-2 и лишь однажды – 4 года подряд. Даже на протяжении одного репродуктивного периода в заповеднике «Аскания-Нова» эти звери в 94,7% случаев перемещали выводки на расстояние $52,6 \pm 10,3$ м, используя при этом $2,6 \pm 0,22$ нор (Думенко, 2001). Вообще лисица предпочитает частую смену жилищ, независимо от их биотопической приуроченности. Например, в Приазовье, норы расположенные на морских косах, в редких случаях используются вторично – в течение 2-3 месяцев они осыпаются и становятся небольшими ямками. Даже такие весьма комфортные в степной зоне места, как древние курганы и лесные урочища, используются лисицами для устройства нор не каждый год.

Таким образом, в степной зоне Украины обыкновенная лисица наиболее часто для дневного отдыха использует тростниковые заросли, а потом уже – луга и поля. В то же время, для устройства нор она отдаёт предпочтение лесным угодьям, хотя довольно часто создаёт их в степных и луговых участках, расположенных на склонах речных долин. Несмотря на дефицит мест для устройства жилищ, старые норы повторно используются очень редко.

Енотовидная собака. В Приморье и Приамурье, откуда осуществлялся завоз животных в Украину, представители этого вида отдают предпочтение равнинным травянистым лугам (Юдин, 1977). В районе наших исследований этот тип биотопа отсутствует и енотовидная собака во все сезоны года наиболее часто встречается в речных поймах, на морских косах, а также на островах с тростниковыми зарослями (табл. 4.7). Предпочтение этим хищником водно-болотных угодий в малолесных районах Украины отмечалось с первых лет его интродукции. Согласно первым сведениям (Сахно, 1948; Костюченко, 1950), ещё в 1945-1950 гг. на территории Приазовья енотовидная собака обитала на морском побережье, в степных оврагах, поросших тёрном, а также по берегам степных рек, покрытых густыми зарослями осоки и тростника. Это наблюдалось и в лесной зоне России, где, по данным зимнего маршрутного учета, около 50 % зверей было зарегистрировано на болотах, по берегам лесных рек и мелиоративных каналов (Аверина, 1978). В Мордовском заповеднике 60 % убежищ енотовидной собаки обнаружено в пойменных ольшаниках, 20 % – в смешанных лиственных насаждениях, 15 % – в смешанных с преобладанием хвойных пород и 5% – в разреженных сосняках (Бородин, 1976).

Особое значение для всех хищных зверей в степном регионе имеют пойменные леса, где главными породами являются белая, ломкая и другие виды ивы (*Salix*), белый и чёрный тополи (*Populus*), вязы (*Ulmus*) гладкий, мелколистный и пробковидный, а также аморфа (*Amorpha fruticosa*). В горах Кавказа на высоте 400-800 м н.у.м. енотовидная собака охотно поселяется в широколиственных лесах из бука, дуба и груши (Бакеев, 1978). В степной Украине подобные биотопы животные также занимают охотно – при этом породный и возрастной состав лесонасаждений особого значения не имеет. Предпочтение тому или иному местообитанию отдаётся лишь при наличии в них или поблизости них водоёмов с зарослями

гигрофитов. Реже енотовидных собак можно встретить в садах и агроценозах, которые они посещают во время жировок. В пойменных лесах, которые расположены в зоне влияния гидроэлектростанций, часто происходит затопление нор, что приводит к их разрушению и делает невозможным дальнейшее использование. Это вынуждает зверьков переселяться в более комфортные места. При этом наблюдается совместное использование нор различными хищниками (барсук, лисица и енотовидная собака) (Ружіленко, 2010).

Таблица 4.7

Сезонное распределение енотовидной собаки по биотопам*

Биотопы	Весна		Лето		Осень		Зима		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Морские ветланды	22	14,0	31	16,4	77	19,1	32	23,5	162	18,3
Долины рек	46	29,2	54	28,5	165	40,9	48	35,3	313	35,4
Лиственные леса	31	19,8	22	11,6	38	9,4	21	15,4	112	12,7
Хвойные леса	19	12,1	20	10,6	21	5,2	5	3,7	65	7,4
Сады	18	11,5	33	17,5	54	13,4	11	8,1	116	13,1
Агроценозы	17	10,8	19	10,1	24	6,0	11	8,1	71	8,0
Бурьяны	4	2,6	10	5,3	24	6,0	8	5,9	46	5,1
Всего:	157	100,0	189	100,0	403	100,0	136	100,0	885	100,0

*По: А.М. Волох, Н.В. Роженко (2004)

Большое значение на юге Украины для енотовидной собаки имеют оросительные системы. Со временем бетонные стенки каналов разрушаются, что приводит к утечке большого количества воды. Следствием этого является формирование различных по площади тростниковых зарослей, которые среди доминирующих агроценозов служат важными биотопами для указанного вида. В таких местах енотовидные собаки могут использовать для днёвки поля под различными культурами (ячмень, кукуруза, подсолнечник, пшеница), семена которых являются также важными компонентами их кормового рациона (Волох, Роженко, 2004).

Сезонные различия в выборе енотовидной собакой биотопов почти незаметны, лишь в осенне-зимний период наблюдается увеличение встречаемости зверей в поймах рек и в тростниковых зарослях на морском побережье. Особенно важное значение для вида указанные уголья приобретают после окончания вегетации высших растений, когда на большей части искусственного ареала ухудшаются качественные характеристики биотопов. Это происходит вследствие ежегодной уборки урожая и последующей вспашки почвы для посева озимых культур. Иногда, в начале осени, енотовидных собак мы встречали в густых забурьяненных полях подсолнечника. К сожалению, ухудшение защищённости уголдий совпадает во времени с процессом распада выводков енотовидной собаки. В связи с интенсивным автомобильным движением и густой сетью дорог на юге, много расселяющихся молодых зверей гибнет под колёсами транспортных средств.

По данным А.П. Корнеева (1954), в начальной стадии акклиматизации в Украине для рождения молодняка енотовидные собаки наиболее часто (42,1 %

всех обнаруженных логовищ) использовали брошенные норы лисиц и барсуков безо всякого их усовершенствования. Реже (в 15,8 % случаях) для этой цели они использовали подземные промоины между корнями деревьев, разрушающиеся земляные сооружения военного времени (13,2 %) и другие места. Довольно часто (28,9 %) логовища енотовидных собак встречались под комлями вывороченных бурей деревьев, в старых стогах, под кучами хвороста, в низких дуплах старых деревьев, в кустах лозняка и других укромных местах. Сейчас в качестве временных убежищ для сна или для выведения молодняка представители изучаемого вида используют больше убежищ, чем такой пластичный аборигенный хищник как лисица (табл. 4.8).

Однако, несмотря на это, норы повсеместно являются их основными жилищами. Лишь в плавневых лесах енотовидные собаки чаще заселяют прикорневые пустоты, дупла упавших деревьев и охотно строят открытые логова из сухой травы, а также занимают лёжки кабанов и ондатровые хатки. В водно-болотных звери используют старые и даже обитаемые бобровые, а также ондатровые норы, которые они приспособляют для своего пребывания. Например, в пойменной части Мордовского заповедника 65% убежищ енотовидной собаки находилось в обсохших норах бобров (Бородин, 1976).

Таблица 4.8

Расположение убежищ енотовидной собаки*

Биотопы	Тип убежища						Всего:	
	Нора		Обустроенное логово		Открытое логово			
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Поймы рек и пруды	34	20,36	6	7,60	24	26,97	64	19,1
Морские косы и острова	30	17,96	4	5,06	15	16,85	49	14,6
Естественные леса	21	12,57	39	49,37	23	25,84	83	24,8
Искусственные леса и сады	24	14,37	2	2,53	7	7,87	33	9,9
Оросительные системы	9	5,39	17	21,52	10	11,24	36	10,8
Скирды соломы	27	16,17	5	6,33	3	3,37	35	10,5
Древние курганы	19	11,4	–	–	–	–	19	5,7
Развалины домов	–	–	2	3,53	–	–	2	0,6
Поля	3	1,8	4	5,06	7	7,87	14	4,2
Всего:	167	100,0	79	100,0	89	100,0	335	100,0

*По: А.М. Волох, Н.В. Роженко (2004)

Везде на юге Украины енотовидная собака создаёт несложные, но длительно используемые обустроенные логова. В самом простом виде они представляют собой вырытую у основания дерева или куста ямку без подстилки, но в котором отдыхающее животное мало заметно. Такие убежища используются зверями часто, но не постоянно. В лесах енотовидная собака обычно занимает барсучьи и лисьи норы; свои же она создаёт лишь для выведения потомства и может использовать их в течение многих лет. Эти жилища чаще располагаются в местах с песчаным грунтом и отличаются простотой устройства (один или два отнора, одна

гнездовая камера на небольшой глубине). Однако в местах с плотным грунтом (глина, суглинок) енотовидная собака роет более сложные норы, которые часто имеют 2-4 отнорка.

Оросительные системы с многочисленными трубами, полостями под бетонными плитами и различными акведуками представляют особые возможности для реализации поведенческого стереотипа акклиматизированного вида. Часто в них устраивают временные и выводковые жилища лисица, черный хорь, норка, выдра, а также одичавшие собаки.

В придельтовых песчаных аренах Нижнего Днестра, на морских ракушечно-песчаных косах и островах большинство таких нор существует лишь в период рождения и воспитания молодняка. Под влиянием ветровой эрозии, механических движений песка они обрушиваются и становятся недоступными для всех хищников. Однако, учитывая ограниченность в приморской полосе пригодных для норения мест, при высокой плотности населения зверей указанные биотопы используются для создания жилищ очень часто. Кроме того, практически на всех могильных курганах, древних холмах и в старых скирдах соломы есть лисьи норы, используемые енотовидной собакой с различной периодичностью. В Польше летом и осенью енотовидная собака обычно редко использует норы: в 1980-1984 гг. было отмечено 225 случаев встреч зверьков в 11 видах укрытий. Среди них 20,8 % располагалось в зарослях тростника; 18,0 % – на кукурузных полях; 14,5 % – под сваленными деревьями и лишь 12,5 % – в дуплах и норах. Для зимовки и спячки звери использовали преимущественно брошенные барсучьи (28,4 %), лисьи (21,5 %) и собственно вырытые (7,0 %) норы, а также укрытия под корнями деревьев (21,5 %), в тростнике и высокой траве – 9,0 % и др. (Wlodek, Krzywinski, 1986).

В течение вегетационного периода во всех биотопах взрослые животные и окрепший молодняк не создают сложных убежищ, а используют для отдыха и сна простую лёжку в виде невысокой площадки из сухой травы. Особо чётких закономерностей в использовании енотовидными собаками убежищ разного типа в течение года нам выявить не удалось. Лишь во время выведения потомства и воспитания молодняка заметно увеличение количества обустроенных логовищ и сокращение количества открытых простых лёжек (Woloch, Rozenko, 2007). Однако всегда норы являются наиболее предпочитаемыми жилищами.

Таким образом, в трансформированных ландшафтах Южной Украины интродуцированная енотовидная собака смогла успешно приспособиться к новым условиям, освоив все основные биотопы. Однако для этого вида водно-болотные угодья являются наиболее предпочитаемыми угодьями, а наличие и близость водоёмов выступают в роли главного фактора, который лимитирует распространение и численность этого хищника.

Барсук. Современное распространение барсука в степной Украине связано преимущественно с лесными биотопами (остатки байраков, облесённые балки и речные острова, искусственные леса и лесополосы различного назначения), в которых нами обнаружено 78,7 % его поселений. Причём разница между отда-

лёнными географическими районами невелика. Некоторое тяготение барсука к хвойным (сосновым) лесам, где обнаружено наибольшее количество его поселений, скорее всего, связано с характером почвы (табл. 4.9). Ведь давно подмечено, что этот зверёк тяготеет не к лесам определённого типа, а селится в угодьях с сухим лёгким, чаще песчаным, грунтом и в местах с глубоким залеганием грунтовых вод (Корнеев, 1967). В степной зоне нашей страны практически все сосновые леса были посажены на песчаных дюнах и на других участках, где преобладали супесчаные почвы.

В поймах барсук выбирает возвышенные участки, потому создание полей, строительство дамб и других гидротехнических сооружений вместе с понижением уровня воды из-за работы ГЭС в некоторых местах Южной Украины значительно улучшили экологические условия этого животного (Роженко, 2006). В меньшей степени норы барсука встречаются на безлесых склонах речных долин и оврагов, а также на древних курганах. Ещё реже этот зверёк заселяет типичные степные биотопы, хотя такие случаи известны в Стрельцовой (Боровик 1999) и Провальской (Кондратенко, 2006) степях, в «Аскании-Нова» (Поліщук, 2002), а также в различных местах всех степных областей страны.

Таблица 4.9

Биотопическое распределение нор барсука в 1990-2013 гг.*

Биотопы	Причерноморье		Приазовье		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Облесённые балки	13	5,7	9	10,5	22	7,0
Острова на реках	37	16,2	–	–	37	11,8
Берега лиманов	12	5,3	6	7,0	18	5,7
Склоны речных долин	19	8,3	10	11,6	29	9,2
Лиственные леса	56	24,6	19	22,1	75	23,9
Хвойные леса	73	32,0	23	26,7	96	30,6
Лесополосы	9	3,9	8	9,3	17	5,4
Курганы	2	0,9	6	7,0	8	2,6
Степные участки	7	3,1	5	5,8	12	3,8
<i>Всего:</i>	<i>228</i>	<i>100,0</i>	<i>86</i>	<i>100,0</i>	<i>314</i>	<i>100,0</i>

При охоте с норными собаками в Бердянском и Приазовском районах Запорожской области осенью отдельных некрупных особей (максимальный вес 12 кг) обнаруживали в скирдах соломы и в трубах мелиоративных систем. Скорее всего, это были расселяющиеся животные, которые нашли себе временное пристанище в указанных местах.

Во второй половине XX ст. отмечено биотопическое перераспределение этого вида в антропогенном ландшафте. В частности, в Великобритании 43,3% поселений барсука было расположено в лиственных; 8,5% – в хвойных лесах; 7,2% – в молодняках; 13,0 – в кустарниках; 9,2 – на полях; 3,2 – в карьерах; 0,7% – на склонах морского побережья; 2,5% – в зарослях вереска; 0,6% – на застроенных территориях; 5,5% – в садах, шахтах и т. п. (Neal, 1972). В последние годы в

некоторых странах Европы (Великобритания, Дания, Франция) появились синантропные поселения барсука – в пределах Копенгагена в 80-годы обитало свыше 100 особей, которые ночью питались исключительно кухонными отходами (Asferg et al., 1977). В заповедниках лесной зоны России, где влияние антропогенного фактора минимально, этот зверёк селится в сосняках (40%), и смешанных насаждениях с преобладанием хвойных пород (40%) и значительно реже – в лиственных лесах. При этом он предпочитает южные склоны (70%) и сухие места с глубиной расположения горизонта грунтовых вод глубже 1,5 м (Бородин, 1976).

В целом, можно констатировать, что в степной зоне Украины лесной вид, каким безусловно является барсук, неплохо адаптировался к новой экологической ситуации и для устройства нор стал использовать нехарактерные в других местах ареала биотопы. Вместе с тем он сохранил верность лесным местообитаниям, в которых сосредоточено наибольшее количество его поселений.

Парнокопытные

Дикий кабан. Это умное и весьма осторожное животное может обитать в самых разнообразных биотопах. Например, на Дальнем Востоке России, откуда в Украину было завезено довольно много зверей, кабан отдаёт предпочтение дубово-широколиственным, смешанным кедрово-елово-лиственным лесам и при этом периодически меняет основные биотопы (Бромлей, 1964; Бромлей, Кучеренко, 1983). Последнее связано с нерегулярностью урожаев семян наиболее важных лесных культур, с региональными различиями снежного покрова, а также с влиянием на его популяции такого серьёзного хищника, как тигр.

В Украинском Приазовье животные предпочитают использовать для дневного отдыха плотные насаждения из татарской жимолости, вяза, скумпии, дуба и сосны. В Черноморском биосферном заповеднике кабаны наиболее часто встречаются в сосновых молодняках (85,2 %), в дубовых колках и зарослях терна (17,5 %) (Москаленко, 1999). На территории Луганского природного заповедника их основными биотопами являются дубово-ольховые древостой в пойме р. Северский Донец, где животные кормятся и отдыхают. Довольно часто на смежных с заповедником территориях кабаны посещают поля и сосновые молодняки, которые наибольшее значение приобретают зимой (Скоков, 1996). В то же время, в Днепропетровской, Донецкой, Луганской и Херсонской областях имеется много чистых хвойных насаждений, представленных обыкновенной и крымской соснами. Несмотря на их сравнительно большую площадь, они пригодны для обитания кабана лишь в молодом возрасте. После смыкания крон сосновые леса, которые в степной зоне не имеют подлеска, подрост и выглядят как парковые насаждения, кабаны лишь иногда используют при перемещении в другие места и очень редко зимой при добывании пищи. Однако в заболоченных сосняках, которые в степной зоне встречаются очень редко, могут формироваться тростниковые заросли, что делает такие участки леса весьма привлекательными для зверей во все сезоны года. Весьма важными для кабана во всех частях ареала являются водно-

болотные угодья. В южных районах Украины наиболее значительные из них расположены в поймах таких крупных рек, как: Дунай, Днестр, Южный Буг, Днепр и Северский Донец. Здесь звери живут большую часть года, используя для отдыха в осенне-зимнюю пору сухие возвышения, острова, дамбы, а летом – болота и побережья озёр. Естественно, что во время паводков они перебираются на более сухие возвышенные участки, а при высоких уровнях воды выселяются в окрестные леса или агроценозы (посевы кукурузы, подсолнечника, сорго). Особенно высоким был уровень воды в поймах всех больших рек в 1970 г. Например, в дельте Дуная он держался 5 месяцев и превышал уровень кронштадтского футштока более, чем на 300 см. Значительные паводки отмечались на Дунае и Днестре весной и летом 2007 г., во время которых вода в поймах этих рек затопила большинство возвышенных мест. Это вызвало массовую миграцию кабанов из плавней в прилегающие биотопы, что также сопровождалось высокой смертностью их молодняка.

В Приазовье и Причерноморье, в безлесных участках Присивашья и на большей части равнинного Крыма весьма важными биотопами для кабана являются заросли тростника. Причём это могут быть как огромные займища площадью в несколько тысяч гектар, так и небольшие участки, расположенные в поймах степных речек, в вершинах прудов и в местах дренажа воды из ирригационных каналов.

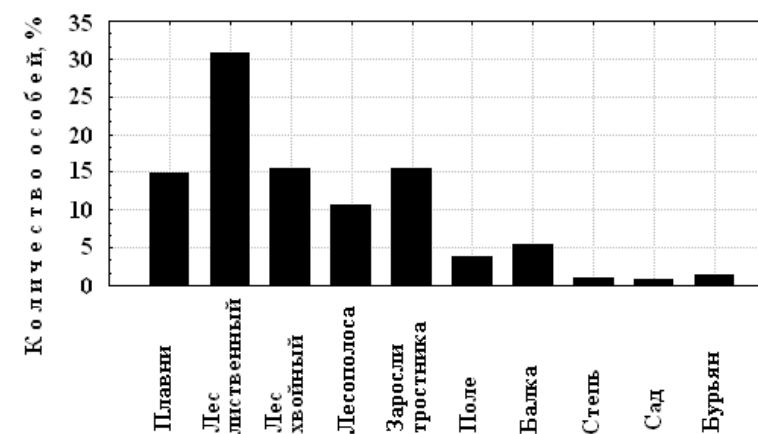


Рис. 4.9 Биотопическое распределение дикого кабана (n = 3188)

Везде на территории Южной Украины кабаны любят располагаться на отдых в балках, заросших кустарниками и тростником. На склонах Приазовской возвышенности, где эти геоморфологические структуры имеют значительные размеры, именно они являются главными биотопами изучаемых зверей (рис. 4.9). Раньше очень часто стада кабанов можно было встретить в полесозащитных и противоэрозионных лесополосах. После сильных пыльных бурь 1968/69 гг., которые нанесли большой ущерб сельскому хозяйству страны, густые и широкие лесопо-

лосы были признаны неэффективными в борьбе с ветровой эрозией. В течение последующих 10 лет их сильно проредили и превратили в ажурные конструкции. В результате этого они утратили былые высокие защитные свойства и стали мало пригодными для всех видов копытных.

В 80-годы XX ст. большие площади во всех степных областях Украины занимали посевы кукурузы, которая сейчас является подчиненной культурой. С момента восковой спелости её зёрен до уборки урожая, которую обычно заканчивали в ноябре, а иногда – в декабре, плантации становились важными биотопами для кабана. Поскольку поля на юге имеют большие размеры (30-100 га и более), в некоторых местах звери пребывали в зарослях кукурузы почти постоянно и покидали их лишь для водопоя. Даже после уборки урожая кукурузы «на зерно» кабаны посещают места её былого произрастания почти всю зиму, где, благодаря хорошему обонянию, разыскивали утерянные початки даже под снегом толщиной около 30 см. К важным кормовым биотопам также относятся сады, которые кабаны посещают в осенне-зимнее время. На территории Днепровско-Орельского заповедника в тёплый период года около 60 % лёжек было обнаружено на участках трансформированной песчанной степи (чаще всего под соснами), а также в пойме (Антонец, Окулова, 2014).

По обобщённым данным, в степной зоне Украины для отдыха кабаны наиболее часто используют лесные (57,0 %) и водно-болотные угодья (30,4 %). Причем, учитывая значительную трансформацию природных биотопов, они имеют определённые местные особенности. Например, на большей части региона лесные биотопы представляют собой небольшие (10-1000 га) лиственные с незначительным вкраплением сосны леса, которые отдалены друг от друга на 50-100 км и занимают всего 2,6% степной зоны. Все они отличаются очень высоким разнообразием древесно-кустарниковых растений, большой концентрацией естественных кормов и существенными защитными свойствами среди полевых просторов (Волох, 2002).

В Ленинградской, Новгородской и Псковской областях России из большого количества встреч и регистрации следов деятельности кабана ($n = 1390$) всего 39,2 % приходится на леса и кустарники и довольно много (34,4 %) – на поля, которые являются наиболее важными кормовыми биотопами зверя в зоне тайги. В меньшей степени они посещают болота (13,6 %), берега водоёмов (13,4 %), а также луга и вырубки (12,8 %). В этом регионе наибольшую привязанность к лесным угодьям кабаны проявляют зимой, где их встречаемость может превышать 63 % (Русаков, Тимофеева, 1984). Интересно, что в тайге эти звери предпочитают ельники и смешанные леса с примесью ели, на окраинах которых они устраивают лёжки и часто кормятся. В Украине подобное распределение характерно для Карпат, где в еловых лесах Черновицкой области было учтено 54,9 % особей (Ткачук, 2002). В странах Западной Европы основными местами обитания кабана также являются леса, а потом уже кустарники, водно-болотные угодья и заросли травы (Spitz, Pépin, 1985; Genov, 1987; Kabudi, 1987). Конечно же, везде этот зверь интенсивно использует агроценозы, которые сейчас в культурном ландшафте имеют важное кормовое значение. Однако кабан может существовать и без них – лишь за счет поедания диких растений и животных, что наблюдается во многих местах

его ареала (Слудский, 1956; Козло, 1975; Русаков, Тимофеева, 1984; Царёв, 2000; Briedermann, 1976).

В случае, когда кабанов в основных местообитаниях тревожат охотники или имеют место проявления других неблагоприятных экологических факторов (пожар, высокий снежный покров, паводок, вырубка деревьев и др.), эти звери способны уходить на большие расстояния. В национальном парке Камарг (Южная Франция) на 2 участках, которые отличались по степени беспокойства, было помечено ушными метками, соответственно, 16 и 14 кабанов. Через 31-935 дней часть из них была поймана повторно или добыта во время охоты. Выяснилось, что звери, обитающие в местах, где часто бывали люди, отделились от места мечения на $20,0 \pm 4,6$ км: молодые и взрослые самцы на $17,6-28,0$, а взрослые самки – на $15,8-27,0$ км. На втором участке, где факторы беспокойства были минимальны, молодые и взрослые самки прошли за указанное время лишь $4,0-6,0$, а молодые самцы – $7,0$ км. Все животные двигались в сторону крупных естественных местообитаний, которые могли предоставить им большее количество надёжных убежищ, чем сельскохозяйственные угодья. Определённое воздействие при этом оказывало расположение водных источников и крупных ландшафтных ориентиров (Dardaillon, Beugnon, 1987). Нам неоднократно приходилось констатировать выселение стад кабанов из степных лесов после проведения загонных охот в полевые или водно-болотные угодья, которые находились на расстоянии 10-30 км.

В целом, по представлениям известного знатока дикого кабана проф. А.А. Слудского (1956), распределение этого зверя по биотопам зависит от:

- обилия и доступности основных сезонных кормов;
- наличия водопоев;
- состояния, высоты и распределения снежного покрова;
- высоты и длительности паводков;
- наличия «крепких» мест, в которых можно укрыться от солнца и врагов;
- обилия гнуса.

Учитывая, что в степной зоне для отдыха кабанов имеется незначительное количество мест, именно расположение и качественные характеристики основных биотопов во многом определяют пространственную структуру популяций этого вида. Во всех местах обитания кабаны создают логова и грязевые ванны, которые они используют с различной периодичностью. В своём простом виде логово представляет собой выемку в земле, размер которой зависит от величины отдыхающего в нём зверя или группы особей. Зимой, особенно в морозную и снежную погоду кабаны ломают и отгрызают зубами различные ветки, которые укладывают в выемку на мёрзлую землю. Этим самым они защищают себя и особенно поросят от переохлаждения. При наличии хвойных пород, для этой цели в степной зоне кабаны используют ветки сосны, при отсутствии – всех прочих деревьев и кустарников.

В водно-болотных угодьях эти звери, по возможности, на возвышенных участках (старые дамбы, природные вспучивания поверхности и пр.) создают большие логова в виде кучи стеблей тростника, рогоза или травы, посреди которой ложится все стадо или отдельные звери. Эти сооружения, которые известны

во многих частях ареала дикого кабана, в Средней Азии называют «джатаками» (Слудский, 1956). Такие постройки мы неоднократно находили в плавнях Днепра, Днестра, Дуная, а также в тростниковых зарослях небольших степных речек во все сезоны года. Примечательно, что в 80-годы, когда повсеместно на юге Украины большие площади занимали посевы кукурузы, кабаны поселялись прямо в них и там же создавали упомянутые «джатаки».

По сообщению егерей, 21.10.1984 г. в Каланчацком районе Херсонской области при уборке кукурузы посреди поля было обнаружено большое гнездо, сделанное из стеблей этой культуры. Оно возвышалось над грунтом на 20-30 см. При приближении к гнезду комбайна из зарослей выскочило 2 свиньи с 12 поросятами, которые несомненно отдыхали в нём, поскольку его поверхность была тёплой...

В холодную погоду кабаны, как правило, в балках могут сооружать особые сооружения, которые защищают их от влияния морозов и сильных холодных ветров, которые характерны для Приазовья.



Рис. 4.10 Родильное гнездо свиньи
(Запорожская обл., Акимовский р-н, Богатырский лес,
11.05.1978)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

также в балке на территории соседнего Приморского района во время загонной охоты. Причём кабан, пребывая внутри него, чувствовал себя настолько безопасно, что позволил загонщику заглянуть в имеющееся отверстие. Лишь после этого зверь стремглав выскочил из гнезда в противоположном от стрелков направлении и ушёл «без выстрела»...

В лесных угодьях для опороса свинья сооружает специальное гнездо, которое выглядит как большая куча тонких веток и сухой травы высотой около 1 м. Потом она залазит в внутрь этого сооружения, где и появляются на свет поросята (Майнхардт, 1983). После этого свинья встаёт и раздвигает строительный матери-

В балке Видьманта (Приазовский р-н, Запорожская обл.) 03.03.1985 г. было обнаружено гнездо кабана, которое имело вид удлиненного шалаша ($L = 1,5$ м; $h_{\max} = 0,5$ м; $A = 0,8$ м) с овальной крышей и с 1 входом ($\varnothing \sim 0,6$ м). Толщина стенок строения, которое было сделано из измельченных стеблей тростника ($L = 5-50$ см) достигала 0,2-0,3 м. Внутренняя длина логова составляла 1,2, а ширина – 0,6 м. Оно имело обильную подстилку толщиной 25-30 см из того же материала, которая была вдавлена в снег. Следует указать, что в эти дни температура воздуха достигала $-18-20$ °С, а снежный покров, как для региона исследований, был довольно глубоким (~ 20 см) с настом толщиной 2-4 см (устные сведения О. Леженкина). Однако такие сооружения в степной Украине встречаются очень редко и только зимой – обычно в них пребывает 1 кабан. Интересно, что подобное гнездо было обнаружено

ал направо и налево от себя. В результате формируется углублённое логово с подстилкой и наружным валом из различных растений (рис. 4.10). Обычно оно расположено в трудно проходимых участках леса на территории кварталов с густым кустарником. Однако там, где кабанов особо не беспокоят, они могут избрать для выведения потомства более доступные места. Описан случай, когда две супоросные свиньи, которые были сёстрами, делали одно логово, в котором поросята из разных выводков располагались вместе (Шостак С., Шостак А., 1988).

В степной зоне Украины некоторые самки не делают описанного выше гнезда – они рожают поросят в местах которые ничем не отличаются от обычных лёжек. На территории Херсонской области зарегистрирован опорос в заброшенном карьере прямо на камнях безо всякой подстилки (Щербак, 1986). В водно-болотных угодьях для указанной цели свинья сооружает большое гнездо в виде кучи тростника, которая возвышается над водой или над заболоченным пространством. Чаще всего, поросята появляются на свет снаружи этого сооружения. После наломанного ранее тростник утаптывается свиньёй и поросятами, а родильное гнездо превращается в площадку ($\varnothing 3-4$ м), на которой звери отдыхают и пребывают длительное время (рис. 4.11).

Привязанность кабанов к местам своего рождения невероятно сильна. Поросята, даже оставшись без матери, продолжают периодически посещать их, что повышает риск гибели зверей браконьеров и от нападения такого умелого хищника, как волк. После суровых зим мы неоднократно находили трупы сильно отощавших детёнышей, которые умерли в гнёздах, где когда-то они появились на свет. В Южной Франции было помечено радиопередатчиками 15 кабанов (11 ♂, 4 ♀) различного возраста.

Участок, где находились убежища зверей, в ноябре-марте использовало 90 % самок и 69 % самцов. После кормёжки секачи редко возвращались в старые убежища (11,5 %), тогда как самки делали это более охотно (80 %). В среднем, территория, которую использовал самец за год составляла 12-15, а свинья – 4-6 тыс. га, тогда как площадь суточного участка колебалась незначительно – от 60 га осенью до 74,5 га зимой (Janeau, Spitz, 1984). К сожалению, эта биологическая особенность известна некоторым браконьерам, что они иногда используют для незаконной добычи кабанов...

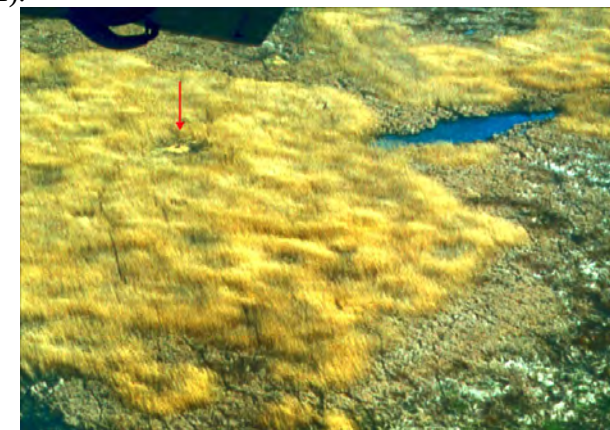


Рис. 4.11 Гнездо свиньи с поросятами в
тростниковых зарослях оз. Сиваш (27.04.1987 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

На территории семейных и индивидуальных участков кабаны избирают особые деревья, об которые они чешутся, а также на которые наносят секрет различных кожных и слюнных желез для информации других зверей о своём физиологическом состоянии. Секачи часто оставляют на них зарубки, которые они делают клыками, по высоте расположения которых можно судить о размерах их тела. В степной зоне среди 413 помеченных кабанами деревьев доминировали сосны обыкновенная и крымская – 409 (99,2 %), очень редко встречались: можжевельник виргинский – 2 (0,4 %), дуб черешчатый – 1 (0,2 %) и акация белая 1 (0,2 %). В горно-лесном Крыму ($n = 91$) указанные звери чаще всего маркировали сосну крымскую – 48 (52,6 %), можжевельники высокий и вонючий – 39 (42,2 %) и очень редко дуб пушистый – 4 (5,2 %). В безлесых районах Присивашья звери чешутся о бетонные опоры линий электропередачи, что хорошо заметно по грязным пятнам и специальным тропам, которые идут к столбам. Бетонные опоры носили лишь следы обтирания головы и тела – никаких попыток нанесения зарубок клыками секачей выявить не удалось (Волох, 2013).

Европейская косуля. Раньше в культурном ландшафте Европы обычно косуля постоянно обитала в небольших массивах леса, откуда она выходила на соседние луга и поля для кормёжки. После уборки урожая сельскохозяйственных культур посещение животными полей на большей части ареала прекращалось или было редким явлением (Raesfeld, 1956). Однако после 1950 г., сначала в Чехии и Словакии, а потом и в других странах сформировался полевой экотип косули (Nečas, 1968). Его представители обычно пребывают в открытых биотопах весь год, используя агроценозы не только при питании, но и для отдыха и выведения молодняка. В 80-годах XX ст. полевые группировки косули появились и в Украине, чему способствовало создание крупных полей с доминированием озимых культур, а также увеличение площади древесно-кустарниковых насаждений в открытом ландшафте. Несмотря на появление полевого экотипа косули, всё же её длительное обитание в нашей стране без лесных урочищ оказалось невозможным...

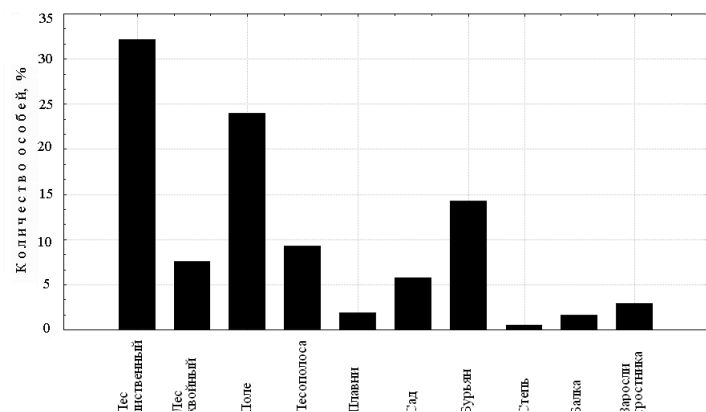


Рис. 4.12 Биотопическое распределение европейской косули ($n = 2296$)

В степной зоне это животное раньше и сейчас постоянно встречается лишь там, где хорошо развита сеть полевых защитных лесных полос, а также имеются островки леса. В местах наших исследований 39,8 % животных, а с учетом лесополос – 49,1%, пребывало в лесных угодьях, где они отдавали предпочтение лиственным насаждениям (41,5 %). Ни в каком другом биотопе встречаемость косули даже не приближается к данному показателю (рис. 4.12). На территории Днепро-Орельского заповедника большинство лежек косули было обнаружено на опушках естественных и искусственных лесных насаждений (Антонец, Окулова, 2014).

В соседней Молдове с большим количеством садов и виноградников, основными биотопами этого зверя также являются лесные угодья, в частности, – леса Кодр, пойменные леса Прута, Днестра и островные дубравы (Успенский, Лозан, 1965). Это наблюдается и в лесостепных районах России, где свыше 67% встреч косули было зафиксировано в дубовых лесах (Новиков, Тимофеева, 1965). Интересно, что на северной границе ареала встречаемость косули в лесных угодьях приближается к такому на юге Украины и составляет около 40% (Верещагин, Русаков, 1979). Большое количество зверей можно увидеть на полях озимых культур и многолетних трав, где животные кормятся, а иногда и отдыхают в дневное время (рис. 4.13). Особенно много косуль на территории агроценозов наблюдалось в 70-годы XX ст., когда плотность населения этого вида на южной периферии ареала была высокой. В период с сентября по март звери полевых группировок обычно меняли местообитания в зависимости от запасов корма. В агроценозах Южной Моравии (Словакия) в сентябре-ноябре они концентрировались главным образом на посевах люцерны, а также на полях, где выращивали зерновые культуры, кормосмеси и кукурузу. С декабря по февраль косули предпочитали посещать озимь и пашни после уборки свеклы (Zeida, Homolka, 1980).

Надо заметить, что в европейских странах косули на полях проводят большую часть года и поэтому их биотопическое распределение очень отличается от такового в нашей стране. В августе 2012 г., пересекая территории Польши, Германии, Франции и Бельгии на автомобиле, в полевых угодьях мы видели множество стад зверей. В апреле 2013 г. по дороге из Берлина в Магдебург практически на всех полях с озимыми культурами пребывали группы косуль, в которых насчитывалось от 2 до 47 особей. При этом звери в течение всего дня разгуливали между охотничьих вышек, кормились и отдыхали в открытом ландшафте. В то же время в буково-еловых лесах Нижнего Гарца (ФРГ), которые весной бедны кормами, следы пребывания косуль были малочисленными. Причиной этого является уважительное отношение людей к природе, интенсивная технология возделывания сельскохозяйственных культур, которая позволяет в короткий срок выполнить соответствующие операции без особого беспокойства диких животных, а также отсутствие бродячих собак, волков и браконьерства...

В степной зоне Украины зимой косули раньше также довольно часто встречались на полях озимых, однако поздней осенью во время интенсивных полевых работ и значительного ухудшения защищённости биотопов, переселялись в лесные урочища. При этом часто звери преодолевали значительные препятствия. Во время уборки позднего подсолнечника 31.11.1993 г. 4 косули в довольно холод-

ную погоду ($t = +2^\circ$) переплыли с левого на правый берег Молочного лимана (ширина ~ 5 км) и зашли в Радионовскую лесную дачу (Запорожская обл., Акимовский р-н). Вообще зимой концентрация косуль в лесных угодьях существенно увеличивается, хотя в ночное время они продолжают охотно посещать поля.



Рис. 4.13 Косуля на пшеничном поле
(Севастополь, ур. Кара-Коба, 2008 г.)

© Фото: С. Самохин / S. Samochin

После ликвидации колхозов в Украине появились большие массивы необрабатываемых полей площадью 40-300 га, которые заросли сорняками. В 1997-2000 гг. именно они стали важными биотопами для отдыха косуль и кабанов. Но вскоре эти участки были розданы отдельным землепользователям, которые возобновили выращивание на них сельскохозяйственных культур. Поэтому сейчас в зарослях бурьянов на территории степной зоны, которые представлены небольшими по площади клочками, косуля встречается весьма редко. При высоком снежном покрове, когда возникают осложнения

в питании, большое значение для косуль во всех регионах имеют сады (Тимофеева, 1985). В Южной Украине особенно много зверей их посещало в очень суровые зимы 1984/85 и 1986/87 гг., что совпало с высокой численностью популяций этого вида. В некоторые годы с очень неблагоприятными экологическими косуля наносила значительный вред фруктовым деревьям, что наблюдалось в Республике Молдова (Мунтяну и др., 1980) и в других странах.

Излюбленными местами обитания косули являются плавни, которые расположены в долинах крупных рек. Они представляют собой обводненные участки пойменного лиственного леса с озёрами, ериками, болотами и тростниковыми зарослями. Этот биотоп звери предпочитают в летне-осенний период, хотя могут обитать в плавнях и зимой. Однако, в связи с паводками, которые весьма губительно влияют на всех наземных обитателей пойм и имеют нерегулярный характер, численность косуль здесь невелика. В жаркие летние дни в тех местах, где отсутствуют большие лесные массивы, звери надолго поселяются в больших по площади зарослях тростника. Особенно часто мы видели косуль в Одесской области на территории польдеров в пойме Дуная (Ренийский и Измаильский р-ны) и в дельте Днестра (Беляевский р-н), где они отдыхали на островках среди залитых водой тростниковых зарослей.

В степной зоне Украины сравнительно часто косуль можно встретить в балках, склоны которых во многих местах террасированы и облесены. Весьма редко эти животные встречаются в степных биотопах, которые сейчас выглядят как небольшие разрозненные клочки. В годы высокой численности мы и наши коллеги, которые работают в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» (Полищук И.К.), Черноморском биосферном (Селюнина З.В.) и Украинском степном (Сиренко В.А) заповедниках неоднократно встречали косуль, пасущихся на степных участках. В настоящее время многие парцеллярные группировки вида, расположенные на крайнем юге страны, исчезли и косули в настоящей степи встречаются крайне редко.

Локально в степной зоне Украины может наблюдаться иное биотопическое распределение косули, чем приведено на рисунке 4.12, что связано с ландшафтным своеобразием определённой местности, с характером растительности и погоды, а также с особенностями хозяйственной деятельности человека. Например, на территории Луганского природного заповедника косуля отдаёт предпочтение молоднякам и средневозрастным культурам сосны, а также дубово-ильмовым, дубово-ореховым и ильмовым древостоям. Зимой и ранней весной животные охотно посещают широколиственные участки пойменного леса, а летом и осенью – сосновые насаждения. В пойме Северского Донца косули избирают наиболее благоприятные участки, которыми являются: лес с кустарниками, опушками и полянами, а также сенокосы и луга. С началом таяния снега и особенно после появления обильной травы, значение пойменного леса в жизни этих животных ослабевает и они чаще начинают встречаться на остепнённых лугах. В мае косули перемещаются в молодняки и разновозрастные насаждения сосны, где обитают до глубокой осени. После наступления зимним холодов эти звери снова возвращаются в пойменный лес (Скоков, 1996). В Днепропетровской области косуля обитает в долинах рр. Орель, Самара и Волчья, где её основными биотопами являются пойменные и байрачные дубравы, аренные боры, а также лиственные лесные участки, созданные на территории бывших марганцевых карьеров и отвалов. Везде она тяготеет к местам с хорошо развитым подлеском и кустарниками, полянами, колками, пойменными озёрами, тростниковыми зарослями, а также зарастающими вырубками (Булахов, Пахомов, 2006).

Лось. Популяции лося всегда существовали в лесной зоне, хотя в определённые периоды они возникали в лесотундре и даже в степной зоне (Филонов, 1983). Однако, несмотря на это, звери везде придерживались древесно-кустарниковых зарослей, отдавая предпочтение поймам рек (Барабаш-Никифоров, 1957; Гептнер и др., 1961; Свтушевский, 2012). В Белоруссии в весенне-летний период звери обитают в заболоченных смешанных лесах и на заросших кустарниками лугах. Зимой же они концентрируются преимущественно в сосновых спелых лесах, молодняках и на лесных лугах (Козло, 1983).

Поскольку сейчас лось на большей части степной зоны Украины исчез, приходится лишь констатировать его былое распределение по биотопам. В конце XX ст. распространение лося на юге Украины имело вид разрозненных очагов, расположен-

ных в искусственных и естественных лесах, соединённых сетью полей защитных лесных полос. Здесь встречаемость животных в лесных биотопах достигала 50 % (Волох, 2002), что значительно ниже от таковой (~90 %), приведенной для русской лесостепи (Тимофеева, 1974; Херувимов, 1969) и северо-западной тайги (Верещагин, Русаков, 1979). Это не удивительно, поскольку в регионе доминирующими биотопами являются агроценозы, а лесные насаждения встречаются крайне редко. Причем на северо-востоке степной зоны в Луганской и Донецкой областях основное количество лосей обитало в сосновых, а на крайнем юге – в лиственных лесах (рис. 4.14). Несмотря на это, во всех местах своего пребывания на юге Украины лоси тяготели к молодым насаждениям сосны, которая является важным источником важного для организма фосфора. Этот биотоп они довольно часто посещали во время кормёжек поздней осенью, зимой и ранней весной. Относительно часто на юге эти звери обитали в посевах кукурузы и подсолнечника, которые обладают хорошими защитными свойствами. Во время экспансии и расширения ареала лоси паслись на посевах озимых культур, посещали бахчи, а также заходили на территорию животноводческих ферм и даже населённых пунктов.

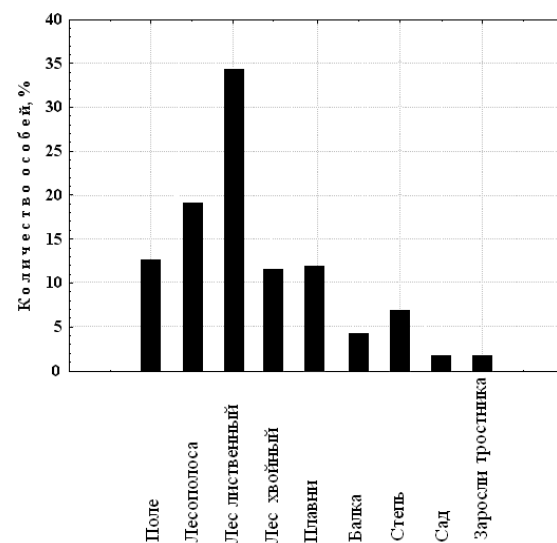


Рис. 4.14. Биотопическое распределение лося (n = 639)

лес в Донецкой, Великомихайловский – в Днепропетровской, Старо-Бердянский – в Запорожской областях), в которых возникли саморегулирующиеся парцеллярные группировки.

В годы высокой численности (1970-1990) на территории степной зоны Украины лоси часто обитали в лесополосах и в небольших лесах (рис. 4.15), площадь которых составляла всего 3-50 га. Естественно, что из этих мест звери вы-

езде весьма привлекательными угодьями для лося были плавни на больших реках, в которых он комфортно чувствовал себя во все сезоны года. Плавневые очаги обитания этого животного существовали ниже Каховской ГЭС – в междуречье Днестра и его правого русла Казака, на о-ве Хортица, а также в других местах. Особенно крупная группировка лосей возникла в Донецкой области, где наибольшее количество животных обитало в пойме р. Северский Донец на территории Кременецких лесов. Однако все они были уничтожены в конце XX ст. Весьма важными для лося на юге Украины оказались искусственные лесные массивы (Велико-Анадольский

ходили в окрестные агроценозы для кормёжки, но лесные урочища оставались их основными биотопами в течение большей части года. В Днепропетровской области лоси отдавали предпочтение ольшанникам, березово-осиновым колкам, аренным борам (особенно суборям) и молодым сосновым насаждениям. Для устройства стойбищ наиболее привлекательными для них здесь были заболоченные участки леса, а также заросшие лесные озёра (Булахов, Пахомов, 2006). На территории Днепро-Орельского заповедника зимой лоси сосредотачиваются в молодых сосняках, поедая хвою. В тёплый период года до ледостава они посещают берега пойменных водоемов, луга и песчаную степь, где для отдыха избирают места с высоким травостоем (Антонец, Окулова, 2014). Даже в небольших искусственных лесах Южной Украины лоси выбирали наиболее влажные места, которые заливались во время половодья или располагались в различных депрессиях суши, где грунтовые воды выклиниваются на поверхность. Тяготение лосей в степной зоне к лесным биотопам вполне соответствует норме реакции представителя лесной фауны, хотя в различные периоды года эти звери встречались на полях, в степи и в других местах.

В целом, на юге Украины, несмотря на доминирование открытых ландшафтов, лось остаётся лесным животным и редко поселяется в агроценозах, используя их лишь при кормёжке и миграциях.

Благородный олень. Во многих районах мира основными биотопами этого вида являются лесные угодья (Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999). Однако в местах расположения наибольших южноукраинских популяций благородного оленя, где настоящих лесов нет, распределение зверей носит иной характер. На п-ове Бирючий (Азово-Сивашский НПП) чаще всего они встречаются на степных участках и приморских лугах, на о-ве Джарылгач – в лиственном лесу и в степи, а на Обиточной косе – в лиственном лесу. В связи с неблагоприятными экологическими условиями (песчаные засоленные почвы, высокая инсоляция, сильные ветры и др.) везде в приморских районах лесные угодья представляют собой низкорослые насаждения, которые похожи на кустарники. Несмотря на произрастание в них более 40 древесно-кустарниковых пород, к доминирующим можно отнести лишь 3-6 видов (Коломійчук, 2002).



Рис. 4.15 Молодой самец лося в искусственном лесу (Запорожская обл., Мелитопольский р-н, 1979 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

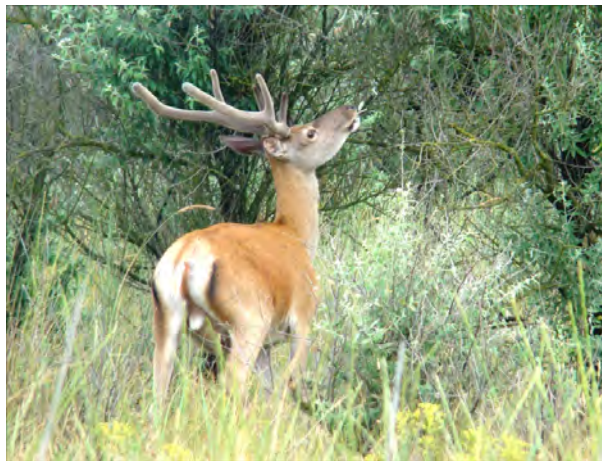


Рис. 4.16 Олень в посадке серебристого лоха
(Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 23.06.2006)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

На морских косах и островах олени часто отдыхают и кормятся в посадках узколистного и серебристого лоха (рис. 4.16). Эти места они избирают во все сезоны года, поскольку древесно-кустарниковые насаждения, как правило, располагаются на возвышенных участках, которые не затопляются водой при нагонных ветрах. Указанные культуры очень устойчивы к засухам, засолению почвы и механическим повреждениям, причиной которых являются не только обгрызание оленями, но и гололедица. В некоторые зимы (2008/2009 гг.) под весом намерзшего льда было сломано довольно много деревьев. Естественно, что олени часто посещают древесно-кустарниковые насаждения в августе и частично повреждают их во время чистки рогов от эпидермиса. Тем не менее, считается, что в 80-е годы XX ст. на п-ове Бирючий олени посещали лесной массив чаще, чем сейчас. Очевидно, это связано с деградацией древесно-кустарниковых насаждений, которая произошла как под влиянием деятельности многочисленных копытных, так и в связи со старением лесных культур. В настоящее время этот лесок утратил свои прежние кормовые и защитные свойства, что сказалось на его посещаемости оленями. Например, в июне 1996 г. из 956, наблюдаемых на Бирючем животных при кормлении, 78,8 % зверей использовали понижения, а 12,7% – поды со злаковой растительностью. При отдыхе большинство оленей (65,0 %) пребывало в различных депрессиях земной поверхности, а при жировке – в песчаных аренах (39,5 %), зарослях тростника (29,8 %) и в меньшей степени – в насаждениях лоха (16,7 %) (Домнич и др., 1997).

Выбор оленями различных биотопов в схожих по абиотическим условиям угодьях связан с особенностями структуры их биоценозов. На Бирючем и Джарылгаче доминирующими типами растительности являются степи и луга, которые и предпочитают олени, тогда, как на Обиточной косе эти биотопы представлены небольшими участками. Зато здесь имеется много мощных тростниковых зарослей, в которых звери встречаются во все сезоны года, но особенно часто – летом. В жаркие дни в таких угодьях сравнительно прохладно и поэтому олени любят в них отдыхать. Однако после зим, которые на морском побережье характеризуются неблагоприятными погодными условиями, звери обычно избегают тростниковых зарослей. Весной они чаще кормятся и отдыхают на открытых, хорошо про-

греваемых солнцем участках, а также в изреженных древесно-кустарниковых насаждениях.

Надо сказать, что все указанные выше территории имеют очень малую площадь и небольшое разнообразие биотопов (тростниковые заросли, приморские засоленные луга, степные участки и искусственные лесонасаждения). Поэтому здесь олени весьма ограничены в выборе угодий и реализации сезонных предпочтений, связанных с цикличностью фитоценозов и биологическими ритмами самих зверей.

По многолетним обобщенным материалам, основными биотопами благородного оленя в островных популяциях на юге Украины являются луговые и степные биоценозы, на которые приходится более 60 % встреч животных, а потом уже лесонасаждения и тростниковые заросли (табл. 4.10).

Таблица 4.10

Биотопическое распределение благородного оленя в 1985-2011 гг.

Биотопы	П-ов Бирючий		О-в Джарылгач		Обиточная коса		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Луг	1599	25,5	238	18,6	146	10,7	1983	22,3
Заросли тростника	178	2,8	173	13,4	192	14,1	543	6,1
Лес лиственный	132	2,1	480	37,4	997	73,4	1609	18,1
Лесополоса	–	–	–	–	17	1,3	17	0,1
Степь	4363	69,6	392	30,6	7	0,5	4762	53,4
Всего:	6272	100,0	1283	100,0	1359	100,0	8914	100,0

Указанное биотопическое распределение зверей указанного вида является своеобразным и нигде больше в стране не встречается. Возможно, тяготение оленя к закрытым ландшафтам, которое наблюдается в других частях его ареала, не закреплено на генетическом уровне, а является поведенческой реакцией на длительное преследование зверя человеком. Во всяком случае, во всех новых очагах обитания на равнине благородный олень довольно комфортно себя чувствует на морских косах и островах, а также в приморской степи.

В континентальных местообитаниях возможности благородного оленя значительно возрастают, поэтому в Кременских (Луганская обл.) и Балтских (Одесская обл.) лесах, большая площадь которых представлена массивами естественно-происхождения, звери наиболее часто встречаются в спелых и приспевающих дубравах, в лиственных и хвойных молодняках, а также могут использовать другие биотопы. В Луганском природном заповеднике благородные олени раньше встречались на всей территории поймы р. Северского Донца, за исключением участков с ильмовым древостоем, но интенсивность использования различных биотопов в течение года менялась. Летом, судя по следам деятельности и встречаемости зверей, они чаще всего пребывали в молодых сосновых насаждениях с полянами, которые во время летнего зноя являются хорошим убежищем. Смешанные и кленово-ясеневые древостои наиболее интенсивно олени посещали в ноябре-январе, а дубравы – в феврале (Скоков, 1996).

В то же время, в небольших по площади (0,5-2 тыс. га) искусственных лесах, таких как Рацинский (Николаевская обл.), Каменский (Запорожская обл.), Ново-Воронцовский (Херсонская обл.) и других, расположенных в полевом ландшафте, биотопическое распределение животных довольно однообразно. В теплый период года звери днем пребывают преимущественно в лесонасаждениях и тростниковых зарослях, а вечером выходят на поля, лесные поляны и луга для кормёжки. Зимой эта ситуация сохраняется, лишь количество оленей, которые посещают поля, возрастает. В некоторых местах для дневного отдыха животные охотно используют посевы таких культур, как: кукуруза, подсолнечник и даже пшеница. В частности, звери, которые обитают на территории Гавриловского государственного охотничьего хозяйства (Херсонская обл.) в условиях низкой лесистости (3,4 %), раньше довольно часто встречались в агроценозах (Аридов, 1973).

Европейская лань. Несколько отличным от благородного оленя является биотопическое распределение лани, наибольшее количество которой в Украине обитает на морских островах, а также на огражденных территориях, где возможности для расселения животных ограничены (рис. 4.17).

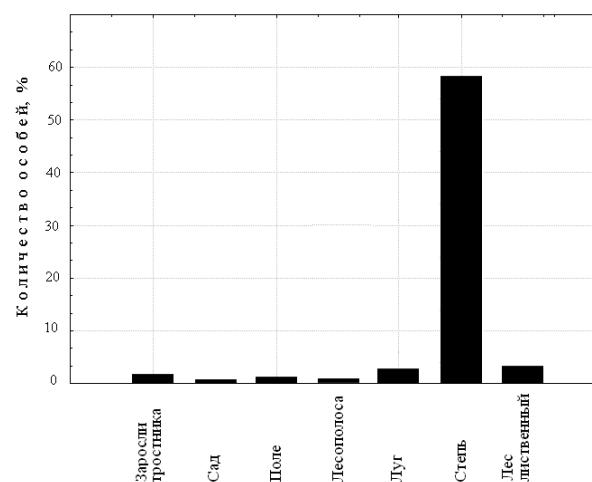


Рис. 4.17 Биотопическое распределение европейской лани (n = 7309)

На Бирючем и Джарылгаче, где сосредоточено основное поголовье этих зверей, лани большую часть года встречаются на степных участках (90,2 %), а потому уже на лугах (3,7 %) и в других угодьях. В особо жаркие дни июля, августа и сентября самки с телятами любят отдыхать на открытых берегах «чинков» – небольших мелководных озёр в тени окружающей их куртин из высокой травы, а также – в невысоких, но густых тростниковых зарослях, которые хорошо развиты в понижениях рельефа. Летом много зверей, независимо от пола и

новская и Старо-Бердянская лесные дачи в Запорожской области), в полезащитных лесополосах и садах.

Основными биотопами ланей, которые раньше обитали в дельте Дуная (о-в Татару) и сейчас встречаются в низовьях Днепра между Каховкой и Херсоном, в течение года являются пойменные лиственные леса. В то же время на морских островах в Южной Украине, где лесные биотопы представлены преимущественно разреженными насаждениями узколиственного лоха, животные даже в суровые зимы их посещают значительно реже, чем открытые угодья. Это является не характерным для европейской лани, живущей в природе, которую считают исключительно лесным животным (Schellner, 1982; Ulmenstein, 1985).

Для сравнения, во многих странах мира, где её разводят на фермах, лань обитает в открытых загонах вообще без древесно-кустарниковой растительности, что свидетельствует о высоких адаптационных способностях этого зверя к выбору биотопов.

Европейский муфлон. В связи с небольшой площадью лесных угодий в

местах обитания муфлонов в степной зоне Украины, они предпочитают водно-болотные угодья. Ими являются тростниковые заросли на островах Азовского и Чёрного морей, которые, по сравнению с заболоченными поймами рек, обычно не сильно обводнены и имеют много сухих участков. По устным данным И.Н. Шейгаса, который много лет изучает копытных на о-ве Джарылгач, весной и осенью эти животные прячутся именно в таких местах и отсюда выходят пастись на прилегающие луга (рис. 4.18). В настоящей степи муфлонов можно увидеть преимущественно летом (до высыхания



Рис. 4.18 Муфлоны на приморском лугу (Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 27.04.2010)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

травяной растительности) и осенью. В годы с высокой численностью комаров и мошек, которые сильно докучают всем обитателям морских островов и кос, летом и ранней осенью звери часто выходят на береговую кромку моря. Высокая концентрация кровососов здесь наблюдается не часто, однако в некоторые годы с большим количеством весенних осадков, каким был 2010 г., эти районы могут не отличаться от южных тундр Евразии.

Осенью муфлоны наиболее часто сменяют биотопы, что обусловлено выеданием предпочитаемых кормов в условиях сильной межвидовой трофической конкуренции между ними, с одной стороны, а также оленями и ланями – с другой. Зимой и поздней осенью, как и в других странах, основными биотопами европейского муфлона на острове Джарылгач являются насаждения узколистного лоха.

В Европе муфлоны обитают преимущественно в лесах. Например, в бывшей ГДР ~40 % их популяции было сосредоточено в долинах, 30 % – в горах с господством бука, 10 % – на холмах и пригорках в грабовых рощах и 20 % – в дубравах, расположенных главным образом на равнине. В округах, облесённых на 51-80 % обитало 16 % зверей, на 31-50 % – 35 %, на 21-30 % – 22 %, на 11-20 % – 19 %, до 10 % – 8 %. Более половины поголовья (58 %) было сконцентрировано на территориях, распаханность которых составляла 30-40 %. Безлесых пространств муфлоны в Германии обычно избегают (Briedermann и. а., 1987).

В Крымских горах в течение значительной части года (с октября по март включительно) эти бараны также являются преимущественно лесными обитателями (табл. 4.11). Однако с приходом весеннего тепла и началом вегетации муфлоны с апреля предпочитают поляны, на которых активно кормятся травой и даже отдыхают. После отцветания трав с июля их встречаемость в этом биотопе резко снижается, поскольку звери перемещаются к верхней кромке леса и на яйлу. В этих местах травянистая растительность начинает развиваться гораздо позже и потому именно в августе муфлоны здесь находят достаточное количество полноценного корма. Пребывание зверей на яйле прекращается после выпадения снега, что в Крымских горах чаще всего бывает в октябре. В это время звери снова возвращаются в леса, где и пребывают до наступления весны (Дулицкий, 1992).

Таблица 4.11

Распределение муфлонов по биотопам в Крымском заповеднике, %*

Биотопы	Месяцы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Поляны	20,0	24,0	35,8	42,3	59,5	53,9	53,9	28,0	20,0	20,0	12,8	9,1
Яйла	-	-	15,0	19,8	15,2	20,6	23,7	42,7	48,0	-	-	-
Лес	80,0	76,0	49,2	37,9	25,3	25,5	22,4	29,3	32,0	80,0	87,2	90,9

*По: А.И. Дулицкий (1992)

По давним наблюдениям, в указанном регионе муфлоны летом (июль-август) предпочитают день проводить в лесу. Причём иногда они скрываются в буреломе и посещают места отдыха с большим постоянством. Лишь некоторых одиночных особей (не более 15 % популяции) можно встретить днём в открытой части гор (Янушко, 1955).

В Словакии оптимальными биотопами для этого зверя являются ясеново-дубовые, ясеново-клёновые, буково-дубовые и буковые леса на высоте от 110 до

1100 м н.у.м. Считается нежелательным разведение муфлонов в местах, где доминируют хвойные молодняки и где применяются специальные меры по восстановлению лесных ресурсов. Это связано с тем, что зимой муфлоны, ощущая нехватку кормов, основу которых составляют травянистые растения, компенсируют её за счет поедания ветвей. Повреждение животными лесных культур способствует возникновению определённых противоречий между охотниками и лесниками, которых можно избежать заранее (Sabadoš, 1976).

В целом, в южных равнинных популяциях, несмотря на доминирование агроценозов, почти все копытные отдают предпочтение лесным насаждениям. Наиболее тесная связь с лесными биотопами наблюдается у общепризнанного дендрофага лося, наименьшая – у благородного оленя, лани и муфлона, которые обитают в специфических условиях морского побережья, в лесонасаждениях и в полевом ландшафте. Однако основными кормовыми биотопами во все сезоны года для всех копытных в XX ст. стали агроценозы, что характерно для многих европейских стран (Gibson, 1967; Dardaillon, 1987; Förster, 1998; Matrai, Kaba, 1989).

Зайцеобразные

Заяц-русак. Раньше местами обитания этого зверька были преимущественно естественные открытые ландшафты (степи и луга), кустарниковые заросли, а также балки с байрачными лесками. Кроме того, зайцы охотно поселялись на окраинах лесных массивов, на вырубках, гарях, а также в местах с большим количеством опушек. Особенно много русаков водилось в целинной степи в районе имения «Аскания-Нова» (Фальц-Фейн, 1997) и в песчаных кучугурах Нижнего Днепра (Браунер, 1923, 1935 а). Однако ещё в конце XIX ст. на юге Украины начались большие антропогенные преобразования, которые привели к полной трансформации степной биоты. В результате этого везде стали доминировать пахотные земли, появилось большое количество искусственных лесонасаждений и водоёмов, что способствовало сокращению видового разнообразия степных растений и животных (Формозов, 1962). Несмотря на это, русак смог приспособиться к изменившейся экологической ситуации. Сейчас в степной зоне Украины его основными биотопами являются агроценозы (рис. 4.19), на которые приходится свыше 73 % встреч зверьков. Причем из этого количества больше всего (29,9 %) русаков было учтено на полях, занятых озимыми культурами (пшеница и ячмень); 16,0 % – на пашне и на «черном пару», а 9,6 % – в посевах многолетних трав.

В конце XX ст. на юге Украины большие площади стали занимать посеы подсолнечника, выращивание которого в зоне рискованного земледелия приносит довольно высокие и стабильные доходы. Поэтому этот биотоп, на который приходится 9,9 % встреч животных, в настоящее время стал иметь важное значение для зайца-русака. Даже после сбора урожая из-за высокой густоты остатков стеблей и бурьянов на полях подсолнечника сохраняются хорошие защитные условия. Значительно меньшее количество зверьков было обнаружено на огородах (4,2 %),

на полях, занятых яровыми культурами (2,1 %), кукурузой (1,1 %), свеклой (0,7 %), бахчевыми (2,1 %), а также на стерне (2,0 %). Кроме агроценозов, весьма важными биотопами русака в степной зоне страны являются небольшие листовенные лески площадью 10-100 га, луга, сады, виноградники, а также лесополосы. Это также характерно для соседней Ростовской области (Россия), на территории которой в бесснежный период 1969-1972 гг более 90 % встреч зверьков ($n = 296$) приходилось на лесные угодья и сады (Львов, 1975). Прочие угодья из-за их малой площади (степь) или из-за неблагоприятных экологических условий (плавни, тростниковые заросли) для обитания зверьков существенного значения не имеют. Например, на заболоченной Обиточной косе (Азовское море), где доминируют ассоциации тростника и имеются искусственные листовенные насаждения, пребывание одиночных зайцев на расстоянии 18-20 км от материка мы фиксировали всего 3 раза за 30 лет исследований.

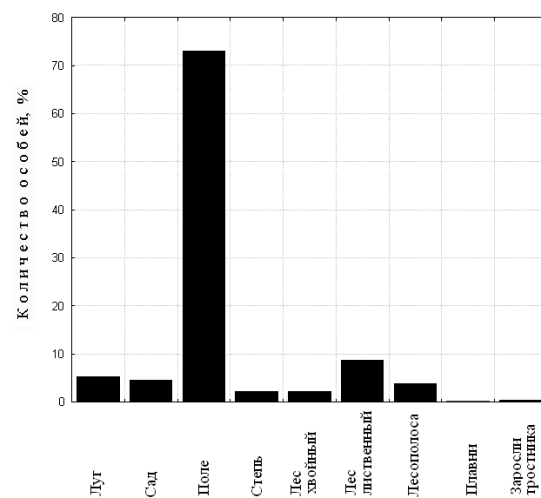


Рис. 4.19 Биотопическое распределение зайца ($n = 9763$)

Естественно, что и агроценозы, несмотря на их доминирование в степной зоне Украины, в разные годы используются зверьком в неодинаковой степени. Исследование, проведенное нами в ноябре-январе на ограниченной площади ($1459,5 \pm 101,75$ га), показало значительную динамику их предпочтения зайцем для дневного отдыха (табл. 4.12). Наименьшая изменчивость поголовья зверьков наблюдалась на плантациях люцерны, лугах и остепнённых участках ($CV = 34,7\%$), а также – на посевах озимых культур ($CV = 49,5\%$), которые отличаются наиболее сравнительно стабильными защитными и кормовыми свойствами. Выбор же зайцем остальных угодий (сады, старая пашня), которые использовались зверьками сравнительно часто, отличался непостоянством. Это было связано как с экологическими характеристиками угодий, так и с особенностями сельскохозяйственных работ, которые проводились даже зимой.

С 80-годов XX ст. для сокращения негативных последствий ветровой эрозии в степной зоне нашей страны частично отказались от глубокой вспашки почвы «на зябь», которую обычно проводят поздним летом и осенью. Наряду с нею стали широко применять безотвальную обработку грунта чизельными плоскорезными плугами, с помощью которых уже в 1974 г. было вспахано более 24,8 млн. га. При поверхностном возделывании почвы также используют диско-

вые лушпильники, плоскорезные культиваторы и уплотнители, которые способны создавать борозды глубиной до 50 см. Через эти углубления в почву без переворачивания земляного пласта проникает вода и питательные вещества. При обработке грунта также стали применять специальные игольчатые бороны и другую более современную технику. Сейчас в степной зоне Украины примерно половина земли обрабатывается с применением противодефляционных механизмов и технологий. Это способствовало значительному повышению урожайности подсолнечника, гороха, кукурузы и других сельскохозяйственных растений. Кроме того, в конце XX ст. во многих местах Украины стали выращивать рапс и сою, которые стали важными кормовыми культурами для русака и для других животных.

Таблица 4.12

**Биотопическое распределение зайца в Мелитопольском районе
Запорожской области**

Биотопы	1980 г.		1981 г.		1982 г.		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Посевы озимых культур	57	17,0	110	27,2	53	13,7	220	19,6
Пашня старая	56	12,3	62	15,3	154	40,0	272	24,2
Пашня свежая	16	32,9	30	7,5	35	9,1	81	7,2
Посевы люцерны, луг	111	13,0	71	17,6	95	24,7	277	24,6
Сады, лесонасаждения	69	0,7	118	29,2	48	12,5	235	20,9
Огороды, бахча	27	6,2	13	3,2	–	–	40	3,5
Всего:	336	100,0	404	100,0	385	100,0	1125	100,0

Из-за упадка животноводства везде в нашей стране очень сократилась площадь под посевами многолетних трав, которые в прежние годы имели важное кормовое и защитное значение для зайца во все сезоны. Однако во многих странах именно плантации клевера и люцерны являются наиболее предпочитаемыми биотопами, как места эффективного размножения и питания зверьков (Frylestam, 1980). В Великобритании, кроме участков с дикими травами, клевером и жнивьем, которые не пахут в течение длительного времени, важными биотопами признаны поля под яровыми и озимыми культурами. При этом площадь последних, занятых разнообразными сельскохозяйственными растениями, обычно не превышает 10 га (Hecker, 1983). В то же время на территории Южной Украины средняя величина 1 поля составляет около 100 га при доминировании монокультуры, хотя многоотраслевое сельскохозяйственное землепользование создает более благоприятные экологические условия для всех охотничьих животных. Естественно, что указанные выше изменения в земледелии и животноводстве повлияли на биотопическую приуроченность зайца и способствовали его перераспределению в охотничьих угодьях степной зоны.

В Южной Моравии (Словакия) в разные месяцы вегетационного периода 51 % зверьков кормились на посевах зерновых, 60 % – на полях люцерны и 60 %

– на плантациях сахарной свеклы. С ухудшением кормовых условий эти показатели соответственно составили: 50, 26 и 59 %. Только в посевах кукурузы во время кормёжки пребывало 33% зайцев, а остальные предпочитали искать другие, более качественные, уголья. Во время таких перемещений при хороших кормовых условиях зверьки, в среднем, за сутки преодолевали 264, при плохих – 378 м. При этом площадь их индивидуального участка колебалась от 18 до 75 га (Номолка, 1985). Хотя это и составило превышение более, чем в 4 раза, следует признать, что территория, занимаемая 1 русаком является весьма небольшой. Учитывая, что зайцы чаще всего кормятся на окраинах полей, для них существенное значение имеет протяженность границ этих биотопов: длинные и узкие поля являются наиболее благоприятными.

На морских косах и островах весной и летом излюбленными биотопами зайца-русака являются песчаные луга, где доминируют: осока колхидская (*Carex colchica*), овсяница Беккера (*Festuca beckeri*), дубровник беловойлочный (*Teucrium polium*), шандра чужеземная (*Marrubium civece*), люцерна Котова (*Medicago kotovii*) и др. (Коломийчук, 2002). Здесь зверьки кормятся (рис. 4.20), отдыхают и производят потомство. По результатам летних учётов численности, проводимых охотоведом В.В. Петриченко на п-ове Бирючий (устные данные), здесь наибольшее количество зверьков (70,7 %) встречалось на песчаных аренах, в посадках серебристого лоха (15,1 %), на тропах многочисленных диких копытных (12,4 %) и в понижениях, заросших невысоким тростником.



Рис. 4.20 Заяц-русак на Федотовой косе
(Азовское море, 23.08.2012)

© Фото: А. Волох / А. Volokh

Весной зайцы охотно посещают сады, степные участки и окраины искусственных лесов, где часто появляются их выводки (табл. 4.13). Однако это очень

зависит от плотности населения зверьков в соседних угодьях. Например, в одном из кварталов Богатырского леса (Акимовский р-н, Запорожская обл.) на площади 13 га (лиственный молодняк) в мае было учтено: в 1978 г. – 2, в 1980 г. – 14 зайцев, а в 1981 г. – ни одного. Конец весны и начало лета в степной зоне являются наиболее благоприятными для русака, поскольку большая часть занимаемой ими территории покрыта растительностью. При этом концентрация качественной пищи за счёт сельскохозяйственных растений достигает апогея, что совпадает с высокими защитными свойствами биотопов. Поэтому в этот период зайцы, кроме полей, охотно посещают луга, опушки леса, лесополосы и другие уголья, избегая лишь заболоченных территорий. Меньше всего они в это время встречаются в посевах озимых, хотя довольно обычны на полях под кукурузой, подсолнечником и бахчевыми культурами.

Во второй половине лета биотопическое распределение зайца-русака в степной зоне резко меняется, что отмечают и другие исследователи (Колосов, Бакеев, 1947). Это связано с весенними полевыми работами и уборкой урожая зерновых, которая в южных районах Украины проводится в сжатые сроки – обычно с 15 июня по 20 июля. Несколько позже, с 5 по 20 августа осуществляется кошение зелёной кукурузы «на силос», а с 15 августа – уборка раннего подсолнечника. Поэтому меньше всего на полях зайцев бывает в конце лета и начале осени, когда огромные территории представляют собой частично вспаханные и лишённые растительности равнины. Это приводит к увеличению плотности их населения в полезащитных лесополосах и искусственных лесах. Например, в сентябре-октябре 1982 г. плотность зайцев в таких биотопах на территории Украинского Приазовья достигала 250-300 особей /1 тыс. га против 10-50 – в агроценозах. В степных районах России, в местах с лесными полосами была зафиксирована численность русака, которая почти в 12 раз превышала таковую в равноценных угодьях, но без лесонасаждений (Львов, 1974; Кубанцев и др., 1984).

Таблица 4.13

Сезонное распределение зайца-русака в степной зоне Украины по биотопам

Биотопы	Весна		Лето		Осень		Зима		Всего:	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Луга	34	2,1	154	11,4	136	5,5	184	4,3	508	5,2
Сады	91	5,5	63	4,6	109	4,4	186	4,4	449	4,6
Поля	1092	66,5	894	65,9	1788	72,0	3363	78,5	7137	73,1
Степные участки	56	3,4	68	5,0	51	2,1	30	0,7	205	2,1
Хвойные леса	101	6,2	47	3,5	13	0,5	54	1,3	215	2,2
Лиственные леса	219	13,3	67	4,9	202	8,1	361	8,4	849	8,7
Лесополосы	44	2,7	63	4,7	173	7,0	81	1,9	361	3,7
Плавни	4	0,2	-	-	-	-	6	0,1	10	0,1
Заросли тростника	1	0,1	-	-	9	0,4	19	0,4	29	0,3
Всего:	1642	100,0	1356	100,0	2481	100,0	4284	100,0	9763	100,0

После завершения вегетации большинства растений большое влияние на пространственное распределение животных оказывают погодные условия. В дож-

девую погоду осенью зайцы предпочитают лесополосы, пески, сравнительно часто бывают в хвойных молодняках, в облесенных балках, на целине, а в последние годы и в полях, обработанных плоскорезными плугами. Зимой при наличии снега возвышенные участки, где высота снежного покрова ниже, обычно заселены зверьками лучше, чем низины. В Украинском Приазовье после снегопадов на посевах озимых, расположенных на водоразделах или иных возвышенностях, плотность русаков в некоторые дни может возрасть до 30-80 особей/100 га. С улучшением климатической ситуации зверьки рассредоточиваются на большой территории и плотность их населения снижается.

Важное значение в жизни русака степной зоны зимой при наличии снега и наста имеют древесно-кустарниковые насаждения. В Мелитопольском р-не (Запорожская обл.) на другой день после выпадения первого снега (23.12.1984 г.) 12 охотников на пашне, скошенной кукурузе и в бурьянах (~ 300 га) подняли всего 4 зайца, зато в леске площадью 30 га – 43! Очевидно зверьки переместились в него сразу же после окончания снегопада – под утро, поскольку они не успели залечь на дневку и стали выбегать из леса ещё до приближения охотников. Предпочтение русаками лесных угодий во время снежных зим отмечают и другие исследователи. В Ставропольском крае в 1940 г. наблюдали массовую перекочёвку зверьков из окружающих степных участков в лес, что вызвало увеличение их количества с 17, учтённых накануне, до 41 (6.01), а позже (4.02) – до 52 (Колосов, Бакеев, 1947). В российской лесостепи зимой зайцы-русаки также в качестве основных биотопов используют лесные угодья, в которых больше всего их учитывали в порослевых дубравах с развитым подростом и подростом (Новиков, Тимофеева, 1964), а также в смешанных лесонасаждениях. Интересно, что в поймах некоторых рек на территории Воронежской области наиболее предпочитаемыми зимними биотопами для зверьков служат разновозрастные сосновые насаждения (Барабаш-Никифоров, 1957). Подобное было также установлено нами в Старо-Бердянском лесу (Мелитопольский р-н, Запорожская обл.), где за 25 лет исследований (1973-1998) зимой плотность населения в кварталах под сосновыми культурами составляла $21,5 \pm 4,46$ особей, а под лиственными – всего $7,5 \pm 1,44$ особей/100 га. Следует указать, что хвойные насаждения были представлены молодняками, которые отличаются высокими защитными свойствами во все сезоны года, а лиственные – разновозрастными культурами, у которых зимой они значительно ухудшаются. Однако при рассмотрении этого явления во времени можно сказать, что насыщенность лесных биотопов зверьками является очень изменчивой величиной. Например, в одном квартале соснового леса (6 га) в разные месяцы 1980 (январь, апрель), 1981 (март, апрель), 1983 (февраль), 1987 (ноябрь) при учёте прогоном не было выявлено ни одного зверька. Однако в 1981 (май), 1983 (апрель), 1987 (январь) здесь было учтено – 1, в 1974 (апрель), 1981 (февраль, июнь), 1986 (апрель), 1987 (апрель), 1989 (февраль) – 2, в 1981 (апрель) – 3, в 1985 (февраль, июль), 1986 (ноябрь), 1988 (январь) – 4, в 1982 (февраль) годах – 6, а в декабре 1984 г. – 12 зайцев. По многолетним данным, зимой в Старо-Бердянском лесу плотность их населения составила $13,4 \pm 2,15$ особей/100 га, тогда как весной $10,0 \pm 0,82$, летом – $4,7 \pm 0,92$, а осенью – $9,1 \pm 1,40$. Эти показатели являются очень

высокими для региона, что свидетельствует о высоком предпочтении русаком небольших по площади лесных угодий во все сезоны, кроме лета.

По устным данным В.В. Петриченка, во время охоты зимой 1990-1995 гг. в различных районах Запорожской области из 283 зайцев, больше всего было поднято в садах и плантациях шелковицы (24,3 %), а также в лесополосах и небольших лесах (23,8 %). Довольно много зверьков в те годы, которые отличались высокой численностью, дневало в посевах озимой пшеницы (17,1 %), на полях люцерны (12,3 %), на пашне (11,0 %) и в других охотничьих угодьях (11,3 %).

В 1986-1990 гг. в Черноморском биосферном заповеднике на приморских участках основное количество зайцев (53,8 %) было учтено в степи, но также довольно много (46,2 %) – в зарослях тростников и в кустарниках. На лесостепных участках древесно-кустарниковые насаждения использовались зверьками даже чаще (54,7 %), чем степные биотопы (45,3 %). Среди них наиболее важными были осиново-берёзовые колки – 29,7 %, сосновые насаждения – 15,0 %, а потом уже заросли тростников и кустарники – 10,0 % (Селюнина, 1992).

На территории Латвии в 70-годы с марта до середины сентября наибольшее число зайцев-русаков встречалось на лесных опушках (57,5 %), с мая по июль – на посевах злаковых культур (17,0 %). В глубине леса в этот период зверьки были весьма малочисленны (2,5 %). В осенне-зимний период 41,7 % их встреч приходилось на лесные опушки и кустарники. С ноября по февраль при недостатке кормов зайцы держались на полях озимых культур или возле них (Губарев, 1964). В Западной Европе наибольшее количество русаков учитывали на пашне и на полях с озимой пшеницей, что было отмечено во Франции (Répin, 1978; 1987), Румынии (Almasan, Cazacu, 1976), Болгарии (Petrov, 1976) и в других странах. В то же время, в Германии между плотностью населения русака и площадью как под озимыми, так и под другими культурами существенной зависимости установить не удалось (Schröpfer, Nyenhuis, 1982).

Исследования, проведенные в Великобритании на участках с разным типом ведения хозяйства, показали, что для кормежки зайцы предпочитали пастбища. Поля, занятые сельскохозяйственными культурами, они использовали преимущественно на стадии всходов, предпочитая участки с низкой растительностью и с хорошим обзором. Для отдыха зверьки перемещались в лесные угодья и лесополосы, хотя иногда – на поля с высокими растениями. Обычно русаки выбирали такие участки, где на небольшой площади они были бы обеспечены разными сельскохозяйственными культурами. Здесь между плотностью населения зверьков и разнообразием ландшафта была установлена прямая зависимость, которая сохранялась только до осени. Причём численность зайцев на фермерских землях, где отсутствуют лесополосы и упрощён севооборот, была существенно ниже, чем в угодьях с живыми изгородями (Tapper, Barnes, 1986). При этом численность зверьков положительно коррелировала с длиной опушек леса и лесополос (Hespeler, 1988). Увеличение мозаичности угодий только за счёт создания разнообразных ремиз и улучшения кормовых свойств лесных угодий также способствовало увеличению плотности населения русака с 13 (1958/59 гг.) до 70 особей/1

тыс. га (1961/62 гг.) на территории Залесского государственного охотничьего хозяйства в России (Львов, 1969).

Интересно, что в Великобритании, несмотря на предпочтение зайцем-русаком пастбищ, выпас крупного рогатого скота оказывал существенное влияние на его биотопическое распределение. Уже на 2-й день после появления сельскохозяйственных животных на пастбищах количество зверьков резко сокращалось. После перегона скота на другие участки зайцы возвращались назад, однако этот процесс занимал около 10-и дней. Вообще, постоянное беспокойство зверьков пасущимся скотом, а также сокращение площадей, занятых травянистой растительностью и изменение её состава в Великобритании считаются причинами сокращения их численности (Barnes et al., 1983). Экстенсивный выпас скота и другие виды хозяйственных работ также способствовали снижению плотности населения русака в некоторых районах Швеции (Frylestam, 1979).

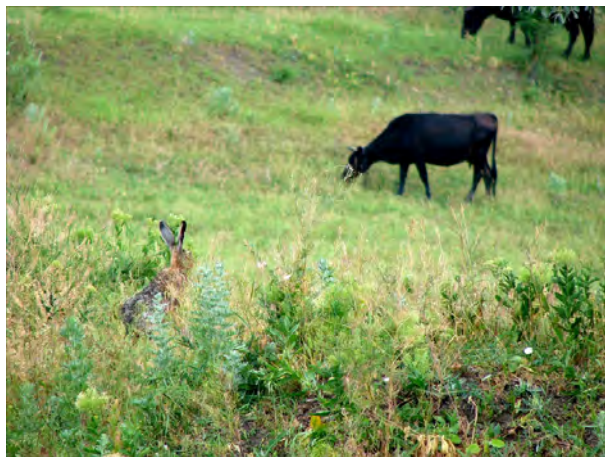


Рис. 4.21 Заяц-русак, испугнутый коровами на пастбище (Запорожская обл., Весёловский р-н, 10.06.11)

© Фото: В. Попенко / V. Popenko

В степной зоне Украины раньше это наблюдалось везде, где имелись овечьи кошары и скотоводческие фермы (рис. 4.21), что порой было непонятно для охотников. Однако после резкого сокращения количества скота, причиной чего в 80-годах XX ст. стало падение мирового спроса на шерсть, а также ликвидация колхозов во время становления украинской государственности, существенно увеличению плотности русака в местах бывшей концентрации сельскохозяйственных животных не произошло.

Этому способствовали сукцессионные изменения растительности, в составе которой стали доминировать несъедобные и некомфортные для зайца виды, такие как: дурнишник зобовидный (*Xanthium strumarium* L.), амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.), морковь дикая (*Daucus carota* L.) и др. В целом можно констатировать, что в XX ст. на территории степной зоны Украины основными биотопами зайца-русака стали агроценозы, выбор зверьками которых напрямую зависит от их структуры и от степени развития определённых сельскохозяйственных культур. В то же время, все другие угодья для вида стали иметь второстепенное значение, хотя в различные сезоны года весьма важными являются луга и лесные насаждения.

ГЛАВА 5

РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗРАСТНО-ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Любая популяция является частью биогеоценоза и соединена с ним определёнными связями, которые делают эти структуры природы взаимозависимыми друг от друга. Весьма важным в этом процессе является размножение, благодаря чему в популяцию вливается новая генерация особей со своими особенностями, которые, в определённой мере, являются следствием влияния окружающей среды. Под воздействием мутационного процесса и различных внешних факторов молодое поколение всегда отличается от своих основателей (Шмальгаузен, 1982). В свою очередь, появление новых особей увеличивает их влияние на биотопы посредством увеличения плотности населения и, таким образом, возникает обратная связь, которая реализуется через активность животных в различных жизненных проявлениях. Во взаимодействии популяции и биогеоценоза между собой формируются такие важные характеристики, как рождаемость и смертность. Это приводит к созданию определённой возрастно-половой структуры и обуславливает её динамику во времени, что, в свою очередь, определяет репродуктивную способность популяции. Поэтому данные о размножении животных, полученные непосредственно в природе, имеют большое значение для разработки мероприятий по управлению популяциями. Они являются основой для определения размеров изъятия животных, а также для оптимизации использования ресурсов и их воспроизводства в охотничьем хозяйстве.

Грызуны

Байбак. Среди охотничьих зверей байбак отличается способностью к длительному осенне-зимнему сну. Эта уникальная адаптация позволяет ему пережить неблагоприятный период жизненного цикла с наименьшими потерями. Уже во время глубокой и непрерывной спячки, которая, по наблюдениям в Стрелецкой степи, длится ~6 месяцев (Мигулін, 1938), у байбака начинается активный спермато- и овогенез. Поэтому в начале марта, с первыми выходами зверьков на поверхность, происходит их спаривание, вслед за которым половая активность быстро затухает. Отдельные сурки спариваются ещё раньше, поскольку у некоторых исследованных самок в марте уже были заметны эмбрионы. Обычно в размножении участвуют особи, возраст которых превышает 2⁺ года. При этом значение моло-

дых зверьков в воспроизводстве невелико: наибольшая доля (до 70 %) размножающихся особей отмечена после достижения ими 4-летнего возраста (Биби-ков, 1989).

Продолжительность беременности байбака в Украине составляет 31-34 дня, а плодовитость – 2-8, чаще – 2-4 особей. Хотя у представителей этого вида в течение 1 года бывает лишь один выводок, вынашивание и выкармливание детёнышей в условиях короткого вегетационного периода является для самок весьма нелёгким делом. Поэтому байбаки размножаются 1 раз в 2-3 года. При этом в размножении может участвовать различное количество самок. В период интенсивного роста численности в великобурлуцкой популяции их размножалось почти 90 %; по мере нарастания плотности населения зверьков, эта величина уменьшилась и в 2005 г. достигла ~30 % (табл. 5.1). Это сопровождалось сокращением величины выводка, увеличением смертности сеголеток – с 15,0 до 22 % в год, а также сокращением прироста численности (Токарский и др., 2011).

Вес новорожденных байбаков, которые появляются на свет голыми и беспомощными, составляет 23–29 г. Однако через месяц после рождения, когда оканчивается лактационный период, они весят ~300-400 г и начинают выходить на поверхность. К этому времени сурчата уже прозревают, их тело покрывается волосным покровом. В указанном возрасте они очень уязвимы от влияния различных экологических факторов, среди которых важны все – от погодных до антропогенных.

Таблица 5.1

Особенности воспроизводства сурков в великобурлуцкой популяции*

Годы	Участие самок в размножении, %	Величина выводка, абс.			Сеголетки, %		
		Min	Max	CV, %	Кол-во	Смертность	Прирост
1986	88,0	5	8	37,5	62,0	15,0	54,0
1992	34,0	3	4	25,0	34,1	19,0	30,0
2005	29,0	3	3	0,0	27,0	22,0	24,0

*По: В.А. Токарский и др. (2011)

Продолжительность жизни степного сурка составляет ~15 лет, однако до такого преклонного возраста доживают единичные особи. Обычно в его популяциях доминирует молодняк. На территории Северного Казахстана на долю сеголеток приходилось 42,1 %, тогда как особи годовалого возраста составляли 20,3 %; 2-летнего – 17,3 %; 3-летнего – 13,6 %; 4-летнего – 5,2 %; старшего – 1,5 % (Колосов и др., 1979). В центральной части ареала байбака в Украине среднее количество взрослых составляло $2,4 \pm 0,05$, а молодняка $1,4 \pm 0,03$ особей на 1 семью, однако известны случаи, когда эти показатели, соответственно, имели величину $3,0 \pm 1,2$ и $4,9 \pm 2,8$ (Токарский и др., 2011).

Бобр. Этот грызун относится к моноэстричным животным и размножается лишь один раз в году. Обычно половой зрелости бобры достигают на 2-й год жизни, хотя известны случаи обнаружения у самцов в возрасте старше 1 года

зрелых спермиев и образованием годовалыми животными семейных пар (Сафонов, 1971; Волох, 1979). Но чаще всего эти зверьки создают семьи после достижения ими 2-летнего возраста или даже позже.

Продолжительность беременности у бобра составляет 103-110 дней, после чего на свет появляется 1-5 бобрят, хотя в неволе известны случаи рождения 6 малышей. Используя результаты исследований роста молодняка (Лавров, 1981), мы рассчитали ориентировочные даты гона бобров и рождения детёнышей (табл. 5.2).

Таблица 5.2

Сроки гона и появление выводков у бобров на южной границе ареала*

Дата взвешивания	Количество бобрят	Средняя масса, кг	Возраст, сутки	Расчётный период	
				гона	рождения
17.04	4	0,3	1–2	31.12–01.01	16.04–17.04
23.04	3	0,7	3–5	12.01–15.01	23.04–25.04
28.04	4	0,8	8–10	08.01–05.01	18.04–20.04
22.05	4	1,1	15–20	18.01–23.01	02.05–07.05
20.06	3	1,4	20–22	14.02–16.02	28.05–01.06
23.10	1	5,5	95–105	20.01–30.03	06.07–16.07
26.09	2	6,5	110–120	23.01–01.02	07.05–17.05
10.07	1	7,3	130–140	09.01–20.01	24.04–04.05
24.09	2	7,9	155–165	05.01–15.01	20.04–30.04

*По: А.М. Волох (1979)



Рис. 5.1 Бобренок на хатке во время половодья (р. Днепр, 28.04.1970 г.)

© Фото: П. Рева / P. Reva

Согласно результатам наших исследований (Волох, 1979), массовое спаривание зверей происходит в январе, значительно реже – в феврале и марте. Наиболее ранние признаки его (частые выходы животных на поверхность, большое количество выделений «бобровой струи») отмечены 28.12.1975 г. в исключительно тёплую зиму, когда даже на крупных реках отсутствовал ледостав.

Зимние сроки гона во многом обусловлены большой длительностью беременности, после которой бобрята рождаются в середине и в конце весны. Это имеет важный биологический

смысл, поскольку в это время наблюдаются сравнительно высокие температуры воздуха и воды, а также происходит вегетация многих кормовых растений.

Большинство бобрят появляется на свет с середины апреля до середины мая (рис. 5.1). Самый поздний срок их рождения приходится на первую половину июля, а самый ранний выводок из 4-детёнышей весом 268-306 г. каждый был обнаружен нами 7.04.1975 г. В исследуемой популяции, по объединённым данным отлова зверьков для расселения и результатов учётов 1973-1979 гг., бобрята встречались в 48,4 (44,8-57,1) % семей. Это почти соответствует воронежским и хопёрским бобрам (Дьяков, 1975). На южной границе ареала бобра на Днепре наиболее часто приплоды состояли из трёх (33,3 %) и двух (26,1 %) бобрят, а средняя плодовитость составляла 2,8. Эти показатели практически не отличаются от белорусской и воронежской популяций, расположенных в бассейнах Днепр и Дона (табл. 5.3).

Таблица 5.3

Сравнительная характеристика плодовитости бобров в разных популяциях*

Популяции	Размеры приплода, особей					Число пятен и эмбрионов	Кол-во самок	Плодовитость
	1	2	3	4	5			
Воронежская	3	5	10	6	–	–	24	2,8
Белорусская	3	5	22	6	1	108	37	2,9
Украинская	2	4	5	3	1	42	15	2,8

*По: Ю.В. Дьяков (1975); А.М. Волох (1979); Л.С. Лавров (1981)

Бобры являются моногамами, семейные пары которых существуют много лет. Поэтому нормальным считается соотношение полов 1:1, однако оно не является стабильным. Например, из 117 обследованных нами бобров на долю самок приходилось 59 %. При высокой плотности популяции часть половозрелых самок может жить вместе с родителями, тогда как самцы, достигшие половой зрелости, часто покидают родительские поселения и широко мигрируют. Учитывая, что плацентарные пятна в матках бобров сохраняются 3-4 года, от одной самки можно получить информацию о её плодовитости за длительный период. При исследовании 15 взрослых самок было установлено, что 7 (46,6 %) не принимали участия в размножении в течение 3-х последних лет. Мы неоднократно отлавливали на р. Рось по 2, а однажды – даже 3 взрослых самки в 1 поселении. Это является одним из механизмов регуляции численности в популяциях бобра, зависящей от плотности, поскольку обычно взрослые звери, которые обитают вместе с родителями, не размножаются.

В природных условиях бобры живут 18-20, а в неволе – до 23,5 лет (Лавров, 1981), хотя имеется упоминание о том, что один зверёк дожил в зоопарке до 35 лет (Колосов и др., 1979). Естественно, что при такой продолжительной жизни в популяциях доминируют взрослые звери. В местах наших исследований их доля составляла 52,8-58,0 %; тогда, как доля сеголеток равнялась 20,1-25,8 %; годовиков – 9,4-9,7 % и двухлеток – 6,5-17,7 % (Волох, 1979). Близкая к этой возрастная структура характерна и для других европейских, а также азиатских популяций бобра (Лавров, 1981; Савельев, 2003).

Ондатра. Для ондатры характерна моногамия, а её брачные пары существуют до гибели одного из партнёров. Половая зрелость у этого вида наступает в 5-6 месяцев, однако в таком возрасте к размножению приступает 2-5 % зверьков, остальные – лишь через год. Продолжительность беременности у ондатры обычно составляет 25-28 дней (Берестенников и др., 1969).

Ондатра обладает очень высоким репродуктивным потенциалом, поскольку в течение года самка этого вида приносит до 4-х помётов, причем величина каждого составляет 5-13 детёнышей. В конце лета часть зверьков первого помёта достигает половой зрелости, создаёт семьи и размножается (Hoffmann, 1952). Поэтому одна ондатровая семья может произвести значительное количество потомков, которые способны за короткий срок заселить значительные по площади водно-болотные угодья.

Сроки размножения ондатры скоррелированы с началом освобождения водоёмов ото льда, а созревание половых клеток у самцов и самок в значительной мере зависят от температуры среды. Поэтому, скажем, на Кубани, где весна начинается рано, зверьки готовы к спариванию в феврале, тогда как в Центральной России и в Херсонской области – в марте, в Архангельской области – в апреле, а на Урале – в мае (Лавров, 1957; Берестенников, 1971). По нашим данным, в январе 1986 г. в Запорожской области при отсутствии льда у взрослых зверьков ($n = 29$) вес семенников составлял $1,3 \pm 0,07$ (1,1-1,4) г, а в феврале – $2,5 \pm 0,55$ (1,7-3,2) г. Соответственно вес яичников ($n = 20$) за этот период увеличился с 50-57 мг до 60-62 мг. В южных популяциях к концу февраля у большинства самцов и у самок наблюдается полное созревание половых продуктов и они готовы к спариванию. Несмотря на это, у большинства зверьков гон наступает во 2-3-й декаде марта и продолжается до ноября. Причём сходная картина наблюдалась на Нижнем Днепре, на Сиваше, в дельтах Днестра и Дуная, в Приазовье и в других местах. Интересно, что в процессе репродуктивного цикла вес семенников изменяется волнообразно: в апреле он снижается до $2,0 \pm 0,06$ (1,7-2,2), в мае увеличивается до $2,5 \pm 0,04$ (2,4-2,7), в июне сокращается до $2,2 \pm 0,09$ (1,9-2,6) г и т.д. Это совпадает с периодичностью размножения, сроки которого в разных семьях несколько различаются. Однако чаще всего на юге страны первый выводок появляется в апреле-мае, второй – в июне-июле, третий – в августе-сентябре, четвёртый – в октябре (Гизенко, 1965). Эти сроки характерны и для животных, обитающих в других местах Южной Украины.

В Украинском Приазовье размножение у ондатры также заканчивается в октябре, поскольку в начале ноября нами не было выявлено ни одной самки ($n = 31$) с признаками недавних родов. Большинство из них имело три приплода и очень редко – 4 (3,8 %). Об этом также свидетельствует редкая встречаемость поздней осенью зверьков с ювенильным волосным покровом и небольшим весом (0,3-0,4 кг). В то же время, Д.С. Берестенников (1971) среди 233 самок, добытых в низовье Днепра в октябре, не обнаружил ни одной беременной. На оз. Сиваш в сентябре беременные самки встречались не ежегодно, хотя в 1982 г. из 55 отловленных особей лактирующими оказались 4 (7,3 %). В другие годы их количество не превышало 4-5 % (Гринченко, Дулицкий, 1984).

Исследование большого количества самок ($n = 2464$) в Германии также показало, что готовность зверьков к размножению имеет ритмический характер. Кроме того было установлено, что весной их половые органы созревают на 2-4 недели раньше, чем у самцов. Копуляция чаще всего происходила в марте-апреле, а беременные самки встречались до августа включительно. Однако изредка готовые к размножению ондатры попадались в феврале, а беременные – в сентябре. Иногда наблюдалось даже зимнее размножение. Некоторые самки созревали в возрасте 5 месяцев и были беременны уже в июле, но таких случаев было немного (Becker, 1973). Однако в других местах ареала это явление встречается чаще. В водоёмах Западной Сибири более 15 % самок текущего года рождения принимает участие в размножении (Корсаков, 1959), в дельте Днепра – 18 % (Берестеников и др., 1969), а в дельте Аму-Дарьи – до 25 % (Корсакова, 1977).

Детёныши ондатры появляются на свет слепыми, но покрытыми невысокой шерстью. Их вес при рождении составляет 20-25 г, однако зверьки очень быстро растут. Нами 25 мая 1975 г. на кочке был найден выводок ($n = 7$) ещё слепых с закрытыми ушными проходами ондатрят, которые весили $68,9 \pm 2,06$ (59-74) г. Судя по особенностям развития, они родились 16-17 мая, но за 8-9 дней их вес увеличился примерно в 3 раза.

По данным О.И. Гизенка (1966) и Д.С. Берестенникова (1971), изучавших экологию ондатры в низовье Днепра, её максимальная плодовитость, определённая по количеству послеплодных пятен, в 70-годы XX ст. составляла 20,9-28,9. Причём она была характерна для зверьков, возраст которых составлял 26-32 месяцев. У молодых или более старших плодовитость была существенно ниже (табл. 5.4).

Таблица 5.4

Особенности размножения ондатры в низовьях Днепра*

Годы	Взрослые самки			Молодые самки		
	n	Участие в размножении, %	Кол-во послеплодных пятен на 1 самку	n	Участие в размножении, %	Кол-во послеплодных пятен на 1 самку
1959	40	65,00	18,03	83	9,63	13,00
1960	103	54,26	19,23	156	1,28	5,00
1961	31	61,29	24,00	71	18,31	15,53
Всего:	174	58,04	19,88	310	7,42	13,73

*По: О.И. Гизенко (1966)

Однако в других популяциях наблюдалась иная картина. В 1973-1978 гг. в Днепропетровской области каждая взрослая самка за год родила 12,3 детёныша. Чаще всего встречались семьи, где было 3 помета (47-50 %), редко – 4 (1,5 %); 1 помет был только у 4 % самок (Куренная, 1981). В районах с умеренным климатом эмбриональная смертность у ондатры обычно невелика и не превышает 2-5 % (Ондатра, 1993). Это позволяет принимать количество послеплодных пятен, подсчитанных поздней осенью, за величину плодовитости. Последняя во многом

зависит от возраста самок – у старших плодовитость значительно выше, чем у молодых. Взрослые животные также чаще принимают участие в размножении, что делает очень зависимой динамику численности и общий успех репродукции от возрастной структуры популяции. По нашим данным, в 90-годы XX ст. в водоёмах Украинского Приазовья размер первого приплода ($n = 18$), установленный по количеству эмбрионов, составлял $7,5 \pm 0,40$. Общая же плодовитость ($n = 63$), высчитанная по количеству послеплодных пятен, равнялась $16,9 \pm 0,46$ (7-24) детёнышей на 1 рожавшую самку. В Северном Крыму (оз. Сиваш) средний размер приплода ($n = 18$) практически не отличался от Приазовья и составил $7,8 \pm 0,15$; причём у одной самки было 6 эмбрионов, у двух – 7, у четырнадцати – 8 и у одной – 9 (Гринченко, Дулицкий, 1984).

В Германии при исследовании 1665 беременных самок, добытых в 1940-1949 гг., чаще всего встречались особи с 5 (11,8 %), 6 (19,3 %), 7 (29,9 %), 8 (20,1 %) и 9 (10,0 %) эмбрионами. Самки с 11 плодами были зафиксированы 6, с 12 – 4 и с 14 – 1 раз (Hoffmann, 1952). В 70-годы в этой стране количество зародышей у скороспелых молодых составило 5,2, у зверьков возрастом 1-2 года – 6,7, а у более старших – 5,5. В среднем, в Германии ондатра приносит 2 выводка в год; реже – 3; крайне редко – 4. С учетом высокой естественной смертности, 1 тыс. взрослых самок приносит в течение жизни ~5 тыс. детёнышей, главным образом за счет первого сезона размножения и только 5-6 % за счёт второго (Becker, 1973). Указанные географические различия в величине плодовитости, очевидно, связаны не только со структурой популяций ондатры, но являются результатом непосредственного влияния на зверьков экологических факторов. В низовьях Оби, которые характеризуются весьма суровыми климатическими условиями, в 1977-1987 гг. средняя плодовитость самок, определённая по числу послеплодных пятен, составила 18,7 (13-26), а размер выводка, определённый по числу эмбрионов – 9,2 (5-14). За сезон размножения 60 % самок принесло по 2 помёта. При сравнении с материалами, собранными в этих местах раньше (1955-1956 гг.), ни величина помёта (9,1), ни плодовитость (19,7) существенно не изменились (Малафеев, 1988). В первом случае размер эмбриональной элиминации составил 49,2, во втором – 46,2 %, что является очень высоким показателем смертности зародышей. В то же время в Курганской области, где климат значительно мягче и откуда в Украину завозилось много зверьков для расселения, в 1951-1953 гг. плодовитость одной размножающейся самки ($n = 372$) достигала 20,1. При этом не было установлено ни одного случая их прохолостания. В 1947-1956 гг. этот показатель, установленный на значительно большем материале ($n = 1038$), собранном в Новосибирской области, составил 16,8 (Корсаков, 1959).

Весьма важным показателем, который существенно влияет на воспроизводство, является участие зверьков в размножении. В дельте Днепра чуть больше половины взрослых и около 8 % молодых самок приносили потомство (Гизенко, 1966), тогда как в замкнутых водоёмах Снегирёвской оросительной системы (Николаевская обл.) этот показатель составил 88 % (Берестенников, 1971), а в водоёмах Казахстана – 98,3 % (Корсаков, 1959). В Северном Крыму на оз. Сиваше из 18 самок ондатры, исследованных в апреле, 11 (61,1 %) были беременными

(Гринченко, Дулицкий, 1984). Вообще участие самок в размножении, кроме влияния абиотических факторов, везде очень зависит от интенсивности промысла и уровня браконьерства. Изъятие большого количества животных в ответственные периоды биологического цикла способствует прохолостанию большого количества животных, что раньше имело место в дельте Днепра и в других местах Украины. В популяциях ондатры успех репродукции также очень зависит от колебаний уровня воды. Для примера, в дельте Амударьи в благоприятные годы (1960-1961) 1 самка за сезон размножения приносила 20-21 детёнышей, однако после ухудшения водоснабжения (1961-1970) эта величина уменьшилась до 16-18. По мере высыхания многих пойменных водоёмов в 1980-1983 г. реальная плодовитость снизилась до 12-14, в 1984 г. – до $13,7 \pm 0,8$; в 1985 г. – $13,5 \pm 0,9$; а в 1986 г. – до $13,4 \pm 0,3$. При этом сократилось участие сеголеток в размножении и количество многоплодных самок (Реймов, 1988). В 1975 г., который характеризовался низким количеством осадков, в Украине имела место нехарактерная для лета миграция ондатр. Вследствие этого около 35 % самок, обитающих на Днепродзержинском водохранилище (р. Днепр), не дало потомства (Самош, 1979). В дельте Днепра из-за частых паводков, вызываемых нагонными ветрами и сбросами воды из Каховского водохранилища во время работы ГЭС, в размножении принимало участие всего около 50 % взрослых и ~2 % молодых самок (Гизенко, 1966).

Высокая плодовитость ондатры, скороспелость и сильная зависимость от экологических факторов существенно влияют на структуру её популяций, которая подвержена значительной изменчивости. Поэтому в различных частях ареала наблюдается весьма разное соотношение зверьков, как по возрасту, так и по полу. Например, в 80-годах XX ст. на территории Днепропетровской области основу ондатровой популяции осенью составляли зверьки текущего года рождения (60,2 %), причем меньше всего их было в водохранилищах (60,0 %), а больше всего – в степных реках (76,9 %). Естественно, что представителей других возра-

стных групп было значительно меньше (табл. 5.5): доля зверьков в возрасте 1,0-1,5 лет составляла 29,1 %, а старших – 10,7 % (Булахов, Куренная, 1976). Это является следствием размножения и смертности, а также пространственного распределения молодых зверьков в период создания новых

Таблица 5.5
Возрастная структура популяции ондатры*

Популяционные группировки	Возраст животных			
	До 1 года	1-2 года	2-3 года	Старше 3-лет
Озерная	60,0	28,0	10,3	1,7
Речная	76,9	15,6	7,1	0,6
Водохранилищная	51,4	33,8	13,9	0,9
Всего:	60,2	29,1	9,6	1,1

*По: В.Л. Булахов, М.И. Куренная (1976)

семей. К сказанному надо добавить, что малое количество молодняка у ондатры на Днепродзержинском водохранилище является отражением как косвенного (колебания гидрологического уровня из-за работы ГЭС), так и непосредственного (изъятие в процессе незаконного промысла) влияния антропогенных факторов.

Наличие на Днепре и его крупных притоках большого количества моторных лодок на фоне слабой охраны позволяло браконьерам в те годы добывать зверьков на значительной площади водно-болотных угодий.

На малых реках степного Приднпровья, где отрицательное влияние антропогенных факторов было меньше, чем на больших реках, молодняк текущего года составлял 75,2-84,7 % популяции. К осени в этой возрастной группе доминировали самцы (1,2:1), хотя в первом помёте их было значительно меньше ($\sigma:\varphi = 1:2$), а во втором – больше (1,7:1). По достижению половой зрелости соотношение зверьков по полу выравнивалось и среди взрослых стало одинаковым – 1:1 (Мясоедова и др., 1988). В северо-крымской популяции соотношение зверьков по полу было близким к 1,0:1,2 в пользу самок. В то же время количество молодых к началу охотничьего сезона в 1981 г. составляло 67 % среди отловленных зверьков, а в 1982 г. – лишь 30 % (Гринченко, Дулицкий, 1984). Это является результатом сложных внутривидовых перестроек, направленных на адаптацию возрастно-половой структуры к реальным экологическим условиям. Обычно в годы подъёмов и пиков численности доля взрослых особей и количество самцов возрастает. Например, в Эстонии 25-30 % зверьков, участвующих в весеннем гоне, составляли размножающиеся ранее особи, тогда, как молодых было 70-75 %. Во время депрессии популяции доля последних возрастала до 80-85 %, что связано с внутривидовой конкуренцией за корм. Учитывая, что у молодых суточная потребность в обменной энергии меньше, чем у взрослых, именно эта возрастная категория зверьков получала временное преимущество. При низкой численности, которая часто бывает следствием неблагоприятной экологической ситуации, смертность самцов увеличивалась, а самок, которые отличаются большей физиологической выносливостью, уменьшалась (Лаанету, 1988).

Известно, что, помимо промысла, на половую структуру популяции большое влияние оказывают климатические факторы. Среди взрослых ондатр при высыхании водоёмов, что на юге наблюдается довольно часто, сокращается количество самцов. Это связано с их высокой подвижностью и большими размерами гибели от различных причин. В 1963-1965 гг. в дунайской группировке соотношение самцов и самок было одинаковым, тогда как в бугской (1,0:1,1) и нижнеднепровской (1,0:1,5) преобладали самки (Разумовский, 1967). В низовьях Днепра их доминирование было выявлено при исследовании довольно большого количества зверьков ($n = 24200$), причём среди сеголеток соотношение по полу составляло 1,0:1,13, а среди взрослых – 1,0:1,02 (Берестенников, 1971). Однако в водоёмах Днепропетровской области в 1969-1973 годах, которые характеризовались засухой и пыльными бурями 1969 г., высочайшим паводком 1970 г. и малоснежной зимой 1971/72 гг., было отмечено существенное доминирование самцов над самками в различных популяционных группировках и во всех возрастных группах (табл. 5.6). При оптимальном соотношении по полу 1:1 у взрослых здесь оно составило 2,7:1,0, а у сеголеток – 3,5:1,0 в пользу самцов. Лишь в выборке зверьков возрастом 2-4 года, обитающих на малых реках, указанный показатель приближался к оптимуму – 1,05:1,0 (Булахов, Куренная, 1976).

Таблица 5.6

Половая структура среднеднепровской группировки ондатры*

Популяционные группировки	Возраст животных							
	До 1 года		1 – 2 года		2-4 года		Все зверьки	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Озерная	61,8	38,2	64,8	35,2	67,7	32,3	64,7	35,3
Речная	88,4	12,6	75,1	24,9	51,3	48,7	84,6	15,4
Водохранилищная	73,3	26,7	71,4	28,6	66,7	33,3	72,1	27,9
Всего:	75,5	21,5	70,0	30,0	54,6	45,4	72,8	27,2

*По: В.Л. Булахов, М.И. Куренная (1976)

Скорее всего, такая возрастно-половая структура в среднеднепровской популяции ондатры сформировалась под влиянием изъятия непомерно большого количества зверьков охотниками и браконьерами. Поскольку отлов животных осуществлялся капканами, установленными на кормовых столиках вблизи нор и хаток, в них попадались преимущественно самки, отличающиеся наибольшей степенью оседлости. При высоком прессе охоты, элиминация животных всегда имеет направленный характер.

Продолжительность жизни ондатры в неволе может достигать 5-6 лет (Hoffmann, 1952), но в природе она, конечно же, значительно меньше. Например, в низовьях Днепра на Украине этот показатель в начале промыслового её использования ресурсов составлял 38 (Гизенко, 1966), а во время пика – всего 32 месяца (Берестенников, 1971). Однако и за такой короткий отрезок времени 1 самка ондатры, при различном влиянии экологических факторов, в южных районах Украины способна произвести от 13 до 47 особей молодняка.

Хищные звери

Волк. Цикл размножения этого зверя очень сходен с таковым у собак, хотя, в отличие от них, волки являются моногамными животными. Моногамия поддерживается самкой, которая несколько лет подряд отдаёт предпочтение одному и тому же матерому самцу, однако во время течки за ней может ухаживать до 6 зверей, но чаще – 3-4. Даже после образования брачной пары некоторые отвергнутые самцы продолжают сопровождать волчицу (Гурский, 1978).

Половая зрелость у волка, независимо от половой принадлежности, наступает в 22-23-месячном возрасте, а гон у каждой пары длится около 1 месяца. У чистокровных зверей его сроки приходятся на январь-февраль, хотя, в зависимости от климатических особенностей региона, они могут смещаться (Гептнер и др., 1967). Для молодых волчиц, впервые вступающих в размножение, характерны более поздние сроки течки. Это обеспечивает высокую вероятность покрытия её средневозрастным, часто субдоминантным, самцом, что позволяет популяции быстро восстановить потери, вызванные различными причинами (Данилов, 2005). Значительная растянутость во времени периода спаривания у этого зверя существ-

венно влияет на сроки родов. Склежившихся волков наблюдали в Марковском районе Луганской области 7 февраля 2009 года (устные данные В.И. Тугарева), однако, судя по срокам появления волчат, на юге Украины спаривание происходит в основном с начала декабря до конца марта.

Продолжительность беременности у волка составляет 62-65 дней, однако время спаривания у многих хищников оказывает влияние на её длительность, а также на величину выводка. При оплодотворении самок в середине (январь-февраль) сезона размножения она увеличивается, а в конце (март) сокращается. Ранние сроки спаривания также снижают плодовитость, а поздние – увеличивают (табл. 5.7). Очевидно, это скоррелировано с концентрацией кормов в природе и с погодными условиями, что способствует выживанию даже слабых щенков.

Таблица 5.7

Влияние сроков спаривания на длительность беременности и величину выводка у волка*

№ п/п	n	Сроки		Продолжительность беременности, сутки	Величина выводка, особей
		спаривания	щенения		
1.	6	06.01-30.01	15.03-16.04	69,5±1,94	4,3±0,71
2.	7	10.02-21.02	16.04-02.05	68,7±1,91	3,0±0,31
3.	10	02.03-14.03	03.05-27.05	67,7±1,51	4,2±0,64
4.	3	21.03-24.03	25.05-26.05	64,0±1,26	6,0±0,84
Всего:	26	06.01-24.03	15.03-26.05	67,5±1,66	4,4±0,63

*По: И.Л. Туманов (1984)

По данным М.Г. Шквири (2008), в степной Украине из 18 обнаруженных выводков, 14 (77,8 %) находились в открытых логовах, а 5 (22,2 %) – в норах. По нашим данным ($n = 63$), выходит, что в указанном регионе для устройства выводкового жилища волки в первую очередь всё же используют норы (53,2 %), а потом уже другие убежища. Это характерно и для других мест обитания волка. Например, в тундрах Гыданского полуострова в 1989 г. нами было обнаружено 2 волчьих логова, которые располагались в старых норах песка (Volkh, 2000). В степных районах нашей страны для рождения детёнышей волки чаще всего использовали лисьи ($n = 14$), барсучьи ($n = 6$) и байбачьи ($n = 2$) норы (рис. 5.2). Однако, по данным разных охотников, в некоторых местах с высокой численностью байбака использование указанным хищником его нор для выведения щенков наблюдается значительно чаще, чем указано нами...

Сравнительно часто в степной зоне для выведения молодняка волки используют открытые логова (28,6 %), а также специально вырытые ямы (18,2 %). Размер последних может составлять 1,0-1,5 м в диаметре и 0,3-0,6 м. в глубину. Волчат также находили в скирде старой соломы ($n = 1$) и в конструкциях антропогенного происхождения ($n = 3$): в канализационной системе, под бетонными плитами газопровода и оросительного канала. Много выводков было обнаружено в куртинах тёрна, которые отличаются высокими защитными свойствами. Интересно, что в равнинных районах Южной Украины волки довольно часто устраивали логова в полезащитных лесополосах, тогда как в мес-

тах с пересечённым рельефом – в балках, заросших степными кустарниками и небольшими деревьями.



Рис. 5.2 Егеря с волчатами, обнаруженными в старой лисьей норе (Херсонская обл., Ивановский р-н, 2009 г.)

© Фото: А. Черных / А. Chernikn

ками. Это же наблюдалось и у зверей, обитающих в зоопарке, что составляло 1,6:1,0 в пользу самцов (Гурский, 1978). В то же время в США при невысокой плотности волков соотношение щенков в выводках по полу было одинаковым или в них преобладали самки (Mech, 1975). В местах, где ведётся интенсивная борьба с этими хищниками, последнее встречается довольно часто. Возможно, это является приспособлением к поддержанию структуры популяций, поскольку в случае гибели одного из зверей пара быстро восстанавливается.

В различные годы на территории степной зоны охотники обнаружили 244 выводка волка, в которых было 1317 щенков (табл. 5.8). Его средний размер составил 5,4, наименьший – 2, наибольший – 12 щенков. При этом региональные отличия были не существенными. Меньше всего детёнышей в одном логове выявлено на территории Одесской ($5,0 \pm 0,16$), больше всего – в Луганской ($6,5 \pm 0,37$) областях. Возможно, это связано с тем, что в первом случае размножение изучалось при интенсивном охотничьем давлении на популяции волка, когда широко практиковалось и даже поощрялось уничтожение волчат в логовах. Во втором случае информация собиралась при весьма щадящем изъятии преимущественно взрослых зверей, что способствовало лучшему выживанию щенков. В конце апреля 2010 г. в Синельниковском районе Днепропетровской области в островке бурьяна на поле обнаружили логово, в котором находилась волчица и 9 зрячих щенков. Все они оказались самками, что бывает весьма редко (устные данные В.Ф. Тыбана).

При изучении особенностей размножения волка в Николаевском и Одесском зоопарках было установлено, что плодовитость колебалась от 3 до 9, а, в среднем, составляла 5,4 щенка на рожавшую самку. Обычно первые помёты невелики, но у самок 5-11-летнего возраста они максимальны (6-9 волчат), хотя в разных частях ареала обнаруживали выводки ($n = 1135$) из 10 (4,0 %); 11 (2,0 %); 12 (0,9 %) и 13 (0,3 %) щенков (Волк, 1985).

Интересно, что в 80-годы, когда численность волка в Украине была низкой, на территории Одесской области и Молдавии в выводках количественно самцы преобладали над сам-

Таблица 5.8

Величина выводка у волка в степной зоне*

Области	Количество		Величина выводка, особей		
	выводков	особей	$M \pm m$	Min-Max	CV, %
Донецкая	8	50	$6,3 \pm 0,65$	4 – 9	3,36
Днепропетровская	11	61	$5,5 \pm 0,71$	3 – 10	5,47
Запорожская	28	155	$5,5 \pm 0,46$	2 – 12	5,89
Луганская	28	182	$6,5 \pm 0,37$	3 – 11	3,74
Николаевская	22	112	$5,2 \pm 0,44$	3 – 10	4,09
Одесская	128	645	$5,0 \pm 0,16$	2 – 12	3,25
Херсонская	16	96	$6,0 \pm 0,38$	4 – 8	2,27
АР Крым	3	16	$5,3 \pm 0,67$	4 – 6	1,33
Всего:	244	1317	$5,4 \pm 0,13$	2 – 12	3,89

*По: И.Г. Гурский (1978, 1989), а также по данным Антоненко Н.В., Бойка Г.А., Брезницкого В.Ф., Гаврилюка М.Н., Горлова П.И., Конарева В.Н., Овсянникова А.М., Тимченко С.В., Тыбана В.Ф., Тугарева В.И., Угневенко В.П. и Черных А.И.

В степной зоне Украины чаще всего в одном логове находили 5 (23,6 %) и весьма редко – 11-12 (табл. 5.9), тогда как вообще в СССР наиболее часто (64,7 %) в 1 выводке было 4-7 (Волк, 1985), в Белоруссии (57,8 %) – 4-6 (Сержанин, 1961) волчат.

Таблица 5.9

Распределение выводков волка в степной зоне по их величине

Области	n	Количество волчат в выводке											
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Донецкая	8	–	–	2	1	1	2	1	1	–	–	–	
Днепропетровская	11	–	3	1	1	4	–	–	1	–	1	–	
Запорожская	28	1	4	7	5	3	2	2	2	1	–	1	
Луганская	28	–	1	3	7	2	6	6	1	1	1	–	
Николаевская	22	1	6	2	5	2	3	2	–	1	–	–	
Одесская	128	8	16	25	36	20	14	4	1	3	–	1	
Херсонская	16	–	–	4	2	3	4	3	–	–	–	–	
АР Крым	3	–	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	
Всего:	244	10	30	45	57	37	31	18	6	6	2	2	

При низкой численности исследуемых хищников возникают брачные пары волка и собаки в любом сочетании по полу, что приводит к появлению волко-собачьих гибридов. В Украине это явление отмечено ещё в 1884 г. на территории современной Кировоградской области (Юрицын, 1885). В терновнике недалеко от г. Знаменка было найдено логово с 8-волчатами, один из которых имел чёрный окрас, белые пальцы и белые пятна на груди и шее. Несколько случаев обнаружения гибридов в нашей стране описано в работах А.П. Корнеева (1950 а), Б.А. Галаки (1969) и других зоологов. Однако наиболее подробно особенности скрещивания волка и собаки были исследованы Л.С. Рябовым (1978) и И.Г. Гурским (1969). Они установили, что частота появления волко-собачьих гибридов увеличивается по мере разрушения

популяционной структуры вида. В Украине случаи такой гибридизации особенно участились с конца 50-годов XX ст., как следствие интенсивного истребления волков. Однако они имели локальный характер и были более характерны для Одесской области и Молдовы. Причём исследованные гибриды иногда имели собачий облик и были похожи на немецких овчарок, а иногда – волчий, о чём свидетельствовала зонарная окраска всех направляющих и части остевых волос. В большей степени их отличали: разномастность, наличие пестрин, белых пятен и меньшие размеры тела, чем у чистокровных волков (Гурский, 1978).

Много волко-собачьих гибридов появилось в степной зоне Украины в период интенсивного расселения волка в 90-годы XX ст., которое явилось следствием снижения охотничьего пресса на его популяции. Этому также способствовала характерная для украинского народа жалость по отношению к щенкам дворовых собак или к старым животным, которых нерадивые хозяева завозили и продолжают завозить в отдалённые от своего постоянного проживания места. В результате этого сначала формируются стаи одичавших собак, а после, по мере заселения территории волками, – устойчивые гибридные популяции. Например, в 2005 г. на территории Запорожской области было добыто 114 зверей, имеющих волчий облик. Среди них большинство было одичавшими собаками, волосы которых не имели зонарной окраски, несколько меньше – гибридов и совсем мало – чистокровных волков. Через несколько лет ситуация в корне изменилась: одичавшие собаки и волко-собачьи гибриды в природе стали встречаться редко, а большинство исследованных нами в 2007-2009 гг. зверей ($n = 48$) из Акимовского, Весёловского, Приазовского, Токмакского и Мелитопольского районов были идентифицированы как волки.

Шакал. Представители этого нового для Украины вида являются моногами и образуют семейные пары, которые существуют длительный период. Половая зрелость у самок наступает в возрасте 10-11, а у самцов – в 21-22 месяцев. Беременность длится около 60-63 дней, самка рождает от 3 до 8 щенков, в среднем – 5. Спаривание у шакалов происходит в январе-феврале, реже – в марте (Гептнер и др., 1967). Самец оказывает самке помощь в устройстве жилища (чаще всего, это – нора) и в воспитании молодняка. В 1998 г. в Беляевском районе (Одесская обл.) охотники добыли беременную самку шакала з 6-эмбрионами (данные Н.В. Роженка). В Нижнегорском районе (АР Крым) у с. Пшеничное 7 марта 2008 г. на дороге, которая протекает через тростниковые заросли, охотники видели стаю шакалов. Она состояла из пары взрослых и 5 прибылых зверей (устные сведения П.Л. Воеводкина). А наши коллеги из Запорожского университета (Домніч та ін., 2009) за 6 лет (2004-2009) на п-ове Бирючий (Азовское море) обнаружили 9 небольших выводков. Чаще всего они состояли из 2-3 щенков, что, как для шакала, и немного. Осенью 2010 г. в тех же местах охотовед Н.Ф. Тхор видел крупного щенка, который бегал вокруг ловушки, куда попала лань. Это свидетельствует о том, что в новых местообитаниях на юге Украины шакалы стали успешно размножаться.

Интересным является тот факт, что вечером 20.01.08 в Мелитопольском районе (Запорожская обл.) на охотников, которые затаились в пограничной лесополосе у привады, набежало несколько похожих на волков зверей. После первого выстрела, которым была добыта гонимая волчица, хищники убежали, но один вернулся и был убит – им оказался самец шакала. Это свидетельствует о сложном половом поведении и о наличии положительной реакции самцов этого вида на готовых к размножению самок другого. По сведениям, которым в СССР многие биологи не верили, ещё в 1845 г. П. Флауренс в процессе скрещивания самки шакала и самца собаки получил трёх щенков. Один из них серо-желтоватого цвета был похож на отца, а два других, более темных, – на мать. Положительные результаты были получены и при проведении реципрокного скрещивания. В результате нескольких опытов этому учёному удалось получить три поколения гибридов. Сейчас генетиками признаётся, что, несмотря на различное количество хромосом у собаки, волка ($2n = 78$) и шакала ($2n = 74$), между ними возможна эффективная гибридизация. В частности, при слиянии жизнеспособных гамет с разным числом хромосом могут образовываться гибриды F_2 , в клетках которых будет содержаться от 74 до 78 хромосом. Поскольку разница между их количеством невелика, т. е. анеуплоидия слабо выражена, с большой долей вероятности можно ожидать, что гибриды, полученные от этих зверей, будут плодовиты. В СМИ даже имеется информация (<http://ru.wikipedia.org/wiki/Ододор>) о том, что в советское время скрещиванием лапландской лайки и обыкновенного шакала была выведена особая порода (собака Сулимова), которая из-за высокого чутья использовалась в аэропортах Москвы для поиска взрывчатых веществ. Кроме того, нам неоднократно охотники сообщали о встречах зверей, которых они считали бастардами волка и шакала. Сейчас существование гибридизации между волком и шакалом в природе доказано с помощью анализа митохондриальной ДНК (Pilot et al., 2014).

Продолжительность жизни обыкновенного шакала составляет 12-14 лет, в течение которой пара зверей может дать 8-10 выводков (Гептнер и др., 1967).

Лисица. Большинство зверей этого вида достигает половой зрелости в 9-10-месячном возрасте, что доказано наблюдениями в природе и в неволе (Туманов, 2003). Лисица относится к моногамным животным, однако в период гона, который длится в пределах ареала почти 5 месяцев, за самкой может ухаживать до 10 самцов (Гептнер и др., 1961). В местах наших исследований в таких группах ($n = 37$) наиболее часто встречались пары ($\sigma + \phi$) – 54,1 %, сравнительно часто за самкой ухаживало 3 (32,4 %), редко – 2 (10,8 %) и 1 (2,7 %) раз – 7 самцов. Однако этот показатель весьма изменчив по годам и во многом зависит от половой структуры популяции. Интересными являются данные об обнаружении охотниками в норах с помощью собак в октябре-декабре, задолго до начала гона, пар взрослых лисиц. И ещё более удивительными являются случаи добычи ($n = 4$) в феврале 2003 г. и в январе 2005 г. 1 самца и 2 разновозрастных самок, которые обитали в 1 норе. Причём, все самки были беременны с разными сроками зачатия (Греков, Варишева, 2005). Эти примеры показывают, что в некоторых случаях (гибель полового партнёра, раннее наступление половой зрелости, разрежение популяции) возможны образования полигамных групп. Его следствием является

повышение уровня воспроизводства зверьков за счёт более полного участия самок в процессах репродукции.

Осенью, примерно за 2 месяца до начала репродуктивного сезона в плазме крови самок повышается уровень лютеинизирующего гормона (от 1,4 до 5,2 нг/мл), андростенедиона (от 216 до 1543 мг/мл) и эстрадиола. Концентрация последнего на уровне ~216 пг/мл свидетельствует о предовуляционном состоянии яичников (Mondain-Monval et al., 1986). С августа по февраль наблюдается увеличение всех половых желез и матки, но пик их развития приходится на зимние месяцы. После этого начинается деградация их структуры, а также снижение массы и размеров. Для лисицы характерна спонтанная овуляция, которая происходит вне зависимости от возможности совокупления. Спаривание зверей приходится на зиму, когда уровень тестостерона у половозрелых самцов достигает максимума – $1,36 \pm 0,27$ нг/мл (февраль) (Maurel, Boissin, 1981). Несмотря на то, что во время гона звери редко посещают норы, исследователям удаётся увидеть его нечасто, но, тем не менее, такие случаи известны...

Во время охоты на лисиц 3 февраля 1981 г. мой студент Кухленко С.И. наблюдал за процессом их спаривания. Оно происходило на поле озимой пшеницы, посередине которого перед этим звери отдыхали. Общая продолжительность сексуальных реакций составила ~30 мин. В течение этого времени было 3 коитуса, первый из которых длился 10-15 сек., второй ~ 80, а третий – до 2 минут. Интересно, что спаривание зверей не заканчивалось характерным для всех псовых склеиванием. Примерно через 10 минут после последней копуляции лисицы разошлись на 1,5-2,0 м и синхронно легли отдыхать, свернувшись «калачиком». Самка ни на что не реагировала, а самец время от времени поднимал голову и внимательно всматривался в сторону человека. При приближении его на расстояние ~150 м, самец резко вскочил и побежал, самка же продолжала лежать ещё минут 10. Потом подняла голову, встала, не спеша отряхнулась и побежала рысцой за самцом, который ожидал её на безопасном расстоянии. После встречи лисицы отбежали на ~1 км от наблюдателя, остановились и долго смотрели на него...

В районе наших исследований гонных лисиц мы наблюдали в период с 15 января по 26 февраля. В прикавказских степях самое раннее спаривание удалось зафиксировать 18 января, а самое позднее – 1 марта (Лошкарев, 1961). В Черноморском заповеднике наиболее часто гон лисиц происходит в январе, а появление молодняка – во 2-3 декадах марта (Селюнина, 1996). На территории Каневского заповедника его начало, в среднем, приходится на 14 января ($n = 25$), а окончание – на 13 февраля ($n = 24$). Наиболее сжатые сроки гона зафиксированы в 1998 и 2001 гг. – соответственно 18 и 14 дней, а дольше всего – в 2004 г, когда лисицы гонялись 47 дней (Ружіленко, 2010). Все исследователи отмечают сдвиг начала гона в холодные зимы на более поздние сроки, а в тёплые – наоборот, хотя бывали и исключения.

Во время щенения и воспитания молодняка лисы используют норы и, как исключение, – открытые гнезда. Учитывая, что продолжительность беременности у лисицы длится 49-58 (чаще – 52) дней, а щенки начинают выходить из нор через 3-4 недели после рождения (Гептнер и др., 1967), по срокам рождения детёнышей и их появления возле нор можно рассчитать время спаривания родителей. В связи с большой длительностью этого процесса, сроки рождения лисят очень растянуты во времени, что характерно для многих убиквистов, которые имеют большие ареалы. Наиболее ранний случай рождения лисят в Южной Украине зарегистри-

рован в окрестностях Одессы, когда В.А. Лобков (2010 а) 12.02.2005 г. обнаружил в норе 2-х ещё слепых щенков. Причём, по данным этого исследователя, о щенении лисиц в феврале, что он связывает с потеплением климата, ему неоднократно сообщали различные люди.

10 апреля 1998 г. на Обиточной косе (Азовское море) в глубокой нише разваленного дома мой ягтерьер Рой обнаружил лисицу с 4-я слепыми лисятами (3 ♂ и 1 ♀). По устным сведениям Н. Василенка, 18 апреля 1982 г. на кургане у норы нашли свежий труп беременной лисицы, которая погибла по неизвестным причинам накануне родов. В Старо-Бердянском лесу (Запорожская обл.) 16 апреля 1989 г. из норы впервые вышли лисята, которые были в ювенильном меху (т.е. они родились 5-14 марта). На о-ве Чурюк (Восточный Сиваш) зоологи наблюдали, как 18 апреля 1988 г. 3 ещё слепых щенка вылезли из норы и грелись на солнце. Таким образом, по расчётным данным, сроки рождения всех этих щенков приходятся на ~5-30 марта и, следовательно, оплодотворение их матерей произошло примерно в период с 19 января по 13 февраля.

Однако, всё же, в большинстве случаев щенение у лисицы на территории Южной Украины происходит в период с конца марта до первой половины мая, хотя известны и более поздние случаи.

20 июля 2007 г. к дому на краю села Давыдовка (Акимовский р-н, Запорожская обл.) подошёл очень маленький, ещё серый лисёнок. Хозяйка взяла его на руки и отнесла в лесополосу, где в норе обитал выводок (устные данные Л. Романцевой). Это наиболее поздний срок появления щенков лисицы в районе наших исследований, который, по расчётным данным, приходился на 20-30 июня. Следовательно, спаривание его родителей произошло 15-23 мая. Такие случаи известны и в других местах ареала, что связывают с гибелью предыдущего выводка или с молодостью производителей.

Плодовитость лисиц довольно изменчива и зависит от возраста самок, а также от обеспеченности зверей кормами. При раскапывании нор на территории охотничьего хозяйства «Катеринка» (Николаевская обл.) в 1961 г. было обнаружено 11 лисят (данные М. Гаврилкина), а в Луганской области в 2007 г. – 12 (данные А.М. Овсянникова). На Дальнем Востоке России 1 раз была добыта самка с одиннадцатью эмбрионами (Юдин, 1986), хотя известны случаи обнаружения 13 и даже 14 щенков (Гептнер и др., 1961). В Германии однажды в норе нашли 15 лисят (Naaktgeboren, 1965). Очевидно, такая плодовитость близка к максимуму, поскольку обычно в выводках лисицы встречается значительно меньше щенков (табл. 5.10).

Таблица 5.10

Величина выводка у лисицы в степной зоне*

Области	Количество		Величина выводка, особей		
	выводков	особей	M±m	Min-Max	CV, %
Запорожская	43	218	5,1±0,29	1 – 9	3,64
Луганская	93	504	5,4±0,22	2 – 12	4,59
Николаевская	83	440	5,3±0,18	3 – 11	2,65
Одесская	36	166	4,6±0,26	2 – 9	2,93
Херсонская	33	151	4,6±0,41	1 – 11	5,44
Всего:	288	1479	5,1±0,12	1 – 12	3,83

*По устным данным Бойка Г.А., Грекова В.С., Ветрова В.В., Кирилюка В.В., Конарева В.Н., Овсянникова А.М., Ольховникова Е.И., Роженька Н.В., а также по результатам собственных исследований

В различных местах степной зоны их величина составляет 5,1 (1-12) особей, причём географическая из-менчивость этого показателя невелика, а наблюдаемые различия – статистически недостоверны. На Северо-Западе России плодовитость лисицы составляла $4,6 \pm 0,23$ щенка на одну размножающуюся самку, а в 80,3 % выводков ($n = 56$) имелось по 3-6 щенков, тогда как малые помёты (1-2 особей) и большие (7-9) встречались редко (19,8 %) (Туманов, 2003). В то же время в 1973-1977 г. на территории Карелии этот показатель составил 5,6 особей (Данилов, 2005). В степном Предкавказье за 7 лет исследований плодовитость была равна 4,6 (2-7) лисят на 1 рожавшую самку (Лошкарев, 1961).

Среднее число щенков в выводке на территории различных стран Европы составляет 4,7, хотя до взрослого состояния доживает 4,2, а в размножении принимает участие ~90 % самок (Lloyd et al., 1976). В Германии в помёте чаще бывает 4-5 лисят, вес которых при рождении суммарно составляет 9-10 % веса матери (Naaktgeboren, 1965). В районе Магдебурга, где существует изолированная популяция, средний размер выводка ($n = 33$) составил 4,94 (2-10) щенков (Stubbe, 1967). Приведенные показатели практически не отличаются от наших данных, хотя экологические условия в указанных выше регионах довольно разнообразны. Даже в Австралии, где лисица была акклиматизирована, её плодовитость близка к европейским популяциям и равна 3,8 особей, по количеству новорожденных, и 4,3 – по плацентарным пятнам (McIntosh, 1963).

На основании анализа большого количества выводков ($n = 288$), можно утверждать, что в южных районах Украины чаще всего лисицы рожают по 3-8 щенков. Такие выводы были отмечены у 89,9 % семей, в то же время, как малые (1-2 лисёнка), так и большие (9-12) встречаются весьма редко (табл. 5.11). Наиболее часто (34,4 % от всех случаев) возле лисьих нор можно увидеть 4 лисёнка, из которых до взрослого состояния доживает 2/3 особей.

Таблица 5.11

Распределение выводков лисицы в степной зоне по их величине

Области	n	Количество щенков в выводке											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Запорожская	43	1	1	6	11	10	4	3	5	2	–	–	–
Луганская	93	–	1	4	44	12	6	10	8	2	2	2	2
Николаевская	83	–	–	5	26	21	17	6	4	1	2	1	–
Одесская	36	–	3	8	6	10	5	1	2	1	–	–	–
Херсонская	33	1	4	5	12	3	2	2	1	1	1	1	–
Всего:	288	2	9	28	99	56	34	22	20	7	5	4	2

Весной 1959 г. на п-ове Бирючий в 17 выводках было уничтожено 125 лисят или в среднем 7,3 на 1 нору. Минимальное их число в выводке составило 5 (4 случая); в двух норах было по 10, а в одной – даже 11 щенков. Интересно, что после отстрела в охотничий сезон 1957/58 г. 140 взрослых особей (~70 % популяции) весной 1958 г. при раскопке нор размер выводка существенно сократился и

был равен всего 2,3 (1-3) особи (данные К.Н. Никитина). Можно только гадать о причинах такого резкого уменьшения плодовитости самок под влиянием истребительных акций, хотя это убедительно демонстрирует экологическую пластичность вида, ареал которого занимает Европу, Северную Африку, почти всю Азию и Северную Америку.

В некоторых районах Германии соотношение новорожденных лисиц по полу было 1,3:1,0 в пользу самцов, а у взрослых – 1,6:1,0 (Stubbe, 1967), что свидетельствует о повышенной гибели молодых самок. В Голландии также среди лисят доминировали самцы (57 %), тогда как среди взрослых их было 46 %, а самок – 54 % (1:1,3) (Haafte, 1970), что, наоборот, является следствием большей смертности самцов. Наибольшая гибель щенков происходит в первые три-четыре недели после рождения и может достигать 14-25 %, однако в благоприятные годы её может и вовсе не быть. В целом, в Дании, Голландии, Великобритании, Швейцарии и ФРГ соотношение по полу у эмбрионов выглядит как 1:1, а у щенков, полувзрослых и взрослых – 1,2: 1 в пользу самцов (Lloyd et al., 1976). В Австралии среди добытых взрослых лисиц 53,3 % составляли самцы, а 46,7 % – самки (McIntosh, 1963).

Для лисицы характерна высокая эмбриональная смертность. По данным Н.И. Лебедевой (2003), в различных районах степной зоны Украины средний размер выводка у этого вида составил 4,56, а размер приплода ($n = 15$) – $9,0 \pm 0,45$ (6-11) эмбрионов. Другими словами, уровень эмбриональной смертности составил 4,44 особей на 1 самку. Конечно, такая высокая элиминация зверьков в утробный период наблюдается не часто, однако это свойство позволяет хищнику быстро реагировать на изменение экологической ситуации путём изменения реальной плодовитости. Высокая смертность среди взрослых лисиц и детёнышей компенсируется преимущественно повышением продуктивности за счёт увеличения доли самок в популяции и их участия в размножении, а не величины выводка (Harris, 1977). Однако на этот процесс очень влияет охота с собаками, которая отличается избирательностью как по возрасту, так и по полу. По данным Н.В. Роженька (2006), в 1985-1990 гг. на территории Одесской области в наиболее предпочитаемых лисицей тростниковых зарослях, где охота с гончими собаками проводилась 1 раз в 3-4 года, взрослые самки составляли лишь 15,3 % популяции, тогда как в местах с её высокой частотой – 23,1 % или в 1,5 раза больше. Следствием этого стало увеличение количества прибылых зверьков от 20,1 % до 43,3 %. Причём в районах, которые охотники посещали регулярно, доля взрослых самцов составляла почти 34 %, а там, где охоты проводились редко ~65 %. Такую динамику популяционной структуры исследователь объясняет тем, что агрессивные и крупные самцы даже в молодом возрасте занимают лучшие уголья, но они же и первыми попадают под выстрел. После изъятия таких самцов места их обитания заселяются чаще всего самками, которые были вынуждены жить в соседних биотопах. Весьма интересным оказалось, то, что в первом случае среди прибылых доля самок достигала 29,9 %, а во втором случае – 26,1 %, хотя в общей структуре эта разница оказалась огромной, соответственно: 0,6 и 11,3 %. Вполне понятно, что изъятие большого количества зверей способствует значительному омоложению популяций.

В группировках лисицы, как и у других плодовых видов, основная её часть представлена молодыми особями. В британских популяциях доля прибылых зверьков составляла 55,6-60,9 % (Harris, Smith, 1987), в немецких – 64,0 (Stubbe, 1967), в южноукраинских – 20,1-43,3 (Роженко, 2006). В Лондоне, где обитает одна из самых больших урбанистических популяций лисицы в мире, в 1971-1973 гг. среди добытых 336 особей было 159 (47,3 %) взрослых и 177 (53 %) прибылых. Причем доля самцов среди половозрелых зверей достигала 45,9 %, а среди молодых – 53,7 % (Harris, 1977). Это свидетельствует о небольшом уровне постнатальной смертности зверей в течение первого года жизни – 7,8 %. В целом, в Европе доля щенков в различных группировках вида составляет около 64 %, т. е. ежегодно популяции лисицы обновляются на 2/3 (Lloyd et al., 1976). Сейчас, во время слабого использования её ресурсов, доля молодых зверьков в южноукраинских популяциях превышает 50 %, что даёт им возможность поддерживать высокую численность.

Отдельные лисицы в природных условиях доживают до возраста 8 лет 6 месяцев (Tulag, 1983) и за это время могут дать 6-7 выводков. Известен случай, когда в неволе обыкновенная лисица прожила 25 лет (Гептнер и др., 1967).

Енотовидная собака. Енотовидная собака является моногамом; брачные пары у неё формируются обычно в октябре-ноябре и сохраняются всю жизнь, а самец принимает активное участие в воспитании щенков. Однако в неволе известны полигамные отношения 1 самца с 4-5 самками (Гептнер и др., 1967). По данным В.Г. Юдина (1977), особи этого вида становятся половозрелыми в возрасте около 10 месяцев. На Дальнем Востоке России поздней осенью звери образуют небольшие группы, чаще всего состоящие из самца и самки (87,6 %), реже – из двух самок (6,0 %) или из двух самцов (3,2 %) и совсем редко (0,8 %) – из одной самки и двух самцов. В Украинском Приазовье на заросших бурьянами полях, в садах и виноградниках зимой и осенью охотники неоднократно добывали зверей, спящих в открытых логовах парами ($n = 18$), а иногда – втроём ($n = 4$) и даже вчетвером (1 случай). Такие большие зимние скопления обычно образуют молодые звери из одного выводка. Лежащих вместе енотовидных собак (самец и самка) мы обнаруживали 18 и 23 ноября, 8 и 24 декабря (Волох, Роженко, 2004).

В Финляндии при изучении 35 половых циклов енотовидных собак на ферме было установлено, что продолжительность проэструса у них составляет 8 (2-14), а эструса – 4 (2-6) дней. В проэструсе очень низка концентрация прогестерона, которая быстро возрастает после коитуса и достигает максимума в первой половине беременности. Продолжительность её при клеточном содержании зверей составляет 61 (58-64), а в естественных условиях – 62 (59-64) дней (Valtonen, Mäkelä, 1980). В местах аборигенного обитания (Амурская обл., Россия) период гона у енотовидной собаки длится 40-50 дней – с середины февраля до начала апреля. Причем в годы с оптимальными климатическими условиями он происходит в течение 30-35 дней, а в неблагоприятные может сдвигаться в ту или иную сторону (Юдин, 1977). На Европейском севере, в Карелии, гон начинается с пер-

вым весенним потеплением и выходами зверьков из нор после спячки, а заканчивается в конце апреля (Данилов, 2005).

В начальный период интродукции енотовидной собаки на территории Украины спаривание зверей обычно происходило в сжатые сроки – с конца февраля до начала марта. Однако, в связи с возвратом холодов, массовый гон у них прекращался, а с новой волной потепления в середине или в конце марта он возобновлялся лишь у отдельных особей (Корнеев, 1954). Учитывая, что сроки размножения у многих зверей тесно связаны с температурным режимом, в местах акклиматизации енотовидных собак произошли существенные сдвиги в его прохождении. Сейчас в степных областях Украины, которые отличаются сравнительно теплой погодой, гон у этих животных происходит с конца ноября до второй декады марта. В это время зверей часто можно встретить днём, когда 1 самец, реже – 2 преследуют самку и пытаются её покрыть. Однако бывают и другие случаи...

Во время охоты у с. Девнинское (Приазовский р-н, Запорожская обл.) 28 ноября 1982 г. на пашне подняли склещившихся енотовидных собак, которых охотник добыл одним выстрелом (устные сведения В. Кеменова). В декабре 2000 г. Н.И. Лебедева (устное сообщение) исследовала 3 самок, добытых в Цюрупинском районе Херсонской области. Все звери пребывали на ранних стадиях беременности и имели, соответственно: 4, 7 и 8 (1 в состоянии резорбции) эмбрионов. Из этого следует, что оплодотворение яйцеклеток произошло в декабре.

Ранние сроки готовности половой системы енотовидной собаки к эффективному спариванию известны и из других мест Южной Украины. Вероятно, это связано со способностью вида, естественный ареал которого охватывает умеренные и субтропические районы Восточной Азии, к различным физиологическим адаптациям. Однако нам при исследовании половой системы у зверей, добытых с середины ноября до середины декабря, случаев беременности самок ($n = 17$) обнаружить не удалось.

Массовое рождение щенков енотовидной собаки определяется сроками гона и обычно приходится на весьма благоприятное время года – в Польше, в неволе, оно наблюдалось 30.04-16.05 (Wlodek, Krzywinski, 1986), на юге Украины – в мае (Костюченко, 1950). По наблюдениям Н.Н. Ефименка, 24.05.1983 г. в Старо-Бердянском лесу (Запорожская обл.) в выводке енотовидной собаки щенки были



Рис. 5.3 Зоолог со щенком енотовидной собаки (Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 27.04.2010)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

размером со взрослую кошку. Зверьки примерно такого размера были замечены 4 июня 1970 г. в Алтагирском лесу и 22 июля 2010 г. – на п-ове Бирючий (Азовское

море). В последнем случае нами был пойман молодой самец, который весил 2,2 кг (рис. 5.3).

На о-ве Джарылгач 17 марта 2008 г. в открытом гнезде, которое располагалось в тростниковых зарослях, был обнаружен выводок из 5-щенков. По сообщению охотоведа М.И. Шестопала, в Херсонской области появление новорожденных у енотовидной собаки в марте довольно обычно. В низовьях Тилигульского лимана у с. Коблево (Николаевская обл.) 26.04.1999 г. была исследована самка, у которой были хорошо обсосаны 4 соска (данные Н.В. Роженка). Это свидетельствует не только о наличии у неё 4 щенков, но и о том, что сроки их рождения приходятся, как минимум, на середину указанного месяца.

Енотовидная собака относится к довольно плодовитым видам, размер выводка у которой на Дальнем Востоке России достигает 6,5-9,1 (2-18) (Юдин, 1977), на её северо-западе – 6,3 (2-11) (Туманов, 2003), в Украине – 7,7 (2-16) (Корнеев, 1954), в юго-восточном Черноземье – 4-10 (Барабаш-Никифоров, 1957), в Татарии – 7,3 (до 13) (Попов, 1956), а в Польше – 2-14 (Wlodek, Krzywinski, 1986) щенков. Средний размер выводка у исследуемого вида на юге Украины превышает 6,4 щенка на одну рожавшую самку, хотя в некоторых областях он достигал 7,0 особей (табл. 5.12).

Таблица 5.12

Величина выводка у енотовидной собаки*

Области	Количество		Величина выводка, особей		
	выводков	особей	M±m	Min-Max	CV, %
Запорожская	17	119	7,0±0,66	3 – 13	7,50
Днепропетровская	21	129	6,1±0,40	4 – 10	3,43
Луганская	11	76	6,9±0,44	4 – 9	2,09
Николаевская	41	235	5,7±0,35	2 – 10	5,00
Одесская	35	245	7,0±0,21	4 – 9	1,53
Херсонская	24	151	6,3±0,42	3 – 11	4,22
Всего:	149	955	6,4±0,17	2 – 13	4,05

*По устным данным Бойка Г.А., Брезницкого В.Ф., Ветрова В.В., Думенка В.П., Конарева В.Н., Лебедевой Н.И., Овсянникова А.М., Роженка Н.В., Шестопала М.И., а также по результатам собственных исследований

В тоже время, А.П. Корнеев (1954) по результатам анализа 38 выводков в 50-годы XX ст. приводит несколько большие показатели (7,7±0,50 – от 2 до 16 особей). Возможно, это является реакцией интродуцированного зверька на новые условия обитания, когда на него ещё слабо влияли различные биотические факторы. В частности, популяции инвазионных и акклиматизируемых животных на стадии формирования подвергаются незначительному воздействию со стороны хищников и паразитов, что сопровождается высокой плодовитостью, лучшей выживаемостью молодняка и более значительным приростом численности. Это раньше наблюдалось у ондатры (Hofmann, 1952), дикого кролика (Myers, Schneider, 1964), европейской лани (Siefke, 1978) и других нехарактерных для местной фауны животных, хотя потом эти показатели уменьшились и стабилизировались на среднем уровне. В то же время, по устным данным Н.И. Лебедевой, у исследованных ею самок енотовидной собаки ($n = 5$) из Запорожской области плодови-

тость составляла $7,0 \pm 1,10$ (4-10), а из 35 эмбрионов 2 (5,7 %) находились на разных стадиях резорбции.

По нашим данным (табл. 5.13), в Южной Украине 61,8 % обнаруженных выводков енотовидной собаки состояли из 6-9 щенков и поэтому могут быть отнесены к крупным. Значительно реже (9,4 % случаев) охотники находили логова, в котором пребывало 10-13 малышей. Очевидно, в некоторых случаях потенциальная плодовитость у данного вида может реализоваться в природе полностью.

Таблица 5.13

Распределение выводков енотовидной собаки по их величине

Области	n	Количество щенков в выводке										
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13
Запорожская	17	–	1	2	3	3	1	2	2	1	1	1
Днепропетровская	21	–	–	4	7	2	1	5	1	1	–	–
Луганская	11	–	–	1	1	1	4	3	1	–	–	–
Николаевская	41	3	5	6	5	6	4	9	1	2	–	–
Одесская	35	–	–	2	1	8	11	10	3	–	–	–
Херсонская	24	–	2	3	4	5	2	5	2	–	1	–
Всего:	149	3	8	18	21	25	23	34	10	4	2	1

Перед войной в некоторых колхозах Украины звероводы получали помёты из 20-зверьков. Это самый высокий показатель плодовитости, известный для енотовидной собаки вообще. Хотя случаи обнаружения таких больших выводков в естественной среде неизвестны, приведенные сведения свидетельствуют о значительных репродуктивных способностях акклиматизированного вида.

Участие самок в размножение у енотовидной собаки очень велико. Например, в Польше, в условиях фермы при покрытии самцами всех самок, потомство появлялось у 58-100 %. Причём, доля рожавших самок и плодовитость (8,1 щенка против 7,1) были больше, а смертность ниже при трёхкратном, чем при одно- или двукратном спаривании (Zon et al., 1989). В природе этот показатель является также довольно значительным. На Дальнем Востоке России в размножении принимают участие практически все самки (Юдин, 1977). Это же самое наблюдается и в Южной Украине. Даже в Карелии, которая отличается довольно суровыми климатическими условиями, этот показатель составляет 78 (73-93) % (Данилов, 2005). Поскольку в половой структуре популяций енотовидной собаки обычно незначительно преобладают самцы, именно их нехватка может стать причиной прохолостания некоторых взрослых самок.

Основное количество зверьков (55,1-70,5 %) в различных группировках енотовидной собаки обычно представлено особями текущего года рождения. Максимальный возраст зверей этого вида в природе не превышает 6⁺ (Юдин, 1977), хотя в неволе отдельные особи доживали до 11 лет (Гептнер и др., 1967).

Выдра. Размножение этого вида исследовано очень слабо, причиной чего является сравнительно низкая численность выдры и скрытый, чаще ночной, образ жизни. Половая зрелость у этого зверька наступает в 2-летнем возрасте, что под-

тверждено исследованиями гонад и визуальными наблюдениями (Терновский, 1977; Туманов, 2003). По результатам изучения размножения выдры в неволе, было установлено, что продолжительность беременности у этого вида составляет $68,6 \pm 1,24$ (63-74) суток, а плодовитость – $2,0 \pm 0,21$ (1-3) щенка на 1 рожающую самку с доминированием среди новорожденных самцов – 1,5 ♂:1,0 ♀ (Шилов, Немилова, 1989). При этом зоологам удалось выяснить сроки спаривания, которые охватывают довольно длительный период – с конца февраля до первой декады августа включительно. В литературе имеются сведения о наличии в развитии зародышей выдры латентного периода (Гептнер и др., 1967), что характерно для многих кунных. Однако, благодаря проведению выше указанных исследований, это положение было опровергнуто.

В степной зоне признаки гона, когда самку преследовало 2, а то и 3 взрослых самца, были зафиксированы 25-29 декабря, 22-31 января и 15-24 февраля. В Украине наиболее раннее рождение молодняка было зафиксировано 15 февраля в дельте Дуная, в конце мая – в Тернопольской области, самое позднее – в ноябре 1951 г. во Львовской области. По опубликованным данным (Корнеев, 1959; Абеленцев, 1966) и результатам наших исследований, в стране было обнаружено 29 выводков выдры, в которых было 76 щенков или 2,6 в 1 выводке. Несмотря на сведения об обнаружении 5 детёнышей на р. Хорол (Абеленцев, 1966), таких случаев нам выявить не удалось. Не удалось подтвердить такую высокую плодовитость выдры и в других местах ареала. Например, в Восточной Германии, где в 1964-1973 гг. было исследовано 77 пометов выдры, средняя величина 1-го составила 2,3 (1-4) щенков. Причем ~25 % популяции было представлено зверьками в возрасте старше 2 лет (Stubbe, 1977).

В Днепропетровской области на территории Юрьевского района 5 июля 2004 г. на р. Малая Терновка во время половодья в лозьях рыбаки случайно обнаружили 3 зрячих щенка выдры. Они были покрыты серой шерсткой, лишь на брюшке она имела жёлтый цвет. Все щенки оказались самцами. К сожалению, их забрали случайные люди и дальнейшая судьба выдрят нам не известна...

Во время половодья 25.10.2007 г. на р. Обиточная в Приморском районе Запорожской области зоологи увидели выдру которая отчаянно бегала днём по берегу от одного места к другому и обратно, спускалась в воду, подавала голос, что для этого осторожного зверька не характерно. Ей отвечали щенки, которые находились в нише между бетонных плит под небольшим мостом. Вероятно, самка недавно перетаскала их из затопленной норы во временное убежище, рядом с которым случайно оказались люди (устное сообщение В.А. Демченка).

Изучение экологии выдры в Белоруссии показало, что в размножении принимает участие более 75 % взрослых самок. При этом сеголетки составляли 27-29 %, полувзрослые – 14-16 %, взрослые (старше 3-х лет) – 56-58 % при соотношении зверей по полу ~1:1 (Сидорович, 1995). На Дальнем Востоке России, в условиях интенсивного охотничьего промысла, зверьки в возрасте до 1 года составили 37,5 % популяции, 1-2 года – 20,8; старше 2-х лет – 41,7. При этом соотношение по полу у сеголеток было 1,6:1; у годовиков – 2,0:1 и у взрослых – 3,0:1 при доминировании самцов. Интересно, что в этом регионе у большинства взрослых животных гон проходит в ноябре-феврале, а основное время появления молодняка приходится на конец августа – октябрь (Васенева, 1976).

Выдра сравнительно недавно стала обитателем южноукраинских рек и прудов, поэтому более глубокое исследование её размножения как, впрочем, и других экологических особенностей ещё впереди...

Парнокопытные

Увеличение численности копытных в конце XX ст. и формирование их популяций в степной зоне произошло во многом благодаря их эффективной репродукции, искусственному расселению и охране уцелевших очагов обитания в других районах Украины. Обычно у каждого вида она имеет свои особенности, которые зависят от сроков полового созревания животных, плодовитости, участия самок в размножении, продолжительности репродуктивного периода и т. п.

Европейская косуля. Животные этого вида достигают половой зрелости в возрасте 15-18 месяцев. Проявление половой активности у взрослых самцов в южных районах Украины наблюдается в апреле-июне, что совпадает с кальцификацией рогов и очисткой их от эпидермиса. Максимальных размеров семенники достигают в июле-августе, когда и происходит спаривание. Обычно период гона в районе наших исследований длится 1.0-1.5 месяцев (Стеклёв, 1980). Именно в это время происходит отделение молодых самцов от матери, которые сначала примыкают к сверстникам или к старшим самцам. Однако с началом гона эти группы быстро распадаются, после чего молодые звери вынуждены покидать материнские участки и жить самостоятельно (Reimoser, Zandl, 1987). Поскольку взрослые рогачи нетерпимы к другим особям своего пола, которых они преследуют в течение всего вегетационного периода, молодые самцы вынуждены жить в буферных зонах, на границах индивидуальных участков, или, как исключение, могут стать спутниками взрослых. Вследствие чёткого распределения угодий между самцами на участки площадью 76 (15-230 га), которые ими тщательно охраняются, в течение июля-августа именно на их территории происходит спаривание одного рогача с несколькими самками (Данилкин, 1999).

Продолжительность беременности у косули с непрерывным эмбриогенезом и латентной фазой длится 9,5-10,5 месяцев (Гептнер и др., 1961), а окот происходит преимущественно летом – в наиболее пригодное по климатическим и кормовым условиям время. В местах наших исследований новорожденных косулят мы находили в период с 20 апреля (один случай) по 30 июля. Однако больше всего их ($n = 39$) было обнаружено 11-20 июня (рис. 5.4). Во время экскурсии со студентами в Богатырском лесу (Запорожская обл., Акимовский р-н) 11 июня 1980 г. выгнали самку и обнаружили телёнка без пуповины. Длина его тела составила 55 см, а высота в холке и крестце, соответственно: 40 и 47 см. Позже особенно много телят находили в период с 11 мая по 24 июля, однако измерять и взвешивать их мы не решались, поскольку детёныши косули, в отличие от лани или оленя, очень уязвимы и могут погибнуть даже от незначительного стресса. Известен случай обнаружения новорожденного косулёнка 25.07.2003 г. в Орель-

ско-Днепровском природном заповеднике (Антонец, Окулова, 2014). Всё это может свидетельствовать, как о растянутости периода спаривания, так и о различиях в имплантации оплодотворённой яйцеклетки после диапаузы в слизистую оболочку матки во времени. В Западной Европе рождение телят происходит примерно в те же сроки, что и на юге Украины, – с 24 апреля до 16 июля (Gurke, 1989; Stubbe u. a., 1982).

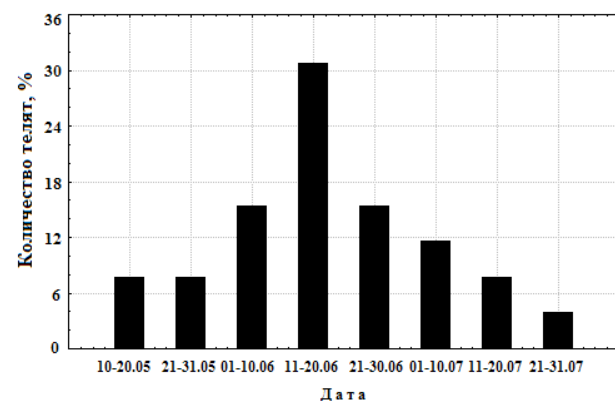


Рис. 5.4 Сроки появления телят у косули (n = 126)

Некоторые исследователи обнаруживали дееспособные сперматозоиды в придатках семенников европейской косули поздней осенью, что дало им повод утверждать о возможности оплодотворения в это время отдельных самок, которые прохолостали летом. Однако концентрация сперматозоидов в семенной жидкости в это время настолько мала, что делает оплодотворение осенью весьма проблематичным (Стеклёнов, 1980).

Косуля больше, чем другие копытные, нуждается в легкопереваримых кормах, которые наилучшее качество имеют в мае-июне. Поэтому эти месяцы являются наиболее оптимальными для рождения молодняка. Взрослые и молодые животные, в первую очередь, поедают наиболее ценные растения, нехватка или плохое качество которых в дальнейшем может отрицательно повлиять на воспроизводство популяции и на выживаемость телят.

Плодовитость косули, установленная по количеству телят, в степных группировках отличается стабильностью и составляет $1,48 \pm 0,03$ особей на 1 размножающуюся самку (табл. 5.14). Причем основное количество новорожденных 55,42 % – это одиночки; сравнительно часто встречаются двойни (41,51 %) и очень редко (3,07 %) – тройни.

Таблица 5.14

Особенности репродукции южноукраинской популяции косули

Г о д ы	Количество самок			Количество телят у 1 самки		
	всего	с телятами	%	$M \pm m$	Min-Max	σ
1971-1980	97	61	62,89	$1,47 \pm 0,54$	1 – 3	0,54
1981-1990	263	199	75,67	$1,49 \pm 0,05$	1 – 3	0,55
1991-2002	282	223	79,08	$1,48 \pm 0,03$	1 – 3	0,57
Всего:	642	483	75,23	$1,48 \pm 0,03$	1 – 3	0,56

Для сравнения, в полесских районах Украины средний размер приплода косули составлял 1,60-1,65, а в лесостепных – 1,35-1,69 (Крыжановский и др., 1988). Близкие к последним показатели (1,7) характерны для косуль Болгарии (Драгоев, 1965) и Германии (1,66), где двойни составляли 55 %, а одиночки – 40 % (Stubbe, 1985). Интересно, что наибольшая плодовитость (1,9 эмбрионов) и максимальное участие самок в размножении (96,6 %) были зарегистрированы в Литве на северо-западной границе ареала, где на каждую беременную косулю приходилось по 2,16 истинных желтых тела (Прусайте и др., 1977). Скорее всего, это явление имеет адаптивную природу и объясняется лучшим выживанием потомков у более плодовитых матерей в местах с неблагоприятными экологическими условиями. Ведь известно, что при плохом обеспечении кормами, у европейской косули может наблюдаться высокая эмбриональная смертность (Абатуров, 1999). В частности, в годы с суровой и продолжительной зимой у самок этого вида обнаруживали по 3-5 эмбрионов, а рождалось лишь 1,7 теленка (Драгоев, 1965).

Репродуктивная способность популяций косули также очень зависит от их возрастно-половой структуры. Интересно, что интенсивность овуляции у старых особей выше, чем у животных среднего возраста (3,5-5,5 лет) и тем более молодых (1,5-2,5 года). По сравнению с 3-4 годовалыми косулями, у животных в 6-7-летнем возрасте количество эмбрионов может составлять 91 %, у более старых – 80 %, но при этом новорожденные телята у таких матерей имеют небольшой вес и характеризуются слабым ростом (Passarge, 1972). Поэтому в группировках косули, которые пребывают в благоприятных экологических условиях и не испытывают истребительного влияния охоты, обычно накапливается значительное количество старых особей. Сначала это может привести к увеличению прироста численности за счет выживания менее приспособленных телят. Но со временем следствием этого будет неминуемое измельчение животных и увеличение их зависимости от влияния разных факторов.

В южных популяциях на репродуктивную способность косули большое влияние оказывают летние кормовые условия. После уборки урожая сельскохозяйственных культур и увядания травяной растительности, что происходит в степной зоне в июне-августе, звери испытывают значительный дефицит полноценных кормов. В конце периода выкармливания телят косули молоком (июль-август) это увеличивает продолжительность лактации, задерживает начало эструса, что приводит к сокращению плодовитости самок и к более позднему рождению молодняка. Кроме того, поедание плохих кормов отрицательно влияет на овуляцию. У самок, которые за две недели до неё не получают качественного питания, развивается меньшее количество яйцеклеток (Ellenberg, 1978), что, естественно, приводит к снижению реальной плодовитости.

К сожалению, определение возрастной структуры группировок косули с помощью визуальных наблюдений является сложной задачей, поскольку звери достигшие даже двухлетнего возраста в природе почти не отличимы от более старших особей. Наиболее заметными в популяциях европейской косули являются взрослые, полувзрослые (1 год⁺) животные и телята. По результатам многолетних наблюдений, нами было установлено, что в степных популяциях взрослые

самцы составляют наименьшую долю, которая превышает 21 %. Они встречались более чем в 50 % стад в количестве $1,21 \pm 0,03$ особи на 1 стадо (табл. 5.15). Наибольшую часть поголовья косули составляли телята (33,96 %), которые учтены в 56,10 % стад – в среднем, $1,95 \pm 0,07$ особей на 1 стадо. Почти такая же частица (30,46 %) в степных популяциях косули принадлежит взрослым самкам, среднее количество которых достигает $1,21 \pm 0,03$ на 1 стадо.

Таблица 5.15

Структура популяции косули в 1971-2002 гг.

Возрастно-половой состав	Количество						
	особей		стад		особей в 1 стаде		
	абс.	%	абс.	%	$M \pm m$	Min-Max	σ
Самцы	452	21,44	375	57,17	$1,21 \pm 0,03$	1 – 4	0,51
Самки	642	30,46	436	66,46	$1,47 \pm 0,04$	1 – 6	0,79
Полувзрослые	298	14,14	190	28,96	$1,56 \pm 0,07$	1 – 3	0,93
Телята	716	33,96	368	56,10	$1,95 \pm 0,07$	1 – 10	1,28
<i>Всего:</i>	<i>2108</i>	<i>100,00</i>	<i>656</i>	<i>–</i>	<i>$3,21 \pm 0,09$</i>	<i>1 – 19</i>	<i>2,39</i>

В Крыму количество косулят в популяции по многолетним данным составляло около 21 (Янушко, 1957), тогда как в Южной Украине – около 44 %. По результатам мечения большого количества телят в Австрии было установлено, что среди новорожденных соотношение самцов к самкам равняется 1:1 (Engl, 1983), но, за счет повышенной смертности особей мужского пола оно, в норме, изменяется в пользу самок. В частности, в степных районах это соотношение составляет 1,0:1,42, что является вполне нормальным для полигамного вида.

Таким образом, для степных группировок косули характерна высокая репродуктивная способность. Она определяется высоким участием самок в процессах репродукции, которое колеблется от 62,89 до 79,08 %, и их высокой плодовитостью – на уровне $1,48 \pm 0,03$ телят на 1 самку. Это обеспечивает ежегодное появление в популяциях более 55 % потомков.

Лось. В начале освоения территории степной зоны репродуктивная способность популяции лоса достигала высоких значений. Вместе с интенсивной миграцией животных из других регионов это способствовало быстрому увеличению численности и обеспечивало ежегодный прирост на уровне 5,8-6,0 % (Volokh, 2009), но в дальнейшем эти темпы сократились. После 2002 г. лосихи с телятами на юге Украины, а потом и вообще лоси стали встречаться исключительно редко.

Изучение особенностей репродукции лоса показало, что в период его наибольшей численности на юге Украины (1981-1990 гг.) участие самок в процессах воспроизводства и их плодовитость были максимальными, тогда как в период формирования популяции и депрессии они были достоверно ниже (табл. 5.16). Возможно, это связано с тем, что в ней преобладали самки сравнительно молодого

возраста, для которых характерна меньшая плодовитость, чем средневозрастных животных (Филонов, 1983; Рожков и др., 2001).

Таблица 5.16

Некоторые показатели репродукции южноукраинской группировки лоса

Годы	Количество самок			Количество телят на 1 стельную самку		
	всего	с телятами	%	$M \pm m$	Min-Max	σ
1971-1980	76	28	36,84	$1,25 \pm 0,08$	1 – 2	0,44
1981-1990	83	37	44,49	$1,40 \pm 0,10$	1 – 3	0,60
1991-2002	47	18	38,30	$1,28 \pm 0,11$	1 – 2	0,46
<i>Всего:</i>	<i>206</i>	<i>83</i>	<i>40,29</i>	<i>$1,33 \pm 0,10$</i>	<i>1 – 3</i>	<i>0,52</i>

По обобщенным данным, наличие телят было отмечено в 40,3 % стад, где были самки, а средняя величина приплода составила $1,3 \pm 0,10$ или 0,4 на 1 взрослую самку. Среди телят доминировали одиночки (77,9 %), двойни встречались значительно реже (25,0 %) и совсем редкими были тройни (3,1 %). В то время, когда участие взрослых самок украинской степной популяции в размножении составляла лишь 40,29 %, на севере лесной зоны России, которая имеет оптимальные экологические условия для обитания лоса, она достигала 46,3 %, а на юге – 68,8 %. При этом среднее число эмбрионов на 1 беременную самку составляло 1,20-1,38, а вообще на 1 взрослую – 0,63-1,13 (Филонов, 1983). По результатам анализа 27,3 тыс. лицензий, плодовитость лосих, добытых в европейской тайге и в зоне смешанных лесов России, колебалась в пределах 1,20-1,41, а в лесостепной и степной – 1,29 эмбрионов. Причём, в последнем случае доля стельных самок по отношению ко всем половозрелым достигала 0,33-0,84 (Рожков и др., 2001). Это значительно выше, чем в степной Украине. Интересно, что на северной границе ареала лоса, в Финляндии, в размножении принимало участие 80-100 % самок (Rajakoski, Koivisto, 1970), плодовитость которых флуктуировала от 0,31, у молодых, до 1,07 – у зверей среднего возраста (Nygren et al., 1999).

Наибольшую часть в южноукраинской маргинальной популяции (77,5 % от всех наблюдаемых лосей) составляли взрослые животные (табл. 5.17), что близко к ситуации на северо-западе России – 73,6 % (Верещагин, Русаков, 1979) и в Белоруссии – 76,4 % (Козло, 1983). Причём взрослые самки встречались в 58,9 %, а самцы – в 56,9 % стад. Вместе с тем здесь была зарегистрирована очень низкая частица лосей в возрасте около 2-х лет (9,7 %), что, скорее всего, является следствием высокой смертности телят.

Наиболее оптимальным соотношением полов у европейского лоса считается $1\sigma:0,9\varphi$ – $1\sigma:1,1\varphi$. Именно при такой половой структуре в популяциях появляется наибольшее количество молодняка – 25-26 % (Падайга, 1990). Однако, если в лесостепной зоне России при соотношении зверей по полу 1:1 телята составляли 24,2 % (Побединский, 1990), в лесной ($1\sigma:1,4\varphi$) – 18,0 % (Филонов, 1983), то в Белоруссии ($1\sigma:0,9\varphi$) – 14,8 % (Козло, 1983).

Таблица 5.17

Структура популяции лоса на южной границе ареала*

Возрастно-половой состав	Количество						
	особей		стад		особей в 1 стаде		
	абс.	%	абс.	%	M ± m	Min-Max	σ
Самцы взрослые	189	35,5	158	52,32	1,10 ± 0,04	1 - 5	0,44
Самки взрослые	223	41,9	186	61,26	1,11 ± 0,03	1 - 3	0,38
Полувзрослые	29	5,5	24	13,91	1,08 ± 0,06	1 - 2	0,28
Телята	91	17,1	63	27,48	1,33 ± 0,07	1 - 3	0,54
Всего:	532	100,0	301	–	1,77 ± 0,08	1 - 5	1,02

*Состав 16 стад (3,63±1,07; Limit 1-16), состоящих из 58 особей, установить не удалось

На севере степной зоны Украины, где имеется много небольших лесов, наблюдалось незначительное преимущество самок (1♂:1,4♀). При этом частица телят в популяции составляла 21,8 %, что близко к показателям Канады – 21,0 % (Peterson, 1955). Между тем, на юге страны, соотношение полов было близко к оптимальной величине (1♂:1,2♀) лишь в лесных биотопах, тогда как в открытых ландшафтах преобладали самцы (1,6♂:1♀).

Таблица 5.18

Биотопическое распределение лоса в степной зоне

Биотопы	Одиночные звери			Сложные группы		
	Всего, особей	Самцы, %	Самки, %	Всего/ взрослых	Самцы без самок, %	Самки без самцов, %
Лиственный лес	74	36,5	63,5	89/51	5,9	13,7
Хвойный лес	26	53,9	46,1	37/18	27,8	11,1
Лесополоса	29	72,4	27,6	36/19	5,3	10,5
Плавни	22	63,6	36,4	31/20	10,0	15,0
Поле	21	71,4	28,6	34/14	7,1	7,1
Сад	12	41,7	58,3	15/6	16,7	16,7
Балка	11	45,5	54,5	6/3	-	33,3
Степь	6	83,3	16,7	3/2	-	-
Заросли тростника	4	25,0	75,0	5/3	-	33,3
Всего:	205	52,2	47,8	256/136	8,4	20,6

Кроме того, здесь было зарегистрировано много взрослых одиноких лосей ($n = 205$). В период спаривания 107 (52,2 %) самцов и 98 (47,7 %) самок находились в отдаленных друг от друга местах, что отрицательно влияло на репродукцию. Этому также способствовала отдаленность других взрослых лосей разного пола, которые входили в состав различных стад. В биотопах, где не было взрослых самок, обитало 22 (8,4 %) взрослых самца, а где не было самцов – 53 (20,6 %) самки (табл. 5.18). Невозможность участия их в размножении объясняет небольшой прирост популяции (~6 % в год), малое количество телят (17,1 %) и зверей годовалого возраста.

Низкая репродукция стала следствием значительной удаленности лесных биотопов друг от друга в степной зоне. Ей также способствовали различия популяционной стратегия зверей разного пола, что характерно для этого вида. На южной границе ареала взрослые самки лоса обычно живут оседло и при обнаружении лесов, которые выглядят как затерявшиеся среди агроценозов острова, поселяются в них надолго. Самцы в поисках самок и лесных биотопов вынуждены мигрировать на очень большие расстояния, что увеличивает вероятность их гибели от разных причин, среди которых преобладает незаконное изъятие. Из исследованных нами трупов ($n = 62$), многие (46,8 %) имели следы огнестрельных ранений. Естественно, что значительная часть лосей стала добычей браконьеров и не попала в руки исследователей (Volokh, 2009). К сожалению, выявленные особенности естественной регуляции численности не были учтены при организации охотничьего использования ресурсов лоса в степной зоне Украины, что привело к быстрому исчезновению недавно процветающей популяции.

Благородный олень. Половая зрелость у благородного оленя наступает в возрасте 17-18 месяцев, хотя в большинстве популяций самки рожают первого теленка лишь в трехлетнем возрасте (Linke, 1957; Янушко, 1957). В некоторых случаях это может происходить и раньше, поскольку по объему яичников, а также по формированию ложных и истинных желтых тел беременности годовалые самки уже практически не отличаются от взрослых. Более того, при хороших кормовых условиях у них может иметь место довольно значительная частота оплодотворения (Hell et al., 1987). Наблюдения показали, что течка (эструс) у взрослых и годовалых самок начинается одновременно при средней продолжительности эстрального цикла в Шотландии 18,3±1,7, а в Новой Зеландии – 18,2±0,7 дней. Если беременность не наступила, то у некоторых самок течка может повторяться до 8 раз и длиться с сентября текущего до марта следующего года. Причём одна самка может быть покрыта одним и тем же или разными самцами неоднократно, хотя стадия эструса продолжается не больше 1 суток. Большинству забеременевших самок свойственна дополнительная овуляция, происходящая в самом начале беременности (Guinness et al., 1971). В Новой Зеландии у большинства самок бывает 2 цикла подряд, а у некоторых – только 1. Во время эструса или за день до него наблюдается пик концентрации (42-124 пг/мл) прогестерона. В этот же период у 35,7 % исследованных оленей зарегистрирован максимум лютеинизирующего гормона в крови, который способствует формированию желтых тел в яичниках. Это также сопровождается увеличением концентрации эстрадиола, которая во время эструса в 4-10 раз выше, чем у других полиэстральных копытных. У лактирующих самок наступление овариальных циклов может задерживаться на 10, а прекращение – на 16 дней (Kelly et al., 1985).

В годовалом возрасте у благородного оленя в процессах репродукции также могут принимать участие и самцы. Появление у них первых рогов, которые чаще всего лишены отростков и имеют вид спицы, уже свидетельствует о достижении ими половой зрелости и готовности к эффективному спариванию. Поэтому при

отсутствии в популяции самцов среднего возраста, которые чаще всего бывают основными производителями, их функцию успешно могут выполнять годовалые олени. Это наблюдали во многих частях ареала, где обитают представители рода *Cervus*. Например, в Скалистых горах (США) в разные годы на годовалых самцов приходилось 5-19 % спариваний (Squibb, 1985). Все самки асканийского марала, доставленные из п-ова Бирючий в Казахстан, дали первый приплод в 2 летнем возрасте (Черепанов, 1980). Из 9 самок, завезенных на Обиточную косу в 1974 г. телятами, 5 (55,6 %) через 2 года в вольере принесли потомство. В последних обоих случаях их оплодотворение произошло в возрасте 17-18 месяцев, а функцию производителей выполняли самцы годовалого возраста. Это явление особенно распространено при содержании оленей на фермах в различных странах, где животным создаются комфортные экологические условия (Blaxter, 1974). В этой связи следует упомянуть, что в лесах Беловежской Пуще за 30 лет наблюдений удалось зафиксировать лишь отдельные случаи рёва полуторогодовалых самцов (Шостак, 1976). Однако, это вовсе не свидетельствует об их пассивном репродуктивном поведении, поскольку известно, что часть оленей размножается без участия в турнирных поединках.

Подготовка к спариванию у благородного оленя происходит в конце лета, когда у самцов заканчивается формирование новых рогов. В местах наших исследований уже в середине августа можно услышать слабый рёв самцов. К этому времени спермии у асканийского марала достигают $64,90 \pm 0,014$ мк в длину при размерах их головки $9,88 \pm 0,05$ X $5,73 \pm 0,04$ мк. Эти показатели превосходят таковые у лани, косули, лося, бухарского и пятнистого оленей (Степленёв, 1975). Однако это не мешает сперматозоидам беспрепятственно проникать через микропиле яйцеклеток всех видов рода *Cervus* и способствовать развитию зиготы. В результате этого формируются плодовые гибриды, что необходимо учитывать при содержании оленей разных видов в неволе или при формировании диких популяций.

Олени относятся к полигамным животным, основными производителями которых являются рогачи в возрасте 8-12 лет. Как правило, их гаремы состоят из 2-3, редко – больше, самок. В Беловежской Пуще обычный размер гарема составлял 2,3 (у 93 % ревущих самцов учитывали по 1-4 самки), и лишь у отдельных особенно крупных рогачей – их было 8 и более (Шостак, 1976). Подобное наблюдалось во многих местах проживания зверей этого вида. Например, на о-ве Джарылгач и на п-ове Бирючий, где плотность населения оленей весьма высока, в гаремах иногда видели по 5-7 ланок (Домнич, Нестеров, 2007).

В условиях открытой местности, когда между животными хорошо реализуются визуальные и голосовые контакты, гаремные групп благородного оленя представляют собой сложные образования, в которых, кроме взрослых, пребывают особи годовалого возраста и телята (табл. 5.19). Причем, судя по малой вариативности, структура стад в указанный период отличается довольно высокой стабильностью. Иногда, из-за высокой плотности населения животных, границы между гаремными группами трудно выявить вообще.

У благородного оленя гон сопровождается специфическими действиями самцов, направленными на удержание индивидуального участка, пребывание на нём самок, стимулирование эструса, а также овладение ими. Но чаще всего самцы не имеют постоянного гарема и самки могут свободно переходить от одного самца к другому. Особенно это характерно для мест, где наблюдается высокая плотность населения оленей. Установлено, что разные самцы обладают устойчивыми репродуктивными способностями, которые сохраняются из года в год. Причём они незначительно зависят от возраста зверей, однако напрямую связаны со временем сбрасывания рогов. Сильнее истощаются, позже сбрасывают рога и имеют меньше шансов пережить суровую зиму те самцы, которые покрыли много самок и, следовательно, оставили больше потомков (Gibson, Guinness, 1980). Это имеет важный эволюционный смысл, который заключается в увеличении носителей генотипов, прошедших строгий естественный отбор.

Таблица 5.19

Структура гаремных стад оленя на п-ове Бирючий (12.9-18.11.2009-2011 гг.)

Возрастно-половые группы	Количество особей	M±m	Min-Max	CV, %
Самцы	140	1,5±0,11	1 – 7	1,04
Самки	368	4,0±0,20	1 – 8	3,56
Телята	199	2,7±0,14	1 – 6	1,47
Годовалые	54	2,3±0,25	1 – 5	1,50
Всего:	757	8,1±0,43	2 – 21	16,95

На п-ове Бирючий признаки гона в виде рёва самцов можно наблюдать с середины августа до декабря, хотя его длительность и сроки весьма изменчивы во времени (табл. 5.20). Самое раннее начало гона было зафиксировано 10.08.2011 г. (наши данные), а наиболее позднее – 15.12.1956 г. (Ишунин, 1960). Сначала начинается реветь несколько рогачей и постепенно их число возрастает. Например, 21 августа 2013 г. мы слышали первый рёв одного быка, а 23 их уже было три..

В 1960-1972 гг. на территории государственного охотничьего хозяйства «Гавриловское» гон асканийского благородного оленя длился с начала сентября до конца октября. Причём первыми начинали гоняться самцы, пребывающие в древесных насаждениях, в гаремах которых было от 2 до 6 самок. Гон у оленей, обитающих в полевых угодьях, начинался немного позже и отличался определённым своеобразием. Оно состояло в том, что на открытой местности формировались большие стада из 10-30 особей, которые не имели чёткой половой структуры. Спаривание животных происходило внутри таких стад без обособления самок в гаремные группы (Аридов, 1973). Эта особенность характерна также и для части оленей на п-ове Бирючий. По наблюдениям за благородными оленями в Воронежском заповеднике (Россия), на протяжении брачного периода каждый самец в местах рева обычно пребывает недолго, уступая со временем более сильным противникам (Соломатин, 1987). Этим достигается покрытие большей части самок, что способствует эффективному воспроизводству такого низкоплодного животного, как благородный олень.

Таблица 5.20

Характеристика гона асканийского марала на о-ве Бирючем*

Годы	Признаки гона		Длительность гона, дни	Время массового гона		Длительность гона, дни
	первые	последние		начало	конец	
1952	02.09	19.10	48	10.09	11.10	31
1953	10.09	03.12	85	12.09	19.10	38
1954	12.09	22.10	40	15.09	15.10	30
1955	16.09	07.12	83	19.09	25.10	36
1956	31.08	15.12	107	08.09	27.10	50
1979	09.09	03.12	86	12.09	19.10	38
1980	02.09	19.10	48	10.09	11.10	31
1981	30.08	15.12	108	08.09	27.10	50
1982	16.09	07.12	83	19.09	25.10	36
1983	12.09	22.10	40	15.09	15.10	30
1984	08.09	01.12	85	13.09	20.10	27
2009	04.09	22.11	69	14.09	19.10	34
2010	24.08	29.11	96	10.09	22.10	44
2011	10.08	20.11	102	03.09	24.10	52
2012	26.08	27.11	78	16.09	22.10	34
2013	21.08	12.11	82	13.09	19.10	37

*По: Н.И. Ишунин (1960) и другим данным (К.Н. Никитин, Е.И. Рыбин, Н.Ф. Тхор, наши материалы)

Общая продолжительность гона у асканийского благородного оленя составляет $77,5 \pm 5,64$ (40-108), а массового – $37,4 \pm 1,94$ (27-52) дней. Причём в разные годы начало и окончание гона лишь частично совпадают во времени, поскольку на его продолжительность большое влияние оказывают: погода, упитанность животных и возрастно-половая структура. Например, с 31 октября по 4 ноября 1994 г. мы анатомировали 7 взрослых ланок массой 145–212 кг, однако ни одна из них не имела каких-либо признаков беременности, хотя в предыдущие годы в это время у некоторых самок имелись эмбрионы (Волох, 2004 а). Мы не исключаем, что из-за малых размеров в полевых условиях их просто не удалось обнаружить.

Следствием протекания гона в сжатые сроки является дружное рождение молодняка, его быстрый рост при оптимальных экологических условиях, лучшая подготовленность к зиме и снижение уровня смертности. В Мордовском заповеднике период гона у асканийского марала длился от 30 до 56 дней и протекал в сентябре и октябре. Наиболее раннее его начало зарегистрировано 30.08, а наиболее позднее – 24.10.1955 гг. (Штарёв, 1970). За период с 1954 по 1970 г. средняя продолжительность гона в Мордовии, которая отличается от мест наших исследований продолжительной и суровой зимой, составила $40,4 \pm 3,54$ (14-56) дней. Это практически совпадает с показателями массового гона на п-ове Бирючий. Такая большая длительность этого важного для воспроизводства популяций периода обычно характерна для маралов в Алтае, которых содержат в вольерах для получения пантов. Несмотря на то, что это обеспечивает высокое участие самок в

размножении, много телят появляется на свет в довольно поздние сроки, что приводит к их значительной гибели в суровые зимы.

В Крымских горах, по данным А.А. Кормилицина (1970), первые голоса ревущих оленей в 1960-1968 гг. были зафиксированы 6-20 сентября, а пик приходился на 24 сентября - 1 октября. В гареме обычно было 3-5 самок. Известны случаи формирования более крупных гаремов (максимум – 16 ланок), однако при них находилось несколько ревущих быков. Другими словами, в отличие от асканийского марала, у крымского оленя гон происходит в более сжатые сроки. Следствием этого является кратковременность отёла оленей, который происходит с 5 по 30 июня. Несмотря на то, что благородный олень относится к моноэстричным животным, которые размножаются 1 раз в году, как у самцов, так и у самок функциональная деятельность вне периода размножения полностью не прекращается. Поэтому иногда проявление половой активности самцов наблюдается в ноябре и даже в январе. Однако случаи позднего рёва рогачей, а, следовательно, и позднего рождения телят – всё же редки. С 20 октября, как правило, голосов ревущих оленей уже не слышно; лишь в 1963 г. 1 рогач в лесу ревел до 18 ноября, а в 1967 г. 1 в вольере – до декабря. Мы слышали вялый рёв одиночного самца на территории Крымского заповедно-охотничьего хозяйства в районе кордона «Садовый» 6-7 ноября 1971 г. В Северной Германии гон у благородного оленя длится с сентября до середины ноября. В это время в поисках самок рогачи могут отдаляться от района основного пребывания на 5-20 км (Tottewitz, Neumann, 2010). В Воронежском заповеднике (Россия), рёв самцов ежегодно начинается в одно и то же время, но при скудности кормовой базы течка у самок иногда задерживается и наступает через 8 недель после начала рёва. В таких условиях возможно прохождение определённой их части (Соломатин, 1987). В Беловежской Пуще гон обычно протекает с 15 августа до 24 октября (Шостак, 1976).

Несмотря на утверждённое в документах для ведения охоты в Украине участие самок оленя в размножении на уровне 45 %, нигде таким низким оно не является. Даже в суровых условиях горного Алтая ежегодно размножается 42-65 % ланок (Анненков, Литун, 1989). На территории Крымского заповедника в 1957-1961 гг. телята были обнаружены у 30,1-43,5 % взрослых самок (Ткаченко, 1963), что могло быть следствием высокой смертности молодняка, поскольку, по результатам анатомирования 274 ланок в 1951-1953 гг. 206 (75,2 %) из них были беременными и кормящими (Янушко, 1958).

У благородного оленя большинство самок огуливается во время первой течки, даже если она наступила в конце сезона размножения (Guinnes et al., 1971). Поэтому их участие в процессах репродукции очень высоко и часто составляет среди взрослых 82-100 %, а среди годовалых – до 17 %. Однако в естественной среде много молодняка гибнет и к осени на 100 самок обычно приходится ~52-55 оленят (Follis, Spillet, 1974).

В местах наших исследований участие самок в размножении также весьма значительно. По результатам визуальных наблюдений 1985-2002 гг., в популяции оленя на Обиточной косе размножалось более 80 (76,5-85,2) % взрослых самок (табл. 5.21). Этот показатель оказался также очень высоким (86,5 %) и по данным

анатомирования в 1989-2003 гг. олениц ($n = 52$). Напротив на п-ове Бирючий в 2008-2012 гг. их участие в размножении было существенно ниже и колебалось в пределах 41,8-61,6 %. Но, по устным сведениям охотоведа Е.И. Рыбина, известно, что в 1980-1986 гг. оно достигало ~80 %. Среди возможных причин этого следует назвать перенаселённость угодий копытными, накопление на полуострове старых особей и деформацию половой структуры.

Таблица 5.21

Участие самок благородного оленя в размножении

Места исследований	Годы	Количество встреч		
		Взрослых самок	Из них с телятами	
		Абс.	%	
Коса Обиточная	1985-1990	81	62	76,54
	1991-1995	142	119	83,80
	1996-2002	182	155	85,17
	Всего:	405	336	82,96
П-ов Бирючий	2008	1619	772	47,68
	2009	375	231	61,60
	2010	995	416	41,81
	2011	165	87	52,73
	2012	250	131	52,40
	Всего:	3404	1637	48,01

Эффективность оплодотворения самок оленя существенно зависит от их веса и возраста, а также от физиологического состояния. Из 112 кормящих матерей, добытых в Северной Шотландии в ноябре-феврале, оплодотворёнными оказались 43 %, тогда как из 515 ланок, у которых лактация прекратилась, таковых было 75 %. Очевидно, что последнее резко снижает способность самок к оплодотворению (Mitchell, Brian, 1974). Иными словами, растянутость гона и позднее рождение оленят уменьшает эффективность воспроизводства у благородного оленя. Всё это напрямую зависит от концентрации пищи в угодьях, которая в местах наших исследований чрезвычайно низка (Домніч, 2008). Это связано с выеданием наиболее качественных кормов различными видами копытных в условиях их высочайшей плотности. Например, в 2011 г. на Бирючем обитало 1051 оленей, 2083 ланей, 38 муфлонов и 91 кулан. Всего в начале зимы здесь было учтено 3263 копытных, что создало плотность 41,93 особи/100 га! Поздно родившиеся телята не успевают вылинять до зимы и полностью перейти на питание растительной пищей. Это усиливает их зависимость от различных экологических факторов, среди которых едва ли не самыми главными являются нехватка качественных кормов и низкие

В популяциях благородного оленя при рождении соотношение самок и самцов обычно составляет 1:1. В частности, в Крыму из 122 эмбрионов было 60 самцов и 62 самки, тогда как среди взрослых животных доля самок составляла 62 % (Янушко, 1958). На Обиточной косе из 45 исследованных нами эмбрионов было 23 самки и 22 самца. Однако у полигамного вида, каким является благородный олень, это соотношение с годами изменяется в пользу самок за счёт повышенной гибели самцов и их эмиграции, которая в местах наших исследований ограничена островным расположением популяций.

температуры, которые при сильных ветрах способствуют переохлаждению организма и развитию различных болезней.

Продолжительность беременности у западноевропейского благородного оленя в Шотландии составляет $231,0 \pm 4,5$ (Guinnes et al., 1971), в Германии – около 234 (Linke, 1957), а у асканийского марала – от 245 до 250 дней (Стеклёв, 1986). Развитие зародышей у благородного оленя европейского подвида (*C. e. elaphus*) длится до 60 суток (Шостак, 1979), тогда как у представителей асканийского происхождения уже в возрасте менее 1 месяца эмбрионы имеют четкие видовые особенности и их можно считать плодами. В связи с разным сроком оплодотворения, они в ~4,5 раз отличаются между собой по массе и в ~2 раза по длине тела (Волох, Кашкарёва, 2006). Другие показатели также имеют значительную разность между максимальными и минимальными размерами (табл. 5.22). В месячном возрасте у плодов очень маленькие уши, высота которых меньше длины хвоста, в то же время, у взрослых оленей последний вообще неразличим даже на близком расстоянии. Уже на ранней стадии развития у эмбрионов наблюдаются существенные колебания массы тела, которые с возрастом становятся ещё больше (табл. 5.22, 5.23). Это хорошо заметно по возрастанию значения квадратического отклонения (σ). Возможно, это связано с формированием полового диморфизма по этому признаку, поскольку у благородного оленя самцы значительно крупнее самок. К сожалению, в связи с небольшим количеством материала, мы не имели возможности разделить его по полу, чтобы выяснить это окончательно.

Таблица 5.22

Характеристика эмбрионов благородного оленя в возрасте 25-60 дней

Показатели	25-35 дней ($n = 6$)			40-60 дней ($n = 8$)		
	$M \pm m$	Min-Max	σ	$M \pm m$	Min-Max	σ
Масса тела, г	$14,8 \pm 3,34$	6,0–27,0	8,19	$72,6 \pm 6,96$	38,0–97,8	19,69
Длина тела, мм	$9,7 \pm 1,00$	6,3–12,5	2,44	$16,2 \pm 0,35$	15,1–17,9	1,00
Длина хвоста, мм	$0,4 \pm 0,08$	0,2–0,7	0,20	$0,5 \pm 0,09$	0,1–0,9	0,24
Высота уха, мм	$0,3 \pm 0,06$	0,1–0,5	0,15	$0,9 \pm 0,17$	0,3–1,9	0,49
Длина головы, мм	$4,0 \pm 0,36$	3,0–5,2	0,87	$6, \pm 0,24$	5,5–7,6	0,67
Длина пясти, мм	$2,0 \pm 0,19$	1,5–2,7	0,47	$4,6 \pm 0,33$	3,3–6,0	0,93
Длина плюсны, мм	$2,2 \pm 0,22$	1,5–2,9	0,54	$5,3 \pm 0,56$	2,5–7,0	1,58
Обхват груди, мм	$4,9 \pm 0,53$	3,5–7,0	1,30	$9,6 \pm 0,36$	8,0–10,9	1,03

По достижению 1,5 месяца, плоды хорошо различаются по полу, чему способствует развитие вторичных половых признаков. В частности, у самцов становятся хорошо заметными отростки лобных костей, на которых в будущем формируются рога, а у самок их нет. Это особенно ярко выражено у плодов, которым исполнилось более 60 суток. К этому времени их масса увеличилась в 4,9 раза, а длина тела – лишь в 1,7, что также сопровождалось интенсивным линейным ростом уха (увеличение в 3,0 раза), плюсны (в 2,4) и пясти (в 2,3), тогда как длина хвоста, головы и обхват груди выросли в меньшей степени – в 1,3-2,0 раза.

После 3 месяцев беременности, масса плода асканийского благородного оленя составляет 132,0–200,7 г, а в 4 месяца может превышать 350 г. При этом длина тела увеличивается довольно медленно (табл. 5.23), а её индивидуальная изменчивость внутри каждой возрастной группы является довольно существенной ($CV = 1,9-7,3 \%$). Интересно, что у эмбрионов, возраст которых составляет 80-95 дней, масса тела по сравнению с предыдущей возрастной группой увеличилась в 2,6 раза, тогда как длина тела – лишь в 1,3. В дальнейшем эта неравномерность ускорения роста одних частей тела и замедление других сохраняется. Вообще аллометрический рост разных частей тела или органов является характерным для всех высших наземных позвоночных и носит скачкообразный характер (Шмальгаузен, 1935).

В начале беременности у оленя происходит интенсивный рост эмбрионов в толщину, что заметно по изменению величины обхвата груди. Однако от младшего возраста к старшему отношение этого показателя к таковому в предыдущей группе даёт вариационный ряд: 2,0; 1,4; 1,1, что свидетельствует об уменьшении скорости роста в толщину (табл. 5.22, 5.23).

Таблица 5.23

Характеристика плодов благородного оленя в возрасте 80-120 дней

Показатели	80-95 дней (n = 8)			105-120 дней (n = 5)		
	M±m	Min-Max	σ	M±m	Min-Max	σ
Масса тела, г	190,0±8,38	132,0–200,7	8,38	264,0±34,46	201,0–356,0	77,05
Длина тела, мм	20,7±0,40	19,2–22,0	0,40	24,8±0,82	22,4–27,1	1,82
Длина хвоста, мм	1,1±0,08	0,8–1,5	0,08	1,4±0,19	1,0–2,0	0,42
Высота уха, мм	1,4±0,10	1,0–1,9	0,10	1,8±0,08	1,6–2,0	0,18
Длина головы, мм	8,3±0,32	7,0–9,8	0,32	9,5±0,45	8,3–10,8	1,01
Длина пясти, мм	5,6±0,62	4,0–8,7	0,62	8,3±0,78	5,5–10,0	1,75
Длина плюсны, мм	6,3±0,54	4,5–8,3	0,54	8,4±0,49	6,5–9,3	1,10
Обхват груди, мм	13,3±0,40	11,4–15,3	0,40	14,1±0,73	12,1–16,3	1,63

Это связано с формированием телосложения и развитием внутренних органов. У 4-месячного плода среди всех показателей наиболее высоким ростом также характеризуется масса тела, которая увеличилась в 1,4 раза, длина пясти – в 1,5 раза, а потом уже: длина плюсны, хвоста, высота уха – в 1,3; длина тела и головы – в 1,2 и обхват груди – в 1,1 раза (Волох, Кашкарёва, 2006). При этом коэффициент вариации массы тела достигает больших величин (29,12 %), что отражает значительную индивидуальную изменчивость этого показателя. В свою очередь, его размеры зависят от массы тела матери (Deanl et al., 1976), её возраста (Mitchell et al., 1976), климатических условий года (Albon et al., 1983) и других факторов.

Процессы роста различных частей тела и его массы у всех животных очень тесно увязаны друг с другом. Корреляционная матрица (табл. 5.24) демонстриру-

ет значительную гармоничность развития эмбрионов асканийского благородного оленя.

Таблица 5.24

Корреляция (r) морфологических показателей у плодов (n = 27) благородного оленя (p < 0.05)

Показатели	Масса тела	Длина тела	Длина хвоста	Высота уха	Длина головы	Длина пясти	Длина плюсны	Обхват груди
Масса тела	1,00	0,93	0,87	0,87	0,86	0,74	0,73	0,92
Длина тела	0,93	1,00	0,82	0,88	0,95	0,82	0,84	0,95
Длина хвоста	0,87	0,82	1,00	0,81	0,72	0,50	0,54	0,83
Высота уха	0,87	0,88	0,81	1,00	0,78	0,68	0,71	0,92
Длина головы	0,86	0,95	0,72	0,78	1,00	0,87	0,90	0,88
Длина пясти	0,74	0,82	0,50	0,68	0,87	1,00	0,95	0,71
Длина плюсны	0,73	0,84	0,54	0,71	0,90	0,95	1,00	0,73
Обхват груди	0,92	0,95	0,83	0,92	0,88	0,71	0,73	1,00

При исследовании 8-и морфологических показателей выяснено, что, несмотря на непропорциональное изменение их величины с возрастом, коэффициент корреляции в большинстве пар признаков колеблется от 0,68 до 0,95. Эти значения свидетельствуют о значительной зависимости их роста и развития между собой. В меньшей степени скоррелированным выявилось изменение величины хвоста с ростом пясти и плюсны в длину (соответственно: $r = 0,50$ и $0,54$). Это, вероятно, характерно для всех представителей рода *Cervus*, хвост у которых имеет очень маленькие размеры и отличается незначительной индивидуальной изменчивостью.

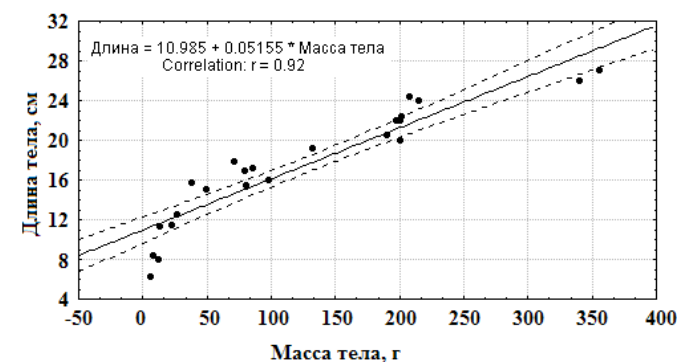


Рис. 5.5. Зависимость между массой и длиной тела у эмбрионов благородного оленя

Известно, что у животных существует прямолинейный, экспоненциальный, S-образный и параболический типы роста, которые отличаются между собой. Их закономерности описываются определёнными формулами, но в эмбриональный период особенно хорошо прослеживается зависимость: $W = ML^{Kw}$ (Шмальгаузен, 1935). Она показывает связь между длиной и мас-

сой тела, которая выражается статической функцией и обобщает неравномерность увеличения этих показателей с возрастом.

У эмбрионов и плодов оленя, как и у других млекопитающих, между длиной и массой тела существует прямая положительная зависимость, на что указывает высокое значение коэффициента корреляции (рис. 5.5). В начале беременности масса и длина тела эмбрионов изменяются с незначительной скоростью, которая в дальнейшем увеличивается. При этом наиболее тесная связь наблюдается в возрасте 82-85 дней, когда средняя масса плода составляет около 130 г, а длина – 17-18 см. По достижению ими первого месяца жизни, длина тела резко возрастает и это длится почти до конца второго месяца внутриутробного развития. Причиной этого можно считать усиленное питание самок в разгар осени, что имеет адаптивный характер и совпадает с увеличением концентрации сырого протеина в кормах (Gates, Hudson, 1981). В то же время масса тела эмбрионов и плодов хотя и увеличивается сильнее, чем длина (табл. 5.22, 5.23), но это происходит не столь стремительно.

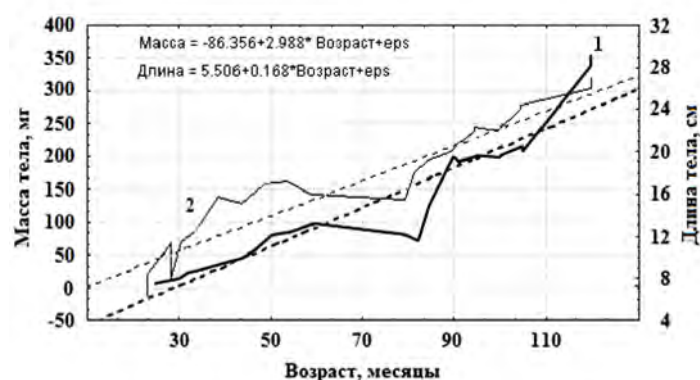


Рис. 5.6 Динамика массы (1) и длины (2) тела у эмбрионов благородного оленя

С середины декабря, по достижению плодами двухмесячного возраста, происходит резкое сокращение темпов прироста длины и массы их тела. Причём оба эти показателя уменьшаются синхронно, достигая минимума в 80-82-дневном возрасте, что, примерно, соответствует концу декабря. В конце января – начале февраля, по достижению ими возраста 90 дней, прежние темпы роста восстанавливают (рис. 5.6), хотя этот процесс и отличается определёнными колебаниями вокруг средней величины.

Почти с такой же периодичностью и длительностью происходит возрастание, снижение, а потом и восстановление скорости роста обхвата груди и длины головы. Несколько иначе выглядит динамика роста длины пясти и плюсны, а также высоты уха, но для всех этих частей тела характерно уменьшение размеров именно к возрасту 80-85 дней. Скорее всего, это происходит из-за резкого сокращения концентрации полноценных кормов в природе и ухудшения их качества по окончании вегетации, что приводит к снижению массы тела всех (в т. ч. и беременных) ланок. Это особенно резко происходит после увядания наземной травяной растительности и листопада, причиной которого является сокращение скорости обменных процессов у деревьев и кустарников из-за сокращения длины светового дня. Последнее также может быть причиной замедления роста эмбрионов, поскольку оно наблюдалось в декабре-январе у взрослых благородных оленей даже при выращивании на фермах, что частично уда-

лось устранить искусственным освещением, влияние которого стало заметным лишь после 1 февраля (Кау, 1985).

В зоопарке заповедника «Аскания-Нова» из 111 оленят, дата рождения которых была известна, 9,0 % появилось на свет в мае; 64,0 % – в июне; 20,7 % – в июле; 1,8 % – в августе и 5,2 % – в октябре. В целом, период окота длился с 23 мая по 27 октября (Треус, 1968). Учитывая, что продолжительность беременности у асканийского марала колеблется от 245 до 250 дней, это значит, что оплодотворение самок в зоопарке происходило с 16-20 сентября по 21-25 февраля! Интересно, что в Германии у двух 5-летних кавказских оленей (*C. elaphus maral*), отстрелянных 4 февраля после наблюдения в течение 6 недель гона, был зафиксирован полный сперматогенез с наполнением сперматозоидами придатков семенников (Bubenik u. a., 1985). В Крымском заповеднике 4 сентября 1953 г. была добыта беременная самка с нормально развитым эмбрионом, вес которого составлял 9,5 кг. Следовательно, она должна была отелиться в то время, когда большинство оленей только приступило к гону (Янушко, 1957). В пойменных лесах р. Дон на территории Ростовской области первые отёлы были зарегистрированы 16 (1 телёнок) и 25 мая (2 телёнка), последние – 11-13 июня (Фертиков, 1975). В местах наших исследований в годы с большой продолжительностью гона оленята рождались в период с 29 апреля по 25 августа. Мы неоднократно встречали ланок с маленькими телятами, которые были в ювенильном мехе и ещё 5-22 ноября питались преимущественно молоком матери. В государственном охотничьем хозяйстве «Гавриловское» отёл самок начинался в конце мая и заканчивался в августе (Аридов, 1973). Появление оленят в поздние сроки также зарегистрировано в Польше, Франции, Испании, Италии и других странах. Однако всё же основное количество их на косе Обиточная, а также на Бирючем и Джарылгаче рождается в период с 15 мая по 20 июня. В Мордовском заповеднике отёл у асканийских маралов происходил с конца первой декады мая до первой декады июля (Штарёв, 1970). На острове Рам (Шотландия) обычно 2/3 оленят рождается в течение 3 недель, начиная со 2-половины мая. Растянутасть сроков отёла всегда зависит от позднего покрытия самок, впервые участвующих в размножении. Правда, бывают исключения, связанные с плохими кормовыми условиями определённого года (Guinnes et al., 1978).

Благородный олень относится к низкоплодным видам, самки которого рожают 1 телёнка – двойни бывают очень редко. В Крыму при вскрытии добытых оленей ($n = 149$) и на п-ове Бирючий при наблюдении за отёлами ($n = 71$) такие случаи отмечались по 1 разу (Гептнер и др., 1961). В последнем месте за много лет исследований ланок с 2 оленятами мы видели только 2 раза, хотя в Словакии близнецы встречались у 0,5 % оплодотворённых самок (Hell et al., 1987). В Мордовии при наблюдении с 1937 по 1967 гг. двойни были отмечены лишь дважды (Штарёв, 1970). Рождение двух телят оленями является исключительно редким явлением, что связано с особенностями овуляции. На территории Крымского заповедно-охотничьего хозяйства среди множества развивающихся фолликулов обычно лишь 1 достигает полной зрелости, диаметр которого составлял 8,5 мм. Два и больше одновременно созревших фолликула встречались исключительно редко, что почти исключало их оплодотворение. Поэтому 2 эмбриона были обнаружены лишь у одной из 123 исследованных самок (Янушко, 1957).

В 1995-2001 гг. в популяции благородного оленя на Обиточной косе (табл. 5.25) при низкой плотности зверей и отсутствии охоты взрослые самцы составляли $20,0 \pm 0,46$ (17,6-21,1), взрослые самки – $32,6 \pm 0,42$ (30,7-34,0), годовалые особи – $20,4 \pm 1,20$ (16,3-26,5) и телята – $26,9 \pm 0,92$ (23,5-30,6) %. В этом случае соотношение взрослых зверей по полу было равно 1:1,6 в пользу самок, что обеспечивало почти 100 % их покрытие во время гона. Следствием этого была высокая реализация репродуктивного потенциала и поддержание близкой к оптимальной возрастно-половой структуры.

Таблица 5.25

Структура популяции оленя на Обиточной косе в 1995-2001 гг.

Годы	Взрослые				Годовалые		Телята		Всего	
	Самцы	%	Самки	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
1995	6	17,6	11	32,4	9	26,5	8	23,5	34	100,0
1996	10	20,4	16	32,7	8	16,3	15	30,6	49	100,0
1997	11	19,3	19	33,3	12	21,1	15	26,3	57	100,0
1998	15	20,8	24	33,3	13	18,1	20	27,8	72	100,0
1999	21	20,8	31	30,7	20	19,8	29	28,7	101	100,0
2000	26	20,2	41	31,8	27	20,9	35	27,1	129	100,0
2001	31	21,1	50	34,0	30	20,4	36	24,5	147	100,0

На п-ове Бирючий, при высокой плотности населения зверей и шадящем изъятии, структура популяции оленя при сходных экологических условиях сильно отличается от таковой на Обиточной косе. В 2008-2011 гг., по результатам наших наблюдений (табл. 5.26), взрослые самцы здесь составляли $37,7 \pm 1,88$ (33,5-41,9), взрослые самки – $32,7 \pm 2,17$ (29,2-39,0), годовалые особи – $11,0 \pm 0,88$ (9,3-13,4) и телята – $18,7 \pm 1,17$ (16,3-21,7) %. Иными словами, в последнем случае количество взрослых самок было меньше, чем количество взрослых самцов.

Таблица 5.26

Структура популяции оленя на п-ове Бирючий в 2008-2011 гг.

Годы	Взрослые				Годовалые		Телята		Всего	
	самцы	%	самки	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
2008	371	35,7	303	29,2	139	13,4	225	21,7	1038	100,0
2009	476	39,5	375	31,1	123	10,2	231	19,2	1205	100,0
2010	868	33,5	1009	39,0	289	11,2	422	16,3	2588	100,0
2011	208	41,9	155	31,3	46	9,3	87	17,5	496	100,0

Это является следствием неправильного управления половой структурой, что обусловлено особенностями украинского законодательства, а также невозможностью отселения части молодых рогачей из территории полуострова. В результате образования сверхвысокой плотности произошло снижение воспроизводства популяции за счёт прохолостания части самок, что, следова-

тельно, привело к уменьшению доли телят до $18,7 \pm 1,17$ % против $26,9 \pm 0,92$ % на Обиточной косе.

Весьма интересными являются результаты изучения половозрастного состава популяции благородного оленя, обитающего на о-ве Джарылгач (Чёрное море) в Херсонской области. В 1991 г. он устанавливался И.Н. Шейгасом (2000) с помощью двух разных методов: 29-31 марта – путем учёта зимних дефекаций, а 31 июля-1 августа – путём визуального учета зверей. В 1991 г. после окончания охоты взрослые самцы составляли 40,0 % общего поголовья, а самки – 52,7 %. Причём среди первых преобладали средневозрастные особи (31,2 %), тогда как старшие, которых чаще всего изымают охотники, были немногочисленны (8,8 %). Среднезимняя численность телят составила 7,3 % общего поголовья, причем, как считает исследователь, в 1990 г. родилось в 2,6 раза больше самцов, нежели самок. Поскольку популяции благородного оленя крайне редко реагируют на депрессивные процессы изменением соотношения новорожденных по полу (Linke, 1957; Briedermann и. а., 1989), это является удивительным. Однако такие случаи известны у пятнистого оленя (Бромлей, Кучеренко, 1983), а также у дикого кабана (Данилкин, 2002).

По результатам осенних наблюдений, в 1991 г. на о-ве Джарылгач самцы составили 29,5 %, самки – 55,4 %, а телята – 15,1 %. Осенью 1997 г. на 40% территории острова было зафиксировано 14 различных групп оленей ($n = 164$), размер которых колебался от 2 до 46 особей. Данные таблицы 5.27 показывают, в частности, что доля приплода текущего года колебалась в пределах 9,4-16,9%, а учеты первого дня вообще не зафиксировали самцов. В среднем же структура стада (самцы : самки : телята) составляла, соответственно: 1,0 : 1,9 : 0,4 (Шейгас, 2000), что довольно близко к теоретической норме.

Таблица 5.27

Структура популяции благородного оленя на о-ве Джарылгач*

День учёта	Возрастно-половая структура, %						
	Телята	До 2 лет		От 3 до 5 лет		Старше 5 лет	
		самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
I-й	14,3	–	42,8	–	28,6	–	14,3
II-й	9,4	1,4	14,9	13,5	29,7	27,0	4,1
III-й	16,9	1,2	16,9	9,6	32,5	10,8	12,1
В среднем:	13,4	1,2	17,1	11,0	31,1	17,7	8,5

*По: И.Н. Шейгас (2000)

В целом, можно считать, что уровень репродукции в популяциях асканийского благородного оленя на территории Степной Украины, несмотря на нехарактерные для вида экологические условия, является довольно высоким. Он практически не отличается от такового у зверей Западной и Южной Европы, а также от алтайского марала, который является родоначальником исследуемой формы. Это свидетельствует не только об успешной акклиматизации нового животного к оби-

танию в трансформированных ландшафтах степной зоны, но и показывает возможность его промышленного и индивидуального разведения.

Пятнистый олень. Половая зрелость у представителей этого вида наступает, как и у благородного оленя, в возрасте 17-18 месяцев. Однако известны случаи полового созревания самцов и самок, а также эффективного спаривания в 7-8 месяцев. При отсутствии в популяции взрослых самцов или при их малом количестве функцию производителей могут выполнять самцы годовалого возраста (спичаки), что мы также неоднократно наблюдали у благородного оленя и у европейской лани. По данным Е.П. Стекленёва (1978), во второй половине сентября у зверей повышается функциональная активность яичников и образуются крупные фолликулы. На их месте после атрезии образуются ложные жёлтые тела, гормональная активность которых способствует дальнейшей активизации половых процессов. В результате этого, в начале октября в яичниках формируются циклические жёлтые тела, что свидетельствует о готовности самок к спариванию. В Аскании-Нова установлено, что в яичниках пятнистого оленя обычно созревает и овулирует 1-2 фолликула. Поэтому иногда самки рожают 2 оленят, хотя двойни даже в самые благоприятные годы составляют не больше 1-2 %.

У самцов первые признаки половой активности становятся заметными во второй половине сентября, которая достигает пика к концу октября. В это время у оленей зарегистрирован максимальный вес семенников ($80,32 \pm 6,75$ г) и их придатков. Хотя первые случаи эффективного спаривания зверей отмечались в сентябре, их основное количество (около 80 %) приходится на вторую половину октября и ноябрь и значительно реже – на декабрь-январь. Спад половой активности у самцов происходит очень медленно – в течение всей зимы, хотя нередки случаи, когда рогацы проявляют сексуальный интерес к ланкам даже в марте-апреле. В целом, на территории Аскании-Нова сезон половой активности пятнистого оленя довольно продолжителен и охватывает весь осенне-зимний период (Стекленёв, 1978).

Длительность ово- и сперматогенеза оказывает большое влияние на продолжительность гона. У диких пятнистых оленей на родине этот процесс занимает всего 24-35 дней – с конца сентября до конца октября, во время которого быки создают гаремы из 3-5 самок. Это очень важно для выживания вида, поскольку в этом случае большинство телят рождается при оптимальных экологических условиях и успевает окрепнуть до начала довольно суровой зимы, что способствует снижению уровня смертности. После окончания брачной поры самцы объединяются в группы из 2-3 особей, которые существуют всю зиму (Бромлей, Кучеренко, 1983). На юге Украины в Черноморском заповеднике гон у оленей начинался в сентябре, но наибольшей активности он достигал в середине октября, когда рев самцов было слышно одновременно во многих местах. В это время происходят драки между половозрелыми самцами и наиболее сильные звери остаются в составе гаремных групп, а проигравшие брачные поединки формируют стада из 1-3 особей, которые существуют сами по себе или присоединяются к молодняку. После окончания гона олени часто образуют большие стада из 50-100 голов, где

встречаются самки и самцы всех возрастов (Берестенников, 1968). В Великоанадольском лесу (Донецкая обл.) в конце июня самки, у которых есть телята, объединяются с бездетными самками в небольшие группы по 4-5 особей, которые в августе образуют значительно большие стада (Мельниченко и др., 2002).

В лесостепных популяциях Украины гон пятнистого оленя происходит более в сжатые сроки, чем в заповеднике «Аскания-Нова», и охватывает отрезок времени с середины сентября (редко с 3-6 сентября) до первой половины ноября. В новых местообитаниях звери остаются довольно консервативными в выборе района спаривания. С наступлением периода гона на территории, например, Черкасской области большинство оленей, и даже те, которых отловили и увезли на расстояние около 50 км, возвращались в прежние места обитания. При этом в его пиковой фазе соотношение взрослых зверей по полу составляло 1 : 1,8 в пользу самок (Свтушевський, 2009). Конечно, что при таком значительном количестве самцов в короткий срок покрываются почти все оленицы, например, в Аскании-Нова приплод приносило 73,0-82,9 % самок (Буй-Кинь, 1970).

Вообще в популяциях пятнистого оленя в размножении принимает участие большинство производителей, что обеспечивает высокий прирост численности на уровне 30, а на ранних стадиях формирования популяций – более 60 % в год. Удивительно, что в 1996-2000 гг. на территории Великоанадольского леса 70-75 % самок оказалось яловыми. Причиной этого несомненно является деформация половой структуры в сторону значительного превышения количества самок над самцами. Известно, что зимой 1998 г. их соотношение выглядело как 1:13, а зимой 1999 г. – как 1:6,3 в пользу самок. Результаты весенне-летних наблюдений (1996 г. – 1♂:9♀; 1997 г. – 1♂:7♀; 1998 г. – 1♂:3,5♀; 2000 г. – 4♂:1♀) (Мельниченко и др., 2002 а) лишь дополняют картину плачевного состояния этой группировки. Конечно же, это является следствием чрезмерного изъятия рогацев охотниками и браконьерами.

На Дальнем Востоке продолжительность беременности у пятнистого оленя составляет 233-241 (Бромлей, Кучеренко, 1983), тогда как в Южной Украине – 220-235 дней, что несомненно является адаптацией вида к более комфортным условиям. В связи с растянутостью периода гона, телята у нас появляются на свет преимущественно в июне-июле, реже – в августе-октябре. Самый поздний отел зарегистрирован 23 октября, когда самка родила 3-х оленят (Стекленёв, 1978). В Черноморском заповеднике появление новорожденных телят отмечено в мае и в первых числах июня. Один новорожденный теленок был пойман 25 мая, другой – 5 июня. Здесь в большинстве случаев рождается один оленёнок, лишь 2 августа 1962 г. на выпасе была замечена одна самка с двумя телятами (Берестенников, 1968). В Ростовской области, которая почти не отличается от Степной Украины по климатическим условиям, гон у пятнистых оленей в 1972 г. отмечен с 22 сентября по 3 ноября, а первый телёнок был обнаружен 21 июня (Фертиков, 1975). По данным В.Д. Треуса (1968), в зоопарке «Аскания-Нова» из 230 оленят, дата рождения которых была известна, 9,6 % появилось на свет в мае; 69,6 % – в июне; 19,6 % – в июле и 1,2 % – в августе. В целом, у пятнистого оленя период окота длился с 20 мая по 15 августа. Здесь же, когда самки были покрыты в период с 10 октября по 18 ноября, телята родились с 25 июня по 11 июля. Инте-

ресно, что среди новорожденных было почти в 2 раза больше самок, чем самцов (Буй-Кинь, 1970), тогда как на Дальнем Востоке наоборот – самцов обычно рождается в 1,5 раза больше (Бромлей, Кучеренко, 1983). Последнее наблюдается и в других областях Украины, что является причиной постоянных стычек и драк между самцами во время гона, которые нередко заканчиваются гибелью одного из противников (Євтушевський, 2009). По данным З.В. Селюниной (1992), на территории Черноморского биосферного заповедника (1986-1990 гг.), по встречам 409 зверей, в популяции пятнистого оленя доминировали самцы (50,5 %), реже встречались самки (23,0 %) и самцы с самками (18,5 %). Для полигамного вида такие колебания соотношения полов являются трудно объяснимыми, поскольку, скажем, у благородного оленя среди эмбрионов и плодов соотношение самцов и самок обычно одинаково.

Большая продолжительность гона пятнистого оленя и случаи позднего рождения телят в Украине, в сравнении с аборигенными популяциями, объясняют тем, что из Дальнего Востока России к нам завезли преимущественно представителей парковой формы, для которой эти явления типичны (Бромлей, Кучеренко, 1983). Наверняка это является следствием искусственного отбора, направленного на получение большего числа потомков для производства пантов.

Европейская лань. Половая зрелость у этого животного наступает в возрасте 1,5 лет. Морфологические исследования показали, что в яичнике лани первичные фолликулы развиваются ещё в течение плодного периода. Вторичные и фолликулы III-го порядка появляются в течение I-года, но потом рассасываются и лишь на II-году жизни в возрасте 16-17 месяцев у большинства самок происходит овуляция (Klusáková, 1984). Длительность эстрального цикла составляет 20-27 ($22,4 \pm 1,3$) дней и не зависит от возраста и веса животных, однако продолжительность сезона размножения и количество эструсов тесно связаны с этими показателями. В Новой Зеландии (Южное Полушарие) у животных в возрасте 16 месяцев сезон размножения длится до 20 июля (самка имеет 3,66 эструсов), в 28 месяцев – до 30 июля (4,24 эструсов), старше 40 месяцев – до 25 августа (5,43 эструсов) (Asher, 1985). На юге Украины активизация овогенеза у самок лани зарегистрирована в конце лета, однако созревание фолликулов, их овуляция с образованием циклических желтых тел, начинается в конце сентября-октябре. У некоторых неоплодотворенных самок эти процессы могут происходить и в зимний период, поэтому при наличии активных самцов, они могут оплодотворяться, вынашивать и приносить потомство в более поздние сроки, что является показателем domestikации лани. У одной 20-месячной самки в I декаде февраля отмечено наличие в полости матки 35-40-дневного плода, что свидетельствует о её оплодотворении 26-31 декабря. В особо благоприятные в климатическом отношении годы отмечены также редкие случаи полного созревания 8-9-месячных самок, когда их вес в этот период достигал 70-75 % веса взрослых (Стеклёнов, 1979; Стеклёнов, Смаголь, 2003).

Первые признаки проявления повышенной половой активности самцов лани на п-ове Бирючий заметны в начале августа. Мы наблюдали, как 4.08.2009 г. отдельные взрослые рогачи делали ложные садки на молодых самцов, а некоторые особо крупные особи уже держались отдельно. С середины этого месяца до середины сентября

они избирают участки в различных местах, метят их мочой, углублениями в земле, а в лесных угодьях – секретом подглазничных желез, задирами коры на деревьях и заламами ветвей. Причиной этого является активизация сперматогенеза, о чем свидетельствует появление в придатках семенников полноценных спермиев уже в начале августа, концентрация которых составляет $1,01 \pm 0,13$ млн./мм³. В течение сентября она возрастает более, чем в 5 раз, достигая в октябре наивысшего уровня ($6,4 \pm 0,47$ млн./мм³), а в начале третьей декады этого месяца – годового максимума ($8,33$ млн./мм³). Это совпадает с динамикой массы семенников, наибольшие величины которой у основных производителей приходятся на сентябрь ($127,5 \pm 4,06$ г) и октябрь ($123,5 \pm 3,33$ г) (Стеклёнов, Смаголь, 2003). Во многом усиление половой активности связано с изменением в крови уровня тестостерона – мужского полового гормона, который регулирует сперматогенез и половое поведение, а также оказывает влияние на азотистый и фосфорный обмены. Интересно, что у молодых особей в июне-июле его концентрация весьма невелика (<1 нг/мл), однако со второй половины августа она начинает увеличиваться, а в октябре, в период гона, достигает максимума – $10-25$ нг/мл. В тоже время, в ноябре во время активного спаривания и оплодотворения многих самок этот показатель снижается до $0,5$ нг/мл. Такой уровень сохраняется в течение всей зимы, а с середины марта до начала июня тестостерон в крови самцов лани практически отсутствует (Fischer, 1982). Таким образом, самцы и самки достигают полового созревания в одно и то же время (16-20 месяцев), однако периоды гона и спаривания у них разделены во времени. Как правило, оплодотворение происходит при низком уровне мужского полового гормона в крови самцов.



Рис. 5.7 Стадо из самцов лани
(Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий,
30.07.2010)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

Половое поведение европейской лани в степной зоне Украины характеризуется строгими сроками проявления половых рефлексов и эффективных спариваний. Они ограничены 1-1,5 осенними месяцами (октябрь-ноябрь).

Большую часть года самцы живут обособленно, хотя на п-ове Бирючий их отдельных особей можно встретить в составе смешанных стад в любое время года. Однако, всё же, эти звери вне периода спаривания и подготовки к нему предпочитают держаться холостяцких компаний (рис. 5.7). Интересно, что молодые самцы (сайки) ещё во время формирования первых рогов довольно часто

покидают матерей. В составе стад, состоящих только из особей мужского пола ($n = 331$), их присутствие было зафиксировано 27 (8,2 %) раз.

Обычно величина стад, состоящих только из самцов, имеет сравнительно небольшую динамику в течение года ($CV = 5,6 \%$), хотя и колеблется в пределах 1-19 особей (табл. 5.28). Чаще всего встречаются одиночные самцы – 110 (33,2 %), группы из 2 особей – 74 (22,4 %), из 3-4 – 78 (23,6 %) и из 5-6 – 42 (12,7 %) раза. Большие стада самцов лани, состоящие из 7-8 особей, были зафиксированы нами 16 (4,8 %), а из 10-19 – 11 (3,3 %) раз.

Обращает на себя внимание резкое сокращение размеров холостяцких стад с марта по апрель. Этот период на морском побережье для лани является наиболее трудным, поскольку ранней весной концентрация и качество доступной пищи в годичном биологическом цикле являются минимальными. В то же время, довольно низкие температуры воздуха при высокой влажности и сильных ветрах способствуют высоким энергетическим тратам и развитию различных простудных заболеваний. Следствием этого в указанное время является высокая смертность ланей, которая имеет наибольшие размеры у самцов независимо от их возраста.

Таблица 5.28

Величина холостяцких стад самцов лани на п-ове Бирючий

Месяцы	Количество		M±m	Min-Max	CV, %
	стад	особей			
Январь	7	18	2,6±0,43	1-4	1,29
Март	7	29	4,1±0,86	2-9	5,14
Апрель	31	83	2,7±0,29	1-7	2,63
Май	2	6	3,0±2,00	1-5	8,00
Июнь	10	27	2,7±0,47	1-5	2,23
Июль	100	338	3,4±0,24	1-11	5,77
Август	39	143	3,7±0,39	1-10	5,86
Сентябрь	74	214	2,9±0,27	1-13	5,44
Октябрь	11	13	1,2±0,12	1-2	0,16
Ноябрь	50	120	2,4±0,41	1-9	8,33
Всего:	331	991	3,0±0,13	1-19	5,60

поскольку вместе со взрослыми самцами и самками в них находятся годовалые особи и телята (табл. 5.29).

На п-ове Бирючий в октябре-ноябре соотношение взрослых зверей по полу ($n = 1366$) составляло 1,0:2,0 в пользу самок, хотя были отмечены случаи 1:5; 1,4:1; 1:1 и другие. В первой половине сентября, наравне с типичными гаремами, зарегистрировано появление 1-7 самцов в крупных стадах, состоящих из самок ($n = 6-21$) с годовалыми животными ($n = 1-6$) и телятами ($n = 1-8$).

Таблица 5.29

Структура гаремных стад лани на п-ове Бирючий (12.09-18.11.2009-2013 гг.)

Возрастно-половые группы	Кол-во стад	Кол-во особей	M±m	Min	Max	σ
Самцы взрослые	232	456	2,0±0,11	1	13	1,71
Самки взрослые	280	910	3,3±0,15	1	21	2,81
Телята	202	410	2,0±0,09	1	8	1,30
Самцы годовалые	32	61	1,9±0,24	1	6	1,38
Самки годовалые	30	56	1,9±0,21	1	5	1,17
Всего:	415	1893	4,6±0,19	1	29	3,78

Судя по величине дисперсии, количество самок в гаремах является наиболее изменчивой величиной. Как и ланки благородного оленя, они перемещаются по территории, переходя от одного гарема к другому. Этим достигается их высокая оплодотворяемость, которая в заповеднике «Аскания-Нова» достигала 77,8-85,1 % (Смаголь, 2002).

В популяциях лани на юге Украины первые гаремы и попытки спаривания были отмечены нами 30.09.2009 г., хотя большинство самцов в это время ещё пребывает в составе мужских групп. В заповеднике «Аскания-Нова» в 1967-1970 гг. гон у ланей начинался 1, 3, 5 и 10 октября, а заканчивался в первой половине ноября. При этом самцы во время турнирных боёв часто ломали и повреждали рога (Кравченко, 1971). В Германии обычно гон длится с середины октября до середины ноября (Siefke, 1978). 8 сентября 2012 г. на Бирючем мы встретили стадо ланей, которое состояло из трёхлетнего самца, 2 взрослых самок и телёнка, что очень рано для формирования гарема. Поскольку самец не проявлял никаких характерных для гона реакций, скорее всего, в стаде, по неизвестным нам причинам, находился сын одной из самок.

В других местах ареала поведение ланей во время гона мало отличается от Южной Украины. Например, в лесах Великобритании самцы ланей появляются в местах будущего гона в конце августа и в начале сентября. Они сразу же избирают для него места, которые охраняют от соперников. В начале октября рога начинают реветь. Сразу же возле них на, так называемых, точках собираются самки с телятами, которых бывает до 20 особей. К ноябрю обычно гон заканчивается, хотя самцы держатся в стадах самок ещё до середины месяца, а потом уходят (Symond, 1979). В некоторых больших популяциях (свыше 1,5 тыс. особей) взрослые самцы ($n = 9-30$) формируют общую гонную территорию (токовище) диаметром 120-150 м. В Дании она обычно находится на небольшом возвышении и состоит из вытопанных участков овальной и округлой формы. Расстояние между первыми, которые находятся в центре токовища, составляла 16 ± 4 м, между вторыми, которые находятся на его периферии, – 27 ± 9 м. Во время гона самцы настолько тесно привязаны к этим участкам, которые из-за выбитой растительности имеют незначительные кормовые ресурсы, что покидают их лишь не более, чем на 10 минут в сутки. Причём одновременно один участок использовался только 1 самцом (Schaal, 1986).

В местах наших исследований у большинства ланей гон заканчивался в ноябре, поскольку 05.11.2012 мы учли 14 гаремных стад, а 20.11.2008 – лишь 5. Во время учёта численности копытных 07.11.2013 г. было выявлено существование 9 гаремов, в которых находилось по 1 взрослому самцу; $3,1 \pm 0,39$ (1-5) взрослых и $1,8 \pm 0,37$ (1-3) молодых самок. В одном стаде имелся 1 молодой самец (саёк). Последние признаки гона (рыкание самца) мы зафиксировали 28.11.2013 г. в плавнях Днепра (окрестности с. Казачьи Лагерь, Цюрупинский р-н, Херсонская обл.). В ноябре, когда гон ослабевает, заметно появление больших холостяцких стад (максимально – до 9 особей), размер которых зимой снижается.

На п-ове Бирючий, где нами проводились стационарные исследования, в 2008-2012 гг. у самок ($n = 1943$) было учтено 867 телят. Это свидетельствует о том, что в размножении принимало участие всего 44,6 % самок, а с учётом двоен – ещё меньше. Такой, сравнительно низкий показатель является результатом естественной регуляции численности, зависящей от плотности, которая на полуострове в 2002-2012 гг. только для лани составляла 160-300 особей/1 тыс. га. В заповеднике «Еланецкая степь» (Николаевская обл.) в 2000 г. при оптимальной структуре взрослых ($1\sigma:1,5\phi$) в размножении принимало участие 8 самок (66,7 %) из 12 (Павленова, 2002). В загоне заповедника «Аскания-Нова» площадью ~2 тыс. га за 3 года (1967-1969) из 78-116 самок, в среднем, телилось 81,6 %. Среди новорожденных ($n = 94$) соотношение по полу составляло 1:1,04 в пользу самок (Кравченко, 1971).



Рис. 5.8 Новорождённый телёнок лани
(Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 05.07.2009)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

Учитывая длительность беременности самок, равную 225-231 дней (Стеклёнов, 1979; Ueckermann, Hansen, 2002), и большую продолжительность гона, рождение телят у европейской лани растянуто во времени. На Бирючем первые телята появляются 28-30 мая, а последние – 27-31 июля. Например, 5-8 июля 2009 г. нам удалось обнаружить 4-х новорожденных детёнышей (рис. 5.8) весом 3,5-4,0 кг, хотя с самками было учтено 43 (91,5 % встреч) телёнка, которые хорошо бегали и были значительно крупнее найденных. В зоопарке «Аскания-Нова» из телят ($n = 81$), дата рождения кото-

рых была известна, 61,7 % появилось на свет в июне; 38,3 % – в июле, а вообще период окота длился с 5 июня по 30 июля включительно (Треус, 1968).

Во многих европейских популяциях отмечена тенденция более раннего рождения самцов, чем самок, которое у первых происходит в более сжатые сроки (5-8 дней – для самцов и 9-17 дней – для самок). Кроме того, новорожденные телята мужского пола у лани тяжелее и больше самок по 5 параметрам (длина тела, задней ноги, уха и хвоста; высота в холке; обхват груди) (Braza et al., 1988). Эти различия также были зафиксированы и у ланей из «Аскания-Нова» (Смаголь, 2002), которые являются родоначальниками большинства популяций в Украине (табл. 5.30).

Плодовитость взрослых самок лани в европейских популяциях обычно составляет 1-2, реже – 3 телёнка (Siefke, 1978; Bamberg, 1986; Schaal, 1986). На п-ове Бирючий в отдельные годы двойни (рис. 5.9) встречались почти у 20 % взрослых самок. Высокая частота рождения двух телят зарегистрирована также и на территории заповедника «Аскания-Нова» (Смаголь, 2002).

Таблица 5.30

Экстерьерные показатели молодых ланей из заповедника «Аскания-Нова»*

Показатели	Новорожденные ($n = 19$)		Телята, 9 месяцев ($n = 7$)	
	самцы	самки	самцы	самки
Масса тела, кг	$3,92 \pm 0,32$	$3,97 \pm 0,09$	$23,1 \pm 2,90$	$18,8 \pm 0,50$
Длина головы, см	$15,3 \pm 0,8$	$15,0 \pm 1,0$	$23,2 \pm 1,2$	$23,0 \pm 1,5$
Длина тела, см	$69,3 \pm 2,0$	$68,0 \pm 1,0$	$114,5 \pm 3,4$	$114,3 \pm 2,4$
Длина хвоста, см	$9,8 \pm 0,2$	$9,8 \pm 0,2$	$14,0 \pm 0,7$	$15,0 \pm 1,5$
Длина уха, см	$8,6 \pm 0,2$	$8,2 \pm 0,4$	$13,0 \pm 0,7$	$12,0 \pm 0,6$
Косая длина тела, см	$38,6 \pm 1,4$	$35,6 \pm 1,7$	$69,7 \pm 4,0$	$66,7 \pm 2,4$
Обхват груди, см	$36,5 \pm 1,8$	$38,5 \pm 2,1$	$74,0 \pm 2,2$	$69,3 \pm 0,7$
Высота в холке, см	$45,8 \pm 0,4$	$45,2 \pm 0,8$	$76,0 \pm 2,0$	$72,7 \pm 2,3$
Высота в крестце, см	$49,2 \pm 0,8$	$52,0 \pm 1,1$	$83,5 \pm 2,8$	$80,3 \pm 2,8$

*По: В.М. Смаголь (2002)

У лани отмечается довольно низкая смертность молодняка, которая обычно не превышает 5 %. Причиной этого является необычное поведение и особенности питания. В отличие от других оленей, телята лани начинают поедать траву уже на второй неделе после рождения, а в возрасте 13 недель они способны питаться сеном и концентрированными кормами. Кроме того, самки лани иногда принимают и кормят чужих детёнышей, хотя при этом особо о них не заботятся и могут вскоре покинуть (Ulmenstein, 1985). Однако, в случае гибели матери или при возникновении других критических ситуаций, это даёт возможность выжить телятам в первые дни после рождения, что, в целом, положительно сказывается на развитии группировок этого вида.

Большое влияние на воспроизводство оказывает структура популяции. У ланей, которые обитают на морских островах и косах Южной Украины, очень уязвимыми к влиянию различных абиотических факторов оказались самцы. Ежегодно среди погибших животных их доля является наибольшей. Кроме того, мно-

го самцов добывалось во время охоты. В частности, в 1994 г. на Бирючем было изъято ~67 % от всех обитающих на полуострове взрослых рогачей, что привело к прохолостанию значительной части самок.



Рис. 5.9 Самка лани с двумя телятами
(Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий,
04.08.2009)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

животных по полу изменилось от 1:0,6-0,8 в пользу самцов до 1:6,5 в пользу самок, что уменьшило вероятность оплодотворения последних (Домніч, 2007).

Наиболее оптимальная структура популяции европейской лани поддерживалась в рекреационном парке «Таврия», где в 1993-2005 гг. количество самцов колебалось от 40,0 % (1996 г.) до 65,6 % (2001 г.). В среднем соотношение самцов и самок здесь было близким 1:1, что стало результатом искусственного регулирования в процессе отлова животных для расселения (Домніч, 2007). На указанной территории дикие копытные обитают в состоянии ограниченной свободы на площади более 260 га, что позволяет им лучше реализовать свои биологические качества, чем в обыкновенном зоопарке. По результатам наших наблюдений (1997, 1998, 2000, 2006 гг.), поддержание указанной выше половой структуры обеспечило участие самок в размножении на уровне 90-95 %. В Италии в природе обычно размножается 60-80 % самок, а при вольерном содержании – почти все животные (Rambotti, 1985).

В 2008-2011 гг., подчёркиваю, не по ведомственным данным, в по результатам наших наблюдений, в популяции европейской лани на п-ове Бирючий (табл. 5.31) взрослые самцы составляли $29,3 \pm 4,21$ (20,1-40,5), взрослые самки – $46,1 \pm 4,70$ (33,7-53,8), годовалые особи – $3,0 \pm 1,16$ (1,3-6,2) и телята – $21,6 \pm 1,60$

По данным наших коллег из Запорожского национального университета, с 1951 по 2004 гг. доля самцов в данной популяции колебалась от ~12 (1997 г.) до 50 % (1966, 1970 гг.). Их минимальное количество (12-18 %) было зарегистрировано в 1979, 1980, 1983, 1990, 1991 и в 1994-1998 гг., что было обусловлено как неблагоприятным влиянием аномально суровых зим, так и неэффективным управлением ресурсами лани. На о-ве Джарылгач, где охотничье использование популяции этого вида было наиболее интенсивным, доля взрослых самцов снизилась от 61,5 % (1997 г.) до 13,4 % (2002 г.). Вследствие этого за 5 лет соотношение

(17,2-24,8) %. Следует заметить, что во время суровой и продолжительной зимы 2009/10 гг. много самцов погибло, что привело к уменьшению их доли в структуре популяции более, чем в 2 раза. Однако практически через год ситуация выравнилась и в 2011 г. их количество стало близким к оптимальной величине. Небольшой процент годовалых особей, скорее всего, является следствием недоучёта, поскольку скорость роста этих животных настолько велика, что поздней осенью, а тем более, зимой их уже очень трудно отличить от взрослых.

Таблица 5.31

Структура популяции лани на п-ове Бирючий в 2008-2011 гг.

Возрастно-половой состав	2008		2009		2010		2011		Всего	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Самцы	43	28,5	546	40,5	365	20,1	146	28,1	1100	28,7
Самки	80	53,0	454	33,7	975	53,8	228	43,9	1737	45,3
Годовалые	2	1,3	42	3,1	24	1,3	32	6,2	100	2,6
Телята	26	17,2	306	22,7	449	24,8	113	21,8	894	23,4
Всего:	151	100,0	1348	100,0	1813	100,0	519	100,0	3831	100,0

В целом, созданные в степной зоне популяции европейской лани оказались очень устойчивыми к влиянию различных экологических факторов. Они также отличаются высоким репродуктивным потенциалом, что определяется значительной долей размножающихся самок и незначительной смертностью молодняка.

Европейский муфлон. В Европе животные этого вида достигают половой зрелости в возрасте 2 года (Tschiderer, 1974), а гон у них обычно бывает в октябре-ноябре. В степной Украине созревание наступает немного раньше и муфлоны уже в полуторагодовалом возрасте способны к размножению. Однако, самцы чаще всего участвуют в воспроизводстве лишь с 2,5-3,5 лет (Лобанов, 1988). Муфлон является полигамным животным, взрослые самцы которого большую часть года живут отдельно и лишь в период гона присоединяются к самкам.

Основное количество молодняка в степной зоне Украины рождается в апреле-мае, хотя часть их появляется в феврале, марте, а также – в июне-октябре. В зоопарке «Аскания-Нова» из 59 ягнят, дата рождения которых была известна, 1,7 % появилось на свет в феврале; 30,5 % – в марте; 54,2 % – в апреле; 6,8 % – в мае и 6,8 % – в июне. В целом, период родов длился 93 дня – с 22 февраля по 25 июня (Треус, 1968). Известны также случаи окота овец на территории «Аскания-Нова» даже в августе (Лобанов, 1988). Учитывая, что продолжительность беременности у европейского муфлона составляет 5 месяцев (примерно 22 недели), это значит, что оплодотворение самок происходило, примерно, с 22 сентября по 25 февраля, а также в марте, с максимумом в октябре-ноябре (рис. 5.10). Поскольку длительность брачного периода также зависит от экологических условий местности и физиологического состояния животных, в разных странах гон у европей-

ского муфлона очень растянут во времени и может происходить с августа по январь. Несмотря на значительную динамику, его продолжительность у определённых животных всегда составляет 2 недели (Briedermann и. а., 1987). В Крымском заповеднике гон у муфлона протекает с начала октября до конца ноября, поскольку последнее спаривание в 1965 г. исследователи зафиксировали 23 ноября. Ему предшествовало формирование в конце сентября смешанных табунков, которые состояли из нескольких взрослых самцов и взрослых самок с ягнятами, а также молодых самцов и самок (Дулицкий, Кормилицин, 1970).



Рис. 5.10 Предкопуляционная реакция муфлона (Азово-Сивашский НПП, п-ов Бирючий, 01.10.2010)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

В период гона самцы европейского муфлона становятся очень агрессивными и постоянно бодаются друг с другом, выясняя социальный статус. Причем их агрессия может также распространяться на овец, ягнят и даже на других животных. В 2009/11 гг. на п-ове Бирючий обитало небольшое стадо муфлонов, выращенных из детенышей до взрослого состояния людьми. Во время брачного периода они атаковали автомобили, повреждая фары и различные элементы декора, а также преследовали своих воспитателей и различных посетителей полуострова. На Бирючем, по данным охотоведа Н.Ф. Тхора, первые окоты у европейского муфлона отмечены 16 марта, а последние – 13 октября. В рекреационном парке «Таврия», который имеет большой опыт разведения зверей этого вида, наиболее ранний срок появления ягнят отмечен 29 марта. По устным сведениям охотоведа С.В. Самохина, изучавшего в 2002/03 гг. копытных в частном охотничьем хозяйстве «Красный Камень» возле г. Севастополь, случаи окота у содержащихся в вольере животных были зафиксированы 10, 11, 13, 19, 20 и 27 апреля. Таким образом, в степной зоне Украины период гона и, следовательно, окота у европейского муфлона отличается значительной продолжительностью. Однако в большинстве случаев сроки рождения ягнят приходятся на апрель, что даёт возможность молодняку окрепнуть до зимы и полностью перейти на питание травой.

В 1981-1999 гг. в Германии, при разведении муфлонов в вольере (8 га) из 44 новорожденных телят 3 (7,0 %) появилось на свет 24-30 марта; 16 (38,1 %) – 1-10 апреля; 7 (16,7 %) – 11-20 апреля; 10 (23,8 %) – 21-30 апреля; 3 (7,0 %) – 1-10 мая; по одному – 16 мая, 22 июня и 13 июля. При этом всего родилось 29 самцов и 15 самок – 1,9:1 в пользу самцов (Sackmann, Missbach, 2010), что для полигамного

вида не характерно. Хотя, учитывая более высокий уровень смертности молодых самцов, можно предполагать такое соотношение полов среди новорожденных ягнят как адаптивную реакцию на сложившуюся ситуацию.

Обычно плодовитость самок равна 1-2 ягнят, что делает потенциальную плодовитость европейского муфлона большей, чем у других диких жвачных, обитающих в Украине. Из зафиксированных в 1951-1984 гг. на территории Асканий-Нова 214 приплодов, которые состояли из 290 ягнят, в 138 (64,5 %) случаях были одиночки и в 76 (35,5 %) – двойни (Лобанов, 1988). В охотничьем хозяйстве «Красный Камень» из 10 приплодов на двойни приходилось 3 (30,0 %). В бывшей ГДР в 80-годы XX ст. количество ягнят по отношению к количеству взрослых самок на 1 апреля каждого года составляло от 30 до 100 % (Böttcher, 1986). В 1981-1999 гг. в Германии в течение первых 12 дней после окота масса тела новорожденных самцов в среднем составила 2864 (2055-3690) г при длине тела 54 (51-59) см, а самок, соответственно: 2398 (1660-2730) г при длине тела 52 (45-56) см (Sackmann, Missbach, 2010). В охотничьем хозяйстве «Красный Камень» длина тела новорожденной самки муфлона была равна 49, высота в холке – 34, высота в крестце – 36 см, У самца эти показатели достигали, соответственно: 42, 40 и 41 см (устные сведения С.В. Самохина), что свидетельствует о довольно раннем формировании полового диморфизма у этого вида.

Среди всех зверей, наиболее уязвимой возрастной группой по отношению к воздействию различных экологических факторов являются ягнята. В вольере охотничьего хозяйства «Красный Камень», где содержались муфлоны асканийского происхождения, по данным С.В. Самохина, из 13 родившихся в 2002-2003 гг. ягнят погибло 5 (38,5 %). Чаще всего зимой гибнет ~ 50 % молодняка, тогда, как элиминация взрослых зверей незначительна. В особо суровые и многоснежные зимы, которые имели место в Крымских горах в 1962/63 и 1966/67 гг., у самок наблюдались выкидыши (Дулицкий, Кормилицин, 1970).

По данным наших коллег из Запорожского национального университета, которые много лет изучают копытных на п-ове Бирючий, в 1994 г. после очень суровой зимы основную часть популяции муфлона ($n = 1277$) составляли взрослые животные (69,21 %) и полувзрослые самки (23,25 %). Среди взрослых соотношение самцов (28,73 %) и самок (40,48 %) выглядело, как 1,0:1,4. В то же время, на долю полувзрослых самцов и молодняка приходилось всего 7,54 % встреч. По расчётным данным, в 1994 г. у 1 взрослой самки имелось, в среднем, 0,16 ягнят, что косвенно свидетельствует о весьма высоком уровне их смертности в указанный год (Домніч, 2008). В 2000-2001 гг., когда на о-ве Джарылгач обитало 280-310 особей, 15-20 % популяции составляли взрослые самцы (устные сведения И.Н. Шейгаса). Это является нормальным по отношению к другим возрастнo-половым группам, что свидетельствует об эффективном управлении ресурсами в те годы, которое осуществлялось с помощью охоты и отлова зверей для расселения. В Словакии, где обитает более 6 тыс. особей муфлона, в 1995-2001 гг. возрастнo-половая структура его популяций состояла из 27,7 (27,1-30,5) % взрослых самцов; 43,3 (41,1-44,7) % самок и 28,7 (27,9-30,1) % ягнят (Hell et al., 2003).

К сожалению, высокая способность теплолюбивого вида, каким является европейский муфлон, к воспроизводству, в степной зоне Украины в значительной мере нивелируется его высокой смертностью.

Дикий кабан. Этот вид имеет наибольшую репродуктивную способность среди всех диких копытных. Большинство его представителей достигает половой зрелости в возрасте около 1 года, но у некоторых животных наблюдается раннее половое созревание. Это бывает при хорошем обеспечении зверей кормами в начальном периоде постнатального онтогенеза, что дает им возможность участвовать в воспроизводстве с 8-9 месяцев. Поэтому там, где практикуют усиленную подкормку кабанов, доля размножающегося молодняка может быть довольно высокой. Например, в 70-годы на территории Германии в размножении принимало участие 10-30 % (Briedermann, 1970), а в в 80-годы – более 50 % свиней в возрасте 7-9 месяцев (Menzel, 1981). В то же время, в южных районах Украины размножалось лишь около 3-5 % молодых самок (Voloikh, 2008), а в Белоруссии – и того меньше (Козло, 1975). Молодые животные обычно спариваются позже взрослых – чаще с конца января до начала марта. Это приводит к появлению поздних выводков (рис. 5.11), что не приветствуется в охотничьем хозяйстве, поскольку в таком случае многие поросята зимой не выживают.



Рис. 5.11 Поросянок – гибрид дикого кабана и домашней свиньи (03.08.2009)

© Фото: А. Волох / А. Voloikh

Во время брачного периода, который на юге страны обычно длится с начала октября до конца февраля, а в редких случаях – и до конца апреля, самцы примыкают к уже сформированным кабаньим стадам. Как правило, в них находятся взрослые свиньи, подвинки, которые представлены преимущественно молодыми самками, а также поросята.

Дикий кабан относится к полигамным видам, самцы которого большую часть года, в норме, живут обособлено от самок и лишь в осенне-зимний период их можно встретить вместе. В местах, где плотность населения кабанов низка, самцы в это время, в поисках свиней, широко передвигаются по территории, что существенно повышает риск их гибели от различных причин, среди которых доминирует браконьерство. Они посещают тростниковые крепи, лесные урочища и другие уголья, где самок может и не быть вовсе.

Во время брачного периода, который на юге страны обычно длится с начала октября

За многие годы исследований наиболее ранние случаи гона кабанов были зафиксированы в сентябре ($n = 2$). На Кинбурнской косе в Николаевской области 19.09.1998 г. видели самца в одном стаде с двумя свиньями (устные сведения охотоведа Г.А. Бойка) и 23.09.1993 г. на Обиточной косе в Запорожской области мы наблюдали секача в стаде со свиньёй, у которой было 6 поросят. Из всех случаев регистрации хорошо исследованных гаремов ($n = 124$), наибольшее их количество приходилось на конец ноября (30,7 %) и декабрь (37,1 %). Значительно реже гонные кабаны встречались в октябре (9,7 %) и феврале (13,7 %). Однако потенциально диких зверей в предкопуляционном состоянии можно обнаружить в любой день осени и зимы. Например, егеря Мелитопольского райсовета УООР Михайлов И.Я. наблюдал спаривание взрослых зверей на берегу Молочного лимана 26 октября 1980 г., а мы в пойме Днестра у с. Маяки Беляевского района Одесской области – 18 декабря 1997 г. Очень редко гон у диких кабанов бывает весной: 15.03.1981 г. и 19.04.1978 г. в Запорожской, а также 11.04.1997 г. – в Одесской областях.

Поскольку в течение короткого времени собрать материал, который бы довольно полно характеризовал динамику возрастно-половой структуры популяций кабана во время гона, затруднительно, для анализа пришлось использовать данные из различных мест степной зоны. К сожалению, они не учитывают условий обитания различных группировок вида, а также особенностей их эксплуатации. А ведь зачастую именно эти факторы наиболее существенно влияют на возрастно-половой состав популяций копытных в различных странах мира. Несмотря на то, что в Украине время охоты на кабанов совпадает с активным гоним, существенной изменчивости соотношения взрослых зверей по полу выявить не удалось (табл. 5.32). По месяцам оно выглядело как: 1:1,6 (октябрь), 1:1,5 (ноябрь, декабрь), 1:1,4 (январь) и 1:1 (февраль) в пользу самок. Чаще всего в гаремном стаде имелся один (79,0 %), значительно реже – два (16,1 %) и совсем редко – три (4,9 %) секача. Лишь однажды в стаде из 5 свиней и 4 поросят мы видели 4 самцов, наиболее крупного из которых удалось добыть. Однако, по устным сообщениям охотников и егерей, в некоторых районах (дельты Днестра и Дуная) в годы высокой численности (1976-1986) в декабре - январе наблюдали большие стада из 50-70 кабанов, в которых находилось 10 и более очень крупных самцов. Последнее относится к исключительно редким явлениям и в большинстве популяций кабана не встречается.

В стадах, где было по 1 секачу ($n = 98$), нахождение одной самки было отмечено 53 (54,1 %); двух – 34 (34,7 %); трёх – 9 (9,2 %); четырёх – 1 (1,0 %) и даже пяти – 1 (1,0 %) раз. В стадах, где было два самца ($n = 20$), зафиксировано пребывание одной свиньи 4 (20,0 %); двух – 4 (20,0 %); трёх – 10 (50,0 %); четырёх – 1 (5,0 %) и пяти – 1 (5,0 %) раз. В стадах с тремя секачами ($n = 6$) видели двух свиней – 1 (16,7 %); трёх – 2 (33,3 %); четырёх – 1 (16,7 %); пять – 1 (16,7 %) и шесть – 1 (16,7 %) раз. Таким образом, в 57 (46,0 %) гаремах присутствовала 1 свинья; в 39 (31,5 %) – 2; в 21 (16,9 %) – 3; в 3 (2,4 %) – 4; в 3 (2,4 %) – 5 и в 1 (0,8 %) – 6. Общее соотношение в них по полу среди взрослых животных равнялось 1,5:1,0 в пользу самок, но в стадах, где было две самки – 1,7:1,0; три –

1,8:1,0; четыре – 2,0:1,0; пять – 2,5:1,0 и шесть – 2,0:1,0. В среднем в исследуемой популяции в одном стаде находилось $1,4 \pm 0,05$ (1-6) самок и $1,1 \pm 0,03$ (1-5) самцов.

Таблица 5.32

Динамика структуры гаремных стад дикого кабана в 1976-2010 гг.

Возрастно-половые группы	Количество стад	Количество особей	Количество особей в 1 стаде		
			M±m	Min-Max	σ
О к т я б р ь					
Самцы	12	15	1,3±0,13	1 – 2	0,45
Самки	12	26	2,2±0,39	1 – 5	1,34
Подсвинки	5	14	2,8±0,73	1 – 5	1,64
Поросята	5	80	16,0±5,43	5 – 34	12,14
Всего:	12	135	11,3±3,80	2 – 42	13,16
Н о я б р ь					
Самцы	38	43	1,1±0,07	1 – 3	0,41
Самки	38	61	1,6±0,12	1 – 3	0,72
Подсвинки	15	30	2,0±0,37	1 – 6	1,41
Поросята	29	175	6,0±0,54	0 – 15	2,93
Всего:	38	309	8,1±0,70	2 – 18	4,30
Д е к а б р ь					
Самцы	46	63	1,4±0,09	1 – 3	0,61
Самки	46	95	2,1±0,16	1 – 5	1,06
Подсвинки	20	31	1,5±0,39	0 – 6	1,73
Поросята	33	214	6,5±0,67	0 – 16	3,83
Всего:	46	403	8,8±0,80	2 – 22	5,44
Я н в а р ь					
Самцы	20	27	1,4±0,15	1 – 3	0,67
Самки	20	39	2,0±0,29	1 – 6	1,28
Подсвинки	11	15	1,4±0,20	0 – 2	0,67
Поросята	17	138	7,3±1,01	2 – 18	4,41
Всего:	20	219	11,0±1,31	3 – 27	5,87
Ф е в р а л ь					
Самцы	3	3	1,0	1 – 1	0,00
Самки	3	3	1,0	1 – 1	0,00
Подсвинки	2	5	2,5±0,50	2 – 3	0,71
Поросята	3	6	2,0±1,15	0 – 4	2,00
Всего:	3	17	5,7±1,20	4 – 8	2,08
В течение брачного периода					
Самцы	124	156	1,3±0,05	1 – 3	0,55
Самки	124	231	1,9±0,09	1 – 6	1,03
Подсвинки	62	103	1,7±0,20	0 – 6	1,54
Поросята	92	622	6,8±0,52	0 – 34	4,96
Всего:	124	1112	9,0±0,57	1 – 42	6,30

Следует отметить, что в местах наших исследований весьма часто встречались пары кабанов (более 50 % от количества гаремных стад). Это косвенно свидетельствует о преимущественном изъятии во время охоты взрослых зверей.

Последствием такого неэффективного управления является прохолостания определенной части свиней и невысокий прирост численности. По результатам многолетних исследований, на территории Днепроовско-Орельского природного заповедника соотношение взрослых самцов и самок равнялось 1:2,02 (Антонец, Окулова, 2014), что является близким к оптимальной величине.

В период интенсивной эксплуатации популяции кабана нами были анатомированы 3 беременные сви́ньи в возрасте 10 месяцев (вес 74-75 кг) из одного выводка, которые 7 февраля 1989 г. провалились под лёд и утонули. Все эмбрионы ($n = 4, 4, 5$), среди которых было 9 самцов и 4 самки, развивались нормально, но их соотношение по полу выглядело, как $2,25 \text{ ♂} : 1,0 \text{ ♀}$ (4:1, 1:1, 3:1). Причиной доминирования мужских особей у полигамного вида на эмбриональной стадии, скорее всего, является близкородственное скрещивание, которое возникает из-за изъятия основных производителей. Это стимулирует вовлечение сеголеток в процессы репродукции, следствием чего является снижение гетерозиготности популяции, уменьшение плодовитости свиней и ухудшение жизнеспособности потомства.

С ноября по январь включительно, на фоне уменьшения размеров выводков, в стадах дикого кабана на юге Украины наблюдается увеличение количества поросят: с $6,0 \pm 0,54$ до $7,3 \pm 1,01$, а с января по февраль – подсвинков: с $1,4 \pm 0,20$ до $2,5 \pm 0,50$. Причиной этого является вовлечение в процессы репродукции большего числа самок, среднее количество которых в 1 стаде возрастает от 1,6 в ноябре до 2,0-2,1 – в декабре и феврале. Естественно, что со свиньями в гаремных стадах оказываются и их дети, а также к ним иногда примыкают сироты, лишившиеся матерей по вине нерадивых охотников и браконьеров.

Существенное значение для успешного размножения дикого кабана имеют молодые особи – подсвинки, большинство которых к началу гона достигает возраста 17-19 месяцев. В 124 гаремных стадах нами было учтено 103 таких животных или $1,7 \pm 0,20$ (1-6) особей в одном стаде. Одиночки встретились 19 (40,4 %) раз; пары – 14 (29,8 %); три особи – 6 (12,8 %); четыре – 4 (8,4 %); пять – 2 (4,3) и шесть – 2 (4,3 %). После очередных опоросов исследователю уже сложно определить возраст таких свиней в полевых условиях и, как правило, они диагностируются как взрослые. В то же время, их ровесники, не имеющие поросят, в большинстве случаев до осени считаются подсвинками. Животные этого возраста представляют собой важный экологический резерв любой популяции, поскольку довольно быстро заменяют родителей, добытых на охоте или погибших от других причин.

Важным показателем готовности к гону у самцов является изменение веса и размеров репродуктивных органов. В период их относительного покоя (апрель-сентябрь) у дикого кабана они наименьшие. Так, у 2-годовалого самца, которого застрелили браконьеры 5 мая 1987 г. в Старо-Бердянском лесу (Запорожская обл.), семенники без придатков весили 101,0 и 104,2 г. при длине 10,1 и диаметре – 3,5 см. По гистологической структуре они практически не отличались от таковых у подсвинка, исследованного нами 14 марта в экстремальном 1987 г., когда в

Украинском Приазовье снег лежал до 1 апреля, хотя вес семенников кабана был равен всего 71-73 г (10,6Х3,5 см).

Накануне гона вес и размеры семенников сильно возрастают, что коррелирует с усилением половой активности зверей. Интересно, что у небольшого секача (120 кг), добытого 21 декабря 1985 г. и имеющего гарем из 2 свиной, семенники продуцировали сперматозоиды и весили 250-251 г. В то же время у крупного одиночного самца (148 кг), исследованного нами 25 ноября 1978 г., вес половых желез был таким же (249-251 г), но активная фаза сперматогенеза только началась. У крупных гонных секачей (150-180 кг), добытых в период с 2 декабря по 10 января ($n = 10$), семенники весили $506,1 \pm 6,60$ (471-533) г. Таким образом, размеры и вес этих репродуктивных органов зависят как от фазы биологического цикла зверей, так и от их возраста кабанов – у старших они всегда больше, чем у молодых. Поэтому флуктуация их величины в течение года происходит у зверей разных возрастных групп на своём уровне, что было подмечено П.Г. Козло (1975) при изучении биологии кабана в Беловежской Пуще.

У диких свиной течка длится 2-3 суток. В случае их прохолостания, она повторяется через 21-23 дня. Из 76 свиной, примерные сроки рождения поросят у которых нам были известны, 4,0 % из них были покрыты в период с 21 ноября по 9 декабря; 25,0 % – с 6 по 20 декабря; 47,4 % – с 21 декабря по 5 января; 10,5 % – с 6 по 21 января; 5,3 % – с 22 января по 6 февраля; 4,0 % – с 7 по 21.02; 1,3 % – с 10 по 18.03; 2,5 % – с 11 по 25 апреля. По возрасту 17 эмбрионов от 4 молодых самок (трём исполнилось по 10, одной – 19 месяцев) было выяснено, что подсинки были покрыты, примерно: 10, 15 и 20 декабря, а взрослая свиная – 12-17 ноября (Волох, Кашкарёва, 2007). 13 ноября 2013 г. в Цюрупинском районе Херсонской области (охотничье хозяйство ООО НПО «Экофилтр») мы наблюдали 2 молодых свиной с выводками, в которых было 4 и 2 очень маленьких, как для поздней осени, поросят. Возраст одного из них, которого удалось добыть и исследовать, составлял 4,5-5 месяцев. Это значит, что самка была оплодотворена примерно в период с 15 по 30 июня.

В Казахстане массовый гон кабанов в 40-50-годы XX ст. длился 2-2,5 месяцев и охватывал период с конца октября до середины января. Однако здесь были случаи обнаружения новорожденных поросят 18-22 февраля, 17-25 марта, 2-10 апреля и 10 мая (Слудский, 1956). А это значит, что их матери были оплодотворены: 23-27 октября, 17-25 ноября, 3-11 декабря и 10 января (А.В.) В Белоруссии массовые опоросы свиной приходились на период с конца марта до середины апреля, хотя самки с новорожденными поросятами встречались 15 января, а также – в мае, июне, июле и даже в августе. Несмотря на то, что весной и летом сперматогенез у самцов прекращается, сперма в придатках семенников может находиться довольно долго, что позволяет им эффективно покрывать созревших свиной. Исследования П.Г. Козло (1975) репродуктивных органов зверей обоего пола показали потенциальную возможность их эффективного спаривания в течение 4-6 месяцев. Несомненно, это имеет важный биоэкологический смысл, поскольку сроки размножения могут изменяться в зависимости от условий обитания и физиологического состояния кабанов.

Свидетельством адаптированности репродукции дикого кабана к экологическим условиям в различных частях его ареала является динамика сроков гона, а, следовательно, и времени рождения потомков. Например, в России на Северо-Западе спаривание происходит преимущественно в октябре-январе (Русаков, Тимофеева, 1984), на Дальнем Востоке – в ноябре-декабре (Бромлей, Кучеренко, 1983), в Подмосковье – в ноябре-декабре (Курносов, Петрищев, 1977), в США (Северная Каролина) – в октябре-январе (Pine, Gerdes, 1973), а в Украинских Карпатах – в ноябре-декабре (Гунчак, 1982). Интересно, что в Испании массовый гон происходит в ноябре, а рождение детёнышей начинается в феврале, достигает пика – в марте и снижается в период с апреля по май, хотя отдельные опоросы наблюдались во все летние месяцы (Sáez-Royuelle, Telleria, 1987). Известный немецкий исследователь диких кабанов Х. Майнхардт (1983) сообщал о появлении секача в стаде в июне 1976 г., причиной чего стала течка у одной пятнистой молодой свиной, которая не была покрыта в период гона.

Продолжительность беременности у дикого кабана, по данным различных исследователей, составляет 114-140, в среднем – 120 дней. В процессе её образования эмбрионы очень быстро растут и развиваются. Учитывая то, что в гареме самки приходят в охоту не одновременно, их зародыши обычно различаются по массе и размерам. Сравнивая наибольшие плоды одновозрастных самок между собой (рис. 5.12), эти различия хорошо заметны, что связано не с разной скоростью роста, а с разницей во времени оплодотворения.

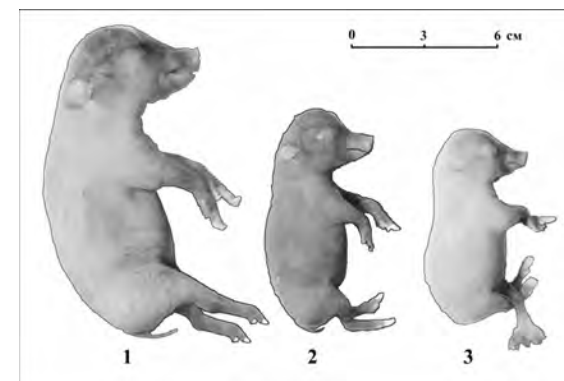


Рис. 5.12 Наиболее крупные плоды трёх одновозрастных (10-11 месяцев) свиной (07.02.1989)

В развитии эмбрионов различают: зародышевый (I), предплодный (II) и плодный (III) периоды. В I и III-м их относительный вес увеличивается интенсивнее, чем во II-м. Во время зародышевого и предплодного периодов происходит, в основном, рост плода в высоту и ширину и меньше – в длину, во время плодного – равномерно во всех измерениях (Петрищев, Бородин, 1985). Исследование эмбрионов у свиной, добытой 21 декабря (табл. 5.33), несмотря на незначительную вариативность признаков, показало довольно большую разницу между минимальными и максимальными значениями всех показателей, как будто бы они были взяты от разных самок. На самом деле, это связано с особенностями оплодотворения, с различиями в старте развития разных зигот и с разной скоростью роста эмбрионов. В конце предплодного периода лицевая часть головы эмбрионов удлиняется, наружное ухо имеет вид бугорка и его высоту ещё нельзя изме-

нить. В конце плодного периода лицевая часть головы эмбрионов удлиняется, наружное ухо имеет вид бугорка и его высоту ещё нельзя изме-

ритель; хотя глаза имеют веки, но глазное яблоко ими ещё не закрыто. К 41-42-м суткам развития уже хорошо заметны наружные половые органы, что делает возможным даже установление половой принадлежности плода (Курносов, Петрищев, 1977).

Таблица 5.33

Характеристика эмбрионов 1 свиньи в предплодный (35-40 дней) период (n = 8)

Показатели	M±m	Min	Max	σ
Длина тела, см	6,9±0,15	6,1	7,4	0,41
Длина головы, см	2,9±0,06	2,5	3,0	0,16
Длина хвоста, см	1,0±0,03	0,8	1,0	0,08
Высота в холке, см	2,5±0,07	2,2	2,9	0,20
Высота в крестце, см	2,3±0,06	2,0	2,5	0,17
Обхват груди, см	4,4±0,16	4,0	5,3	0,45
Масса тела, г	6,7±0,26	5,5	8,0	0,72

чае, у эмбрионов 40-дневного возраста этот показатель составлял 1,07±0,06 см/г, тогда как у 60-дневных плодов он достигал 0,48±0,08, а у 70-дневных – 0,23±0,04. То есть, линейный рост резко снижается к началу предплодного периода, в раннеплодном он стабилизируется, а перед рождением поросят практически прекращается. Совершенно иную закономерность обнаруживает удельная весовая скорость роста эмбрионов (отношение массы к длине). Если у эмбрионов 40-дневного возраста этот показатель составлял 0,95±0,06 г/см, то у 60-дневных плодов он был равен 2,28±0,26, а у 70-дневных – 4,46±0,52 (Волох, Кашкарёва, 2008).

Таблица 5.34

Характеристика эмбрионов дикого кабана в возрасте 60 дней (n = 5)

Показатели	M±m	Min	Max	σ
Длина тела, см	14,2±0,16	13,8	14,8	0,36
Длина головы, см	5,2±0,10	4,9	5,4	0,23
Высота уха, см	0,7±0,04	0,6	0,8	0,08
Длина хвоста, см	1,2±0,19	0,4	1,4	0,43
Длина пясти, см	3,5±0,16	3,0	4,0	0,36
Длина плюсны, см	3,0±0,05	2,9	3,2	0,11
Косая длина, см	5,0±0,07	4,8	5,2	0,15
Высота в холке, см	5,2±0,08	5,0	5,5	0,19
Высота в крестце, см	4,9±0,12	4,6	5,3	0,26
Обхват груди, см	7,7±0,09	7,4	7,9	0,21
Масса тела, г	36,5±0,35	35,4	37,4	0,79

тем на протяжении всего плодного периода происходит чрезвычайно интенсивное

Примерно через 20 дней длина плода, головы, высота в холке и крестце увеличивается почти вдвое, а масса – в 6 раз. При этом наименьшая изменчивость наблюдается у таких признаков, как: высота уха, длина плюсны и косая длина туловища (табл. 5.34). Все эмбрионы у дикого кабана к тому же имеют очень высокую удельную скорость линейного роста. В нашем слу-

Через 10 дней, в возрасте 70-дневных, плоды кабана по длине тела увеличиваются в 1,4 раза; по обхвату груди – в 1,6; по длине хвоста – в 1,2; а по массе – в 2,9 (табл. 5.35). Неодинаковые скорости роста характерны и для других частей тела, что не только отражает особенности онтогенеза вида, но вообще является типичным для всех высших наземных позвоночных. Таким образом, заметный весовой прирост начинается в конце предплодного периода. За-

накопление массы тела эмбрионов. Причём, наиболее стремительный удельный весовой прирост отмечен непосредственно перед опоросом, когда эмбрионы набирают соответствующую норме массу тела. Это позволяет утверждать, что линейный и весовой рост эмбрионов кабана подвержен одной общей закономерности. Суть её состоит в том, что в конце плодного периода замедляется как линейный, так и весовой рост эмбрионов. Причём, если масса эмбрионов после временной задержки стремительно увеличивается и достигает видовой нормы при рождении за считанные дни до опороса, то линейные размеры плодов в это время практически не изменяются.

Таблица 5.35

Характеристика эмбрионов дикого кабана в возрасте 70 дней (n = 4)

Показатели	M±m	Min	Max	σ
Длина тела, см	20,1±0,82	17,8	21,7	1,64
Длина головы, см	7,5±0,28	6,9	8,0	0,56
Высота уха, см	1,3±0,06	1,1	1,4	0,13
Длина хвоста, см	2,2±0,06	2,0	2,3	0,13
Длина пясти, см	5,6±0,41	4,7	6,3	0,82
Длина плюсны, см	5,4±0,29	4,5	5,7	0,57
Косая длина, см	8,0±0,12	7,8	8,2	0,23
Высота в холке, см	7,9±0,15	7,5	8,2	0,30
Высота в крестце, см	7,4±0,16	6,9	7,6	0,31
Обхват груди, см	11,2±0,55	9,8	12,5	1,11
Масса тела, г	105,7±11,80	71,0	124,0	23,60

рождение слаборазвитого потомства наблюдается довольно часто (Dardaillon, Beugnon, 1987; Hennig, 1974; Нопр, 1979 и др.). Сейчас, в связи с интенсивным расселением в Украине большого количества domesticированных нечистокровных кабанов, стали обычными как зимние, так и летние опоросы.

Таблица 5.36

Сроки рождения поросят

Даты обнаружения выводков	Количество выводков	
	Абс.	%
13 – 31 марта	3	4,0
01 – 15 апреля	19	25,0
16 – 30 апреля	36	47,4
01 – 15 мая	8	10,5
16 – 30 мая	4	5,3
01 – 15 июня	3	3,9
01 – 15 июля	1	1,3
01 – 15 августа	2	2,6
Всего:	76	100,0

Новорожденные поросята имеют небольшие размеры. Их средний вес составляет 950 (750-1050) г, длина туловища – 25 (22-27) см, а высота в холке – 19 (16,5-20) см (Курносов, Петрищев, 1977). На территории Республики Беларусь они весили от 0,9 до 1,25 – в среднем 1,1 кг или около 1,3 % от среднего веса взрослых самок (Козло 1975). В холодную погоду новорожденные поросята до 12 дней находятся в материнском гнезде, где обычно лежат молча, тесно прижавшись друг к другу. При благоприятных климатических условиях зверьки на четвёртый день после рождения могут

следовать за матерью. Несмотря на это, они до 10-18 дней питаются исключительно её молоком и лишь после появления средних резцов начинают самостоятельно рыться в почве и выбирать из неё корм (Бромлей, Кучеренко, 1983). В этот период поросята особенно уязвимы. На успешность их дальнейшего роста и развития очень влияет обеспеченность кормами свиней во время беременности. При их нехватке плоды кабана заметно отстают в росте, что можно устранить специальной подкормкой, которую желательно начать не позже, чем за полтора месяца до массового рождения молодняка.

В период, когда самки начинают воспитывать поросят, все сыновья минувшего года рождения оставляют материнское стадо. Дочери же в большинстве случаев остаются с матерью и принимают участие в размножении на следующий год (рис. 5.13). При этом обычно для своего первого опороса они выбирают уголья, расположенные неподалеку от места своего рождения.

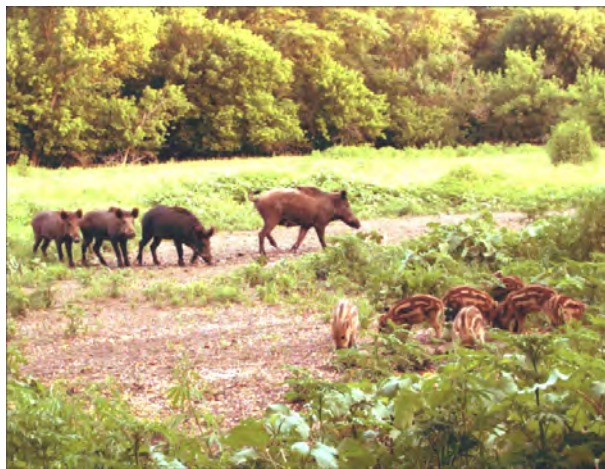


Рис. 5.13 Свинья с 3 подсвинками – самками и 7 поросятами
(Херсонская обл., Цюрупинский р-н, 01.06.2010)

© Фото: М. Шестопал / М. Shestopal

как наиболее подвижная часть популяции, гибнут чаще других половозрелых животных.

По нашим данным, на юге Украины обычно в размножении принимает участие около 80 % свиней (табл. 5.37). Этот показатель имел наименьшее значение в период интенсивного заселения кабанами степной зоны. По устным сведениям проф. В.И. Лысенка, в 1971-1975 гг. на территории Украинского Приазовья в размножении принимало участие около 60 %. Скорее всего, это можно объяснить значительной распорошенностью зверей на большом пространстве при их невысокой численности. Это затрудняло своевременную встречу животных разного

пола, что, при кратковременности эструса, не позволяло секачам осуществить эффективное покрытие самок.

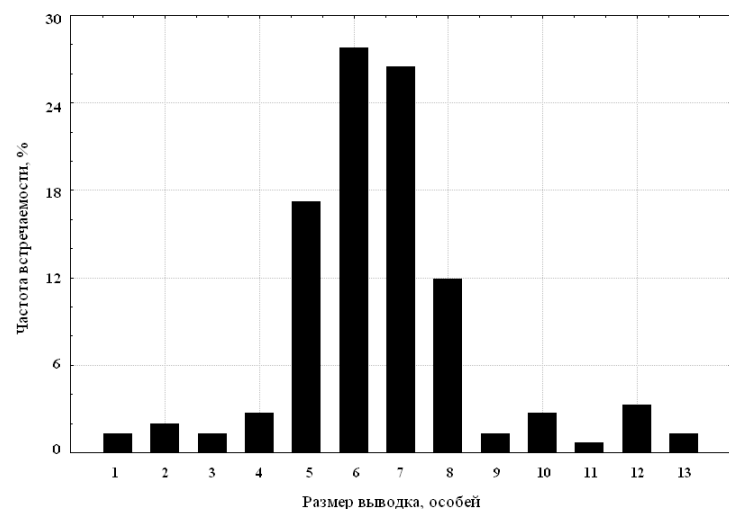
Таблица 5.37

Показатели репродукции диких свиней в апреле-октябре

Годы	Количество свиней			Количество поросят у 1 рожавшей свиньи		
	Всего	С поросятами		M±m	Min-Max	σ
		Абс.	%			
1976-1980	124	87	70,2	6,5±0,22	2-11	1,40
1981-1985	64	59	92,2	6,9±0,26	3-13	1,71
1986-1990	74	62	83,8	6,2±0,25	1-11	1,46
1991-1995	51	42	82,4	6,0±0,19	4-8	1,02
1996-2000	44	36	81,8	5,7±0,24	3-9	1,29
2001-2010	19	16	84,2	6,4±0,34	4-10	1,49
Всего:	376	302	80,3	6,3±0,10	1-13	1,49

В 1976-1995 гг. на большом участке ареала (низовья рек Днепр, Днестр и Дунай, о-в Хортица, а также искусственные леса Приазовья и Причерноморья) в размножении принимало участие 74,4-82,4 % взрослых свиней (Волох, 2002). Даже в 1996-2000 гг., когда во многих популяциях начался спад численности, анализируемый показатель достигал ~82 %. Во время формирования современного ареала и достижения пика численности плодовитость диких свиней в степной зоне Украины составляла 7,16±0,09 поросенка на размножающуюся самку. Учитывая, что южные популяции дикого кабана возникли в результате скрещивания представителей разных подвидов (*Sus scrofa attila*, *S. s. ussuricus*, *S. s. scrofa*), наверняка это способствовало повышению гетерозиготности, плодовитости и экологической устойчивости зверей вследствие гетерозиса. По мере стабилизации популяций и ареала, плодовитость диких свиней в регионе несколько сократилась и сейчас существенно не отличается от таковой в России (Казаков, Даликов, 1983; Русаков, Тимофеева, 1983), Казахстане (Слудский, 1956), а также в странах Южной и Западной Европы (Briedermann, 1970; Генов, Коцаков, 1985; Kabudi, 1987; Spitz, 1987; Telleria, Sáez-Royuela, 1985), где она достигает 6,1-6,4 (1-12) поросят. В 1982 г. в Днепропетровской области охотники добыли 4-самок с 24-я хорошо развитыми эмбрионами (Губкин, 1985), т.е. их средняя плодовитость составила 6,0, что близко к средней величине.

Вообще в Степной Украине преобладают выводки из 5-6 (45,0 %) и 7-8 (38,4 %) поросят; реже встречаются свиньи с 1-4 (2,0 %) и 9-13 (9,3 %) детёнышами (рис. 5.14). Часть их у особо плодовитых матерей гибнет от голода ещё в течение первого месяца жизни, поскольку свинья имеет всего 10 пар сосков, в первой из которых бывает очень мало молока. Поэтому в природных условиях она даже теоретически не может выкормить более 10 поросят (Майнхардт, 1983), хотя случаи рождения 11-13 поросят известны в различных частях ареала.

Рис. 5.14 Размер выводка у дикой свиньи ($n = 302$)

На 4-8 день после опороса свиньи с поросятами, которые состоят в родстве, объединяются в семейный союз (Майнхардт, 1983). Территориально его члены держатся в местах опороса около 4 месяцев, что совпадает со сроками выкармливания детёнышей молоком, и только крайние обстоятельства заставляют зверей покинуть избранный район. В таких группах в местах наших исследований бывало от 10 до 42 особей, среди которых доминировали поросята (5-34), а также присутствовали взрослые (1-5) и молодые (1-4) свиньи. Зарегистрированы случаи, когда поросята свиней, состоящих в родстве, кормились молоком разных матерей (Шостак С., Шостак А., 1988). Это позволяет предположить, что оставшиеся сиротами поросята могут быть приняты лактирующими самками из другой семьи.

На величину приплода у диких свиней большое влияние оказывают погодные и кормовые условия. В Кампиносском национальном парке (Польша) в годы с длительными морозами и высоким снежным покровом на 1 взрослую самку приходилось 1,4, а в благоприятные, после хорошего урожая желудей, – 5,7 поросят, которые дожили до 2 месяцев. Смертность в более раннем возрасте достигала ~15,0 % от всех родившихся детёнышей (Andrzejewski, Jezierski, 1978). Причиной таких больших колебаний, величина которых превысила 400 %, скорее всего, была эмбриональная смертность, которая является важным механизмом регуляции численности у плодовых животных (А.В.). В годы высоких урожаев дуба и красного бука в Германии плодовитость свиней достигала 5,5-5,6, а при недостатке кормов – 4,5-5,5 поросят (Briedermann, 1970). На территории Испании в октябре-марте 1983-1985 гг. среди добытых 109 свиней 29 (26,6 %) были беременны, а их плодовитость составляла 4,3 (1-6) поросят на 1 самку, что является самым низким показателем в Европе (Sáez-Royuelle, Telleria, 1987). В Болгарии на 1 беременную самку приходилось 6,4 эмбриона, после опороса оставалось 6,1, к открытию охоты – 5,6, а после неё – 3,5 поросят. Таким об-

разом, отход по естественным причинам составил 18,8 %, а от влияния охоты – 32,8 % от среднего количества эмбрионов (Генов, Коцаков, 1986). На территории Днепро-Орельского природного заповедника размер выводка зимой ($n = 90$) в среднем составлял 3,79 (3,20-4,77) особей (Антонец, Окулова, 2014), что близко к полученным нами результатам в других местах степной зоны (Волох, 2001; Volokh, 2008).

Высокая плодовитость диких свиней, полигамия, большая продолжительность жизни и почти постоянное преследование их человеком способствуют формированию своеобразной возрастно-половой структуры их популяций (табл. 5.38). Обычно наиболее многочисленной группой в ней являются поросята, количество которых очень колеблется по годам. В местах наших исследований доля поросят может составлять от 50,6 до 71,6 %, тогда как в центральной России – 49 % (Воронин, 1975), а в заповедниках Белоруссии – до 65,3 % (Лавов, 1981).

Таблица 5.38

Динамика возрастно-половой структуры степной популяции кабана*

Годы	Взрослые				Подсвинки		Поросята		Всего	
	Самцы	%	Самки	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
1976-1980	92	11,1	124	14,9	95	11,4	520	62,6	831	100,0
1981-1985	59	8,6	89	12,9	107	15,5	434	63,0	689	100,0
1986-1990	84	13,3	90	14,2	138	21,9	320	50,6	632	100,0
1991-1995	37	10,4	65	18,3	45	12,6	209	58,7	356	100,0
1995-2000	63	14,6	92	21,7	34	8,0	235	55,4	424	100,0
2001-2010	8	5,2	23	14,8	13	8,4	111	71,6	155	100,0
Всего:	343	11,1	483	15,7	432	14,0	1829	59,2	3087	100,0

*Состав 11 больших стад ($13,6 \pm 3,45$; Limit 2-33), состоящих из 149 кабанов, установить не удалось

В этой связи, следует упомянуть об исследованиях В.С. Щербака (1986), проведенных в 1980-1985 гг. на территории Херсонской области. По его данным, в те годы к началу охоты, которая обычно начиналась в ноябре (А.В.), в стадах кабана доминировали особи в возрасте 20-33 месяца (~55 %), тогда как на долю взрослых приходилось всего 1-2, а на долю поросят – 43-44 %. Причиной этого автор считает избирательную любительскую охоту по лицензиям, стоимость которых не была дифференцирована ни по возрасту, ни по полу добываемых животных.

На территории Днепро-Орельского природного заповедника, где обитает небольшая группировка дикого кабана, в 1991-2009 гг. доля взрослых особей составляла 31,6; подсвинков – 18,3 и поросят – 55,1 % (Антонец, Окулова, 2014). Это свидетельствует о значительной воспроизводительной способности вида в степной зоне Украины, которая, кроме плодовитости, естественно, очень зависит от количества взрослых свиней. В исследованной нами популяции чаще всего в одном стаде их находилось $1,4 \pm 0,05$ (1-6) особей или 15,7 (12,9-21,7) % от всех животных. В некоторых местах этот показатель может быть значительно выше, например, в центральной России – около 25 % (Воронин, 1975), на её северо-

западе – 26,5 % (Русаков, Тимофеева, 1984), а в Казахстане – 50,9 % (Слудский, 1956).

На уровень репродукции дикого кабана также существенно влияет количество взрослых самцов в популяциях. При небольшом количестве секачей, часть свиней может остаться неоплодотворенной, что отрицательно влияет на динамику численности и на её прирост. Во время гона взрослые самцы встречались в 318 стадах, а их доля составляла 11,1 (5,2-14,6) % от всех учтённых животных. В этот период секачи охраняют свои гаремы, неотступно следуя за самками. После окончания течки у свиней, которая длится всего 2 суток, самцы оставляют репродуктивные группировки и живут поодиночке. Это характерно для всех диких популяций этого вида (Бромлей, 1964; Козло, 1975; Andrzejewski, Jezierski, 1978; Spitz, Répin, 1985).

С начала XXI ст. на юге Украины распространилось выращивание диких кабанов в вольерах с их последующим выпуском в природу. Как правило, для этой цели используют нечистокровных domesticированных свиней, предки которых не прошли через сито естественного отбора. В результате плохого, с точки зрения охотничьего хозяйства, племенного материала самки этих гибридов в некоторые годы дают по два приплода за год. Такие случаи нам известны из Днепропетровской области, когда в вольере свинья родила 1 апреля 5 поросят, затем, после спаривания 27 июня, ещё 9 – в конце октября. В Запорожской области, в таких же условиях, у нескольких свиней первый опорос пришёлся на третью декаду февраля, а второй – на конец октября! Это не только увеличивает гибель поросят, но и способствует отселению подсвинков в экстремальные по климатическим особенностям периоды года, а также – к снижению жизнестойкости последующих поколений дикого кабана. Учитывая неблагоприятные последствия для популяции, в европейских охотничьих хозяйствах свиньи, которые рожают поросят дважды в год, подлежат селекционному изъятию, как и их потомки.

Обобщая данные, полученные при изучении дикого кабана, следует заметить, что его степные группировки имеют очень значительные репродуктивные свойства. Они определяются большим количеством самок, которые принимают участие в размножении, их высокой плодовитостью, а также значительной выживаемостью поросят.

Зайцеобразные

Заяц-русак. Представители этого вида достигают половой зрелости очень рано – в 4, а большинство – в 6-8 месяцев (Колосов, Бакеев, 1947; Slamečka et al., 1997). Продолжительность беременности русака в неволе составляет 42-43 дня. Гонады самцов заметно увеличиваются в декабре, их размеры максимальны – в марте, а минимальны – в сентябре-октябре; у самок же максимум развития половых желез приходится на апрель, минимум – на ноябрь-декабрь (Baczyński, 1964).

На южной границе распространения вида в Украине спаривание, беременность и лактация на протяжении 11 месяцев (с января по декабрь) происходят без заметных пауз (табл. 5.39). Это позволяет зверькам за год давать 3-4 помёта (Мигулин, 1966). Лишь в ноябре и в декабре половая активность зайца-русака сильно уменьшается или полностью прекращается (Корнеев, 1960).

В степной зоне в конце декабря и в начале января уже встречаются гонные зайцы, лёжки которых часто попарно находятся недалеко друг от друга – иногда их плотность может достигать 7-8 особей/100 кв. м (Корнеев, 1960). Поэтому первый выводок на юге Украины появляется уже в последней декаде февраля и в начале марта. В Казанковском районе Николаевской области 10 декабря 2011 г. была добыта самка с 1 полностью сформированным плодом (данные Ю.В. Милобога), а в Гуляйпольском районе Запорожской области 4.01.1998 г. – самка с еле различимыми 2 зародышами в матке (данные В.В. Петриченка). Однако в некоторые годы явление зимних помётов у русака может иметь массовый характер. По данным А.М. Колосова и Н.Н. Бакеева (1947), изучавших биологию зайца-русака в степях Предкавказья, из 63 самцов, исследованных в январе-феврале, у 56 (88,9 %) семенники весили 7-14 г и пребывали в состоянии половой активности, а у 33 (57,0 %) из 58 самок были обнаружены эмбрионы. Из 331 самок, добытых в конце охотничьего сезона 1937/38 гг. на территории Днепропетровской, Одесской, Полтавской и Харьковской областей, 94 (28,4 %) были беременными (Мигулин, 1938).

Таблица 5.39

Некоторые показатели репродукции зайца-русака в степной зоне Украины

Месяцы	Участие самок в размножении, %		Плодовитость, особей	
	в природных условиях*	в вольере**	в природных условиях*	в вольере**
Январь	11,1	0	2,5	0
Февраль	66,7	21,2	4,5	1,3
Март	80,0	39,5	1,8	2,3
Апрель	92,3	51,2	5,0	2,3
Май	90,0	63,4	4,0	2,4
Июнь	75,0	60,3	4,7	3,0
Июль	83,3	60,3	3,3	3,0
Август	57,1	45,2	3,4	1,7
Сентябрь	42,9	23,2	2,5	1,5
Октябрь	27,3	5,6	1,7	2
Ноябрь	10,0	0	2,5	0
Декабрь	0	0	2,5	0

По: *Л.С. Шевченко (1974); **В.А. Архипчук (1983)

Вообще ранние помёты в конце зимы в степной зоне Украины раньше встречались довольно часто, однако были и годы, когда брачный период начинался лишь во второй половине зимы (Браунер, 1923). В то же время в Польше самки с явными признаками первой беременности в одни годы были отмечены в январе, а в другие – в феврале (Baczyński, 1964). Из 144 самок, исследованных нами в

осенне-зимний период, лишь 2 (1,4 %), которые были добыты 6 ноября, 1 (0,7 %) – 28 декабря и 2 (1,4 %), соответственно, 15 и 21 января, были беременными. В феврале в Украине и в странах Западной Европы это явление характерно для большинства самок. Например, в январе в Нидерландах обычно не менее 68 % самок зайца-русака (Broekhuizen, Maaskamp, 1981) и около 60 % в феврале в Германии (Möller, 1976) пребывало на разных стадиях беременности.

В природных условиях в течение года в процессах репродукции принимало участие $57,8 \pm 9,23$ (10,0-92,3) % (Шевченко, 1974), а в вольере – $41,1 \pm 6,80$ (5,6-63,4) % самок (Архипчук, 1983). Причём в охотничьих угодьях зверьки размножались в течение почти всего года, кроме декабря. Вообще в различных популяциях зайца-русака на юге Украины в первом помёте обычно участвует около 35 % взрослых самок, во втором – 100 %, в третьем – 62 % и в четвёртом – 50 % (Колосов и др., 1979). В Нидерландах этот показатель с февраля по август составлял около 80 % (Broekhuizen, Maaskamp, 1981). Во Франции среди добытых в 1975 г. на охоте 163 самок 36,8 % было взрослых и, соответственно, 63,2 % молодых (в возрасте 6-7 месяцев), треть из которых были кормящими. Во 2-й половине сентября лактирующие зайчихи составляли 82 %, затем они встречались всё реже, а со второй половины ноября их не стало вообще. В целом среди 28 самок текущего года рождения в размножении принимало участие 36 %, среди 60 взрослых – 53 %. При исследовании зверьков, содержащихся в 1970-1975 гг. в вольере, были получены сходные данные: из 35 беременных самок 10 (27,8 %) были одновременно и лактирующими. Кормление молодняка молоком наблюдалось до конца сентября-начала октября (Périp, 1977). На юге Украины обращает на себя внимание (табл. 5.39), что участие самок русака в репродукции достигает максимальных значений (75,0-92,3 %) в марте-июле. За некоторыми исключениями, в это время наблюдается и максимальная плодовитость. Причем это было зарегистрировано и в естественных условиях (Шевченко, 1974), и при выращивании зайцев в вольере (Архипчук, 1983). Появление наибольшего количества молодняка совпадает с наибольшей концентрацией качественных кормов в природе, что, бесспорно, имеет адаптивное значение. Весьма редко зайчата рождаются осенью.

В Мелитопольском районе Запорожской области 28.12.1986 г. на последней в сезоне охоте добыли зайчиху с 1-крупным эмбрионом (данные охотника Я.Б. Игнатъева). 06.11.1999 в день открытия охоты на территории Карловского района Полтавской области добыли 2 беременных самок с 3 и 4 полностью сформированными плодами (данные охотоведа В.Н. Перистого). В Новониколаевском районе Запорожской области 01.11.2008 г. был обнаружен новорожденный зайчонок (данные охотника С.И. Кухленка). Чаще всего родителями таких зверьков оказываются молодые самки из первых помётов текущего года.

Заяц-русак имеет значительный уровень репродукции, которая обеспечивается высокой плодовитостью, наличием нескольких приплодов в течение года и суперфетацией. Последнее явление было открытое сравнительно недавно и состоит в способности к оплодотворению беременных самок за 1-8 дней до окота. При этом зародыши формируются в одном из рогов матки, другой же начинает функционировать несколько позже. По некоторым данным (Шаталова, 1981), это способствует успешности преждевременного повторного оплодотворения и со-

кращению времени между родами на 32-35 дней против 42-46. Однако другие исследователи (Knaus, 1966) категорически отрицают наличие суперфетации у русака, поскольку, по их мнению, желтое тело, функционирующее на протяжении всей беременности, не позволяет овулировать другим яйцеклеткам. Его гормональная функция прекращается лишь в последние 24 часа перед родами, что открывает возможность для генеративной изменчивости матки и яичников. Например, в Нидерландах при обследовании 220 беременных зайчих наличие суперфетации также установить не удалось (Broekhuizen, Maaskamp, 1981). В то же время имеются неопровержимые доказательства, что самки, находящиеся на средней стадии беременности, имели молочные железы весом 100-185 г и, следовательно, продолжали кормить зайчат (Колосов, Бакеев, 1947).

На темпы воспроизводства русака оказывают большое влияние погодные условия. В странах с мягкими зимами, в частности в Нидерландах, размножение начинается очень рано – в конце декабря у 50 % взрослых и 14 % молодых самок уже заметные желтые тела, а в середине января 79 % взрослых и 12 % молодых зайчих являются беременными. Вообще в репродукции здесь принимает участие около 83 % самок, средний размер выводка составляет 2,68, а выход зайчат на 1 взрослую самку – 11,02 (Broekhuizen, 1976; 1979). Интересно, что в Новой Зеландии, в условиях благоприятного мягкого климата, зайцы размножаются в течение всего года без заметных пауз и у них бывает 4-8 выводков. Но их средний размер несколько меньший, чем в Европе, а выход зайчат на 1 взрослую зайчиху не превышает 10,3 особей. Лишь в субальпийской зоне этой страны, которая расположена в Южном Полушарии, репродуктивно активные самки не были отмечены с апреля до середины мая (Flux, 1967). В суровых условиях Северного Казахстана половая активность русака длится с февраля по август, что значительно меньше, чем в других местах ареала. Разгар спермато- и овогенеза приходится на март-июль, а фаза покоя – на октябрь-январь. При этом количество зайчат (48,5 % ♂ и 51,5 % ♀) в приплоде колеблется от 1,9 (1-й помет) до 6,2 (2-й) и 3,6 (3-й). Довольно часто наблюдается резорбция эмбрионов, причиной чего считают нехватку зеленого корма (Фадеев, 1964). В северной и центральной России, которая также отличается суровыми климатическими условиями, зимой сперматогенез и овогенез у зайца-русака вообще останавливается, хотя в марте возобновляется и приобретает значительную интенсивность. Вследствие этого, здесь у русака наблюдается лишь два выводка, однако зайчата рождаются в более благоприятное время, чем на юге ареала. Это даёт возможность северной группировке вида сократить уровень смертности и, с учётом 10 %-й резорбции эмбрионов, обеспечить среднегодовую плодовитость на уровне 7 зайчат на самку (Колосов, Бакеев, 1947).

Однако при большой продолжительности периода размножения и значительном числе помётов количество эмбрионов у одной самки невелико. В первой трети XX ст. в Ставропольском крае (Россия) зимой на 1 зайчиху приходилось 1,7; весной – 3,5; летом – 3,7 и осенью – 3,0 зародышей. При этом наблюдался высокий уровень резорбции, которая зимой достигала 19; весной – 7; летом – 15,5, а осенью ~25 % (Колосов, Бакеев, 1947). В 50-годы в степной зоне Украины наиболее часто у самок регистрировали 1 (22,4 %); 2 (42,2 %); 3 (17,2 %) и 4 (14,7 %) эмбрионы; очень редко встречались зайчихи с 5 (0,9 %) и 6 (2,6 %) эмбрионами, а средняя плодовитость со-

ставляла 2,36 (Корнеев, 1960). В Херсонской области в течение года регистрировали появление 4 приплодов размером 2,7; 5,3; 2,6 и 3 эмбрионов (всего 13,6), но родилось лишь 11,8 зайчат (Шаталова, 1971). В 70-х годах в Запорожской области осенью среднее количество молодых зайцев в перерасчёте на 1 взрослую самку составляло 1,4-6,0 особей (Галака, 1969). Учитывая, что у большинства самок в Украине окот происходит 3 раза в году, у 30 % – 4, а у некоторых животных – 5, взрослая зайчиха рождает 10-12, молодая – 8 детёнышей в год. При этом у 15,8 % самок была выявлена суперфетация (Шевченко, 1974). Во Франции на одну самку приходилось 1-4 (в среднем – 2 эмбриона); интересно, что по 3-4 эмбриона находили только в сентябре (Pépin, 1977). Даже в Аргентине, которая отличается весьма благоприятными экологическими условиями для исследуемого вида, число помётов у русака составило 1,77-4,29, а количество зайчат в 1 помёте – 2,0-3,0 (максимум – 5). Несмотря на высокую плодовитость, размер приплода за сезон размножения был очень нестабилен и колебался в пределах 4,4-12,0 зайчат на 1 рожающую самку (Dietrich, 1985). В Болгарии заяц размножается с февраля по сентябрь и имеет 4 (редко – 5) помётов в год, по 2,5-3,0 зайчат в каждом из них. Годовой прирост, в среднем, составляет 2,5 особи на 1 самку (Марков, Петров, 1965). В Польше первые беременные самки в благоприятные годы отмечены в январе, а в неблагоприятные – в феврале. Средний же выход молодняка на самку, соответственно, составлял 7,4 и 2,3-2,4 зайчат (Baczyński, 1964; Pielowski, 1976), в Германии – 11,0 и 3,2 (Möller, 1976), а Нидерландах – 2,68 (Broekhuizen, Maaskamp, 1981). В Румынии число эмбрионов колебалось от 1,5 – в феврале до 4,4 – в мае и 3,0 – в сентябре (Almasan, Cazacu, 1976). Реальный же прирост составлял в Швейцарии всего 2,25 (Wandeler, Huber, 1969), в Дании – 3,0 (Abildbard et al., 1972), в Польше – 2,2-2,9 (Jezierski, 1965), в Южной Украине – 2,2-3,5 (наши данные) зайчат на самку к началу охоты. Причинами этого являются: высокая элиминация зародышей на разных стадиях их развития при неблагоприятном питании будущих матерей в ответственные периоды репродуктивного цикла, а также гибель молодняка от погодных условий и влияния разнообразных антропогенных факторов. Известно, что увеличение количества осадков в мае-июле, благодаря улучшению кормовых условий, положительно влияет на процессы воспроизводства у русака (Мигулін, 1966). Поэтому одним из приемов, который предотвращает развитие летней депрессии группировок этого вида в южных районах, является сохранение лугов и создание участков с многолетними травами.

Для зайца-русака также характерна довольно высокая эмбриональная смертность, которая наблюдается во все сезоны года. Наименьшее количество резорбирующихся эмбрионов было отмечено весной (7 %), довольно много (41,7 %) – летом, ~25 % – осенью и 19 % – зимой (Колосов, Бакеев, 1947). Вследствие этого, реальная плодовитость самок может существенно колебаться во времени, поэтому экологические условия оказывают большое влияние на воспроизводство. Как правило, в периоды с тёплыми зимами и большим количеством весенних осадков восстановление ресурсов зайца-русака происходит быстрее, чем в холодные и засушливые годы (Мигулін, 1966; Волох и др., 1988).

Репродуктивную способность популяций любого вида удобно оценивать по соотношению взрослых животных и их потомков. В 1966-1967 гг. в Куйбышев-

ском (Запорожская область) и Вознесенском (Николаевская область) государственных охотничьих хозяйствах, специализирующихся на выращивании, отлове и расселении зайцев, количество молодняка, приходящегося на 1 взрослую самку, составило 4,4 особи (табл. 5.40). В среднем, за 2 года (1966-1967) прирост численности, определённый по количеству зайчат, в Куйбышевском охотничьем хозяйстве составил 77,1 %, в Вознесенском – 56,4 %, а в Кагарлыкском, которое расположено в лесостепной зоне, – 43,2 % (Галака, 1969). Эти показатели были очень важны, поскольку в советское время они использовались для определения норм изъятия зайца-русака в УССР.

Таблица 5.40

Особенности репродукции зайца-русака в 1966-1967 гг.*

Государственные охотничьи хозяйства	n	Взрослые			Молодые			Прирост	
		♂♂	♀♀	♂:♀	♂♂	♀♀	♂:♀	к началу охоты, %	от 1 самки, шт.
Куйбышевское	902	81	126	1:1,56	258	437	1:1,69	65,0-78,5	3,0-6,0
Вознесенское	225	39	59	1:1,51	55	72	1:1,31	48,6-59,3	1,9-2,5
Кагарлыкское	125	22	49	1:2,23	17	34	1:2,00	41,0-43,6	1,1

*По: Б.А. Галака (1969)

По нашим данным (табл. 5.41) в отдельные годы доля молодых зайцев в приазовской популяции может колебаться от 51,4 до 66,9 %, но, в среднем, этот показатель составляет 60,8 %. Причем размер указанных колебаний определяется количеством зайчат, которые дожили до ноября ($r = 0,59$).

Большое влияние на репродуктивную способность русака оказывает возрастно-половая структура его популяций, которая отличается значительной динамикой. По данным уважаемых авторов (Колосов, Бакеев, 1947; Корнеев, 1960; Груздев, 1974; Pépin, 1977; Pielowski, 1976 а) в группировках зайца соотношение количества самцов к самкам близко 1:1. Однако на протяжении многих лет в степной зоне Украины самки численно доминируют над самцами (табл. 5.41) как среди взрослых, так и среди молодых особей.

Таблица 5.41

Возрастно-половая структура популяции русака в Украинском Приазовье

Годы	Состояние популяции	n	Количество				
			Взрослых, %			Молодых	
			Самцы	Самки	Всего	%	На 1 взрослую самку*
1967-1973	Сокращение	121	14,8	26,5	41,3	58,7	2,2±0,21
1973-1978	Увеличение	145	9,0	24,1	33,1	66,9	2,7±0,37
1978-1981	Сокращение	138	26,1	22,5	48,6	51,4	2,2±0,19
1981-1995	Увеличение	268	19,4	17,9	37,3	62,7	3,5±0,54
1995-2002	Сокращение	144	18,1	20,1	38,2	61,8	3,1±0,47
Всего:		816	17,8	21,4	39,2	60,8	2,8±0,36

*По результатам охоты в ноябре.

Лишь в отдельные годы может наблюдаться иная ситуация (табл. 5.40). Причём доминирование самок или самцов наблюдалось в разные фазы развития популяции – как во время увеличения численности, так и в периоды её сокращения. Но в целом, оно выглядело, как 1:1,2 в пользу самок. Это же в 1966-1967 гг. наблюдалось на территории государственных охотничьих хозяйств, имеющих высокую плотность населения зайца, где соотношение полов составляло 1:1,3-2,0 при превосходстве самок. Причем близкое к указанному соотношение зверьков по полу было выявлено среди зайцев всех возрастов (Галака, 1969). Скорее всего, небольшой индивидуальный участок русака и сравнительно высокая с другими видами исследуемых млекопитающих плотность, полигамия способствуют эффективному оплодотворению большинства самок при различном соотношении зверьков по полу.

Учитывая, что возрастная структура группировок русака очень зависит от влияния абиотических факторов, которые на юге весьма динамичны, указанные показатели также отмечаются значительной изменчивостью. В конце 70-годов в Запорожской и Николаевской областях на 1 взрослую самку приходилось 1,9-6,0 особей молодняка, доля которого составляла 48,6-78,5 % (Галака, 1969). А во время депрессии популяции 1969-1972 гг. в государственных охотничьих хозяйствах «Куйбышевское» (Запорожская обл.) она достигала 20-31 %, «Вознесенское» (Николаевская обл.) – 14 % и лишь в государственном охотничьем хозяйстве «Буркуты» (Херсонская обл.) – 46 % (Абеленцев и др., 1973). Во время высокой численности при исследовании нами выборки зайцев ($n = 49$), добытых 28.XI-26.XII.1982 г. в Мелитопольском районе Запорожской области, на долю взрослых животных приходилось 51,5 (самцы – 33,3%; самки – 18,2 %), а на долю молодых – 48,5 %. В 2013 г., при средней численности, доля взрослых и молодых зайцев ($n = 52$) была одинаковой. Но, поскольку степная зона Украины характеризуется большим локальным своеобразием хозяйственной деятельности и различной величиной изъятия зверьков, такое наблюдается не везде...

Значительная динамика возрастно-половой структуры русака при его высокой репродуктивной способности зарегистрирована и в других странах Европы. В частности, в 1962-1965 гг. среднее количество молодых зайцев в Польше составляла 50 % (Jezierski, 1965), а в 1966-1968 гг. – 62-73 % при соотношении полов 1:1 с небольшим преимуществом самок (Pielowski, 1968). В Германии было установлено значительное колебание доли молодняка по годам (45-76 %) и по типам угодий (30-70 %) (Rieck, 1963; 1966). В 80-е годы XX ст. в бывшей Югославии это показатель также имел большую изменчивость – от 31,8 до 66,4 % (Jovanović et al., 1981). В Болгарии предельный возраст русака составлял 7-8 лет, но практически популяция зайцев обновлялась за 2-3 года (Марков, Петров, 1965). В островной группировке на территории Дании молодняк составлял 32-71 % (в среднем – 53 %), а на 1 взрослую самку осенью приходилось 1,4-5,0 зайчат; в среднем – 3 (Abildbard et al., 1972).

Обобщая подраздел, надо заметить, что южные маргинальные популяции зайца-русака в Украине имеют значительную репродуктивную способность, которая может обеспечить ежегодный прирост численности на уровне 120-155 %.

Но, к сожалению, она нивелируется очень высокой постэмбриональной смертностью зверьков, причиной которой является неблагоприятное влияние естественных и антропогенных факторов.

Дикий кролик. Этот вид очень распространён в Западной Европе, где является важным объектом охоты. Как и у зайца-русака, половая зрелость у этого вида наступает очень рано – в возрасте 5-6 месяцев, но беременность длится всего 28-30 дней. Следствием такого короткого срока внутриутробного развития является то, что крольчата рождаются мене развитыми, чем зайчата. Они лишены волосяного покрова, слепые и имеют маленький вес, который составляет всего 37-54 г. Несмотря на то, что дикие кролики рожают детёнышей в норах, благодаря предыдущему обстоятельству, для них характерна более высокая постнатальная смертность, чем для русака. Однако это компенсируется высокой плодовитостью, которая составляет 2-12 детёнышей (чаще 4-6) на 1 рожавшую самку, и сравнительно большим количеством помётов (4-6) в год (Boback, 1970).

В Украине первое спаривание у дикого кролика происходит в первой декаде марта, последнее – в сентябре и даже в октябре. Поэтому большинство крольчат рождается в исключительно благоприятное время. В 7-8 дней у них формируется ювенильный волосяной покров, на 11-й день зверьки прозревают, а в 25-дневном возрасте начинают вести самостоятельную жизнь (Архипчук, Груздев, 1986). Тёплая погода в осенне-зимний период может провоцировать смещение сроков гона у дикого кролика, а также увеличить продолжительность сезона размножения этого теплолюбивого вида. В.А. Лобков (2010 а) отмечал случаи появления первых приплодов у этого зверька в Одесской области в середине января-феврале, а последних – в середине ноября 2007 г.

В 1978-1981 гг. на фермерских землях графства Кембриджшир (Великобритания) было добыто 1248 диких кроликов и определено состояние их половых органов. У самцов вес семенников и их придатков был максимален в феврале-мае, а минимален – в сентябре-октябре, что соответствует пику и депрессии сперматогенеза. Несмотря на то, что доля самцов с активным сперматогенезом сокращалась с апреля и возрастала в ноябре, зверьки, способные к эффективному спариванию, встречались в течение всего года. У самок средний вес яичников увеличивался в январе-апреле и уменьшался в июне-октябре. Доля лактирующих и одновременно беременных самок была одинаковой в любой месяц, кроме сентября-ноября. Среднее количество эмбрионов на 1 самку увеличивалось с июня по август. Короткая беременность и месячный интервал между родами дают возможность дикому кролику производить большое количество потомков. За сезон размножения на 1 самку приходилось 23,9 эмбрионов и 17,2 выкормленных крольчат, что составило 71,96 %. Однако потери молодняка, максимум которых приходится на первые месяцы жизни, могут быть очень большими и достигать размера выводка. В целом, плодовитость самок, по количеству выкормленных крольчат, была максимальной в июне (Boyd, Myhill, 1987).

На территории Австралии (Южное Полушарие), известной невероятно успешной акклиматизацией дикого кролика, а январе-феврале все исследованные

крупные семенники продуцировали сперматозоиды. Это указывало на готовность к спариванию зверьков даже в середине лета. Полувзрослые самцы были готовы к размножению позже взрослых. В прибрежных районах с морским влажным климатом доля беременных самок и рождаемость достигали более высокого пика раньше, чем в континентальных с аридными условиями. Второй пик, обусловленный половой активностью полувзрослых зверьков, в приморских районах приходился на конец сезона размножения, а в материковых он был незаметен. Период размножения в местах со средиземноморским и аридным климатом, в целом, совпадает с периодом активной вегетации растений (Wheeler, King, 1985). Развитие последних особенно усиливается после зимних дождей в марте-апреле, что обеспечивает зверьков качественной пищей с высоким содержанием протеинов. Это в значительной мере стимулирует развитие половых желез кроликов и способствует их эффективному спариванию. Первые крольчата появляются из нор в мае-июне. Постоянное наличие свежей зелёной растительности вообще позволяет размножаться кроликам в Австралии почти весь год. Однако интенсивность размножения всё же зависит от концентрации кормов в природе, которая существенно влияет на сезонный цикл плодовитости (King, Wheeler, 1985). В Новой Зеландии при определении состояния половых органов 767 кроликов было выявлено, что на севере плодовитость зверьков ($n = 89$) составляла $6,73 \pm 0,2$ эмбриона и $7,51 \pm 0,2$ жёлтых тела, а на юге ($n = 92$), соответственно: $6,75 \pm 0,3$ и $7,94 \pm 0,4$ на 1 самку. При этом соотношение зверьков по полу выглядело, как 1:1,09 в пользу самок. В популяции особи в возрасте до 10 месяцев составляли 27 %, 10-25 месяцев – 46 %, 25-33 месяца – 8 % и старше 33 месяцев – 19 % (Wodzicki, Darwin, 1962).

Благодаря высокой репродуктивной способности, дикий кролик в местах с благоприятными экологическими условиями способен достигать очень высокой численности. В субтропических районах Австралии за 18 месяцев плотность его популяции возросла от 4-7 до 15 экз./га. Период размножения начинался сразу после сухого сезона, причем у молодых кроликов с массой <750 г соотношение полов было сдвинуто в сторону самок, а у взрослых (масса >1400 г) – в сторону самцов. Молодые самцы были более склонны к расселению, чем самки, а взрослые вообще вели оседлый образ жизни (Pager, Fullagar, 1986). Несмотря на большую смертность молодняка, популяции кроликов способны к увеличению в 3-4 раза за 1 год (Myers, Schneider, 1964). В Германии на площади в 3 га летом за 11 недель численность зверьков увеличилась на 277,5 % – от 80 до 302 особей. После вспышки миксоматоза (21-26 августа) она сократилась до 102, но уже 20 сентября увеличилась до 214 особей – на 109,8 % (Spittler, 1998). Эта способность реагировать на существенные популяционные потери интенсификацией размножения обусловлена вовлечением в репродуктивный процесс молодых зверьков и увеличением доли размножающихся самок.

ГЛАВА 6

СМЕРТНОСТЬ И ЗАБОЛЕВАНИЯ ДИКИХ ЗВЕРЕЙ

Смертность играет существенную роль в регулировании популяций и связана с действием естественного отбора через элиминацию наименее приспособленных особей. Поэтому она имеет место и в периоды увеличения численности, и при её сокращении. Особенно большие размеры смертности зарегистрированы при высокой плотности животных (Pimlott, 1970), что весьма характерно для млекопитающих, которым присуща зависимость от плотности регуляция. Вообще рассматриваемый показатель является почти постоянной величиной, которая определяется комплексным влиянием многих факторов (Лэк, 1957). Более того, смертности присущи сложные компенсаторные механизмы, которые реализуются через гибель определённого количества особей от разных причин. При этом репродуктивный потенциал популяции изменяется в незначительных пределах (Филонов, 1977).

Смертность может существенно вырасти лишь в отдельные годы, которые характеризуются погодными аномалиями, эпизоотиями или усилением антропогенного влияния. При этом отмечено, что наибольшие различия у зверей и птиц разного пола наблюдаются у тех видов, где взрослые самцы и самки значительно отличаются размерами. В этом случае тенденция к большей смертности самцов отмечается даже на ранних стадиях беременности, а также во время родов. Считается, что половой отбор, поддерживая большой размер тела у взрослых самцов, увеличил скорость их роста до времени, после которого эта особенность уравнивается ценой жизни молодых особей (Miller, 1985). Вообще у млекопитающих в молодом возрасте, особенно при недостатке пищи, умирает больше самцов, чем самок. Например, в островной популяции благородного оленя на территории Шотландии в течение первых двух лет жизни смертность самцов была на 20 % выше, чем самок (Mitchell, Crisp, 1981).

Несмотря на то, что знание размеров и причин смертности имеет важное практическое значение, определить их можно далеко не всегда. Особенно это касается охотничьих животных, где влияние наиболее существенных факторов, каковыми является охота и браконьерство, во многих странах носит скрытый характер. Конечно, причин, которые способствуют гибели зверей, очень много, но по интенсивности влияния, кроме указанных, можно выделить следующие: травмы от сельскохозяйственной техники и транспортных средств, голод и болезни, отравление удобрениями и пестицидами, нападение хищников, гибель в водоемах и некоторые другие. Причём для каждого вида животных они имеют разное значение, которое изменяется во времени и пространстве.

Гибель животных от различных причин

Грызуны. Особую трудность изучение смертности представляет у грызунов, поскольку большая часть животных, особенно больных и старых, погибает в норах. Поэтому мы далеки от мысли, что нам (равно, как и другим исследователям) удалось изучить этот вопрос в полном объеме – скорее всего, полученные материалы отражают лишь отдельные аспекты проблемы.

У многих грызунов очень важное значение для поддержания целостности популяции или семьи имеет внутривидовая агрессия. Особенно ярко она выражена у таких узко специализированных животных, как бобр, нутрия и ондатра. Шкурки взрослых самцов этих зверей покрыты многочисленными рубцами и шрамами, что косвенно свидетельствует о периодически возникающих конфликтах и физических способах их разрешения. Указанные грызуны имеют специальные железы, секретом которых они метят окраины территорий своих поселений. Однако при поиске новых мест расселяющиеся молодые особи преодолевают такие участки или делают попытки их заселения. В этом случае они становятся объектом немедленного нападения, что чаще всего для мигрантов заканчивается гибелью. Мне неоднократно приходилось в апреле и мае находить трупы бобров с чудовищными ранами на шее, морде и верхней части груди, нанесенными их сородичами. Об этом косвенно свидетельствует шерсть других зверей, которые являются растительоядными, обнаруженная в желудках погибших особей.

При исследовании шкурок взрослых самцов ондатры и нутрии, добытых в природе, практически не было ни одной без следов укусов сородичей. Особенно часто серьезные конфликты у представителей этих видов возникают на границах территорий в местах, удобных для нанесения запаховых меток (одиночные камни, пенки, упавшие деревья). А если животное, по разным причинам, ограничено в своих движениях – его гибель от нападения сородичей неминуема.

Среди представителей отряда грызунов максимальный уровень смертности наблюдается у ондатры, для которой также характерны наибольшая плотность населения и высокая репродуктивная способность. На территории Днепропетровской области в 1973 г. естественный отход детёнышей у этого вида составлял 5,4 %, а в 1978 г. – 7,2 % (Куренная, 1981). В Германии около 60 % детёнышей ондатры погибает ещё до наступления половой зрелости (Becker, 1973).

В мае 1988 г. нами был обнаружен свежий труп самца ондатры, попавшего задней лапой в капкан, установленный на камне в русле р. Молочной (окрестности с. Семёновка Мелитопольского р-на Запорожской обл.) на границе между ондатровыми поселениями. Несчастное животное подверглось нападению других зверьков, которые нанесли ему 18 глубочайших ран, вследствие чего из тела во многих местах выпали наружу участки кишечника. Из-за этого полости тела заполнилась водой и ондатра утонула. Зрелище было настолько нереальным, что сначала мне показалось, что ондатра погибла давно, а её труп принесло течением реки...

На выживаемость зверей, обитающих в водно-болотных угодьях, большое значение оказывает гидрологический режим, который зависит как от климатических условий года, так и от влияния антропогенных факторов. В некоторые суровые зимы (1984/85, 1986/87 гг.) в Украине наблюдалось промерзание водоёмов, что приводило к гибели большого количества ондатр, а в некоторых мелких озерах – и бобров. Осо-

бенно опасными для этих зверей являются зимние паводки, которые чаще всего связаны с работой гидроэлектростанций. Высокая вода затапливает норы и при наличии ледового покрова некоторые зверьки погибают от асфиксии при попытках выбраться на поверхность. Наибольшая катастрофа такого рода известна в Луизиане (США), где в 1927 г. во время необычайно высокого и продолжительного паводка погибло несколько сотен тысяч ондатр (Hoffmann, 1952). Суровой зимой 1962/63 гг. из-за промерзания мелких водоёмов много зверьков этого вида погибло от голода в водоёмах Западной Украины (Полушина, 1987).

Во все сезоны года опасны для ондатры быстрые нагоны воды ветрами, в результате чего летом в норах гибнет большое количество молодняка, а зимой – и взрослых особей. В дельте Днепра это очень влияет на размер выводка и общую производительность охотничьих угодий. Так, в плавнях, где значительные колебания уровня воды бывают наиболее часто, количество сеголеток на 1 рожающую самку ($n = 23,9$ тыс.) за год составило 4,3; в незамкнутом озере ($n = 90$) – 4,9; а в замкнутом ($n = 260$) – 12,5 (Берестенников, 1971). Такая разница обусловлена высокой смертностью детёнышей ондатры, причиной которой является затопления гнездовых камер водой.

Вообще для всех зверей водного комплекса весьма опасными являются как зимние паводки, так и засухи. Во время последних обнажаются входы в жилища зверей водно-болотного комплекса, возникают препятствия для их нормального кормления, что делает этих зверей уязвимыми со стороны хищников и человека. Особенно большой урон популяциям ондатры и бобра нанесла засуха 1975 г., когда полностью высохли многие степные речки и пруды, а почти все зверьки, обитающие в них, погибли.

В суровые и снежные зимы большой ущерб группировкам ондатры способны наносить кабаны. В поисках пищи они раскапывают её хатки и поедают свежий корм, который зверьки добывают подо льдом, а также поедают их обитателей. Известны случаи, когда стадо из 4-7 кабанов в течение непродолжительного времени разрушило 60-70 ондатровых хаток (Хусаинов, 1962).

Для байбака большую опасность представляют суровые зимы, во время которых грунт промерзает так глубоко, что зверьки во время спячки переохлаждаются и умирают. После пыльных бурь 1968/69 гг. толстый слой грунта, покрывший снег в балках, надолго задержал его таяние. В таких местах зверьки не смогли своевременно выйти из нор после зимней спячки и многие их поселения перестали существовать (Сахно, 1972).

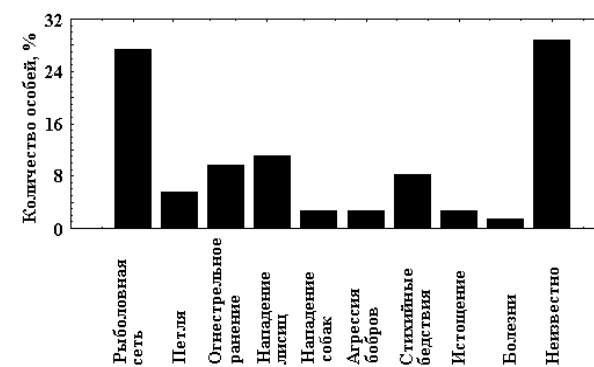


Рис. 6.1 Причины гибели бобров ($n = 73$)

При исследовании в 1973-1978 гг. на южном пределе естественного ареала в Украине погибших бобров ($n = 73$), причины смерти были установлены нами только в 52-х случаях (71,2 %). Среди них доминировали причины антропогенного характера, такие как: гибель в рыболовных сетях, специальный отлов петлями, различными ловушками и капканами, а также гибель от огнестрельных ранений (рис. 6.1). Вполне понятно, что в действительности от этих причин погибло в несколько раз больше бобров, чем это было установлено нами (Волох, 1979), поскольку добытых зверей люди забирали.

Вообще, такие звери как степной сурок, ондатра и бобр, которые имеют хорошо заметные постоянные жилища и временные убежища, в наши дни наиболее зависимы от влияния антропогенных, а потом уже от всех прочих экологических факторов.

Хищные. Кроме охоты, влияние которой на популяции охотничьих животных рассматривается отдельно, в настоящее время больше всего хищных зверей гибнет под колесами автомобилей. Их количество в Украине за годы независимости выросло в сотни раз. Причем причины пребывания животных на автомагистралях разные. Шкал, смертность которого от столкновения с автомобилями является наибольшей, регулярно выходит на дороги в поисках погибших домашних собак и кошек, которые доминируют среди падали. Лисица, барсук, ласка и степной хорь тянутся к оживлённым магистралям, поскольку в зоне их влияния наблюдается высокая плотность грызунов и насекомых, привлечённых упавшими с грузовых автомобилей семечками подсолнечника, а также зернами пшеницы, ячменя и рапса. Все остальные звери, как правило, гибнут в местах переходов через дороги, расположенные в одних и тех же местах. По сообщению Н.В. Роженка, на небольшом участке трассы Одесса – Рени протяженностью не более 1 км ему регулярно приходилось находить сбитых автомобилями шакалов, выдр, лисиц, енотовидных собак, барсуков и даже, очень редких для Украины, – европейских норок.

Особенно много на дорогах гибнет молодых лисиц, которые в конце лета начинают вести самостоятельную жизнь. В августе 2009 г. на участке международной автомобильной трассы между городами Мелитополь-Запорожье было обнаружено 7, в июле 2012 – 10 погибших зверьков. Это же наблюдается и во многих странах Европы. Например, в Бристоле (Великобритания) в течение года под колёсами погибает 50,7 % взрослых и 59,5 % молодых лисиц. В Лондоне эти показатели соответственно составляют 54,5 и 65,2 % (Haris, Smith, 1987).

На европейских дорогах особенно часто под колёса автомобилей попадает барсук (рис. 6.2). В 1984 г. только в Великобритании было обнаружено 497 самцов и 487 самок этого вида, большинство из которых были молодыми животными (длина тела <55 см). Максимальная смертность барсука приходилась на весну, середину лета и осень, что отражает сезонную подвижность особей. Много также погибло зверьков в феврале-апреле во время гона (Davies et al., 1987).

Из установленных нами случаев гибели перевязки ($n = 12$), которая является редчайшим видом нашей фауны, причиной большей части их (41,7 %) было столкновение зверьков с автомобилями.



Рис. 6.2 Барсук, погибший на дороге: Одесса-Рени (2008 г.)

© Фото: Н. Роженко / N. Rozhenko

электрическим током. Эти зверьки любят использовать в качестве убежищ трансформаторные будки, где часто получают смертельные травмы. И уж совсем невероятной представляется гибель лесной куницы от поражения электротоком на бетонном столбе в мае 2010 г. рядом с байрачным лесом в окрестностях с. Королёвка Краснодонского района Луганской области (устные данные В.М. Ветрова).



Рис. 6.3 Череп каменной куницы, погибшей от столкновения с автомобилем (Кировоград-Николаев, 22.07.2012 г.)

В последние годы, в связи с увеличением городских популяций каменной куницы, участились случаи её столкновения с автотранспортом. Учитывая большую скорость современных автомобилей, травмы у животных в этом случае практически всегда смертельны (рис. 6.3). В Польше от столкновения с автотранспортом в 1974-1984 гг. на дорогах погибло 210 (17,3 %), а от сельскохозяйственных машин – 83 (6,8 %) зверьков этого вида (Wlodek, Krzywinski, 1986).

Весьма специфической является гибель каменных куниц ($n = 21$) от поражения

Как это ни странно, под колёсами автомобилей стали часто гибнуть выдры. Такие случаи нам известны из Одесской области: вблизи прудов у с. Павловка Раздольненского р-на – 4.06.06 г. (данные А.М. Архипова), у с. Маяки Беляевского р-на – 10.09.07 г. (данные Н.В. Роженка); из Днепропетровской: возле г. Орджоникидзе – 15.12.10 г. (данные В.В. Кирилюка), возле г. Кривой Рог – 3.10.11 г. (данные В.И. Стригунова).

В отличие от стран Евросоюза, на территории которых все скоростные автомобильные дороги имеют специ-

альное ограждение и оригинальные надземные мосты или подземные тоннели для перехода диких животных, ничего этого пока в Украине нет. В лучшем случае, такие места обозначаются соответствующими знаками, которые не являются обязательными для водителей автомобильного транспорта. Поэтому под колёсами автомобилей по-прежнему гибнет огромное количество хищных, а также других зверей, и этот процесс усиливается.

Много охотничьих зверей гибнет от болезней, среди которых для хищников наиболее весомым является бешенство, выявляемое в Южной Украине у волка, лисицы, енотовидной собаки, барсука и каменной куницы повсеместно. Часть мелких хищников, особенно молодых, гибнет от нападения домашних собак. Причём почти всегда они не едят свою добычу, а просто умерщвляют её и, либо приносят хозяевам, либо бросают на месте (Voloikh, Rozhenko, 2013). В Польше, из 1214 обнаруженных случаев гибели енотовидных собак, 276 (22,7 %) было умерщвлено домашними собаками, 121 (9,9 %) – другими хищниками и только 29 (2,4 %) – волками. Однако больше всего зверей (218 – 17,6 %) было убито палками и другими подручными предметами (Wlodek, Krzywinski, 1986).

В 1994 г. я стал свидетелем, как в с. Строгановка (Приазовский р-н, Запорожская обл.) собака моих знакомых, которую отвязали от цепи, побежала на ближайший луг и через 20 минут принесла задушенного степного хорька. Конечно, такое бывает редко, однако, учитывая, что практически у всех пастухов собаки пребывают «на вольных хлебах», их негативное влияние на популяции диких зверей значительно больше, чем нам кажется.

Большую опасность для некоторых хищных зверей, которые обитают на берегах водоёмов, представляют венгеря и верши. По данным М. Штуббе (Stubbe, 1977), из 486 случаев гибели выдры на севере бывшей ГДР в рыбацких вершах обнаружено 45, в центре – 35 и на юге – 1,9 %. Много также зверей погибло в капканах (14 %), непосредственно от рук человека (12 %) и от столкновения с автотранспортом (11 %). В центральных округах страны ($n = 127$) в вершах погибло 32,3; застрелено – 9,4; убито другими способами – 10,2; задавлено собаками – 6,3; под колесами автомобилей – 15,8 % зверей. Такая высокая смертность выдры связана с тем, что в 80-годы она входила в список охотничьих видов ГДР, хотя её добыча лимитировалась с 1962 г. В те же годы на территории Земли Шлезвиг-Гольштайн (ФРГ), которая и сейчас характеризуется прекрасными автобанами и большим количеством автомобилей, основное количество зверьков гибли от столкновения с автотранспортом (52 %), меньше – в вершах (26 %), совсем мало умерщвлено собаками (10 %) и добыто людьми (8 %) (Heidemann, 1981). В 1998-2008 гг. 4 случая гибели выдры были отмечены на территории Днепро-Орельского природного заповедника и в прилегающих угодьях – 1 добыли браконьеры, 3 запуталось в рыболовных сетях (Антонец, Окулова, 2014). На прудах в Раздольненском районе Одесской области, по устным сведениям А.М. Архипова, 15.01.2009 выдра попала на крючок-тройник рыболовной снасти и задохнулась подо льдом. По сравнению с этим видом, в рыболовных снастях гибнет несравненно меньше европейской и американской норки, численность которых на юге невысока, однако такие случаи имеют место и сейчас. Очень редко выдру добывают пернатые хищники...

На р. Рось у с. Крещатик (Черкасская обл.), по устным сведениям П.М. Рудя, в 1947 г. на выдру, которая вытащила из проруби рыбу, напал крупный орёл, скорее всего, орлан-белохвост, и умертвил её. Труп выдры люди забрали, а спугнутый орёл вернулся и доел её добычу. После войны в этих местах выдра часто попадалась в венгеря, которые были основными снастями рыбаков. Были люди, которые специально их ставили для отлова этого зверька. Иногда в венгеря или верши попадало по 2 выдры одновременно...

Довольно часто объектом питания некоторых хищных птиц являются многочисленные лисята. Особенно большой урон им наносит филин, численность которого в нашей стране наиболее значительна в Луганской области. Однако отношения между этими хищниками могут иметь довольно сложный характер.

В 2007 г. на территории Ново-Айдарского района возле с. Колядовка в гнезде филина, где находилось 2 птенца, было обнаружено 6 маленьких мертвых лисят. Поскольку лисята находились недалеко от гнезда, через некоторое время лисица обнаружила птенцов и съела их. Естественно, это было сделано не в отместку за уничтожение лисят. Останки последних не часто, но ежегодно встречаются в гнездах филина, что свидетельствует о постоянстве незначительного давления этого хищника на популяции лисицы (устные сведения зоолога В.В. Ветрова)...

Таблица 6.1

Значение различных факторов в гибели хищных зверей ($n = 402$) в 1976-2014 гг.

Виды	Болезни	Транспорт	Отравление	Петля	Поражение электротоком	Рыболовные снасти	Огнестрельное ранение	Капкан	Природные катаклизмы	Нападение собак	Неизвестно	Всего:
Лисица	11,2	25,0	14,7	6,9	–	–	9,5	5,2	3,4	4,3	19,8	100,0
Собака енотовидная	17,3	13,5	3,9	3,8	–	–	3,8	30,8	3,8	13,5	9,6	100,0
Волк	23,6	–	5,8	17,7	–	–	29,4	5,8	–	–	17,7	100,0
Шакал	–	57,1	–	–	–	–	14,3	28,6	–	–	–	100,0
Барсук	20,0	28,0	–	8,0	–	–	4,0	8,0	–	8,0	24,0	100,0
Корсак	–	–	–	–	–	–	100,0	–	–	–	–	100,0
Куница каменная	6,9	34,5	–	6,9	17,2	–	13,8	13,8	–	3,4	3,5	100,0
Куница лесная	–	15,8	–	8,3	8,3	–	67,6	–	–	–	–	100,0
Горностай	–	50,0	–	–	–	–	–	25,0	–	12,5	12,5	100,0
Выдра	–	28,6	–	9,5	–	19,0	9,5	–	14,4	9,5	9,5	100,0
Норка аме-риканская	–	37,5	–	–	–	25,0	–	25,0	–	12,5	–	100,0
Норка европейская	–	41,2	–	–	–	23,5	5,9	–	5,9	5,9	17,6	100,0
Ласка	–	45,5	9,1	–	–	–	–	9,1	–	4,5	31,8	100,0
Хорь степной	–	20,0	13,3	6,7	–	–	6,7	6,7	–	13,3	33,3	100,0
Перевязка	–	41,7	16,7	–	–	–	–	16,7	–	24,9	–	100,0
Кот лесной	–	30,0	–	–	–	–	50,0	10,0	10,0	–	–	100,0

Гибель хищных зверей от отравления была значительной в 1965-1985 гг., поскольку в этот период для защиты урожая от вредителей стали широко применять хлор- и фосфоорганические пестициды. Именно их кумулирующие свойства способствовали гибели многих хищников, как следствия поедания ими отравленных жертв.

Наиболее пострадала от этого лисица. Особенно много зверей погибло в 1966/1967, 1971/1972, 1976/77 гг., которые характеризовались вспышками численности полевых (*Microtus socialis*, *M. levis*) и активными дератизационными мероприятиями с использованием параквата и аммиачной воды. В 1976-1977 гг. только в охотничьих угодьях Винницкой областной организации УООР при борьбе с грызунами от отравления пестицидами на площади около 20 тыс. га в мае-июне погибло около 90-95% лисиц (Роженко, 2008). В этом плане весьма интересными являются наблюдения Н.И. Лебедевой, которая в Запорожской области обнаружила большую диспропорцию между потенциальной и фактической плодовитостью у лисицы. По её устным сведениям, при исследовании самок ($n = 15$) плодовитость этого вида по количеству послеплодных пятен составила $9,1 \pm 0,56$ (7-11), а по количеству эмбрионов – $8,8 \pm 0,79$ (6-11). И хотя из 53 эмбрионов лишь 1 (1,9 %) находился в состоянии явной резорбции, судя по собранным материалам, величина эмбриональной смертности у лисицы в этом регионе была неизмеримо большей. Довольно высокой является и постэмбриональная элиминация у щенков, поскольку размер выводка здесь в среднем составлял 4,56 (Лебедева, 2003). Возможно, это связано с реализацией внутривидовых регуляторных механизмов, а, возможно, это является следствием промышленного загрязнения среды обитания.

В прежние годы на популяции хищных зверей очень сильно влияли половодья на больших и малых реках, которые во времени совпадали с рождением щенков у горностая, европейской норки, лисицы, лесного хорька, енотовидной собаки и лисицы. Больше всего от них страдал молодежь енотовидной собаки, для которой в степной Украине водно-болотные угодья являются основными биотопами. Во время катастрофического половодья на Днепре весной 1951 г. в Никопольском, Томаковском и Апостоловском районах Днепропетровской области охотниками было спасено 254, а в плавнях Херсонской области – 175 особей указанного вида, однако много животных всё же погибло. В 1953 году сверхвысокий паводок, который способствовал затоплению ещё большей территории, в этих же местах повторился вновь. В Херсонской удалось спасти 349, в Запорожской – 327, а в Днепропетровской областях – 130 енотовидных собак. Но, несмотря на значительные усилия людей, предотвратить беду не удалось (Корнеев, 1954). Дальнейшее затопление огромной территории днепровской поймы в 1955-1958 гг., которое стало результатом строительства Каховской ГЭС и создания Каховского водохранилища, также погубило многих животных. После зарегулирования многих рек плотинами и значительных преобразований их долин, гидрологический режим изменился настолько, что половодья и паводки стали наблюдаться очень редко. Поэтому в большинстве мест они перестали оказывать прежнее лимитирующее влияние на популяции многих обитателей пойм. Однако в низовьях Днестра и Дуная половодья, которые чаще всего бывают весной и летом, до настоящего времени остались важным экологическим фактором. Во время них многие зверьки вынуждены переселяться на различные дамбы и насыпи автомобильных трасс, которые в то время являются единственными сухими местами. Например, в марте 1999 г. в Беляевском районе Одесской области на участке автомобильной трассы между сёлами Маяки и Паланка во время паводка ежедневно погибало 2-3 горностая. Кроме того были обнаружены трупы европейской норки и енотовидной собаки (данные Н.В. Роженка).

Нам также известно несколько случаев гибели щенков лисицы ($n = 4$) и енотовидной собаки ($n = 2$) во время половодья, а также взрослых выдр ($n = 3$) и 1 европейской норки в пустолежье. В последнем случае зверьков могло убить падающим льдом или они могли задохнуться из-за резкого поднятия уровня воды во время ледостава. В Германии много выдр (25,2 % от числа всех случаев) раньше гибли во время ледохода (Subbe, 1977).

Обобщая результаты изучения смертности хищных зверей в Южной Украине, можно сказать, что, без учёта заболеваний, в большинстве случаев ими являются исключительно причины антропогенного характера, среди которых доминируют столкновение с автомобилями и охота.

Копытные. Эта группа животных всегда привлекала человека как объект охоты, дающий большое количество качественного мяса и кожи. Поэтому почти повсеместно в Украине основной причиной гибели копытных являются огнестрельные ранения. Например, в Черкасской области на 1 добытого кабана приходилось 2-3 зверя, которые погибли зазря, поскольку не были своевременно найдены охотниками (Свтушевский, 2012). В Воронежской области России для копытных этот показатель составляет 34,7 % (Простаков, 2007). В местах наших исследований от огнестрельных ранений погибло 46,8 % лосей; 30,3 % косуль; 23,5 % кабанов и 9,4 % оленей из всех обнаруженных. Маленькая доля последних объясняется тем, что очаги оленей находятся преимущественно на морских островах и косах, которые являются резерватами с суровым режимом охраны и очень ограниченной охотой. Часто причины гибели животных, которые умерли

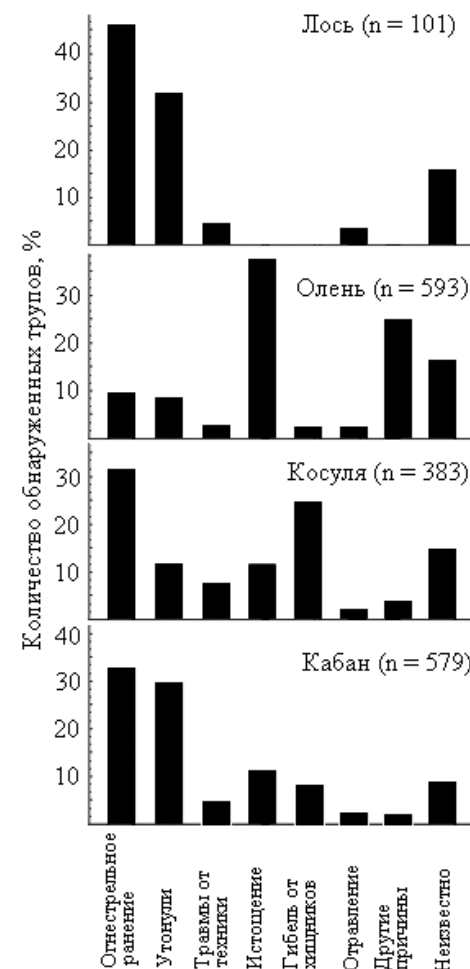


Рис. 6.4 Причины гибели копытных в 1976-2010 гг.

давно, а их трупы были растерзаны хищниками или разложились в процессе гниения, невозможно установить даже приблизительно. Поэтому такие случаи объединены в особую колонку «Неизвестно» (рис. 6.4).

Ещё недавно большой урон популяциям копытных наносил автотранспорт, резкое увеличение количества которого произошло в конце XX ст., и сельскохозяйственная техника. Например, в Калининградской области доля косуль погибших от столкновения с автомобилями составляла 6,8 %, а во время уборочной страды от сельскохозяйственных агрегатов – 12,3 % (Романов, Ромашин, 1982). В Воронежской области автомобиль также стал причиной гибели многих копытных – 12,7 % от всех установленных случаев (Простаков, 2007). Сейчас в Южной Украине, где численность этих зверей очень сократилась, их гибель от указанных причин бывает очень редко.

Все копытные хорошо плавают и способны преодолевать даже такие широкие реки, как Днепр, Дунай, Дон и другие. Однако серьёзными препятствиями для них являются большие водохранилища и тем более моря, где кабанов встречали на расстоянии 18-20, косуль – 2-3, а лосей – 5 км от берега. При попытках их преодоления, особенно в штормовую погоду, звери быстро переохлаждаются и гибнут. Раньше случаи гибели животных в водоёмах регистрировались ежегодно, но они не имели массового характера. После строительства в степной зоне большого количества ирригационных систем ситуация очень изменилась. Много очагов обитания диких млекопитающих оказалось отделёнными друг от друга глубокими каналами с высокими, непреодолимыми для большинства зверей бетонными берегами. При попытках напиться и миграциях в них стало тонуть большое количество копытных. По нашим данным (рис. 6.4), среди копытных, которые утонули в оросительных каналах и в больших реках, насчитывалось 38,1 % кабанов; 27,4 % лосей; 11,8 % косуль, а также несколько десятков оленей. Конечно же, фактическое количество погибших в этих водоёмах животных было значительно выше, поскольку собрать достаточно полные сведения о них невозможно. Это связано, с тем, что при обнаружении попавших в беду копытных, многие из них становятся лёгкой, хотя и незаконной добычей алчных людей. Много зверей в оросительных каналах гибнет и в соседней Молдове (Мунтяну и др., 1980). Кроме того, засуха, которая продолжалась почти всю последнюю четверть XX ст., заставила изменить режим функционирования многих гидроэлектростанций, расположенных на больших реках. В отдельные годы весной и осенью они сбрасывали через турбины слишком много воды, которая ниже плотин ГЭС затапливала пойменные леса и другие угодья. Это способствовало гибели значительного количества копытных от переохлаждения и простудных заболеваний.

В 1979-1984 гг. только в оросительных каналах у сс. Благодатное, Любимовка и Тимофеевка (Михайловский р-н Запорожской обл.) были обнаружены 2 оленя, 1 лось, 1 заяц и 11 кабанов. Олень, лось и 4-х кабанов удалось спасти, остальные звери погибли. В 1989-1991 г. в канале на территории Вольнянского р-на между сс. Петро-Михайловка и Ново-Гупаловка утонуло 11 лосей, 19 кабанов и несколько косуль. Большинство зверей погибло в августе, когда на юге пересыхают многие реки и возникает дефицит пресной воды. При обследовании у всех погибших животных обнаружили травмы (разрывы печени, диафрагмы, стёртые до костей копыта), которые были несовместимы с жизнью. Среди погибших кабанов доминировали годовалые самцы (устное сообщение охотоведа В.И. Баева), которые отселяются от выводков после появления нового потомства.

В южных районах Украины, несмотря на благоприятные климатические и кормовые условия, иногда возникают погодные аномалии, которые обостряют зависимость от плотности регуляцию численности. Такими были сильные ветры, которые

привели к затоплению зимой 1968/69, 1997/98, 1009/10 гг. Федотовой косы и п-ова Бирючий. В результате этого временно сокращалась площадь обитания животных, что при плотности копытных 300-500 особей/1тыс. га! резко усиливало трофическую и пространственную конкуренцию. Это способствовало гибели огромного количества ослабевших от голода и последующих заболеваний зверей. Во время суровых зим 1953/54, когда высота снежного покрова с прочным настом, который лежал 96 дней, составляла 55 см, и 1969/70 гг., когда п-ов Бирючий почти полностью был затоплен, поголовье благородного оленя сократилось, соответственно, на 54 % (Ишунин, 1960) и на 22 % (Банников, 1975). Однако, скорее всего, размер смертности оленя в 1953/54 гг. был несколько меньшим, поскольку исследователи отмечали возможность пропуска некоторых животных во время проведения зимнего учёта. Затяжной зимой 2009/10 гг., которая отличалась кратковременными, но сильными, как для юга, морозами ($t = -10-17^\circ\text{C}$), снегопадами, а также периодическими оттепелями, по официальным данным, на Бирючем погибло ~400 оленей и ланей, а также несколько муфлонов и куланов. По нашим расчётам, размер общей смертности копытных был выше и составил около 27 % от осенней численности. Самцы благородного оленя хуже переносят неблагоприятные условия, чем самки. Например, зимой 1953/54 гг. среди обнаруженных на полуострове 33 трупов самцы составили 72,7 % или, другими словами, их погибло почти в 3 раза больше, чем ланок (Ишунин, 1960). Причиной этого являются большие потери ими массы тела во время гона (до 14,5 %) и зимовки (более 10 %), что было обнаружено в различных странах (Dreschler, 1998). При высокой плотности населения копытных, что характерно для островных экосистем, количество необходимых для поддержания жизненных процессов кормов быстро сокращается. Поэтому уровень смертности у ослабленных гоним самцов значительно выше, чем у самок. За годы наших исследований довольно много оленей (около 10 % от всего количества погибших животных этого вида), утонуло в Черном и Азовском морях при попытках выселения из островов и кос на континент.

В суровые зимы весьма уязвимой является теплолюбивая лань, которая не выносит длительного переохлаждения и голодания. Наиболее пригодными для зимнего обитания этого зверя являются полиструктурные угодья, с наличием сухих, защищённых от ветра мест. Такими на морских островах и косах являются искусственные насаждения из лоха, а также заросли тростника, расположенные в депрессиях суши. Однако, вследствие высокой плотности более конкурентных благородных оленей, эти участки обычно заняты ими. Поэтому в годы с климатическими аномалиями смертность лани обычно выше, чем у других животных. Особенно страдает молодняк, а также самцы репродуктивного возраста, не успевшие восстановить энергетические ресурсы после гона. По сведениям охотоведа Н.Ф. Тхора, во время ранней, но суровой зимы 1993/94 гг. среди множества погибших животных было более 80 самцов. Это составило 23,7 % от всего их количества на п-ове Бирючий (Домніч, 2007). Весной 2010 г. из обследованных нами 53 трупов, доля погибших сайков составила 20,8 %, а взрослых самцов (6-11 лет) – 69,2 %, что наблюдалось и в других странах. В частности, в 1980-1983 гг. в Германии на зимовках, не удовлетворяющих требованиям вида, погибло ~71 % телят и 92 % взрослых ланей в возрасте до 11 лет (Bamberg, 1986). Среди погибших зимой 2009/10 гг. на п-ове Бирючий оленей также была высока доля

телят, но ещё выше – старых рогачей. Во всяком случае, из 26 обследованных нами половозрелых погибших самцов – 22 (84,6 %) оленя имели возраст 15-19 лет. Высокая смертность ланей от переохлаждения после длительного пребывания в ледяной воде была отмечено и на островах Днепра в охотничьем хозяйстве ООО НПО «Эко-фильтр» в Херсонской области (Шестопал, 2012)

В 2009/10 гг. высокая смертность диких копытных наблюдалась и в других местах Южной Украины. Кроме того, по сообщениям наших респондентов, на о-ве Папанин (оз. Сиваш) погибло более 50 % поголовья крупного рогатого скота. Несмотря на тщательный уход, кормление и наличие специальных помещений, несколько коров также погибло у егерей и на п-ове Бирючий. Надо сказать, что во время суровых зим в непростой житейской ситуации оказываются не только дикие копытные, но и люди. Так, зимой 2009/10 гг. они почти 3 месяца прожили в частичной изоляции от континента без электричества и основных продуктов. Климатическая обстановка была настолько серьёзной, что жителям разрешили воспользоваться неприкосновенным запасом, созданным ещё несколько десятилетий назад.



Рис. 6.5 Ледовая обстановка весной возле п-ова Бирючий (Азовское море, 01.04.2010 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

ются энзоотическая пневмония и плевропневмония, которые могут привести к летальному исходу.

Кроме того весной господствующие восточные ветры пригоняют к побережью Федотовой косы и к п-ову Бирючий почти весь лёд Азовского моря (рис. 6.5). Благодаря этому, здесь дольше, чем на материке и других косах сохраняется холодная погода с частыми туманами и ночными заморозками. Это препятствует вегетации наземной растительности и способствует гибели ослабевших за зиму

В течение года основное количество копытных гибнет в феврале и марте. Зимой на морских побережьях в штормовую погоду олени и лани большую часть суток проводят на лёжках, которые при небольшой площади лесных угодий (2,4-2,9 %) они устраивают в углублениях рельефа. Однако, в связи с небольшой высотой участков суши над уровнем моря, во время сильных ветров именно в таких местах выходит на поверхность морская вода, что способствует переохлаждению отдыхающих зверей и развитию воспаления лёгких. В такой ситуации, вследствие переохлаждения, у теплолюбивых лани и муфлона часто развива-

муфлонов, оленей и ланей, поскольку в таких условиях заготовленное с осени сено остаётся их основным кормом. С одной стороны, за 6-8 месяцев со времени заготовки оно теряет свою питательную ценность и не может в полной мере компенсировать энергетические траты животных в условиях низких температур и сильных ветров. С другой стороны, зимой и ранней весной морские острова и косы часто оказываются изолированными от континента массивами принесенного штормами песка. Поскольку на их территории, за редким исключением, не выращивают сельскохозяйственные культуры, это делает невозможным доставку зерна, различных отходов, которые образуются при переработке растительной продукции, в угоду для восстановления здоровья зверей. И хотя работники охотничьих хозяйств и объектов природно-заповедного фонда предварительно заготавливают довольно много кормов, в некоторые экстремальные годы их количества оказывается недостаточно. К началу весны олени и, особенно, лани слабеют настолько, что подпускают к себе исследователей на расстояние до 30-50 м, что нехарактерно для диких зверей.

Зима в степной зоне Украины также очень неблагоприятна для европейского муфлона. Высокая влажность воздуха, частые туманы при сильных восточных ветрах способствуют возникновению лёгочных заболеваний у молодых животных. Хотя основное количество ягнят рождается в апреле-мае, значительная часть их появляется на свет в феврале и марте, которые отличаются неустойчивой холодной и сырой погодой. Поэтому зимой и ранней весной погибает примерно 50 % животных в возрасте до 1 года. Смертность взрослых муфлонов, максимальная продолжительность жизни которых в зоопарке заповедника «Аскания-Нова» составляет 10-15 лет (Треус, 1968), незначительна. Наиболее зависимыми от климатических условий являются муфлоны, обитающие на морских островах. Во время сильных ветров их основные биотопы, которыми являются прибрежные тростниковые заросли, часто затопляются водой. Это приводит к переохлаждению, развитию простудных заболеваний и последующей гибели зверей. Так, на Бирючем 15 декабря 1997 года при сильном восточном ветре (более 25 м/сек.) температура воздуха снизилась с плюс 2 (утром) до минус 15° С (вечером). В результате этого была затоплена и покрылась льдом большая часть острова. Сильные морозы (–17-20 °С) и ветры не прекращались целую неделю, что привело к смерти многих оленей, ланей и 466 муфлонов или 90,8 % всей популяции (Woloch, 2003). Случаи гибели последних от переохлаждения во время нагонов воды известны и для о-ва Джарылгач (Лобанов, 1988). Весьма высокую смертность муфлонов также отмечали в горах, где зимние условия всегда неблагоприятны для жизни этих теплолюбивых животных. В суровую зиму 1964/65 гг. в горных лесах Крыма погибло 196 особей этого вида или 58,2 % популяции. Массовая гибель муфлонов здесь была также зафиксирована в многоснежные 1954, 1957, 1967 годы (Дулицкий, Кормилицин, 1970). Из-за неприспособленности этих баранов к обитанию в суровых климатических условиях, не удалось создать популяцию в Украинских Карпатах, куда в 1984 г. завезли муфлонов ($n = 86$) из бывшей Чехословакии. Несмотря на несколько выпусков, сделанных в Ивано-Франковской области, а также рассредоточение привезенного и родившегося по-

головья по нескольким вольерам региона, их смертность значительно превысила рождаемость (Гунчак та ін., 2009).

Интересно, что в некоторых местах нашей страны уровень смертности диких копытных довольно низок. Например, в Крымском заповеднике в 1945-1950 гг. было обнаружено всего 33 погибших оленей, что составляет всего 0,42 % от общей численности. Возможно, это связано с очень строгим режимом охраны, который был установлен в послевоенное время. Основными причинами смерти крымских оленей тогда были: гибель от травм и несчастных случаев – 30,0 %; в меньшей степени, от глистных инвазий – 9,1 %; неблагоприятного отёла – 6,1 %; браконьерства – 6,1 %; гнойных абсцессов – 3,0 % и прочих болезней – 6,1 %. В 36,6 % случаев причины гибели установить не удалось. Среди травм преобладали тяжёлые ранения, а также ушибы и связанные с ними кровоизлияния во внутренние органы, полученные самцами во время брачных турниров и очень редко – самками. Одна олениха во время быстрого бега напоролась грудью на сухой сук кизила, который пронзил ей грудь, сердце и рубец; другая, прыгнув с обрыва, повисла в развилке ветвей и задохнулась (Янушко, 1958). В лесах Гарца (ФРГ) в период с 1965/67 гг. до 1983 г. была прослежена судьба 45 меченых самцов, 27 из которых погибли в возрасте 9-13 лет, 13 – в 14-16 и 5 – в 17-18 лет. Большая часть зверей (65 %) была изъята охотниками, несколько особей погибло от столкновения с автомобилями ($n = 3$), в брачных турнирах ($n = 3$), от неизвестных причин ($n = 4$) и только 5 умерло от старости (Drechsler, 1998). В Южной Украине гибель рогачей во время брачных турниров наблюдается довольно редко. В Крымском заповеднике за восемь лет исследований (1960-1968) таких случаев было всего 5 (Кормилицин, 1970), на Бирючем (1975-1990), по данным охотоведа Н.Ф. Тхора, – 4. Причем все они приходятся на 80-годы, когда на полуострове обитало много исключительно крупных рогачей весом 250-300 кг. Здесь же было добыто 3 самца, которые имели следы старых серьёзных травм, полученных при брачных стычках, но сумевших выжить. Во многих местах известны также случаи гибели рогачей, которые, случайно сцепившись рогами, не смогли разъединиться. У пятнистого оленя по одному разу это зафиксировано в Черноморском заповеднике (устные сведения Т.Б. Ардамацкой) и в охотничьем хозяйстве «Имшан» в Черкасской области (Євтушевський, 2009), а у благородного – однажды на п-ове Бирючий (устные сведения охотоведа Н.Ф. Тхора) и несколько раз – в Крыму.

Сравнительно немного копытных в степной зоне Украины гибнет от отравления пестицидами и минеральными удобрениями. Раньше это случалось чаще, что было связано с неправильным хранением огромного количества химикатов вне складских помещений. Имея практически свободный доступ до них, некоторые животные поедали удобрения, после чего их гибель от отравления была неизбежной. Особенно это касается зайцев, косуль, лосей и оленей (рис. 6.6), которые, возможно, принимали их за соль. По данным председателя Одесского областного совета УООР Жука С.К., в 1985 г. в Овидиопольском районе 5 поросят погибли от отравления фосфидом цинка. Сейчас такие случаи встречаются исключительно редко...

Иногда лани, олени и другие копытные гибнут, на первый взгляд, безо вся-

кой особенной причины. В середине дня 25 июля 2010 г. нами на п-ове Бирючий была обнаружена мёртвая взрослая самка лани без каких-либо повреждений. В те дни стояла жаркая безветренная погода, а температура воздуха в тени достигала 38-40 °С. После анатомирования трупа было установлено, что животное не имело воспалений внутренних органов и паразитов, ни разу не принимало участия в размножении, однако в его яремных венах имелась сгущённая и очень тёмная кровь. По мнению Н.Ф. Тхора, который всю жизнь прожил на указанном полуострове и много лет проработал охотоведом, наиболее вероятной причиной гибели лани можно считать перегрев организма. Более того, он сообщил, что такие случаи в указанной местности случались и раньше. Причём от теплового удара неоднократно гибли не только дикие копытные, но и крупный рогатый скот, что подтверждено диагнозом ветеринарной службы.



Рис. 6.6. Благородные олени, погибшие от отравления пестицидами (Херсонская обл., Гавриловское ГОХ, 1973 г.)

© Фото: Л. Шевченко / L. Shevchenko

У человека отдача тепла с поверхности тела конвекцией и радиацией прекращается при температуре воздуха +33 °С. При более высоких температурах она происходит исключительно за счёт испарения пота. Однако, в отличие от людей, олени не в состоянии значительно изменять интенсивность теплоотдачи из-за незначительного развития потовых желез. В жаркую погоду они избегают перегрева, прячась в тени деревьев и кустов (Соколов, 1973), но как раз этого и не хватает зверям на п-ове Бирючий. Задержка испарения пота, высокая теплопродукция из-за усиленной мышечной работы, недостаток воды в их организме приводят к перегреву уже при 34-35 °С.

Поэтому ограниченность мест, где можно спрятаться животным от палящего зноя, действительно может способствовать увеличению уровня смертности от теплового удара. В последние годы, которые характеризуются увеличением летней температуры воздуха до 36-41 °С, наблюдается повышение уровня смертности людей пожилого возраста, а также тех, которые страдают от различных кардиологических заболеваний. Высокая уязвимость от указанного фактора также характерна для диких и домашних копытных, пребывающих в открытом ландшафте. Обычно их гибель местные жители даже без особых исследований трактуют как смерть от теплового удара...

Высокая зависимость от влияния абиотических факторов наблюдается также у косули. На северной границе ее ареала в странах Скандинавии и Балтии, где снежный покров существенно ограничивает доступность кормов и перемещение животных, зимой гибнет много наименее приспособленных особей (Прусайте и др., 1973; Приедитис, 1975; Романов, Ромашин, 1982). При этом основной причиной смерти более чем 50 % зверей является голод (Markgren, 1966). Например, из 28,3 тыс. трупов косуль, найденных в Швеции в 1948-1969 гг., 27 % относилось к 1966 г., когда от голода погибло свыше 70 % всего поголовья (Espmark, 1974). В Польше, Великобритании и Германии в отдельные суровые зимы поголовье косули уменьшалось на 20-30 % (Kaluziński, 1978; Ashby, Henry, 1979; Stubbe, 1988). На юге Украины от истощения и голода погибло довольно много косуль во время исключительно катастрофической зимы 1985/86 гг. Естественно, что в годы с экстремальными погодными условиями гибель истощённых животных существенно возрастает ещё и за счет более интенсивного влияния хищных зверей (Essen, 1966).

Учитывая, что от голода, в первую очередь, гибнут телята, специальными опытами была установлена зависимость от обеспечения качественными кормами (Ellenberg, 1974). Выяснилось, что для поддержки положительного энергетического баланса взрослых косуль, переваримость корма должна составлять не меньше 59-60 %, а содержащее протеина – не ниже 7,7 %. Для устойчивого же функционирования популяций, с учетом затрат на рост и размножение животных, первый показатель должен достигать 68-70 %, а второй – 14,4 % (Абатуров, 1999). Косули в первую очередь поедают наиболее ценную растительность, нехватка или плохое качество которой в дальнейшем может отрицательно повлиять на воспроизводство популяции и на выживаемость телят. При минимальном содержании протеина в корме, в живых могут остаться лишь взрослые животные, рост которых прекратился. В то же время его содержание свыше 17 % часто способствует накоплению продуктов распада белка, следствием чего являются желудочно-кишечные заболевания, усиление вирулентности некоторых бактерий и, как результат, – увеличение смертности (Габрашански и др., 1986). Недостаток полноценного корма в конце периода выкармливания телят молоком (июль-август) увеличивает продолжительность лактации и задерживает начало эструса. Это приводит к сокращению плодовитости зверей, к более позднему рождению молодняка, а у самок, кормовые условия которых резко ухудшились за 2-3 недели до овуляции, – к сокращению количества зрелых яйцеклеток. Доказано, что некачественное питание матерей в последние недели перед окотом увеличивает уровень смертности телят косули до 75 % (Ellenberg, 1978). Вообще, при достаточном количестве качественной пищи конкурентная возможность вида возрастает, а при его дефиците – сокращается (Lewin, 1982).

В южных популяциях косули большое влияние на смертность и на репродуктивную способность оказывают летние кормовые условия. Именно в конце года в степной зоне после уборки сельскохозяйственных культур и увядания травяной растительности наблюдается значительное ухудшение экологической ситуации. Поэтому уже в июле-августе косули испытывают значительный дефицит

полноценных кормов, что отрицательно сказывается на воспроизводстве. Во время существования колхозов значительные площади занимали посевы люцерны и эспарцета, которые летом составляли важную часть рациона косули, а в некоторых местах – лося и оленя. Но, к сожалению, телята часто оставались в таких местах на дневной отдых и при кошении травы часто гибли под ножами уборочной техники. Например, в мае 1981 г. при уборке люцерны (Токмацкий р-н, Запорожская обл.) в комбайн попал новорожденный косуленок, которому содрало кожу на лбу и отрезало уши. От полученных травм животное скончалось...

Среди всех исследованных нами случаев гибели копытных именно у косули на юге страны уровень смертности по этой причине является самым высоким. Однако в других странах ситуация не лучше. В некоторых районах Германии от разных причин гибнет так много косуль, что это составляет 39,8 % от количества зверей, добытых на охоте. Причем максимум смертности приходится на июнь, причиной чего являются сельскохозяйственные работы (Schreiber, 1979). Для примера, в Австрии из 33 меченых телят косули 75 % погибло во время сенокоса и лишь 25 % было добыто охотниками (Engl, 1983). Сейчас на юге Украины посевы многолетних трав занимают мизерную площадь, что существенно ухудшило кормовые условия многих охотничьих зверей.

Бесспорно, что смертность является важной составной частью естественного отбора, однако она неодинаково влияет на зверей разного пола и возраста. Но конечно, наиболее чувствительными к её различным проявлениям остаются молодые животные. В странах Балтии и в Польше в течение первых 3-4-месяцев жизни в некоторые годы гибнет 33,6-65,0 % поголовья косули (Kaluziński, 1978; Романов, Ромашин, 1982). Этот показатель, определённый нами по разности между количеством телят и полувзрослых зверей, в степной зоне Украины составил 58,4 %, что также является большой величиной. Причем, в связи с динамикой зимних условий, общая смертность телят может колебаться от 20 до 90 % в год (Приедитис, 1957; Филонов, 1977) но, в среднем, к весне выживает 1 теленок, а после суровой зимы – 0,1 из 2 (Данилкин, 1999). Везде часть косуль погибает от внутривидовой агрессии. Например, в Шотландии взрослые сильные самцы занимают ~4 га территории, из которой ими изгоняются все молодые особи мужского пола. При высокой плотности каждый взрослый рогач за год убивает не менее 1 самца-подростка на своём участке, тем самым осуществляя регуляцию численности (Gibson, 1967).

Длительное время непонятными были причины массовой гибели косуль в суровые зимы, что имело место в Карпатах, Полесье и в северной Лесостепи. При этом часто желудки умерших были наполнены пищей, а сами они имели вид целиком здоровых животных. Выяснилось, что при питании сухой травой, веточным кормом и сеном, косулям не хватает воды, тогда как пополнение её дефицита снегом требует значительных энергетических затрат на его расплавление в организме. Это также приводит к нарушению метаболизма через малое содержание солей в снеге (Приедитис, 1975). Поэтому в степной зоне, где основными зимними кормами косуль являются богатые на воду озимые культуры, заметная гибель животных указанного вида бывает очень редко. К сожалению, нехватка пресной

воды является важным фактором смертности диких копытных на морских островах и косах. И если в летнее время благородные олени и европейские лани регулярно посещают специально выкопанные для них неглубокие водоёмы, а также, несмотря на страх перед человеком, водопой, расположенные возле мест его обитания, то в суровые зимы они такой возможности лишены.

По устным сведениям государственного инспектора ПЗФ Тура В.В., с 23 до 27 января 2014 г. при низкой температуре ($-2-8^{\circ}\text{C}$) и сильном шквальном ветре 10-20 м/сек. периодически шёл снег с дождём, что очень быстро привело к замерзанию Азовского моря, Утлюкского лимана и копанок с водой на п-ове Бирючий. В последующие дни ветер усилился до 25 м/сек., а температура воздуха 31.01 опустилась до $-10-12^{\circ}$. Несмотря на морозы и сильный ветер, периодически шёл снег и наблюдалась метель. С 1 февраля началось незначительное потепление, во время которого температура всё равно не поднималась выше -5° . И лишь с 10 февраля она стала иметь положительные значения на уровне $2-5^{\circ}$. После этого наблюдались ещё не раз дни с морозами и сильными ветрами, но в 2014 г. наиболее экстремальной была погода в период с 23 января до 4 февраля. В это время многочисленные лани и олени безуспешно пытались пополнить запасы воды лизанием льда, которым покрылись не только водоёмы, но и заснеженная суша. Для их спасения сотрудники Азво-Сивашского НПП с 28.01 стали рубить лёд в 8 копанках, толщина которого достигла 30-40 см, а также ежедневно очищать от льда созданные ими канавки и большие лужи. Это дало возможность копытным регулярно пить воду, что стало залогом их высокой выживаемости. Несмотря на суровые погодные условия, на п-ове Бирючий зимой 2013/14 гг. погибло всего несколько оленей и оленят. Безо всяких сомнений, низкий уровень смертности копытных был обусловлен возможностью регулярного пополнения ими водопотерь, которые особенно возрастают при одновременном влиянии сильных ветров и низких температур воздуха...

Смертность диких животных является одной из важных их характеристик и наблюдается в любой популяции. В 1972-1978 гг. в Шотландии даже на ферме, где за зверями налажен тщательный уход, смертность оленят ($n = 270$) с 3-месячного возраста по годам варьировала в пределах 0-16 %, составляя в среднем 11 %, которая у самцов была выше, чем у самок. Максимальные её размеры наблюдались в возрасте 4-5 месяцев (13 %), в последующие 2 месяца (декабрь-январь) она составляла 3 %, далее (февраль-март) – 1,5 % и в апреле-сентябре – 0,5 %. Смертность имела место даже среди 924 взрослых самок благородного оленя и достигала 1,84 % в год (Blaxter et al., 1981).

Высокая смертность в южных районах Украины наблюдается и у диких кабанов, главными причинами которой является гибель зверей в оросительных каналах и зонах влияния ГЭС, а также от огнестрельных ранений. Очень редко регистрируют случаи смерти кабанов от наезда автотранспорта и ещё реже – поезда. И хотя от указанных причин погибает много животных, их влияние растянуто во времени и не имеет массового характера. Более заметна высокая смертность диких кабанов от голода и переохлаждения в суровые зимы. Так, из 452 исследованных нами погибших зверей, наибольшее количество умерло зимой (56,8 %), меньше – весной (24,1 %) и осенью (18,1 %); на лето приходится лишь 1,0 %. Поскольку, как и в других частях ареала (Слудский, 1956; Briedermann, 1976; Genov, 1987), в кормовом рационе поросят украинских степных группировок преобладают наземные части растений, после окончания вегетации концентрация, качество и доступность кормов в природе резко сокращается. С этого времени особо важными становятся плоды, семена, различные животные (грызуны, насекомые, по-

гибшие рыбы, птицы, млекопитающие), а также луковицы и корни. По наблюдениям французских зоологов (Dardaillon, 1989), доля последних в рационе кабанов также увеличивается с возрастом зверей, что обусловлено разными потребностями в питательных веществах представителей разных возрастных групп. При этом наблюдается скоррелированность успешности добывания подземных кормов с динамикой массы тела зверей. В Украинском Приазовье поросята, лишившиеся матери (а это довольно частое явление) в суровые зимы массово гибнут от голода, поскольку они не в состоянии разрыть мёрзлую землю и самостоятельно добыть пищу. Это не позволяет им сделать небольшая (30-60 кг) масса тела, а также недоразвитость передней части черепа и рыла вообще. Следствием этого является резкое похудение поросят на фоне их интенсивного роста и развития, что ведёт к ослаблению организма. Поэтому в суровые зимы у представителей этой возрастной группы энергетические затраты на поддержание жизненных процессов могут оказаться слишком большими. Без полноценного питания поросята быстро слабеют и гибнут от голода, переохлаждения и сопутствующих этому состоянию других факторов: хищничества, браконьерства и болезней. Особенно много этих зверей погибло во время почти бесснежной зимы 1971/72 г., которая характеризовалась сильными морозами: от -25 на юге до -40°C на северо-востоке степной зоны. Отощавшие кабаны, пытаясь согреться, часто зарывались в скирды, где ели малокалорийную солому и умирали целыми выводками.

Зимой сильно худеют кабаны всех возрастных групп и, следовательно, их вес существенно уменьшается (Mauget, 1986). При определенных обстоятельствах (высокий снежный покров и длительная гололедица) он может достичь невосстановимого уровня. В этом случае, в группу повышенного риска попадают и взрослые звери, которые без подкормки также могут не дожить до вегетационного периода. В некоторой степени этому способствует консервативная стратегия питания, которая формируется у дикого кабана к 5-летнему возрасту (Teillaud, 1986). Поскольку степные популяции этого вида расположены среди агроценозов, здесь не выявлена зависимость уровня смертности диких свиней от урожая естественных кормов, что характерно для лесных (Бромлей, 1988; Гунчак, 2000; Ткачук, 2002) и аридных (Слудский, 1956) регионов. В Кампинском национальном парке (Польша) в лесных угодьях (2,5 тыс. га) за 6 лет (1965-1970 гг.) было обнаружено 42 погибших кабана (5-16 – в год), из которых 23 (53,5 %) имело возраст до 1 года. Наибольший уровень смертности наблюдался в годы с высоким снежным покровом (Andrzejewski, Jezierski, 1978). В лесных районах в малокормные годы зимой кабаны вынуждены поедать малокалорийные корма (древесная стружка, хвоя, корни ели, берёзы), которые не компенсируют энергетических затрат по их добыванию, что приводит к гибели большого количества преимущественно молодых животных. В суровые зимы в больших количествах кабаны поедают гнилую древесину, масса которой в их желудках может достигать 0,2-1 кг (Гунчак, 1992). Это наблюдалось в Кавказском заповеднике (Чернявская, 1956) и в других частях ареала. Естественно, что в гнилых пнях кабаны также добывают муравьёв, слизняков, личинок жуков, гнёзда мышевидных грызунов. Однако поедание древесины является свидетельством крайне тяжёлой экологической ситуации в жизни этих зверей.

Много диких кабанов в Южной Украине также погибло в морозные и снежные зимы 1984/85 и 1986/87 гг. В 1987 г. особенно критическими были 20 дней февраля с ледяным настом толщиной 3-5 см, что препятствовало животным добывать подземные корма. Несмотря на усилия охотников, которые выложили огромное количество заготовленных ранее початков кукурузы, метёлок сорго и зерен пшеницы, смертность зверей была необычайно высокой. На территории государственного заповедника «Остров Хортица» после зимы 1986/87 гг. было обнаружено 28 погибших кабанов, что составило 35 % от учтённого осенью поголовья. Трупы многих поросят мы находили среди зарослей тростника в гнёздах, которые были раньше местами их отдыха.

Зимние климатические аномалии в южных районах Украины часто возникают локально и, соответственно, имеют ограниченное территориальное влияние. Так, с 25 ноября по 3 декабря 2000 г. в Винницкой, Одесской, Николаевской, Херсонской и Кировоградской областях наблюдалась сильная гололедица. Подобная климатическая обстановка возникла в начале января 2003 г. в Херсонской и Николаевской областях, где поочередное выпадение дождя и снега происходило при температуре воздуха $-10-15^{\circ}\text{C}$. Это привело к возникновению мощного наста, что способствовало гибели от голода многих охотничьих животных и, в частности, кабанов.

Элиминация определенной части кабанов происходит не только во время суровой погоды, но и при благоприятных климатических условиях. Наибольшее количество их гибнет в первый месяц, что связано с высокой уязвимостью молодняка от влияния различных факторов. Среди последних весьма важным является смерть от голода наиболее слабых поросят, которые проигрывают в борьбе с собратьями «за сосок» матери. Как известно у свиньи имеется 5 пар молочных желез, первая из которых функционирует хуже всего и даёт сравнительно немного молока. Поэтому большие выводки из 9-13 поросят существуют недолго: вследствие голода наиболее слабых особей, в первую неделю жизни они обычно уменьшаются на 22,2-38,5 %.

Характерным явлением для диких кабанов является каннибализм, который чаще проявляется в горной местности. Ранние снегопады, отсутствие агроценозов, периодические неурожай лесных семян, фруктов и орехов делают зверей очень уязвимыми в зимнее время. Без качественных кормов кабаны, особенно поросята, быстро слабеют. В этом случае более сильные звери сообща нападают на ослабленных особей, рвут их зубами (Чернявская, 1956), а матери даже могут съесть собственных поросят. Гололедицу, пургу и высокие снега также считают основной причиной массовой гибели копытных в азиатских степях и полупустынях. Именно эти климатические явления, которые препятствуют нормальному питанию, приводят к быстрому истощению зверей и сопровождаются авитаминозом, нарушением обмена веществ, выкидышами, шоком и болезнями (Слудский, 1963).

В Степной Украине в июле-октябре размеры выводков ($n = 73$) уменьшаются и достигают средней для региона величины – $6,26 \pm 0,19$ (1-12), а в ноябре-декабре, когда проводится охота на кабанов ($n = 127$), $-4,43 \pm 0,21$ (1-10). Большие естественные потери популяция несёт в зимне-весеннее время; при этом количе-

ство поросят в выводке сокращается с $4,3 \pm 0,35$ (1-9) в январе ($n = 50$) до $3,1 \pm 0,38$ (1-7) в феврале и марте ($n = 17$). Существенное преимущество зимой получают поросята с уцелевшей свиной – $4,0 \pm 0,27$ ($n = 44$) против $3,5 \pm 0,94$ ($n = 23$) оставшиеся без матери. И хотя разница между этими показателями статистически недостоверна ($t = 0,52$ при $p = 0,05$), следует признать, что накануне самого тяжёлого сезона в жизни поросят не менее 25 % их оказывается сиротами и потенциальными жертвами хищников. В среднем, за счёт смертности, изъятия в процессе охоты и в результате дисперсии животных к началу следующего репродуктивного периода в южных группировках кабана остаётся около 30 % молодняка (Волох, 2002). Эти показатели выживаемости очень близки к таковым во Франции (Spitc, 1989).



Рис. 6.7 Самец лани с рыболовной сетью на рогах
(п-ов Бирючий, 18.11.2010 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

1977), в Чехии – около 44 % (Kratochvil et al., 1986). Причём, у самцов кабана больше всего особей умирает в первый год жизни; в 2-3 года их смертность сокращается, а в 4-5 увеличивается снова. У самок она обычно имеет 3 пика – в возрасте 1-2, 5-6 и 8-9 лет (Stubbe, 1987).

Иногда причины смертности диких животных имеют сложный характер и могут формироваться далеко от мест их проживания. К таким можно отнести гибель самцов лани на Бирючем и Джарылгаче, которые любят выходить на берег моря и поддевать рогами различные предметы. К сожалению, при этом они часто наматывают на рога лесковые рыболовные сети (рис. 6.7), которые приносят течения во время штормов. При бодании с другими самцами, что у лани является очень распространённым явлением, звери запутываются в прочных нитях и, не в

В целом, за время наших исследований среди погибших животных особи в возрасте до 9 месяцев составили 52,8 %, до 1 года – 78,1 % от всех умерших. Остальные погибшие кабаны имели следующий возраст: около 1 года 6-8 месяцев (11,9 %), 2 года 6-8 месяцев (6,3 %), 3 года 6-8 месяцев (2,5 %), 5-8 лет (0,9 %) и одна свинья (0,3 %) дожила до 18 лет. В настоящее время таких долгожителей уже обнаружить не удаётся – вследствие массового браконьерства, лишь единичные звери достигают возраста 6-7 лет. Высокая смертность сеголеток характерна и для других регионов: на Дальнем Востоке к концу первого года жизни погибает около 54 % поросят (Бромлей, 1964), в Польше – около 48 % (Jerzierski,

силах разорвать их, гибнут в страшных мучениях от голода и стресса. Несмотря на большую работу сотрудников Азово-Сивашского национального природного парка по отлову таких животных и их освобождению от сетей, а также по уничтожению последних на берегу, почти ежегодно 1-2 молодых самца лани гибнет от указанных причин. Значительно реже это наблюдается и у оленей, которые, будучи менее игривыми животными, практически не повторяют ошибки самцов предыдущего вида. Однако иногда и они наматывают сети на рога, которые вынуждены носить до отпадения последних.

Известное экологическое правило Гаузе, которое гласит, что два вида не могут успешно сосуществовать на одной территории, если они зависят от общего лимитирующего их ресурса (Одум, 1975), справедливо и для охотничьих зверей. При совместном обитании на территории питомника в Словакии лани доминировали над муфлонами и подавляли их на пастбищах. В результате у вторых смещались сроки гона, размножения и кормления молодняка (Ciberej, 1979). В свою очередь, олени часто вытесняют из угодий ланей, что наблюдалось нами в Азово-Сивашском НПП в 2004-2012 гг. В условиях сверхвысокой плотности копытных, из п-ова Бирючий ежегодно выселется несколько десятков этих зверей, что происходит во все сезоны года, но особенно заметно в сентябре-ноябре во время гона. Очень часто звери, покинувшие территорию острова, возвращаются назад. Однако много ланей также становится жертвами браконьеров, которыми в большинстве своём являются работники многочисленных баз отдыха, расположенных на Федотовой косе, а также их гости.

Несмотря на интенсивную подкормку, на территории ГЛОХ «Беловежская Пуща» благородные олени вытесняют косуль из лучших угодий, которые вынуждены осваивать новые территории. В результате этого, в годы высокой численности оленя косуль становилось меньше, а в годы низкой – больше (Шостак, 1978). Наверняка это является следствием увеличения смертности или иммиграции последних из-за высокой трофической конкуренции с более приспособленным видом. Подобное имело место и в Крымском заповеднике, где в прилегающие охотничьи угодья, благодаря конкуренции с благородными оленями, в малоснежные зимы выселялось 5-7 % косуль, а в многоснежные – до 49 % (Янушко, 1957). В Черноморском заповеднике пятнистые олени вытесняли из наиболее комфортных лесостепных участков аборигенную косулю, что приводило к снижению её численности (Берестенников, 1968). Скорее всего, это способствовало увеличению смертности представителей этого вида от разных причин за пределами особо охраняемой территории, среди которых доминирующими были охота и браконьерство. При совместном обитании муфлоны агрессивно преследуют косуль и препятствуют их нормальному кормлению, что при вольерном содержании замедляет формирование рогов (Tschiderer, 1974).

В местах совместного обитания и содержания таких крупных быков, как бизон и зубр, даже отмечены случаи убийства ими других копытных. В 2002 г. на территории рекреационного зоологического парка «Таврия» (Ново-Николаевский р-н, Запорожская обл.) два самца муфлона во время турнирного боя сцепились рогами. Взрослый самец американского бизона с короткого разбега ударил их

рогами и мгновенно убил обоих. Весьма своеобразные отношения у парнокопытных складываются с куланами, которые отличаются агрессивностью и значительной нетерпимостью к телятам других видов. В «Аскании-Нова» в период появления новорождённых куланы находили затаившихся оленят и муфлонят, нередко кусали их и убивали копытами (Треус, Лобанов, 1974). Случаи убийства ими детёнышей парнокопытных зарегистрированы и на Бирючем, где куланы обитают вместе с муфлонами, благородными оленями и ланями.

Таким образом, при совместном обитании копытных разных видов возникает острая трофическая и территориальная конкуренция, следствием которой может быть выселение части особей за пределы основного местообитания. Это всегда приводит к увеличению уровня смертности от различных причин, среди которых в Южной Украине доминирует браконьерство.

Зайцеобразные. Весьма уязвимыми от влияния природных и антропогенных факторов являются группировки зайца-русака и дикого кролика. Динамика их численности часто зависит от уровня смертности молодняка, который может достигать больших величин. В частности, у русака в Польше этот показатель составляет 49,2-77,8 % и имеет значительную динамику во времени. Решающее значение в гибели зайчат здесь принадлежит сельскохозяйственным работам и хищникам, тогда как их зимняя смертность незначительна (2,9-3,4 %) (Pielowski, 1968). Вместе с тем, в Швеции зимой гибнет 12-42 % поголовья русака (Frylestam, 1979), а во Франции – 51-57 % (Pépin, 1987), что существенно влияет на динамику численности. Вообще в странах Западной Европы, при весьма ограниченной охоте, смертность молодняка может превышать 81 %, тогда как у взрослых зайцев она составляет лишь 27,5-34,0 % (Kovács, Ocsényi, 1981; Pielowski, 1968). По исследованию веса хрусталика глаза более 4800 особей русака, в Нидерландах была установлена средняя выживаемость взрослых зверьков, которая составила 35-38 % в год. Причем сопоставление темпов смертности в первый и последующий годы не выявило особых различий, что доказывает независимость уровня смертности взрослых зайцев от возраста (Broekhuizen, 1969).

По результатам исследований украинских зоологов (Абеленцев и др., 1972), большое отрицательное влияние на популяции русака также оказывают сельскохозяйственные работы. Весной для всех возрастных групп почти в одинаковой мере опасным является боронование для закрытия влаги, летом для зайчат – машинное сенокошение, а для взрослых – уборка зерновых (табл. 6.2). На юге Украины у русака смертность также достигает высоких значений и составляет 1-1,5 зайчат на самку (Шевченко, 1974). По другим данным (Мигулін, 1966), к ноябрю доживает не больше 30-50 % зайчат, которые родились в текущем году.

Косвенно о смертности животных южных группировок можно судить по доле прибылых зверьков, которая в разные годы в Украинском Приазовье колеблется от 51,4 до 66,9 %. Близкие к этой величине показатели рассчитаны и для других стран. В Аргентине смертность у взрослых русаков достигает 20 %, а у молодых – 60 % (Dietrich, 1985). В Южной Швеции гибнет ~50 % (Frylestam, 1979), а в Дании ~48 % зверьков (Abildbard et al., 1972). Причем, в последнем слу-

чае максимальные величины смертности наблюдались во время пиков численности (1961, 1969 гг.). Интересно, что она была выше у самок (56 %), чем у самцов (44 %) как среди молодняка (45 %), так и среди взрослых (38 %). В местах наших исследований, наоборот, менее выносливые молодые самцы в поисках самок предпринимают незначительные миграции, заселяя субоптимальные биотопы. Поэтому они чаще, чем самки, погибают от случайных факторов, но при этом остаются важным экологическим резервом популяции.

Таблица 6.2

**Гибель зайцев в агроценозах Украины
в 70-х годах XX ст. и её причины***

Агротехнические мероприятия	Количество особей, %	
	молодых	взрослых
Весна		
Боронование для закрытия влаги	33,7	21,5
Культивация для закрытия влаги	10,2	8,9
Глубокая вспашка	1,7	5
Лето		
Культивация пропашных культур	3,4	0,6
Машинное сенокошение	25,3	12,4
Уборка кукурузы на силос	2,0	2,5
Лущение стерни	6,2	-
Осень		
Зяблевая вспашка	1,0	5,7
Посев озимых	0,1	-
Уборка кукурузы на зерно	4,1	5,7
Уборка подсолнечника	-	5
Уборка овощей и сахарной свеклы	-	0,3
Всего:	100,0	100,0

*По: В.И. Абеленцев и др. (1972)

ное влияние на популяции русака сельскохозяйственное производство стало оказывать после широкого внедрения химических методов защиты растительных культур от вредителей. Учитывая масштабность этого процесса и большие объёмы применяемых химикатов, в 70-годы XX ст. стало заметным увеличение концентраций хлор- и фосфоорганических пестицидов в организме теплокровных животных. Среди охотничьих зверей их отрицательное влияние на динамику численности популяций в Украине удалось доказать лишь для русака (Алеева и др., 1972). В 1971/72 гг. отмечалась гибель зайцев и лисиц в различных районах Ростовской области (Россия) от отравления ртутьсодержащими пестицидами (Львов, 1975). Опыты, проведенные в Великобритании (Harris, Duff, 1970), Германии (Heil, Bühlingen, 1973), Украине (Шевченко, 1969) и в других странах, показали, что указанные химические вещества (ДДТ, хлорофос, паракват и прочие) являются важной причиной увеличения смертности в популяциях зайца-русака. Кроме

Осенью смертность русаков от указанных причин является минимальной и существенного значения для группировок вида не имеет. По данным Б.И. Разумовского, в 1962-1970 гг. в агроценозах Украины из 518 случаев гибели зайцев 81,9 % приходилось на сельскохозяйственные машины и транспорт и лишь 18,1 % погибли от неблагоприятных погодных условий (Колосов, 1975). В Украинском Приазовье эта величина также велика и превышает 40 % (рис. 6.8). В частности, в Нидерландах внедрение 10-разового сенокошения на год вместо 2-3 разового привело к сокращению численности русака на 50 % (Broekhuizen, 1976).

Особенно существенное

того, выяснилось, что они отрицательно влияют на процессы его спермато- и овогенеза. При скормливании ДДТ в незначительных дозах (0,8 г/1 кг корма) в течение 10 дней погибало до 6 % подопытных животных, а у тех зайцев, которым удалось выжить, наблюдалось снижение уровня гемоглобина, изменение активности ферментов, увеличение количества сахара в крови и много других функциональных и морфологических изменений. Причём концентрация ДДТ и его метаболитов в организме русака была почти в 2 раза большей, чем у косули, оленя и дикого кабана (Алеева и др., 1972).

Особенно высокая смертность зайцев была зарегистрирована на полях люцерны, для защиты которой от грызунов использовался препарат паракват (Stracciari et al., 1980). В Словакии было проанализировано влияние интенсификации земледелия и его химизации на популяции русака в 1981-1985 гг. В результате специальных исследований установили, что внесение избыточного количества азотных удобрений приводит к росту эмбриональной смертности зверьков на 13 %, а постэмбриональной – на 84 %. Соединения азота также способствуют образованию в организме зайца метабемоглобина, при концентрации которого на уровне > 30 % наблюдаются клинические симптомы цианоза. Признаки метабемоглобинемии были выявлены у 57 %, а патологогистологические изменения в тканях разных органов – у 81,6 % обследованных животных (Páv, Semizorova, 1987).

Невероятно больших масштабов гибель зайцев от пестицидов достигла в 70-90 годы XX ст. (рис. 6.9), что послужило причиной продолжительной депрессии его группировок не только в степной зоне, но и во всей Украине. Значительные морфологические изменения удалось выявить в печени русака во время проведения опытов с хлорофосом (0,3-0,8 г/1 кг корма), который в 70-годы был весьма популярным пестицидом. Кроме того, вследствие блокирования холинэстеразы, в организме зверька происходило накопление ацетилхолина, что отрицательно влияло на проведение нервных импульсов через синапсы (Шевченко, 1969). Естественно, что эти физиологические нарушения,

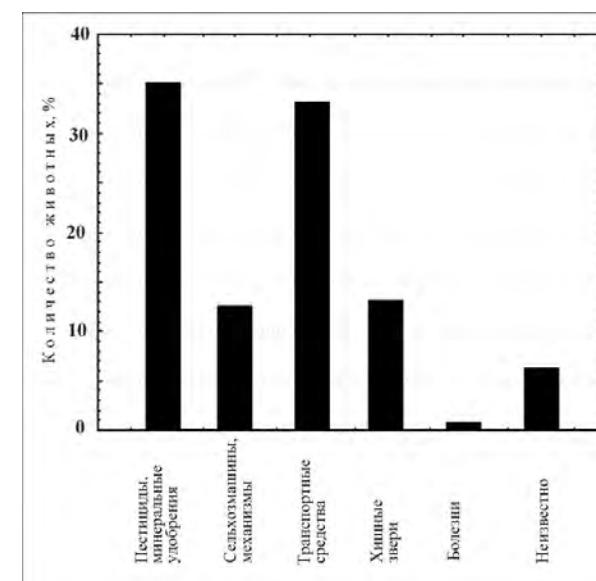


Рис. 6.8 Причины гибели зайца-русака в Украинском Приазовье (1983/84 гг.)

косвенно вызванные деятельностью человека, отрицательно повлияли на воспроизводство ресурсов этого ценного охотничьего вида.

Много диких зверей гибло при поедании удобрений (41,1 % от количества обнаруженных трупов), которые они принимали за солонцы, а также от отравления гербицидами (22,4 %) и зооцидами (16,7 %) (Скокова, 1971). В Украине массовая гибель зайца от применения химических средств защиты растений была зафиксирована во всех областях лесостепной и степной зон. Среди них наиболее губительными были: фосфид цинка, ДДТ, ГХЦГ, препараты мышьяка, гранозан, меркуран, а также минеральные удобрения (суперфосфат, аммиачная селитра, сульфат аммония, цианид кальция и др.). Но все же, европейские исследователи считают, что сокращение численности русака в районах с интенсивным сельским хозяйством в меньшей степени зависит от пестицидов, чем от совокупного влияния всех антропогенных факторов.

Раньше в поймах больших рек весьма губительными для русака были паводки и половодья. В некоторых местах их влияние было настолько существенным, что зайцев не оставалось вовсе. В 1951 г. во время весеннего паводка на Днепре, уровень которого был выше среднего на 6 м!, в Базавлукских плавнях удалось спасти 7 косуль, 198 зайцев и 67 лисиц (Стаховский, Мясоедова, 1957). Эти данные свидетельствуют не только об успешном проведении работ по спасению диких зверей, но и о том, что в указанном году погибло большое количество различных животных.

Во всех странах весьма много зайцев гибнет во время аномальных климатических явлений погоды. В суровую зиму 1922/23 гг. в Мариупольском округе мигрирующие зверьки в поисках пищи двигались на юг через замерзшее и покрытое снегом Азовское море, где массово гибли от голода. За 1 ночь под скирдами охотники добывали по 100, а иногда и по 500 особей! Известно, что только один охотник собрал на морском льду около 70 погибших зайцев (данные В. Неженцева). В феврале 1928 г. после страшного снежного бурана, который обрушился на имение «Аскания-Нова», от голода погибло великое множество зайцев. Кроме того много ослабевших животных было убито крестьянами у скирд просто палками. Отдельные охотники добывали за ночь из засады по 100 и более зверьков, которых вывозили на саях. Длительное время в степи на расстоянии не более 1 км от Аскании упорно держалось несколько тысяч русаков, многие из которых погибли от голода. Это привело к такому резкому сокращению численности, что в конце февраля на пути из имения до ст. Новоалексеевка, длина которого составляет ~70 км, было замечено лишь 2 заячьих следа (данные Б. Фортунатова). Много зайцев также погибло на территории Причерноморья и Приазовья во время суровой зимы 1927/28 гг., о чём имеются многочисленные сообщения. По мнению местных жителей в результате урагана, охватившего 2-3 февраля 1928 г. Кубань, Маныч, Запорожскую и Херсонскую области, погибло около 75 % заячьего поголовья (Плохоцкий, 1927; Мекленбурцев, 1928; Масловский, 1929). Массовая гибель русаков после снежной бури, которая длилась трое суток, наблюдалась в 1929 г. в Аскании-Нова, но особенно в Мелитопольском, где охотниками было найдено 22 трупа, и в Вознесенском округах, где погибло около 1/3 зайцев (Колосов, Бакеев, 1947). В январе-феврале 1947 г. снежные бураны, которые сопровождались резким снижением температуры, стали причиной существенного сниже-

ния численности зайца-русака на территории всей Южной Украины. В указанном году по этой причине только на территории Херсонской области погибло ~10 тыс. зверьков (Корнеев, 1960).

Особенно важной является зависимость численности зайца-русака от метеорологических условий зимы и весны. Важнейшее значение здесь имеют количество и характер осадков, а также ход температуры. Они оказывают непосредственное влияние на выживаемость животных, а также опосредствованно через обеспеченность кормами в наиболее ответственные периоды онтогенеза, развитие эпизоотий, хищничество и т.п. Особенно негативно на популяции русака влияют: сухое лето, поздняя холодная весна и такая же осень (Волох и др., 1968). После засухи 1946 г. и последующей за ней многоснежной зимы произошло значительное сокращение численности зайцев на значительных просторах Украины и прилегающих областях России, причиной чего считают гибель их большого количества от голода (Барабаш-Никифоров, 1957; Корнеев, 1960). Во время дождливой, а часто и снежной весны с гололёдами и морозами маленькие зайчата гибнут массами, не имея возможности согреться и обсохнуть. В мокрую погоду зайцы заболевают расстройством кишечника, зачастую со смертельным исходом из-за поедания влажной озими (Подольский, 1928). В Нидерландах, при сравнительно благоприятных зимних условиях, эмбриональная смертность, которую определяли как разность между количеством желтых тел и эмбрионов, у зайцев достигала 6-19 % (Broekhuizen, 1979).

Весной 1985 г., после резкого таяния большого количества снега, в Приазовье много полей оказалось под водой. В марте у с. Пискошино (Весёловский р-н, Запорожская обл.) на участке (S~70 га), немного возвышавшемся над залитыми водой территориями, скопилось около 200 зайцев. Люди отлавливали животных и переселяли их в другие места, но смертность зверьков была огромной...

В 60-80-годах на территории ФРГ было обнаружено резкое снижение численности русака в 1978 и в 1979 гг., а также увеличение – в 1964 и 1976 гг. Уменьшение популяций было вызвано большим количеством осадков в весенне-летний период, а рост – благоприятным влиянием сухой и ясной погоды. В последнем случае под влиянием ультрафиолетового излучения в массе гибли ооцисты кокцидий, что привело к ослаблению эпизоотии и к увеличению выживаемости молодняка (Spitler, 1987). Поэтому зимние холода, снежные метели и гололеда весной, которые мешают нормальному питанию, приводят к гибели большого количества молодых животных. Однако, вследствие специфики совокупного влияния абиотических факторов и адаптированности к ним животных, изменение одного из них в разных районах приводит к разным следствиям. Например, в Великобритании, для территории которой характерен влажный морской климат, высокая численность наблюдается в годы с сухим и жарким летом (Matheson, 1964). В более сухих районах Германии указанная погода способствует увеличению смертности молодняка и общему сокращению численности через развитие кокцидиоза и глистных инвазий (Seber, 1977). Но, всё же, наиболее глубокие депрессии русака в Европе наблюдались в те годы и в тех местах, где одновременно совпадали во времени высокая плотность лисицы, прерывистый снежный покров, интенсивное использование пестицидов и интенсивный острел (Кирк, 1983). В

кантоне Цюрих (Швейцария), который находится на границе влияния атлантического и континентального климатов, была выяснена зависимость динамики численности и добычи зайца от абиотических факторов почти за 50 (1930-1979) лет. Наиболее существенное влияние на популяцию оказывала температура воздуха в зимний период (октябрь-февраль), в мае и августе, тогда как сумма осадков играла подчинённую роль (Eiberle et al., 1982). В то же время, на территории Польши в местах с преобладанием степного засушливого режима между суммой осадков и численностью зайца-русака была установлена статистически достоверная корреляция ($r = 0,91$). Если большое количество осадков в апреле-мае оказывает отрицательное влияние на популяцию, то в летние месяцы оно способствует увеличению плотности зверьков до 45-50 особей/100 га. Негативное же влияние зимних погодных условий, за исключением крайне холодных и многоснежных зим, на выживаемость зайцев в этой стране признано ничтожным (Bresinski, 1976).

Учитывая большие социальные и политические изменения в нашем государстве, которые привели к реформированию всей системы коллективного ведения сельского хозяйства и приватизации земли, антропогенное влияние на агроценозы в последние годы очень сократилось. Соответственно этому также значительно сократилась и гибель зайцев от отравления пестицидами и удобрениями. Но, как и раньше, много зайчат гибнет при закрытии влаги, культивировании, уборке урожая и т.п.

В последние годы на территории Южной Украины большое негативное влияние на популяции зайца стали оказывать пожары. Если раньше земледельцы, несмотря на законодательные запреты, поджигали только стерню для уничтожения семян сорняков и упавшего зерна, то сейчас очень популярным и практически не наказуемым стало выжигание сухой травы в лесонасаждениях. Следствием таких пожаров стало уничтожение большого количества ползающих насекомых, а также гибель затаившихся в них зайчат II-го и III-го помётов. Ситуация усугубляется тем, что массовые поджоги сухой травы производят в июне-июле после уборки на больших площадях зерновых культур. В это время зайцы лишаются своих привычных убежищ, которыми были посевы пшеницы и ячменя, и переселяются в другие уголья, среди которых наиболее важными являются искусственные лесонасаждения. Поскольку во многих случаях сухую траву и стерню поджигают одновременно с разных сторон, животные имеют мало шансов на выживание.

У русака, как и у других потребителей растительной пищи, наблюдается весьма низкая избирательность к её качеству. Между тем в течение года последнее очень изменяется. С апреля по сентябрь включительно количество протеина в основных кормах составляет 11,0-18,5 %; жира – 3,1-5,7 %; клетчатки – 30,8-24,9 % (Гасанова, 1999). Интенсивность же потребления кормов русаком в течение года приблизительно одинакова; она лишь незначительно повышается в период подготовки к сезону размножения и снижается в период вегетации. При этом содержание белка в них достигает 10,0-16,8 %, что является предельной величиной качества. В случае положительного баланса азота или близком к 0 (0,101-1,002), это указывает на полное удовлетворение потребностей в белке. Снижение его содержания до величины меньше 10 % приводит к ухудшению

кондиции, снижению избирательности в питании на фоне ухудшения качества кормов в природе. Следствием этого является уменьшение массы тела зайцев, а также эффективности размножения, коэффициент которого сокращается с 0,9 до $0,65 \pm 0,75$. Продолжительный кормовой пессимум уменьшает выживаемость зверьков вдвое: с 76,4 % до 37,7 % (Белова, 1990). Вследствие этого, в степных районах Украины у зайца-русака 4-5 % эмбрионов резорбируется, а 30 % зародышей гибнет на стадии органогенеза (Шевченко, 1974).

В начале XXI ст. условия обитания зайца-русака на юге Украины значительно ухудшились, причиной чего являются длительные засухи, а также преобладающее выращивание озимой пшеницы, рапса и подсолнечника. Созревание первой культуры, которая является основной в осенне-зимнем питании зверьков, заканчивается в июне. После этого её урожай быстро убирают, а сжатые поля перепахивают или выжигают. В южных областях Украины, где очень увеличилась площадь под посевами подсолнечника (например, в Запорожской области с 11,8 % в 1990 г. до 36,5 % в 2008 г.), существенно выросла смертность молодняка. Причиной этого стало применение интенсивных технологий, которые предусматривают обязательное протравливание семян, предпосевную обработку грунта пестицидами и страховую – после всхода сорняков, посев семян, их прикатывание, обработку посевов сетчатыми боронами, междурядную 3-разовую обработку пропашными орудиями и др. Подсолнечник предъявляет высокие требования к наличию в почве питательных веществ. В зависимости от генотипа и места выращивания, на образование 1 ц урожая требуется 4-6 кг N, 2-5 кг P_2O_5 , 10-12 кг K_2O , ~1,7 кг MgO и 3,0 кг SO_4 , что в несколько раз выше, чем для зерновых культур. Поэтому для компенсации выноса из почвы земледельцы регулярно вносят азотные (50-80 кг N/1 га) и другие удобрения. Поскольку эти операции во времени совпадают с рождением зайчат, смертность последних от травм, нанесенных сельскохозяйственной техникой, и отравления разнообразными химическими соединениями стала значительной. Кроме того, подсолнечник является несъедобной для зайцев культурой и поэтому увеличение его доли в структуре посевов привело к сокращению зеленых кормов. Раньше ими были кормовые травы, такие как: люцерна, вика, эспарцет, судановая трава и другие культуры, выращиванию которых уделяли большое внимание. Вместе с дикими травами они являлись важными источниками протеина летом и в начале осени, которые на юге характеризуются засушливой и жаркой погодой. Из-за особенностей физиологии питания (переваривание пищи с участием специфической кишечной микрофлоры) это отрицательно отражается на состоянии организма, поскольку способствует развитию диспепсии и паразитарным поражениям (Ondersheka, 1975). Поскольку микрофлора кишечного тракта зайцев плохо перерабатывает солому, которая остаётся на полях после уборки зерновых культур, обедненность кормовой базы фактически приводит к голоданию животных и к увеличению их смертности. Особенно от этого страдают молодые зайцы и зайчата, скорость роста которых слишком велика и требует максимального количества белков. Во время засухи 1991-2002 гг. по этой же причине на территории Черноморского биосферного заповедника наблюдалось сокращение плотности русака до 0,5-2,0 особей/1 км

(Селюнина, 2002). Это также отмечали в Германии, где, вследствие механизации, ускоренного темпа уборки урожая и быстрой вспашки значительной части угодий, во второй половине лета зайцы массово гибнут от нехватки зелёных кормов (Hoesch, 1979). Во многих странах Европы, из-за преобладания монокультур на полях, заяц оказался в условиях качественно однообразного питания. При быстром изменении экологической ситуации (уборка урожая, вспашка больших массивов, орошение) происходит резкая смена рациона русака. Даже в Южной Швеции, где большую площадь занимают луга, в летне-осенний период зафиксировано сокращение кормовых местообитаний русака с 66-75 % до 4-43 %, связанное с уборкой урожая и последующей вспашкой полей. Тем не менее, здесь отмечена довольно высокая плотность (67 особей/100 га весной и 91 – зимой), которая была обеспечена хорошими кормовыми свойствами агроценозов (Frylestam, 1979; 1980). Поэтому между структурой последних и уровнем смертности русаков существует определённая зависимость.

Однако все же надо признать, что, несмотря на специальные исследования и попытки внедрения их результатов в практику (Русанов, 1962; Абеленцев и др., 1972; Львов, 1974; 1975; Абеленцев, Шевченко, 1975), заметного сокращения смертности полевой дичи при интенсивном сельскохозяйственном производстве, которое затрагивает более 70 % территории, достичь не удалось. Причиной этого является игнорирование колхозниками, а в настоящее время фермерами, научных разработок, отсутствие материальной заинтересованности, а также слабый контроль за технологическими процессами в сельскохозяйственном производстве со стороны экологической службы. Более того, с 2010 г. гибель дичи от пестицидов в степной зоне Украины стала снова заметной. Осенью 1911 г. было зафиксировано множество случаев гибели зайцев и диких гусей, причиной которой, по данным некоторых земледельцев, является отравление животных фосфидом цинка. Этот препарат, запрещённый для применения во всей Европе ещё в 80-е годы, стали ввозить в страну под иными названиями и широко использовать для снижения численности кургачиковой мыши, общественной полёвки и других грызунов.

Паразиты и болезни

Охотничьи звери испытывают существенное негативное влияние со стороны различных паразитов и болезней, вызываемых вирусами, простейшими, грибами и более крупными организмами. Среди них весьма опасными могут быть как наружные, так и внутренние паразиты, при высокой интенсивности инвазии которых в популяциях может наблюдаться увеличение уровня смертности. Причём у одних (лисица, волк, заяц, олени, кабан и др.) были обнаружены паразиты и болезни, характерные и для домашних зверей, у других – видоспецифичные формы, присущие только определённым животным. Среди последних весьма своеобразными являются паразиты бобра – трематоды стихорхис (*Stichorchis subtriquetrus* Rud., 1814) и нематоды травассосиус (*Travassosius rufus* Khalil.,

1922). Они весьма распространены в бассейнах Днепра, Западной Двины и других рек Европы и Северной Америки. Однако травассосиусы ещё недавно, а возможно и сейчас, отсутствовали в бассейне Дона, что является следствием длительной географической изоляции его бобровых популяций. Причём это имело место, несмотря на завоз в 1886 г. зверей из Белоруссии (Дьяков, 1975).

Стихорхисы локализуются, в основном, в слепом отделе кишечника, но у 50 % преимущественно молодых зверей они живут и в других его отделах. При высокой интенсивности стихорхозной инвазии (1500-2000 экз.) наблюдается истощение, анемия и даже гибель бобров (Ромашов, 1969). Во время исследования нами популяции бобра на южной границе его естественного распространения в бассейне Днепра была обнаружена высокая экстенсивность стихорхоза, которая превысила 90 % (табл. 6.3). Минимальные показатели этой инвазии характерны для сеголеток, что вполне закономерно, поскольку заражение стихорхисами происходит через определённое время при помощи промежуточных хозяев – водных моллюсков. У половозрелых зверей экстенсивность и интенсивность стихорхозной инвазии снижается, хотя имеет место её увеличение от весны к осени. Максимальное количество стихорхисов (1283 экз.) было обнаружено у взрослого бобра, добытого в начале декабря. Местом локализации 86,0 % трематод был слепой; 10,1 % – тонкий и 3,9 % – толстый отделы кишечника. Однако в целом интенсивность стихорхоза была незначительной, что свидетельствует о сравнительно благополучном состоянии исследуемой популяции (Волох, 1979).

Таблица 6.3

Особенности стихорхозной инвазии у бобров в 1973-1976 гг.

Возрастные группы бобров	n	Из них заражено			Интенсивность инвазии, шт.		
		самцы	самки	всего. %	самцы	самки	всего
Сеголетки	7	3	3	85,7	113,0	120,3	116,7
Годовики	4	4	3	100,0	105,0	373,3	306,3
Двухлетки	6	4	2	100,0	409,5	44,5	431,1
Взрослые	16	6	8	87,5	113,5	66,4	86,6
Всего:	33	14	16	90,9	204,5	173,6	187,5

В меньшей степени бобры оказались заражены травассосиусами, которые локализуются в их желудке, где количество нематод может достигать 5-8 тыс. экземпляров. При такой высокой инвазии звери имеют плохую упитанность, страдают желудочно-кишечными заболеваниями и нередко гибнут (Ромашов, 1969). Экстенсивность травассосиусной инвазии составляет не более 24 % и является самой низкой в днепровском бассейне. В разных возрастных группах этот показатель колеблется от 25,0 до 33,3 %; у сеголеток нематоды не обнаружены вовсе. Интенсивность травассосиусной инвазии увеличивается с возрастом хозяина: от 8,0 – у годовиков до 276,4 экземпляров – у взрослых бобров (табл. 6.4).

Максимальное количество нематод (1072 экз.) отмечено у взрослой особи, добытой в августе. Это единственный случай, когда интенсивность достигла таких больших размеров; у всех других она не превышала 300 экземпляров на 1 бобра. Поэтому следует добавить, что животное было слабо упитано, череп его был деформирован из-за травматических повреждений – в носовых костях имелось 3 дробины, заросших костной тканью. Поскольку травассосиусы первоначально были обнаружены только у белорусских бобров, их распространение вполне справедливо связывают с искусственным и естественным расселением бобров из Верхнего Приднепровья в других местах бывшего СССР.

Таблица 6.4

Особенности травассосиусной инвазии у бобров в 1973-1976 гг.

Возрастные группы бобров	n	Из них заражено			Интенсивность инвазии, экз.		
		самцы	самки	всего, %	самцы	самки	всего
Сеголетки	7	-	-	-	-	-	-
Годовики	4	-	1	25,0	-	8,0	8,0
Двухлетки	6	1	1	33,3	6,0	53,0	29,5
Взрослые	16	3	2	31,2	444,0	25,0	276,4
Всего:	33	4	4	24,2	334,5	27,8	181,3

Из заболеваний у бобров в бассейне Среднего Днепра зарегистрированы острый и некротизирующий энтериты. Первый (2 случая) был выявлен у зверей при транспортировке к местам выпуска, которые окончились их гибелью, а второй – у животного, обнаруженного на Кременчугском водохранилище мёртвым. По данным Н. Шарлеманя (1937), весьма опасным заболеванием для бобров является туберкулёз крупного рогатого скота. В местах выпаса коров на прибрежных лугах раньше эти грызуны заражались бактериями (*Baccila tuberculosis* typ. *bovinus*) во время кормёжки и гибели.

Весьма уязвимыми от влияния эндопаразитов могут быть некоторые виды копытных и зайц-русак. Например, в Чехии такие паразитарные заболевания, как дактиокаулёз и капреокаулёз, при неблагоприятной осенне-зимней погоде были причиной гибели 4,2-19,7 % косуль от общего количества найденных умерших в природе (Stěrba, Zámek, 1985). Вместе с тем, ощутимая гибель животных от паразитов бывает очень редко и чаще происходит как следствие ослабления организма при влиянии сопутствующих факторов (истощение от голода, травм и разных болезней). В частности, в суровые зимы на территории Крымского заповедника ежегодно погибало 6,2 % оленей и 6,6 % косуль от внутренних болезней, лёгочно-глистных инвазий, кишечных гельминтов и сибирской язвы (Рухлядев, 1941). В Германии, в связи с гельминтозами, отмечали большой отход молодняка (до 40 %) у косули, а также снижение веса, упитанности и ухудшения трофейных качеств (Siefke, 1966). В суровую зиму 1968/69 гг. в Литве у погибших косуль интенсивность заражения трихостронгилидами (*Trichostrongilidae*), в зависимости от мест локализации гельминтов, была в 3-13 раз, а хабертиями (*Chabertia ovina*) – в 10

раз выше, чем у отстрелянных на охоте зверей (Приедитис, 1975). В то же время, выявленные у косули на территории Николаевской и Херсонской областей гельминты (*Ch. ovina*, *Haemonchus contortus*, *Nematodirus fillicolis*, *Trichocephalus capreoli*, *T. scrjabini*) с незначительной экстенсивностью (7,1-50 %) и малой интенсивностью инвазии, не создавали заметного отрицательного влияния на функционирование её организма (Двойнос, 1973). Наиболее распространённым заболеванием у муфлонов на юге Украины является кокцидиоз, к которому особенно восприимчивы ягнята в возрасте 1-3 месяца. Он развивается летом при высокой влажности, что в степной зоне бывает не часто. Однако без соответствующего лечения это заболевание приводит к быстрому исхуданию животных и даже к гибели.

Обследование благородного оленя и европейской лани на п-ове Бирючий, проведенное в 2009 г. сотрудниками Института зоологии НАН Украины, показало полное отсутствие у них внутренних паразитов. Это связано с обитанием этих животных в условиях приморского побережья, где нет поверхностных источников пресной воды и пресноводных моллюсков, которые во многих случаях являются промежуточными хозяевами различных гельминтов. Между тем, у благородного оленя на территории Европейской части бывшего СССР было обнаружено 54 вида гельминтов. Однако, следует заметить, что у всех представителей семейства Оленьи облигатных внутренних паразитов немного, однако их часто заражают гельминты, характерные для крупного рогатого скота, а также попавшие в Европу во время интродукции диких копытных из Северной Америки (белохвостый олень, вапити), азиатского Дальнего Востока (пятнистый олень, марал, изюбрь) и других районов мира (Говорка и др., 1988).

Со слов Н.С. Гунчака, в Ивано-Франковской области (Карпаты) в 1995/96 гг. в вольере от инвазийных заболеваний и стресса погибло 31 (46,3 %) муфлонов из 67, однако разделить влияние этих факторов по отдельности не представляется возможным. Среди диких копытных Южной Украины наиболее устойчивой к паразитозам и многим инфекциям является европейская лань. В стране практически неизвестны случаи гибели этого животного от болезней. Лишь в некоторых странах были зафиксированы редкие случаи заболевания лани на паратуберкулёз (Commichau, 1982), листериоз и бактериальные инфекции (Schellner, 1982).

При исследовании 317 взрослых зайцев-русак из Северного Причерноморья в 1 случае были обнаружены признаки ехинококкоза, в 11 – цистицеркоза и в 19 – саркоидоза. Из круглых червей встречались нематоды желудка (*Grafiidum strigosum*), лёгочные нематоды рода *Protostrongylus* и цестоды рода *Cittotaenia* (Наконечный, 2008). На территории Рацинской лесной дачи (Николаевская область), где, вследствие многолетней охраны, плотность населения зайцев достигла большой величины, весной 1952 г. начался их массовый падёж. Исследование 40 зверьков показало высокую экстенсивность инвазии (75 %) цистицерка (*Cysticercus pisiformis*), которая и стала причиной их гибели. В 1955-1960 гг. случаи заражения зайцев этой цестодой в степной зоне были зарегистрированы в Кировоградской, Одесской, Харьковской и Херсонской областях (Корнеев, 1960). Иногда русаки погибают от листериоза и эризипелоида (Дунаева, 1980).

Существенное отрицательное влияние на диких зверей оказывают эктопаразиты. Среди них наиболее опасными являются иксодовые клещи, при высокой зараженности которыми может наблюдаться гибель животных. В Днепропетровской области при обследовании охотничьих зверей было выявлено 5 видов иксодовых, 3 – гамазовых клещей, 5 видов блох и 1 вид власоедов. Наиболее массовыми и широко распространенными оказались клещи *Ixodes ricinus* и *Rhipicephalus rossicus*, которые встречались на всех млекопитающих. Их численность достигает максимума в первой половине осени, что ослабляет зверей перед зимой – наиболее неблагоприятным сезоном года (Черныш, Кораблёв, 1973). Иксодовый клещ (*I. ricinus*) наиболее губителен для косули, поскольку способствует развитию специфического токсокоза. При наличии 30-50 клещей на одном животном, оно теряет способность к передвижению, не реагирует на человека, на механические раздражители и у него часто наблюдаются судороги. С прогрессированием заболевания, у косули возникает парез мышц шеи, глотки и вообще головы, а также снижается температура тела до 34-35° (при норме 39,2°). Заболевание обычно длится 3-4, реже – 8 дней, после чего часть косуль погибает, а часть выздоравливает. У погибших зверей были обнаружены: воспаления сычуга и тонкого отдела кишечника, дряблость сердечной мышцы и отеки лёгких (Никольский, Позов, 1973). Весьма опасными указанные виды эктопаразитов являются и для других копытных. На Бирючем клещи впадают в кожу оленей вокруг ушей, у основания пантов и в паху. Особенно страдают от клещей телята, которые заражаются ими уже через несколько дней после рождения. У некоторых из них из-за обилия паразитов также наблюдался токсокоз, который приводил к смерти хозяев (Ишунин, 1960). В различных районах степной Украины мы также неоднократно находили ослабевших и буквально усыпанных иксодовыми клещами лисиц и енотовидных собак, которым выжить не удалось.

В конце мая 1953 г. в Старо-Бердянском лесу (окрестности Мелитополя) нашли мёртвую самку енотовидной собаки с 4-живыми щенками. На теле всех зверей имелось множество иксодовых клещей (*I. ricinus*), но особенно много их было у самки, причиной гибели которой, скорее всего, был клещевой токсокоз. Всех щенков, после оказания помощи, забрали в зооуголок Мелитопольского пединститута и вырастили до взрослого состояния (устное сообщение Орлова П.П.).

Иксодовые клещи также являются важными переносчиками пироплазмоза – весьма опасного заболевания для человека и многих животных. В 1946 г. в Краснолиманском р-не Донецкой области оно стало причиной гибели большого количества енотовидных собак (Сахно, 1948). Однако, несмотря на тесный контакт оленей на п-ове Бирючий с более, чем сотней больных пироплазмозом домашних лошадей, 10 из которых пали, признаков этого заболевания у упомянутых диких животных выявлено не было (Ишунин, 1960). Это свидетельствует о высокой устойчивости асканийского марала к пироплазмозу.

При высокой плотности населения зверей велика вероятность снижения численности популяции через возрастание смертности вследствие возникновения эпизоотий. В частности, у русака были выявлены возбудители 10 бактериальных инфекций, среди которых наиболее обычными являются кокцидиоз (заражённость может достигать 60-100 %) и токсоплазмоз (9-41 %). Причём, если первый

является причиной гибели зайчат, то второй вызывает бесплодие взрослых самок, аборт и рождение слабого молодняка. Это заболевание признано причиной высокой смертности молодых зверьков на территории Швейцарии в годы с теплой зимой или с теплым и дождливым летом (Eiberle и. а., 1982), а также в Германии, где в популяциях зайца-русака заражённость кокцидиями достигает 97,7 %, а смертность – до 20 % (Spitler, 1987; Hoesch, 1979). Но, всё же, для этого зверька наиболее опасной инфекцией является псевдотуберкулёз, который у сеголеток протекает в острой форме и способствует их гибели. У взрослых он становится хроническим заболеванием и приводит к истощению, малоподвижности, а также к повышению уровня смертности зайцев (Дунаева, 1977). Судя по описанным признакам, это заболевание было очень распространено в Левобережной Украине и Молдавии в 1921-1927 гг. По данным А. Подольского (1928), за 50 лет охоты ему более 10 раз в засушливые годы приходилось констатировать падёж русака, скорее всего, от псевдотуберкулёза. В 1927 г. у 38 (~95 %) из более чем 40 добытых зверьков были поражены печень и желудочно-кишечный тракт. В Чехии при обследовании более 2 тыс. трупов зайца установили, что псевдотуберкулёз был причиной гибели 10,1 % зверьков. В меньшей степени на популяцию влияли: пастереллёз (6,1 %), иерсиниоз (1,5 %) и стафилококкоз (1,5 %) (Stërba, 1970).

Во влажных биотопах Приднепровья на кабана, косуле и лосе были обнаружены клещи *Dermacentor pictus*, в сухих: на косуле, лисице и зайце – *D. marginatus* (Черныш, Кораблёв, 1973). Эти виды эктопаразитов, а также *D. plumbeus* являются опасными переносчиками риккетсиозов и кровепаразитарных инвазий, которые способны нанести существенный ущерб популяциям русака. Однако за длительный период специальных исследований (1955-2007 гг.) в Северном Причерноморье массовых эпизоотий среди представителей указанного вида зарегистрировано не было (Наконечный, 2008).

В степной зоне весьма распространённым заболеванием у зайца-русака является туляремия, вызываемая бактериями *Pasteurella tularensis*. В 1923 г. она стала причиной массовой гибели зверьков в заповеднике «Аскания-Нова». Зимой 1928/29 гг. это заболевание охватило почти все области Украины. Сейчас очаги этой инфекции выявлены во многих местах юга. В мае 1961 г. на Бирючем наблюдался массовый падёж зайца-русака, причиной чего также оказалась туляремия, которая охватила и группировку мышевидных грызунов. Эпизоотия сократила популяцию зайца на 90 % (Колосов, 1975). К таким катастрофическим последствиям привело наращивание плотности зверьков до чрезмерно больших величин, что способствовало ускоренному распространению туляремии. Если в 1957 г. на полуострове было учтено 550 зайцев, то в 1960 г. – более 2000 особей (Бессалов, Король, 1972). По нашим расчетам, в первом случае плотность населения зверьков составила около 110, а во втором – более 400/1 тыс. га (А.В.). Последующее обследование полуострова летом 1974 г. показало низкую численность зайца, в популяции которого доминировали взрослые особи (более 80 %). При патологоанатомическом исследовании 7 зверьков, туляремия была выявлена у 4 (57,1 %); кроме того, у 9 зайцев из 13 добытых были обнаружены серьёзные патологические изменения лёгких и селезёнки, а у 2 – поражение семенников. Пере-

носчиками возбудителей туляремии во всех случаях были пастбищные клещи (Шевченко, 1978). В этом месте туляремийный очаг функционировал и в последующие годы. Сейчас площадь пригодных для обитания зайцев угодий на острове составляет около 5,3 тыс. га, а плотность населения, при отсутствии охоты на этот вид, колеблется в пределах 40-60 особей/1 тыс. га. Это близко к определённой нами в 2008-2009 гг. оптимальной величине (42,3 особей/1 тыс. га).

В 1964 году Украинской республиканской, Херсонской и Запорожской областными санитарно-эпидемиологическими станциями, а также Ростовским противочумным институтом было проведено оздоровление природных очагов туляремии на п-ове Бирючий Генического р-на Херсонской и в Богатырском лесничестве Акимовского р-на Запорожской областей. Методика этой работы была одобрена Министерством здравоохранения СССР, Главным управлением лесного хозяйства и лесозаготовок при Совете Министров СССР, а также Херсонским и Запорожским облисполкомами. С целью уничтожения иксодовых клещей, основных переносчиков возбудителя туляремии, было предложено провести авиаопыление территории полуострова (6150 га) и лесничества (1750 га) 10-процентным дустом ДДТ из расчета 30 кг/1 га, а также провести полный отстрел зайцев (Компанцев, 1966). В период с 1964 по 1968 гг. поголовье русака на Бирючем было сокращено с 500-700 до ~100 особей. Несмотря на это, ликвидировать туляремию не удалось, более того уже в 1966/67 гг. началось резкое восстановление численности мышевидных грызунов, которые являются основными носителями её возбудителя. В целом, масштабное применение ДДТ привело не к снижению, как предполагалось а, наоборот, – к росту числа выделенных культур от всех объектов паразитарной системы и к активизации природного очага туляремии (Русев, 2011).

В 1951 г. было высказано предположение о наличии туляремии в Крыму, что позже подтвердили специалисты Крымской противочумной станции. В 1978 г. им впервые удалось выделить 28 штаммов туляремийного микроба из внешней среды, носителями которого были эктопаразиты и их хозяева (грызуны, насекомоядные), отловленные на Керченском п-ове. В дальнейшем на этой территории установлено существование активного природного очага туляремии, где периодически происходит заражение людей. В настоящее время наличие природных очагов туляремии подтверждено в Джанкойском, Первомайском, Нижнегорском, Кировском и Ленинском районах АР Крым (Евстафев, Товпинец, 2005). Основным источником инфекции являются грызуны и заяц-русак, но она может также встречаться у домашних и диких копытных. Заболевшие животные становятся источником заражения людей, которые пренебрегая опасностью, добывают ослабевших животных любыми способами и употребляют в пищу. Например, в ноябре 1981 г. в окрестностях г. Керчь охотники обнаружили больного зайца, убили его и попросили товарища закопать труп. Вместо этого он принёс зверька домой, как трофей, и отдал жене для приготовления различных блюд. В результате неправильных действий три члена его семьи заболели тяжелейшими формами туляремии – лёгочной, ангиозно-бубонной и генерализованной. Заражение произошло при разделке зайца, а также при употреблении его мяса в пищу (Нестеренко и др., 1985).

Случаи заболевания диких (заяц, ондатра) и домашних животных на туляремию неоднократно регистрировались на всех косах Азовского моря, в бассейнах Днепра, Днестра, Южного Буга, Дуная и в других местах Украины. В 1994, 2000 и 2009 гг. 3 случая гибели ондатры от туляремии были установлены на территории Днепроовско-Орельского природного заповедника (Антонец, Окулова, 2014). В феврале 2012 г. в Михайловском районе Запорожской области было добыто 2 волка, у которых также была выявлена туляремия. Кроме того, в Северном Причерноморье были выявлены случаи заболевания отдельных зайцев-русаков на Конго-Крым и Ку-лихорадку (Наконечный, 2008).

К сожалению, часто при обнаружении погибших животных охотники не придавали раньше и не придают значения сейчас установлению причин их смерти. Например, в 1929 г. в Мелитопольском округе было обнаружено ~300 павших зайцев, что составило около 20 % от общей численности. В это время неизвестная эпизоотия распространилась на территории Приморского и Генического районов – в последнем нашли 53 погибших зверька, а также в Одесской области. Во Фрунзенском районе было найдено 80, в Троицком – 30, а в других районах по 15-20 шт. (данные Я. Дно). Возможно, причиной гибели зайцев была туляремия, но достоверно установить заболевание сейчас не представляется возможным.

Для всех зайцеобразных весьма опасным заболеванием является миксоматоз. В природе он характерен для американских кроликов (*Sylvilagus floridanus*, *S. nuttali*), а своим появлением в Европе эта болезнь обязана человеку... В июне 1952 г. во Франции несколькими выловленным в частном владении диким зверькам был привит штамм Санарелли вируса миксомы, после чего кролики были выпущены на свободу. Целью этого мероприятия было локальное снижение их численности для уменьшения вреда, который животные наносили фруктовым деревьям. Поскольку вирус распространяется блохами и комарами, через несколько месяцев эпидемия миксоматоза охватила всю страну при 99,5 % смертности заболевших особей (Pontabla, Lucas, 1976). За год охотничьи общества Франции понесли убытки в 10 млрд. франков. Вскоре это заболевание появилось во всех европейских странах и докатилось до Украины. В нашей стране оно в первую очередь распространилось среди домашних кроликов и привело к гибели большого количества зверьков в приусадебных хозяйствах и на колхозных фермах. Но вскоре смертность сократилась, что стало следствием появления иммунизированных животных – устойчивых к воздействию вируса миксомы (Kellermann, 1985). Через 2 года во Франции смертность зараженных кроликов уже составляла 40 %, а острая форма болезни сменилась на хроническую. Однако позже эпизоотия миксоматоза дала новую вспышку, во время которой относительное число незаболевших особей снизилось до 10 %. Её причиной считают циклическую гибель старых, иммунизированных ранее особей и появление лишённого соответствующих антител молодняка, который отличается высокой восприимчивостью к воздействию вируса (Pontabla, Lucas, 1976). Подобное наблюдалось в некоторых районах Германии, когда в 50-годах на территории Земли Северная Рейн-Вестфалия численность кроликов из-за миксоматоза сначала резко сократилась,

после 1979 г. восстановилась, а в 1988/89 гг. вирус не удалось выявить вообще (Lutz и. а., 1990).

Учитывая высокую смертность, которую миксоматоз вызывает в популяциях диких кроликов, с 1926 г. его стали широко использовать в Австралии для снижения численности или для полного уничтожения зверьков в некоторых местах этой страны. Известно, что в 1970 г. для этого был использован высоковирулентный штамм Лаузане, который привили блохам *Spilopsyllus cuniculi*, обитавших в 2 популяциях кроликов. Через 8 недель вирус миксоматоза был обнаружен и в соседних группировках, а через 18 недель на зараженных участках в живых осталось 1-3 % зверьков, тогда как на их периферии – 14 % (Pareer et al., 1981). Для снижения численности кроликов указанных выше зараженных блох интродуцировали в Юго-Западной Австралии. Это привело к развитию эпизоотии в 1973, 1975, 1978 и 1980 гг., которая сократила локальные популяции на 51,8 %. В некоторые годы размер смертности кроликов составлял 87-96 % (King, Wheeler, 1985). Поэтому надо признать, что, несмотря на появление устойчивых к влиянию вируса миксомы особей, миксоматоз остаётся грозным заболеванием для диких и домашних кроликов, а в некоторых местах Европы – и для зайцев. В тоже время, в некоторых районах Великобритании после массового вымирания кроликов от миксоматоза, которые являются основными конкурентами русаков за качественные корма, произошло резкое увеличение численности зайцев (Matheson, 1964). По новым данным (Лобков В., Лобков Д., 2007), в Южной Украине оно уже не приводит к массовой гибели кроликов, для которых наибольшую опасность сейчас представляет вирусная гемморагическая лихорадка.

Иногда эпизоотии, которые всегда возникают при высокой плотности и численности животных, приобретают значительные размеры. По своему влиянию на популяции они в значительной мере напоминают хищничество и могут выступать в качестве регулирующего фактора. В 1965 и 1968 гг. на Крымском п-ове наблюдалась массовая гибель поросят диких и домашних свиней от пастереллёза (Кормилицин, Дулицкий, 1972), а в 1995 и 1998 гг. в пограничных районах Украины с Румынией – от сибирской язвы. Наиболее катастрофической была классическая чума свиней (КЧС), которая в 1971/72 г. охватила всю Центральную Украину и стала причиной гибели тысяч животных (Євтушевський, 2012). В 1985 г. эпизоотия КЧС возникла в Молдавии и в последующие годы регистрировалась во многих районах нашей страны, а также в Белоруссии и России. Во всех случаях причиной этого массового заболевания были контакты диких кабанов с домашними, которым принадлежит важная роль в поддержании очаговости и распространении свиной чумы. Однако указанные эпизоотии не получили распространения в степной зоне и их отрицательное влияние на южные популяции кабана было связаны лишь с сокращением притока мигрантов. Тем не менее, КЧС остаётся весьма опасным заболеванием, для локализации которого в странах Евросоюза применяется тотальный убой всего поголовья в очаге и уничтожение (сжигание) трупов, а также убой всех свиней в радиусе 3 км от очага с последующей их переработкой на мясокостную муку. Например, в Нидерландах в феврале-октябре 1997 г. для ликвида-

ции КЧС было убито и переработано около 10 млн. свиней (Скупый, Тихонов, 1973).

В настоящее время большую опасность для дикого кабана представляет болезнь Монтемери или африканская чума свиней (АЧС). Согласно Международной классификации заразных болезней, она относится к списку А. Для человека АЧС – безопасна, однако для диких и домашних свиней – смертельна, поскольку, несмотря на предпринимаемые многолетние усилия, вакцины для её лечения изготовить до сих пор не удалось. Это вирусное заболевание передается при прямом контакте больных и здоровых животных, через продукты из свинины, при укусах клещей и механически (транспортными средствами, при перемещении людей и животных). Почти все поголовье заболевших свиней обычно погибает. Учитывая серьёзность последствий, при подозрении на заболевание АЧС, животных немедленно уничтожают. До недавнего времени единственная вспышка африканской чумы свиней в Украине была зарегистрирована 12.01.1977 г. в подсобном хозяйстве на территории с. Усатово Беляевского района Одесской области. Благодаря реализованным мерам, заболевание не получило широкого распространения и было ликвидировано в кратчайшие сроки. Однако для этого, по данным бывшего председателя Государственной ветеринарной и фитосанитарной службы Украины И.Ю. Бисяка, были проведены беспрецедентные по масштабам и финансовым затратам мероприятия, которые предусматривали:

- Уничтожение всего поголовья свиней в неблагополучном пункте и в 20-км зоне вокруг него.
- Запрет на вывоз за границы области животных, кормов, продуктов и сырья животного происхождения.
- Ограничения на перемещение людей и транспорта в неблагополучных районах.
- Постоянно действующие карантинные ветеринарно-милицейские посты.
- Тотальная вакцинация всех свиней против классической чумы.
- Усиление ветеринарного и санитарного надзора за перемещением животных, продуктов и сырья животного происхождения на железной дороге, через государственную границу, а также за уничтожением всех пищевых отходов на самолётах международных авиалиний и морских судах.
- Запрет на использование не обеззараженных пищевых отходов в корм свиньям на животноводческих комплексах и в частном хозяйстве.
- Усиление контроля за соблюдением ветеринарно-санитарных требований на рынках, в аэропортах и морских портах, а также на мясоперерабатывающих предприятиях.
- Очистка ферм и прилегающих территорий, уничтожение старых помещений, а также сожжение всего старого инвентаря и всех горючих предметов (пол, крыша, двери и т.п.).
- Дезинфекция грунта в местах расположения ферм на территории неблагополучного района, а также его изъятие и захоронение на глубину 3 м непосредственно в очаге АЧС.

- Периодический отстрел беспризорных животных и птицы, изучение паразитологической ситуации, дератизация и контроль качества дезинфекции.
- Запрет выращивания свиней на территории бывших неблагополучных пунктов, который соблюдается уже 35 лет.

Несмотря на меры, разработанные на научно-практическом семинаре ФАО/ООН по сотрудничеству ветеринарных служб Российской Федерации и Украины для профилактики и борьбы с АЧС (Киев, март 2011 г.), предотвратить проникновение заболевания в нашу страну не удалось. 30 июля 2012, в с. Комышеватка Приморского района Запорожской области в личном хозяйстве был обнаружен падеж свиней. При исследовании патологического материала в Государственном научно-исследовательском институте по лабораторной диагностике и ветеринарно-санитарной экспертизе выявили ДНК вируса африканской чумы свиней. Вероятным её источником считают завоз отдыхающими из Российской Федерации возбудителя болезни в пищевых продуктах животного происхождения. Уже 31 июля в очаге возникновения АЧС был введен карантин, перекрыто автомобильное сообщение, а также создана рабочая группа для координации действий по ликвидации эпизоотии. На специальном заседании Государственной чрезвычайной противоэпизоотической комиссии при Запорожской облгосадминистрации были разработаны меры по недопущения дальнейшего распространения возбудителя болезни в другие регионы Украины.

В январе 2014 г. в Луганской области на украинско-российской границе специалисты Государственной пограничной службы обнаружили труп дикого кабана, экспертиза которого установила диагноз африканской чумы свиней. Хотя Главным управлением ветеринарной медицины области моментально был введен комплекс специальных мероприятий по ликвидации инфекции, опыт соседней России показывает, что справиться с этой опасностью очень сложно. Здесь, со времени выявления 2 очагов в 2008 г. на территории Чечни до 1913 г., африканская чума свиней была зарегистрирована в 72 пунктах Волгоградской, Воронежской, Московской, Ростовской, Смоленской, Саратовской, Тамбовской, Тверской, Тульской, Нижегородской, Ленинградской и Ярославской, областей, а также Краснодарского и Ставропольского краёв, Карачаево-Черкесской Республики и Республики Северная Осетия-Алания. С целью ликвидации заболевания, только в 2010 г. было уничтожено более 84 тыс. свиней или 91,4 % поголовья, содержащегося в неблагополучных пунктах и в первой угрожаемой зоне. Кроме антропогенных причин распространения АЧС важная роль принадлежит диким кабанам, у которых соответствующая ДНК в Российской Федерации была выделена в 15 пунктах на территории Астраханской и Ростовской областей, Краснодарского края, Республик Дагестан и Адыгея. На неблагополучные охотничьи хозяйства и целые районы был наложен карантин, а места выявления вируса АЧС признаны инфицированными объектами.

Особым заболеванием для охотничьих зверей Южной Украины является бешенство или гидрофобия, возбудителем которого является вирус *Neurorhynchus rabiei*. Центром этой эпизоотии в Европе является Германия, где эта болезнь была известна ещё с 1779 г. (Genth, Kolbe, 2009). Отсюда она распространилась по дру-

гим странам и проникла в Украину. Даже в конце XX ст., после многих лет борьбы с этой опасной болезнью, в Нижней Саксонии (ФРГ) количество случаев в отдельные годы достигало 20-60 на 100 кв. км (Irmer, Schlegel, 1981). В 1986 г. рабическая эпизоотия достигла северного побережья Франции и возникла опасность её проникновения в Великобританию (Murray et al., 1986). Однако жёсткий контроль за популяциями лисиц в Европе, основанный на преоральной иммунизации зверей и круглогодичном уничтожении их различными способами – от отлова специальными ловушками до интенсивного истребления ядами и даже с помощью газации нор, приостановил этот процесс (Jensen, 1970). Естественно, что это немного ослабило эпидемиологическую обстановку, но окончательно проблемы не решило. По данным Всемирной организации здравоохранения в 1972-1976 гг. в Европе зарегистрировано 82 тыс. случаев бешенства, около 1 млн. человек подверглись лечению после контакта с больными животными, а более 600 из них погибло (Lloyd et al., 1976). Скорость продвижения фронта, отличающегося максимумом заболевания, составляет 25-65 км в год. Через ~5 лет может сформироваться вторичная, более слабая, вспышка эпизоотии, отстоящая от основного района на 150-250 км, что связано с расселением преимущественно молодых лисиц (Murray et al., 1986).

В Украине продолжительное время у диких животных бешенство было неизвестно, хотя в 1946-1949 гг. было зарегистрировано 15 случаев нападения больных волков на людей и на домашних животных в Закарпатской, Донецкой, Киевской, Сумской, Одесской и Черниговской областях (Корнеев, 1950). В те годы в нашей стране бешенство не имело массового характера, а его основными распространителями считали домашних собак. Их массовая вакцинация и проведение профилактических мероприятий в 1960-1964 г. способствовали сокращению рабической эпизоотии. Однако после того, как в этот процесс включились дикие звери, бешенство быстро распространилось по всей стране (Гришок, 1977). Несмотря на то, что оно было выявлено у многих домашних и диких млекопитающих, всё же, наиболее часто в Украине им болеет лисица. В 1950-1977 гг. именно на неё приходилось 88,9 % из 2267 случаев, подтвержденных лабораторными исследованиями (табл. 6.5), тогда как для енотовидной собаки этот показатель составил 4,0 % , а для куниц – 3,7 % (Шевченко, Щербак, 1978). Это вызвало необходимость организации специальной борьбы с указанным хищником.

В 1958 г. Постановлением Совета Министров УССР № 1047 «Об уничтожении лисиц на территории Украинской ССР» этого зверька было признано вредным животным, которого стали уничтожать во все сезоны года как источник бешенства, а также как врага домашней птицы и дичи. В 1961-1964 гг. эта борьба достигла особого размаха и осуществлялась на территории всего СССР и других стран. Благодаря снижению численности лисицы и вакцинации домашних собак, удалось значительно сократить интенсивность этого заболевания, от которого, прежде всего, пострадали сами хищники. Если в 1970 г. всего в Украине было учтено 183,95 тыс., а в степной зоне (без АР Крым) – 54,24 тыс., то в 1980 гг. – соответственно: 76,6 тыс. и 22,7 тыс. особей. Таким образом, за указанное десяти-

тилетие эпидемия бешенства, в сочетании с другими факторами, привела к сокращению поголовья лисицы в Украине почти на 42 %.

Значительные колебания численности лисицы, связанные с бешенством, наблюдаются повсеместно и сейчас. Чаще всего они имеют 3-летнюю цикличность, хотя в Украине известен и 6-летний (1971-1977 гг.) цикл. Наибольшее количество устойчивых очагов болезни было выявлено в лесостепи (20,0 %), наименьшее – в степной зоне (9,5 %) (Божко и др., 1981). Однако доля заболевших на бешенство зверей указанного вида, по отношению ко всем случаям в стране, на юге довольно велика и превышает 20 % (Шевченко, Щербак, 1978). В степной зоне Украины к крайне неблагоприятным районам относится Присивашье, на которое приходится более 60% всех случаев заболевания лисиц бешенством в равнинном Крыму. Здесь расположено два ядра природной очаговости лисьего типа: первый (~15 тыс. га) – на стыке Красноперекоского и Джанкойского районов; второй (~4,5 тыс. га) – в Советском районе у с. Урожайное. Учитывая большую подвижность зверей в период расселения молодняка, между лисицами крымской и континентальной частей существует тесная связь, которая усиливается во время их брачного периода (Евстафьев, Товпинец, 2005).

Таблица 6.5

Заболеваемость бешенством диких плотоядных в Украине (1950-1977 гг.)*

Животные	Численность, тыс. особей	Количество больных особей	Удельный вес заболеваемости, %
Лисица	230,0	2014	0,87
Волк	0,7	26	3,70
Енотовидная собака	10,0	90	0,90
Барсук	10,0	38	0,38
Куницы	30,0	83	0,27
Хорьки	20,0	16	0,08
<i>Всего</i>	<i>300,7</i>	<i>2267</i>	<i>0,75</i>

*По: Л.С. Шевченко, Ю.Н. Щербак (1978)

Широкое распространение бешенства сейчас характерно для территории всех, без исключения, административных районов степной зоны страны. По данным Н.И. Лебедевой (2003), удельный вес этого заболевания среди лисиц в Запорожской области (1980-2001 гг.) составил 0,32 % при максимуме в 1981 г. – 1,45 %, что является довольно высоким показателем. В 1998 г. только в этой области за антирабической помощью обратилось 3520 человек, из которых получили назначение на лечение 612 (17,4 %), а полный курс прошло 488 (13,9 %). В Херсонской области во время прежних вспышек эпизоотии отмечалось до 150 случаев выявления бешенства, в 1999 г. – 25 (Селюнина, 2001), что также свидетельствует о значительном распространении этого опасного заболевания. В 1922 г. за антирабической помощью в медицинские учреждения Украины обратилось 4580, в 1925 г. – 29521, а в 2009 г. только в Донецкой области – 8556 человек. В 2010 г. здесь было зарегистрировано 77 больных животных, среди которых домашние и

сельскохозяйственные звери составили 84,4 %. Такой высокий уровень их заболеваемости увеличивает риск заражения людей бешенством. Наиболее активно эпизоотический процесс протекал в Волновашском, Артемовском, Велико-Новоселковском, Константиновском, Тельмановском, Новоазовском районах, в которых зарегистрировано от 4 до 10 рабических очагов. Весьма сложной является эпизоотическая обстановка по бешенству в Луганской области. В 2000-2006 гг. здесь было зарегистрировано 779 случаев этого заболевания, из которых 261 (33,5 %) пришлось на диких животных. Среди последних доминирующее значение имела лисица – 223 случая или 28,6 %, а очагами бешенства практически равномерно покрыта вся территория области (Коробченко, 2006). В 2003-2008 гг. 12 случаев этого заболевания у лисиц было отмечено на территории Днепроовско-Орельского природного заповедника, причём отмечено нападение хищника на человека (Антонец, Окулова, 2014).

Во всех административных районах степной зоне Украины бешенство регистрируется ежегодно, однако его эпизоотии бывают 1 раз в 3-5 лет и сопровождаются гибелью большого количества лисиц и других теплокровных животных. На территории Одесской области большие циклы были зарегистрированы в 1979/80, 1989/90 и в 2002/03 гг. В последнем из них на 100 исследований приходилось 58,6 % инфицированных лисиц. В этом же регионе в 1976-1980 гг. упомянутый показатель при обследовании крупного рогатого скота составил 11,1 %, в 1991-1995 г. – 36,9 %, а в 2003 г. – 87,0 %, что свидетельствует о неуклонном росте его заболеваемости. Несмотря на информированность об опасности бешенства, в Овидиопольском районе от него погибло двое людей (Греков и др., 2005).

Наибольший удельный вес бешенства отмечается среди волков (3,7 %), хотя неясными остаются пути их заражения (Шевченко, Щербак, 1978). В 1999-2000 гг. случаи бешенства были отмечены у 5 этих хищников на территории Харьковской области (Токарский, Авдеев, 2001). В 2001-2004 гг. его регистрировали у волка на территории Запорожской, Николаевской и Херсонской областей. Сравнительно много случаев заболевания у этого зверя ($n = 16$) отмечено в 2000-2006 гг. в Луганской области, что составило 2,1 % от всего их количества (Коробченко, 2006). В 2010 г. в Александровском, Велико-Новоселковском и Красноармейском районах Донецкой области имели место три случая нападения на людей волков, у двух из которых бешенство подтверждено лабораторно. В апреле 2012 г. волк, у которого был позже выявлен рабический вирус, покусал 4 человек и нескольких собак в с. Пятихатка Красногвардейского р-на (АР Крым). Интересным является то, что с начала XX ст. до настоящего времени в этом районе волки не встречались вовсе...

Менее всего страдают от рабического вируса куницы, случаи заболевания, которых в Украине известны лишь для каменной куницы и барсука. Довольно часто болеют бешенством енотовидные собаки, источником заражения которых являются лисицы. Именно они в очагах эпизоотии неоднократно нападали на енотовидных собак, которые находились в зимней спячке. В Польше среди большого количества случаев гибели этих зверьков ($n = 1214$) от бешенства погибло 115 (9,5 %). При этом заболевшие особи нападали на людей и скот (Wlodek,

Krzywinski, 1986). Такие факты известны и в Украине, где лишь в 1967-1977 гг. от укусов енотовидных собак заболело 2,2 % человек от всех выявленных случаев. Если при заболевании бешенством гибнет около 70-80 % лисиц, то енотовидные собаки умирают почти все (Шевченко, Щербак, 1978).

Весьма много лисиц и енотовидных собак по этой причине погибло на Обиточной косе в 1982, 1985, 1991, 1999 и в последующие годы. В начале апреля 1999 г. во время проведения весеннего учета оленя нами за три дня было обнаружено более 20 трупов этих зверей. В некоторых местах возле нор выявили погрызенные ветки и корни, что характерно для заболевших животных, а также останки последних. В ноябре 2001 г. там же, предположительно, бешеная лисица забежала во двор к егерю и напала на собаку, но была убита. Однако, как это ни странно, предварительный диагноз клиническими исследованиями подтвердить не удалось. Зато в тот же день был найден свежий труп лисы, которая погибла от рабического вируса...

В нашей стране бешенство выявлено у барсука, волка, рыси, хорьков, корсака, куниц, ондатры, нутрии, белки, оленей, лося, косули, дикого кабана, летучих мышей и многих домашних зверей (Божко и др., 1981). Поскольку вирус размножается в нервной ткани и вызывает в ней дегенеративные изменения, заболевание всегда заканчивается смертью. В случае укуса человека инфицированным животным и дальнейшего развития болезни, у первого развивается водобоязнь (гидрофобия), после которой летальный исход неминуем.

В местах высокой плотности населения и частых контактов с лисой через общее использование нор, серьезным носителем бешенства в степной зоне стал барсук. Поскольку это животное ещё недавно относилось к охраняемым видам, мониторинг его участия в распространении рабического вируса никем не осуществляется. Между тем, нам известны случаи гибели в 2000-2005 гг. почти тридцати взрослых барсуков от неустановленных причин в Донецкой, Запорожской и Херсонской областях, что может быть следствием влияния указанной болезни. В Европе для борьбы с ним ранее использовались различные, запрещённые сейчас, способы. Среди них одним из действенных была газация лисьих нор, которая приводила к отравлению большого числа не только лисиц, но и других зверей. Исследования, проведенные в Германии (Гессен), показали, что причиной снижения численности (на 50-84 %) барсука в 1952-1977 гг. на ~ 80 % территории было бешенство. Однако после проведения газации нор, начатой через 5-12 лет после его вспышки, численность зверей уменьшилась ещё на 10 % от исходной величины (Schwierz, Wachendorf, 1981).

Учитывая большую опасность бешенства для людей и других животных, во всём мире проводится иммунизация потенциальных носителей вируса и снижение плотности их населения до определённого уровня. В частности, с целью ограничения распространения рабического вируса, Международное эпизоотическое бюро ещё в 1971 г. и Комитет экспертов бюро по бешенству в 1973 г. рекомендовали удерживать плотность лисицы на уровне 0,1-0,2 особи/1 км². В нашей стране уделяется большое внимание выполнению этих рекомендаций, согласно которых во всех местах, где были зафиксированы случаи бешенства, прекращается охота и раскладывается специальная подкормка для преоральной иммунизации хищных зверей. В частности, осенью 2010 г. в Луганской области впервые в Украине для

этой цели применили авиацию, что увеличило площадь охвата территории и улучшило эффективность данного мероприятия.

В Европе известны заболевания барсуков бешенством, сальмонеллёзом (*Salmonella agama*), лептоспирозом (серотипы *Australis*, *Javanica*, *Hebdomadis*) пироплазмозом и лёгочным цепнем. В ходе обследования этих зверей ($n = 1206$) на туберкулёз в Глостершире (Англия), было найдено 460 погибшими на дорогах, 70 – умерших естественной смертью и 676 было добыто охотниками. Туберкулёз, обусловленный возбудителем *Mycobacterium bovis*, был найден у 233 барсуков (19,3 %), причем среди самцов он распространён шире, чем у самок. Кроме того, указанная бактерия была обнаружена у 14 % зверей, погибших от столкновения с транспортом; у 21,6 %, добытых на охоте, и у 42,8 %, умерших естественной смертью. Именно туберкулёз стал причиной гибели 39 % зверей в последнем случае. Не сопровождавшиеся этим заболеванием травмы (преимущественно укусы в голову и шею), приведшие к образованию обширных абсцессов и последующей смерти 15,7 % особей, находятся на втором месте. Третьей причиной естественной гибели 14,3 % барсуков был голод (Gallagher, Nelson, 1979).

У хищных зверей в Украине довольно распространённым заболеванием является зудневая чесотка, возбудителем которой является клещ *Sarcoptes scabiei*. Появившись в виде нескольких очагов в 1919 г. на Закарпатье и в Буковине, она постепенно охватила всю территорию страны и после второй мировой войны дошла до Подмосквья, Поволжья и Предкавказья (Чиркова, 1957). Распространению зудней способствует их переход с одного вида животных на другой; обычно заражение происходит весной и летом через почву в норах. Сейчас в Евразии это заболевание отсутствует лишь в местах с преобладающей температурой ниже +12 °C и в районах с вечной мерзлотой, поскольку при холоде зудни не могут передвигаться и нападать на животных. В силу биологических особенностей, их нет у сусликов, плотность населения которых локально может в десятки раз превосходить таковую хищников. Поэтому у ласки, перевязки, степного хорька – основных обитателей сусличьих нор, это заболевание не выявлено.

Наиболее часто зудневая чесотка встречается у лисиц, енотовидных собак и очень редко – у русаков (Наумов, 1963). В 60-годы XX ст. в Украине (локально) количество добытых лисиц с признаками чесотки превысило 24 % (Колосов, 1975), а в 90-е годы (Причерноморье) – около 40 % (Роженко, 2006). В 1972 г. несколько енотовидных собак, больных зудневой чесоткой, было добыто в Великоновоселковском районе Донецкой области (Павлов и др., 1974). В некоторых местах лесостепной и степной зон это заболевание стало причиной смерти около 55 % лисиц среди всех установленных случаев их гибели (Гептнер и др., 1967). В Воронежской области для снижения этого заболевания даже проводилась обработка лисьих нор препаратами ДДТ, которая, правда, не дала положительных результатов (Барабаш-Никифоров, 1957). Поскольку для развития яиц зудневого клеща необходим влажный и тёплый климат, на юге нашей страны наиболее благоприятные условия для него имеются на островах, морских косах, берегах лиманов а также в поймах всех рек. В свою очередь, эти биотопы характеризуются самой высокой плотностью населения лисицы и енотовидной собаки (Гурский,

1979; Рожено, 2006). Значительный мор хищных зверей, судя по внешним признакам, от зудневой чесотки наблюдался в 2001 г. в Придунавье. Во время экспедиции на о-ве Татари нами было обнаружено 7 трупов лисицы и 3 енотовидной собаки, погибших от этого заболевания. В то же время, в 2005 г. больных и погибших зверей вообще обнаружить не удалось...

Дикие животные, особенно хищники, являются резервуарами других, опасных как для самих зверей, так и для человека болезней. Среди них: болезнь Лайма, клещевой энцефалит, туберкулёз и другие. В Одесской области при обследовании лисиц было выявлено много особей (до 38 %), инфицированных, как ни странно, вирусом орнитоза (Греков и др., 2005). Конечно же, в распространении указанных заболеваний принимают участие блохи, вши, пастбищные и норковые клещи, которые формируют и поддерживают сложные экологические связи в естественных и искусственных экосистемах.

Хотя у диких животных выявлены многие болезни, они не всегда гибнут от них. Последующая ситуация в значительной мере зависит от экологических условий конкретного года и устойчивости организма зверей. В некоторые периоды количество заболевших хищников может возрастать, а численность сокращаться через увеличение уровня их смертности. В другие же, ничем не приметные временные отрезки, наблюдалось полное выздоровление особей, которые ранее выглядели безнадежными. Мне приходилось отлавливать в довольно суровые зимы енотовидных собак, на теле которых оставалось не более 10 % волосяного покрова. Эти же самые особи, без каких-либо признаков выздоровления попадались в капканы через год после предыдущего отлова, несмотря на пережитые экстремальные условия. Хотя некоторые исследователи (Лэк, 1957; Wynne-Edwards, 1964) считают, что эпизоотии не способны самостоятельно оказывать регулирующее влияние на популяции, это не совсем верно. Например, в конце XX ст. в северо-восточной Монголии была зарегистрирована гибель 32 тыс. дзеренов (~30 % популяции) от инфекционной болезни никроватериоз (Кирилюк, 1999). В мае 2010 года на территории Жанибекского района Западно-Казахстанской области было обнаружено около 12 тыс. трупов сайгаков, павших от пастереллеза (устное сообщение проф. В.М. Неронова).

Влияние хищников на популяции жертв

Влиянию хищников на популяции различных охотничьих и домашних животных посвящено много исследований (Корнеев, 1950; Кистяковский, 1971; Вадковский, 1978; Филонов, 1989; Mech, 1975 и др.), главными проблемами которых были: величина изъятия и влияние хищничества на численность жертв, его селекционная роль в их популяциях и т.п. Последнее сейчас поддается сомнению и критике, поскольку хищниками часто изымаются не слабые особи вообще, а уязвимые в определенный период жизни – например, беременные самки и молодняк, которые при другом физиологическом состоянии могли бы остаться в живых (Кудактин, 1978; Филонов,

1989). Иногда количество вполне полноценных особей, добываемых, например, волками, может составлять до 93 % добываемых жертв (Колосов, 1975).

Группировки диких и домашних зверей всегда страдали от влияния хищников. В Украине наиболее серьезным из них, учитывая размер убытков и потенциальную опасность для жизни человека, является волк. В наше время, когда большинство людей живёт в городах и черпает знания о нём лишь из книг и телевизионных передач, их представления об уроне, который наносит этот умный и сильный зверь охотничьему и сельскому хозяйству, весьма далеки от реалий. Между тем, ещё в 1870-1873 гг. только на территории Херсонской губернии волками было умерщвлено и съедено 11,6 тыс. голов скота. Причём за этот период, в связи с увеличением численности как хищников, так и домашних животных, потери от первых возросли в 14,6 раз (Корнеев, 1950). Поскольку в конце XIX ст. степная зона Украины стала одним из мировых центров по разведению овец, именно эти животные в те годы были основными объектами нападения волков. С 1861 по 1867 гг. только на территории имения «Аскания-Нова» поголовье овец увеличилось с 340 до 400 тыс. голов. А ведь были и другие заводчики, в угодьях которых выпасалось от 10 до 100 тыс. этих животных (Фальц-Фейн, 1997).

В 1924/25 гг. в Украине жертвами волков стало 13,2 тыс. голов скота, что составило почти 369 тыс. рублей (огромную на то время сумму денег) и 0,1 % ко всему поголовью домашних животных. В стоимостном выражении наибольший урон был нанесён поголовью лошадей, потом, в порядке убывания: крупному рогатому скоту, свиньям, овцам и козам. По количеству домашних животных, загрызенных волками, в те годы, как и прежде, доминировали овцы, а потом уже – телята и молодые лошади. Было зарегистрировано большое количество случаев нападения хищников на людей (Красильников, 1926). В 1926 г. волки только в нескольких сёлах Михайловского района (Запорожская обл.) уничтожили 48 овец, 4 телят, молодую корову и 2 свиньи (Шмидт, 1927). Значительные убытки крестьянам эти звери наносили и в других местах страны. Подъём численности волка в 70-годах XX ст. также способствовал усилению его хищничества по отношению к домашним животным. Например, в 1973 г. на Украине волками было умерщвлено 35 лошадей, 16 гол. крупного и 194 гол. мелкого рогатого скота, что нанесло сельскому хозяйству ущерб на сумму 43 тыс. рублей. Через 5 лет, в 1978 г., размер последнего уже составил 252 тыс. рублей, поскольку указанные хищники загрызли 44 лошади, 474 гол. крупного и 1063 – мелкого рогатого скота, 40 свиней и 658 гол. домашней птицы (данные ЦСУ УССР).

Волка относят к хищникам со смешанным уровнем регуляции плотности жертв, который способен удерживать численность группировок последних на низком уровне (Лопатин, 1999). После открытия эффекта порогового феномена выяснилось, что при пессимальных экологических условиях хищники изымают больше жертв, чем им нужно для существования. Причём они эффективнее ограничивают численность низших позвоночных, а потом уже крупных млекопитающих (Errington, 1946). При низкой численности альтернативных жертв, влияние волка на популяции всех копытных, которое не имеет компенсаторной природы, существенно возрастает (Филонов, 1989). В тех случаях, когда последние составляют основу рациона хищника (свыше 80 %),

для необходимого равновесия необходимо определенное соотношение численности жертв. Если основой питания волка является олень – это 1:100, если лось – 1:30. Поэтому одновременно высокая плотность копытных и хищника может существовать недолго и лишь при наличии альтернативных кормов, поскольку в течение даже одной зимы волки способны сократить численность косули и благородного оленя на 35–40 %. При этом их основными жертвами являются телята и самки (Pimlott, 1970). Кроме того, волки отрицательно влияют на спаривание оленей, чем способствуют увеличению яловости самок. В Украине именно на период депрессии группировок указанного вида приходится пик численности всех копытных. В Подмоскowie увеличение ресурсов лоса и оленя, которое произошло в 1957–1963 гг., также связывают с сокращением популяции указанного хищника. Между их численностью была выявлена тесная обратная корреляция ($r_{\text{волк-лось}} = -0,97$; $r_{\text{волк-олень}} = -0,87$). После уничтожения волка экспоненциальная скорость увеличения популяций лоса составила 0,25; оленя – 0,20; косули – 0,27; кабана – 0,44 (Побединский, 1989).

Однако подчас эти взаимоотношения могут носить довольно сложный характер. Так, в Воронежском заповеднике волк отсутствовал в 1950–1970 гг., что сопровождалось существенным увеличением поголовья копытных, среди которых доминировал благородный олень. После появления хищника стало наблюдаться стремительное сокращение численности оленя (с 1544 особей в 1973 г. до 67 в 2001 г.) при одновременном увеличении ресурсов косули (с 10 до 671), а также стабилизации группировок лоса (~80 особей) и кабана (~500 особей). При этом между численностью волка и благородного оленя была обнаружена максимальная отрицательная зависимость ($r = -0,86$), тогда как с другими жертвами она имела положительное значение ($r_{\text{волк-косуля}} = +0,85$). Очевидно, парадоксальную избирательность волка в отношении оленя можно объяснить тем, что во время появления хищника в заповеднике косуля встречалась редко, а численность кабана и лоса была низкой. В результате волк специализировался на добыче наиболее многочисленной жертвы, которой в те годы был благородный олень. В дальнейшем, изымая оленей, он создал благоприятные условия для его главного территориального и трофического конкурента, каким является косуля. Это подтверждается наличием значительной отрицательной корреляции ($r = -0,89$) между численностью именно этих зверей (Никольский, Лихацкий, 2002).

В зависимости от региональных особенностей териофауны, основными жертвами волка могут быть разные виды копытных. В заповедниках Белоруссии основу его рациона составляют: лось (1,9–61,1 %); кабан (27,9–42,7 %); олень (9,7–16,7 %) и косуля (1,5–11,7 %) (Литвинов и др., 1981). В Черноморском государственном заповеднике, при средней встречаемости в экскрементах хищника диких млекопитающих (21,7–29,3 %) (Селюнина, Москаленко, 2003), второе место в его питании после крупного рогатого скота занимает молодняк кабана (Москаленко, 1999). В Березинском заповеднике после увеличения численности волка с 30 до 117 особей, произошло сокращение поголовья кабана на 79,9 % (Лавов, 1981), а также лоса (Лавов, 1982). Однако наши расчёты в этом случае показали отсутствие достоверной корреляции ($r = +0,43$) между численностью кабана и волка (А.В.). Интересно, что в Карелии

освоение этим хищником ресурсов кабана произошло лишь через десять лет после его появления в регионе. В то же время сопряжённое изменение численности волка и лоса прослеживается на всей территории этой республики (Данилов, 2005).

В Полесском заповеднике на Украине и в прилегающем к нему районах основу питания волка составляют копытные и бобр. Среди них, из всех выявленных случаев смерти лосей ($n = 51$), от нападения хищника погибло 33 (64,7 %) особи, косуль ($n = 67$), – 26 (38,8 %), кабанов ($n = 34$), – 15 (44,1 %) и бобров ($n = 28$) – 22 (78,6 %). Причём смертность лоса в заповеднике составила 80,6 % против 42,1 % на незаповедной территории, что исследователи связывают с лучшим выживанием стаи волков, руководимых опытной альфа-самкой (Жила, 2009).

В местах с высокой плотностью населения копытных волки являются настоящим бедствием и при климатических аномалиях способны уничтожить много зверей. Зимой 1949–1950 гг. в низовьях Днепра в районе бывшего заповедника «Буркуть» была зарегистрирована гибель 15 пятнистых оленей от волков (Салганский и др., 1963). За 27 месяцев 1974–1978 гг. в северо-восточной Миннесоте (США) от охоты и браконьерства погибло 50 %, а от нападения волков – 45 % белохвостых оленей, которые были оснащены радиопередатчиками (Nelson, Mech, 1981). Наиболее существенное давление волки оказывают на группировки косули. В Белоруссии её встречаемость в рационе хищника составляет 11,1 % (Литвинов и др., 1981). В 1949 г. на территории Фрунзенского района Одесской области в ур. Шептиричи волки уничтожили более 50 % косуль (Корнеев, 1950), а в 1964 и 1965 гг. в Павловском лесничестве 6 хищников съели их около 200 особей (Гурский, Назаренко, 1966 а). Зимой 2006/07 гг. на территории Гуляйпольского района Запорожской области во время депрессии численности всех копытных охотники нашли останки 13 косуль, добытых и съеденных волками (устные сведения охотоведа В.Ф. Брезницкого). В Украинском Приазовье шерсть, куски шкуры и мяса указанного животного мы обнаружили в 25 % желудков волка. Вообще считается, что хищничество волка везде препятствует увеличению численности косули даже при её незначительной плотности (Pereira, 1985; Филонов, 1989; Данилкин, 1999).

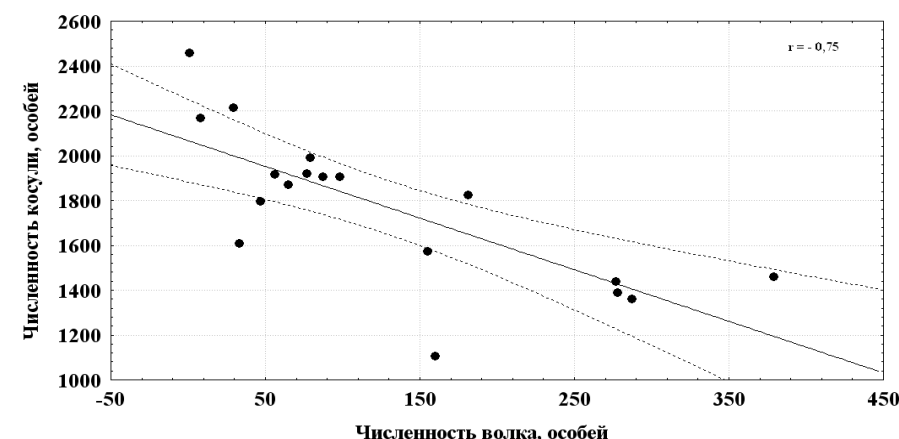


Рис. 6.9 Зависимость численности косули от поголовья волка в Херсонской области

Однако влияние волка на популяции жертв является не таким простым вопросом, как это иногда кажется арендаторам охотничьих угодий. Например, в Херсонской области (1979-2007 гг.) между численностью этого хищника и косули выявлена значительная отрицательная корреляция ($r = -0,75$) (рис. 6.9). Довольно тесная связь ($r = -0,67$) между поголовьем волка и косули была также выявлена в 1979-2007 гг. и на территории Луганской области, где площадь основных биотопов косули и её ресурсы значительно больше, чем в Херсонской. Вполне логично предположить, что чем больше волков обитает в охотничьих угодьях, тем больше косуль они съедают. Однако часто снижение численности копытных вовсе не связано с влиянием этих хищников, а может иметь совсем другие причины. Например, в степной зоне это может быть браконьерство или суровые зимние условия, катастрофические последствия которых имеют эпизодический характер...

Таблица 6.6

**Питание волка в Северо-Западном
Причерноморье
(1945-1975 гг.)***

Кормовые объекты	Ноябрь-март		Апрель-октябрь	
	Абс.	%	Абс.	%
Домашние животные	431	87,9	675	92,6
Овца	95	22,0	200	29,6
Лошадь	75	17,6	142	21,0
Крупный рогатый скот	46	10,7	102	15,1
Свинья	30	7,2	45	6,7
Коза	2	0,4	2	0,3
Собака	6	1,4	—	—
Гусь	1	0,2	10	1,5
Курица	—	—	8	1,2
Индейка	1	0,2	2	0,3
Падаль	175	40,6	164	24,2
Дикие животные	53	10,8	45	6,2
Косуля	24	45,3	9	20,0
Кабан	16	30,2	—	—
Заяц	6	11,3	17	37,8
Лисица	3	5,6	12	26,7
Мышевидные грызуны	3	5,6	7	15,5
Волк (падаль)	1	1,9	—	—
Растительные корма	6	1,3	6	0,7
Кукуруза	4	0,8	—	—
Подсолнечник	2	0,2	—	—
Баштанные культуры	—	—	2	0,3
Дикие злаки	—	—	4	0,6

*По: И.Г. Гурский (1978)

шади, но особенно часто волки поедали собак (18,3 %). Среди диких животных в

В таком случае вернее всего обратиться к результатам изучения питания волков. По данным И.Г. Гурского (1981, 1985), раньше эти крупные и сильные хищники на юге Украины питались преимущественно домашними животными, частота встречаемости которых в рационе составляла в осенне-зимний период около 88 %, а в весенне-летний – около 93 % (табл. 6.6). Во многих случаях волки нападали на молодняк, что особенно было заметно в октябре-ноябре, когда взрослые звери учат прибитых охотиться. При этом наибольшие потери несло поголовье овец, которое до конца XX ст. в Южной Украине было весьма большим. Похожая ситуация в 50-е годы была характерна и для других районов нашей страны (Корнеев, 1950). В частности, в Киевской, Луганской и Черниговской областях среди добываемых хищником млекопитающих доминировали также домашние животные (48,9 %). Это были: преимущественно крупный и мелкий рогатый скот, ло-

рационе волка большое значение имели: немногочисленная в те годы косуля (10,2 %), мыши (14,2 %), заяц (22,4 %) и полёвки (42,8 %).

К концу XX ст. на юге Украины рацион волка особенно не изменился, хотя в некоторых местах степной зоны было зафиксировано некоторое совсеобразие, что было связано с различным обилием основных жертв. Если в 1997 г. встречаемость останков домашних животных в экскрементах волка в Нижнем Приднепровье составляла 34,0 %, то в 1999 г. – всего 13,3 % (Селюнина, 2001). Дикие животные, особенно копытные, численность которых в те годы была невелика, подвергались нападению волков значительно реже, хотя локально их хищничество приносило значительный ущерб. Например, по устным сведениям И.Н. Шейгаса, в 1991 г. в экскрементах волка ($n = 14$) из Цюрупинского района Херсонской области чаще всего встречались останки дикого кабана (42,8 %), а также зайца и косули (14,4 %), тогда как домашние животные попадались значительно реже: падаль крупного рогатого скота – 21,4 и овца – 14,3 %. Весьма слабо были представлены мышевидные грызуны (3,6 %) и несъедобные останки (3,5 %). Даже на территории Черноморского заповедника в рационе волка наибольшее значение имели не дикие, а домашние животные. Их встречаемость составляла 58,6-78,3 %, хотя дикие сохранили важную значимость, поскольку их останки были обнаружены в 21,7-29,3 % проб. Причем волки наиболее часто нападали на крупный (встречаемость – 26,1-34,6 %) и мелкий рогатый скот (10,6-30,4 %), а потом уже – на дикого кабана (4,4-17,7 %), оленя, косулю (5,2 %) и зайца (3,2-4,3 %) (Селюнина, Москаленко, 2003). На территории Днепровско-Орельского заповедника из 17 зарегистрированных случаев гибели косули около 88 % приходится на хищничество волков и бродячих собак. По этой же причине также погибло 14 пятнистых оленей (Антонец, Окулова, 2014).

В начале XXI ст. в юго-восточной Украине при исследовании 24-х желудков волка было установлено также незначительное присутствие останков диких зверей в их содержимом – заяц (22,0 %), кабан (3,4 %), енотовидная собака (3,4 %). Доминирующее положение по-прежнему занимали домашние животные – собака (23,7 %), свинья (15,3 %), крупный рогатый скот (5,7 %), курица (3,4 %), овца (1,7 %), лошадь (1,7 %), а также были выявлены мышевидные грызуны (8,5 %) и птицы (6,8 %). Причём, в рационе волка на Кинбурнской косе превалировали домашние животные, а в континентальной части – их падаль (Домнич, Смирнова, 2007), которая и раньше была важным компонентом питания этого хищника в Украине (Корнеев, 1950 а; Гурский, 1982). Во многих местах страны так оно и есть, поскольку наши охотничьи угодья чрезвычайно бедны. Это же касается свиней и крупного рогатого скота, численность которых в стране за последние годы сократилась в сотни, а овец – в тысячи раз. Пропорционально упадку животноводства ухудшилось и ветеринарное обслуживание, что стало причиной гибели значительного числа сельскохозяйственных животных, содержащихся сейчас преимущественно не в крупных животноводческих комплексах, а на подворье крестьян. Поэтому влияние волков на популяции охотничьих зверей имеет региональные особенности, знание которых особенно важно для выработки управленческих мероприятий.

Особо значительный ущерб волки могут наносить потенциальным жертвам на начальном периоде их интродукции. В 1995/96 гг. выпущенные в охотничьи угодья Запорожской области 14 муфлонов были уничтожены волками и браконьерами в течение года. К сожалению, доказать отдельно роль каждого из них в этом процессе – практически невозможно...

По устным данным И.Н. Шейгаса, после выпуска в феврале 1992 г. европейских ланей ($n = 28$) на территорию Цюрупинского ГОХ (Костогрызовское лес-во) в Херсонской области, где в то время обитала мощная волчья семья и 2 зверя-нетерриториала (9 особей/60 тыс. га) эти копытные смогли прожить лишь до весны 1993 г. Уже через месяц хищники добыли молодого самца, а вскоре – беременную самку и 2 самцов. Все попытки по отстрелу волков возле останков добычи оказались неудачными. К началу лета стадо ланей было распорошено хищниками по территории всего лесного массива. Следы одиночных зверей и небольших групп исследователь регистрировал до октября 1992 г. Последних ланей, в том числе и весь появившийся молодняк, хищники добыли в течение весны 1993 г. В итоге, из 28 интродуцированных животных 27 было добыто волками и лишь 1 – браконьерами...

Волки также оказывают значительное влияние на популяции байбака. При исследовании последнего в Харьковской области в местах расположения волчьих выводков зоологи неоднократно находили более, чем по 10 черепов грызунов возле логова (данные проф. В.А. Токарского). В Луганской области после почти повсеместного разрушения ферм и упразднения когда-то процветавшего колхозного животноводства, волки стали питаться преимущественно степными сурками. По наблюдениям охотника Конарева В.Н., при охоте на них хищники затаиваются в 10-15 м от байбачьих нор и дают возможность зверьку отойти от норы примерно на такое же расстояние. После этого делают резкий бросок и умерщвляют жертву так быстро, что сурок не успевает издать какой-либо звук...

При низкой численности копытных, из диких животных наиболее распространенной альтернативной жертвой волка во многих районах Украины был заяц-русак. В 50-60 годах XX ст. в степной зоне среди добытых хищником млекопитающих на зайца приходилось 22,4 % встреч (Мигулін, 1966). В 1996-2003 гг. в Приазовье его останки мы нашли в 14 (58,3 %) желудках волка ($n = 24$). Кроме того, в рационе волка весьма многочисленными стали мыши и полёвки, но особенно – собаки и даже лисицы, которых они раньше умерщвляли, но ели очень неохотно. В местах наших исследований встречаемость собак в желудках волков превысила 60 %. Причём большинство из них были съедены хищниками уже в мёртвом состоянии – скорее всего, они погибли под колёсами автомобилей и были подобраны волками на обочинах дорог. Вместе с тем, с увеличением поголовья волка в регионе появились волчьи стаи из 5-12 особей, что стало серьезным препятствием для восстановления поголовья копытных.

С давних времён волки представляли особую угрозу для жизни человека. По данным И.И. Барабаша (1928), в степной зоне Украины эти хищники в 1923-1924 гг. нападали на людей в Бердянском районе Запорожской области. Особенно много случаев гибели, преимущественно детей, от нападения волков было зарегистрировано в первые послевоенные годы (Корнеев, 1950). Причины этого явления хорошо известны и связаны они с формированием у хищного зверя особых пищевых адаптаций в местах интенсивных боевых действий, имевших место в

1941-1943 гг. С тех пор прошло много лет и люди, перестав сталкиваться с волком, забыли о том, что сами могут быть его жертвами. И только в 1979 г. на все-союзном совещании «Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих» (Москва, 1979) прозвучало несколько робких сообщений о том, что в некоторых местах СССР волки умертвили и частично съели нескольких человек. Поскольку в те годы информация о гибели людей в катастрофах и в местах возникновения крупных аварий особо не распространялась, упомянутые сведения были шокирующими. Очевидно, нападения волков на людей никогда не прекращались, однако в различных местах, в зависимости от обстоятельств, их частота была различной. Известно, что в Харьковской области на территории Волчанского района в 1974 г. эти хищники покусали 5 человек, в 1985 г. – 2, а на территории Боровского района в 1999 г. – ещё 2 (Токарский, Авдеев, 2001). Такие случаи нам известны и из Николаевской области, где численность волков, особенно на Кинбурнском полуострове, сейчас является значительной. Только за 2000-2005 гг. на территории Запорожской, Харьковской и Херсонской областей было зафиксировано 17 случаев их нападения на людей, к счастью, без летального исхода (Домнич, Смирнова, 2007). По данным З.В. Селюниной (2013), из-за резкого упадка животноводства и снижения численности копытных, в приморской степи волки держатся вблизи населённых пунктов, где объектами их нападения становятся собаки, кошки и домашняя птица. Вообще, в южных районах Украины имеется много маленьких сёл, где люди стали довольно часто контактировать с волками. Конечно, в таких условиях, при низкой численности основных жертв, вероятность их нападения на человека возрастает...

Там, где волки отсутствуют, их трофическую нишу занимают одичавшие собаки. Благодаря высокой адаптации к влиянию антропогенных факторов, эти дерзкие хищники способны наносить ощутимый ущерб группировкам большинства диких зверей. Хищничество стаи из 5-7 собак может стать причиной локального сокращения численности русака. Анализ содержимого желудков более 500 этих зверей в Польше показал, что в 11 % их имелись останки оленя, куропатки и зайца, причём шерсть и кости русака были в 6,7 %. Собаки постоянно преследуют зверьков, чем нарушают нормальный цикл питания, отдыха и размножения (Pielowski, Raczynski, 1976). Например, 18.07.1983 г. стая из 5 собак добыла и съела в саду возле с. Заливное Новониколаевского района Запорожской области 3 молодых зайцев (данные охотника И.И. Кухленка).

Особенно заметно влияние одичавших собак на поголовье косули. В Южной Украине из 228 исследованных нами умерших животных этого вида, от нападения собак погибло 10,9, а от волков – 4,8 %. Интересно, что такой же показатель гибели (10,9 %) косуль от собак ещё в 70-годы выявлен в Харьковской области (Карпенко, 1966). Одичавшие и просто содержащиеся без привязи собаки наносят большой ущерб группировкам косули и в других странах. В частности, в Литве среди всех погибших косуль 6,8 % были жертвами нападения этих хищников (Прусайте и др., 1973). Зафиксированы случаи, когда собаки загоняли нескольких косуль одновременно на территорию населённых пунктов и загрызали их на глазах у людей.

Со слов директора Гавриловского ГОХ Аридова Е.Н., осенью 1977 г. 3 крупных пса на подворье одной из ферм в Нововоронцовском районе Херсонской области за 20 минут убили 120 овец, а в феврале 1985 г. стая из 9 собак за 1 ночь загрызла семь ланей. У всех животных было разорвано горло, имелись многочисленные покусывания на задних ногах и боках, а также были съедены внутренности....

По данным охотоведа А.П. Островского, летом 1982 г. стая собак пригнала на окраину г. Приморск (Запорожская обл.) 5 косуль. Пытаясь уйти от преследователей и будучи ограниченными с одной стороны забором, животные делали высокие прыжки и бились об ограду. Оказавшиеся вблизи люди с трудом отогнали собак и подобрали 2-х травмированных косуль, которых спасти не удалось... Весной 1983 г. стая собак загнала самку косули во двор биостанции педагогического института, расположенную на окраине г. Мелитополь. Несчастное животное попало в коридор, ограждённый с трёх сторон металлической сеткой, что сильно ограничило его движения. Несмотря на то, что косуля вырвалась и убежала в поле, хищники догнали её и убили. В августе 1983 г. стая собак загнала самца косули в Азовское море у с. Степановка (Приазовский р-н Запорожской обл.), однако в море зверя догнали на моторной лодке рыбаки и спасли его от верной гибели...

В 80-е годы в 32 штатах США были собраны данные о воздействии хищничества собак на популяции белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*). При анализе 20 тыс. случаев добычи собаками копытных выяснилось, что наибольший ущерб наносят бездомные, но полностью не потерявшие связи с человеком звери. В 1975-1976 гг. только в штате Миннесота собаки убили 541, а волки – 188 оленей, хотя большую часть жертв в последнем случае найти не удалось. В целом, собаки, даже как фактор беспокойства, оказывают на оленей большее влияние, чем волки. В отличие от последних, собаки, стаи которых состоят из 2-3 особей, нередко преследуют жертву в течение более 1 часа. За это время она выходит за пределы участка своего обитания и утрачивает связь с привычными ориентирами, что повышает её смертность от различных причин (Kreeger, 1977).

Одидавшие собаки также нападают на своих домашних сородичей, убивают их и поедают, как это делают волки.

Осенью 1984 г., во время охоты на кабана, в Гавриловском ГОХ (Херсонская обл.) на 2 ласк напали пять одидавших собак, которых удалось отогнать лишь выстрелами из карабина (данные Е.Н. Аридова). Зимой 1985 г. в Одесской области у с. Староказачье Белгород-Днестровского района во время охоты на лисиц в тростниковом массиве была обнаружена стая одидавших собак из 8 особей, которые вступили в схватку с гончими. Если бы не вмешательство людей, скорее всего, охотничьи собаки были бы загрызены своими дикими сородичами (данные Н.В. Роженька).

С появлением в Украине шакала, следует признать, что этот дерзкий хищник способен существенно контролировать популяции других охотничьих зверей. Зимой, а иногда и ранней весной шакалы часто посещают места гибели крупных зверей (олень, лань, косуля, дикий кабан, домашние животные) и обгрызают даже их скелеты. Однако они также могут быть серьёзными хищниками. В декабре 2000 г. Н.В. Роженько стал свидетелем нападения двух взрослых шакалов на дикого поросёнка весом ~30 кг, которому случайно удалось вырваться от хищников и убежать. В пойме Днестра известны случаи нападения стаи этих зверей ($n = 5-7$) на собаку, которая уцелела лишь благодаря защите хозяина (Rozenko, Volokh, 2010). Например, в Болгарии, где численность шакалов в 2002 г. достигла 23,5 тыс. особей при средней плотности 2,14 /1 тыс. га, они вместе с волками (0,19/1

тыс. га), одидавшими собаками (2,67/1 тыс. га) и лисицами (3,16/1 тыс. га) изымают от 10 до 40 % поголовья муфлона (Orbetenov, Uloth, 2003).

Наиболее многочисленным хищным млекопитающим степной зоны является лисица. По современным представлениям, её относят к хищникам с плотностной регуляцией жертв, которые через трофическое давление могут дестабилизировать функционирование их группировок, но неспособны регулировать численность (Лопатин, 1999). Относительно отрицательного влияния лисицы на популяции других диких зверей существуют диаметрально противоположные суждения, основанные на результатах исследования её питания в различных географических районах. Однако они дополняют друг друга, раскрывая сложность взаимоотношений хищника и жертвы.

Существует большое количество научных работ, указывающих на несущественное влияние хищничества лисицы, которое она может причинить, прежде всего, косуле и русаку. Уничтожение в 1952-1972 гг. 1658 этих хищников на территории Азово-Сивашского заповедника также не привело к существенному увеличению численности ни зайца, ни благородного оленя (Филонов, 1977). В Дании было выявлено, что в некоторых округах с высокой плотностью лисицы зайца добывают меньше, чем в других местах. Специальные мероприятия по почти полному уничтожению хищников способствовали повышению численности зайца на мизерную величину. Они также оказались экономически убыточными и показали, что хищничество лисицы не является основной причиной депрессии группировок русака (Strandgaard, 1964). Несущественное влияние указанного хищника на диких млекопитающих было отмечено и на территории «Беловежской Пущи» при очень высокой плотности копытных (олень – 29,7 особей/1 тыс. га; косуля – 10,7; кабан – 24,2). Здесь в рационе лисицы доминировали останки павших зверей; лишь зимой был выявлен незначительный пресс на поголовье русака, когда встречаемость его останков в экскрементах хищника составила 8,2 %. Даже весной и летом не было зафиксировано случаев поедания лисицей зайчат и поэтому влияние хищника на численность русака признано незначительным (Буневич, 1986). В Одесской области в 1958-1965 гг., когда добыча лисицы в Украине разрешалась в течение года любым способом, не наблюдалось ни увеличения поголовья зайцев, ни увеличения заготовки их шкурок. Даже в годы эпизоотий, когда численность лисицы снижалась, существенного влияния на состояние поголовья зайца-русака это не оказывало (Гурский, Назаренко, 1966 а). В 1921-1924 гг. на юге Украины и в Молдавии отмечали увеличение количества лисиц и одновременно высокую численность зайцев, которое, правда, совпало во времени с пиком популяций мышевидных грызунов (Подольский, 1928). В Болгарии влияние лисицы на динамику численности русака также доказать не удалось (Петров, 1966). В то же время известно, что в Северном Кавказе во время эпизоотии туляремии хищники часто нападали на больных зайцев и поедали их трупы. Однако даже в этом случае, хотя русаки и составляли от трети до половины рациона лисицы, её основным кормом всё равно оставались мышевидные грызуны (Лошкарёв, 1971). Анализ зависимости численности зайца-русака от численности лисицы в разных областях Украины за длительный период (1983-2008 гг.) не выявил существенной

корреляции между этими показателями ($r = 0,41$; $P = 0,05$); в степной зоне её наличие также доказать не удалось ($r = 0,39$; $P = 0,06$). В целом, результаты исследований свидетельствовали, что в 1983–2008 гг. на территории степных областей нашей страны динамика численности лисицы ни в какой мере не связана с флуктуациями численности зайца-русака (Домніч та ін., 2011).

Считается также, что, хотя лисица охотно питается такими крупными грызунами, как сурки, её влияние на их популяции невелико. В частности, в 1975 г. в Меловском районе Луганской области за счёт этого хищника плотность населения байбака снизилась на 2 % (Середнева, 1985). Однако, при высокой численности байбака в Луганской области, которая в 2009 г. составляла свыше 21 тыс. особей, изъятие лисами 2 % популяции означает величину в 420–450 зверьков! Учитывая, что, например, в 2009 г. охотниками в Украине было добыто 330 байбаков, указанная величина представляется совсем не маленькой. Наши наблюдения в 2009 г. в Беловодском, Марковском, Новоайдарском и Меловском районах показали, что весной молодые байбаки являются основными жертвами лисиц. Возле всех лисьих нор ($n = 11$) встречались останки только этих грызунов, которыми питались лисята.

Особенно достаётся от лисицы кроликам. В Нидерландах из 60 нор, находящихся под наблюдением, хищники раскопали 24 (40 %) и съели всех детёнышей. Причём в 4 норы лисицы проникли расширив вход в нору, а в остальные – прокопав лаз снаружи прямо в гнездовую камеру, расположение которой они определили чутьём с поверхности через слой земли толщиной ~40 см (Mulder, Wallage-Drees, 1979). На Украине в тех местах, где проводили интродукцию дикого кролика, он являлся важным объектом питания лисицы. В её экскрементах ($n = 21$), собранных нами в июне 1978 г. вблизи колонии дикого кролика (Запорожский р-н, с. Отрадное), шерсть и кости крольчат встречались в 8 (38,1 %) случаях.

Большой ущерб лисица наносит домашним животным. В Северной Ирландии её жертвой, в первую очередь, становится домашняя птица, которая содержится на свободе, и лишь в 2-случаях было зарегистрировано проникновение хищников на территорию птичников с помощью подкопов. Лисы уничтожают кур и уток больше, чем кошки, собаки и многочисленные в этой стране барсуки. В то же время, единичные хищники, предположительно, вскормленные матерью на падали, нападают даже на ягнят (Fairley, 1969). В Шотландии опрос фермеров показал, что в хозяйствах, где содержалось до 500 овец, отход ягнят от нападения лисиц достигал 4,3 %, а в крупных хозяйствах – 1,9 % (Hewson, Kolb, 1974). Поэтому при депрессии численности основных жертв и низкой концентрации альтернативных кормов, в отдельные годы хищничество лисицы может существенно сокращать численность других диких зверей. В Польше анализ содержимого её 200 желудков показал, что основную пищу хищника по объёму составлял заяц-русак (38,1 %), а потом уже грызуны (28,9 %) и другие животные. Подсчитано, что 43 лисицы изучаемой популяции ежегодно съедали 249 взрослых зайцев и около 1490 зайчат, снижая её размер летом на 2,9 %, зимой – на 1,8 %, тем самым уменьшая годичный прирост русака на 10,2 % (Pielowski, Raczynski, 1976). Особенно сильное влияние хищничества лисиц ощущали зайчата, встречаемость ко-

торых в желудках лисицы летом достигала 46 %. Их смертность была максимальной при низкой численности мышей и полёвок (Pielowski, 1968 a). Это же наблюдалось в Великобритании (Hecker, 1983) и в других странах. В частности, на территории уезда Косцян (Польша) зайцеобразные составляли 26,0 % потребляемой лисицей биомассы, хотя значение мелких грызунов (65,1 %) было доминирующим. Косуля и птицы являются второстепенными кормами, значение которых повышается в годы низкой численности обыкновенной полёвки или зимой, когда доступность мелких грызунов снижается (Goszczynski, 1974). Исследование экскрементов лисицы возле Мадрида (Испания) показало, что летом чаще всего в её рационе встречаются растительные корма (70 %), насекомые (47 %), мышевидные грызуны (38 %) и пищевые отходы (27 %). В то же время встречаемость многочисленных кроликов не превышала 9 % (Blanco, 1986). В Болгарии, на основании комплексного подхода к выяснению значения лисицы в охотничьем хозяйстве, сделан вывод о её несущественном влиянии на популяции таких видов дичи, как косуля и заяц-русак (Григоров, 1979).

Хотя некоторые зоологи в южной Украине не обнаружили отрицательного влияния лисицы на русака вообще (Браунер, 1914, 1923; Издебский, 1979), на самом деле смертность зайцев от нападения этого хищника довольно велика. При анализе экскрементов и содержимого пищеварительного тракта в осенне-зимнее время, останки русака встречаются редко. Однако весной и летом, когда в популяции появляется много молодняка, их количество резко возрастает, поскольку в этот период зайцы становятся важным кормовым объектом лисицы (Колосов, Бакеев, 1947; Лебедева, 2000; Роженко, 2006). В степном Крыму удельный вес русака в питании лисицы составлял 9,0 %, а в украинской лесостепи – 9,2 %. Но вообще считается, что в годы высокой численности этот хищник может стать важным фактором сокращения численности зайцев (Корнеев, 1960). Так, в Крымском заповеднике в 20-годах в некоторых норах лисы находили до 20 пар заячьих лапок. Высокая встречаемость фрагментов русака (16,3 %) в содержимом лисьих желудков и экскрементах отмечалась на территории Крымского заповедника и в 1945/46 гг. (Павлов, 1953). В степях Предкавказья останки русака среди других кормов лисицы в 1937/39 гг. составляли лишь 2,1–4,2 %, однако в последующие годы их доля колебалась в пределах 4,9–17,0 % (Колосов, Бакеев, 1947). В северных районах Украины при плотности лисицы >3 , а русака – 60 особей/1 тыс. га рост численности последнего замедлялся (Львов, 1969). В предгорном Кавказе, останки зайцев среди других кормов лисицы в 1937/39 гг. составляли 2,1–4,2 %, но в местах, где свирепствовала туляремия, – 17 % (Лошкарёв, 1971). В окрестностях Одессы возле выводковых нор лисицы чаще всего находили останки кур, зайцев, куропаток, диких кроликов, грачей и реже – других животных (Греков и др., 2005). В Эстонии плотность населения русака была наиболее низкой при максимальной плотности лисицы в 1967/68 гг., хотя в другие годы такая зависимость не наблюдалась (Кирк, 1983). В Западной Польше, при исследовании питания разных хищников, постоянно встречающимся кормом заяц был лишь у лисицы – более 10 % по весу останков, хотя также встречался у кошки (3 %) и барсука (< 1 %). При этом очень важным фактором является численность мышевидных грызу-

нов: при низкой – влияние хищников, которые изымают 10-15 % зайцев, на их популяцию возрастает, при высокой – уменьшается (Goszcsynski et al., 1976). Хотя в лесах Шотландии было установлено, что основными кормовыми объектами являются полёвки (встречаемость – 60 %), на долю кроликов и зайцев приходилось ~30 %, а останки оленей и овец встречались в 8-15 % случаев (Hewson, Kolb, 1974). На о-ве Готланд, где от миксоматоза погибло 95 % кроликов, в желудках лисицы ($n = 142$) встречаемость зайцеобразных составила 87,5 %, фазана – 20 % и серой куропатки – 1,7 %. Сравнение этих данных с анализом питания лисицы до эпизоотии показало уменьшение доли поедания ею кроликов, но увеличение случаев поедания зайца-беляка, куриных птиц и мышевидных грызунов. Признано, что в годы низкой численности диких кроликов, которые на острове являются основными жертвами лисицы, хищники могут сдерживать рост популяций зайца и фазана. При этом не наблюдалось существенного увеличения случаев нападения лисиц на овец (Englund, 1965).

В местах с высокой плотностью населения лисицы никогда не бывает много зайцев, что косвенно также свидетельствует о негативном влиянии хищника на их численность. Например, в день открытия охоты (25.12.1994 г.) в Мелитопольском районе Запорожской области возле с. Астраханка 22 охотника добыло всего 10 зайцев, но зато – 5 лисиц. Такая же ситуация наблюдалась 3 ноября 2013 г. в Цюрупинском районе Херсонской области, где 15 охотников в первый день охоты без собак смогли добыть 3 зайцев и 7 лисиц.

В Саарской области (ФРГ) в 1967-1974 гг. наблюдалось значительное увеличение численности и добычи зайцев, что связывают с гибелью большого количества лисиц от бешенства, а также от целенаправленного отравления хищников газом (Martini, 1983). В Южной Моравии (Чехия) лисица питается, в основном, млекопитающими (55,1 %) и птицами (14,0 %), среди которых по объёму пищи первостепенное значение имеют обыкновенная полёвка (23,0 %), заяц-русак (21,5 %) и фазан (7,3 %). Частота встречаемости грызунов (53,2 %) и зайцев (46,3 %) в экскрементах хищника также была довольно высокой. Максимальное влияние на популяции русака лисица оказывала весной и летом, тогда как осенью и зимой её основными жертвами были полёвки (Kožená, 1988). Заяц является довольно обычным объектом питания лисицы и в Словакии (Slamečka et al., 1997). Однако следует заметить, что роль этого хищника в регуляции популяций мышевидных грызунов сильно преувеличена. Даже сейчас в Южной Украине, когда плотность населения лисицы в полевых, худших по качеству, угодьях превышает 5-10 особей/1 тыс. га, для снижения их численности земледельцы вынуждены применять пестициды...

Наиболее спорным вопросом остается хищничество лисицы по отношению к косуле. Дело в том, что даже при выявлении останков копытных в экскрементах или кишечном тракте хищника, установить их происхождение непросто. Ведь ежегодно от разных причин, среди которых не последнее место занимают болезни, травмы и т.п., гибнет много животных всех видов. Естественно, что лисицы и другие хищники охотно поедают их, хотя, конечно, они могут напасть и на новорожденных телят, ослабевших взрослых, а также на старых особей. В Дании от нападения лисиц гибнет до 75 % косулят (Strandgaard, 1972), на Харьковщине в

середине XX ст. доля косуль, умерщвлённых этим хищником, достигала ~20 % от числа зверей, найденных погибшими (Карпенко, 1966). По данным М.П. Павлова (1953), в Крымском заповеднике встречаемость останков косули в экскрементах лисицы ($n = 171$) составляла 5,8 %. Причём упомянутый автор утверждает, что лисицы нападали как на молодых, так и на взрослых особей. Особенно это характерно для суровых зим с высоким снежным покровом, который ограничивает добычу пищи копытными и их перемещение. В такие годы жертвами хищника становились старые косули и даже молодые олени. Неоднократно наблюдали, как 2-3 лисицы гнали косулёнка до полного изнеможения, после чего совместно умерщвляли и поедали жертву (Шерешевский, 1927 а). В 1933/34 гг. на территории Крымского заповедника за 2,5 месяца зоолог М.Н. Котовщикова зарегистрировала 16 случаев добычи косуль лисицами, а в 1937-1940 гг. – 102 (Гептнер и др., 1967). В 1947-1954 гг. на этой же территории среди всех известных случаев гибели косуль на лисицу приходилось 55 % (Янушко, 1957). В других местах зависимость численности косули от размера поголовья лисицы, которую отмечали некоторые зоологи (Барабаш-Никифоров, 1957; Русанов, 1962; Теплов, Теплова, 1960; Essen, 1966), специальными исследованиями доказать не удалось (Буневич, 1986; Гурский, Назаренко, 1966 а; Издебский, 1979; Лебедева, 2003; Роженко, 2006).

Однако следует заметить, что взаимоотношения лисицы и сравнительно крупной жертвы могут иметь довольно сложный характер, что иногда не дает возможности вообще обнаружить наличие хищничества. Наши исследования в пойме Среднего Днепра и его притоков (Рось, Ольшанка, Сула, Псёл) показали, что лисица для выведения молодняка, отдыха и охоты широко использует норы бобра. Из 123 обследованных бобровых поселений следы пребывания хищника были зарегистрированы в 37 (30,8 %): максимум наблюдался во время ледостава и превышал 42 %. Это было обусловлено увеличением плотности населения лисиц в водно-болотных угодьях во время зимних кормовых кочёвок. Хищники в период ледостава также часто использовали бобровые норы при ловле рыбы, которая скапливалась возле них из-за дефицита кислорода в воде. Они также охотились здесь на мышевидных грызунов, численность которых в водно-болотных угодьях была довольно высокой. При исследовании лисьих экскрементов ($n = 117$), в 4 (3,4 %) из них была выявленная бобровая шерсть, которая может служить лишь косвенной уликой агрессии. Ведь большинство хищников часто поедают погибших животных, а некоторые даже отдают им преимущество. В частности из 32 обследованных бобровых трупов следы повреждения их лисицами имели место у 15 (46,9 %), что свидетельствовало о том, что у лисиц региона выработалась положительная пищевая реакция на мясо бобра. И лишь дальнейшими специальными исследованиями удалось доказать, что от их нападения погибло 8 (15,6 %) этих крупных грызунов. Успешной добыче бобров лисицами способствовало значительное падение зимой на Днепре гидрологического уровня, что было связано с работой ГЭС. Вследствие этого оголялись подводные входы в бобровые жилища и хищники имели возможность легко проникать в них, а жертвы утратили возможность спасения в воде (Волох, 1979).

В конце мая 2008 г. в одном из охотничьих хозяйств у норы с симпатичными лисятами мы обнаружили шкурку дикого поросёнка и труп его собрата весом 1,8 кг со следами умерщвления хищником. При тщательном исследовании этого случая выяснилось, что несколькими днями ранее в этом месте браконьеры добыли кормящую свинью. Все поросята ($n = 8$), которые остались без матери, погибли от голода и нападения лисицы.

В ветландах Северной Европы весной лисица переключается с кроликов и мышевидных грызунов на питание обыкновенными чайками, уничтожая тысячи яиц, птенцов и сотни взрослых птиц. За 3 года на одном поле исследователи собрали около 1,5 тыс. умерщвлённых хищникам чаек, а в отдельные благоприятные дни находили мертвыми до 230 особей (Tinbergen, 1965). Интересно, что в Приазовье и Причерноморье, где сосредоточено много колоний различных видов чайковых птиц, а также имеет место высокая плотность лисицы и енотовидной собаки, такого негативного влияния хищников на популяции пернатых не отмечалось никогда. Очевидно, это связано с высокой обеспеченностью зверей другими кормами, такими как мышевидные грызуны, падаль и различные растительные компоненты.

Очень редко лисица нападает на енотовидных собак во время их спячки. При этом она съедает зверьков полностью, оставляя только куски шкуры и лапы. В Луганской и Киевской областях зарегистрированы факты, когда у норы были обнаружены зарытые в землю ещё слепые щенки енотовидных собак (в одном случае 2, в другом – 3), приготовленные лисицей для кормежки своих детёнышей (Корнеев, 1954). Специфическим фактором, который способствует увеличению уровня смертности енотовидных собак при особых обстоятельствах, является каннибализм. На некоторых островах Днепра (Кремчугское водохранилище), где наблюдается очень высокая плотность населения этих зверей (1,8–6,0 особей/1 га), в зимний период отмечено массовое поедание взрослыми животными молодняка. Это является следствием снижения численности грызунов и неурожая различных плодов предыдущей осенью, которые являются основными кормами енотовидной собаки в Украине (Ружіленко, 2010).

Весьма интересно формировались взаимоотношения хищников и ондатры, которая является адвентивным элементом нашей фауны. Наличие у самцов этого грызуна специфических препуциальных желез, секрет которых содержит мускус, долгое время служило отпугивающим фактором. Однако со временем у волка, лисицы, лесного хорька и других хищников выработались пищевые и поведенческие адаптации, что позволило им успешно добывать ондатру. На территории Казахстана в местах с высокой плотностью этого грызуна встречаемость его останков в экскрементах лисицы составила 23,5 % (зимой – до 39,1 %), волка – 32,1 %, горностая – 10,7 %, степного хорька – 12,9 %. Также существенный ущерб популяции ондатры наносили такие хищные птицы, как болотный лунь – 33,0 %, черный коршун – 10,9 % и серебристая чайка – 10,8 % (Хусаинов, 1962).

Однако не всегда именно хищники повинны в сокращении важных охотничьих ресурсов. Например, в результате акции по круглогодичному их истреблению, как вредителей пернатой дичи, в 60-годах в Самарском охотничьем хозяйстве Днепропетровской области к 1962 г. численность лисицы была сокращена в 2,

а других хищников – в 3-4 раза. Волк был уничтожен полностью, а численность енотовидной собаки доведена до минимума. Однако это не принесло ожидаемого результата, поскольку в этом хозяйстве с 1964 по 1965 гг. плотность населения уток снизилась – в 2-3, куропаток – в 3-4 раза, а лысуха исчезла почти полностью (Колесников, 1968). Следовательно, причины оскуднения запасов дичи были установлены неверно...

Для зайцев и кроликов большую опасность представляют домашние кошки и собаки. В Австралии кошки вместе с совами и ястребами уничтожают более 67 % молодых кроликов (Myers, Schneider, 1964). Охотно добывает зайцев обыкновенный ворон (*Corvus corax*). Правда, при анализе его погадок ($n = 707$), собранных нами в 1981-1984 гг. на территории Черкасской области, останки этих зверьков были обнаружены лишь в 11 (1,6 %). Такая низкая встречаемость объясняется депрессией популяций русака в те годы. При увеличении численности, значение этого вида в питании ворона несомненно будет выше. По нашим наблюдениям, эта птица может умертвить даже взрослого зайца. Как правило, крупных особей вороны добывают вдвоем. Пикируя на русака сверху, птицы заставляют его затаиться, затем, пролетая над зверьком, наносят ему удары мощным клювом в область шеи и головы. Заяц в таком случае делает несколько попыток к бегству, но через 10-15 м опять затаивается и снова становится объектом нападения. Такие успешные охоты воронов мы наблюдали в мае 1984 г. на территории Запорожской области. Во время интродукции русаков в охотничьи угодья Киевской области в течение одного часа из почти 300 зайцев, 7 воронов умертвили пятерых из них. Конечно, следует учитывать исключительность ситуации, однако способность к хищничеству у этого вида довольно велика (Игнатенко, Волох, 2001). Чаще всего добычей воронов являются зайчата, которые затаиваются и не уходят далеко от мест рождения, где матери осуществляют их кормление. Мы неоднократно наблюдали, как птицы добывали их на полях весной в период культивации сельскохозяйственных растений. Причём жертвами воронов становились как зайчата, так и зверьки прошлого года рождения.

Новорожденных зайчат также способны добывать сороки. По устным сведениям Н. Василенка, 18.04.1982 г. в Весёловском р-не (Запорожская обл.) зайчиха гоняла сорок, которые пытались расклевать 3 новорожденных зайчат длиной ~12 см каждый, хорошо заметных на поле чистого пара. В тот же день был зафиксирован ещё один случай нападения сорок на затаившегося зайченка (L~18 см), которого пыталась защитить мать. Очень редко бывают случаи удачной охоты на зайчат змеей. Так, на территории АР Крым в окрестностях с. Розовое 2.07.1985 г. четырёхполосый полоз поймал новорожденного зайчёнка и пытался его съесть. Однако случайно оказавшиеся рядом школьники забрали у змеи добычу и отпустили зверька на волю (устные сведения С.Ю. Костина).

При высокой плотности населения существенное негативное влияние на различных обитателей охотничьих угодий может оказывать дикий кабан. В Аппалачах (США) он считается одним из основных вредителей воротничкового рябчика (Henry, Conley, 1972). Однако, в Украинском Приазовье и Причерноморье встречаемость останков птиц в экскрементах кабана ($n = 827$) была невысокой и составила всего 4,6 %. Во всех случаях объектами его питания были грачи (*Corvus frugilugus*), совы (*Asio otus*), чёрный дрозд (*Turdus merula*)

и клинтух (*Columba oenas*), погибшие во время очень суровой зимы 1986/87 гг. Впрочем, локально кабан способен наносить вред наземно гнездящимся птицам – нам известны случаи поедания яиц журавля-красавки (*Anthropoides virgo*), желтоногой чайки (*Larus cachinnans*), речной (*Sterna hirundo*), чайконосой (*Gelochelidon nilotica*) и пестроклювой (*Thalasseus sandvicensis*) крачек. Однако размер ущерба популяциям этих видов, в целом, не зависит от численности зверя и носит случайный характер. Лишь в суровые зимы кабаны принимают специальные обследования мест отдыха грачей и сов, где подбирают погибших и ослабевших особей. Летом многочисленные колонии водоплавающих птиц, несмотря на лёгкость добычи яиц и птенцов, обычно мало интересуют зверей. Известные случаи хищничества и разорения колоний относятся к единичным мигрантам, которыми бывают осиротевшие подсвинки и расселяющиеся молодые самцы. В местах интенсивного промысла рыбы в сетях гибнет много водоплавающих птиц, которых рыбаки обычно выбрасывают. Летом в дельтах Днестра и Дуная это малый (*Phalacrocorax pygmaeus*) и большой (*Ph. carbo*) бакланы, в дельте Днепра, на Азовском, Чёрном морях и Сиваше – большой баклан; осенью и зимой на море в сети попадают поганки (*Podiceps cristatus*, *P. griseigena*, *P. nigricollis*), морская (*Aythya marila*) и хохлатая (*A. fuligula*) чернети. Их трупы охотно поедают кабаны (Волох, 2000). А вот в водно-болотных и лесных угодьях эти звери являются настоящим бедствием для фазана, яйца и птенцов, которых они умело находят и поедают.

В охотничьих хозяйствах отрицательное влияние кабанов на другие виды дичи часто недооценивается, хотя известно, что при недостатке животных кормов они способны нападать на других животных. В Австралии при содержании в вольере 250 овец с ягнятами и 5 кабанов, последние каждый вечер съедали нескольких ягнят (Pavlov, Hone, 1982). В Воронежском заповеднике кабаны нападали на ослабших оленей и поедали их (Соломатин, 1979). Такие же случаи, по данным наших респондентов, имели место зимой в горных лесах Крыма и Карпат. Кабаны способны преследовать раненых птиц и зверей по следам и добывать их. При исследовании содержимого желудков большого количества диких свиней ($n = 665$), добытых на территории Германии, в 13 % их были обнаружены останки диких млекопитающих. Это составило треть от всей пищи животного происхождения. И хотя большинство жертв были подранками на охоте, нескольких зайчат, телят косули и ланей кабаны добыли самостоятельно (Briedermann, 1976). В некоторых районах ФРГ на долю кабанов приходится 9,2 % от всех случаев гибели косуль в год (Schreiber, 1979). В Ставропольском крае эти всеядные копытные нападали на ослабленных косуль, которые заболели клещевым токсикозом, и поедали их (Никольский, Позов, 1973). Но, в целом, наши исследования питания кабана в Степной Украине не обнаружили его существенного влияния на других охотничьих зверей, хотя употребление в пищу внутренностей животных, которых добывают охотники, и тропов является обычным явлением.

Таким образом, несмотря на то, что хищники способны наносить существенный ущерб популяциям других охотничьих зверей, их взаимоотношения с жертвами порой имеют весьма сложный и неоднозначный характер.

Охота как причина гибели животных

Для всех охотничьих животных наиболее существенным фактором смертности была и остаётся охота, которая по уровню воздействия на их ресурсы не имеет себе равных. Во время неё изымается значительное количество особей, что существенно влияет на пространственную, возрастно-половую структуру, численность любой популяции, а также на процессы воспроизводства зверей. Кроме того, во время охоты некоторые животные получают раны, которые могут стать причиной их последующей гибели.

Несмотря на законодательные запреты и ограничение изъятия, которые в Украине имеют место с конца XIX ст., охота на таких зверей, как лось, олень, косуля, кабан, рысь, медведь, бобр, байбак, выдра никогда не прекращалась. Лишь в отдельные периоды развития общества её влияние становилось меньше и тогда популяции животных восстанавливались, но по происшествию определённого времени всё повторялось сначала. Особые размеры неконтролируемого изъятия всегда имело во времена политической нестабильности и экономических неурядиц, когда охота становилась важным средством выживания для многих людей. Поэтому исследователям часто приходилось и приходится изучать не само явление, которое имеет скрытый характер, а его последствия.

Копытные. У копытных, разновозрастные особи которых очень отличаются по размерам и массе тела, обычно охота создает значительное селективное давление на наиболее крупных, взрослых животных. Особенной простотой в степной зоне отличалась охота на лося, наибольшие особи которого были отстреляны в первую очередь (рис. 6.10).

При организации хозяйственного использования ресурсов этого вида было допущено несколько принципиальных ошибок (Voloikh, 2009), которые в последующем привели к отрицательным последствиям:

- 1) охота на лося в Украине началось очень рано – во время формирования многих популяций;
- 2) средний размер изъятия в течение длительного времени был очень малым – в некоторых местах это привело к созданию сверхвысокой плотности и к значительному повреждению животными молодых лесонасаждений;
- 3) в некоторых удобных для охоты местах изъятие животных было неоправданно высоким (40-50 %), что привело к выселению зверей, к увеличению уровня смертности и к значительному снижению темпов воспроизводства;
- 4) в степной зоне, где процессы репродукции были наиболее низкими, размер официально установленного изъятия был чрезмерно высоким, поскольку не отличался от лесных регионов.



Рис. 6.10. Взрослый самец лося
(Запорожская обл., Мелитопольский р-н,
Старо-Бердянский лес, 24.10.1996 г.)

© Фото: А. Волох / A. Volokh

Низкий прирост численности косули в те годы и длительное развитие её степных популяций можно объяснить лишь интенсивным влиянием охоты и браконьерства. В частности, нерациональная эксплуатация ресурсов косули в Днепропетровской области, когда 58-78 % добычи составляли взрослые животные, среди которых 75 % – самки, в 1981-1983 гг. вызвала сокращение численности на 20 %. Это же касается и других зверей. Например, среди добытых в те же годы копытных 60-68 % кабанов и 73 % косуль относились к старшей возрастной группе. При этом доля свиней составляла 66 %, а доля самок косули – 75 %. Следствием этого стали:

общее измельчение животных и деформация половой структуры (1,8:1 у кабана и 1,3:1 у косули) в пользу самцов (Губкин, 1985).

Подобное наблюдалось и в Запорожской области, где в 1983 г. во время промышленного отстрела было добыто 76 косуль и 123 кабанов. Среди первых на долю взрослых животных приходилось 78,9 %, а среди вторых – 70,7 %, причем половину из кабанов составляли самки. В 1979 г. в Ростовской области из 2831 добытых зверей, доля поросят составляла лишь 14 %, что, вследствие уничтожения основного поголовья производителей, послужило причиной продолжительной депрессии численности (Казаков, Даликов, 1983). Советский отрицательный опыт переняли и другие страны бывшего социалистического лагеря – в частности, в Болгарии, в 1971/83 гг. среди более чем 5 тыс. изъятых кабанов преобладали особи 3-4-летнего возраста (Генов, Коцаков, 1986).

Анализ распределения черепов косуль, добытых охотой, из собственной коллекции и из фондов зоологического музея Одесского национального университета по возрасту, показал, что лишь 26,61 % их принадлежит сеголеткам. Вместе с тем почти 40 % составляли взрослые и, соответственно, крупные особи в возрасте 53-126 месяцев, тогда как в степной зоне на долю телят обычно приходится около 35 % популяции, а животные старшего и преклонного возраста вообще встречаются очень редко.

Учитывая, что охота на копытных происходит преимущественно осенью и в начале зимы, уничтожение взрослых приводит к увеличению уровня смертности наименее приспособленных молодых животных, которые утратили родительскую опеку. При чрезмерном изъятии производителей кабана, в Чехии и Словакии

наблюдалось сокращение средней продолжительности его жизни до 1,63 года, уменьшение плодовитости самок до 0,75, а также увеличение смертности молодых зверей, которая среди поросят достигла 42,04 %, а среди подсвинков – 45,2 % (Kratovich et al., 1986). При таких же обстоятельствах, в Болгарии в суровую зиму 1961/62 гг. погибло много телят косули, а значительное количество самок проголодало. Вместе с тем в группировке стали преобладать самцы с дегенеративными рогами, которых насчитывалось свыше 36 % (Драгоев, 1965).

В последние годы, учитывая наши социальные и экономические трудности, значительное влияние на популяции копытных создает браконьерство. В частности, в Карпатах по этой причине ежегодно гибнет около 22,3 % косуль; 72,6 % кабанов; 28,9 % оленей от всех обнаруженных умершими (Гунчак, 2000). В Болгарии в конце XX ст. браконьеры изымали от 60 до 80 % поголовья муфлона (Orbetenov, Uloth, 2003). В Днепропетровско-Орельском государственном заповеднике из 27 известных случаев смерти диких свиней по вине браконьеров погибло 13 (48,1 %) (Антонец, Окулова, 2014).



Рис. 6.11* Добыча лисиц в Запорожской области
(1960-1962 гг.): 1 – менее 1,0/1 тыс. га; 2 – 1,1-1,5;
3 – 1,6-2,0; 4 – более 2,0 особей

*По данным К.П. Филонова

Хищные. Среди хищников наиболее многочисленной в Южной Украине является обыкновенная лисица. Учитывая её высокую плодовитость, осторожность и довольно скрытый образ жизни, обычная охота на пушных зверей в полевых угодьях не наносила раньше и не наносит сейчас особого ущерба её ресурсам. По данным заготовок шкурок 1960-1962 гг., когда сдача пушнины на государственные заготовительные пункты была обязательной, в Запорожской области охотники изымали небольшое количество зверьков.

На территории 13 административных районов из 20 было добыто от 1,0 до 2,0 особи и лишь в 6 районах – более 2,0/1 тыс. га (рис. 6.11). Это является незначительной величиной, хотя в те годы на лисицу охотились в течение

всего года. Например, в Мелитопольском районе за 10 месяцев 1963 г. было сдано 418 шкурок, которые были оценены как пушно-меховое сырьё, а 139 были приняты без оценки, как факт уничтожения хищников, для выплаты премий. Какой-то закономерности в пространственном регулировании численности лисицы с помощью охоты вы-

явить не удалось – много зверьков добывали там, где плотность населения зверьков имела различную величину.

По устным сведениям К.П. Филонова, на 25.X.1962 г. в Мелитопольском районе Запорожской области было учтено 556 особей при плотности 3,8 особи/1 тыс. га, а изъято к 21.XI.1963 г. – 557. Однако это существенно не повлияло на динамику численности, поскольку 15 ноября 1963 г. на территории упомянутого района было учтено 519 лисиц. Конечно, здесь можно говорить не только о незначительном влиянии охоты, но и о недостатках учёта численности, а также об эффективном воспроизводстве популяции в условиях интенсивного антропогенного пресса. Однако в некоторых местах, где охота на лисицу фактически была заменена акциями по её истреблению, они оказали существенное влияние на популяции этого вида. В бывшем Азово-Сивашском заповеднике (сейчас Азово-Сивашский НПП) с 1952 по 1958 гг. было добыто 550 лисиц. Основным способом уничтожения была раскопка нор и ликвидация выводков. Благодаря этим мероприятиям, которые в то время поощрялись государством, удалось сократить плотность населения лисицы от 27,4 (1957 г.) до 7,5 (к зиме 1958 г.) особей/1 тыс. га (данные К.Н. Никитина).

Повышение закупочных цен, которое произошло в СССР в 70-годах XX ст., и улучшение благосостояния советских людей способствовали резкому увеличению спроса на местные меха. В Украине особенно востребованными оказались шкурки таких хищных зверей, как: лесная и каменная куницы, лисица и енотовидная собака. Это вызвало небывалый ранее интерес у охотников к их добыче, что привело к существенному увеличению количества норных и гончих собак при сокращении поголовья таких элегантных легавых, как: сеттеры и пойнтер. Высокий спрос на шкурки пушных зверей при дефиците изделий из них на внутреннем рынке способствовал росту цены, которая на невыделанные шкурки обыкновенной лисицы достигла 100-120 советских рублей, что по покупательной способности в те годы равнялось 100-120 \$ США. Это способствовало развитию браконьерской охоты и привело к тому, что большинство ценной пушнины перестало попадать на закупочные пункты вообще, а реализовалось нелегально. По данным Б.А. Галаки (1975), в некоторых областях Украины (среди них и в Запорожской) в 1970-1975 гг. охотники ежегодно изымали 70-90 % имеющегося поголовья лисицы. Поэтому её степная популяция была настолько разреженной, что этот вид стал встречаться в небольшом количестве мест.

Вообще в те годы добыча лисицы обычным охотником, который не имел специально обученных собак, представляла собой невероятную удачу, поскольку плотность её населения в большинстве полевых угодий была очень низкой и составляла 0,71-1,57 особей/1 тыс. га. Во многих равнинных районах, где отсутствовали лесные урочища или тростниковые займища, охотники видели лисицу крайне редко. В таких местах влияние охоты на её ресурсы было незначительным. По нашим данным, в 80-годы на территории Северо-Западного Приазовья охотники в среднем изымали $28,6 \pm 5,03$ (22,2-38,5) % поголовья (табл. 6.7). Лишь в отдельные годы, которые характеризовались высокой плотностью лисицы, это влияние было более значительным. Например, 25 декабря 1994 г. в районе с. Астраханки Мелитопольского района Запорожской области в день открытия охоты на пушного зверя 22 охотника добыло 10

зайцев и 5 лисиц, а 16 ноября 1997 г. 12 охотников – 8 зайцев и 4 лисицы. Причём эффективность изъятия лисицы в первом случае составила 62,5 %, а во втором – 80,0 %, что является довольно высоким показателем. В 1983-1996 гг. на территории Нижнего Приднепровья охотниками ежегодно изымалось 6,2-14,9 тыс. лисиц или 10,7-31,1% популяции, однако это совершенно не влияло на динамику её численности (Лебедева, 2003). В целом, по нашим данным, в 80-годы на территории Северо-Западного Приазовья охотники в среднем добывали 0,34 (0,18-0,47) лисиц/1 тыс. га. Для сравнения, примерно в те же годы в Западной Европе охотниками изымалось от 0,7 до 2 (чаще 1-1,4) особей, но не с 1 тыс. га, а со 100 га (Lloyd et al., 1976). Даже сейчас, в 2013 г., во время очень высокой численности лисицы, эти показатели кажутся нам невероятно большими.

Таблица 6.7

Влияние охоты на популяцию лисицы в полевых угодьях (1980-1983 гг.)

Угодья	30.XI-28. XII.1980 г.			30.XI-28. XII.1981 г.			17-30.X.1982 г.		
	Площадь, га	Кол-во обнаруженных/ добытых особей	Размер изъятия, %	Площадь, га	Кол-во обнаруженных/ добытых особей	Размер изъятия, %	Площадь, га	Кол-во обнаруженных/ добытых особей	Размер изъятия, %
Озимые культуры	4720	2/0	0	10305	1/0	0	3834	0	0
Пашня старая	8288	9/0	0	2293	7/1	14,3	3032	6/2	33,3
Пашня свежая	1960	0	0	255	0	0	9095	0	0
Подсолнечник*	300	0	0	–	–	–	100	2/0	0
Кукуруза*	44	1/0	0	–	–	–	200	0	0
Стерня	–	–	–	–	–	–	200	0	0
Клещевина	460	1/0	0	–	–	–	–	–	–
Люцерна, луг, бурьян	5880	0	0	3295	1/1	100,0	3872	5/2	40,0
Огород	186	1/0	0	300	–	–	40	0	0
Сад, виноградник	816	7/4	57,1	433	3/1	33,3	813	13/6	46,2
Куртины тёрна	3	1/0	0	–	–	–	–	–	–
Лес	220	2/0	0	4	0	0	16	0	0
Лесополоса	22	5/1	20,0	33	0	0	37	0	0
Заросли тростника	6	7/3	42,9	–	–	–	–	–	–
Всего:	22905	36/8	22,2	16918	12/3	25,0	21239	26/10	38,5

*После уборки урожая

Значительно большее влияние охоты на лисицу на юге Украины наблюдалось в местах использования гончих собак. Не умаляя значения других районов страны, особенно популярными такие охоты были в Одесской и Николаевской областях, где исторически сформировались очаги развития русских пегих и русских гончаков. Поскольку учёт численности почти всех охотничьих зверей осуществляются преимущественно методом шумового прогона одновременно, наиболее «крепкие» места во время их

проведения остаются без внимания охотников. Особенно это касается тростниковых зарослей, которые в степной зоне для лисицы являются основными местами дневного отдыха. Поэтому полученные данные о её численности всегда занижены, причем эта ошибка может быть значительной.



Рис. 6.12. Охотник с лисицами, добытыми коллективом за 1 день охоты с гончими собаками (Одесская обл., Саратский р-н, 02.12.1987)

© Фото: А. Кирилюк / А. Kiriljuk

чими собаками весьма результативной. За 1 день охоты в те годы бригада гончатников добывала от 3 до 17 зверьков (рис. 6.12).

По данным Н.В. Роженка (2006), в 90-годах в среднем из одного тростникового участка (островка) за 1 охотничий сезон (~01.XI-01.III) добывали $2,3 \pm 0,10$ особей. Несмотря на то, что общая площадь обследованных биотопов ($n = 231$) составила всего 653,5 га, здесь было выявлено 1011 лисиц, из которых 529 ($54,0 \pm 1,77$ %) удалось отстрелять (табл. 6.8).

Таблица 6.8

Влияние охоты с гончими собаками на лисиц в тростниковых зарослях*

Показатели	$M \pm m$	Min- Max	σ
Площадь биотопа	$2,8 \pm 0,20$	0,5 - 25	3,03
Количество особей в 1 тростниковом островке	$4,4 \pm 0,18$	0 - 17	2,76
Плотность, особей/10 га	$15,7 \pm 1,64$	0 - 35	10,12
Изъято особей из 1 тростникового островка	$2,3 \pm 0,10$	0 - 11	1,53
Эффективность охоты, %	$54,0 \pm 1,77$	0 - 100	26,84

*По: Н.В. Роженко (2006)

По результатам исследования Н.В. Роженка (2008), в указанных местах плотность населения лисицы достигает огромных величин, что делает тростниковые заросли важнейшими центрами популяционной структуры на протяжении многих лет. В пересчете на 10 га она составляет $15,5 \pm 1,64$ особей! (уточнено нами) и редко достигает большей величины, поскольку ограничивается различными механизмами. Среди них можно выделить: территориальный консерватизм хищников данного вида, агрессию к иммигрантам и прочее. Однако всё равно в таких местах плотность и численность лисицы очень высоки, что делает охоту с гон-

Согласно украинского законодательства, все охотничьи хозяйства должны поддерживать плотность населения лисицы на уровне не выше 0,5-1,0 особи/1 тыс. га угодий. Кстати, эта величина значительно выше, чем было рекомендовано Всемирной организацией охраны здоровья (0,1-0,2 особи/1 тыс. га). Однако, даже в таком случае поставленной цели достичь не удаётся, причиной чего является резкое снижение спроса на местные меха и, как следствие, уменьшение влияния охоты на популяции лисицы. В конце XX ст. её шкурка на внутреннем рынке подешевела до 3,6-4,0 \$ США (по курсу 2012 г.) и поэтому чаще всего охотники вовсе отказывались забирать добытых на охоте зверей. Такого раньше никогда не было – во все времена лиса была желанным и дорогим трофеем. Более того, в стране полностью ликвидирована сеть пунктов по заготовке пушнины. В конце концов, это привело к сокращению поголовья гончих и норных собак, а также к исчезновению охотников, специализирующихся на добыче лисицы. Естественно, что это стало причиной резкого увеличения всех её популяций, что потребовало внедрения специальных мер по сокращению численности и, соответственно, плотности населения этого зверя. Поэтому в 1999-2000 г. на территории Украины был разрешен нерегламентированный отстрел лисицы (Общее письмо Госкомлеса Украины и Минэкобезопасности Украины «По поводу активизации борьбы с бешенством диких животных»). Однако из-за низкой экономической эффективности охоты, планируемого результата достичь не удалось. В 2004 г. Днепропетровская областная организация УООР заключила договор с итальянской фирмой, которая практически все сырые шкурки лисицы, добытые в декабре-феврале, оценивала 1-сортом и приобретала по 30 \$ США за каждую. Но охотники выполнить свои договорные обязательства так и не смогли, в результате чего, после применения штрафных санкций, понесли значительные убытки...

Тем не менее, в нашей прекрасной стране остались энтузиасты, для которых охота на лисицу с собаками представляла и представляет сейчас большую эстетическую ценность. Такие люди, которые есть в каждой области, старались сохранить поголовье собак и совершенствовать их рабочие качества, не заботясь о материальной стороне вопроса. Именно благодаря им, в конце XX-начале XXI ст. на юге Украины заметное (пока, что локальное) влияние на популяции лисицы стала оказывать охота с лайками. Кроме эпидемиологического значения, её важной целью является сохранение ресурсов фазана и другой полевой дичи. По устным данным охотника Е.И. Ольховникова, который является экспертом по лайкам, за 9 лет (2005-2013) лишь одна бригада, состоящая из 4-6 охотников, преимущественно в Запорожском районе добыла 758 лисиц – в среднем $84,2 \pm 10,50$ (43-134) за год. Во время наиболее удачной охоты только за 1 день (02.12.2006) в Черниговском районе Запорожской области удалось отстрелять 19 зверей. Поэтому можно утверждать, что охота на лисицу с лайками и гончими собаками, при внедрении определённых экономических рычагов, способна существенно снизить плотность её населения, которая во многих местах страны превышает рекомендуемую ВОЗ величину.

Известно, что способы охоты и её интенсивность оказывают большое влияние на структуру популяций, что особенно хорошо заметно при добыче лисицы. Например, по данным Н.В. Роженка (2006), в тростниковых массивах Украинского Причерноморья там, где ружейная охота с гончими собаками проводилась 1 раз в 3-4 года, доля прибылых особей составляла всего около 19,5 %. Обычно в таких местах доминировали взрослые самцы (64,6 %), было мало взрослых (15,3 %) и ещё меньше прибылых (0,6 %) самок. В районах же, где указанная охо-

та носила регулярный характер, частица взрослых самцов была значительно меньшей (33,6 %), зато количество взрослых самок здесь достигало 23,1 %, а количество прибылых – 43,3 %. Интересно, что среди молодняка, как и в предыдущем случае, доминировали самцы (32,0%). Исследователь отмечает, что более агрессивные и более крупные самцы даже в молодом возрасте всегда занимают наилучшие угодья, но они же и первыми попадают под выстрел. После их изъятия качественные угодья сравнительно быстро занимают другие звери, среди которых много взрослых самок, обитавших ранее в соседних биотопах. Благодаря этому, численность интенсивно эксплуатируемой группировки быстро восстанавливается. Сейчас, при сокращении охотничьего давления на основные очаги обитания лисицы, во многих тростниковых массивах Южной Украины доминируют взрослые и молодые самцы (Роженко, 2008). Созвучными этим результатам являются материалы из Великобритании, на территории которой существуют крупные городские популяции лисицы. В Лондоне, где численность лисицы контролируется исключительно животоловом, доля прибылых особей достигала 60,9 %. При этом наблюдалось сокращение численности взрослых лисиц и среднего размера семейной группы, но почти не изменялось количество семей. В Бристоле, где изъятие лисиц не проводилось вообще, доля прибылых зверьков была близкой к лондонской группировке и составляла 55,6 % (Harris, Smith, 1987). Отсутствие существенных различий в возрастной структуре между регулярно эксплуатируемой и практически нетронутой популяциями исследователи объясняют увеличением продуктивности первой за счет увеличения доли размножающихся самок.

Естественно, что интенсивная охота существенно сокращает продолжительность жизни всех диких животных. В Дании из 484 (24 – взрослые, 460 – молодые) лисиц, помеченных в 1965-1971 гг., через 5 месяцев были получены сообщения о гибели 202 (43,9 %) молодых и через несколько лет – 15 (63,0 %) взрослых особей. Большинство из зверей (88 %) погибло от изъятия охотниками (17 % – при охоте с собаками в норах; ~25 % – при облавах и травлях, ~15 % – случайно во время охоты на другие виды дичи, ~7 % – в курятниках и в питомниках по разведению фазанов). Наибольшее количество молодых особей было застрелено в сентябре-ноябре, добыча взрослых оказалась почти равномерно распределенной по всем месяцам года (Jensen, 1973). В Воронежском биосферном заповеднике продолжительность жизни лисиц колебалась от 1 месяца до 4 лет. Большая часть особей ($n = 5$) из 8 помеченных ушными метками зверей было добыто охотниками в прилегающих к заповеднику угодьях в первую же осень (Сапельников, 1999).

Другим важнейшим хищным зверем Южной Украины, численность которого практически полностью контролируется человеком, является волк. В Российской империи, в бывшем СССР и в других странах мира он никогда не являлся ценным и интересным объектом охоты. Отношение к этому зверю со стороны простых людей и охотников в Украине также было однозначно негативным. Повсеместное его уничтожение проводилось любым способом: от изъятия волчат на логовах до применения отравленных приманок (с 1956 г.) при существенном материальном поощрении со стороны государства. Основанием для этого, в первую

очередь, был ущерб, наносимый хищниками, и страх перед единственным зверем в стране, который способен на равных противостоять человеку, а может даже и лишить его жизни. Причем это отношение сформировалось очень давно...

Борьба с волком в степной зоне, а именно так назывались меры по управлению его популяциями, особенно усилилась в конце XIX ст. благодаря развитию пастбищного животноводства. Наиболее действенными из них были облавы, которые проводились на территории всего Новороссийского края. Весной 1843 г. в результате одной из них было добыто 1,9 тыс., а за две весенние кампании 1843 и 1845 гг. – около 3 тыс. волчат и взрослых зверей (Обзор..., 1850). В 1844 г. было признано целесообразным устраивать охоты на волка постоянно, но, особенно, в свободные от полевых работ дни: 18-19 и 28-29 апреля (по старому стилю). Во время облав в указанном году на территории Херсонской губернии было добыто 478, Екатеринославской – 324, Таврической – 259 и Бессарабской – 343 волков (Браунер, 1935 а). Эти меры способствовали локальному уменьшению численности хищника, но вскоре она полностью восстановилась.

В 1879-1880 гг. наблюдалась высокая численность волков, как во всей Южной России, так и в Европе. Эти звери очень размножились и стали встречаться во всех странах бывшей Австро-Венгерской империи и даже в Булонском лесу – в окрестностях Парижа. Многие авторы констатировали образование больших стай, которые периодически посещали деревни, нападали на домашний скот и собак. В некоторых местах отмечались нападения волков на людей: в частности, в окрестностях Елисаветграда (сейчас – Кировоград) эти хищники загрызли 2-крестьян. Население стало бояться выходить в степь без оружия. Вместе со страшными холодами увеличение численности волка породило массу суеверных слухов о предстоящих бедствиях и войне (Разные известия, 1880). Поэтому в различных местах были приняты специальные меры по истреблению этого хищника. В частности, в Херсонском уезде создали специальный поощрительный фонд, размер которого составлял 100 рублей в год. Руководство истребительными акциями было возложено на охотников-землевладельцев, которые при появлении волков должны были организовывать и немедленно проводить мероприятия по их уничтожению. В 1876 г. для премирования людей, добывших этих зверей, было истрачено 36 рублей (Разные известия, 1878), что представляло собой значительную на то время сумму.

Волки в те годы причиняли огромный вред стадам крупного рогатого скота, табунам овец и лошадей. Быстрому восстановлению их популяций способствовали: слабая заселенность степной зоны, малоснежность, большая площадь целинных земель, преобладающая часть которых была покрыта высоким ковылём и степными кустарниками, служивших естественными укрытиями этим хищникам. Обилие сурков и сусликов обеспечивало волкам лёгкую охоту летом, что способствовало успешному выкармливанию сравнительно большого количества щенков. Однако вскоре, за какие-то 15-20 лет, степи были превращены в сплошные поля, что значительно ухудшило условия обитания волка. Это также способствовало более эффективному проведению истребительных акций (Формозов, 1962).

Интенсивное преследование человеком волка в конце XIX и начале XX ст. привело к его уничтожению во многих местах Европы. На Украине раньше всего этого зверя истребили в Крыму, в Причерноморье и в Приазовье. Считается, что последние волки были здесь добыты в первом десятилетии XX ст. на Днепре в Херсонском уезде (Браунер, 1923). В это время они полностью отсутствовали в Херсонской, Николаевской и Одесской областях, но ещё водились в дельте Дуная, которая тогда относилась к Румынии (Корнеев, 1950 а).



Рис. 6.13 Охотники с добытыми волками (Днепропетровская обл., Павлоградский р-н, 1999 г.)

© Фото: В. Тимченко / V.Timchenko

Во время второй мировой войны численность волка в стране, по сравнению с предвоенными годами, возросла примерно в 5 раз. Кроме того, за годы, когда охота на него практически не велась, он успешно расселился по всей территории Украины и снова проник в Крым. В степной зоне наибольшая численность этого зверя отмечалась в Луганской, Донецкой и Одесской областях (Сокур, 1960). Это вызвало усиление мер по её снижению. Согласно решению Совета Народных Комиссаров УССР от 03.07.1945 г. № 1017, продублированного в постановлениях Советов депутатов трудящихся. Почти всех областей, охота на волка преобрела характер истребления, которое проводилось в течение года всеми разрешёнными способами. Этот документ, кроме того, предусматривал создание постоянно действующих бригад по уничтожению волков, выплату денежных премий за добычу как взрослых зверей, так и щенков, обеспечение охотников боеприпасами и необходимым инвентарём. Он также обязывал руководителей колхозов, совхозов и других организаций выделять транспорт и людей для организации облавных охот, строительства ловушек в районе животноводческих ферм и призывал оказывать всяческую помощь районным охотничьим организациям в уничтожении волков. Естественно, что такие меры, осуществляемые на государственном уровне, способствовали активизации борьбы с этими животными. Именно благодаря им, в 1946-1967 гг. на территории Украины было уничтожено около 35 тыс. волков. С 1948 по 1951 гг. ежегодно добывали около 2700 зверей, а с 1952 г. началось уменьшение количества добытых зверей, что также свидетельствовало и о снижении их численности в стране (Гурский, 1969). В 1956-1957 гг. в Украине в среднем за год уничтожали, преимущественно на территории Полесья, около 1500 особей (Сокур, 1960). В степной зоне, где для волка было относительно мало

укрытий, акции по его истреблению имели довольно высокую результативность. Например, в Беловодском, Старобельском, Марковском, Меловском и Новописьком районах Луганской области только в 1948 г. охотники добыли около 150 особей (Корнеев, 1950). По архивным данным, в 1946-1955 гг. в Запорожской области было добыто 651, в 1961-1965 гг. – 31, в 1966-1970 гг. – 70 волков, а в 1971-1980 гг. – ни одного.

С развитием научно-технического прогресса, во многих районах СССР особенно результативным стало истребление волков с помощью самолётов, вертолётов и снегоходов. Это дало возможность контролировать в зимнее, наиболее сложное для зверей, время большие территории. Использование для этой цели самолёта типа АН-2 ещё в 1946-1948 гг. позволило военным лётчикам отстрелять на территории Московской области более 1 тыс. волков (Корнеев, 1950).

В угодьях Днепропетровской областной организации УООР применение авиации и снегоходов (рис. 6.13), обращая внимание, до ратификации в 1999 г. Украиной «Конвенции об охране дикой флоры и фауны» (Київ, 1998), запрещающей их использование для охоты, позволило лишь притормозить рост численности этого зверя. Если в 1996 г. здесь обитало 80 волков, в 1997 г. – 97, то в 1998 г. их стало 116. После прекращения интенсивных истребительных акций, в 1999 г. их поголовье увеличилось на 38,8 % по сравнению с предыдущим годом и превысило 160 особей.

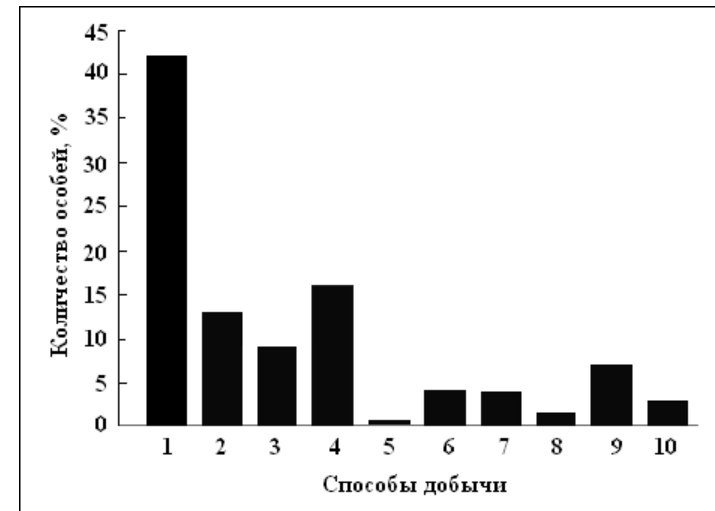


Рис. 6.14 Способы добычи волка в Украине*:

- 1 – во время охоты на копытных;
- 2 – с флажками;
- 3 – во время охоты на лисицу;
- 4 – с помощью капканов и петель;
- 5 – отравление ядами;
- 6 – с вертолёт, самолёт и снегохода;
- 7 – возле привады;
- 8 – на вабу;
- 9 – на логовах;
- 10 – другие способы

*По: М.Г. Шквири (2008)

Не приветствуя эти, запрещённые сейчас способы добычи волка, которые не имеют ничего общего с настоящей охотой, следует заметить, что в некоторых местах Украины они используются и в наши дни. Анализ 280 случаев добычи волка в нашей

стране (Шквиря, 2008) показал, что около 30% зверей было изъято запрещёнными способами: с использованием петель, капканов, автомобильного транспорта, авиации и даже ядов. Надо сказать, что добыча этого хищника на специальных охотах («на вабу», возле привады, с флажками), которые требуют глубоких знаний биологии и поведения животного, больших финансовых затрат и физических усилий, составила менее 19 %. Большой частью волков (более 52%) добывали попутно во время охоты на копытных и на лисицу. Здесь следует заметить, что раньше, например, в 1976-1981 гг., основными способами уничтожения волков на территории Украины были: изъятие волчат на логовах (28-34 %), добыча во время специальных облав (29-42 %) и окладом (15-27 %), а также во время проведения различных охот (5-18,5 %). Всегда наименее успешным являлось добывание указанных хищников капканами – 0,5-1 % (Исаев, 1986). В противовес этому, как мы видим (рис. 6.14), сейчас большинство их стало добываться почти случайно...

Это свидетельствует как о неподготовленности многих современных охотников к такому серьёзному мероприятию, как охота на волка, так и об их неучастии к указанному зверю, который является достойным противником даже для такого эволюционно продвинутого животного как человек...

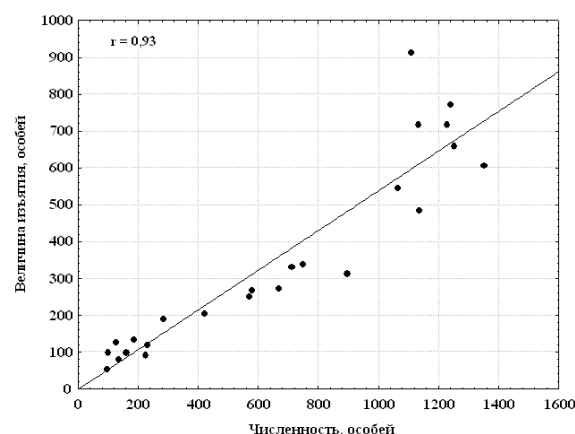


Рис. 6.15 Зависимость численности волка в степной зоне от величины изъятия (1984-2009 гг.)

сторожному и, для многих людей, незаметному зверю успешно воспроизводить потомство во многих местах, которые раньше жёстко контролировались человеком. Важную роль в этом процессе стали играть государственные заповедники, на территориях которых преследование этого зверя прекратили с 2000 г., а также прочие объекты природно-заповедного фонда, где с 2010 г. фактически запрещено охотничье использование ресурсов диких животных (Закон Украины «Про природно-заповідний фонд, 1992). Учитывая большую площадь, используемую вол-

чьей стаей, часто именно из указанных мест волки расселяются на соседние территории, чем поддерживают пространственную структуру популяции и эффективно используют довольно скудные кормовые ресурсы. Немаловажным является и то, что обыкновенный волк, как биологический вид, способен реагировать на внешние негативные проявления изменением половой структуры с увеличением среди прибылых зверей количества самок и наоборот.

Раньше очень сильно на популяции хищных зверей влияло браконьерство, что было обусловлено высокой стоимостью меха. В степной зоне больше всего изымалось лисиц и енотовидных собак, а потом уже других зверей. При этом браконьеры применяли капканы, проволочные и тросиковые петли, а также охотничье оружие. Анализ потребления в 1972-1974 гг. пушнины городским населением юга Европейской части СССР (Бакеев, 1976 а), показал, что шкурки лисиц использовало 0,17 % мужского населения и 2,55 % – женского. Мужчины также носили шапки из меха енотовидной собаки, лесного и степного хорьков – по 0,05 %, а женщины – из каменной и лесной куниц (3,27 %), хорьков (0,22), енотовидной собаки (0,16 %) и даже барсука (0,04 %). Учитывая, что в те годы вся пушнина в обязательном порядке подлежала сдаче на государственные заготовительные пункты, кустарная переработка и потребление её на местах были незаконными. Поскольку реализация меховых изделий, изготовленных из шкурок диких хищных зверей, через торговую сеть производилась, как правило, за пределами мест их добычи, это стимулировало формирование ажиотажного спроса. В таких условиях, на фоне высокого дефицита на меха диких зверей, браконьерство имело значительный финансовый смысл. Примерно с 1999 г. стоимость их шкурок упала до такого минимума, что после случайной добычи лисицы, мало кто из охотников изъявлял желание забрать ещё недавно ценный трофей. Поэтому с указанного времени охота и браконьерство перестали быть факторами, влияющими на популяции большинства хищных зверей в Украине. Такая ситуация, в зависимости от региона, продолжалась до 2010-2012 гг., после чего спрос на длинноволосые меха стали расти. Это вызвало увеличение стоимости шкурок и, пока что, незначительное увеличение охотничьего пресса на популяции енотовидной собаки и лисицы ...

Зайцеобразные. Охота создает существенное влияние на динамику численности зайца-русака и на воспроизводство его ресурсов. С 1914 г. вплоть до 1920 г. вместе со всякой прочей дичью крестьяне с борзыми, которые представляли собой остатки барских стай, вытравили и выбили много зайцев. В это время городские и деревенские жители охотились на все виды дичи во все сезоны года. Так продолжалось до 1920 г., когда в Украине началась организация охотничьих союзов (Подольский, 1928). Однако в те годы охотников было немного и они оказывали незначительное, преимущественно локальное влияние на популяции полевой дичи, несмотря на истребительный характер охоты. Об этом свидетельствует множество примеров, описанных в литературе

В Степной Украине зафиксировано много случаев невероятно высокой численности зайца, что было следствием весьма благоприятной погоды. В 1926 г. в Мелитопольском районе Запорожской области за 1 день охоты можно было встретить 20-30 особей этого вида. На площади в несколько квадратных километров приходилось

поднимать 50-70, а иногда и 100 зайцев. В 1928-1929 гг. на побережье Азовского моря в основании Бердянской косы плотность зверьков составляла 5-6 особей на 1,0-1,5 га (Костюченко, 1930). Конечно, в этом случае охотники изымали такое количество зайцев, которое позволяли количество охотничьих боеприпасов и время. В одном из районов 27 ноября 1927 г. 15 человек добыли около 100 зверьков, некоторые – по 12 штук на ружьё. В 1927 и 1928 г. в Мариупольском округе некоторые охотники добывали за 1 день по 20-25 особей или около 400 за зиму (Колосов, Бакеев, 1947). Однако существенного сокращения ресурсов зайца-русака даже после такой интенсивной охоты не наблюдалось. Более того, имело место быстрое их возобновление, которое превышало 50 % за год, хотя полное восстановление численности происходило чаще всего через 2-3 года (Аверин, 1929).

С 30-годов в Украине стал наблюдаться интенсивный рост численности легальных охотников, который был прерван Великой Отечественной войной. Если в 1940 г. в Украине было зарегистрировано 47 тыс. охотников, в 1946 г. – 107, в 1956 г. – 209, в 1959 г. – 326, в 1962 г. – 399, в 1965 г. – 463, то в 1970 г. их было уже 475 тысяч (Крайнев, 1971). Увеличению их количества способствовала свободная продажа дешевого оружия без ограничений и соответствующих документов. Для большинства из охотников основным видом дичи среди зверей был и остаётся заяц-русак. Учитывая, что в течение сезона охота разрешалась в любой день недели, почти везде сокращение его численности произошло вследствие чрезмерного изъятия зверьков на фоне интенсификации сельскохозяйственного производства (Абеленцев и др., 1973). Причём, это касается не только Украины, но и таких стран, как: Швеция (Frylestam, 1979), Польша (Pielowski, Raczynski, 1976), Франция (Répin, 1987) и других.

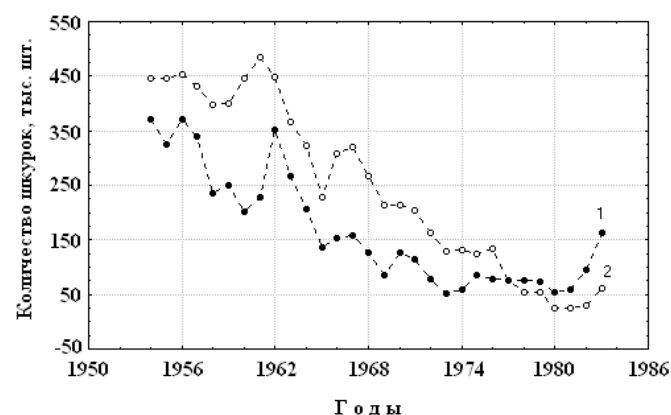


Рис. 6.16 Заготовка шкурок зайца-русака в степной зоне (1) и в других районах Украины (2)

часть заячьих шкурок для собственного использования.

Косвенно о существенном влиянии охоты на ресурсы русака свидетельствуют данные о заготовке заячьих шкурок, сдача которых на заготовительные пункты в советское время была обязательной (рис. 6.16). Несмотря на низкое потребительское свойство меха, сравнительно высокую закупочную цену, а также поощрение дефицитными товарами (порох, дробь, капсюля) охотники всё же оставляли

Тем не менее, данные по их заготовкам, в основном, отражают заметные колебания численности, что использовалось многими исследователями для анализа глобальных популяционных процессов (Браунер, 1924; Сокур, 1961; Мигулин, 1966; Волох и др., 1988). На наш взгляд, сведения о заготовках шкурок в те годы точнее отражают динамику численности, чем фактические сведения о ней сейчас. Ведь, с одной стороны, изъятие в процессе охоты большого количества зайцев сглаживает популяционные флуктуации вообще, а с другой – результаты учётов всегда обладают определённой погрешностью.

В довоенные годы пик заготовок заячьих шкурок в Украине пришёлся на 1933-1935 гг. когда их закупки превысили 2 млн. штук. В количественном выражении тогда заготавливали больше лишь шкурок сусликов и крота, а в стоимостном – сусликов и лисицы. Уже в те годы выказывалась озабоченность чрезмерным изъятием зайца-русака, более 30 % шкурок которого использовалось населением для кустарного изготовления одежды и головных уборов. К охотничьему сезону 1939/40 года его численность в стране, по сравнению с указанным пиком, сократилась в 2,8 раза (Корнеев, 1960). И это произошло в то время, когда нам были неведомы пестициды, был слабо развит машинно-тракторный парк, а основной тягловой силой в сельском хозяйстве была лошадь.

Уже в послевоенные годы охота стала существенным фактором, который стал влиять на численность русака в Украине. В охотничьем сезоне 1946/47 гг. в стране было добыто 2 млн. 163 тыс. зверьков, что является максимумом за все годы Советской власти (Сокур, 1960). С указанного времени количество добываемых русаков снизилось с 1 млн. 680 тыс. (1947/48 гг.) до 450 тыс. (1952/53 гг.) или на 73,2 % за 5 лет. Такое резкое сокращение добычи было вызвано интенсивным пресом охоты на фоне интенсификации сельскохозяйственного производства.

В 60-годах добыча зайцев в Украине не имели количественных ограничений. Обычно охота начиналась в первой декаде ноября и длилась до конца декабря. Несмотря на то, что она проводилась в любой день недели,

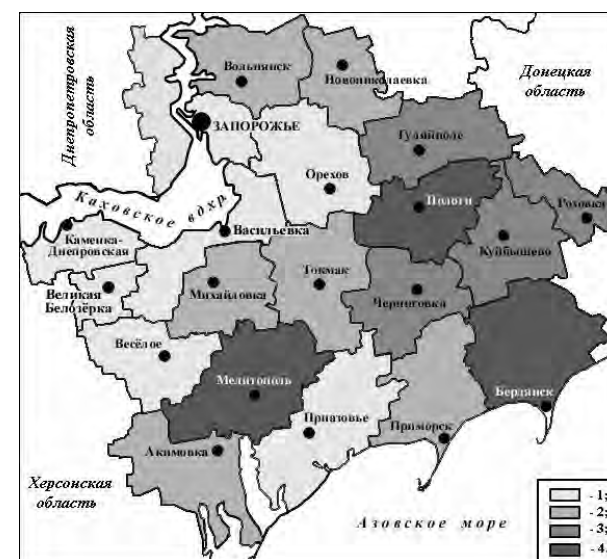


Рис. 6.17* Добыча зайцев в Запорожской области (1960-1962 гг.): 1 – менее 10,0/1 тыс. га; 2 – 11-15; 3 – 16-20 4 – более 20 особей

*По данным К.П. Филонова

Несмотря на то, что она проводилась в любой день недели,

а охотник мог добыть любое количество зверьков, это не оказывало заметного влияния на их поголовье. Например, в охотничий сезон 1962/63 года, несмотря на невысокую предпромысловую плотность (37 особей/1 тыс. га), в угодьях Мелитопольского района Запорожской области было добыто 3139 зверьков. При общей площади угодий ~146 тыс. га, в среднем это составило 21,5 зайцев/1 тыс. га, то есть, величина изъятия в группировке зайца достигала 58,1 %. Больше всего зверьков (свыше 20 особей/1 тыс. га) было изъято на территории Бердянського, Куйбышевского, Розовского и Черниговского районов (рис. 6.17). Однако никакого снижения его численности в последующие годы не произошло. Более того, несмотря на значительное количество добытых зверьков, плотность населения зайца к началу сезона охоты 1963 г. выросла до 30,4, к 1964 г. – до 37,1, а к 1965 г. – до 44,9 особей/1 тыс. га.

В доминирующих по площади угодьях, какими в те годы были пашня и посеы озимых культур, средняя плотность населения зайцев составляла 29,8-30,4 особей/1 тыс. га, а в прочих: лес – 135,0; целина, луг – 59,0; сады – 56,3; стерня – 54,7; люцерна – 46,4; кукуруза – 36,9; подсолнечник – 21,9 (табл. 6.9).

Причин для быстрого возобновления ресурсов зайца-русака, который в те годы был важным объектом пушного промысла, было несколько:

- на юге Украины имелось много пастбищ, на территории которых плотность населения зверьков была значительной;
- в сельском хозяйстве применялось много ручного труда, редко использовались минеральные удобрения и пестициды, что минимизировало их негативное влияние на полевую дичь;
- в севооборотах большие площади занимали посеы многолетних трав (люцерна, эспарцет), которые повышают выживаемость зайца-русака в аграрном ландшафте;
- слабое развитие автомобильного транспорта и редкая сеть дорог не позволяли охотникам посещать некоторые территории вообще, по причине чего формировались очаги с высокой плотностью населения русака.

Это позволяло зайцу-русаку и другой полевой дичи в значительной мере реализовывать репродуктивный потенциал за счёт снижения смертности и участия в размножении зверьков первых помётов.

В дальнейшем на фоне интенсификации сельскохозяйственного производства влияние охоты на популяции зайца-русака возросло. Несмотря на характерные для этого вида флуктуации численности, почти за 30 лет ни в одном году заготовки его шкурок не смогли даже приблизиться к прежним показателям. С 1962 по 1965 гг. они вообще сократились на 54,4 % против уровня 1961 г., что свидетельствовало о сильной деградации украинских популяций (рис. 6.16). Причиной этого стала высокая смертность зверьков от влияния различных факторов, среди которых одно из ведущих мест принадлежало охоте (Волох и др., 1988).

Таблица 6.9

Численность зайца-русака в Мелитопольском районе Запорожской области*

Угодья	10-15.XI.1963 г.			10-15.XI.1964 г.			17-30.X.1965 г.		
	Площадь, га	Кол-во особей	Плотность, ос./1 тыс. га	Площадь, га	Кол-во особей	Плотность, ос./1 тыс. га	Площадь, га	Кол-во особей	Плотность, ос./1 тыс. га
Пашня	3496	96	27,5	8300	224	27,0	6623	229	34,6
Посевы озимых	3635	76	20,9	6900	271	39,3	8332	227	27,3
Стерня	565	14	24,6	1600	43	26,9	867	107	12,3
Кукуруза**	895	18	20,1	2700	64	24,8	2377	138	58,0
Целина, луг	9	9	1000,0	900	108	117,8	2551	87	34,1
Огороды	–	–	–	–	–	–	852	26	30,5
Сады	703	37	52,9	3600	195	54,2	1716	106	61,6
Люцерна	495	6	12,1	900	59	65,6	–	–	–
Подсолнечник**	192	8	42,1	2400	49	20,4	–	–	–
Лес	299	49	163,9	–	–	–	1486	194	130,6
Всего:	10289	313	30,4	27300	1013	37,1	24804	1114	44,9

*По данным К.П. Филонова; **Скошенные культуры

В 1970/71 гг. на территории Мелитопольского района Запорожской области было добыто 1104 зайца на площади около 60 тыс. га или 18,4 особей с 1 тыс. га угодий. Учет, проведенный после окончания охотничьего сезона, показал, что плотность населения зверьков составила всего 1,2 особей/1 тыс. га. Это значит, что накануне охоты фактическая её величина была около 20 особей/1 тыс. га, что является минимальной плотностью, при которой в Украине до сих пор разрешена ограниченная охота. Тем не менее, во время её проведения было изъято почти 90 % поголовья зайца-русака, что сделало невозможным его возобновление за 1 год. Для сравнения, в 1951-1954 гг. на территории Воронежской области среднегодовая добыча при плотности более 60 особей/1 тыс. га составила свыше 10, при 30,1-60,0 – от 5,1 до 10,0, при плотности до 30 особей/1 тыс. га – до 5,0 зайцев (Барабаш-Никифоров, 1957). Это значит, что воронежские охотники, независимо от существующей плотности, добыли всего 16,7% зайцев. Оставшихся зверьков при любой экологической ситуации было вполне достаточно для полного возобновления использованных ресурсов. В некоторых охотничьих хозяйствах ФРГ (1964 г.) во время охоты изымалось ~67 % поголовья зайца-русака (Rieck, 1966), во Франции (1975-1978 гг.) – 40-46 % (Répin, 1987), а в Швеции (1970-1978 гг.) – 41 % (Frylestam, 1979), однако в этих странах и уровень воспроизводства был выше, чем у нас.

Для ослабления отрицательного влияния охоты на группировки зайца-русака в Украине в 70-годы была введенная специальная система «охотничьих дней». С этого времени охотиться на него разрешалось лишь 1 раз в неделю – в воскресенье, в течение которого можно было добыть лишь 1 зверька. Само же количество дней устанавливалось соответственно размеру ресурсов, которые определялись непосредственно перед началом охотничьего сезона. Таким образом,

размер изъятия был напрямую связан с количеством охотничьих дней и с численностью зайцев, что само по себе было весьма разумным решением. На территории Запорожской области в 1973-1997 гг. наименее продолжительным был сезон 1973 г. (4 дня), а наиболее длинным (10-12 дней: с 18-30 ноября до 31 января) – в другие годы. После 1976 г. именно такую продолжительность чаще всего имела охота на русака во всех степных областях. Но в течение и этого времени изымалось довольно много зайцев. В 1980 г. в Мелитопольском районе на площади 22862,8 га охотники подняли 336 зверьков, из которых 175 или 52,1 % было добыто. Это привело к уменьшению плотности их населения от 1,47 до 0,7 особей/100 га. Несмотря на то, что к сезону 1980/81 гг. численность зайцев полностью восстановилась, всё же следует заметить, что в 1963-1965 гг. она была в этих местах в 2-3 раза выше.

В 1981 г. на нашем стационаре (1459,5±101,75 га) за 171 человеко-дней 28,5±1,52 охотников добыли 254 или 1,48 зайцев на 1 охотника за 1 день охоты (табл. 6.10), что было нарушением охотничьего законодательства (Волох и др., 1988). В 1980/81 гг. в угодьях с низкой плотностью (1,02-1,87 особей/1 кв. км) ежедневно изымалось 20,4-40,6 % зайцев от количества поднятых. При плотности более чем 2 зайца/1 кв. км, указанный показатель часто превышал 60 %.

Таблица 6.10

Влияние охоты на популяцию русака при высокой численности (1981 г.)*

Дни охоты	Площадь угодий, га	Количество особей				Величина изъятия, %	Количество охотников
		абсолютно		на 100 га			
		1	2	1	2		
1.	1923	116	69	6,03	3,59	59,48	35
2.	1542	64	45	4,15	2,92	70,31	29
3.	1273	67	39	5,26	3,06	58,21	26
4.	1263	62	41	4,91	3,25	66,13	28
5.	1412	56	35	3,97	2,48	62,50	29
6.	1344	33	25	2,46	1,86	64,10	24
Всего:		321	254	5,21	3,27	79,13	–

*1 – количество обнаруженных 2 – количество добытых зверьков

В целом, в годы относительно высокой численности в течение 6-охотничьих дней размер изъятия составлял около 70-80 % от осеннего поголовья. По данным наших исследований, проведенных в 1999-2002 гг., из 1996 поднятых во время охоты зайцев было добыто 1597 зверьков или 80,01 %. Интересно, что примерно такой же показатель изъятия (~80 %) в 80-годы XX ст. приводят и другие зоологи (Абеленцев, Шевченко, 1975). Для сравнения, в эти же годы в некоторых районах Польши отстреливали не более 40 % поголовья русака (Goszczynski et al., 1976).

В 1981-1983 г., безо всякого научного обоснования, на территории Украинской ССР был организован промышленный отстрел зайца-русака с последующей реализацией добытых зверьков населению через торговую сеть. В 1983 г. на территории За-

порожской области с указанной целью было отстреляно 1531 зверька: наибольшее количество – в Весёловском ($n = 177$), Токмацком ($n = 159$), Новониколаевском ($n = 100$) и Черниговском ($n = 100$) районах. При этом, накануне охотничьего сезона плотность населения зайцев в Весёловском районе составляла 26, в Токмацком – 21, в Новониколаевском – 25 и в Черниговском – 22 особи/1 тыс. га, что является очень низкой величиной. Вместе с обычной охотой это негативно повлияло на численность зайца-русака во всей Украине. Следствием чрезмерной эксплуатации его ресурсов в южных районах стало сокращение продолжительности жизни и увеличение доли молодых животных. При определении возраста 139 зайцев, добытых в Запорожской области, по подсчету линий склеивания в периостальной зоне нижней челюсти, выяснилось, что среди них лишь 1 зверёк дожил до 4 лет; 5,6 % – более 1 года; остальные были сеголетками (Волох, Кухленко, 1984). В Болгарии предельный возраст русака составлял 7-8 лет, но практически популяция зайцев обновлялась за 2-3 года (Марков, Петров, 1965). Таким образом, высокая смертность зверьков вследствие чрезмерной охоты может препятствовать эффективному воспроизводству ресурсов любой группировки исследуемого вида. С 1997 до 2000 гг., несмотря на научные рекомендации украинских ученых (Абеленцев и др., 1973; Абеленцев, Шевченко, 1975; Волох и др., 1988), охота на русака стала проводиться 22-24 раза в году – с конца первой декады ноября до начала февраля в субботу и воскресенье. Это привело к изъятию такого значительного количества животных, что смертность их от охоты намного превысила естественные потери. В сочетании с катастрофическими засухами 2001-2003 гг. это послужило причиной глубокой депрессии популяций русака в Южной Украине.

В степной зоне большой урон поголовью зайца некоторые нерадивые охотники наносят зимой. При высоких снегах русак предпочитает делать лёжки на небольшом расстоянии (10-50 м) от лесополос, которые становятся основными местами их жировки. Для примера, зная это, некоторые из деревенских охотников в декабре 2008 г., когда во многих местах средняя высота снежного покрова превышала 25 см, продвигаясь вдоль полевых защитных лесополос добывали по 3-5 зайцев за несколько часов. Несмотря на то, что это является нарушением охотничьего законодательства, проконтролировать большие территории при ограниченном продвижении транспортных средств оказалось проблематичным. Локально, вследствие браконьерства, плотность населения зайца снизилась до минимума, что сделало невозможным возобновление его ресурсов в будущем году.

В некоторых странах охота на зайца-русака оказывает ещё более губительное влияние, чем в Украине. В 80-годах на юге Франции охотничий сезон, в зависимости от района, длился с конца августа до конца января. Это привело к существенному истреблению зайца и сделало невозможным восстановление его поголовья за счет размножения. Пресс охоты оказался таким большим, что для этого понадобился ввоз большого количества зверьков из Восточной Европы (Répin, 1976). Перепромысел также считается одним из важнейших факторов снижения поголовья зайца-русака в Швейцарии (Salzmann-Wandeler, 1976), Германии (Rieck, 1963) и Швеции (Frylestam, 1979). Вообще многие охотоведы сходятся во мнении, что в некоторые годы низкая продуктивность угодий зависит, главным образом, от переоценки прироста поголовья и чрезмерного истребления зверь-

ков. Например, в Нижней Австрии при сравнении добычи зайцев за 1901-1914 гг. ($n = 313,9$ тыс.) и за 1960-1973 ($n = 207,3$ тыс. особей) было установлено её уменьшение более, чем на 51 %. Причиной этого считают чрезмерное изъятие во время охоты и высокую гибель зверьков от столкновения с транспортом. Причем наиболее существенное влияние охоты было зарегистрировано в годы с максимальной численностью на территории районов с наивысшей плотностью, где колебания добычи достигало ~30 тыс. особей в год (Donaubauer, 1975).

Однако, несмотря на существенное влияние охоты на популяции русака, при её запрете и сокращении много зверьков всё равно гибнет от других причин. Например, во Франции самая низкая численность имела место в 1975/76 гг., что совпало с минимальным изъятием на уровне 40 % (Répin, 1987). Избыток поголовья, если он не изымается в процессе охоты, всё равно элиминируется естественными факторами. Это правило, которое в экологии назвали «замещением факторов смертности», касается всех диких животных (Филонов, 1977). В его основе лежат механизмы регуляции численности популяции, которые зависят от плотности.

Таким образом, в XX ст. охота стало наиболее существенным фактором смертности для всех охотничьих зверей, которая сейчас во многом определяет динамику их популяций и состояние ресурсов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. – Москва: Наука, 1984. – 1-286.
2. Абеленцев В.И., Самош В.М., Модин Г.В. Современное состояние поселений байбака и опыт его реаклиматизации на Украине // Тр. Среднеазиат. противочум. ин-та. – 1961. – Вып. 7. – 309-320.
3. Абеленцев В.И. Запасы, охрана и использование байбака на Украине // Ресурсы фауны сурков в СССР: Матер. науч. совещ. – Москва. – 1967. – 35-47.
4. Абеленцев В.И. Байбак на Украине // Фауна и экология грызунов: Сб. науч. работ. – Москва. – 1971. – Вып. 5. – 217-233.
5. Абеленцев В.И. Куницеви // Фауна України. Ссавці. – Київ: Наукова думка, 1968. – Т. 1. – Вип. 3. – 1-280.
6. Абеленцев В.И. Лесная куница: Украина и Молдавия // Соболь, куницы, харза. – Москва: Наука. – 1973. – 186-193.
7. Абеленцев В.И., Шевченко Л.С., Архипчук В.А. Экология популяций зайца-русака в охотничьих хозяйствах лесостепной зоны (1969-1973) // Изучение экологии популяций основных видов охот.-промысл. животных в различных природ. зонах УССР: Рукопись. – Киев: Ин-т зоологии АН УССР, 1973. – 1-402.
8. Абеленцев В.И. Байбак (*Marmota bobak* Müll., 1776) на Украине // Вестн. зоол. – 1975. – 1. – 3-8.
9. Абеленцев В.И., Шевченко Л.С., Архипчук К.В. Сельское хозяйство и дичь // Охота и охот. хоз-во. – 1972. – № 9. – 12-13. – № 10. – 29-31. – № 11. – 18-19.
10. Абеленцев В.И., Шевченко Л.С. Научные основы восстановления запасов зайца-русака на Украине и их эксплуатация // Вестн. зоол. – 1975. – № 5. – 17-21.
11. Аверин В.Г. Аскания-Нова // Охота и рыболовство. – 1923. – № 5-6. – 31-53.
12. Аверин В.Г. Отчёт о I Всеукраинской выставке охоты и рыболовства 22-29 июля 1923 года в г. Харькове // Охота и рыболовство. – 1923 а. – № 5-6. – 9-24.
13. Аверин В.Г. Перспективы развития охотничьего хозяйства на Украине // Україн. мислив. та рибалка. – 1927. – № 11. – 23-30.
14. Аверин Ю.В., Лозан М.Н., Мунтяну А.И., Успенский Г.А. Млекопитающие. Животный мир Молдавии. – Кишинёв: Штиинца, 1979. – 1-188.
15. Аверина С. К экологии и численности енотовидной собаки в Европейской части СССР // Тез. докл. III всесоюз. семинара-совещ. по акклим. и реаклиматизации охотн. животных. – Минск. – 1978. – 192-194.
16. Алеева Л.В., Галака Б.А., Федоренко А.П., Шевченко Л.С. О влиянии ядохимикатов на размножение зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas) // Вестн. зоол. – 1972. – № 2. – 58-60.
17. Алмэшиан Х.А. Процесс акклиматизации и формирования ареала некоторых промысловых зверей Социалистической Республики Румынии // Тез. докл. IV межвуз. зоогеогр. конф. – Одесса. – 1966. – 16-18.
18. Алфераки С.В. К фауне позвоночных Восточного Приазовья // Семья охотников. – 1910. – № 4. – 91-95; – № 5. – 123-128.
19. Анненков Б.П., Литун В.П. Некоторые данные по размножению и выживаемости молодняка у диких копытных в Джунгарском Алатау // Экология, морфол., использ. и охр. дик. копытных. Тез. докл. всесоюз. совещ. – Москва. – 1989. – Ч. 1. – 27-28.
20. Антонец Н. Возобновление дуба под влиянием средообразующей деятельности кабана. – Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing, 2013. – 1-254.
21. Антонец Н., Окулова Н. Млекопитающие Днепровско-Орельского природного заповедника. – Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing, 2014. – 1-379.

22. *Аридов Е.Н.* Современное состояние гавриловской популяции оленя благородного и перспективы хозяйственного использования // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. докл. II науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 134-135.
23. *Архипчук В.А.* Особенности постнатального роста зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) // Морфол. особенности позвоночных животных Украины: Сб. науч. трудов. – Киев: Ин-т зоологии АН УССР. – 1983. – 5-11.
24. *Архипчук В., Груздев В.* Дикie кролики на Украине // Охота и охот. хоз-во. – 1986. – № 12. – 8-10.
25. *Байдавлетов Р.Ж.* Радиомечение лосей (*Alces alces* L.) в Казахстане // Тез. докл. VI съезда териол. об-ва Российской АН. – Москва. – 1999. – 16.
26. *Бакеев Ю.Н.* Изменение ареала и численности шакала на Северном Кавказе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 83. – Вып. 2. – 45-56.
27. *Бакеев Ю.Н.* Анализ потребления пушнины городским населением юга европейской части СССР // Охота, пушнина и дичь: Сб. науч. - тех. информации. – Киров. – 1976 а. – Вып. 54-55. – 62-72.
28. *Бакеев Ю.Н.* Изменение численности енотовидной собаки в горных лесах Краснодарского края // Тез. докл. III всесоюз. семинара-совещ. по акклим. и реакклиматизации охотн. животных. – Минск. – 1978. – 127.
29. *Банников А.Г.* Проблемы о-ва Бирючего // Охота и охот. хоз-во. – 1975. – № 1. – 4-6.
30. *Барабаш І.І.* Нарис фавни степової Наддніпрянщини (колишньої Катеринославщини). – Харків: Держвидав України, 1928. – 1-138.
31. *Барабаш-Никифоров И.И.* Звери юго-восточной части Черноземного Центра. – Воронеж: Воронеж. книж. изд-во, 1957. – 1-370.
32. *Бараташвили Т.* Шакал в Грузии // Охота и охот. хоз-во. – 1979. – № 6. – 14-15.
33. *Бачинский Г.А., Дублянский В.Н.* О времени и палеогеографической обстановке образования глубинных карстовых полостей Крыма // Природ. обстановка и фауна прошлого. – Киев. – 1968. – 79-101.
34. *Бацита А.-Т.В., Потіш Л.А.* Ссавці Закарпатської області. – Львів: Інститут екології Карпат, 2007. – 1-260.
35. *Белан Н.Г.* Позднеплейстоценовые копытные Среднего Поднепровья // Экол., морфол., использ. и охрана диких копытных: Тез. докл. всесоюз. совещ. – Москва. – 1989. – Ч. 1. – 306-307.
36. *Белова О.П.* Использование основных биотопов и территориальное поведение зайца-русака в зимне-осенний период // Териол. исследования в Литве. – Вильнюс. – 1988. – 31-38.
37. *Белова О.П.* Роль содержания белка кормов в результативности размножения и выживаемости зайца-русака // Тез. докл. V съезда всесоюз. териол. об-ва АН СССР. – Москва. – 1990. – Т. 2. – 8-9.
38. *Бельгард А.Л.* Степное лесоведение. – Москва: Лес. пром-ть, 1971. – 1-336.
39. *Берестенников Д.С.* Пятнистый олень в Черноморском заповеднике // Вестн. зоол. – 1968. – № 1. – 30-36.
40. *Берестенников Д.С., Гизенко А.И., Самош В.М.* Ондатра. – Киев: Наук. думка, 1969. – 1-89.
41. *Берестенников Д.С.* О некоторых особенностях размножения ондатры в низовьях Днепра // Вестн. зоол. – 1971. – № 2. – 43-47.
42. *Берестенников Д.С.* Млекопитающие Черноморского заповедника // Вестн. зоол. – 1977. – № 2. – 12-17.
43. *Бессалов В.С., Король А.Г.* Интенсивность зараженности возбудителем различных объектов в природном очаге туляремии на о. Бирючем Херсонской области // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов. – 1972. – Вып. 6. – 117-121.
44. *Бибилов Д. И.* Сурки. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 1-255.
45. *Бибилова В.И.* Из истории голоценовой фауны позвоночных животных в Восточной Европе // Природ. фауна и обстановка прошлого. – Киев. – 1963. – Вып. 1. – 119-146.
46. *Бибилова В.И.* Костные остатки льва из энеолитических поселений Северо-Западного Причерноморья // Вестн. зоол. – 1973. – № 1. – 57-63.
47. *Бибилова В.И.* О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. – Вып. 6. – 67-72.
48. *Бибилова В.И.* Копытные Северного Причерноморья в раннем голоцене (по материалам археологических раскопок) // Проблемы изучения истории соврем. биогеоценозов. – Москва. – 1984. – 171-203.
49. *Бибилова В.И., Белан Н.Г.* К истории охотничьего промысла на Украине // Вестн. зоол. – 1983. – № 6. – 16-20.
50. *Бибилова В.И., Старкин А.В.* Остатки сайгака позднеплейстоценового возраста из раскопок стоянки Анетовка II (Украина) // Вестн. зоол. – 1985. – № 5. – 47-51.
51. *Божко Г.К., Гришиок Л.П., Синицин А.Ю.* Бешенство диких животных. – Киев: Урожай, 1981. – 1-64.
52. *Болденков С.В.* Динамика численности и некоторые данные о добыче лося в Украинской ССР // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. докл. II науч.-произв. конф. – Киев. – 1973. – 147-149.
53. *Болденков С.В.* Современное состояние поголовья лося в Украинской ССР // Тр. II всесоюз. совещ. по млекопитающим. – Москва. – 1975. – 324-325.
54. *Болденков С.В., Панов Г.М.* Современное состояние и перспективы воспроизводства бобра в Украинской ССР // Тр. Воронеж. гос. зап-ка. – Вып. 21. – Т. 1. – Воронеж. – 1975. – 54-58.
55. *Борейко В.Е.* История заповедного дела в Украине. – Киев: Изд-во КЭКЦ, 2002. – 1-272.
56. *Борисенков Е.П., Пасецкий В.М.* Экстремальные природные явления в русских летописях XI-XVII вв. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1983. – 1-240.
57. *Боровик Е.Н.* Численность редких и охраняемых животных в заповедном массиве «Стрельцовская степь» // Вестн. зоол. – 1999. – Т. 33. – № 4-5. – 80.
58. *Бородин П.Л.* Распределение нор и убежищ барсука, лисицы и енотовидной собаки в Мордовском заповеднике // Бюлл. МОИП. – 1976. – Т. 81. – № 6. – 133-135.
59. *Ботько М.* Охотники и фауна нашего района // Укр. мислив. та рибалка. – 1928. – № 1. – 16-17.
60. *Браунер А.* Млекопитающие Бессарабской, Херсонской и Таврической губерний. – Лисица // Зап. Новороссийского. об-ва естествознания. – Одесса. – 1914. – Вып. 1. – 10-36.
61. *Браунер А.А.* К какому виду принадлежит косули Южной России и Крыма // Зап. Крым. об-ва естествоиспытателей. – Одесса. – 1915. – Вып. 5. – 112-114.
62. *Браунер А.А.* Сельскохозяйственная зоология. – Одесса: Госиздат, 1923. – 1-435.
63. *Браунер А.А.* Про охрану природи // Україн. мислив. та рибалка. – 1928. – № 9. – 25-29.
64. *Браунер А.А.* Про сибірську козулю // Україн. мислив. та рибалка. – 1928 а. – № 10. – 33.
65. *Браунер А.А.* По приморским и песчаным заповедникам Украины // Укр. мислив. та рибалка. – 1929. – № 8. – 9-12.
66. *Браунер А.А.* Муфлон в Аскания-Нова // Гибридизация и акклиматизация животных. – Москва. – 1935. – Т. 2. – 42-44.
67. *Браунер А.А.* Прошлое фауны южной Украины // Природа и соц. хоз-во. – 1935 а. – Вып. 7. – 8-14.
68. *Бромлей Г.Ф.* Уссурийский кабан *Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888. – Москва: Наука, 1964. – 1-106.
69. *Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П.* Копытные юга Дальнего Востока СССР. – Москва: Наука, 1983. – 1-305.
70. *Будыко М.И., Голицын Г.С., Израэль Ю.А.* Глобальные климатические катастрофы. – Москва: Гидрометеиздат, 1986. – 1-160.
71. *Буй-Кинь.* Биологические особенности пятнистого оленя в связи с процессом его акклиматизации, одомашнивания и разведения: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Балашиха, 1970. – 1-16.

72. Булахов В.Л., Куренная М.И. Характеристика структуры популяций и морфологических особенностей ондатры в степной зоне юго-востока УССР // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Днепропетровск. – 1976. – Вып. 6. – 164-173.
73. Булахов В.Л., Пахомов О.С. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська обл. Ссавці (Mammalia). – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетров. нац. ун-ту, 2006. – 1-356.
74. Буневич А.Н. Питание лисицы в Беловежской Пуше и её охранной зоне // Заповедники Белоруссии. – Минск. – 1986. – Вып. 10. – 94-102.
75. Вадковский В.В. Анализ состояния волка в Белоруссии и регулирования его численности // Пути и методы рац. эксплуат. и повыш. продуктивности охот. угодий: Тез. всесоюз. науч. конф. – Москва. – 1978. – 40-41.
76. Вальх Б.С. Выхухоль в Серебрянском лесном массиве Артёмовского округа // Україн. мислив. та рибалка. – 1928. – № 4. – 19-21.
77. Варнаков А.П. Взаимоотношения интродуцированных и аборигенных видов копытных в биоценозе // Охотоведение: Использование и охрана лесных копытных. – Москва. – 1976. – 165-189.
78. Варшавский С.Н. Возраст поселений малого суслика в различных ландшафтных зонах в связи с расчленением и историей ареала вида // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1963. – Т. 68. – Вып. 5. – 3-14.
79. Васенева А.Я. Размножение, половой и возрастной состав популяции выдры на Дальнем Востоке // Охота, пушнина и дичь: Сб. науч. - тех. информации. – Киров. – 1976. – Вып. 54-55. – 9-18.
80. Великохатко. Дикі свині на Білоцерківщині // Україн. мислив. та рибалка. – 1929. – № 5. – 19.
81. Верещагин Н.К. Палеогеография и палеоэкология зверей мамонтовой фауны в четвертичном периоде Северной Евразии // Сб. науч. тр. по общ. и регион. териографии. – Москва. – 1988. – 19-32.
82. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене: Тр. ЗИН АН СССР. – Т. 93. – Ленинград. – 1980. – 3-25.
83. Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-Запада СССР. – Ленинград: Наука, 1979. – 1-308.
84. Винокур І.С., Хотюн Г.М. Скіфський амулет // Археологія. – Київ. – 1965. – № 38. – 63.
85. Витович О.А. Распирение ареала шакала на западном Кавказе // Матер. всесоюз. совещ. по экол. основам охраны и рац. использования хищн. млекопитающих. – Москва. – 1979. – 146-147.
86. Воейков А.И. Воздействие человека на природу // Воздействие человека на природу. – Москва: Изд-во АН СССР. – 1963. – 38-86.
87. Волк (происхождение, систематика, морфология, экология). Ред. Д.И. Бибииков. – Москва: Наука, 1985. – 1-606.
88. Воинственский М.А., Кистяковский А.Б., Пархоменко В.В., Салганский А.А., Сокур И.Т. Итоги и перспективы акклиматизации охотничье-промысловых животных на Украине // Акклиматизация животных в СССР: Матер. всесоюз. науч. конф. – Алма-Ата. – 1963. – 70-76.
89. Волох А.М. Речной бобр Среднего Приднепровья и перспективы его хозяйственного использования: Дис. канд. биол. наук. – Киев, 1979. – 1-205.
90. Волох А.М., Кухленко С.И. Влияние спортивной охоты на популяцию зайца-русака в южных районах Украины // Пробл. регион. экол. животных в цикле зоологии дисциплин педвуза: Тез. докл. III всесоюз. конференции зоологов педвузов. – Витебск. – 1984. – Ч. 1. – С. 47-48.
91. Волох А.М., Гаттерманн Р., Гейдеке Д. Некоторые особенности экологии эльбского бобра на речке Таубе (ГДР) // Вестн. зоол. – 1987. – № 4. – 63-66.
92. Волох А.М., Архипчук В.А., Гулай В.И., Евтушевский Н.Н., Шевченко Л.С. Особенности динамики численности зайца-русака на территории УССР // Изученность териофауны Украины, её рац. использование и охрана: Сб. науч. трудов. – Киев. – 1988. – 19-34.
93. Волох А.М. Птицы в рационе дикого кабана // Птицы Азово-Черноморского региона на рубеже тысячелетий: Матер. науч. конф. – Одесса. – 2000. – 80.
94. Волох А.М. Влияние интродукции на формирование полиморфного генотипа диких кабанов на Украине // Структура і функц. роль тварин. населення в природ. і трансформ. екосистемах: Тез. допов. I міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ. – 2001. – 124-125.
95. Волох А.М. Некоторые экологические характеристики южной маргинальной популяции дикого кабана в Украине // Зоол. журн. – Москва. – 2002. – № 12. – 1506-1514.
96. Волох А.М. Роль міграції ондатри в формуванні приазовського осередку її ареалу // Вісн. Луганського пед. ун-ту. Біол. науки. – Луганськ. – 2002 а. – № 1 (45). – 36-40.
97. Волох А.М. Міграції кабана та їхня роль у формуванні південних маргінальних популяцій в Україні // Вопросы биоиндикации и экологии: Меведомств. науч. сб. – Запорожье. – 2002 б. – Вып. 7. – № 2-3. – 203-210.
98. Волох А.М. Значення біогеографічних островів у формуванні популяцій великих ссавців та пульсації меж ареалів // Вчені зап. Таврійського нац. ун-ту. Сер. біол., хім. – Симферополь. – 2004. – Т. 17 (56). – № 2. – 12-22.
99. Волох А.М. Результаты исследования некоторых популяционных характеристик асканийского благородного оленя // Вестн. охотоведения. – Москва. – 2004 а. – Т. 1. – № 2. – 103-111.
100. Волох А.М., Рожченко Н.В. Биотопическое распределение и убежища енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Matsch.) в южных районах Украины // Зоол. журн. – Москва. – 2004. – № 5. – 635-638.
101. Волох А.М. Динаміка та сучасний стан умов існування мисливських ссавців у степовій зоні України // Наук. вісн. нац. аграр. ун-ту. – Київ. – 2006. – № 93. – 34-49.
102. Волох А., Кашикарёва А. Некоторые особенности эмбрионального развития асканийского благородного оленя // Фауна в антропогенном серовищі: Праці теріол. школи. – Луганськ. – 2006. – Вип. 8. – 59-64.
103. Волох А.М. Динамика ареала косули (*Capreolus capreolus*) в Украине // Вестн. охотоведения. – Москва. – 2007. – Т. 4. – № 1. – 35-43.
104. Волох А.М. Динамика ареала лося (*Alces alces*) в Украине // Вестн. охотоведения. – Москва. – 2008. – Т. 5. – № 1. – 17-26.
105. Волох А.М., Кашикарёва А. Об эмбриональном развитии дикого кабана (*Sus scrofa*) в Украинском Приазовье // Вісн. Запорізького держ. ун-ту: Фіз.-матем. та біол. науки. – 2008. – № 7. – 29-32.
106. Волох А.М. Динамика ареала кабана (*Sus scrofa*) в Украине // Вестн. охотоведения. – Москва. – 2010. – Т. 7. – № 1. – 54-67.
107. Волох А.М. Сигнальные деревья как составная часть информационных полей дикого кабана в Украине // Биол. сигнальное поле млекопитающих. – Москва: Тов-во науч. изданий КМК. – 2013. – 76-84.
108. Волянский Б. Материалы к изучению фауны наземных позвоночных Одещины (заметки во время экскурсий в г. Балта и Балтском округе) // Изв. музей. фонда им. А.А. Браунера. – Одесса. – 2008. – Т. 5. – № 1. – 16-20
109. Воронин А.А. Структура популяции кабана по результатам наблюдений и промысла // Охрана природы и совершенствование биогеоценозов: Сб. науч. докл. – Тула. – 1975. – 49-52.
110. Гавриленко М.І. Замітки про лося і перев'язку на Полтавщині // Зб. праць зоол. музею АН УРСР. – Київ. – 1956. – Т. 27. – 160-164.
111. Гавриленко В., Треус М. Чи встелиться степ під копитом сайгачим? // Ліс. і мислив. журн. – 1999. – № 5. – 29.
112. Габраиански П., Койчев К., Тройчев Т. Некои заболявания на сърните в Североизточна България и тяхната профилактика // Вет.-мед. науки. – 1986. – 23. – № 10. – 83-88.
113. Галака Б.А. Распирение ареала лося на Украине // Биология и промысел лося. – Москва:

- Россельхозиздат. – 1964. – Сб. 1. – 35-43.
114. Галака Б.А. О половом и возрастном составе и приросте популяций зайца-русака в степной и лесостепной зонах УССР // Изучение ресурсов назем. позвоночных фауны Украины: Матер. респуб. науч. совещ. – Киев. – 1969. – 32-35.
 115. Галака Б.О. Гібридні вовки у Вінницькій області // Збір. праць зоол. музею. – Київ. – 1969 а. – № 33. – 113-114.
 116. Галака Б.А. Особенности популяций благородного оленя в степной и горнолесных зонах УССР // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. докл. II науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 159-161.
 117. Гасанова С.М. Избирательность питания некоторых видов растительноядных млекопитающих // Тез. докл. VI съезда териол. об-ва Российской АН. – Москва. – 1999. – 56.
 118. Генев А.П., Сиренко В.А. Результаты реакклиматизации степного сурка в отделении Украинского степного природного заповедника «Хомутовская степь» // Возрождение сурка: Тез. докл. междунар. семинара. – Москва. – 1997. – 12-13.
 119. Генев В., Коцаков Л. Динамика численности дива свиня (*Sus scrofa attila*) в Югозападной България // Фауна Югозападной България. – София. – 1986. – Ч. 1. – 44-60.
 120. Географічна енциклопедія України. В 3-х т. / Під ред. О.М. Маринича. – Київ: Україн. рад. енциклопедія, 1989-1991. – I т. – 1-416; II т. – 1-480; III т. – 1-489.
 121. Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. (Парно- и непарнокопытные). – Москва: Высш. школа, 1961. – Т. 1. – 1-776.
 122. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. (Морские коровы и хищные). – Москва: Высш. школа, 1967. – Т. 2. – Ч. 1. – 1-1002.
 123. Герман В. Опять появились козы // Украин. мислив. та рибалка. – 1926. – № 8-9. – 53.
 124. Герцег А.Б. Охота в иллюстрациях. – Братислава: Priroda, 1983. – 1-590.
 125. Гидаятов Ю.Х. Норные биотопы лисицы в Азербайджане // Тр. Ин-та зоол. АН Азербайджанской ССР. – 1965. – 25. – 165-174.
 126. Гизенко А.И. Акклиматизация асканийского марала в Черноморском заповеднике // Акклиматизация животных в СССР: Матер. всесоюз. науч. конф. – Алма-Ата. – 1963. – 76-77.
 127. Гизенко А.И. Акклиматизация степного сурка в Черноморском государственном заповеднике // Акклиматизация животных в СССР: Матер. всесоюз. науч. конф. – Алма-Ата. – 1963. – 78-79.
 128. Гизенко А.И. Особенности размножения ондатры нижнеднепровской популяции // Проблемы ондатроводства: Матер. науч.- произв. совещ. – Москва. – 1965. – 7-11.
 129. Гизенко О.И. До екології та господарського значення ондатри в дельті Дніпра // Екол. та історія хребетн. фауни України. – Київ. – 1966. – 56-67.
 130. Гизенко А.И. Фауна наземных млекопитающих Черноморского заповедника // Тез. докл. науч. конф., посвящ. 40-летию Черномор. гос. зап-ка АН УССР. – Киев. – 1967. – 20-23.
 131. Гизенко А.И. Дикий кролик // Охота и охот. хоз-во. – 1968. – № 4. – 22-23.
 132. Гизенко А.И., Шевченко Л.С. Дикий кролик в Причерноморье Украины // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. докл. II науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 164-166.
 133. Глембоцкий Я.Л. Использование инбридинга в племенной работе с токорунными овцами // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1956. – Т. 61. – Вып. 4. – 23-36.
 134. Говорка Я., Маклакова Л.П., Митух Я. и др. Гельминты диких копытных Восточной Европы. – Москва: Наука, 1988. – 1-208.
 135. Граков Н.Н. Лесная куница. – Москва: Наука, 1981. – 1-108.
 136. Греков В.С., Варишева Т.Н. Новое о норной жизни лисиц // Соврем. пробл. зоологии и экологии: Матер. междунар. науч. конф. – Одесса. – 2005. – 57-59.
 137. Греков В.С., Нехороших З.Н., Боценко Ю.А., Рынгач В.Д., Лобков В.А., Варишева Т.Н., Маликова Т.А. Красная лисица в экосистемах Северо-Западного Причерноморья // Соврем. пробл. зоологии и экологии: Матер. междунар. науч. конф. – Одесса. – 2005. – 59-62.
 138. Гречушкин В.С., Харченко В.И., Молодан Г.Н., Мглинец С.М. Современное состояние популяций копытных Донецкой области // Копытные фауны СССР: Тез. докл. I всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1975. – 78-79.
 139. Григорьев Г. По вопросу за методологията при определяне на стопанского значение на лисицата (*Vulpes vulpes* L.) у нас // Горскостоп. наука. – 1979. – 16. – № 5. – 95-105.
 140. Гринченко А.Б., Дулицкий А.И. Распространение и экология ондатры в северном Крыму // Вестн. зоол. – 1984. – № 3. – 69-71.
 141. Гришюк Л.П. Эпизоотология бешенства в Украинской ССР // Ветеринария. – 1977. – № 5. – 53-56.
 142. Гроссет Г.Е. Колебания границ между лесом и степью в голоцене в свете учения о смешении зон // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1961. – Т. 66. – Вып. 2. – 65-84.
 143. Груздев В.В. Экология зайца-русака. – Москва: Изд-во МОИП, 1974. – 1-164.
 144. Грубник В.В., Авдеев А.С. Реакклиматизация степного сурка в Харьковской области // Возрождение сурка: Тез. докл. междунар. семинара. – Москва. – 1997. – 9-10.
 145. Губарев В.А. Стационарное распределение зайца-русака на территории Латвийской ССР // I-II конф. зоопарков, 1961-1962. – Рига: Рижский зоол. сад. – 1964. – 139-141.
 146. Губкин А.А. Некоторые рекомендации по рациональному ведению охотничьего хозяйства Днепропетровщины // Вопросы степ. лесоведения и науч. основы лесной рекультивации земель. – Днепропетровск. – 1985. – 137-141.
 147. Гунчак М.С. Стан популяцій диких копитних тварин у Карпатах // Великі ссавці Карпат: Матер. міжнар. екол. конф. – Івано-Франківськ. – 2000. – 7-11.
 148. Гунчак М.С., Мельничук Г.О., Луцк М.М. Сучасний стан мисливських видів тварин-інтродуцентів в Івано-Франківській області // Лісництво і агролісомеліорація. – Харків. – 2009. – Вип. 15. – 281-285.
 149. Гурский И.Г., Назаренко Л.Ф. К изменению границ ареалов и численности промысловых зверей в Северо-Западном Причерноморье за последние 20-лет // Тез. докл. IV всесоюз. межвуз. зоогеогр. конф. – Одесса. – 1966. – 69-70.
 150. Гурский И.Г., Назаренко Л.Ф. Особенности распространения и экологии хищных зверей семейства псовых в Северо-Западном Причерноморье и их влияние на поголовье ценных животных // Охрана и рац. исполъз. дикой живой природы: Матер. всесоюз. науч. конф. – Алма-Ата. – 1966 а. – 106-108.
 151. Гурский И.Г. Волк юга Европейской части СССР (опыт эколого-морфологического изучения популяции): Автореф. дис. канд. биол. наук. – Одесса, 1969. – 1-27.
 152. Гурский И.Г. Кабан, косуля, лось и благородный олень в Северо-Западном Причерноморье // Копытные фауны СССР: Тез. докл. I всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1975. – 80.
 153. Гурский И.Г. Волк в Северо-Западном Причерноморье (участок, обитания, структура популяции, размножение) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 3. – 29-38.
 154. Гурский И.Г. Лисица в Северо-Западном Причерноморье // Экол. основы охраны и рац. исполъз. хищ. млекопитающих: Матер. всесоюз. совещ. – Москва. – 1979. – 181-182.
 155. Гурский И.Г. Новые данные о численности волка и её регуляции в Украине // Экология, поведение и управление популяциями волка: Сб. науч. тр. – Москва. – 1989. – 55-57.
 156. Данилкин А.А. Олени. (Млекопитающие России и сопредельных стран). – Москва: ГЕОС, 1999. – 1-552.
 157. Данилкин А.А. Свиные. (Млекопитающие России и сопредельных стран). – Москва: ГЕОС, 2002. – 1-309.
 158. Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. – Москва: Наука, 2005. – 1-340.
 159. Данько В.М. З історії розвитку лісового господарства в центральному Донбасі // Наук. праці НДІ лісового господарства та меліорації. – Київ. – 1960. – 92-99.
 160. Двойнос Г.М. Изучение гельминтов диких жвачных Украины // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. докл. II науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 180-182.

161. Динесман Л.Г. Изменение численности копытных в степях европейской части СССР в голоцене // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т. 87. – Вып. 2. – 3-14.
162. Динник Н.Я. Звери Кавказа (Китообразные и копытные) // Зап. Кавказского отд. Имп. Рос-сийск. географ. об-ва. – Тифлис. – 1910. – Кн. 27. – Вып. 1. – 1-248.
163. Докучаев В.В. Наши степи прежде и теперь. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1951. – Т. 6. – 16-102.
164. Домнич В.И., Вовченко В.Е., Скибин М.Ю., Домнич И.Ф. Особенности этологии асканийско-го оленя в степных ценозах Приазовья в летний период // Вопросы биоиндикации и экологи-и: Межведом. науч. сб. – Запорожье. – 1997. – 120-125.
165. Домнич В.И., Лебедева Н.И. Типы и особенности строения нор обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) Нижнего Приднепровья // Вісн. Запорізь. нац. ун-ту. Фіз.-матем. та біол. нау-ки. – Запоріжжя. – 2000. – № 14. – 124-128.
166. Домніч В.І. Формування статеві структури поголів'я лані (*Cervus dama*) під впливом факто-рів навколишнього середовища в степовій Україні // Вісн. Запорізь. нац. ун-ту. Фіз.-матем. та біол. науки. – Запоріжжя. – 2007. – № 1. – 64-73.
167. Домніч В.І. Вплив екологічних умов на чисельність асканійського шляхетного оленя (*Cervus elaphus*) на півдні України (аналіз за 79-річний період) // Питання біоіндикації та екології. – 2007 а. – Вып. 12. – № 2. – 125-137.
168. Домнич В.И., Нестеров М.М. Особенности протекания гона у оленых в популяциях с высо-кой плотностью на территории юга Украины // Териофауна России и сопредельных терри-торий: Матер. VIII съезда териол. об-ва. – Москва. – 2007. – 134.
169. Домнич В.И., Смирнова И.А. Взаимосвязь антропогенных преобразований окружающей среды и питания волка в степных биоценозах Украины // Териофауна России и сопредель-ных территорий: Матер. VIII съезда териол. об-ва. – Москва. – 2007. – 135.
170. Домніч В.І. Роль ратичних (*Cervidae*, *Bovidae*) та хижих (*Canidae*) у біогеоценозах окремих районів Палеарктики: Автореф. дис. докт. біол. наук: – Дніпропетровськ, 2008. – 1-48.
171. Домніч В.І., Делеган І.В., Вязовська А.Г., Домніч А.В., Вовченко В.Ю. Динаміка зміни чисельності лисиці та зайця в системі «хижак–жертва» // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Серія біол. – 2011. – Вып.30. – 64-81.
172. Домніч В.І., Ружіленко Н.С., Смірнова І.О., Домніч А.В. Особливості екології шакала зви-чайного (*Canis aureus* L.) на острові Бірючий // Вісн. Запорізь. нац. ун-ту. Фіз.-матем. та біол. науки. – Запоріжжя. – 2009. – № 1. – 40-47.
173. Драгоев П. Проучвания върху биологията на сърната (*Capreolus capreolus capreolus* L.) // Горскостоп. наука. – 1965. – 2. – № 6. – 501-513.
174. Дроздовский И.И. Истребление диких коз и уменьшение дичи в Мохначанском лесничестве // Охота и рыболовство. – 1923. – № 2. – 12-15.
175. Дубына Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Плавни Причерноморья. – Киев: Наук. думка, 1989. – 1-272.
176. Дулицкий А.И., Кормилицин А.А. Муфлон европейский (*Ovis musimon* Pall.) в Крыму // Вестн. зоол. – 1970. – № 4. – 25-29.
177. Дулицкий А.И. Некоторые аспекты структуры популяции европейского муфлона в Крыму // Вестн. зоол. – 1992. – № 3. – 50-56.
178. Дулицкий А.И. Биоразнообразие Крыма: Млекопитающие (история, состояние, охрана, пер-спективы). – Симферополь: Сонат, 2001. – 1-208.
179. Думенко В.П. Пространственная структура и топические связи популяции лисицы в репро-дуктивный период на территории биосферного заповедника «Аскания-Нова» // Структура и функц. роль живот. населения в природ. и трансформ. экосистемах: Тез. докл. I междунар. науч. конф. – Днепропетровск. – 2001. – 137-139.
180. Думенко В.П. Волк *Canis lupus* L. в регионе биосферного заповедника «Аскания-Нова» // Вісн. Луган. пед. ун-ту. Біол. науки. – Луганськ. – 2002. – № 1 (45). – 171-172.
181. Дунаева Т.Н. Распространение инфекционных болезней в популяциях зайцев // Новое в изучении диких и домашних растений и животных: Докл. МОИП. Зоология и ботаника. 1977. – 1980. – 5-8.
182. Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. – Смоленск: Московский рабо-чий, 1975. – 1-480.
183. Евстафьев И.Л., Товпи́нец Н.Н. Природно-очаговые инфекции // Природа Сивашского ре-гиона и влияние на неё человека: состояние изученности, библиография. – Киев: Wetlands International. – 2005. – 45-46.
184. Євтушевський М.Н. Плямистий олень в Україні та за її межами. – Київ: ЕКО-інформ, 2009. – 1-192.
185. Євтушевський М.Н. Мисливські тварини України на волі та в вольєрах. – Черкаси: Верти-каль, 2012. – 1-375.
186. Ениколов С. Впечатления поездки за Каспий // Укр. мисливець та рибалка. – 1927. – № 8-9. – 19-22.
187. Жила С.М. Вовк (*Canis lupus* L., 1758) в Поліському природному заповіднику і його околицях: моніторинг, просторова структура, менеджмент. – Селезівка: Тріада, 2009. – 1-190.
188. Жмуд М.С. Ресурси мисливських ссавців та шляхи їх раціонального використання // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та його управління. – Київ: Наук. думка. – 1999. – 247-252.
189. Загороднюк І.В. Аловоди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісн. Луган. держ. пед. ун-ту. – Луганськ. – 2001. – № 12. – 206-222.
190. Загороднюк І., Кондратенко О., Домашнінець В., Байдак О., Шапошніков Л., Дьяков Ю. Хохуля (*Desmana moschata*) в басейні Сіверського Дінця. – Київ: Вид-во Мін-ва екології та природ. ресурсів України, 2002. – 1-64.
191. Загороднюк І., Коробченко М. Раритетна теріофауна східної України: її склад і поширення рідкісних видів // Раритетна теріофауна та її охорона: Праці териол. школи. – Луганськ. – 2008. – Вып. 9. – 107-156.
192. Закон України «Про природно-заповідний фонд» // Відомості Верховної Ради. – 1992 (Ред. 2010 р.). – № 34. – Ст. 502.
193. Закон України «Про мисливське господарство та полювання» // Відомості Верховної Ради. – 2000. – № 18. – Ст. 132.
194. Зверозомб-Зубовский Е.В. К познанию фауны млекопитающих Донской области. (Матер. по естественно-историческому изучению Края). – Ростов на Дону: Типография штаба С.К.В.О., 1923. – 1-30.
195. Игнатенко А.И., Волох А.М. Трофические связи ворона в Приднепровской Лесостепи // Бранта: Сб. науч. тр. Азово-Черномор. орнитол. станции. – Мелитополь-Симферополь. – 2001. – Вып. 4. – С. 71-78.
196. Издебский В.М. Состояние популяции лосей на нижнем Днепре // Копытные фауны СССР: Тез. докл. I всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1975. – 96.
197. Издебский В.М. Волки в Северном Причерноморье // Матер. всесоюз. совещ. по экол. осно-вам охр. и рац. использ. хищн. млекопитающих. – Москва. – 1979. – 107.
198. Издебский В.М. Полезный мизо- и энтомофаг Северного Причерноморья // Матер. всесоюз. совещ. по экол. основам охр. и рац. использ. хищн. млекопитающих. – Москва. – 1979. – 186-187.
199. Издебский В.М., Тарасов Н.А. Кабаны в Таврических степях Северного Причерноморья // Тез. докл. III съезда всесоюз. териол. об-ва СССР. – Москва. – 1982. – Т. 2. – 221-222.
200. Исаев А.П. Обыкновенный серый волк // Охотник и рыболов Украины. – Киев. 1986. – 138-142.
201. Ишунин Н.И. Вольное разведение оленей на о. Бирючем (Азовское море) // Науч. тр. Укр-НИИ «Аскания-Нова». – 1960. – Т. 8. – 132-154.
202. Казаков Б., Даликов Р. Кабан в Ростовской области // Охота и охот. хоз-во, 1983. – № 11. – 22-23.

203. Карнаухова Е.С. Изменения в географии основных отраслей сельского хозяйства в СССР за тридцать лет // Вопросы географии. – 1947. – Вып. 6. – 101-132.
204. Карпенко А. Биозкологическое обоснование системы мероприятий защиты леса от вредного влияния косули в лесах Левобережной Украины: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Харьков, 1966. – 1-21.
205. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен-современность: / Зоол. ин-т АН СССР. Под ред. И.М. Громова, Г.И. Барановой. – Ленинград: Наука, 1981. – 1-456.
206. К вопросу о современном положении первого госзаповедника имени Х.Г. Раковского (б. Аскания-Нова) // Природа и охота на Украине. – 1924. – № 1-2. – 203-258.
207. Кириков С.В. Человек и природа степной зоны. – Москва: Наука, 1983. – 1-127.
208. Кириллов Ю.Н. Распространение речного бобра в Украинской ССР // Тр. ВНИО. – Москва. – 1953. – Вып. 13. – 53-61.
209. Кириллов Ю.Н. Обогащение охотничье-промысловой фауны // Охота на Украине. – Киев. – 1957. – 61-69.
210. Кирилук В.Е. Об эпизоотии дзерена (*Procapra gutturosa*) в северо-восточной Монголии // Тез. докл. VI съезда териол. об-ва Российской АН. – Москва. – 1999. – 118.
211. Кирк А. Факторы, влияющие на численность зайца-русака в Эстонии // Лесовед. исслед. – Таллин. – 1983. – 18. – 6-19.
212. Кистяковский А.Б. Хищники и охотничье хозяйство // Вестн. зоол. – 1971. – № 3. – 3-10.
213. Козло П.Г. Дикий кабан. – Минск: Ураджай, 1975. – 1-224.
214. Козло П.Г. Эколого-морфологический анализ популяции лося. – Минск: Наука и техника, 1983. – 1-215.
215. Колесников А.Д. Об охотничьей фауне Присамарья // Первая науч. конф по развитию охот. хоз-ва Украинской ССР: Тез. докл. – Киев. – Ч. 1. – 1968. – 101-103.
216. Колесников М.А., Кондратенко А.В. Современное состояние популяций редких видов хищных млекопитающих семейства *Mustelidae* на юго-востоке Украины // Териофауна сходу України: Праці териологічної школи. – Луганськ. – 2006. – Вып. 7. – 55-62.
217. Колесов Л.В. Нутрия как объект охотничье-промысловой фауны Украины // Первая науч. конф. по развитию охот. хоз-ва Украинской ССР: Тез. докл. – Киев. – 1968. – Ч. 1. – 103-105.
218. Коломійчук В.П. Флористична та ценотична різноманітність островів північно-західного узбережжя Азовського моря та Сиваша: Автореф. дис. канд. біол. наук. – Київ, 2002. – 1-20.
219. Колосов А.М., Бакеев Н.Н. Биология зайца-русака. – Москва: Изд-во МОИП, 1947. – 1-104.
220. Колосов А.М. Аклиматизация промысловых животных в зоне лесонасаждений юго-востока СССР // Тез. докл. II экол. конф. по массовым размножениям животных и их прогнозам. – Киев. – 1950. – 30-31.
221. Колосов А.М. Охрана и обогащение фауны СССР. – Москва: Лес. пром-ть, 1975. – 1-279.
222. Колосов А.М., Лавров Н.П., Наумов С.П. Биология промыслово-охотничьих зверей СССР. – Москва: Высш. школа, 1979. – 1-416.
223. Компанцев Н.Ф. Эпидемиология и профилактика туляремии на Украине (1960-1964) // Матер. II науч.-практ. конф. ветеринар. и медицинских специалистов УССР по зоонозным инфекциям. – Киев. – 1966. – 190-197.
224. Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979). – Київ: Мін-во охорони навколиш. природ. середовища та ядерної безпеки України, 1998. – 1-76.
225. Кондратенко А.В., Боровик Е.Н. Териологические исследования в заповеднике «Стрельцовская степь» // Териофауна сходу України: Праці териол. школи. – 2006. – Вып. 7. – 18-23.
226. Кондратенко А.В. Териологические исследования в заповеднике «Провальская степь» // Териофауна сходу України: Праці териол. школи. – 2006. – Вып. 7. – 24-28.
227. Кормилицин А.А. К экологии оленя благородного крымского (*Cervus elaphus brauneri* Charlemagne, 1920) // Вестн. зоол. – 1970. – № 5. – 15-19.
228. Кормилицин А.А., Дулицкий А.И. К реакклиматизации свиньи дикой (*Sus scrofa* L.) в Крыму // Вестн. зоол. – 1972. – № 1. – 38-44.
229. Корнеев А.П. Наиболее южная колония бобров (*Castor fiber* L.) в СССР // Праці зоомузею Київ. держ. ун-ту. – 1950. – Т. 2. – 155-157.
230. Корнеев О.П. Вовк та його знищення. – Київ: Держсільгоспвидав УРСР, 1950 а. – 1-104.
231. Корнеев А.П. Енотовидная собака на Украине (результаты работ по акклиматизации) // Тр. зоомузея Киев. гос. ун-та. – Киев. – 1954. – № 4. – 13-72.
232. Корнеев О.П. Заєць-русак на Україні. – Київ: Вид-во Київ. держ. ун-ту, 1960. – 1-108.
233. Корнеев О.П. Видра на Україні, її екологія та шляхи раціонального використання // Тр. зоомузея Киев. гос. ун-та. – Киев. – 1959. – № 6. – 9-58.
234. Корнеев О.П. Мисливство – галузь народного господарства. – Київ: Урожай, 1964. – 1-148.
235. Корнеев О.П. Борсук. – Київ: Урожай, 1967. – 1-80.
236. Коробченко М. Екологія природно-вогнищевих інфекцій на Луганщині // Териофауна сходу України: Праці териол. школи. – 2006. – Вып. 7. – 276-290.
237. Короткевич О.Л. Нові знахідки викопної пліоценової козулі роду *Procapreolus* на півдні СРСР // Допов. АН УРСР. – Київ. – 1963. – Т. 3. – 382-386.
238. Корсаков Г.К. Размножение ондатры в лесостепи Западной Сибири // Тр. ВНИИЖП. – 1959. – Вып. 18. – 64-87.
239. Корсакова И.Б. Половая структура популяций ондатры // Тр. Киров. сельхоз. ин-та. – 1977. – Вып. 54. – 43-56.
240. Корчмарь Н.Д. Некоторые данные о распространении и хозяйственном значении барсука в Молдавии // Вопр. экол. и практ. значения птиц и млекопитающих в Молдавии. – Кишинёв. – 1962. – 56-63.
241. Корчмарь Н.Д. О каменной кунице в Молдавии // Вопр. экол. и практ. значения птиц и млекопитающих в Молдавии. – Кишинёв. – 1962 а. – 64-69.
242. Костюченко Р.А. До біології зайця // Україн. мислив. та рибалка. – 1930. – № 2-3. – 18-20.
243. Костюченко Р.А. Появление енотовидной собаки на берегу Азовского моря // Природа. – 1950. – № 9. – 69-70.
244. Кошкина Т.В. Динамика ареалов животных в условиях трансформации ландшафта // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных: Тез. всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1987. – Ч. 1. – 10-18.
245. Кравченко Р.С. Эколого-морфологические особенности европейской лани *Cervus (Dama) dama* L. в зоопарке «Аскания-Нова» // Вестн. зоол. – 1971. – № 2. – 38-42.
246. Крайнев Е.Д. Некоторые итоги учёта численности и добываемой дичи на Украине. // Первая науч. конф. по развитию охот. хоз-ва Украинской ССР: Тез. докл. – Киев. – 1968. – Ч. 1. – 123-127.
247. Крайнев Е.Д. Охотничьи животные Украины, пути их охраны и рационального использования: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Киев, 1971. – 1-42.
248. Красильников М. Гибель скота от хищных зверей // Бюлл. ЦСУ СССР. – Москва. – 15.12.1926 г. – № 116.
249. Крыжановский В.И., Болденков С.В., Губкин А.А., Гулай В.И., Гунчак Н.С., Мурский Г.М., Панов Г.М., Рудышин М.П., Татаринов К.А. Биологические основы и первоочередные задачи охотничьего хозяйства УССР // Изученность териофауны Украины, её рац. использование и охрана. – Киев. – 1988. – 3-19.
250. Кубанцев Б.С., Белицкая О.Н., Васильев И.Е. Значение искусственных лесополос в степях юго-запада РСФСР для формирования фауны наземных позвоночных // Пробл. региональ. экол. животных в цикле зоол. дисциплин педвуза: Тез. докл. III всесоюз. конф. зоологов педвузов. – Витебск. – 1984. – Ч. 1. – 94.
251. Кудактин А.Н. Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 3. – 19-28.
252. Кудактин А.Н. Шакал на северном Кавказе // Матер. всесоюз. совещ по экол. основам охр. и рац. использования хищных млекопитающих. – Москва. – 1979. – 147-149.

253. Кузнецов Б.А. Дикий кролик на Украине // Пушное дело. – Москва. – 1930. – № 4-5. – 86-95.
254. Кузнецов Б.А. Фауна млекопитающих Молдавии // Извест. Молдав. фил. АН СССР. – Кишинёв. – 1952. – № 4-5 (7-8). – 111-150.
255. Кузнецова М.В., Волох А.М., Домнич В.И., Тышкевич В.Е., Данилкин А.А. Молекулярно-генетическая изменчивость благородного оленя (*Cervus elaphus*, *Cervidae*) Восточной Европы // Вестн. зоол. – 2007. – № 41 (6). – 505-509.
256. Кулеша В.П., Черныш А.И. Динамика популяции кабана в Житомирской области за последние 10 лет // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР. Матер. II науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 208-209.
257. Куренная М.И., Булахов В.И., Мясоедова О.М., Барабаш И.П. Состояние запасов ондатры на Днепропетровщине использования // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. II науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 209-211.
258. Куренная М.И. Особенности размножения ондатры в водоёмах юго-востока Украины // Биогеоценол. особен-ти лесов Присамарья и их охрана: Сб. науч. тр. комплексной экспедиции ДГУ. – Днепропетровск. – 1981. – 178- 181.
259. Курносоев К.М., Петрищев Б.И. Эмбриогенез кабана (*Sus scrofa*). Состояние внешних морфологических признаков у эмбрионов кабана разных стадий развития // Зоол. журнал. – Москва. – 1977. – Т. 54. – Вып. 3. – 412-419.
260. Кушниренко В.В., Матвеев М.Е. Кабан в Сумской области // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР. Матер. II-й науч.- произв. конф. – Киев. – 1973. – 211-213.
261. Лаанету Н.П. Динамика половой и возрастной структуры популяции ондатры в Эстонии // Грызуны: Тез. докл. 7 всесоюз. совещ. – Свердловск. – 1988. – Т. 2. – 92-93.
262. Лавов М.А. Динамика и регулирование численности кабана в Березинском заповеднике // Заповедники Белоруссии. – Минск. – 1981. – Вып. 5. – 93-98.
263. Лавов М.А. Динамика численности лоса в Березинском заповеднике // Заповедники Белоруссии. – Минск. – 1982. – Вып. 6. – 113-118.
264. Лавренко Е.М. Евразийская степная область // Геоботаническое районирование СССР: Тр. Комиссии по естеств.- истор. районированию СССР. – Москва: Изд-во АН СССР. – 1947. – Вып. 2. – 1-150.
265. Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. – Воронеж: Изд-во Воронежского гос. ун-та, 1981. – 1-272.
266. Лавров Л.П. Акклиматизация ондатры в СССР. – Москва: Центросоюз, 1957. – 1-531.
267. Ланге П.В. Охота на Украине // Украин. мислив. та рибалка. – 1925. – № 6. – 5-8; – № 7. – 8-12; – № 8. – 6-8.
268. Лебедева Н.И., Домнич В.И. Биотопическое распределение лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*) Нижнего Приднепровья // Вісн. Запорізького держ. ун-ту. – 1998. – № 2. – 187-194.
269. Лебедева Н.И. Лисица звичайна (*Vulpes vulpes* L., 1758) в умовах Нижнього Подніпров'я (морфологія, екологія, практичне значення): Автореф. дис. канд. біол. наук: – Київ, 2003. – 1-20.
270. Лиманский С., Кондратенко А. Современное состояние териофауны в заповеднике «Меловая флора» // Териофауна сходу України: Праці териол. школи. – 2006. – Вып. 7. – 29-32.
271. Лисецкий А.С. Некоторые новые данные о распространении птиц и млекопитающих на Украине // Тр. НИИ биологии и биол. ф-та ХГУ им. А.М. Горького. – Харьков. – 1959. – Т. 28. – 157-159.
272. Литвиненко П. Деякі дані про поширення бабаків (*Marmota bobak* Schreber) у степах Старобільської округи // Матер. охорони природи на Україні. – Харків. – 1928. – Т. 1. – 28.
273. Литвинов В.П., Литвинов В.Ф., Тиханский А.Д. Питание волка в Березинском и Припятском заповедниках // Заповедники Белоруссии. – Минск: Ураджай, 1981. – Вып. 5. – 99-102.
274. Литус И.Е. Акклиматизация диких животных. – Киев: Урожай, 1986. – 1-186.
275. Лихацкий Ю.П., Коломийцев С.Г. Натурализация европейского муфлона на юге Ростовской области // Вестн. охотоведения. – Москва. – 2008. – Т. 5. – № 8. – 104-105.
276. Лобанов Н. Европейский муфлон // Охота и охот. хоз-во. – 1988. – № 12. – 10-11.
277. Лобков В.А., Роженко Н.В. Находки лесной куницы (*Martes martes* L.) в степной зоне на юго-западе Украины // Исследование многообразия живот. мира: Тр. зоомузея Одесского гос. ун-та. – Одесса. – 1998. – Т. 3. – 188-189.
278. Лобков В.А., Лобков Д.А. Перспективы использования дикого кролика в современном охотничьем хозяйстве // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Матер. II междунар. науч.-практ. конф. – Москва. – 2007. – 141-144.
279. Лобков В.А. Трансформация наземной фауны Северо-Западного Причерноморья в связи с изменениями климата // Пробл. вивчення й охорони тварин. світу в природ. і антропоген. екосистемах: Матер. міжнар. наук. конф. – Чернівці. – 2010. – 104-107.
280. Лобков В.А. Природа Юго-Восточной Европы в XXI столетии: размышления о будущем // Ресурсы позвоноч. Юго-Восточной Европы. Сохранение и использование в условиях соврем. трансформ. природ. среды и общественных отношений: Изв. музейного фонда им. А.А. Браунера. – 2010. – Т. 7. – № 3-4. – 13-15.
281. Логинова А.Н. Ондатроводство на Украине // Первая науч. конф. по развитию охот. хоз-ва Украинской ССР: Тез. докл. – Киев. – 1968. – Ч. 1. – 140 - 145.
282. Лопатин В.Н. Математический анализ роли хищника в регуляции численности популяции растительноядных млекопитающих // Тез. докл. VI съезда териол. об-ва Российской АН. – Москва. – 1999. – 144.
283. Лошкарёв Г.А. Охотничья фауна предгорий Северного Кавказа: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Киев, 1971. – 1-24.
284. Львов И.А. К экологии зайца-русака в преобразованных ландшафтах Украины // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – № 6. – 30-36.
285. Львов И.А. Перспективы повышения продуктивности популяций полевой дичи в лесостепной и степной зонах Европейской части СССР // Охотоведение. – Москва. – 1974. – 130-140.
286. Львов И.А. Особенности экологии и поведения зайца-русака в районах интенсивного земледелия // Охотоведение. – Москва. – 1975. – 234-244.
287. Лэк Д. Численность животных и её регуляция в природе. – Москва: Изд-во иностр. лит-ры, 1957. – 1-403.
288. Майнхардт Х. Моя жизнь среди кабанов. – Москва: Лес. пром-ть, 1983. – 1-128.
289. Максимов А.А., Харитонова Н.Н., Каденацци А.Н., Абашкин С.А. Эпизоотии ондатры в СССР. – Новосибирск: Наука, 1975. – 1-208.
290. Малафеев Ю.М. Предварительные сведения о динамике плодовитости ондатры в низовьях Оби // Грызуны: Матер. VII всесоюз. науч. совещ. – Свердловск. – 1988. – Т. 2. – 34-35.
291. Марвин М.Я. Млекопитающие Карелии. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. – 1-239.
292. Марин С.Н. Экологические условия существования бобра на Украине и его разведение: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Киев, 1954. – 1-24.
293. Маркевич О.П. Вивчаймо практику заказників // Україн. мислив. та рибалка. – 1929. – № 6. – 30-33. – № 11-12. – 33-39.
294. Марков Г., Петров П. Экология и стопанско значение на дивия заек в България // Природа. – 1965. – 14. – № 3. – 22-28.
295. Марочкина В.В., Тимошенко В.А. Материалы по численности и распространению грызунов юго-востока Украины // Динамика численности грызунов в некоторых районах Украины: Препринт Ин-та зоологии АН УССР. – 1990. – 10-16.
296. Масловский А.Д. Спостереження над мисливськими звірами в окружному заказнику “Хомутки” 1927-28 рр. // Україн. мислив. та рибалка. – 1929. – № 10-11. – 27-30.
297. Мекленбурцев С. На Тульчищині // Україн. мислив. та рибалка. – 1928. – № 11-12. – 101.
298. Мельниченко Б., Пилипенко Д., Ширяев С. Чисельність та розподіл крота звичайного у Великоанадольському лісовому масиві // Вісн. Львівського. нац. ун-ту. Сер. біол. – Львів. – 2002. – № 30. – 70-75.
299. Мельниченко Б.Г., Пилипенко Д.И., Ширяев С.В. Результаты акклиматизации пятнистого

- олени (*Cervus nippon*) в Великоанадольском лесу // Вісн. Луганського пед. ун-ту. Біол. науки. – Луганськ. – 2002 а. – № 1 (45). – 226-229.
300. Мигулін О.О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). – Харків: Вид-во АН УРСР, 1938. – 1-426.
301. Мигулін О.О. Матеріали до динаміки чисельності зайця-русака на території УРСР // Екологія та історія хребетних фауни України. – Київ. – 1966. – 47-67.
302. Милютин Н.Г. Матеріали к екології байбака // Зоол. журн. – 1941. – Т. 20. – № 4-5. – 457-460.
303. Мильченко Ф. Серые гости в Крыму // Охотник. – Москва. – 1928. – № 2. – 15.
304. Москаленко Ю.А. Использование территории дикими кабаном (*Sus scrofa* L.) в регионе лесостепных участков Черноморского биосферного заповедника // Тез. докл. 6 съезда Российского териол. об-ва. – Москва. – 1999. – 168-169.
305. Москвитин С.А. О ресурсах европейской косули на территории Белгородской области // Вестн. охотовед. – Москва. – 2005. – Т. 2. – № 3. – 266-271.
306. Москвитин С.А., Марченко В.Н. Состояние ресурсов байбака европейского (*Marmota bobac*) на территории Белгородской области // Вестн. охотоведения. – Москва. – 2006. – Т. 3. – № 3. – 327-332.
307. Мунтяну А.И., Лозан М.Н., Феногенов А.В. Состояние популяции косули в Молдавии // Копытные фауны СССР: Тез. докл. 2 всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1980. – 183-184.
308. Мясоедова О.М., Булахов В.Л. Проникновение лесных видов наземных позвоночных в различные биогеоценозы степной зоны Приднепровья // Охрана природных условий и мелиорация Среднего Приднепровья. – Днепропетровск. – 1975. – 45-50.
309. Мясоедова О.М., Губкин А.А., Булахов В.Л. О структуре поселений ондатры в условиях малых рек степной зоны Украины // Грызуны: Тез. докл. VII всесоюз. совещ. – Свердловск. – 1988. – Т. 2. – 37-38.
310. Наконечный И.В. Эколого-функциональная роль зайца-русака (*Lepus europaeus*) в паразитоценозах Північного Причорномор'я // Наук. доп. НАУ. – Київ. – 2008. – № 1 (9). – 1-13.
311. Насимович А.А. Некоторые общие вопросы и итоги акклиматизации наземных позвоночных // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40. – Вып. 7. – 957-969.
312. Наумов Н.П. Экология животных. 2-е изд. – Москва: Учпедгиз, 1963. – 1-618.
313. Наумов Н.М., Самойлов А.П. Охрана и рациональное использование запасов степного сурка в Луганской области // Возрождение сурка: Тез. докл. междунар. семинара. – Москва. – 1997. – 25-26.
314. Ненько Л. Охота на дикого кабана // Запорож. правда. – 8 января 1955 г.
315. Нестеренко Л.П., Леженцев Б.Н., Клименко В.П. О групповом заражении туляремией людей // Зоонозные инфекции: Тез. докл. VI респуб. науч.-практ. конф. – Киев. – 1985. – 101-102.
316. Никольский А.А., Лихацкий Ю.П. Влияние волка на конкурентные взаимоотношения между копытными Воронежского заповедника // Докл. Российской АН. Общая биология. – Москва. – 2002. – Т. 387. – № 1. – 128-202.
317. Никольский С., Позов С. Клещевой токсоикоз косуль // Охота и охот. хоз-во. – 1973. – № 10-19.
318. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных: Изд. 2-е. – Москва: Советская наука, 1953. – 1-502.
319. Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. Матеріали по екології зайця-русака в лесостепных дубравах // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. – 1964. – № 9. – 26-34.
320. Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. Об экологии косули в лесостепных дубравах // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44. – № 3. – 442-445.
321. Нумеров К.Д., Ким Т.А. Предварительные данные о результатах акклиматизации зайца-русака в Красноярском крае // Пробл. высш. нерв. деятельности чел. и животных: Экология животных Красноярского края. – Красноярск. – 1965. – 325-334.
322. Обзор действий департамента сельского хозяйства в течение 5 лет: с 1844 по 1849 гг. – СПб, 1850. – 1-328.
323. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР, 1931. – Т. 2. Хищные. – 1-776.
324. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР, 1947. – Т. 5. Грызуны. – 1-809.
325. Огульчанский А.Я. Каменная куница в Запорожской области // Природа. – 1954. – № 4. – 117-118.
326. Одум Ю. Основы экологии. – Москва: Мир, 1975. – 1-740.
327. Олейник Ю.Н., Рожченко Н.В. Очерк териофауны устьевой части р. Днестр // Известия музейного фонда им. А.А. Браунера. – Одесса. – 2011. – Т. 8. – № 4. – 1-28.
328. Ондатра (морфология, систематика, экология). Ред. В.Е. Соколов, Н.П. Лавров. – Москва: Наука, 1993. – 1-542.
329. Павленко Т.А. Образование культурного ландшафта и его влияние на формирование фауны позвоночных животных в пустынной зоне Средней Азии // Биол. науки: Науч. докл. высш. шк. – Москва. – 1968. – № 4. – 19-21.
330. Павленова О.Ю. Акліматизаційний процес лані європейської в заповіднику «Сланецький степ» // Наук. зап. нац. ун-та «Київ-Могилянська академія». – 2002. – Т. 20. – Спец. вип. – Ч. 2. – 464-466.
331. Павлов А.И. Хроника охотничьего хозяйства // Охота и рыболовство. – 1923. – № 5-6. – 72-75.
332. Павлов М.П. Массовые заболевания лисиц Крыма // Тр. ВНИИОП. – 1953. – Вып 8. – 135-146.
333. Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. – Киров: Волго-Вятское книж. изд-во, 1973. – Ч. 1. – 1-536.
334. Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. – Киров: Волго-Вятское книж. изд-во, 1974. – Ч. 2. – 1-460.
335. Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. – Киров: Волго-Вятское книж. изд-во, 1999 – Ч. 3. – 1-666.
336. Падайга В.И. Зависимость продуктивности популяции лося от половой структуры и плотности населения // Тез. докл. 3 междунар. симпоз. по лосю. – Сыктывкар. – 1990. – 100.
337. Панов Г.М. Изменения ареала и численности бобров Украинского Полесья // Вестн. зоол. – 1985. – № 4. – 60-85.
338. Панов Г.М. Размещение и состояние колоний бобров на Украине в конце XIX-начале XX столетий // Вестн. зоол. – 1987. – 1-11. (Рукопись деп. в ВИНТИ 24.12.87, № 9065-B87).
339. Пархоменко В. Охотничьи заказники и заповедники // Охота на Украине. – Киев. – 1957. – 69-82.
340. Пархоменко В. Лоси на Украине // Охотник и рыболов Украины. – Киев. – 1963. – 76-79.
341. Петрищев Б.И., Бородин А.Д. Развитие эмбрионов кабана популяции широколиственных лесов Брянской области // Морфология и генетика кабана. – Москва: Наука, 1985. – 87-104.
342. Петров П. Върху срокове за ловуване на зайци // Горскостоп. наука. – 1966. – 3. – № 4. – 329-338.
343. Перовский М.Д. История расселения лосей в южных районах европейской части России // Охотоведение: Использование и охрана лесных копытных. – Москва. – 1976. – 5-23.
344. Пидопличко И.Г. История фауны степей // Животный мир СССР. – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР. – 1950. – Т. 3. – 492-526.
345. Пидопличко И.Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. – Вип. 1. – 1-176.
346. Пидопличко И.Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. – Київ: Вид - во АН УРСР, 1956. – Вип. 2. – 1-234.
347. Пірко В.О. Заселення і господарське освоєння степової України в XVI- XVIII ст. – Донецьк: Східний видав. дім, 2004. – 1-210.

348. Писарева М.Е. Вредные и полезные млекопитающие Старо-Бердянской и Алтагирской лесных дач // Науч. зап. Днепропет. гос. ун-та: Сб. работ биол. ф-та. – Киев. – 1953. – Т. 38. – 101-110.
349. Писарева М.Е. Позвоночные животные Велико-Анадольского леса // Велико-Анадольский лес: Матер. работ комплекс. экспед. Днепропет. гос. ун-та. – Харьков. – 1955. – 205-213.
350. Писарева М.Е. О млекопитающих искусственных лесов степной зоны УССР // Искусственные. леса степ. зоны юго-востока УССР. – Харьков: Изд-во АН УССР. – 1960. – 122-130.
351. Плахина Д.А., Звычайная Е.Ю., Данилкин А.А., Домнич А.В., Холодова М.В., Волох А.М. О сибирской косуле (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) на Украине: анализ митохондриальной и ядерной ДНК // Генетика. – 2014. – Москва (в печати).
352. Плигинский В. Фауна западной части Центрально-Чернозёмной области. – Курск: Курск. об-во краеведения и госмузея, 1929. – 1-25.
353. Плохоцкий Б. Вести из Умани // Украин. мислив. та рибалка. – 1927. – № 10. – 19-20.
354. Побединский Г.Д. Начальная реакция популяций копытных на снижение численности волка // Экол., морфол., использ. и охрана диких копытных: Тез. докл. всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1989. – Ч. 1. – 71.
355. Побединский Г.Д. Структура популяции лося в лесостепи Черноземья // Тез. докл. 3 междунар. симпоз. по лосю. – Сыктывкар. – 1990. – 115.
356. Подольский А. Об увеличении и уменьшении числа зайцев на Украине // Укр. мислив. та рибалка. – 1928. – № 4. – 15-17.
357. Полицук Е.М., Сидоров Г.Н. Пространственная дифференциация популяций лисицы и корсака на юге Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. 8 съезда териол. об-ва. – Москва. – 2007. – 386.
358. Полищук И.К., Веденьков Е.П. Современное состояние асканийской популяции байбака // Возрождение сурка: Тез. докл. междунар. семинара. – Москва. – 1997. – 28-29.
359. Полищук И.К. Мисливська фауна ссавців біосферного заповідника «Асканія-Нова» та її динаміка // Вісн. Луган. держ. пед. ун-ту. – Луганськ. – 2001. – № 12. – 27-30.
360. Полушина Н.А. Екологія та практичне значення лисиці в Західних областях України // Вісн. Львів. держ. ун-ту. Серія біол. – 1967. – Вип. 3. – 13-18.
361. Полушина Н.А. Ондатра на западе Украины // Влияние антропоген. трансформ. ландшафта на население наземн. позвоночных: Тез. докл. всесоюз. совещ. – Москва. – 1987. – Ч. 1. – 293-295.
362. Попов Ю.К. Материалы по экологии енотовидной собаки в Татарской АССР // Изв. Казанск. филиала АН СССР. – 1956. – № 5. – 193-229.
363. П.П. Сновск. Черниговская губерния // Охот. вестн. – Москва. – 1910. – № 23. – 373.
364. Правила проведення полювання, їх терміни і засоби // Бюлетень НКЗ. – Ч. 4 від 23-31 жовтня 1927 р. – 1-6.
365. Приедитис А.А. Факторы, определяющие зимнюю смертность косули // Охот. хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. – Каунас. – 1975. – 62-64.
366. Приклонский С., Осмоловская В. Ещё раз об отношении к волку // Охота и охот. хоз-во. – 1975. – № 9. – 14-16.
367. Природно-ресурсний аспект розвитку України. Програма сприяння сталому розвитку в Україні. Наук. керівник напрямку М.М. Коржнєв. – Київ: Вид. дім KM Academia, 2001. – 1-112.
368. Присяжнюк В.Е. Морфологические особенности дикого пятнистого оленя и пути его сохранения // Автореф. дис. канд. биол. наук. – Москва, 1978. – 1-24.
369. Прожига Ю. Звіт про поїздку на колонію бобрів біля оз. Світличне // Україн. мислив. та рибалка. – 1928. – № 9. – 33-36.
370. Простаков Н.И. Парнокопытные животные Воронежской области: динамика численности и использование // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. 8 съезда териол. об-ва. – Москва. – 2007. – 401.
371. Прусайте Я.А., Блажис А.С., Мицкус А.В., Блузма П.П. Динамика численности и структура неэксплуатационной популяции косули // Тр. АН ЛитССР. – Вильнюс. – 1973. – № 2 (62). – 115-125.
372. Прусайте Я.А., Блажис А.С., Балеишис Р.М. Интенсивность размножения и плодовитость европейской косули в Северной Литве // Тр. АН ЛитССР. – Вильнюс. – 1977. – В. – № 3 (79). – 105-110.
373. Пузанов И.И. Фауна Крыма и её происхождение // Тр. IV всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов. – Киев-Харьков. – 1931. – 63-64.
374. Пузанов И.И. Фаунистический очерк Одесской области // Тр. Одес. гос. ун-та. – Одесса. – 1962. – Т. 152. – Вип. 2. – 96-106.
375. Разные известия // Природа и охота. – СПб. – 1878, июль. – 425-434.
376. Разные известия // Природа и охота. – СПб. – 1880, январь. – 167-172.
377. Разумовский Б.И. Особенности экологии популяций ондатры в разных частях ареала: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Киев, 1967. – 1-19.
378. Ратцев М.Н. Натальевское охотничье хозяйство б. Харитоненко // Охота и рыболовство. – 1923. – № 3-4. – 13-15.
379. Реймов Р. Плодовитость ондатры в условиях изменения гидрорежима водоёмов дельты Амударьи // Грызуны: Тез. докл. 7 всесоюз. совещ. – Свердловск. – 1988. – Т. 2. – 45-46.
380. Рековец Л.И., Старкин А.В. Териофауна позднепалеолитического поселения Аннетовка-2 юга Украины // Вестн. зоол. – 1990. – № 3. – 40-44.
381. Реут Ю.А. История акклиматизации байбака в Аскании-Нова // Охрана, рациональное использование и экология сурков: Матер. всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1983. – 92-95.
382. Роженко М.В. Хижі ссавці Північно-Західного Причорномор'я (фауна, динаміка чисельності та морфологія): Дис. канд. біол. наук. – Київ, 2006. – 1-209.
383. Роженко М.В. Біотопічний розподіл та динаміка чисельності лисиці (*Vulpes vulpes*) в Північно-Західному Причорномор'ї // Вісн. Запорізького держ. ун-ту / Фіз.-мат. та біол. науки. – 2008. – № 1. – 211-219.
384. Рожков Ю.И., Проняев А.В., Пискунов О.Д., Овсякова Н.Э., Давыдов А.В., Рожкова Л.В. Лось. Популяционно-биологический анализ лицензионной информации. – Москва: Центр-охотконтроль, 2001. – 1-264.
385. Розанов М.П. Опыт разведения пантовых оленей в степях заповедника “Чапли” (Аскания-Нова) // Пушное дело. – Москва. – 1929. – № 11-12. – 30-39.
386. Роман Е.Г. Результаты акклиматизации и особенности экологии белки обыкновенной в южной части Нижнего Приднепровья // Экосистемы дикой природы: Охрана, природопользование, мониторинг. – Одесса. – 1995. – Вип. 2. – 30-33.
387. Роман Е.Г. Млекопитающие семейства куньих (*Mustelidae*) Азово-Черноморского региона Украины // Вестн. зоол. Суплем. – 2000. – № 14. – 129-135.
388. Роман С.Г. Куниця кам'яна і борсук у Нижньому Придніпров'ї: місця помешкання, чисельність, особливості екології // Вісн. Луган. пед. ун-ту. Біол. науки. – Луганськ. – 2002. – № 1 (45). – 187-191.
389. Роман С.Г., Маркауцян О.С., Підгайний М.М. Знахідки рідкісних видів фауни на півдні України // Знахідки тварин Червоної книги України. – Київ. – 2008. – 281-293.
390. Романов Ю.М., Ромашиш А.В. Материалы по экологии европейской козули в Калининградской области // Вестн. зоол. – 1982. – № 3. – 48-52.
391. Ромашиов В.А. Влияние гельминтозов на воспроизводство бобров // Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР: Тр. Воронежского гос. зап-ка. – Воронеж. – 1969. – Вип. 16. – 214-218.

392. Ружіленко Н.С. Сучасний стан популяцій хижих ссавців Середнього Придніпров'я // Дис. .к-та біол. наук: 03.00.08 / Інститут зоології НАН України. – Київ, 2010. – 1-342.
393. Ружіленко Н.С., Нікіфоров В.В., Константинов С.А. Різноманітність теріофауни проєктованого національного природного парку «Середньодніпровські плавні» // Біол. вісн. Мелітопольського держ. пед. ун-ту. – Мелітополь. – 2011. – № 2. – 70-80.
394. Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан. – Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1984. – 1-206.
395. Русанов Я.С. Влияние отстрела лисиц на динамику численности молодняка оленя и косули в Беловежской пушче // Тез. докл. II зоол. конф. БССР. – Минск. – 1962. – 91-93.
396. Русев И.Т. Состояние популяции ондатры в Нижнем Приднестровье // Тез. докл. I всесоюз. совещ. по проблемам кадастра и учёта животн. мира. – Москва. – 1986. – Ч. 2. – 382-383.
397. Русев И.Т. Влияние антропогенных преобразований поймы Нижнего Днестра на население мелких млекопитающих: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Москва, 1988. – 1-24.
398. Русев И.Т. Пестицид ДДТ как провоцирующий фактор активизации паразитарной экосистемы туляремии на острове Бирючий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – Вып. 4. – 144-156.
399. Рухлядев Д.П. Паразитофауна, заболевание и причины отхода диких млекопитающих животных Крымского заповедника // Науч.-метод. записки. – Москва. – 1941. – Вып. 8. – 78-79.
400. Рябов Л. Новые данные о волках и их гибридах с собаками в Воронежской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 3. – 39-45.
401. Савельев А.П. Биологические особенности аборигенных и искусственно созданных популяций бобров Евразии и их значение для стратегии управления ресурсами: Автореф. дис. докт. биол. наук. – Киров, 2003. – 1-50.
402. Салганский А.А. Оленеводство на Украине // Охота и охот. хоз-во. – 1962. – № 1. – 25-27.
403. Салганский А.А., Слесь И.С., Треус В.Д., Успенский Г.А. Зоопарк «Аскания-Нова». Опыт акклиматизации диких копытных и страусов. – Киев: Сельхозиздат УССР, 1963. – 1-308.
404. Салганский А.А. Одомашнивание копытных в СССР: Автореф. дис. докт. сельхоз. наук. – Киев, 1967. – 1-48.
405. Самош В.М. Причины сокращения ареала байбака на Украине // Матер. к совещ. по вопр. зоогеографии суши. – Львов. – 1957. – 122-124.
406. Самош В.М. Некоторые черты экологии ондатры на Днепродзержинском водохранилище на Днепре // Вестн. зоол. – 1979. – № 6. – 88-89.
407. Сапельников С.Ф. Методика отлова и результаты мечения лисят в Воронежском заповеднике // Тез. докл. VI съезда териол. об-ва Российской АН. – Москва. – 1999. – 225.
408. Сатунин К.А. Млекопитающие Кавказского края (*Chiroptera*, *Insektivora*, *Carnivora*). – Тифлис, 1915. – Т. 1. – 1-410.
409. Сафонов В.Г. Материалы по биологии размножения речных бобров в Европейской части СССР // Тр. Кировского сельхоз. ин-та. – 1971. – Т. 28. – 25-39.
410. Сахно И.И. Результаты акклиматизации енотовидной собаки в Донбассе // Природа. – 1948. – № 4. – 61.
411. Сахно И.И. Размещение и численность сурка степного в Ворошиловградской области // Вестн. зоол. – 1972. – № 1. – 45-49.
412. Селезнев М.Ю. Про бабаків на Стрілецькому степу й Великому Бурлуку // Зб. праць зоол. музею АН УРСР. – Київ. – 1936. – № 17. – 58.
413. Селюнина З.В. Видовое разнообразие, распределение по участкам, динамика численности млекопитающих Черноморского заповедника // Видовое разнообразие млекоп. в некоторых районах Украины: Препр./Ин-т зоологии. АН УССР. – Киев: 1992. – 34-51.
414. Селюнина З.В. Млекопитающие / Позвоночные животные Черноморского биосферного заповедника (аннотированные списки видов) // Вестн. зоол. – 1996. – Отд. вып. № 1. – 39-44.
415. Селюнина З.В., Котенко Т.И., Зыков А.Е. Териофауна // Вестн. зоол. – Биоразнообразие Джарылгача: современ. состояние и пути сохранения: Суплем. – Киев. – 2000. – 82-93.
416. Селюнина З.В. Сведения о волках в регионе Черноморского биосферного заповедника // Великі хижі ссавці України та прилеглих країн: Novitates theriologocae. – Kyiv. – 2001. – Pars. 4. – 40-42.
417. Селюнина З. Зміни стану теріофауни (без гризунів) у Чорноморському біосферному заповіднику в 1991-2002 роках // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Сер. біол. – 2002. – № 30. – 133-140.
418. Селюнина З.В., Москаленко Ю.А. Питание волка в регионе Черноморского биосферного заповедника // Териофауна России и сопредельных территорий: Тез. докл. VII съезда териол. об-ва. – Москва. – 2003. – 312.
419. Селюнина З.В., Руденко П.А. Изменения численности кабана на Нижнеднепровских песках в 1996-2004 годах // Заповедники Крыма: Заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Матер. III науч. конф. – Симферополь. – 2005. – Ч. 2. – 175-177.
420. Селюнина З.В. Куницеви хижакі в районі Чорноморського біосферного заповідника які потребують охорони // Знахідки тварин Червоної книги України. – Київ. – 2008. – 241-347.
421. Селюнина З.В. Олени в Черноморском заповеднике // Заповідники Криму. Біорізноманіття й охорона природи в Азово-Чорноморському регіоні: Матер. VI Міжнар. наук.-практ. конф. – Симферополь. – 2011. – 129-133.
422. Селюнина З.В. Результаты мониторинга териологических комплексов Черноморского биосферного заповедника в 2000-2005 гг. // Природ. альманах: Біол. науки. – Херсон. – 2006. – Вип. 8. – 2002-2017.
423. Селюнина З.В. Результаты мониторинга териофауны Черноморского биосферного заповедника в 2000-2012 гг. // Природ. альманах: Біол. науки. – Херсон. – 2013. – Вип. 18. – 147-167.
424. Середнева Т.А. Плотность населения степных сурков и факторы, влияющие на неё // Вестн. зоол. – 1985. – № 5. – 68-72.
425. Сержанин И.Н. Млекопитающие Белоруссии. – Минск: Изд-во АН БССР, 1961. – 1-318.
426. Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куны. – Минск: Ураджай, 1995. – 1-191.
427. Сиренко Л.А., Евтушенко Н.Ю., Комаровский Ф.Я. и др. Гидробиологический режим Днестра и его водоёмов. – Киев: Наук. думка, 1992. – 1-356.
428. Сиренко В.А., Мартынов В.В. Фауна наземных позвоночных Украинского степного природного заповедника (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) // Тр. филиала Украин. степ. природ. зап-ка «Каменные могилы». – Киев. – 1998. – Вып. 1. – 63-82.
429. Скокова Н. Ядохимикаты и фауна // Охота и охот. хоз-во. – 1971. – № 8. – 8-9.
430. Соколов А.П. Сезонное размещение кабана, оленя и косули в заповедной Придонцовской пойме // Заповідна справа в Україні. – 1996. – № 21. – 22-23.
431. Скупый М.Ф., Тихонов Л.И. О роли диких свиней в распространении чумы // Ветеринария. – 1973. – № 11. – 59-60.
432. Слудский А.А. Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел). – Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956. – 1-220.
433. Слудский А.А. Джуты в евразийских степях и пустынях // Тр. Ин-та зоологии. АН КазССР. – 1963. – Вып. 20. – 5-88.
434. Смаголь В.М., Стекленов С.П. Розвиток та морфологія рогів лані європейської (*Dama dama*) в умовах напіввільного утримання у заповіднику «Асканія-Нова» // Вестн. зоол. – 2000. – Супп. – № 14. – 194-205.
435. Смаголь В.М. Розвиток та особливості розмноження лані європейської (*Dama dama*) в умовах напіввільного утримання у заповіднику «Асканія-Нова»: Автореф. канд. дис. біол. наук: – Київ, 2002. – 1-21.
436. Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. – Москва: Наука, 1973. – 1-486.
437. Сокур І.Т. Ссавці фауни України та їх господарське значення. – Київ: Рад. школа, 1960. – 1-211.
438. Сокур І.Т., Дворников М.В., Лобков В.А., Полушина Н.А., Реут Ю.А., Токарский В.А., Филичук Н.С. Наземные белчьи Украины (современное состояние, особенности экологии,

- рациональное использование и охрана) // Изучение териофауны Украины, её рац. использ. и охрана. – Киев. – 1988. – 51-63.
439. Соломатин А.О. Экологическая ниша волка в Усманском лесу // Матер. всесоюз. совещ. по экол. основам охр. и рац. использ. хищн. млекопитающих. – Москва. – 1979. – 140-142.
440. Соломатин А.О. Гон у европейского благородного оленя // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1987. – 92. – № 1. – 24-31.
441. Стаховский В.В., Мясоедова О.М. Некоторые данные о наземных позвоночных Днепро-вской плавни в связи со строительством Каховской ГЭС // Вопросы экологии: Матер. III экол. конф. – Киев. – 1957. – Т. 2. – 182-189.
442. Стекленёв Е.П. Морфогенетическая характеристика спермиев представителей семейства оленьих в связи с их гибридизацией // Тр. 2 всесоюз. совещ. по млекопитающим. – Москва. – 1975. – 55-62.
443. Стекленёв Е.П. О сезонности размножения пятнистых оленей (*Cervus nippon hortulanum* Sw.) в условиях юга Украины // Вестн. зоол. – 1978. – № 4. – 28-33.
444. Стекленёв Е.П. Сезонные изменения воспроизводительной способности европейской лани (*Dama dama* L.), акклиматизированной на юге Украины // Вестн. зоол. – 1979. – № 6. – 50-54.
445. Стекленёв Е.П. Особенности размножения европейской косули на юге Украины // Копыт-ные фауны СССР: Тез. докл. всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1980. – 202-203.
446. Стекленёв Е.П. Межвидовая гибридизация благородного (*Cervus elaphus*) и пятнистого (*Cervus nippon*) оленей // Цитология и генетика. – 1986. – Т. 20. – № 2. – 138-142.
447. Стекленёв Е.П., Смаголь В.М. Строки проявлення статеві активності і плідних парувань у лані європейської *Dama dama* L., 1758 в умовах напіввільного утримання на півдні України // Вісті біосфер. заповідника «Асканія-Нова». – 2003. – Т. 5. – 180-187.
448. Тараненко Л., Мельниченко Б., Пилипенко Д., Дьяков В. Раритетные виды наземных млекопитающих Донецкой области: современное состояние и перспективы охраны // Раритетна териофауна та її охорона: Праці теріол. школи. – Луганськ. – 2008. – Вип. 9. – 187-198.
449. Тарнани И.К. Интересные находки // Охот. вестник. – Москва. – 1910. – № 1. – 7-9.
450. Татаринов К. А. Фауна хребетных заходу України. – Львів: Вид. Львів. держ. ун-ту, 1973. – 1-257.
451. Теплов В.П., Теплова Е.Н. О роли лисицы в охотничьем хозяйстве и заповедниках центральных областей Европейской части РСФСР // Тр. Окского гос. заповедника. – 1960. – Вып. 3. – 77-93.
452. Терновский Д.В. Биология куницеобразных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 1-280.
453. Тимофеев-Рессовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – Москва: Наука, 1973. – 1-278.
454. Тимофеева Е.К. Лось. – Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1974. – 1-168.
455. Тимофеева Е.К. Косуля // Жизнь наших птиц и зверей. – Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. – Вып. 8. – 1985. – 1-224.
456. Тимошенко В., Кондратенко А. Исследование фауны млекопитающих в заповеднике «Хомутовская степь» // Териофауна сходу України: Праці теріол. школи. – 2006. – Вип. 7. – 33-37.
457. Тиссаревський С. Мисливські звірі та птиці Лубенщини // Україн. мислив. та рибалка. – 1927. – № 2. – 29-30.
458. Тихонов В.Н., Князев С.П. Аллотипические особенности крови центрально-европейского, усурйского и кавказского кабанов // Морфология и генетика кабана. – Москва: Наука. – 1985. – 28-33.
459. Ткаченко А.А. Материалы по изучению и хозяйственному использованию диких копытных животных // Сб. работ по лесоводству и охотоведению. – Симферополь. – 1963. – Вып. 7. – 63-87.
460. Ткачук Ю. Біотопний розподіл дикого кабана на Буковині в осінньо-зимовий період та структура його угруповання // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Серія біол. – 2002. – № 30. – 93-97.
461. Токарский В.А. Байбак и другие виды рода Сурки. – Харьков: ХГУ, 1997. – 1-303.
462. Токарский В., Авдеев А. Волк и человек на территории Харьковской области // Великі хижі ссавці України та прилеглих країн: Novitates theriologosae. – Kyiv. – 2001. – Pars. 4. – 35-36.
463. Токарский В.А., Карташов А.В., Зубатов Ю.М., Козыра П.С. Поселения речного бобра на северо-востоке Украины // Вісн. Луган. пед. ун-ту. Біол. науки. – Луганськ. – 2002. – № 1 (45). – 104-109.
464. Токарский В.А., Ронкин В.И., Савченко Г.А. Европейский степной сурок: история и современность. – Харьков: ХНУ им. В.Н. Каразина, 2011. – 1-200.
465. Толмачов П. Полов кіз у січні 1929 р. у козячому розпліднику «Голоче» // Україн. мислив. та рибалка. – 1929. – № 5. – 29-31.
466. Томкевич М. Лосі на Київщині // Зоологічний журнал України. – Київ: Держвидав. – 1921. – 24-25.
467. Треус В.Д. Акклиматизация и гибридизация животных в Аскания-Нова. – Киев: Урожай, 1968. – 1-316.
468. Треус В.Д., Лобанов Н.В. Кулан (*Equus hemionus* Pall., 1775) и его воспроизводство // Вестн. зоол. – 1974. – № 3. – 11-18.
469. Туманов И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. – Санкт-Петербург: Наука, 2003. – 1-448.
470. Угневенко В.П., Тараненко Л.И. Результаты расселения степного сурка в Донецкой области // Возрождение сурка: Тез. докл. междунар. семинара. – Москва. – 1997. – 49-50.
471. Уилкок Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. – Москва: Мир. – 1983. – 117-142.
472. Успенский Г.А., Лозан М.Н. Косуля в Молдавии // Охрана природы Молдавии. – Кишинёв: Картя Молдавеняскэ. – 1965. – Вып. 3. – 150-166.
473. Фадеев В.А. Размножение зайца-русака в Западном Казахстане // Тр. Ин-та зоол. КазССР. – 1964. – Т. 23. – 150-168.
474. Фадеев В.А. Особенности распространения зайца-русака и песчаника в Казахстане // Тр. Ин-та зоол. КазССР. – 1966. – Т. 26. – 183-185.
475. Фадеев Е.В. К экологии кабана Центральной России // Вестн. Москов. гос. ун-та. Биол. почвовед. – 1973. – № 5. – 20-28.
476. Фадеев Е.В. Размещение и динамика численности кабана на восточноевропейской окраине ареала // Биол. науки: Науч. докл. высш. школы. – 1982. – № 3. – 53-57.
477. Фальц-Фейн В. Аскания-Нова. – Київ: Аграр. наука, 1997. – 1-350.
478. Федюшин А.В. Динамика и географическое распространение охотничьей фауны БССР. – Минск: Паляўнічы Беларусі, 1929. – 1-80.
479. Фененко Н. Бобры в Полтавской губернии // Матер. к познанию фауны и флоры Российской империи. – СПб. – 1915. – Вып. 14. – 173-184.
480. Фертиков В. Реакклиматизация и акклиматизация охотничьих животных в Ростовской области // Охотоведение. – Москва: Лесн. пром-ть. – 1975. – 244-254.
481. Фёдоров С. Краткий очерк охоты и охотничьего хозяйства Херсонского округа за 1924 г. // Укр. охотник и рыболов. – 1926. – № 11. – 23-23.
482. Филиппенко Ю.А. Краниологическое исследование диких видов свиней // Проблемы происхождения домашних животных. – Москва: Изд-во АН СССР. – 1933. – 157-184.
483. Филонов К.П. Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение. – Москва. – 1977. – 1-232.
484. Филонов К.П. Лось. – Москва: Лес. пром-ть, 1983. – 1-246.
485. Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. – Москва: Наука, 1989. – 1-256.
486. Фолитарек С.С., Потапкина А.Ф. Обзор работ по расселению и современное распространение зайца-русака // Биол. районирование Новосибир. области. – Новосибирск. – 1969. – 124-

- 130.
487. *Формозов А.Н.* Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни птиц и млекопитающих. – Москва: Изд-во МОИП, 1946. – 1-141.
488. *Формозов А.Н.* Изменение природных условий степного юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исслед. географии природ. ресурсов животного и раст. мира. – Москва: Изд-во АН СССР. – 1962. – 114-161.
489. *Фортунатов Б.К.* О генеральном плане реконструкции промысловой фауны европейской части СССР и Украины // Природа и социалист. хоз-во. – Москва. – 1933. – Т. 6. – 90-109.
490. *Херувимов В.Д.* Лось (сравнительные исследования на примере тамбовской популяции). – Воронеж: Центрально-Черноземн. кн. изд-во, 1969. – 1-432.
491. *Хляп Л.А., Бобров В.В., Вариавский А.А.* Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Российский журн. биол. инвазий. – 2008. – № 1. – 67-83.
492. *Цалкин И.Г.* Млекопитающие Северного Причерноморья в скифо-сарматскую эпоху // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1959. – Т. 64. – Вып. 2. – 9-37.
493. *Царёв С.А.* Кабан. (Социальное и территориальное поведение). // Охотничьи животные России. – Москва. – 2000. – Вып. 3. – 1-113.
494. *Цветков М.А.* Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. – Москва: Изд-во АН СССР, 1957. – 1-213.
495. *Четвериков С.С.* Волны жизни. (Из лепидоптерических наблюдений за лето 1903 г.) // Пробл. общ. биол. и генетики. – Новосибирск: Наука. – 1983. – 76-83.
496. *Черепанов Н.* Европейский олень Боровского хозяйства // Охота и охот. хоз-во. – 1980. – № 6. – 10-11.
497. *Черныш В.П., Кораблёв А.М.* Основные эктопаразиты охотничьих зверей Присамарья // Развитие охот. хоз-ва Украинской ССР: Матер. докл. II науч.-произв. конф. – Киев. – 1973. – 113-115.
498. *Чернявская С.И.* Сезонное размещение и кочёвки диких копытных и медведя в районе Кавказского заповедника в связи с распределением урожая плодов фруктарников и орехоносов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – Т. 61. – Вып. 4. – 1956. – 7-21.
499. *Чиркова А.Ф.* Распространение зудневой чесотки в СССР в связи с географическими факторами // Зоол. журн. – 1957. – Т. 36. – Вып. 5. – 50-60.
500. *Чихачёв П.А.* Страница о Востоке. – Москва: Наука, 1982. – 1-213.
501. *Шарлемань М.В.* Бобр (*Castor fiber* L.) минувшего і нашого часу // Зоол. журн. України. – Харків. – 1921. – № 1. – 5-15.
502. *Шарлемань М.* Про сучасне поширення бобра (*Castor fiber* L.) в Україні та про заходи його охорони // Охорона пам'яток природи на Україні. – Харків. – 1927. – 3-19.
503. *Шарлемань М.В.* Зоогеографія УСРР. – Київ: Вид-во АН УСРР, 1937. – 1-234.
504. *Шаталова С.П.* Сезонные особенности размножения зайца-русака на юге Украины // Уч. зап. Москов. гос. пед. ин-та. – Москва. – 1971. – Вып. 465. – 135-144.
505. *Шаталова С.П.* О явлении суперфетации у зайца-русака // Фауна и экология назем. позвоночных. – Москва. – 1981. – Вып. 465. – 101-103.
506. *Шевченко Л.С.* Влияние ДДТ и хлорофоса на генеративную функцию зайца-русака (*Lepus euroaeus* Pallas, 1778) // Вестн. зоол. – 1969. – № 6. – 27-31.
507. *Шевченко Л.С.* Особенности размножения *Lepus euroaeus* (Pallas) на территории Украины // Перв. междунар. конгр. по млекопитающим: Тез. докл. – Москва. – 1974. – 334-335.
508. *Шевченко Л.С.* Экологическое и патологоанатомическое изучение зайца-русака в очаге туляремии // Вестн. зоол. – 1978. – № 6. – 25-30.
509. *Шевченко Л.С., Щербак Ю.Н.* Экологические предпосылки формирования очагов бешенства природного типа в УССР // Вестн. зоол. – 1978. – № 10. – 64-69.
510. *Шейгас И.Н.* Исследование диких копытных // Вестн. зоол. – Биоразнообразие Джарылгача: современ. состояние и пути сохранения: Суплем. – Киев. – 2000. – 93-94.
511. *Шеляг-Сосонко Ю.Р., Андриенко Т.Л.* Растительность степной зоны // Природа Украинской ССР. – Киев: Наук. думка. – 1985. – 184-193.
512. *Шерешевский Э.* Современное распространение косули в Крыму // Украин. мислив. та рибалка. – Харків. – 1927. – № 3. – 60-61.
513. *Шерешевский Э.* Лисица, как хищник // Украин. мислив. та рибалка. – Харків. – 1927 а. – № 10. – 18-19.
514. *Шестопал М.І.* Результати інтродукції європейського муфлона в угіддях ТОВ НВО «Екофільтр» (Херсонська область) // Сучасні проблеми біології, екології і хімії: Матер. III наук.-практ. конф. – Запоріжжя. – 2012. – 465-466.
515. *Шестопал М.І.* Динамика численности кабана в угодьях охотничьего хозяйства ООО НПО «Экофильтр» (Херсонская область, Украина) // Соврем. проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Тр. междунар. науч.-практ. конф. – Киров. – 2012 а. – 312-315.
516. *Шестопал М.І.* Інтродукція європейської лані у пониззі Дніпра // Екологія, неоекологія, охорона навколишнього середовища та збалансоване природокористування: Матер. I Все-україн. наук. конф. студентів, магістрантів, аспірантів та молод. вчених. – Харків. – 2012 б. – 121-123.
517. *Шестопал М.І.* Динамика численности косули в угодьях охотничьего хозяйства ООО НПО «Экофильтр» (Херсонская область, Украина) // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Матер V междунар. научно-практ. конф. – Москва. – 2013. – 380-383.
518. *Шило Р.А., Нemiшлова И.В.* Суточная активность выдры в условиях зоопарка // Зоопарки и их роль в сохранении диких животных: Сб. науч. трудов. – Алма-Ата. – 1989. – 136-243.
519. *Шквира М.Г.* Поширення, особливості екології та поведінки вовка (*Canis lupus*) на території України // Дис. к-та біол. наук. – Київ, 2003. – 1-183.
520. *Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. — Москва: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. – 1-924.
521. *Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – Москва: Наука, 1982. – 1-383.
522. *Шмидт Е.* Вовки в Мелітопольській окрузі // Украин. мислив. та рибалка. – 1927. – № 1. – 46.
523. *Шнаревич И.Д.* Млекопитающие Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы: Изд-во Черновицкого гос. ун-та. – 1959. – 5-65.
524. *Шнирельман В.* Происхождение скотоводства. – Москва: Наука, 1980. – 1-330.
525. *Шостак С.В.* Размножение европейского благородного оленя в Беловежской Пути // Беловежская Пути. – Минск. – 1976. – Вып. 10. – 81-93.
526. *Шостак С.В.* Численные соотношения благородного оленя с другими копытными // Беловежская Пути. – Минск. – 1978. – Вып. 2. – 130-139.
527. *Шостак С.В.* Внутритрубно развитие европейского благородного оленя // Заповедники Белоруссии. – Минск. – 1979. – Вып. 3. – 128-138.
528. *Шостак С.В., Шостак А.И.* Особенности поведения дикой свиньи при размножении и их роль в раселении вида // Коммуникативные механизмы регулирования популяц. структуры у млекопитающих: Матер. всесоюз. науч. совещ. – Москва. – 1988. – 194-195.
529. *Штарёв Ю.Р.* Результаты акклиматизации марала в Мордовской АССР // Тр. Мордовского гос. заповедника. – Саранск. – 1970. – Вып. 5. – 137-170.
530. *Штуббе Г., Брухгольц З.* Опыты по гибридизации европейской и сибирской косуль // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58. – Вып. 9. – 1398-1403.
531. *Шулятьев А.А.* Разведение диких кроликов в антропогенном ландшафте Крыма // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземн. позвоночных: Тез. докл. всесоюз. совещ. – Москва. – 1987. – Ч. 1. – 282-283.
532. *Щербак В.С.* Некоторые особенности экологии кабана в Херсонской области // Воспроизводство, использование и охрана диких зверей и птиц. – Пермь. – 1986. – 40-45.
533. *Щербина М.* За́мітки про деяких звірів Волині // Природа и охота на Украине. – 1924. – № 1-

2. – 142-152.
534. Юдин В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. – Москва: Наука, 1977. – 1-162.
535. Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 1-284.
536. Юрицын П. Чёрный волк // Природа и охота. – 1885, май. – 13-17.
537. Яворницький Д.І. Історія запорізьких козаків. В 3-х т. – Львів: Світ, 1990-1992. – Т. 1: 1-317. – Т. 2: 1-392. – Т. 3: 1-452.
538. Янушко М. Муфлоны (*Ovis musimon*) Крымского заповедника // Тр. Крым. филиала АН УССР. – Киев. – 1955. – № 9 (3). – 133-149.
539. Янушко П.А. Строение и физиологические изменения половых желез крымских оленей в различные сезоны года // Тр. Крым. гос. зап-ка. – Симферополь. – 1957. – Т. 4. – 139-155.
540. Янушко П.А. Динамика численности крымских оленей // Зоол. журн. – 1958. – Т. 37. – Вып. 8. – 1228-1235.
541. Abildbark F., Andersen J., Barndorff-Nielsen O. The Hare population (*Lepus europaeus* Pallas) of Illimo island, Denmark a report on the analysis of the data from 1957-1970 // Ann. Rev. Game Biol. – 1972. – 6. – N 5. – 1-32.
542. Ables E. An exceptional fox movement // J. Mammal. – 1965. – 46. – N 1. – 102.
543. Albon S.D., Guinness F.E., Clutton-Brock T.H. The influence of climatic variation on the birth weights of Red deer (*Cervus elaphus*) // J. Zool. – 1983. – 200. – N 2. – 295-298.
544. Almasan H., Cazacu I. Der Hase in der Sozialistischen Republik Rumänien // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 29-31.
545. Andrzejewski R. Spotty mutation of the wild boar *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 // Acta theriol. – 1974. – 19. – N 1-13. – 159-163.
546. Andrzejewski R., Jezierski W. Management of a wild boar population and its effects on commercial lang // Acta theriol. – 1978. – N 19-30. – 309-339.
547. Ashby K.R., Henry B.A. Age criteria and life expectancy of Roe deer (*Capreolus capreolus*) in coniferous forest in North-eastern England // J. Zool. – 1979. – 189. – N 2. – 208-220.
548. Asher G.W. Oestrus cycle and breeding season of farmed fallow deer, *Dama dama* // J. Reprod. and Fertil. – 1985. – 75. – N 2. – 521-529.
549. Asferg T., Jeppesen J.L., Aaris-Sørensen J. Graevlingen (*Meles meles*) og graevlinge jagten I Danmark 1972-73 // Dan. Vildunders. Vildbiol. stat. Kalø. – 1977. – N 28. – 1-56.
550. Baczyński J. Studies on the European hare. V. Reproduction. // Acta theriol. – 1964. – Vol. 9. – N 15-20. – 305-352.
551. Bamberg F. Ruhewerhalten des Damwildes (*Cervus dama*) als Anpassung an den ernährungsphysiologischen Winterengpaß // Z. für Jagdwiss. – 1986. – 32. – N 3. – 133-140.
552. Barnes R.F., Tapper S.C., Williams J.W. Use of pastures by brown hares // J. Appl. Ecol. – 1983. – 20. – N 1. – 179-185.
553. Becker K. Populationsstudien an Bisamratten (*Ondatra zibethicus* L.). IV. Fortpflanzungsbiologie der Weibchen // Z. angew. Zool. – 1973. – 60. – N 3. – 343-363.
554. Blanco C. On the diet, size and use of home range and activity patterns of a Red fox in Central Spain // Acta theriol. – 1986. – 31. – N 27-41. – 547-556.
555. Blaxter K.L. Deer farming // Mammal Rev. – 1974. – 4. – N 3. – 119-122.
556. Blaxter K.L., Boyne A.W., Hamilton W.J. Reproduction in farmed red deer. 3. Hind growth and mortality // J. Agr. Sci. – 1981. – N 1. – 115-128.
557. Boback A.W. Das Wildkaninchen. – Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen Verlag, 1970. – 3-116.
558. Börner R., Schneider R., Wittstatt U. Untersuchung zur Populationsökologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.) // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2009. – Bd. 34. – GmbH. – 307-313.
559. Böttcher W. Muffelbewirtschaftung – machen wir schon alles richtig? // Unsere Jagd. – 1986. – 36. – N 11. – 328-329.
560. Borowski S., Buchalczyk T. Liscebnosc zajecy na terenie opolowanym i nie opolowanym // Łowiec polski. – 1968. – N 20. – 6-7.
561. Bowles J.B., Gladfelter H.L. Movement of moose south of traditional range in the upper Midwestern United States // Proc. Iowa Acad. Sci. – 1980. – 87. – N 4-3. – 124-125.
562. Boyd I.L., Myhill D.G. Seasonal changes in condition, reproduction and fecundity in the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) // J. Zool. – 1987. – 212. – N 2. – 223-233.
563. Braza F., Jose C., Blom A. Birth measurements, parturition dates and progeny sex ratio of *Dama dama* in Doñana, Spain // J. Mammal. – 1988. – 69. – N 3. – 607-610.
564. Bresinski W. Weather conditions vs. European hare population dynamics // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 105-114.
565. Briedermann L. Die Rolle des Schwarzwildes (*Sus scrofa* L.) bei der Steigerung der Jagdwirtschaftlichen produktivität // Тр. 9 междунар. конгр. биологов-охотоведов. – Москва. – 1970. – 802-806.
566. Briedermann L. Ergebnisse einer Inhaltsanalyse von 665 Wildschweinmagen // Zool. Garten N. F. – Jena. – 1976. – B. 46. – N 3. – 157-185.
567. Briedermann L., Dobiáš K., Liess Chr., Sparing H. Verbreitung und zahlenmäßige entwicklung des Muffelwild // Unsere Jagd. – 1987. – 37. – N 11. – 326-330.
568. Broekhuizen S. The Situation of Hare populations in the Netherlands // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 23-24.
569. Broekhuizen S. Survival in adult European hares // Acta theriol. – 1979. – Vol. 24. – N 32-38. – 465-474.
570. Broekhuizen S., Maaskamp F. Annual production of young in European hares (*Lepus europaeus*) in the Netherlands // J. Zool. – 1981. – 193. – N 4. – 499-516.
571. Broekhuizen S., Müskens G. Wat is er met de steenmarter *Martes foina* (Erxleben, 1777) in Nederland aan de hand? // Lutra. – 1984. – Vol. 27. – N 3. – 261-273.
572. Bubenik G.A., Bubenik A.B., Frank A. Außer Brunf beim Edelhirsch (*Cervus elaphus maral*) // Z. Jagdwiss. – 1985. – 31. – N 3. – 129-133.
573. Bump G. Acclimatization of game animals in the United States // Тр. 9 междунар. конгр. биологов-охотоведов. – Москва. – 1970. – 136-141.
574. Cederlung G., Sandegren F., Larsson K. Summer movements of female moose and dispersal of their offspring // J. Wildlife Manag. – 1987. – 51. – N 2. – 342-352.
575. Ciberej J. Prispevek k etológii danielov a muflónov // Zb. Výhodosl. múz. Košičiach. Prir. vedy. – 1979 (1980). – 20. – 115-127.
576. Commichau C. Nachweis Paratuberkulose beim Damwild (*Dama dama*) // Berlin und München. Tierärztl. Wochenschr. – 1982. – 95. – N 13. – 248-250.
577. Davidson M. Movement of marked sika (*Cervus nipon*) and red deer (*Cervus elaphus*) in Central Nord Island // N. Z. J. Forest Sci. – 1979. – 9. – N 1. – 77-78.
578. Davies J.M., Roper T.J., Shepherdson D.J. Seasonal distribution of road kills in the European badger (*Meles meles*) // J. Zool. – 1987. – 211. – N 3. – 525-529.
579. Danell K. Use by muskrats of an area in Sweden containing highly differentiated habitats // J. Wildlife Manag. – 1978. – 42. – N 4. – 903-913.
580. Dardaillon M. Age-class influences on feeding choices of free-ranging wild-boars (*Sus scrofa*) // Can. J. Zool. – 1989. – N 67. – 2792-2796.
581. Dardaillon M., Beugnon G. The influence of some environmental characteristics on the movements of wild boar *Sus scrofa* // Biol. Behav. – 1987. – 12. – N 2. – 82-92.
582. Dean R.E., Thorne E.T., Yorgason I.J. Weights of rocky mountain elk // J. Mammal. – 1976. – 57. – N 1. – 186-189.
583. Demetr A. Recent records of rare or non-resident large carnivores in Hungary. – Vertebr. hung. – 1984. – 22. – 65-71.
584. Demeter A., Spassov N. *Canis aureus* Linnaeus, 1758. Schakal, Goldschakal // Handbuch der Säugetiere Europas. – Wiesbaden: AULA-Verlag, 1993. – 5. – H. 1. – 1-527.
585. Dietrich U. Populationsökologie des in Argentinien eingebürgerten europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus*) // Z. Jagdwiss. – 1985. – 31. – N 2. – 92-102.

586. Donaubauer E. Die Entwicklung von Wildpopulationen im Spiegel der Abschlußstatistik Niederösterreichs // Österr. Weidwerk. – 1975. – N 2. – 65-67.
587. Douglas M.J. Movements of hares (*Lepus europaeus* Pallas) in high contry in New Zealand // N. Z. J. Sci. – 1970. – 13. – N 2. – 287-305.
588. Drechsler H. Über die Geweihbildung bei Rothirsch im «Rotwildring Harz» in den Jahren 1959-1978 // Z. Jagdwiss. – 1980. – 26. – N 4. – 207-219.
589. Dudzinski W., Haber A., Matuszewski G. Junat *Nyctereutes procyonoides* w Polsce // Chronmy przyr. ojcz. – 1965. – 20. – N 1. – 21-30.
590. Eiberle K., Matter J.-F., Wettmann O. Zur Bestandesentwicklung des Feldhasen im Kanton Zürich // Vierteljahrschr. Naturforsch. Zürich. – 1982. – Bd. 127. – N 3. – 231-245.
591. Ellenberg H. Überlebensraten von des Rehkitzen im Rehgatter Stammham // Z. Jagdwiss. – 1974. – Bd. 20. – N 1. – 48-50.
592. Ellenberg H. Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., *Cervidae*) in Mitteleuropa // Spixiana. – 1978. – Suppl. – N 2. – 1-211.
593. Engl D. Rehwildmarkierung // Österr. Weidwerk. – 1983. – N 5. – 210-212.
594. Englund J. The diet of foxes (*Vulpes vulpes*) on the Island of Gotland since myxomatosis // Viltrevy. – 1965. – 3. N 6. – 505-530.
595. Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E., Sulkava S. Occurrence and spread of the wild boar (*Sus scrofa*) in eastern Fennoscandia // Mem. Soc. fauna fenn. – 1982. – 58. – N 2. – 39-47.
596. Errington P.L. Predation and vertebrate populations // Quart. Rev. Biol. – 1946. – Vol. 21. – N 2-3. – 144-245.
597. Espmark Y. Dominance relationships as a possible regulating factor in roe deer and reindeer populations // IUCN Publs New ser. – 1974. – N 24/2. – 787-796.
598. Essen L. Das Rehwild in Sweden // Beitr. Jagd- und Wildforsch. – Berlin. – 1966. – B. 5. – N 90. – 143-147.
599. Fairley J.S. The Fox as a pest of agriculture // Irish Naturalists J. – 1969. – 16. – N 8. – 216-219
600. Fischer K. Rut breeding season, conception, birth and plasma testosterone levels in young fallow deer (*Dama dama* L.) // Acta endocrinol. – 1982. – 99. – Suppl. – N 246. – 1-14.
601. Flux J.E. Reproduction and body weights of the hare *Lepus europaeus* Pallas in New Zealand // Proc., N. Z. Ecol. Soc. – 1967. – 10. – N 2. – 357-401.
602. Follis T., Spillet J. Winter pregnancy rates and subsequent fall cow/calf rations in elk // J. Wildlife Manag. – 1974. – 38. – N 4. – 789-791.
603. Förster A. Wild und Vegetation im Reischwald Kleve // Z. Jagdwiss. – 1998. – N 44. – 66-77.
604. Frylestam B. The European hare in Sweden // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 33.
605. Frylestam B. Structure, size and dynamic of three European hare populations in Soutern Sweden // Acta theriol. – 1979. – Vol. 24. – N 32-38. – 449- 464.
606. Frylestam B. Utilization of farmland habitats by European hare (*Lepus europaeus* Pallas) in Soutern Sweden // Viltrevy. – 1980. – 11. – N 6. – 271- 284.
607. Gallangher J., Nelson J. Cause of ill health and natural death in badgers in Gloucestershire // Vet. Rec. – 1979. – 105. – N 24. – 546-551.
608. Gates C.C., Hudson R.J. Weight dynamics of wapiti in the boreal forest // Acta theriol. – 1981. – 26. – N 16-28. – 407-418.
609. Genov P. Food composition of the wild boar (*Sus scrofa attila* Thos.) in the Danubian plain // Экология. – Свердловск. – 1987. – N 20. – 47-57.
610. Genth M., Kolbe M. Über rechtliche Regelungen zur Bekämpfung der Tollwut – vom Altertum bis zum Ende des 18. Jahrhunderts // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. – 2009. – Bd. 34. – GmbH. – 67-71.
611. Gibson W.N. Roe deer in Scotland and recent developments in their management control // Forestry. – 1967. – Suppl. – 32-36.
612. Gibson R.M., Guinness F.E. Differential reproduction among red deer (*Cervus elaphus*) stags on Rhum // J. Anim. Ecol. – 1980. – 49. – N1. – 199-208.
613. Goszscynski J. Studies on the food of foxes // Acta theriol. – 1974. – 19. – N 1-13. – 1-18.
614. Goszscynski J., Ryszkowski L., Truszkowski J. The role of the European hare of the diet of predators in cultivated field system // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 127-133.
615. Guinness F.E., Lincoln G.A., Short R.V. The reproduktive cycle of the female red deer, *Cervus elaphus* L. // J. Reprod. and Fert. – 1971. – 27. – N 3. – 427-438.
616. Gurke W. Dem Rehwild merh Aufmerksamkeit Landjäger Erkenntnisse bei der Bewirtschaftung des Rhewildes im Bezirk Neubrandenburg // Unsere Jagd. – 1989. – 38. – N 12. – 362-363.
617. Gölldenstädt I.A. Reisen durch Russland und Caucasischen Gebürg von P.S. Pallas. – St. Petersburg, 1787-1991. – 1-502
618. Haafte J.L. van. Fox ecology studies in the Netherlands // Тр. 9 междунар. конгресс биологов-охотоведов. – Москва. – 1970. – 539-543.
619. Haafte J.L. van. Das Muffelwild des Mittelmeergebietes // Z. Jagdwiss. – 1974. – 20. – N 4. – 181-184.
620. Harrington R. Hybridation in deer – its detection and uses // Bull. Roy. Soc. N. Z. – 1985. – N 22. – 62.
621. Harris P., Duff K. The brown hare // Animals. – 1970. – 13. – N 5. – 196-199.
622. Harris S. Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population // Mammal. Rev. – 1977. – 7. – N 1. – 25-39.
623. Harris S., Smith G.C. Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations // J. Appl. Ecol. – 1987. – 24. – N 1. – 75-86.
624. Halvas M., Borůvka V. Výskyt mývalovce kuniho (*Nyctereutes procyonoides*) na území Severomoravského kraje // Časop. Slezsk. muzea. – 1964. – A13. – N 2. – 185-191.
625. Hecker A. Rückgang des Feldhasen in England // Wild und Hund. – 1983. – 86. – N 10. – 24-26.
626. Heidemann G. Fischotter (*Lutra lutra* L.) in Schleswig-Holstein // Zool. Anc. – 1981. – 207. – N 3-4. – 210-221.
627. Heil F., Bühlingen A. Gedanken zum Hasenproblem // Unsere Jagd. – 1973. – 23. – N 10. – 300-301.
628. Hell P., Farkaš J., Komárek V., Pataky T. Fertelita a prenatalni vývoj jelenej zveri v prirodnych podmienkach Slovenska // Volia venator (ČSSR). – 1987. – 17. – 17-41.
629. Hell P., Konôpka J., Slamečka J., Gašparík J., Kaštier P. Das Muffelwild in der Slowakei // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. – 2003. – Bd. 28. – GmbH. – 65-72.
630. Helle E., Taskinen K. Supikoiran liikkuvuus ja koko Etel-Suomessa // Suomen Riisia. – 1991. – N 37. – 101-109.
631. Henning R. Schwarzwildhege im Wirtschaftswald // Waldhygiene. – 1974. – 10. – N 7. – 207-212.
632. Henry V.G., Conley R.H. Fall foods of European wild hogs in the southern Appalachians // J. Mammal. – 1972. – 36. – N 3. – 854-860.
633. Hespeler B. Klima und Landwirtschaft – Hasenheger Nr. 1. Alte und neue Erkenntnisse zur Hege des Feldhasen // Jagd und Wild. – 1988. – 90. – N 24. – 16-20.
634. Hewson R., Kolb H. The control of foxes in Scottish forests // Scot. Forest. – 1974. – 28. – N 4. – 272-282.
635. Hoesch R. Hasensterblichkeit // Wild und Hund. – 1979. – 82. – N 1. – 25-27.
636. Hofmann M. Die Bisamratte. – Leipzig: AVG & Portig K.-G., 1952. – 1-44.
637. Hoi-Leitner M., Kraus E. Der Goldschakal, *Canis aureus* (Linnaeus, 1758) in Österreich // Bonn. zool. Beitr. – 1989. – B. 40. – N 3-4. – 197-204.
638. Homolka M. Spatial activity of hares (*Lepus europaeus*) // Folia zool. – 1985. – 34. – N 3. – 217-226.
639. Hopp P.-J. Schweinereien. Feststellungen, Beischnpfele und Vorschläge zur Bejagung des Schwarzwildes // Wild und Hund. – 1979. – 82. – N 10. – 236-239.
640. Ionescu G., Ionescu O., Mot R. The reintroduction of the beaver (*Castor fiber*) in Romania // The

- European Beaver in a new millennium: Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 27-30 Sept. 2000, Bialowieza, Poland. Carpathian Heritage Society, Krakow. – 56-57.
641. Irmer S., Schlegel H.-L. Fuchspopulation und Fuchstollwut in Niedersachsen unter Berücksichtigung der Landschaftstruktur // Berlin. und München. tierärztl. Wochenschr. – 1981. – 94. – N 18. – 359-362.
642. Janeau G., Spitz F. L'espace chez le sanglier (*Sus scrofa scrofa* L.) / Occupation et mode d'utilisation // Gilbier faune sauvage. – 1984. – N 1. – 73-89.
643. Jensen B. Preliminary results from the marking of foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Denmark // Dan. Rev. Game Biol. – 1968. – Vol. 5. – N 4. – 131-139.
644. Jensen B. Effect of a fox kontrol programme on the bag of some other game species // Тр. 9 междунар. конгресс биологов-охотоведов. – Москва. – 1970. – 480.
645. Jensen B. Movements of the marking of red fox (*Vulpes vulpes* L.) in Denmark investigated by marking and recovery // Dan. Rev. Game Biol. – 1973. – Vol. 8. – N 3. – 1-20.
646. Jovanović V., Selmić V., Aleksić D. Proučavanje starosne strukture zečeva tokom poslednjih deset godina u lovištima Vojvodina // Vet. glas. – 1981. – 35. – N 5. – 455-464.
647. Kabudi P. Identifié spécifique du sanglier (*Sus scrofa*) des bois de Nismes et de Transinne en Ardenne // Cah. éthol. appl. – 1987. – 7. – N 2. – 99-108.
648. Kalela O. Zur säkularen Rhythmik in der Arealveränderung europäischer Vögel und Säugetiere, mit besonderer Berücksichtigung der Überwinterungsverhältnisse aus Kausalfaktor // Ornis Fenn. – 1950. – Vol. 27. – N 1. – 1-30.
649. Kaluziński J. Sarna (*Capreolus capreolus* L.) populacji polnej pod Czempiniem // Rocz. AR Pozn. – 1978. – N 100. – 83-93.
650. Kay R.N. Body size, patterns of growth, and efficiency of production in Red deer // Bull. Roy. Soc. N. Z. – 1985. – N 22. – 411-421.
651. Kellermann L. Myxomatose – Forschung und Schutzimpfung // Wild und Hund. – 1985. – 88. – N 17. – 34-37.
652. Kelly R., W. McNatty K.R., Moore G.H. Hormonal changes about oestrus in female red deer // Bull. Roy. Soc. N.Z. // Bull. Roy. Soc. N. Z. – 1985. – N 22. – 181-184.
653. King D.R., Wheeler S.H. The European Rabbit in South-Western Australia. I. Study sites and populations dynamics // Austral. Wildlife Res. – 1985. – 12. – N 2. – 183-196.
654. Klusáková K. Vývoj vaječnicků u daňka evropského, *Dama dama* (L.) // Vertebratol. zpr. – 1984. – 63-65.
655. Knudsen G.J., Hale J.B. Movements of trasplanted beavers in Wisconsin // J. Wildlife Manag. – 1965. – 29. – N 4. – 685-688.
656. Kolb H.H. Some observations on the home randes of vihens (*Vulpes vulpes*) in the suburs of Edinbyrgh // J. Zool. – 1986. – A 210. – N 4. – 636-639.
657. Kovačs G., Ocsényi M. Age struture and survival of a European hare population determined by periosteal growth lines. Preliminari study // Acta ecol. appl. – 1981. – 2. – N 3. – 241-245.
658. Kožená I. Diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in agrocoenoses in southern Moravia // Přírodověd. pr. Ust. ČSAV Brně. – 1988. – 22. – N 7. – 1-24.
659. Kratochvil Z., Kux Z., Picula J. Age structure and reproduction of a population of *Sus scrofa* in Czechoslovakia // Folia zool. – 1986. – V. 35. – N 4. – 311-324.
660. Kreeger T.D. Impact of dog predation on Minnesota whitetail deer // J. Minn. Acad. Sci. – 1977. – 43. – N 2. – 8-13.
661. Lapini L., Perco F. Primi dati sullo dorato (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) in Italia (Mammalia, Carnivora, Canidae) // Ric. biol. seluag. – 1988. – 14. – N 1. – Suppl. – 627-628.
662. Lewin R. Food fuels reproductive success // Science. – 1982. – 217. – N 4556. – 238-239.
663. Lewin R. Inbreeding costs swamp benefit // Science. – 1989. – 243. – N 4890. – 482.
664. Lind E.A. Jäniksen ja rusakon välisista suhteista // Suomi riista. – Helsinki. – 1963. – 16. – 128-135.
665. Linke W. Der Rothirsch. – Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. – 1957. – 1-127.
666. Lloyd H.G., Jensen B., Haaften van J.L. e. a. Annual Turnover of Fox Population in Europe // Zbl. Vet. Med. – Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey. – 1976. – B. 23. – 580-589.
667. Lund Hj., Munthe-Kaas L. Om merking av rev // Fauna. – 1967. – 20. – N 1. – 7-17.
668. Lutz W., Mayr A., Mahnel H., Winkelmann J., Rieß P., Lammers H. Erste Ergebnisse einer Untersuchung zum Rückgang des Kaninchens (*Oryctolagus cuniculus* L.) unter Berücksichtigung der Myxomatose in Nordrhein-Westfalen Ukraine // Z. für Jagdwis. – 1990. – 36. – N 2. – 110-125.
669. Markgren G. Om rådjuren (*Capreolus capreolus*) i Nordsverige och deras vinterekologi // Zool. revy. – 1966. – 28. – N 4. – 97-107.
670. Martini H. Die Ursache auffalend hoer Hasenstrecken des Saarlandes in den Jagdjahren mit sehr niedrigen tollwutbedingten Fuchsdichten von 1968/69 bis 1974/75 // Z. Jagdwiss. – 1983. – 29. – N 1. – 1-12.
671. Matheson C. Fluctuation in numbers of brown hares // Proc. Zool. Soc. London. – 1964. – 143. – N 2. – 331-333.
672. Matrai K., Kabai P. Winter Plant Selektion by Red and Roe Deer in a Forest Habitat in Hungary // Acta theriol. – 1989. – Vol. 34. – N 15. – 227-234.
673. McIntosh D.L. Reproduction and growth of the fox in the Canberra district // C. S. R. O. Wildlife Res. – 1963. – 8. – N 2. – 132-141.
674. McIntyre M.P. The potential for commercial deer farming in New Zealand // Calif. Georg. – 1976. – 16. – 19-28.
675. McCullough D. Long rangemovements of large terrestrial mammals // Contrib. Mar. Sci. – 1985. – 27. – Suppl. – 444-465.
676. McPhee H.S., Russel E.Z., Zeller J. Am inbreeding experiment with Poland China swine // J. Herredity. – 1931. – 22. – 383-403.
677. Matschi P. Die wissenschaftliche Bezeichnung der sogenannten Altai-Hirsche // Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. – 1907. – N. 8. – 221-228.
678. Mauget R. Seasonal changes in growth and food intake in the wild boarendocrine correlates // Regul. endocrinien. et adapt. environ.: Colloq. int. Cent. étud. biol. anim. sauvag., Chize, 1-5 jull., 1985. – Paris. – 1986. – 325-328.
679. Maurel D., Boissin J. Plasma thyroxine and testosterone levels in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) during the annual cycle // Gen. and Comp. Endocrinol. – 1981. – N 3. – 402-404.
680. Mech D. Disproportionate sex rations of wolf pups // J. Wildlife Manag. – 1975. – 39. – N 4. – 737-740.
681. Meerwarth H. Lebensbilder aus der Tierwelt. Säugetiere 1. – Leipzig: Verlag R. Voigtländer, 1909. – B. 1. – 1-628.
682. Menzel K. Froschlinge, überläufer, grobe Sauen // Wild und Hund. – 1981. – 84. – N 16. – 386-389.
683. Miller J.A. Survival: sizing up the sexes // Sci. News. – 1985. – 127. – N 3. – 40.
684. Mitchell B.B., McCowan D., Nicholson I.A. Annual cycles of body weight and condition in Scottish Red deer, *Cervus elaphus* // J. Zool. – 1976. – 180. – N 1. – 107-127.
685. Mitchell B., Brian D. The effects of age and body size on fertility in female red deer (*Cervus elaphus* L.) // XIth. Int. Congr. Game Biol., Stockholm, 1973. – Stockholm. – 1974. – 89-98.
686. Mitchell B., Crisp J. Some properties of Reed deer (*Cervus elaphus*) at exceptionally high population-density in Scotland // J. Zool. – 1981. – 193. – N 2. – 157-169.
687. Möller D. Die Fertilität der Feldhasenpopulationen // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. m-wo roln. i lesne. – 1976. – 69-74.
688. Mondain-Monval M., Andy M.C., Lamy E., Simon P., Scholler R., Bonnin M. Seasonal changes in gonadotropic and gonadal functions in the red foh females (*Vulpes vulpes*) // Regul. endocrinien. et adapt. environ.: Coloq. int. Cent. étud. biol. anim. sauvag. – Paris. – 1986. – 57-62.
689. Mulder J.L., Wallage-Drees J.M. Red fox predation on young rabbits in breeding burrows // Neth. J. Zool. – 1979. 29. – N 1. – 144-149.
690. Murray J.D., Stanley T.A., Brown D.L. On the spatial spread of rabies among foxes // Proc. Roy. Soc. London. – 1986. – B. 229. – N 1255. – 111-150.
691. Myers K., Schneider E. Observations on reproduction, mortality and behaviour in a small, freeliving

- population of wild rabbits // C. S. I. R. O. Wildlife Res. – 1964. – 9. – N 2. – 138-143.
692. Naaktgeboren C. Die Fortpflanzung des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (L.) mit besonderer Berücksichtigung von Schwangerschaft und Geburt // Zool. Anz. – 1965. – 175. – N 4-6. – 235-263.
693. Neal E. A litter of life badger cubs in an overground nest // J. zool. – 1987. – 212. – N 2. – 349-350.
694. Nečas J. Zur Anpassungsfähigkeit des Rehwildes in der Großlandwirtschaft // Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. – Berlin. – 1968. – N 104. – 27-34.
695. Nelson M.E., Mech L.D. Deer social organization and wolf predation in Nort // J. Wildlife Monogr. – 1981. – N 77. – 1-53.
696. Nygren T., Pesonen M., Tykkylainen R., Wallen M-L. Hirvikannan ikajakautumassa nakyyvat verotuksen jaljet // Riistantutkimusken tiedote. – 1999. – N 158. – 1-15.
697. Orbetenov A., Uloth W. Zu einigen Problemen der Muffelwild-Bewirtschaftung in Bulgarien // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. – 2003. – Bd. 28. – GmbH. – 105-108.
698. Ondersheka K. Wildtierenährung und Wildtierökologie aus der Sicht der Veterinärmedizin // Allg. Forstzeitung. – 1975. – 86. – N 2. – 53-57.
699. Page R.J. Dispersal and population density of the fox (*Vulpes vulpes*) in an area of London // J. Zool. – 1981. – 194. – N 4. – 485-491.
700. Páv J., Semizorova I. Ovivňování zdavotního stavu zajice dusikatými hnojivy a preventivní opatření v honitbách // Zpr. lesn. vysk. – 1987. – 32. – N 2. – 14-16.
701. Parer I., Conolly D., Sobeý W. Myxomatosis the introduction of a highly virulent strain of myxomatosis into a wild rabbit population at urana in New South Wales // Austral. Wildlife Res. – 1981. – 8. – N 3. – 613-626.
702. Parer I., Fullagar P. Biology of rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in subtropical Queensland // Austral. Wildlife Res. – 1986. – 13. – N 4. – 545-557.
703. Passarge H. Über die Bedeutung von Altricken für die Rhewildpopulation // Beitr. Forstwirt. – 1972. – 6. – N 2. – 20-25.
704. Pavlov P.M., Hone J. The behavior of ferai pigs, *Sus scrofa*, in flocks of lambing ewes// Austral. Wildlife Res. – 1982. – 9. – N 1. – 101-109.
705. Pemberton J.M., Smith R.H. Lack of biochemical polymorphism in British fallow deer // Heredity. – 1985. – 55. – N 2. – 199-207.
706. Pépin D. Die Situation der Hasen in Frankreich // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 9-19.
707. Pépin D. Phase finale du cycle de reproduction du lièvre, *Lepus europaeus* // Mammalia. – 1977. – 41. – N 2. – 221-230.
708. Pépin D., Cargnelutti B. Dispersion et cantonnement de lièvres de repeuplement (*Lepus europaeus*) // Biol. Behav. – 1985. – 10. – N 4. – 353-365.
709. Pépin D. Dynamics of a heavily exploited population of brown hare in a large-scale farming area // J. Appl. Ecol. – 1987. – 24. – N 3. – 725-734.
710. Pereira M.J.R. Effects of human and wolf (*Canis lupus*) presence on a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in Northeastern Portugal (Serra da Noqueira) // Trans 17th Congr. Int. Union Game Biol. – Brussels. – 1985. – 671-678.
711. Petrow P. Über den Hasenbestand in Bulgarien // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 1-3.
712. Pielowski Z. Die Jaresbilanz einer Hasenpopulation in Polen // Taguncber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. – Berlin. – 1968. – N 4. – 129-137.
713. Pielowski Z. On the present state and perspectives of the European hare breeding in Poland // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 25-27.
714. Pielowski Z. The role of foxes in the reduction of the European hare populations // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976 a. – 135-148.
715. Pielowski Z. Cats and dogs in the European hunting ground // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976 6. – 153-156.
716. Pielowski Z. Hunting activity vs. population dynamics of the European hare // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976 b. – 259-263.
717. Pielowski Z., Raczyński J. Ecological condition and rational management of hare population // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 269-286.
718. Pilot M., Dąbrowski M.J., Hayrapetyan V., Yavruyan E.G., Kopaliani et all. Genetic Variability of the Grey Wolf *Canis lupus* in the Caucasus in Comparison with Europe and the Middle East: Distinct or Intermediary Population? // PLoS ONE. – 2014. – V. 9 (4). – 1-14.
719. Pimlott D.N. Predation and productiviti of Game populations in North America // Тр. 9 междунар. конгресс биологов-охотоведов. – Москва. – 1970. – 63-73.
720. Pine D., Gerdes G. Wild pigs in Monterey County, California // Califf. Fish and Game. – 1973. – 59. – N 2. – 126-137.
721. Pontabla H. de, Lucas A. Dialouge sur la myxomatose // Saint-Hubert. – 1976. – 75. – N 1. – 7-9.
722. Pullainen E. Occurrence and spread of the roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in eastern Fennoscandia since 1970 // Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn. – Vol. 56. – N 1. – 1980. – 28-32.
723. Raesfeld F. Das Rhewild. – Hamburg-Berlin: Parey, 1956. – 1-328.
724. Rambotti F. Deer farming in Italy // Bull. Roy. Soc. N. Z. – 1985. – N 22. – 387-389.
725. Rajakoski E., Koivisto I. Possible reasons for the Variations in the moose population in Finland // Тр. 9 междунар. конгр. биологов-охотоведов. – Москва. – 1970. – 799-801.
726. Reimoser F., Zandl J. Rhewildmarkirung // Österr. Weidwerk. – 1987. – N 5. – 4-5.
727. Rieck W. Die Jagdliche Nutzung des Hasenbesatzes // Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen und Mitt. – 1963. – N 33. – 137-143.
728. Rieck W. Zuwachs und Abschuß beim Hasenbesatz des Reviers Biebesheim an Rhein // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 5. – Berlin. – 1966. – N 90. – 95-98.
729. Rozenko N., Volokh A. The golden jackal (*Canis aureus* L., 1758) as a new species in the fauna of Ukraine // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. – 2010. – Bd. 35. – GmbH. – 237-246.
730. Roggers P., Myers K. Ecology of the european wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Mediterranean habitats. I. Distribution in the landscape of the Coto Doñana, S. Spain // J. Appl. Ecol. – 1979. – 16. – N 3. – 691-703.
731. Roggers P.M. Ecology of the european wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Mediterranean habitats. II. Distribution in the landscape of the Camargue, S. France // J. Appl. Ecol. – 1981. – 18. – N 2. – 355-371.
732. Rösler R. Zweiter Nachweis des Goldschakals (*Canis aureus* L., 1758) in der Fauna Deutschlands, mit Bemerkungen zur Arealexpansion der Art in Europa // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. – 2012. – Bd. 37. – GmbH. – 215-218.
733. Sabadoš K. Kvantitativny a kvalitativny vývoj muflónej zveri na Slovensku // Pol'ovn. zb. – 1974 (1975). – N 4. – 25-35.
734. Sackmann H.-J., Missbach K. Körpermasse und -maße beim Lämmern des Muffelwildes in einem Wildgehege in den Jahren 1981 bis 1999 // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. – 2010. – Bd. 35. – GmbH. – 163-169.
735. Sáez-Royuelle C., Telleria J.L. Reproductive trends of the wild boar (*Sus scrofa*) in Spain // Folia zool. – 1987. – 36. – N 1. – 21-25.
736. Salzmann-Wandeler I. Feldhasen – Abschusszahlen in der Schweiz // Ecol. and manag. Europ. hare populations. – Warszawa: Panstv. w-wo roln. i lesne. – 1976. – 35-40.
737. Schaal A. Mise en evidence d'un comportement de reproduction en aréne chez le Daim d'Europe (*Dama d. dama*) // C. r. Acad. Sci. – 1986. – Ser. 3. – 303. – N 18. – 729-732.
738. Schellner H.-P. Krankheiten des Damwildes (*Cervus dama* L., 1758): Untersuchungsergebnisse von 1977-1982 // Tierärztl. Wochenschr. – Berlin und München. – 1982. – 95. – N 15. – 293-294.
739. Schreiber R. Ergebnisse der Erfassung der Schalenwildverluste im Kreis Schleiz // Unsere Jagd. – 1979. – 29. – N 3. – 72-79.
740. Schröpfer R., Nyenhuis H. Die Bedeutung der Landschaftsstruktur für Feldhase // Z. Jagdwiss. – 1982. – Bd. 28. – N 4. – 213-231.

741. Schwierz G., Wachendörfer G. Stude über die Ursachen des starken Rückganges der Dachspopulation in Hessen im Zeitraum 1952-1977 // Z. Jagdwiss. – 1981. – Bd. 27. – N 3. – 145-153.
742. Seber A. Gute und schlechte Hasenjahren // Wild und Hund. – 1977. – 80. – N 4. – 87-90.
743. Siefke A. Verbreitung und Bestandsgrößen des Damwildes (2) // Unsere Jagd. – 1978. – 28. – N 7. – 196-197.
744. Siefke A. Die Jagdwirtschaftliche Bedeutung parasitischer Wurmer bei Rhe- und Damwild // Beitr. Jagd und Wildforsch. – 1966. – Bd. 5. – N 90. – 191-205.
745. Slamečka J., Hell P., Jurčík R. Brown hare in the Westslovak Lowland // Acta scientiarum naturalium Academia scientiarum Bohemicae. – Brno. – 31. – N 3-4. – 1997. – 1-115.
746. Spassov N. The position of Jackal in the *Canis genus* and Life-History of the Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria and on the Balkans // Historia natur. Bulgar. – Sofia. – 1989. – N 1. – 44-56.
747. Spittler H. Zum Auf und Ab der Wildkaninchen // AFZ/Der Wald. – 1998. – N 1. – 6-7.
748. Spitz F. Aspects démographiques de la stratégie adaptative du sanglier (*Sus scrofa*) de Camarque // Actes Colloq. biol. populat. – Lyon. – 1987. – 585-589.
749. Spitz F. Mortalité et dispersion chez le sanglier (*Sus scrofa*) de Camarque // Gibier faune sauvage. – 1989. – N 6 (mars). – 27-42.
750. Spitz F., Pépin D. Aspects démographiques de la stratégie adaptative du sanglier (*Sus scrofa*) // Trans. 17th Congr. Int., Union Game Biol.: Actes Colloq., biol. populat. – Brussels. – 1985. – Pt. 2. – 953-959.
751. Squib R. Mating success of yearling and older bull elk // J. Wildlife Manag. – 1985. – 49. – N 43. – 744-750.
752. Staines B.W. A review of factors affecting deer dispersion and their relevance to management // Mammal Rev. – 1974. – 4. – N 3. – 79-91.
753. Stracciari G., Herlanti M., Rosmini R., Malvist K., Stracciari J., Trocchi V. Su un episodio di tossicosi ambientale da fitofarmaci in *Lepus europaeus* Pallas // Ric. Ecol. Selvag. – 1980. – N 6. – 28-36.
754. Štěrbá F., Zámek L. Parazitární příčiny ztrát srnčí zvěře v letech 1972-1981 // Veterinarství. – 1985. – 35. – N 3. – 131-135.
755. Štěrbá F. Výskyt a sezónní dynamika yersinióz (*Y. pseudotuberculosis*, *Y. enterocolitica*) stafylokokózy a pasteurelózy zajíců v letech 1976-1982 // Vet. med. (ČSSR). – 1985. – 30. – N 6. – 359-372.
756. Strandgaard H. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalo and the factors regulating its size // Danish Rev. Game Biol. – 1972. – Vol. 7. – N 1. – 1-205.
757. Stubbe C., Stubbe M., Stubbe I. Zur Reproduktion der Rehwildpopulation – *Capreolus c. capreolus* (L., 1758) – des Wildforschungsgebietes // Hercinia. – 1982. – 19. – N 1. – 97-109.
758. Stubbe C. Lebensraumnutzung und Populationsumsatz des Schwarzwildes in der DDR – Ergebnisse der Wildmarkierung // Unsere Jagd. – 1987. – 37. – N 8. – 220-230.
759. Stubbe C. Zur Entwicklung und Bewirtschaftung der Rehwildbestände in DDR // Unsere Jagd. – 1988. – 38. – N 6. – 164-165.
760. Stubbe M. Zur Populationsbiologie des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (L.) // Hercynia. – 1967. – 4. – N 1. – 1-10.
761. Stubbe M. Der Fischotter *Lutra lutra* (L., 1758) in DDR // Zool. Anz. – 1977. – N 3-4. – 265-285.
762. Symonds R.J. The Fallow Deer of Hayley Wood // Nature Cambridgeshire. – 1979. – N 22. – 15-20.
763. Tapper S.C., Barnes R.F. Influence of farming practice on the ecology of the brown hare (*Lepus europaeus*) // J. Appl. Ecol. – 1986. – 23. – N 1. – 39-52.
764. Teillaud P. Stratégies alimentaires et statut social chez le sanglier en Captivité // Behavioural Processes. – 1986. – N 12. – 327-347.
765. Telleria J.L., Sáez-Royuela, C. L'évolution démographique du sanglier (*Sus scrofa*) en Espagne // Mammalia. – 1985. – 49. – N 2. – 195-202.
766. Tinbergen N. Von den Vorratskammern des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.) // Z. Tierpsychol. – 1965. – N 2. – 119-149.
767. Tottewitz F., Neumann M. Untersuchungen zur Lebensraumnutzung des Rotwildes (*Cervus elaphus* L.) auf der Halbinsel Darß/Zingst im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft durch GPS-Satelliten-Telemetrie // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2010. – Bd. 35. – GmbH. – 15-31.
768. Tschiderer K. Muffelwild (*Ovis ammon musimon*) Studie // Z. Jagdwiss. – 1974. – 20. – N 4. – 185-192.
769. Tular B.F. An unusually long-lived red fox // N.Y. Fish and Game J. – 1983. – 30. – N 2. – 227.
770. Ueckermann E., Hansen P. Das Damwild. – 2002. – Berlin: Kosmos Verlag. – 1-262.
771. Ulmenstein R.F. Beiträge zur Aufzucht, Jugendentwicklung und Elternbindung handaufgezogener Damwildkälber (*Dama dama*) // Unsere Jagd. – 1985. – 31. – N 2. – 65-72.
772. Vasiliu G.D. Verzeichnis der Säugetiere Rumuniens // Säugetierkunde. – 1961. – N 9. – 56-68.
773. Volokh A. Land mammals of the north-eastern Gydan peninsula in 1989 // Heritage of the Russian Arctic – Moscow: Ecopros Publishers. – 2000. – 554-558.
774. Volokh A. Condition of the Wild Boar (*Sus scrofa*) in the Steppe Ukraine // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2008. – Bd. 33. – GmbH. – 313-323.
775. Volokh A. M. History and status of the population dynamics of moose in the steppe zone of Ukraine // Alces. – Canada. – 2009. – Vol. 45. – 5-12.
776. Volokh A. Expansion and reproduction of wolf (*Canis lupus* L.) populations in the steppe zone of Ukraine // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2011. – Bd. 36. – GmbH. – 105-115.
777. Volokh A., Rozhenko N. Death of predators (*Carnivora*) in South Ukraine and their reasons // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2013. – Bd. 38. – GmbH. – 173-178.
778. Wandeler I., Huber W. Zur Altersaufbau der bemschen Feldhasenbestände im Jhare 1967 // Rev. Suisse zool. – 1969. – 76. – N 3. – 680-686.
779. Wheeler S.H., King D.R. The European Rabbit in South-Western Australia. II. Reproduction // Austral. Wildlife Res. – 1985. – 12. – N 2. – 197-212.
780. Wikan S., Henriksen G. Marhund – ny art for Norge. // Fauna. – 1991 – B. 44. – N 3. – 210-213.
781. Wynne-Edwards V.C. Population control in animals // Scient. Amer. – 1964. – 211. – N 2. – 68-74.
782. Włodek K., Krzywinski A. Zur Biologie und Verhalten des Marderhundes (*Nyctereutes procyonoides*) in Polen // Z. für Jagdwis. – 1986. – 32. – N 4. – 203-215.
783. Wodzicki K., Darwin J.H. Observations on the reproduction of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) at varying latitudes and altitudes in New Zealand // N.Z.J. Sci. – 1962. – N 4. – 463-474.
784. Woloch A. Aktueller Stand der Muffelwildpopulation in der Ukraine // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2003. – Bd. 28. – GmbH. – 135-141.
785. Woloch A. Dynamik der Fauna der Jagdsäugetiere in der Südukraine im XX. Jharhundert // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2007. – Bd. 32. – GmbH. – 239-249.
786. Woloch A., Roženko N. Die Akklimatisation des Marderhundes (*Nyctereutes procyonoides* Matsch.) in der Südukraine // Beiträge zur Jagd & Wildforschung. – 2007. – Bd. 32. – GmbH. – 409-422.
787. Wright S. Evolution and the genetics of populations // Experimental results and evolutionary deductions. – Chicago: Univ. Chicago press, 1977. – Vol. 3. – 1-613.
788. Zeida J., Homolka M. Habitat selection and population density of field roe deer (*Capreolus capreolus*) outside the growing season // Folia zool. – 1980. – 29. – N 2. – 105-115.
789. Zon A., Bielanski P., Niedzwiedek S. Study on the system of mating the raccon dog (*Nyctereutes procyonoides*) // Scientifur. – 1989. – 13. – N 2. – 141-144.
790. Zvychnaya E.Yu., Volokh A.M., Kholodova M.V., Danilkin A.A. Mitochondrial DNA Polymorphism of the European Roe Deer, *Capreolus capreolus* (Artiodactyla, Cervidae) from the South-West of Ukraine // Вестн. зоол. – 2013. – 47. – N 5. – 415-420.

Научное издание

А. М. ВОЛОХ

ОХОТНИЧЬИ ЗВЕРИ СТЕПНОЙ УКРАИНЫ

В 2-х книгах

Книга первая

Подписано в печать ____ г.
Формат 70х100/16. Бумага Офс.
Усл. печ. листы 33,48. Тираж 300 экз.

Издание и печать: ЧП «ОЛДИ-ПЛЮС»
e-mail: oldi-ks@i.ua
73033 г. Херсон, а/я № 15
Свид. сер. ХС № 2 от 16.08.2000 г.