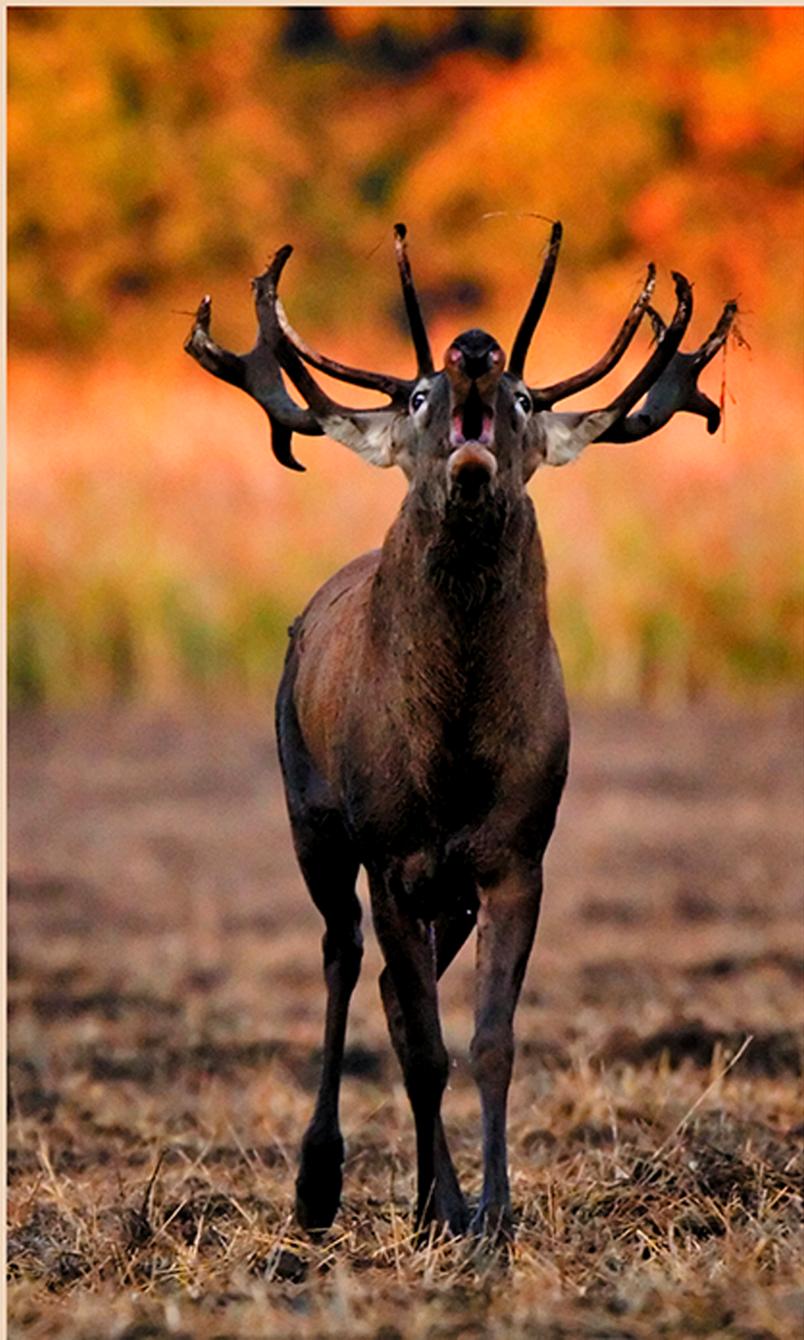


А.А. ДАНИЛКИН

**ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ
ДИКИХ КОПЫТНЫХ РОССИИ**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России:
оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»

А.А. ДАНИЛКИН

**ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ
ДИКИХ КОПЫТНЫХ РОССИИ:
ГИПОТЕЗЫ, ФАКТОРЫ,
ЗАКОНОМЕРНОСТИ**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2009

УДК 599.73
ББК 28.69

Данилкин А.А. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 310 с.

Проанализированы современные гипотезы и исследованы основные факторы динамики населения диких копытных животных России, выявлены закономерности этого процесса и рассмотрены актуальные проблемы оптимизации управления ресурсами.

Для охотоведов, зоологов, экологов и специалистов по охране природы.

Табл. 63. Ил. 18. Библиогр. 1605.

Рецензенты: доктор биологических наук, профессор В.В. Дежкин
кандидат биологических наук А.А. Луцкекина

ISBN 978-5-87317-598-7

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2009
© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2009

ПРЕДИСЛОВИЕ

Численность любого вида животных постоянно изменяется во времени и пространстве и сопровождается качественными трансформациями структуры популяций и их роли в биоценозах. Существуют десятки различных гипотез, так или иначе объясняющих причины и механизмы динамики населения. Тем не менее общепринятой теории динамики популяций животных до сих пор нет, как нет и единой точки зрения о причинах и ведущих факторах, определяющих возникновение количественных популяционных изменений.

Динамика населения охотничьих видов особенно специфична в связи с влиянием антропогенных факторов, что усиливает дискуссионность. Одни ученые настойчиво пытаются доказать наличие многолетней цикличности в динамике популяций и ее связь с солнечными явлениями и изменениями фитоценозов, другие не менее успешно отрицают наличие таких закономерностей и ведущее значение отводят охоте и проблеме «хищник – жертва».

В последние десятилетия в России особенно жаркие споры велись в отношении закономерностей динамики населения диких копытных. Резкое сокращение их ресурсов в 90-е годы XX в. специалисты «Центрохотконтроля» Министерства сельского хозяйства (МСХ) РФ связали с ухудшением климатических условий, уменьшением продуктивности фитоценозов и недостатком качественного корма для животных (Ломанов, 1995, 2000а, 2007; Ломанов, Ломанова, 1996; Сидоров, Букреева, 1999; Сидоров, 2000, 2003, 2004; Рожков и др., 2001). Эта точка зрения была поддержана Охотдепартаментом РФ (Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1995 г.», 1996 г.; Справка Охотдепартамента РФ «О состоянии и перспективах развития охотничьего хозяйства России», 1997 г.; Тихонов, 1997; и др.) и, несмотря на возражения многих ученых Российской академии наук и Института охотничьего хозяйства и звероводства (ВНИИОЗ), стала основополагающей в управлении популяциями этих животных на государственном уровне в конце XX – начале XXI вв. Успехов в этом деле, как известно, достичь не удалось.

По долгосрочному прогнозу ученых МСХ РФ, с 2007–2010 гг. ожидается новое резкое сокращение численности многих видов охотничьих животных. «По оценке, основанной на анализе вековой динамики продуктивности биогеоценозов, численность лося в 2020-е годы в России только за счет естественных причин может уменьшиться до 200–300 тыс. голов», а в центральных областях достигнет векового минимума в 2014–2015 гг. «К 2023 году общее поголовье охотничьих животных в России только за счет естественных причин может сократиться в 3–4 раза» (Ломанов, 1995, 1996, 2007; Ломанов, Ломанова, 1996). Такое масштабное сокращение населения диких копытных неминуемо привело бы к резкому сокращению охотничьей добычи, дальнейшей деградации охотничьего хозяйства, к существенному уменьшению численности крупных хищников из-за недостатка кормовой базы и к возможному исчезновению некоторых редких видов (тигра, леопарда и др.).

Каковы реальные причины динамики населения диких копытных животных в России, и что нужно сделать для восстановления и увеличения их скудных ресурсов в условиях глобального потепления климата? Если главный фактор динамики — продуктивность фитоценозов, то логично было бы все усилия охотничьего хозяйства направить на ее увеличение. Если же это охота и хищники, то основные усилия следует сосредоточить на охране копытных. Есть и другие значимые факторы, которые тоже нужно учитывать в практике охотничьего хозяйства. Очевидно, что разумное управление ресурсами важнейших охотничьих животных немислимо без глубокого понимания закономерностей динамики их населения и роли человека в этом процессе.

Мое исследование, основанное на 40-летних наблюдениях за дикими копытными в природе и анализе нескольких тысяч публикаций, надеюсь, станет еще одним «кирпичиком» в сбережении этого бесценного возобновляемого природного ресурса и возрождении охотничьего хозяйства России.

Эта книга в основном предназначена для специалистов-практиков, управляющих ресурсами диких копытных животных. По этой причине материал изложен в максимально доступной форме без излишней научной терминологии, формул и сложных расчетов. Значительная часть фактического материала опубликована мной ранее в монографиях «Олени» (1999), «Свиные» (2002), «Полорогие» (2005) и «Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами)» (2006). Однако все они изданы мизерными тиражами, и некоторые уже стали библиографической редкостью. Поэтому повторение отдельных сведений будет не лишним и особенно полезным для начинающих биологов и охотоведов.

В книге использованы официальные учетные сведения, опубликованные или любезно предоставленные мне в разные годы Министерством сельского хозяйства СССР, Главохотой РСФСР, ЦНИЛ Главохоты, Охотдепартаментом РФ и Государственной службой учета охотничьих ресурсов России. Эти данные не отличаются особой точностью (численность северного оленя на Таймыре в 2001 г., например, по оценкам «Центрохотконтроля», составляла 354 тыс., по оценкам НИИСХ Крайнего Севера РАСХН — более 1 млн голов). Они не раз корректировались специалистами Государственной службы учета охотничьих ресурсов, в связи с чем в ежегодных ведомственных отчетах и других публикациях приводятся разные цифры. Тем не менее при относительно стандартных ежегодных погрешностях и определенных допусках эти сведения вполне пригодны для сравнительного анализа.

Автор приносит глубокую благодарность профессорам В.В. Дежкину, В.А. Кузякину, кандидату биологических наук А.А. Лушекиной, редактору К.Г. Михайлову за ценные замечания при прочтении рукописи, чл.-корреспонденту РАН Б.Р. Стригановой за финансовую поддержку издания книги, Л.Л. Данилкиной за помощь в поиске необходимой литературы, О.Е. Пантелееву за любезно предоставленные фотографии, помещенные на обложке, а также всем коллегам-зоологам, охотоведам, егерям и охотникам, участвовавшим в полевых исследованиях, сборе материала и обсуждении проблем динамики населения диких копытных и восстановления их ресурсов.

ДИНАМИКА И ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ДИКИХ КОПЫТНЫХ

Гипотезы динамики населения животных

Динамика населения животных, как известно, — закономерное изменение числа особей в популяциях данного вида на протяжении года или ряда лет, определяемое рождаемостью, смертностью и перемещениями. Описанию и анализу процессов динамики посвящены тысячи публикаций и десятки специальных монографий. Тем не менее эта проблема остается дискуссионной.

Долгое время в среде ученых доминировала так называемая климатическая теория динамики популяций, в которой ведущую роль отводили климатическим факторам, а циклы динамики связывали с солнечной активностью. На ее основе позднее возникла трофоклиматическая или трофическая теория, в рамках которой доказывалось, что рост или падение численности животных зависит главным образом от состояния растительности, т.е. от кормовой базы. Приверженцы биоценологического направления увязывали популяционные колебания с сукцессиями или рассматривали взаимодействие животных и растений как частный случай системы «хищник–жертва» — кормовая база регулирует популяции потребителей и сама в значительной мере контролируется ими. Однако не менее убедительными были и гипотезы о доминирующей роли хищников и эпизоотий в популяциях жертв, а также внутрипопуляционной регуляции численности или авторегуляции посредством стресса или генетического контроля. В последнее время экологи все чаще рассматривают динамические колебания поголовья животных как процесс, определяемый комплексным воздействием эндо- и экзогенных факторов (Elton, 1924, 1942; Калабухов, 1935; Формозов, 1935, 1942; Северцов, 1941; Лэк, 1957; Наумов, 1963; Викторов, 1967, 1971; Шварц, 1969а, 1980; Кошкина, 1970; Реймерс, 1972; Lidicker, 1973; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Шилов, 1977, 1997; Максимов, 1984; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002; Чернявский, 2002; и мн. др.).

Сторонник многофакторной теории динамики населения животных и я, поскольку приводимые ниже факты, безусловно, подтверждают ее правомерность. Замечу лишь, что динамика поголовья охотничьих зверей существенно отличается от таковой у промысловых видов, поскольку доминирующим в этом процессе нередко становится антропогенное воздействие.

Подробный анализ существующих гипотез выходит за рамки настоящего исследования динамики населения диких копытных России. Наибольший интерес в этом плане представляет трофоклиматическая гипотеза И.К. Ломанова (1995), ставшая в последние годы теоретической основой управления ресурсами охотничьих животных на государственном уровне.

Она формулируется следующим образом. Динамика населения лося определяется преимущественно ежегодным количеством побегов наиболее каче-

ственных кормов — ив и осин, рост которых зависит от количества осадков, запаса влаги в почве и температурного режима апреля – июня. Данные метеорологические параметры испытывают колебания с налагающимися периодами 3–5, 7–8, 14–18, 30–36 и 96–103 года, вызванные изменением солнечной активности (не только колебанием количества солнечных пятен, но и мест их локализации). Вслед за ними колеблется запас наиболее ценных кормов, изменения которого вызывают циклы в динамике населения лося с такими же периодами. Кормовая емкость угодий в засушливые годы в несколько раз ниже, чем во влажные. В случаях, когда численность лося близка к кормовой емкости, недостаток кормов приводит к увеличению смертности и уменьшению плодовитости животных. Антропогенная сукцессия растительности и усиление браконьерства в периоды социально-экономических потрясений не могут принципиально изменить глобальный природный ритм колебаний численности лося и других видов копытных (Ломанов, 1995, 2000а, 2007; Ломанов, Ломанова, 1996, 2000).

Причину резкого уменьшения поголовья сайги в последнее десятилетие XX в. российские ученые-охотоведы тоже связывают с «циклической закономерностью развития» популяций и «климатическими и негативными флористическими изменениями условий среды обитания, оказавшими влияние на снижение репродуктивного потенциала и выживаемость животных» (Сидоров, Букреева, 1999; Сидоров, 2000, 2003, 2004).

При всей привлекательности, особенно для специалистов, управляющих ресурсами копытных (поскольку все провалы в управлении популяциями можно списать на климат), эта широко пропагандируемая гипотеза, на мой взгляд, глубоко ошибочна и крайне вредна для охотничьего хозяйства.

Глобальные изменения климата и продуктивности фитоценозов, несомненно, могут так или иначе влиять на условия обитания животных и на их численность. Однако убедительных доказательств, показывающих четкую цикличность и синхронность в динамике населения копытных и ее прямую зависимость от солнечной активности, температуры, влажности и, в конечном счете, от трофического фактора, пока никем не представлено. В глобальном масштабе отрезок времени (около 50 лет), в течение которого известна «абсолютная» численность этих зверей, чрезмерно короток и слишком много тесно взаимосвязанных между собой природных и антропогенных факторов, среди которых весьма сложно вычленить влияние именно трофоклиматического фактора. Более того, в последние столетия этот важный в целом фактор не был первостепенным в динамике поголовья промысловых копытных, что я надеюсь показать ниже.

В качестве модельного объекта при изучении факторов динамики популяций копытных исследователи обычно выбирают лося, поскольку это важнейший и ежегодно учитываемый в последние десятилетия охотничий вид. Лось, наряду с косулями, оленями, кабаном и сайгой, будет модельным видом и в нашем исследовании.

Динамика поголовья диких копытных

По описаниям путешественников-первопроходцев, во второй половине II тысячелетия диких копытных на территории России было «великое множество», «громадное, неимоверное количество», они встречали на своем пути «великие, несметные стада». Эти животные были одним из основных источников пищи человека, а в Сибири они практически полностью заменяли домашний скот (Рычков, 1772, изд. 1999; Паллас, 1773, 1786; Гмелин, 1777, 1785, 1806; Маак, 1859; Пржевальский, 1867, 1870; Черкасов, 1867, изд. 1962, 1990; Миддендорф, 1869; Сабанеев, 1872, 1875, изд. 1988; Никольский, 1883; Силантьев, 1898; Кузнецов, 1899; Туркин, Сатунин, 1902; Динник, 1910; Арсеньев, 1914; Соловьев, 1922; Бромлей, Кучеренко, 1983; Жаргалов, 1996; Собанский, 2005; и др.).

Уменьшение ресурсов копытных стало заметным с XVII в. (Кириков, 1952, 1953, 1955, 1959, 1960, 1963, 1966, 1976, 1983), и уже с этого времени государство пыталось регулировать промысел зверей и ограничивать их добычу. Масштаб промысла, тем не менее, был впечатляющим. Даже в конце XIX в. в России ежегодно промышленляли до 50 млн зверей, в том числе более 1,2 млн копытных. В Восточной Сибири добывали около 100 тыс. изюбрей и дзерена, в Западной Сибири — до 50 тыс. маралов. Добыча косуль достигала 500 тыс., кабарги — 10–15, лося — 300, козлов и баранов — до 200, кабана вместе с куланом, джигетаем и шакалом — до 100 тыс. (Туркин, 1899; Туркин, Сатунин, 1902). Перед Первой мировой войной охотники ежегодно изымали из популяций более 410 тыс. особей: лося — около 80 тыс., изюбря и марала — 25, дикого северного оленя — 20, косуль — 200, кабана — 50, кабарги — 25 тыс., а также немало баранов и сайгаков (Бутурлин, 1924). Эти цифры — наглядное свидетельство высокой численности диких копытных в недалеком прошлом.

В начале XX в. численность копытных сократилась особенно резко. В густонаселенной европейской части России, на юге Сибири и Дальнего Востока многие популяции были уничтожены или оказались на грани выживания. В дальнейшем для частичного восстановления поголовья потребовались десятилетия охраны и масштабное искусственное расселение (Данилкин, 1999, 2002, 2005).

Динамика населения важнейших охотничьих видов копытных во второй половине XX – начале XXI вв. отражена в таблицах 1–7. Эти официальные сведения непременно понадобятся нам для дальнейшего анализа.

В XX в. ресурсы копытных в России были минимальными в 20–30-е годы, максимальными — в конце 80-х – начале 90-х годов (около 3,5–3,8 млн голов). Затем произошло резкое (более чем на 1 млн особей) их уменьшение: сайги — с 270 до 17 тыс., лося — с 900 до 520, косуль — с 820 до 630, северного оленя с 1000–1200 до 830, пятнистого оленя — с 18 до 9, кабана — с 300 до 160 тыс. Поголовье «краснокнижного» зубра и зубробизона сократилось с 2,2 до 0,7 тыс. Кавказская серна, безоаровый козел, горал и архар находятся на грани истребления. Численность других горных копытных, по официальным данным, почти не изменилась, однако прослеживается тенденция дробления ареалов на быстро исчезающие очаги. Заметно росли лишь стада овцебыка, недавно вселенно-

Таблица 1. Численность (тыс. особей) лося в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Год	Кол-во	Год	Кол-во										
1950	266	1960	475	1970	500	1980	733	1990	832	2000	600		
1951	280	1961	480	1971	516	1981	795	1991	904	2001	566		
1952	294	1962	514	1972	556	1982	773	1992	889	2002	523		
1953	300	1963	506	1973	605	1983	714	1993	813	2003	526		
1954	310	1964	500	1974	643	1984	715	1994	751	2004	540		
1955	333	1965	476	1975	671	1985	784	1995	673	2005	565		
1956	353	1966	449	1976	744	1986	763	1996	622	2006	596		
1957	395	1967	452	1977	750	1987	826	1997	609	2007	605		
1958	417	1968	430	1978	752	1988	788	1998	631	2008	614		
1959	487	1969	455	1979	771	1989	864	1999	632				

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, Государственной службы учета охотничьих ресурсов России, а также по: Исаев, 1959; Гелтнер и др., 1961; Покровский, Щадилов, 1962; Банников, Теллов, 1964; Максимов, 1974; Филонов, 1983; Борисов и др., 1992; Ломанов и др., 1996, 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации; Губарь, 2008 (РОГ. № 49). Отдельные данные в разных источниках существенно отличаются.

Таблица 2. Численность (тыс. особей) европейской (евр.) и сибирской (сиб.) косуль в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Год	Численность			Год	Численность			Год	Численность		
	евр.	сиб.	всего		евр.	сиб.	всего		евр.	сиб.	всего
1950			266	1974	38	267	305	1991	70	678	748
1954			310	1975	44	272	316	1992	74	740	814
1956			353	1976	52	277	329	1993	75	749	824
1957			395	1977	57	267	324	1994	77	727	804
1961	20	323	343	1978	56	274	330	1995	63	673	736
1962	19	342	361	1979	60	270	330	1996	56	620	676
1963	20	385	405	1980	55	273	328	1997	60	571	631
1964	16	382	398	1981	54	278	332	1998	67	597	664
1965	21	319	340	1982	52	276	328	1999	72	597	669
1966	22	316	338	1983	48	276	324	2000	71	641	712
1967	23	297	320	1984	52	273	325	2001	70	621	691
1968	28	269	297	1985	54	364	418	2002	66	579	645
1969	31	256	287	1986	63	380	443	2003	71	558	629 (689)
1970	30	253	283	1987	64	418	482	2004	73	651	724 (742)
1971	32	266	298	1988	67	436	503	2005	83	643	726 (735)
1972	30	270	300	1989	69	517	586	2006	84	675	759 (785)
1973	31	266	297	1990	80	643	723	2007	88	722	810
								2008			832

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, Государственной службы учета охотничьих ресурсов России, а также по: Борисов и др., 1992; Ломанов и др., 1996, 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации; Губарь и др., 2007; Губарь, 2008 (РОГ. № 49). Отдельные данные в разных источниках существенно отличаются.

Таблица 3. Численность (тыс. особей) кабана в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Год	Численность	Год	Численность	Год	Численность	Год	Численность
1961	41	1973	110	1985	140	1997	165
1962	51	1974	132	1986	194	1998	173
1963	42	1975	138	1987	172	1999	174
1964	36	1976	151	1988	188	2000	175
1965	36	1977	155	1989	206	2001	175
1966	38	1978	177	1990	275	2002	191
1967	42	1979	161	1991	300	2003	201
1968	53	1980	150	1992	250	2004	225
1969	71	1981	158	1993	223	2005	264
1970	73	1982	153	1994	179	2006	285
1971	83	1983	155	1995	161	2007	330
1972	99	1984	165	1996	164	2008	360

* Источники информации см. в табл. 2.

Таблица 4. Численность (тыс. особей) благородного оленя в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Год	Численность	Год	Численность	Год	Численность	Год	Численность
1961	115	1973	129	1985	142	1997	166
1962	127	1974	138	1986	132	1998	164
1963	126	1975	139	1987	147	1999	174
1964	129	1976	146	1988	160?	2000	167
1965	124	1977	145	1989	170	2001	173
1966	121	1978	144	1990	160	2002	164
1967	113	1979	150	1991	170	2003	156 (168)
1968	115	1980	149	1992	190	2004	170
1969	117	1981	149	1993	190	2005	174
1970	122	1982	145	1994	165	2006	177
1971	131	1983	143	1995	168	2007	177
1972	129	1984	145	1996	150	2008	184 (190)

* Источники информации см. в табл. 2.

Таблица 5. Численность (тыс. особей) дикого пятнистого оленя в России в XIX – начале XXI вв.*

Век, год	Численность	Год	Численность	Год	Численность
Середина XIX в.	25	1987	21	2000	15
Начало XX в.	10	1988	20	2001	15
Середина XX в.	1–2	1989	20	2002	15
1981	7	1990	18	2003	16
1982	9	1991–1995	18–10	2004	17
1983	10	1996	9	2005	18
1984	17	1997	10	2006	20
1985	22	1998	12	2007	21
1986	17	1999	13		

* Источники информации см. в табл. 2, а также по: Присяжнюк, 1967; Дормидонтов, 1969; Павлов и др., 1974; Рященко, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983.

Таблица 6. Численность (тыс. особей) дикого северного оленя в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Год	Численность	Год	Численность	Год	Численность	Год	Численность
1961	200	1973	741	1985	1009	1997	1213
1962	287	1974	707	1986	1005	1998	1221
1963	250	1975	745	1987	1010	1999	1232
1964	275	1976	836	1988	908	2000	1167
1965	309	1977	835	1989	1017	2001	966
1966	460	1978	890	1990	1005	2002	882
1967	441	1979	876	1991	1018	2003	827 (830)
1968	511	1980	924	1992	1022	2004	896
1969	599	1981	876	1993	971	2005	894
1970	614	1982	899	1994	962	2006	879
1971	608	1983	947	1995	972	2007	902 (893)
1972	626	1984	944	1996	1169		

* Источники информации см. в табл. 2, а также по: Сыроечковский, 1975, 1982, 1986; Фертников и др., 1983, 2003. Отдельные данные в разных источниках существенно отличаются.

Таблица 7. Динамика популяций сайги (тыс. особей) во второй половине XX – начале XXI вв. в России и Казахстане*

Год	Россия, Прикаспий		Казахстан, популяции			
	весной	осенью	уральская	устюрт- ская	бетпак- далинская	всего
1	2	3	4	5	6	7
1950	100		–	–	–	–
1951	180		–	–	–	900
1952	180		–	–	–	–
1953	300		80	–	–	900
1954	100		85	–	560	830
1955	–	300	–	–	–	–
1956	400	–	–	–	–	–
1957	450	500	–	–	–	–
1958	540	811	–	–	–	1500?
1959	348	522	–	–	–	–
1960	186?	297?	–	–	690	1200–1300
1961	342	513	–	–	–	1300
1962	267	400	–	–	–	>650
1963	125	185	–	–	–	>620
1964	115	270	–	–	–	>700
1965	75	118	–	64	412	>480
1966	105	215	–	–	581	590
1967	130	230	–	–	–	–
1968	80	116	–	34	519	550–600
1969	–	213	–	–	–	–
1970	–	190	–	–	–	–
1971	150	246	50	56	995	1100
1972	–	213	–	–	850	900
1973	260	324	–	–	–	–
1974	240	425	70	199	956	1200
1975	340	500	–	–	–	–
1976	390	650	45	117	480	640
1977	420	660	116	–	484	600–700
1978	–	720	120	–	280	500
1979	–	430	100	120	290	510
1980	–	380	120	170	400	690
1981	–	430	160	190	470	820
1982	–	395	180	190	480	850
1983	220	280	150	180	440	770
1984	185	265	40	190	340	570
1985	165	222	50	190	400	640
1986	176	240	70	150	250	470
1987	119	145	100	140	300	540
1988	131	157	90	207	368	665
1989	80	149	135	265	323	723
1990	–	160	138	202	361	700
1991	133	168	236	232	357	825
1992	–	152	298	254	375	927

Таблица 7. Окончание

1	2	3	4	5	6	7
1993	–	148	250	216	510	976
1994	113	142	274	254	282	810
1995	125	220	–	–	212	–
1996	196	300 (336)?	–	214	248	–
1997	270?	380?	–	–	–	–
1998	180	–	104	246	120	470 (410)
1999	55	–	84	200	64	348
2000	25	–	17	116	15	148
2001	18	–	9	58	12	79
2002	19	–	7	19	4 (2)	30
2003	17–20	–	6,5	13	2	21
2004	18	–	9	15	7	31
2005	–	17–20	10	20	10	40
2006	14–16	15–19	13	–	17	47
2007	18	–	–	–	23	55
2008	19	–	–	–	32	61

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ и Государственной службы учета охотничьих ресурсов России с дополнением по: Слудский, 1955; Раков, 1956, 1957; Сорока, 1957; Исаев, 1959; Банников и др., 1961; Жирнов, 1961, 1963, 1982; Слудский, Шубин, 1961, 1963; Жирнов и др., 1965; Смирнов, 1970; Демеуов, 1971; Близнюк, 1975, 1978; Фадеев, 1975а; Фадеев, Шаад, 1978; Близнюк и др., 1980; Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Дежкин, 1985; Жирнов, Максимук, 1994, 1998; Бекенов, Грачев, 1998; Букреева, 1998, 2005, 2007; Грачев и др., 1999; Сидоров, 2000, 2003, 2004, 2007; Бекенов и др., 2002; Кузнецов, Лушекина, 2002; Лушекина, 2002; Грачев, Бекенов, 2003, 2005, 2006; Шаймуханбетов, 2004; Переладова и др., 2007; Сидоров, Букреева, 2007; Бербер, 2008а,б; Мелдебеков, Бекенов, 2009. Прочерк – учет не проводился или нет достоверных сведений. Отдельные учетные данные в разных источниках не совпадают.

го в несколько отдаленных районах Сибири, где человек редок, и дзерена за счет сезонного подтока мигрантов из Монголии. И лишь в самые последние годы наметилась относительная стабилизация или медленный рост поголовья важнейших охотничьих видов (табл. 8).

В начале XXI в. общая численность диких копытных на территории России составляла 2,7–2,8 млн (табл. 8), официальная ежегодная добыча, по данным «Центрохотконтроля» и Государственной службы учета охотничьих ресурсов России, была близка к 100 тыс. особей: около 15 тыс. лосей, 16 — косуль, 11–20 — кабанов, 4 — благородных, 0,5 — пятнистых и 45–50 — северных оленей, 2 тыс. — кабарги и до 520 экземпляров горных зверей.

Примерно такое же поголовье копытных, как и в России, имеют Франция, Швеция и Германия на несравненно меньшей территории — около 2–2,5 млн в каждой (добыча — 0,6–1,5 млн), в Австрии и Великобритании — более 1 млн (300–350 тыс.), Польше — 0,8 млн (270 тыс.). В многолюдном Китае, по разным оценкам, этих животных около 4–8 млн, в США — более 35 млн, ежегодная

Таблица 8. Ресурсы (тыс. особей) диких копытных и волка в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Вид	60-е	70-е	80-е	90-е	Начало XXI в.	Потенциальный ресурс**
Лось	430–515	500–780	710–860	900–600	520–550	3000–4000
Европейская косуля	16–30	30–60	50–80	80–55	65–75	700–1000
Сибирская косуля	385–250	265–270	270–520	750–570	560–650	5000
Северный олень	200–600	600–890	900–1000	1000(1200)	965–830	4000–5000
Благородный олень	115–130	120–150	140–170	190–150	160–170	1000–1500
Пятнистый олень	2–4	4–6	7–20	18–9	14–20	50–100
Кабан	40–70	80–180	150–200	300–160	175–260	1000–2000
Сайга	340–80	110–500	250–80	270–55	17–19	500–1000
Дзюрен	1–2**	Единицы	Единицы	0,1	0,4–0,8	50–100
Кабарга	80–115	70–100	100–150	150–155	130–120	300–500
			(160–170)***	(60)***	(50–40)***	
Серна	10–15**	9–10	9–8	9–6	5–6	100
Горал	0,5–0,6	0,6	0,7	0,8**	0,8**	2–5
Кавказские козлы	50	50	50	55–48	42–45	150–200
Безоаровый козел	2–2,5**	2**	1,3–1,5	1,5–1,3	1,2–1,3**	10
Сибирский козел	20**	10–15**	10–15	15–10	14–15	100
Архар	1	1–0,4	0,4–0,5	0,6–0,7	0,6–0,7**	20–50
Снежный баран	100	90–55	60–55	55–50	55	300
Зубр и зубробизон	0,3–0,8	0,8–1,3	1,4–2,2	1,6–0,7	0,7–0,8	20
Овцебык	0	0,05	0,05–0,4	0,5–2,2	2,5–3,5	500–700
Все виды	1700–2100	2000–3100	2700–3200	3800–3100	2700–2800	17000–21000
Волк	8–14	7–20	26–36	27–47	45–43	7–10

* Обобщенные данные по сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, Государственной службы учета охотничьих ресурсов России и литературным источникам (см. табл. 1–7).

** Экспертная оценка.

*** Экспертная оценка В.И. Приходько (2003, 2008).

добыча достигает здесь 7–8 млн, и только белохвостого оленя изымают более 5 млн голов!

Особенно контрастна численность и добыча лося в России и в соседних прибалтийских странах, где в XIX – начале XX вв. копытные были близки к истреблению. В Финляндии в 1930 г. насчитывали всего 2,3 тыс. особей, в 1940 г. — 11, в 1960 г. — 24, в 1980–90-е гг. — 80–90, в начале XXI в. — 100–125 тыс. (табл. 9). Годовая добыча в последние годы составляла 64–85 тыс. (Нюгрен и др., 2007). В Норвегии в 1940-е гг. было 5–8 тыс. лосей, в 1990-е гг. — 100–120 тыс., ежегодная добыча — до 40 тыс. (Лебедева, 1968; Баскин, Хьелиорд, 1996; Persson et al., 2008). В Швеции в первые десятилетия XX в. добыча исчислялась сотнями и, в лучшем случае, 1–3 тыс. голов. В 1936 г. здесь насчитывали 42 тыс., в 1970–90-е гг. — 200–350 тыс. особей, а ежегодная добыча достигала 100–175 тыс. (Лебедева, 1968; Дежкин, 1980, 1989; Филонов, 1983; Cederlund, Markgren, 1984; Мамаев, 1984; Norling, 1984; Persson et al., 2008). В конце XX в. общее поголовье лося в Фенноскандии (около 500–600 тыс.) было примерно таким же, как и в России, а ежегодная легальная добыча (200–250 тыс.) выше в 15–20 раз.

Такая же ситуация и с другими видами. Численность европейской косули в Германии — более 2 млн, ежегодная добыча — 850–1045 тыс.; в Австрии, Швеции и Франции — около 1–1,5 млн в каждой, добыча — 240–500 тыс.; в Польше и Великобритании — более 0,5 млн, добыча — 130–150 тыс. На каждых 1000 га охотничьих угодий в Западной Европе добывают от 5 до 40 особей, что значительно больше, чем их обитает у нас на той же площади (Данилкин, Блузма, 1992; Штуббе, Данилкин, 1992). А ведь сравнительно недавно (во второй половине XIX в.) и у нас было «необыкновенное множество» косуль: в Горном Алтае их ресурсы оценивались в 500 тыс. особей (Собанский, 2005), не меньше их было в Зауралье и Восточной Сибири (см. ниже), а в Амуро-Уссурийском крае поголовье исчислялось несколькими миллионами (Бромлей, Кучеренко, 1983). Ресурсы этих животных в России вполне реально восстановить и довести до 5–6 млн при более разумном ведении охотничьего хозяйства.

Ресурсы благородного оленя в России почти такие же, как в Германии и Монголии (около 150 тыс.), и гораздо меньшие, чем в Великобритании (360 тыс.), Китае (более 500 тыс.) и США (более 700 тыс.). Во Франции и Польше ежегодно отстреливают более 30 тыс.; в Австрии — около 40, в Германии — более 50, в Шотландии — до 65, в Новой Зеландии и США — более 100 тыс. Поголовье кабана в Европе превышает 1 млн, а ежегодная добыча близка к этой цифре: в Германии отстреливают 250–420, во Франции — 300–350, в Польше — 60–90, Венгрии — 50, Австрии — 20 тыс. (Дежкин, 1980, 1983, 1985, 1988, 1989; Банников, Пивоварова, 1983; Кузякин, 1985; Данилкин, 1999, 2002; и др.).

Очевидно, что ресурсы копытных в России в последние два столетия существенно (в несколько раз) оскудели, соответственно резко уменьшилась и охотничья добыча. В этот же период во многих европейских странах и в Северной Америке их численность и добыча, напротив, возросли многократно, и уже требуются значительные охотничьи усилия для стабилизации поголовья на приемлемом уровне.

Таблица 9. Численность и добыча (особей) лося в Финляндии*

Год	Численность	Добыча			Год	Численность	Добыча		
		всего	сеголетков				всего	сеголетков	
			всего	%				всего	%
1930	2300	–	–	–	1968	16100	7096	753	10,6
1931	2900	–	–	–	1969	14800	3631	371	10,2
1932	3800	–	–	–	1970	16900	3355	362	10,8
1933	4500	–	–	–	1971	20300	4217	493	11,7
1934	5200	–	–	–	1972	24900	5512	922	16,7
1935	6200	–	–	–	1973	30500	6819	1255	18,4
1936	7500	–	–	–	1974	38800	9076	2162	23,8
1937	8800	–	–	–	1975	48300	12285	3813	31,0
1938	10200	–	–	–	1976	59200	16947	5678	33,5
1939	11700	–	–	–	1977	70000	24134	9028	37,4
1940	10700	–	–	–	1978	82000	34626	14317	41,3
1941	9600	–	–	–	1979	91800	48987	21523	43,9
1942	8200	1654	–	–	1980	94800	53760	23862	44,4
1943	6900	1333	–	–	1981	92700	56176	24690	44,0
1944	6300	651	–	–	1982	88200	54920	24368	44,4
1945	7000	1051	–	–	1983	88800	55658	25081	45,1
1946	7500	1128	–	–	1984	91800	68843	30055	43,7
1947	8000	1395	–	–	1985	85300	54821	22474	41,0
1948	8500	1201	–	–	1986	81600	48416	19126	39,5
1949	9300	468	–	–	1987	77900	45432	18007	39,6
1950	10500	724	–	–	1988	83200	53162	20434	38,4
1951	12500	1165	–	–	1989	82800	53624	21009	39,2
1952	14000	1670	–	–	1990	80800	45718	18334	40,1
1953	15500	2212	–	–	1991	80000	45521	18438	40,5
1954	17000	2672	–	–	1992	77000	44342	18294	41,3
1955	18500	3219	–	–	1993	82300	46967	20426	43,5
1956	20000	3695	–	–	1994	76300	42924	19648	45,8
1957	21500	4194	–	–	1995	69200	32487	15225	46,9
1958	23000	5063	–	–	1996	66800	25817	12906	50,0
1959	24000	6105	–	–	1997	–	22836	12342	54,0
1960	24300	6980	–	–	1998	–	29871	15859	53,1
1961	24000	6302	–	–	1999	–	49038	25217	51,4
1962	24000	6043	–	–	2000	–	64062	31559	49,3
1963	24500	6769	–	–	2001	113000–125000	66950	32971	49,2
1964	24300	7778	650	8,4	2002	110000–115000	84524	39665	46,9
1965	23000	8461	842	9,9	2003	92000–98000	84466	39363	46,6
1966	20500	9060	937	10,3	2004	100000–110000	68357	32494	47,5
1967	18000	7948	781	9,8	2005	95000–105000	74020	34564	46,7

* По: Nygren, 1996; Ruusila et al., 2002, 2003, 2004, 2005, 2006; Нюгрэн и др., 2007; материалам Finnish Game and Fisheries Research Institute и Hunter's Central Organization. Прочерк – отсутствие сведений.

В чем же причина такого феномена — в климате и продуктивности фитоценозов, как считают сторонники трофической гипотезы, или в воздействии иных факторов? Эту проблему мы рассмотрим позже. Прежде нам необходимо исследовать уровни плотности населения копытных, чтобы понять, не была ли в России в XX в. плотность зверей чрезмерной, превышающей кормовую емкость угодий.

Плотность населения

Лось. В 60-е годы XX в. в разных природных зонах европейской части страны насчитывали в среднем 1,7–2,5 особей на 1000 га леса (Червоный, 1970), в азиатской части – менее 1. В этот же период плотность населения лося в ряде областей (Псковской, Ленинградской, Новгородской, Смоленской, Тульской, Липецкой, Орловской, Саратовской, Волгоградской, Калининской, Калужской, Ярославской и Татарстане) составляла 5–10, а в Ростовской области достигала 29 особей на 1000 га лесных угодий (Реймерс, 1972). В 70–80-е годы эти показатели существенно не изменились (табл. 10). В центре ареала лось был более многочислен, чем на периферии (Назаров, Мошева, 1983). Наибольшая плотность его населения в этот период была в смешанных и широколиственных лесах, южной тайге и лесостепи (Сыроечковский, Рогачева, 1975).

При максимальной численности в 904 тыс. особей в 1991 г. (табл. 1) средняя плотность населения вида в Российской Федерации составляла всего лишь 1,2

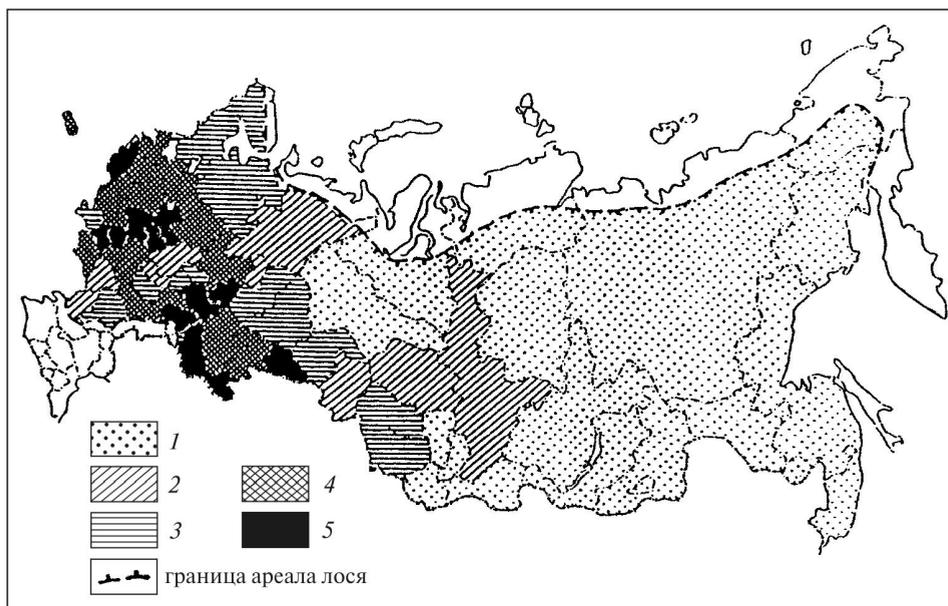


Рис. 1. Плотность населения лося (особей на 1000 га лесной площади) в России в период максимальной численности в 1991 г. (по: Ломанов, Ломанова, 1996)
1 — до 1,0; 2 — 1,01–2,0; 3 — 2,01–3,0; 4 — 3,01–5,0; 5 — более 5,0

Таблица 10. Плотность населения лося в регионах России
в 70–80-е годы XX в.

Район	Особей на 1000 га	Источник информации
Европейская часть России	2,8–3,1	Червонный, 1975
Карелия	2,2–4,7	Марковский, 1981, 1990
Ярославская обл.	9,0	Смирнов, 1984
Оренбургская обл.	1,8–3,7	Самигуллин, 1989
Приобские боры	3,5	Унжаков, 1986
Западная Сибирь	0,6–0,7	Никеров, 1975
Южная Сибирь	1,0–2,6	Лукашенко, 1980
Томская обл.	0,6–1,3	Белов, Юдин, 1980
Левобережье Енисея	2,6–2,8	Царев, 1980
–“–	0,4–0,8	Зырянов, 1980
Правобережье Енисея	0,1–3,3	Царев, 1980
–“–	0,4	Зырянов, 1980
Горный Алтай	0,5–0,6	Собанский, 1992
Предбайкалье	0,6–0,7	Наумов, 1975
Восточный Саян	0,05–0,1	Зырянов, 1989
Западный Саян	0,2–0,9	–“–
Тува	0,3–1,5	Смирнов, 1980
Забайкалье	0,4–4,0	Байдавлетов, 1980
Якутия	0,1–1,2	Тавровский и др., 1971
Нижнее Приамурье	0,7	Дворядкин, 1975
Приамурье	0,4–1,2	Щвец, 1980
Приморский край	0,04–1,0	Метельский, 1975
Юг Дальнего Востока	0,5–1,1	Бромлей, Кучеренко, 1983

Таблица 11. Плотность населения лося в России в первой половине
1990-х гг. (по: Ломанов, Ломанова, 1996)

Регион	Особей на 1000 га леса	
	1991 г.	1995 г.
Северный	2,23	1,77
Западный	4,30	2,65
Прибалтийский	3,55	2,03
Центральный	4,93	2,79
Волго-Вятский	2,82	1,93
Ц.-Черноземный	3,40	1,14
Поволжский	4,33	1,95
С.-Кавказский	0,44	0,16
Уральский	3,21	2,42
З.-Сибирский	1,40	1,04
В.-Сибирский	0,44	0,43
Дальневосточный	0,54	0,42
Россия	1,17	0,87

особи на 1000 га леса (табл. 11, рис. 1). К 1995 г. она уменьшилась до 0,87 особей (Ломанов, Ломанова, 1996).

Таблица 12. Плотность населения лося в заповедниках и на смежных территориях (по: Банников, Теплов, 1964; Червонный, 1970; Филонов, 1983)

Заповедник	Особей на 1000 га леса	
	в заповеднике	на смежной территории
Волжско-Камский	80,9	5,9
Ц.-Черноземный	32,0	2,1
Приокско-Террасный	29,3	4,5
Окский	18,9	1,3
Кандалакшский	16,3	1,2
Мордовский	9,5	1,8
Дарвинский	8,8	1,1
Башкирский	5,2	1,6
Нижне-Свирский	5,1	3,3
Печоро-Илычский	4,0	0,5
Воронежский	3,0	1,4

В целом во второй половине XX в. плотность населения лося в лесных биогеоценозах России была значительно ниже расчетной кормовой емкости угодий (Реймерс, 1972; Юргенсон, 1973; Кузякин, 1989) и в несколько раз меньшей, чем в соседних прибалтийских странах и в Северной Америке. В Литве и Эстонии средняя плотность популяций составляла 5–7 голов (Падайга, 1975, 1984; Valeisis u.a., 1987, 1988; Tonisson, 1997; Tonisson et al., 2008), в разных районах Швеции, Норвегии и Финляндии после сезона охоты — 3–15 и до 50 особей в местах зимней концентрации (Нюгрен и др., 2007; Persson et al., 2008), в ряде провинций Канады — 12–16, в наиболее продуктивных тополевых лесах доходила до 58 особей (Teifer, 1978), а в центральной части о. Ньюфаундленда — до 100 экземпляров на 1000 га (Bergerud, Manuel, 1968). В российских заповедниках плотность населения лося существенно (в 2–15 раз) выше, чем в смежных охотничьих угодьях (табл. 12).

Европейская и сибирская косули. В конце 80-х – первой половине 90-х годов XX в. в пик численности плотность населения косуль в России составляла около 1 особи на 1000 га ареала и менее 2 голов на 1000 га леса (табл. 13, рис. 2). Во многих странах Западной и Центральной Европы эти показатели в сто раз больше (Данилкин, Блузма, 1992). В то же самое время в любом регионе России на территориях со слабым прессом браконьерского промысла и там, где численность хищников сравнительно невелика, плотность их населения превышала 20 особей на 1000 га угодий (табл. 14), что свидетельствует об огромном ресурсном потенциале, который возможно реализовать лишь при условии усиления охраны копытных.

Благородный и пятнистый олени. Плотность населения благородного оленя в России повсеместно мала — от 0,1 до 3 особей на 1000 га в большинстве районов (табл. 15, рис. 3). В заповедниках и других хорошо охраняемых территориях она на один–два порядка выше (табл. 16)

Максимальные плотности (на 1000 га угодий) отмечены в наиболее охраняемых территориях: в Беловежской пушче в 1914 г. — 52 особи (Шостак, 1978), в централь-

Таблица 13. Плотность населения косуль в регионах России во второй половине 80-х годов XX в. (по: Данилкин, Блузма, 1992; с изменениями)

Регион	Особей на 1000 га			
	ареала		леса в ареале	
	М	lim*	М	lim*
Калининградская обл.	6,6	–	35,7	–
Северо-Западный	0,4	0,2–0,6	0,8	0,3–1,3
Центральный	0,7	0,2–1,5	1,8	0,2–7,9
Центрально-Черноземный	0,6	0,1–1,6	5,5	0,9–18,7
Поволжский	0,4	0,1–0,8	1,8	0,3–5,6
Северо-Кавказский	1,0	0,3–3,6	4,2	2,7–10,2
Уральский	1,0	0,4–1,9	3,4	1,2–8,6
Западно-Сибирский	0,4	0,1–0,7	1,0	0,3–2,1
Восточно-Сибирский	1,0	0,4–1,7	1,5	0,6–2,1
Дальневосточный	0,7	0,1–1,5	1,3	0,1–2,0
В целом по России:	0,8	0,1–6,6	1,6	0,1–35,7
европейская косуля	0,8	0,1–6,6	2,8	0,2–35,7
сибирская косуля	0,7	0,1–1,9	1,5	0,1–8,6

*Пределы средних значений по отдельным областям, краям и республикам.

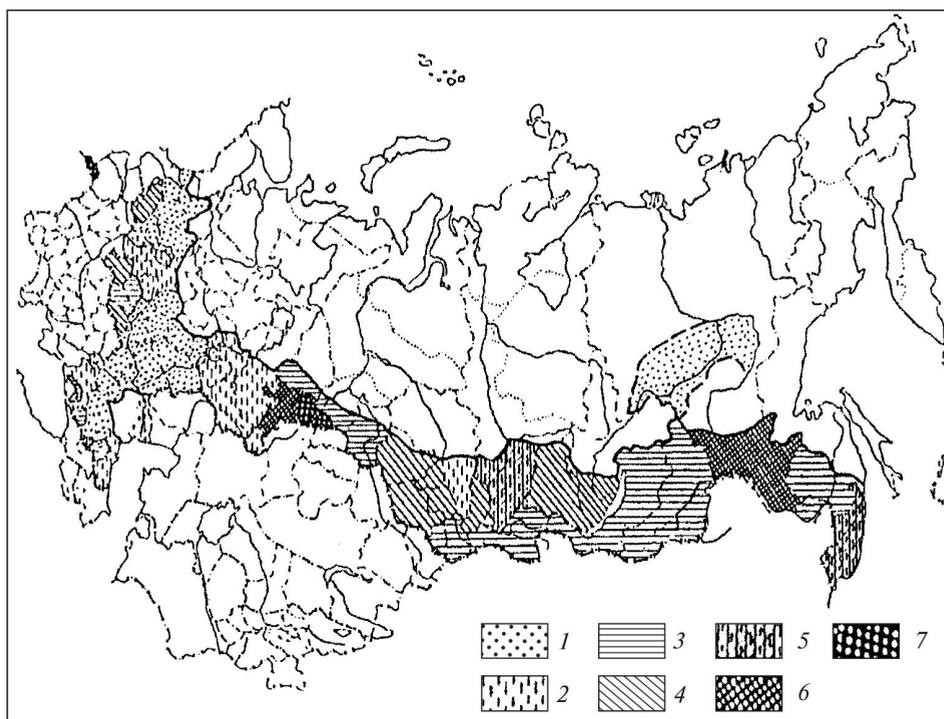


Рис. 2. Плотность населения (особей на 1000 га ареала) европейской и сибирской косуль в России в 1991–1995 гг. (по: Мирутенко, 1996в)

1 — 0,04–0,05; 2 — 0,5–1,0; 3 — 1,0–1,5; 4 — 1,5–2,0; 5 — 2–3; 6 — 3–5; 7 — 5–10

Таблица 14. Плотность населения косуль на территориях с относительно слабым прессом браконьерства и хищников

Район	Особей на 1000 га угодий	Источник информации
Литва	32	Блузма, 1975
Латвия	40	Гарозс, 1987
Беловежская пушта	23–46	Штокак, 1978
Калининградская обл.	28	Романов, Ромашин, 1982
Ц.-Черноземный з-к	31–66	Гусев, 1984
З-к “Лес на Ворскле”	50	Соколов и др., 1986
Урал: Ильменский з-к	18–33	Дворников, 1984
Восточно-Уральский з-к	33–70	Соколов, Данилкин, 1981
Анненский заказник	83	Киселев, 1979
Челябинская обл.*	70	Матвеев, Бакунин, 1994
Курганская обл.*	100	Останин, 1996
Алма-Атинский з-к	25–36	Жирыков, 1980
Хинганский з-к	36	Дарман, 1986

*Отдельные охотхозяйства.

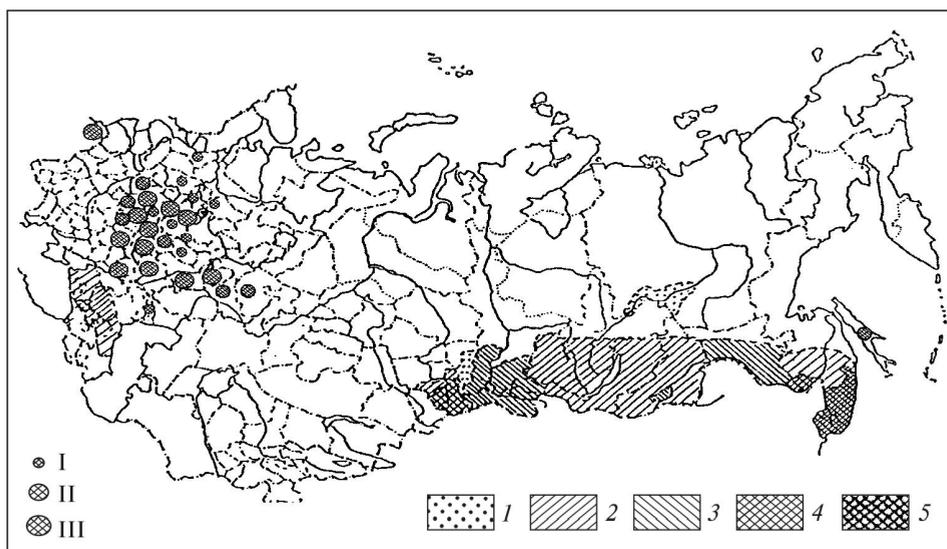


Рис. 3. Плотность населения (1–5) и численность (I–III) благородного оленя на территории России в 1991–1995 гг. (по: Мирутенко, 1996а)
 1 — 0,1–0,5; 2 — 0,5–1,0; 3 — 1,0–1,6; 4 — 1,6–2,0; 5 — 2,0–2,6 (особей на 1000 га лесной площади). I — 0,01–01; II — 0,1–0,5; III — 0,5–2,0 (тыс. особей)

Таблица 15. Плотность населения благородного оленя в регионах России

Район	Особей на 1000 га	Источник информации
Калининградская обл.	4	Беляков, Пугин, 1973
Западный Кавказ	2,4	Александров, 1968
Западная Сибирь	0,1–1,8	Мирутенко, 1996а
Алтай	1–2	Собанский, 1992, 2005
Восточная Сибирь	1,0	Дунищенко, 1980
–“–	0,6–1,4	Мирутенко, 1996а
Западный Саян	0,1–2,5	Зырянов, 1978, 1980а, 1989, 1992
–“–	0,7–7	Каншина, Шибанов, 1980
Хакасия	1,2–2,9	Прокофьев, 1992
Восточный Саян	0,5–1,8	Зырянов, 1978, 1989, 1992
Предбайкалье	1,6–5,7	Каншина, Шибанов, 1980
Иркутская обл.	0,8–4,0	Собанский, Федосенко, 1980
Южное Прибайкалье:		Субботин, 1980
В бесснежный период	0,5–1,7	–“–
на местах зимовок	2,3–8,6	–“–
Западное Прибайкалье	0,3	Устинов, 1988
Тува	1,3–3,2	Смирнов, 1980, 1988, 1989а, 1994
Забайкалье	0,2–3	Байдавлетов, 1980
–“–	0,8–1,2	Смирнов, 1984, 1986, 1994
Восточное Забайкалье	0,8	Самойлов, 1973
Якутия	0,1–3	Тавровский и др., 1971
–“–	0,01	Мирутенко, 1996а
–“–	0,4	Степанова, Охлопков, 2007
Дальний Восток	2,2	Мирутенко, 1996а
Сихотэ-Алинь	2–8	Дунищенко, 1975
Приморский край	0,2–1,4	Метельский, 1975
Юг Дальнего Востока	0,4–3,3	Бромлей, Кучеренко, 1983
–“–	0,1–7,5	Тихоненко, 1971

Таблица 16. Плотность населения благородного оленя в заповедниках

Заповедник	Особей на 1000 га	Источник информации
Воронежский	32–50	Соломатин, 1973; Простаков, 1996
Кавказский	25–30	Александров, 1966, 1968
Башкирский	12	Гордиюк, 1982
Саяно-Пушунский	4	Завацкий, 1992
Столбы	6–15	Зырянов, 1978, 1989, 1992
Алтайский (50-е годы)	10–15	Собанский, Федосенко, 1980
–“– (90-е годы)	8	Мирутенко, 1996а
Хинганский	3,9	Дарман, 1990
Сихотэ-Алинский	6	Капланов, 1948
Беловежская пуца	До 52	Шостак, 1978
Крымский	50–70	Янушко, 1957, 1958
О. Бирючий	90–162	Банников, 1975
Богдо-Ула (Монголия)	90	Данилкин, Дуламцэрэн, 1981б

ной части Кавказского заповедника — свыше 100 голов (Александров, 1968), в Крымском заповеднике — 70 (Янушко, 1957, 1958), на о. Бирючьем в 1964–1968 гг. — 90–162 особи (Банников, 1975), в Воронежском заповеднике (в местах зимних скоплений) — до 125 особей (Казневский, 1963). Плотность населения марала во многих районах Монголии в середине 1980-х гг. составляла 10–20 голов на 1000 га, а в заповеднике Богдо-Ула рядом с Улан-Батором — 90 особей (Данилкин, Дуламцэрэн, 1981б). В большинстве урочищ Джунгарского Алатау в Казахстане в 1960–70-е гг. плотность достигала 11–80 особей (Филь, 1969; Федосенко, 1980).

Пятнистый олень. Плотность населения пятнистого оленя из-за низкой его численности в целом повсеместно мала (Мирутенко, 1996б), за исключением отдельных заповедников: в Лазовском она достигала 40–45 (Маковкин, Хохряков, 1991), в Хоперском — 117 голов на 1000 га (Петрашов, 1974). В Приморье в отдельных районах плотность населения вида тоже нередко превышает 100 особей на ту же площадь (Гапонов, 2006б).

Северный олень. Плотность населения дикого северного оленя колеблется в значительных пределах в зависимости от условий обитания и антропогенного пресса. Весьма плотно он заселяет отдельные районы лесотундры и тундры, особенно на севере Средней Сибири, а в тайге и горнотаежной зоне почти повсеместно малочислен (табл. 17, рис. 4). В местах концентрации домашних оленей его плотность существенно меньше (Друри, 1949; Семенов-Тян-Шанский, 1977).

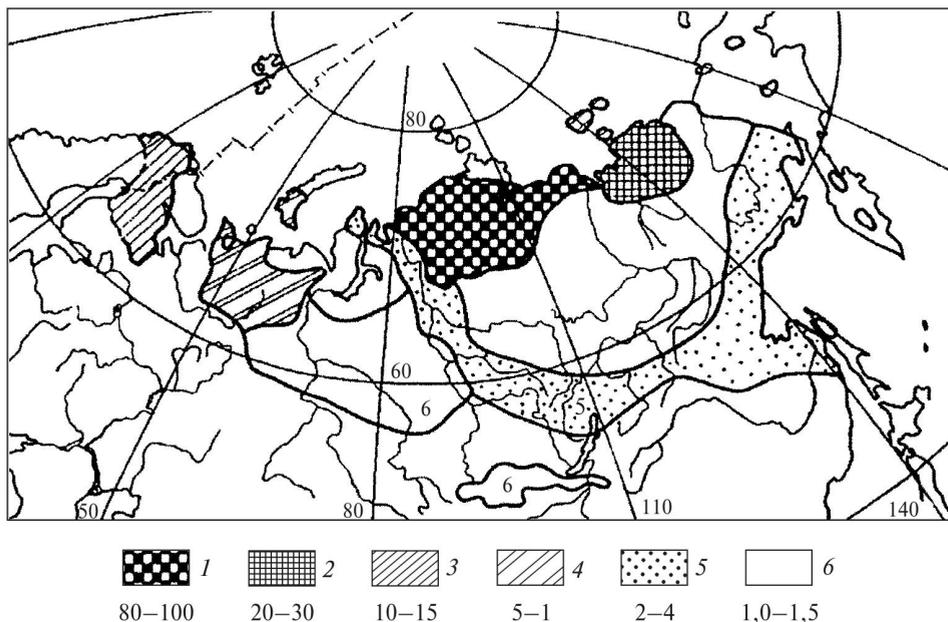


Рис. 4. Распределение плотности населения (особей на 100 км² общей площади) дикого северного оленя в России по учетам 1982–1989 гг. (по: Назаров, Шубникова, 1994)

1 — 80–120; 2 — 20–30; 3 — 10–15; 4 — 5–7; 5 — 2–4; 6 — 1–1,5

Таблица 17. Плотность населения дикого северного оленя

Район, популяция	Особей на 1000 га	Источник информации
Кольский п-ов	0,3–1,2	Новиков, 1996
С.-в. Европы, Северное Приобье, Прибайкалье, Эвенкия, Хабаровский край, Камчатка	0,1–0,5	–“–
Урал, Среднее Приобье, Алтай, Приамурье, Сахалин, Магаданская обл.	0,01–0,05	–“–
Томская обл.	1,0	Белов, Юдин, 1980
Левобережье Енисея	2,8–9,0	Зырянов, 1980б
Западный Саян	2,0	Зырянов, 1989
Центральный Саян	0,5	Зырянов, Рожков, 1988
Южное Предбайкалье	1,8–3,7	Субботин, 1980
Забайкалье	0,8	Байдавлетов, 1980
Таймыр	2,8–3,0	Якушкин и др., 1975
Якутия: тундровые популяции	5–3,5	Егоров, Попов, 1975
лесные популяции	0,8	–“–
Красноярский край	3,8–4	Новиков, 1996
Хабаровский край	0,6	Мерзляков, 1975
–“–	0,3–0,4	Дунишенко, 1983
Амурская обл.	0,4	Новиков, 1996
Юг Дальнего Востока	0,4–0,5	Бромлей, Кучеренко, 1983

На Таймыре даже при высокой численности группировки, насчитывающей около 600 тыс. особей, кормовые ресурсы недоиспользовались: летом олени изымали не более 2% фитомассы, в снежный период — 9–25%. Оленеемкость имеющихся пастбищ позволяла довести таймырскую популяцию как минимум до 800–850 тыс. особей (Колпашников, 1982; Колпашников и др., 1983). В 2000 г. ее численность, скорее всего, достигала 1 млн голов (Колпашников, 2000; Лайшев и др., 2002). На территории Якутии в прошлом тоже обитали 700–900 тыс. диких северных оленей (Сафронов, 2005, 2007б). Если исходить из ресурсов пастбищ, на территории России могли бы жить 4–7 млн особей одомашненного и дикого северного оленя (Андреев, 1968; Сыроечковский, 1975).

Кабан. На большей части ареала в России плотность населения кабана колеблется в пределах 0,1–4 (табл. 18, рис. 5), и лишь в отдельных юго-западных областях достигает 6–12 особей на 1000 га. На особо охраняемых территориях этот показатель выше в несколько раз (табл. 19). При этом воспроизводительная способность популяций остается высокой, вред биотопам хотя и ощутим, но вполне терпим. Не сокращается существенно и кормовая база: в Черноземье 20–30 диких свиней на 1000 га съедают всего лишь около 0,3% доступных запасов корма летом и до 18% зимой, а степень повреждения фитомассы находится в пределах 1,3–1,7% (Гусев, 1986, 1988, 1989, 1995).

Кабарга. В Восточной Сибири плотность населения кабарги на лучших участках достигала 30–70 особей на 1000 га. Оптимальная плотность для многих районов — 10–20 экземпляров. В 1990-е гг. в освоенных человеком сибирских

Таблица 18. Плотность населения кабана в регионах России во второй половине XX в.

Район	Особей на 1000 га	Источник информации
С.-Западный р-н	1–8	Русаков, Тимофеева, 1984
Центральный р-н	8	Иванова, 1980а
Ц.-Черноземный р-н	6–11	—
Поволжский р-н	6–10	—
Северо-Кавказский р-н	3–10	Иванова, 1976; Дуров, 1973
С.-Восточный Кавказ	3,6	Равкин, 1976
Подмосковье	1,8–4,2	Приклонский, 1999
Европейские области	0,1–4,3	Фадеев, 1973, 1978, 1982
Оренбургская область	0,4–2	Самигуллин, 1990
Алтай	0,3	Смирнов, 1994
Юг Красноярского края	0,06	—
Тува	0,3	—
Иркутская область, Бурятия	0,3–0,4	—
Читинская область	0,2	—
Забайкалье	0,1–0,4	Смирнов, 1978; Байдавлетов, 1980
Юг Дальнего Востока	0,4–2,8	Метельский, 1975; Кучеренко, 1973, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983

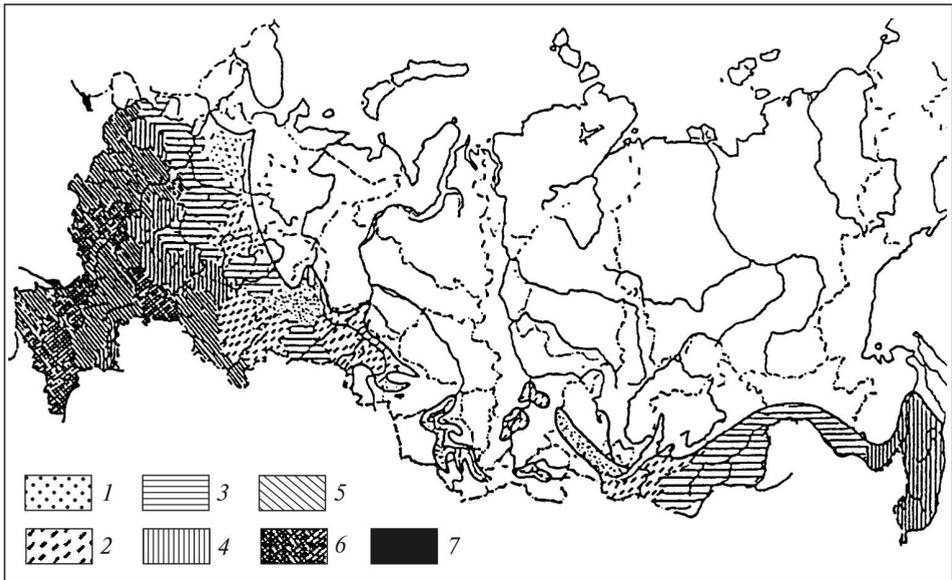


Рис. 5. Среднемноголетняя плотность населения (особей на 1000 га лесной площади) кабана в России в 1981–1995 гг. (по: Овсюкова, 1996)
 1 — 0,06–0,3; 2 — 0,31–0,5; 3 — 0,51–1,0; 4 — 1,01–2,3; 5 — 2,31–4,0; 6 — 4,01–12,0; 7 — более 12,0

Таблица 19. Плотность населения кабана на особо охраняемых территориях в СССР во второй половине XX в.

Заповедник, заказник	Особей на 1000 га	Источник информации
Беловежская пуша	7–27	Толкач, 1975; Шостак, 1975, 1978
Березинский	11–15	Лавов, Воронова, 1986; Лавов, 1987; Филонов, 1989
Припятский	8	Гатих, 1975
Полесский	8,5–36	Дунин и др., 1998
Дарвинский	4,4–5,3	Завьялова, 1997
Завидово	10–58	Фертиков и др., 1999
Приокско-Террасный	12	Иванова, 1975
Воронежский	36–37	Дьяков и др., 1986
Центр.-Черноземный	16–144	Гусев, 1986, 1989
Лес на Ворскле	80–150	Тимофеева, 1982; Царев, 1989
Хоперский	96	Ковалева, Антонец, 1995
Жигулевский	5,5–6,5	Вехник, Саксонов, 1987
Астраханский	27–75	Лавровский, 1962
–“–	10–36	Киселев, 1976
Кавказский	19–60	Дуров, 1980
Тебердинский	10	Бобырь, 1975
Хинганский	4–25	Дарман, 1986, 1989, 1990
Сихотэ-Алинский	14	Мысленков, Волошина, 1989
Кызыл-Агачский	35–37	Литвинов, 1980, 1981
Закатальский	80	Иванова, Овсюкова, 1976
Сары-Челекский	60–70	–“–
С.-Хасардагский	8–30	Кулибаба, Пакулин, 1985; Лукаревский, 1986
Келифский	24	Зинченко, Черногаев, 1989
Исмаиллинский	144	Кулиев, 1989

лесах на той же площади обитали в лучшем случае 1–5 особей, что в несколько раз меньше, чем в отдаленных и особо охраняемых угодьях (Устинов, Дворянкина, 1998; Говорухин, Дицевич, 2003; Дицевич, Жаров, 2003; Дицевич и др., 2003; Кельбешев, Зырянов, 2003; Клавдеев, 2003а; Носков, Щепин, 2003; Смирнов, Зырянов, 2003; Яковлев, Яковлев, 2003; Зайцев, 2006а).

Максимальная плотность населения нескольких видов. Совокупная максимальная плотность населения диких копытных на территории бывшего СССР была зарегистрирована в Кавказском и Хоперском заповедниках, госкомплексе «Завидово» и Беловежской Пуще.

В Кавказском заповеднике в середине 1960-х гг. на 280 тыс. га насчитывали около 40 тыс. голов копытных: до 3 тыс. кабанов, более 10 тыс. благородных оленей, 16 тыс. туров, 10 тыс. серн, 700 косуль и 700 зубров (Голгофская и др., 1979), что значительно больше общего поголовья этих животных во многих областях России. При такой высокой численности воздействие копытных на растительность было сравнительно умеренным.

В госкомплексе «Завидово» (табл. 20) на площади около 120 тыс. га поголовье кабана достигало 6,5 тыс. (плотность — 18–58 особей на 1000 га), лося — 1

Таблица 20. Численность и плотность населения диких копытных в «Завидово» (по: Юргенсон, 1969; Колодяжный, 1971; Щербаков, Стародынова, 1979; Фертиков и др., 1999)*

Год	Кабан		Лось		Марал		Пятнистый олень	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1933			69	2,3	7	–		
1934			183	3,3				
1936	8	0,1	–	–				
1937	25	0,5	–	–				
1939	50	0,9	–	–				
1940	100	1,8	–	–				
1947	47	0,8	271	5,0				
1948	80	1,5	211	3,9				
1949	144	2,7	384	7,1	14	–		
1950	133	2,5	482	8,9	14	–		
1951	–	–	593	11,0	17	–		
1954	188	3,5	400	7,4	24	–		
1955	237	4,4	372	6,9	31	–		
1956	160	3,0	406	7,5	20	–		
1957	274	5,1	523	9,6	34	–		
1958	155	2,9	619	11,2	29	–		
1959	246	4,6	552	10,2	50	–		
1960	175	3,3	586	10,8	43	–		
1961	250	4,7	580	10,7	60	–		
1962	292	5,5	592	10,9	59	–		
1963	297	5,6	621	11,5	77	–		
1964**	265	5,0	769	14,2	84	–		
1965	420	7,9	989	18,3	116	–		
1966	440	8,3	713	13,2	139	–		
1967***	667	5,8	736	7,0	178	1,6	50	0,4
1968	902	7,8	436	4,1	482	4,4	71	0,6
1969	1200	10,4	460	4,4	496	4,6	121	1,0
1970	2210	19,2	500	4,8	550	5,0	220	1,9
1971	2750	23,9	1000	9,5	750	6,9	260	2,2
1972	3420	29,7	980	9,3	830	7,6	300	2,5
1973	3890	33,8	990	9,4	935	8,6	344	2,9
1974	5000	43,4	1000	9,5	1110	10,1	400	3,4
1975	6680	58,0	800	7,6	1258	11,5	486	4,1
1976****	4000	34,7	880	8,3	1400	12,8	520	4,4
1977	4500	39,1	900	8,5	1300	11,9	510	4,3
1978	5260	45,7	990	9,4	1429	13,1	532	4,5
1979	6710	58,2	900	8,5	1552	14,2	592	5,0
1980	5800	50,3	789	7,5	1715	15,7	652	5,5
1981	5850	50,8	800	7,6	1568	14,3	700	5,9
1982	5890	51,1	890	8,4	1780	16,3	750	6,3
1983	4500	39,1	620	5,9	1250	11,4	800	6,8
1984	5990	52,0	750	7,1	1570	14,4	1100	9,3
1985	6500	56,4	650	6,2	1800	16,5	1800	15,2
1986	6500	56,4	600	5,7	1700	15,6	2100	17,8
1987*****	5050	43,8	500	4,7	1100	10,1	2100	17,8

Таблица 20. Окончание

Год	Кабан		Лось		Марал		Пятнистый олень	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1988	2700	23,4	570	5,4	1270	11,6	1440	12,2
1989	2060	17,9	500	4,7	850	7,8	1100	9,3
1990	1100	9,5	500	4,7	900	8,2	1000	8,5
1991	1100	9,5	500	4,7	900	8,2	1100	9,3
1992	1300	11,3	500	4,7	800	7,3	930	7,9
1993	1600	13,9	480	4,6	600	5,5	950	8,0
1994	1500	13,0	410	3,9	856	7,8	850	7,2
1995	2300	20,0	400	3,8	719	6,6	1000	8,5
1996	2500	21,7	300	2,8	1100	10,1	1000	8,5
1997	2400	20,8	294	2,8	1051	9,6	950	8,0
1998	2110	18,3	268	2,5	1070	9,8	924	7,8

* 1 — численность (особей), 2 — плотность населения (особей на 1000 га); прочерк — отсутствие сведений, пустая графа — отсутствие животных.

** Добыт последний волк.

*** Присоединена новая территория.

**** Эпидемия чумы свиней.

***** Массовый отстрел кабанов в годы «перестройки».

тыс. (5–10), благородного оленя — 1,8 тыс. (7–16) и пятнистого оленя — 2,1 тыс. (2–18 особей). При обильной подкормке здесь длительное время не происходит заметной деградации растительности и сокращения естественной кормовой базы. «Завидово», на мой взгляд, — великолепный образец для отечественного охотничьего хозяйства, дающий представление о потенциальных возможностях в разведении крупных зверей.

В Хоперском заповеднике на площади в 16,2 тыс. га в 1985 г. обитали 2,8 тыс. пятнистых оленей (плотность — 173) и 1,5 тыс. кабанов (92), что привело к деградации древесной растительности и ощутимому вреду сельскохозяйственным посевам (Печенюк, 1995).

В Беловежской пуше в 1914 г. на 130 тыс. га жили 6,8 тыс. оленей (плотность населения — 52 особи), 5 тыс. косуль (38), 1,5 тыс. ланей (12), 2,3 тыс. диких свиней (18) и 785 зубров (6), или всего более 16 тыс. голов при общей плотности около 126 особей на 1000 га (табл. 21). В 60-е годы XX в. на площади 79 тыс. га численность и плотность населения достигала следующих величин: кабан — 2,2 тыс. (26 особей на 1000 га); благородный олень — 2,9 тыс. (36); косуля — 2,0 тыс. (24) при наличии нескольких десятков лосей и зубров. Снижение численности и исчезновение отдельных видов здесь происходило в военные, послевоенные и неурожайные годы, в периоды усиления браконьерства, увеличения населения волка, отсутствия подкормки и при эпизоотиях (Саблина, 1953а,б; Северцов, Саблина, 1953; Козло, 1970, 1975; Романовский, Кочановский, 1971; Шостак, 1978; Балюк и др., 1987). Именно в Беловежской Пуше плотность населения копытных впервые превысила кормовую емкость среды обитания, что

Таблица 21. Численность и плотность населения диких копытных в Беловежской пуще (по: Карцов, 1903; Шостак, 1978)*

Год	Кабан		Олень		Косуля		Лось		Зубр	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1890	329	2,5	4	–	541	4,1	375	2,9	391	3,0
1891	900	6,9	28	0,2	729	5,6	535	4,1	464	3,6
1892	758	5,8	200	1,6	434	3,3	430	3,3	476	3,7
1893	890	6,9	250	1,9	685	5,3	460	3,5	465	3,6
1894	1000	7,7	373	2,9	835	6,4	404	3,1	474	3,7
1895	–	–	665	5,1	959	7,4	490	3,8	535	4,1
1896	1026	7,9	717	5,5	1345	10,4	500	3,9	533	4,1
1897	1100	8,5	849	6,5	1690	13,0	545	4,2	605	4,7
1898	653	5,0	1046	8,1	2178	16,8	660	5,1	630	4,9
1899	750	5,8	1742	13,4	2960	22,8	730	5,6	640	4,9
1900	1500	11,5	2100	16,2	4500	34,6	700	5,4	710	5,5
1901	2000	15,4	2600	20,0	5100	39,2	700	5,4	730	5,6
1902	1800	13,9	2500	19,2	5000	38,5	450	3,5	655	5,1
1903	1140	8,8	2530	19,5	4560	35,1	370	2,9	703	5,4
1904	1033	8,0	2935	22,6	5495	42,3	392	3,0	708	5,5
1905	1500	11,5	3500	26,9	6000	46,2	340	2,6	651	5,0
1906	1200	9,2	3750	28,8	4300	33,1	250	1,9	653	5,1
1907	1639	12,6	5054	38,9	5329	41,0	222	1,7	741	5,7
1908	1412	10,9	4769	36,7	3582	27,6	144	1,1	696	5,4
1910	1842	14,2	5000	38,5	–	–	–	–	600	4,6
1914	2320	17,9	6800	52,3	4966	38,2	58	0,5	785	6,0
1915	–	–	3000	23,1	3000	23,1	–	–	739	5,7
1916	–	–	1500	11,5	1063	8,2	–	–	216	1,7
1917	–	–	1769	13,6	–	–	–	–	167	1,3
1928	250	1,9	210	1,6	2000	15,4	–	–	–	–
1935	1240	9,5	687	5,3	2400	18,5	–	–	–	–
1939	1900	14,6	1700	13,1	2938	22,6	9	0,1	–	–
1945	600	8,5	380	5,3	547	7,7	–	–	–	–
1946	367	5,2	274	3,9	497	7,0	2	–	–	–
1947	506	7,1	310	4,4	371	5,2	4	0,1	–	–
1948	720	10,1	360	5,1	480	6,8	5	0,1	–	–
1949	840	11,8	510	7,2	670	9,4	9	0,1	–	–
1950	510	7,2	680	9,6	850	12,0	7	0,1	–	–
1951	1140	16,1	770	10,8	850	12,0	9	0,1	–	–
1952	890	12,5	560	7,8	710	10,0	9	0,1	–	–
1953	400	5,3	570	7,6	710	10,0	11	0,2	–	–
1954	325	4,3	680	9,1	750	10,0	31	0,4	–	–
1955	310	4,1	760	10,1	550	7,3	34	0,4	–	–
1956	180	2,5	540	8,5	480	6,4	32	0,4	–	–
1957	210**	2,8	700	9,3	330	4,4	19	0,2	–	–
1958	480	6,4	820	10,9	270	3,6	33	0,4	–	–
1959	1330	17,7	900	12,0	550	7,3	41	0,5	–	–
1960	1370	18,3	1100	14,7	660	8,8	56	0,7	–	–
1961	1380	17,5	1250	15,8	750	9,5	60	0,8	–	–
1962	1360	17,2	1330	16,8	850	10,8	–	–	–	–
1963	1450	18,4	1600	20,3	1000	12,7	–	–	–	–
1964	550***	7,0	1700	21,5	1110	13,9	–	–	22	0,3

Таблица 21. Окончание

Год	Кабан		Олень		Косуля		Лось		Зубр	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1965	724	9,2	1630	20,6	1030	13,0	–	–	28	0,4
1966	990	12,5	1670	21,1	1100	13,9	60	0,8	49	0,6
1967	2100	26,6	2880	36,5	1800	22,8	43	0,5	51	0,7
1968	2200	26,6	2550	30,7	1650	19,9	62	0,8	58	0,7
1969	1900	22,9	2650	31,9	1950	23,5	40	0,5	60	0,8
1970	1450	17,1	2090	24,6	620	7,3	79	0,9	63	0,8
1971	1440	17,0	2290	27,0	570	6,7	83	0,9	63	0,8
1972	1370	16,1	2430	28,6	610	7,2	60	0,8	66	0,9
1973	1690	19,9	2290	27,0	800	9,4	70	0,8	77	0,9
1974	1370	15,8	2100	24,1	690	7,9	73	0,8	82	1,0
1975	1535	17,7	2120	24,4	880	10,1	144	0,8	90	1,0
1976****	2230	25,9	–	–	–	–	–	–	–	–
1977	2396	27,8	–	–	–	–	–	–	–	–
1978	2219	25,8	–	–	–	–	–	–	–	–
1979	1600	18,6	–	–	–	–	–	–	–	–
1980	2190	25,4	–	–	–	–	–	–	–	–

* 1 — численность (особей), 2 — плотность населения (особей на 1000 га угодий); прочерк — отсутствие сведений, пустая графа — отсутствие животных.

** Начало регулярной подкормки зверей.

*** После эпизоотии чумы.

**** Сведения с 1976 г. по: Балюк и др., 1987.

негативно отразилось не только на растительности, но и самих популяциях. И эти максимальные показатели следует непременно учитывать при охотхозяйственном планировании.

Оптимальная плотность населения. Под оптимальной плотностью населения копытных обычно подразумевают такой ее уровень, при котором биологическая продуктивность популяций максимальна, нет признаков деградации животных, а вред лесному и сельскому хозяйствам не превышает допустимых пределов.

Как показывают исследования, биологическая продуктивность популяций лося максимальна при плотности 4–10 особей, ущерб лесу становится ощутимым при плотности выше 5 особей, нетерпимым — при 10–15. Оптимальная плотность его населения — 3–10 экземпляров на 1000 га лесных угодий в зависимости от их качества (Херувимов, 1967а; Юргенсон, 1968, 1969; Язан, 1972; Кузякин, Викторов, 1978; Канаков, 1983; Гусев, 1984; Смирнов, 1984а; Турса, 1987; Гаросс, Михеева, 1990; Матвеев, Бакунин, 1994; Tonisson et al., 2008; и др.). В Финляндии (Нюгрен и др., 2007), где кормовая емкость угодий заметно меньше, чем в России, в 2004 г. решено поддерживать плотность населения лося на уровне 2–4 особей на 1000 га суши (вся площадь без учета водоемов), что в пересчете на 1000 га лесных угодий соответствует приведенным выше цифрам оптимальной плотности.

Вредоносная деятельность европейской и сибирской косуль в лесу отчетливо проявляется при плотности, превышающей 60–100 особей, но при обильной

зимней подкормке ущерб мало ощутим. Потравы сельскохозяйственных культур ничтожны повсеместно. Оптимальная плотность населения этих зверей в интенсивном охотничьем хозяйстве лежит в пределах 50–200 экземпляров на 1000 га пригодных угодий в зависимости от объема и доступности корма (Данилкин, 1999).

Хозяйственная плотность населения благородного оленя в Западной и Центральной Европе колеблется в пределах от 5 до 250 особей (чаще — 10–30) на 1000 га, оптимальный ее размер — 20–60 голов (Юргенсон, 1959, 1968; Smidt, 1977; Jans, 1984; Падайга и др., 1985; Wolfe, Berg, 1988; Clutton-Brock, Albon, 1992). В Беловежской Пуще близкой к оптимальной считается плотность в 14–20 особей (Козло, 1983б; Шостак, 1983), и при этом даже при высокой численности других видов копытных наблюдается устойчивый рост популяции. В Кавказском заповеднике угнетения растительности не наблюдается при плотности 25–30 голов, предельно допустимо, исходя из запасов зимних кормов, 120 экземпляров, а на смежной территории, где пасут скот, — 15–18 (Александров, 1966, 1968; Голгофская, 1986). Оптимальная плотность населения этих копытных в европейской части России — 10–30 особей (Мертц, 1953; Казневский, 1959; Соломатин, 1973). В «Методических указаниях по проведению регуляционных мероприятий в республиканских заказниках Главохоты РСФСР» (1984) допустимой считается плотность европейского оленя в равнинных лесных угодьях 10–15, в горных — около 25 особей на 1000 га. Оптимальная плотность населения этого вида в лесах Южной Сибири — 5–10 без подкормки, 8–20 – с зимней подкормкой и более 50 — с круглогодичной подкормкой (Зырянов, 1975, 1977; Свиридов, 1978; Собанский, 2005). В зоне кедрово-широколиственных лесов юга Дальнего Востока она может быть доведена до 42 особей без ущерба для лесного хозяйства, а минимальная плотность, при которой можно открывать промысел, — 9 голов. Лишь в Приморье кормовая емкость угодий позволяет увеличить численность вида до 100 тыс. особей (Гапонов, Богачев, 1989; Гапонов, 1991). Сейчас же здесь фактическая численность изюбря, а также косули и лося, на порядок ниже экологически оптимальной, что В.В. Гапонов (2006а,б) резонно считает «экологической аномалией».

Пятнистый олень, в отличие от других видов оленьих, оказывает гораздо более существенное негативное воздействие на биоценозы. При плотности населения свыше 30 особей на 1000 га он не только уничтожает весь подрост и подлесок, но и, как стадный и оседлый вид, вытесняет из угодий других копытных. В экстенсивном охотничьем хозяйстве этот показатель можно считать предельно допустимым, но при обильной круглогодичной подкормке плотность населения можно смело увеличить в 1,5–2 раза.

Оптимальную (или допустимую) плотность населения кабана в большинстве районов России и сопредельных стран ученые видят в пределах 4–30 голов (табл. 22). Польские исследователи после тщательного анализа вреда, наносимого этим видом сельскому хозяйству, пришли к заключению, что при интенсивной подкормке плотность населения можно поддерживать в пределах 30–40 экземпляров на 1000 га лесопокрытой площади (Andrzejewski, Jezierski, 1978).

Примерно такую же величину (30 голов) указывают и французские ученые (Spitz et al., 1984). Вспышка метастронгилеза у кабана возможна при плотности более 35 особей (Пенькевич, 1997). Предельный ее уровень с ветеринарной точки зрения: в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах — 20, в южной тайге — 30–35, а при комплексных биотехнических, селекционных и профилактических мероприятиях — до 50 экземпляров на 1000 га (Романов, Козло, 1977; Говорка и др., 1988; Фертиков и др., 1999).

В приказе Главохоты РСФСР № 137/130 от 17 апреля 1975 г. «О регулировании поголовья лосей в лесах РСФСР», сыгравшем негативную роль в судьбе многих группировок вида, принята ориентировочная плотность населения лося

Таблица 22. Оптимальная (или допустимая) плотность населения кабана

Район	Особей на 1000 га	Источник информации
Германия	3–15 (до 35)	Briedermann, 1977a,b, 1979, 1986
Польша	30–40*	Andrzejewski, Jezierski, 1978
Болгария	20	Атанасов, 1981
Беловежская пуща	10–15, 18–19	Саблина, 1955; Лебедева, 1956; Козло, 1970, 1975; Шостак, 1978
Белорусское Полесье	10–12	Козло, Емельянова, 1987
Украина	5–8	Корнеев, 1970
Карпаты	5–7*, 10–12	Гунчак, 1982, 1999
Молдова	20	Лозан, Лозан, 1981
Литва	4–30 (7–15)	Янулайтис, Падайга, 1984a,б, 1985, 1987
Россия: С.-западный р-н	2–3,5	Иванова, 1978
Центральный р-н	4–5	—“—
Поволжский р-н	4–5	—“—; Горшков, 1988
Северный Кавказ	6–8	—“—
Лесостепная зона	20–30	Гусев, 1986, 1989, 1995
Ц. Черноземье	6–10	Простаков, 1996
—“—	18–20	Сухорослов, 1972
“Завидово”	10	Фертиков и др., 1999
Кавказский з-к	19	Дуров, 1980
Краснодарский край	15–20	Котов, Рябов, 1963
Киргизия	15–50	Воробьев, 1968

* На 1000 га лесопокрытой площади.

2–3 головы на 1000 га лесных угодий в малолесных регионах европейской части России и 3–5 голов — в центральных областях. В «Методических указаниях по проведению регуляционных мероприятий в республиканских заказниках Главохоты РСФСР» (1984) рекомендовано поддерживать плотность населения лося на уровне 3–7 (до 10 особей), в азиатской части — 2–4; европейского оленя в равнинных лесных угодьях — 10–15, в горных — около 25; европейской косули — 30; кабана — 10–15 особей на 1000 га, что близко к обозначенным выше оптимальным показателям.

Российские специалисты лесного хозяйства разработали свои шкалы оптимальной численности копытных на 1000 га лесных охотничьих угодий (табл. 23). По ним в средних по качеству угодьях 2–4-го бонитетов, что типично для многих районов России, допустимо обитание 3–8 лосей, 5–16 благородных оленей, 20–65 косуль и 4–12 кабанов. Эти цифры близки к показателям плотности, предлагаемым выше зоологами и охотоведами, но значительно выше имеющегося уровня плотности населения копытных в охотничьих угодьях и нормативов, принятых в охотничьем хозяйстве («Временные нормативы плотности населения основных охотничье-промысловых видов диких копытных животных». М., 1988), и ниже, чем в европейских странах, отечественных заповедниках, заказниках и лучших охотничьих хозяйствах. Они примерно соответствуют уровню, достигнутому в Литве: 6 лосей, 13 благородных оленей, 25 косуль и 10 кабанов на 1000 га (Падайга, 1975, 1984; Baleisis u. a., 1987).

Итак, во второй половине XX – начале XXI вв. численность диких копытных в России (2,7–3,8 млн) была почти на порядок ниже потенциального уровня, достигающего, по экспертной оценке, 17–21 млн особей (табл. 8), а плотность

Таблица 23. Шкала оптимальной численности копытных на 1000 га лесных охотничьих угодий*

Вид	Бонитет				
	I	II	III	IV	V
Лось	<u>Более 10</u> 13**	<u>10–6</u> 8	<u>6–4</u> 5	<u>4–2</u> 3	<u>Менее 2</u> 1
Благородный олень	<u>Более 20</u> 30	<u>20–12</u> 16	<u>12–8</u> 10	<u>8–2</u> 5	<u>Менее 2</u> 1
Европейская косуля	<u>Более 80</u> 100	<u>80–50</u> 65	<u>50–30</u> 40	<u>30–10</u> 20	<u>Менее 10</u> 5
Кабан	<u>Более 15</u> 20	<u>15–10</u> 12	<u>10–6</u> 8	<u>6–2</u> 4	<u>Менее 2</u> 1

* По: Основы охотоустройства. М., 1966; Рекомендации по комплексному ведению лесного и охотничьего хозяйства специализированными лесхозами Федерального органа управления лесным хозяйством России. М., 1997; Рекомендации по определению оптимальной численности копытных (дендрофагов) в лесном фонде Российской Федерации. М., 2001.

** В числителе — максимальные и минимальные значения, в знаменателе — средний показатель оптимальной численности.

населения, за редким исключением, не превышала кормовой емкости угодий и была в несколько раз ниже оптимального уровня даже по нормативам, принятым в лесном хозяйстве (табл. 23). При такой низкой плотности эксплуатировать популяции копытных, по мнению специалистов, разработавших основы охотустройства (Данилов и др., 1966), нельзя в большинстве регионов, с чем я полностью согласен.

Существует ли цикличность популяционной динамики?

Как верно подметил А.А. Максимов (1984), по этой проблеме есть три точки зрения: «1) отрицающая наличие цикличности в животных популяциях, 2) признающая цикличность, но возражающая против роли в этом солнечной активности, 3) признающая цикличность и значение в ней солнечной активности». Я последовательно принимал каждую из них в обратном порядке: по окончании пушно-мехового техникума, как и каждый охотовед, свято верил в наличие цикличности, связанной с солнечной активностью; лекции профессоров Н.П. Наумова и И.А. Шилова на биологическом факультете Московского государственного университета значительно поколебали мою веру в могущество «солнечных пятен» и климата, а собственные 40-летние исследования и вовсе привели к отрицанию цикличности в многолетней динамике населения промысловых видов копытных.

Многие исследователи, тем не менее, полагают, что у копытных, также как и у мелких млекопитающих, существует естественная цикличность колебаний численности, связанная с солнечной активностью, глобальными изменениями климата, продуктивности фитоценозов, сукцессиями, и проявляемая в диапазоне 90–100 (120), 80–90, 40–60, 38 ± 13 , 35–40, 30–36, 22, 18–21, 16, 14–18, 11–12, 10–15, 5–8 и 3–5 лет (Семенов-Тянь-Шанский, 1948, 1977, 1980; Peterson, 1955; Лэк, 1957; Реймерс, 1972; Бакеев, Костоглод, 1976; Корытин, 1976; Размахнин, Сабуров, 1980; Максимов, 1984; Ломанов, 1988, 1995, 2000а, 2007; Росоловский и др., 1988; Ломанов, Ломанова, 1996, 2000; Тихонов, 1997; Лопатин, Абагуров, 2000; Букреева, 2002; Данилов, 2005; Золин, 2007; Nygren et al., 2008; Заумыслова, 2008; и др.).

Перечисленный выше диапазон «твердо установленных» временных интервалов (циклов) динамики населения копытных далеко не полон, но, как видим, и он непомерно широк, что, с одной стороны, свидетельствует об отсутствии согласия в стане приверженцев трофоклиматической гипотезы динамики, а с другой — позволяет им легко манипулировать почти безразмерными (перекрывающимися) «циклами».

Внимательный анализ показывает, что все «столетние» циклические построения спекулятивны, поскольку основаны исключительно на косвенных литературных сведениях об относительной численности копытных в локальных районах и легко опровергаются сведениями об иной численности из других районов по другим источникам. Л.М. Баскин (2008), например, с 1650 г. по настоящее время на территории Восточной Европы выделяет три разновре-

менные депрессии численности лося (1800–1850, 1920–1929, 1990–2002 гг.), тогда как П.И. Данилов (2005) в соавторстве с К. и Т. Нюгрен (Nygren et al., 2008) в Северной Европе с 16-го века — пять столетних циклов. Депрессия в 1600 г. выделена ими на основании единственного сообщения о локальной численности вида в Финляндии, депрессия в 1700 г. не подтверждена ничем, а в период депрессии начала XX в., обозначенный этими учеными, сохранялась высокая численность «в местах выживания» и наблюдалось увеличение поголовья в некоторых районах (Кулагин, 1932; Марвин, 1959).

Попытка Н.Ф. Реймерса (1972) увязать периоды высокой численности лося с 80-летними циклами солнечной активности за пять столетий, как справедливо заметил В.М. Глушков (2001), тоже не увенчалась успехом — максимумы поголовья приходятся как на минимумы, так и на максимумы солнечной активности. Н.Ф. Реймерсу (1972) не удалось также связать колебания численности этого вида с так называемыми брикнеровыми 35-летними климатическими периодами.

Выделение у копытных «коротких» (10–15, 5–8 и 3–5 лет) циклов динамики населения по аналогии с циклами мелких млекопитающих и вовсе абсурдно. У мышевидных грызунов, размножающихся круглогодично, потенциальные возможности воспроизводства настолько велики, что за один репродуктивный сезон происходит увеличение численности в десятки раз. Популяции достигают пика за 3–4 года, после чего возникают проблемы с кормом и в действие вступают авторегуляторные процессы. Этим обычно и объясняется наличие популяционных циклов. Однако ведущая роль трофического фактора в формировании и коротких, и более продолжительных циклов у мелких млекопитающих не очевидна, поскольку существуют и другие не менее значимые экзогенные и эндогенные факторы регуляции численности. Более того, с накоплением многолетних данных ставится под сомнение и само существование у многих видов четкой ритмичности чередования пиков и спадов и закономерной цикличности (Krebs, 1996; Ивантер, Жигальский, 2000; Попов, 2000; Жигальский, 2002; Чернявский, 2002; Кухарева, 2007; Якимова, 2007; и др.). Даже у белки (модельного циклического охотничьего вида) циклические закономерности проявляются далеко не всегда (Кирис, 1973). В Мещерской низменности, например, определенной ритмики динамики популяции этого вида нет с 1984 г., причем затянувшаяся депрессия происходит на фоне улучшения условий обитания: мягких зим и более высокого плодоношения сосны, ели и дуба (Онуфрениа, 2007).

Дикие копытные не могут размножаться с такой фантастической скоростью, как грызуны. Они становятся половозрелыми лишь через 1–3 года после рождения, рожают только раз в году и далеко не каждый год, приносят чаще 1–2 детенышей, изредка (кабан) больше. При сравнительно низкой скорости размножения и очень высокой смертности, в том числе и в связи с постоянной охотой на них, до достижения пика численности копытным, даже в заповедниках, обычно требуются десятилетия, что никак не увязывается с выделением у них «коротких» циклов. С.А. Северцов (1941) совершенно справедливо относил копытных к животным с устойчивой численностью.

Средняя плотность населения копытных в России в XX в., как показано выше, была мизерной и никогда не достигала, за исключением отдельных районов европейской части, такой величины, при которой была бы значительно превышена кормовая емкость угодий. Следовательно проявлений «закономерной цикличности» динамики их популяций на всем ареале, связанной с недостатком кормов, в это столетие быть не могло даже теоретически, но поголовье резко сокращалось дважды и по иным причинам.

Определенная цикличность в динамике, связанная с деградацией пастбищ при высокой плотности населения копытных, выявлена лишь для отдельных островных и заповедных популяций. В Лапландском заповеднике, например, период колебаний численности дикого северного оленя, обусловленный скудными зимними кормовыми ресурсами, составляет, видимо, около 35–40 лет (Абатуров, Лопатин, 1999; Лопатин, Абатуров, 2000). Тем не менее и здесь динамика населения вида, во многом, связана с охотничьим и хищническим прессом (Семенов-Тянь-Шанский, 1977, 1980, 1989; Сыроечковский, 1986; Баркан, 2007).

Один из основных аргументов циклической трофоклиматической гипотезы – «синхронность» колебаний численности одного вида охотничьих млекопитающих в разных частях ареала и разных видов со сходными требованиями к среде обитания в одной местности (Ломанов, 1995, 2000а, 2007; Ломанов, Ломанова, 1996). И.К. Ломанов (2007) считал также, что динамика климата на большей части России имеет сходные черты, и «поэтому возможно проводить анализ динамики численности охотничьих животных для территории России в целом». Воспримем его рекомендацию и попробуем найти цикличность и синхронность в динамике населения важнейших видов копытных (табл. 1–7, рис. 6).

Рост (+) и сокращение (–) численности лося в стране в период с 1950 по 2007 гг. чередовались по годам следующим образом: +9, –1, +2, –4, +1, –1, +11, –1, +1, –2, +2, –1, +1, –1 +1, –1, +1, –6, +2, –3, +5; европейской косули с 1961 г.: –1, +1, –1, +5, –1, +1, –1, +5, –1, +1, –4, +7, –1, +3, –2, +3, –3, +5; сибирской косули: +3, –7, +2, –1, +3, –1, +1, –1, +2, –1, 0, –1, +9, –4, +1, 0, –4, +1, –1, +2; благородного оленя: +1, –1, +1, –3, +4, –1, 0, +3, –2, +1, –1, 0, –2, +1, –2, +3, –1, +2, 0, –1, +1, –1, +1, –1, +1, –2, +3, 0; северного оленя: +1, –1, +3, –1, +3, –1, +2, –1, +2, –1, +1, –1, +1, –1, +2, –1, +1, –1, +1, –1, +1, –1, +2, –2, +5, –4, +1, –2, +1; кабана: +1, –2, 0, +13, –2, +1, –1, +2, –1, +1, –1, +4, –4, +5, 0, +6; сайги с 1950 г.: 1, 0, +1, –1, +4, –2, +1, –4, +2, –1, +1, –1, +1, –1, +6, –2, +1, –4, +1, –1, +1, –1, +2, –3, +3, –4, +1, 0 (6 лет). Усмотреть здесь «цикличность» и «синхронность» можно лишь при наличии очень богатого воображения. Интервалы между пиками численности у всех видов неодинаковы, четкой ритмичности чередования пиков и спадов нет ни у одного вида. Частая смена знаков «плюс» и «минус» при очень низкой численности копытных свидетельствует о высоком уровне смертности животных и неустойчивом (неумелом) управлении их ресурсами на федеральном уровне.

Динамика населения диких копытных в России, кроме того, асинхронна не только во временном (рис. 6), но и в пространственном отношении. В одно и то же время в отдельных областях их население увеличивается, тогда как в других — уменьшается.

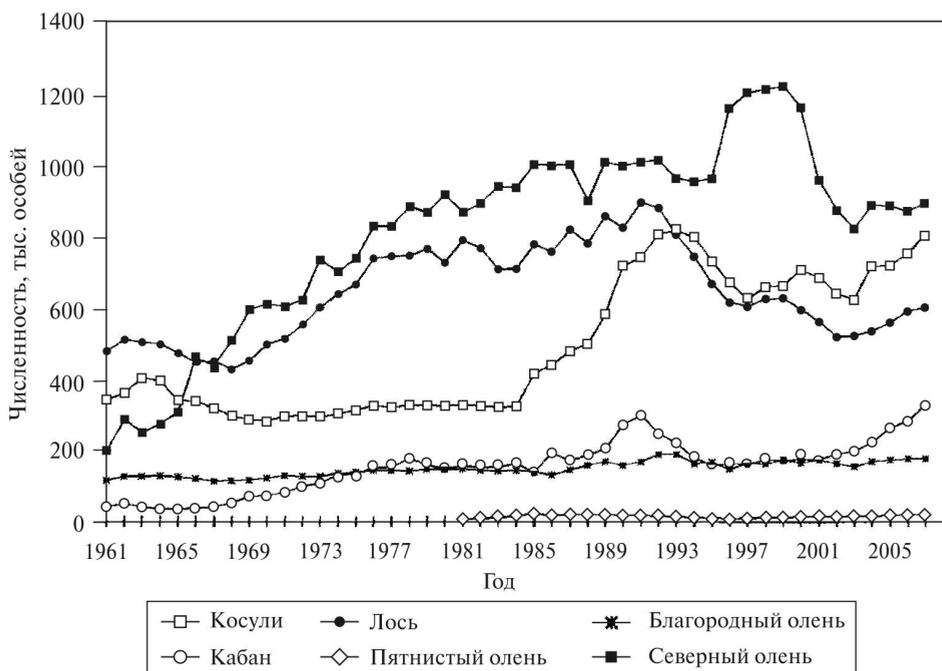


Рис. 6. Динамика населения важнейших промысловых видов копытных в России
Источники сведений о численности см. в табл. 1–6

В середине 1980-х гг. из 45 административных областей европейской части РФ, где обитает лось, снижение поголовья наблюдалось в 59% областей, в 15% — численность была стабильной и в 26% — происходило ее увеличение. На азиатской части ареала в это же время в половине областей она росла, в трети — была стабильной, а сокращение затронуло лишь 18% областей (Филонов, 1988). Асинхронная динамика популяций лося и других копытных была и во многих заповедниках (Филонов, 1989). Асинхронна она и в разных регионах России в последние десятилетия (рис. 7), что четко отражено во всех ресурсных сводках «Центрохотконтроля» (Борисов и др., 1992; Ломанов и др., 1996, 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана ..., 2005, 2006, 2007; Губарь и др., 2007). Динамика поголовья лося в Предуралье резко отличается от таковой на остальной европейской части ареала (Ломанов, 1995). В 1999 г. при относительной стабилизации населения вида его поголовье увеличилось в Поволжье, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, однако в это же время уменьшилось в Северном, Северо-Западном, Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском и Уральском регионах (Ломанов, Ломанова, 2000). В 2001 г. при продолжающейся депрессии оно увеличилось в трети областей; в 2006 г., несмотря на общий рост численности, уменьшилось в 18 регионах. По анализу Л.М. Баскина (2008), «в 1990–2007 гг. в Европейской части РФ наблюдалась депрессия численности лося, тогда как в боль-

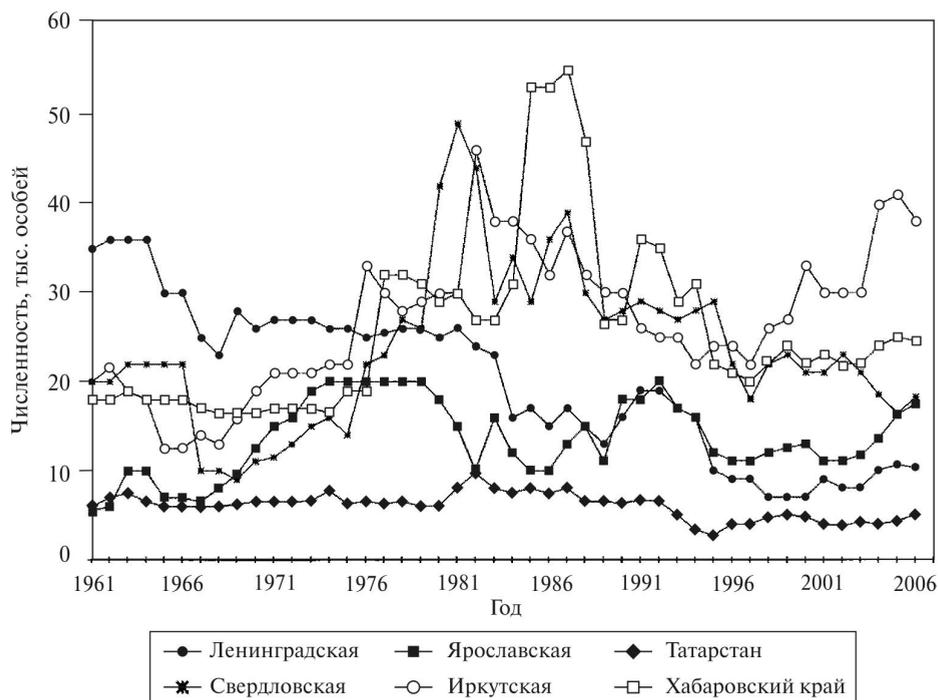


Рис. 7. Асинхронность динамики населения лося в отдельных областях России, расположенных в близком широтном диапазоне
Источники сведений о численности см. в табл. 1

шинстве областей Азиатской части — незначительное повышение численности». При этом популяция Среднего Приамурья неуклонно сокращалась при значительных кормовых ресурсах (Ревуцкая и др., 2008). В Сихотэ-Алинском заповеднике в последние десятилетия численность лося, в отличие от других видов копытных, уменьшалась (Заумыслова, 2008), тогда как в Центральносибирском заповеднике оставалась высокой при общем сокращении поголовья на Среднем Енисее (Зырянов, 2008). Н.С. Корытин (2008), проанализировав динамику населения лося в России в 80–90-е годы XX в., пришел к следующему выводу: «разные сроки начала снижения численности говорят о том, что можно исключить действие, по крайней мере какого-то глобального фактора, типа солнечной активности».

У кабана (не дендрофага), как и у лося, многолетнюю цикличность не удается выявить не только в целом по России (табл. 3), но и в отдельных регионах (Иванова, Овсякова, 1976; Русаков, Тимофеева, 1984; Овсякова, 1996) и локальных группировках (табл. 20 и 21), включая особо охраняемые (Ахмеров, 2007). В разных областях Центрального и Северо-Западного экономического районов устойчивый рост его численности во второй половине XX в. имел место на протяжении от 12 до 30 лет. Заметное уменьшение населения зверей,

однако, произошло почти одновременно в 1976–1977 гг. из-за неблагоприятных зимовок и затяжных весен, усугубленных эпизоотиями чумы, увеличением численности волка и нерациональным промыслом (Иванова, 1982). В Центрально-Черноземном регионе с 1966 по 1995 г. рост и уменьшение численности вида чередовались следующим образом: +12, -1, +1, -3, +3, -2, +1, -1, +2, -4 (Простаков, 1996). В 1999 г. в Калининградской области, в Центральном, Центрально-Черноземном и Поволжском экономических районах наблюдался стабильный рост численности, в то время как в Северном, Северо-Западном, Волго-Вятском и Уральском районах – снижение. В Амурской области и Приморском крае поголовье росло, а в Хабаровском крае и Еврейской АО – уменьшалось (Ломанов, 2000б). Относительно устойчивая периодичность, связанная главным образом с урожаем дуба и кедра, проявляется через 5–8 лет лишь на юге Дальнего Востока (Бромлей, 1964), однако существование циклической закономерности динамики этого и других видов копытных в регионе нельзя признать доказанным даже в заповедниках (Заумыслова, 2000, 2008; Салькина, 2000).

Такая же ситуация с косулями. В 1999 г., например, при увеличении их численности в большинстве районов, снижение поголовья зафиксировано в Волго-Вятском, Северо-Кавказском и Уральском регионах, а также в Курской и Ульяновской областях. В 2003 г. при общем снижении численности вида популяции увеличились в Северо-Западном, Южном и Уральском округах (Ломанов и др., 2000, 2004).

«Циклической закономерности» (Сидоров, Букреева, 1999; Сидоров, 2000, 2003, 2004; Букреева, 2002) не усматривается и в динамике населения сайги. Многолетняя динамика казахстанских группировок в отдельные периоды находится в противофазе по отношению к европейской популяции (табл. 7). Монгольская группировка в 90-е годы XX в. увеличивала свою численность в то время, когда другие популяции быстро сокращались. В начале нынешнего века европейская популяция находилась в депрессии, в то время как бетпакдалинская быстро росла в результате комплексных мер охраны (Переладова и др., 2007; Бербер, 2008а,б). Более того, говорить о существовании «закономерности» на основании всего двух–трех периодов изменения известной численности животных, по меньшей мере, непрофессионально.

Такая асинхронность динамики населения лося и других копытных никоим образом не вписывается в гипотетическую циклическую модель. Тезис о «естественной» цикличности в популяциях копытных тоже не выдерживает критики.

Самый весомый аргумент сторонников циклической трофоклиматической гипотезы – «синхронное» сокращение численности и добычи лося в северо-западных областях России и Фенноскандии (Справка Охотдепартамента РФ «О состоянии и перспективах развития охотничьего хозяйства России», 1997 г.; Тихонов, 1997; Данилов, 2005; Ломанов, 2007), что «подтверждает правильность гипотезы о глобальных влияниях климата на численность». При сходных климатических и кормовых условиях у зарубежных соседей, в отличие от России, не было «революционных катаклизмов 90-х годов», «голодных старорусских и новорусских браконьеров» и «стай озверевших волков», чем можно было бы объяснить падение численности (Рожков и др., 2001).

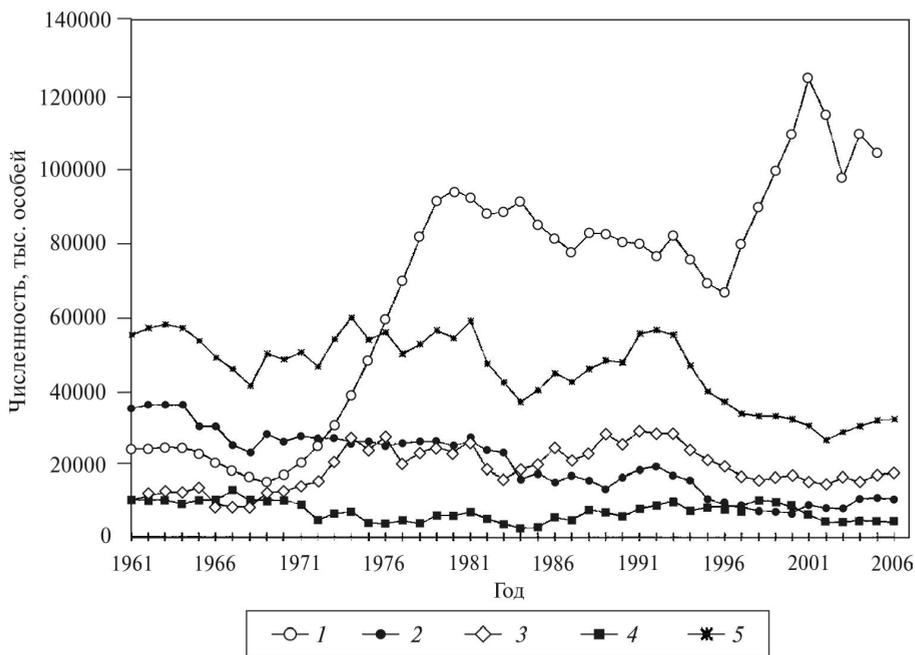


Рис. 8. Динамика населения лося в Финляндии (1) и соседних областях России (5): Ленинградской (2), Мурманской (4) и Карелии (3)

Источники информации см. в таблицах 1 и 9

Должен огорчить российских специалистов. Поголовье лося в Фенноскандии стало уменьшаться не в 1990-е гг., как в России, а в 1980-е гг., когда у нас оно росло. Основную причину этого явления трудно не заметить. В Швеции охотники ежегодно добывали более 100–175 тыс. особей (пик в 1982 г.) при поголовье в 250–350 тыс., т.е. ежегодно изымали из группировки почти 50% ее населения. Практически весь прирост популяции охотники изымали и в Норвегии — 35–39 тыс. при численности около 100 тыс. особей. В Финляндии уровень добычи был еще выше (табл. 9, рис. 9). В конце XX – начале XXI вв. поголовье лося в Фенноскандии искусственно (!) сокращено охотниками на треть — до 430 тыс. особей с целью предотвращения ущерба лесному хозяйству. Более того, динамика населения этого вида в историческое время здесь была напрямую связана с охотничьим управлением ресурсами. Рост численности наблюдался в периоды жесткой охраны, депрессии возникали в результате интенсивного промысла (Нюгрен и др., 2007; Danell, Bergstrom, 2008; Persson et al., 2008).

Проверим декларируемое наличие «синхронности» динамики популяций в Финляндии и прилегающих областях России: Ленинградской, Мурманской и Карелии (рис. 8), используя для этого официальные учетные сведения Главохоты РФ, Охотдепартамента РФ и Государственной службы учета охотничьих ресурсов и данные финских ученых (табл. 9). На рис. 8 очевиден поразительно

бурный рост численности этого вида в Финляндии в те периоды времени, когда соседние российские популяции были стабильными или сокращались. В первой половине 60-х годов XX в. финны насчитывали у себя 23–24 тыс. лосей и отстреливали ежегодно 6–8 тыс., в начале XXI в. учитывали около 100–125 тыс. особей и добывали 67–85 тыс. (табл. 9). В Ленинградской области в 60-е годы лось было больше (30–36 тыс.), чем в Финляндии, ежегодная добыча достигала 2–4 тыс. В начале XXI в. здесь уцелели 8–10 тыс. особей, легальный отстрел составлял всего 220–400 голов в год. Финны сейчас добывают лосей в 5–8 раз больше, чем мы легально в огромной России, и почти в 400 раз больше, чем в Ленинградской области!

Истинные причины относительной «синхронизации» динамики населения лося в отдельные годы и «цикличности» убедительно показаны в замечательной работе Т. Нюгрэн с соавторами (2007). Финская популяция лося, «несчадно эксплуатируемая в 20-е годы XX в.» (то же происходило и в России — *А.Д.*), была практически сведена на нет. Затем, как и в России, она медленно росла в период охраны и умеренной добычи. Причиной прекращения ее роста в 1960-е гг. стал не климат, а «жесткие, ориентированные на отстрел взрослых животных, квоты», превышающие годичный прирост (рис. 9). Рост численности продолжился после запрета охоты в 1969–1971 гг. и изменения системы добычи —

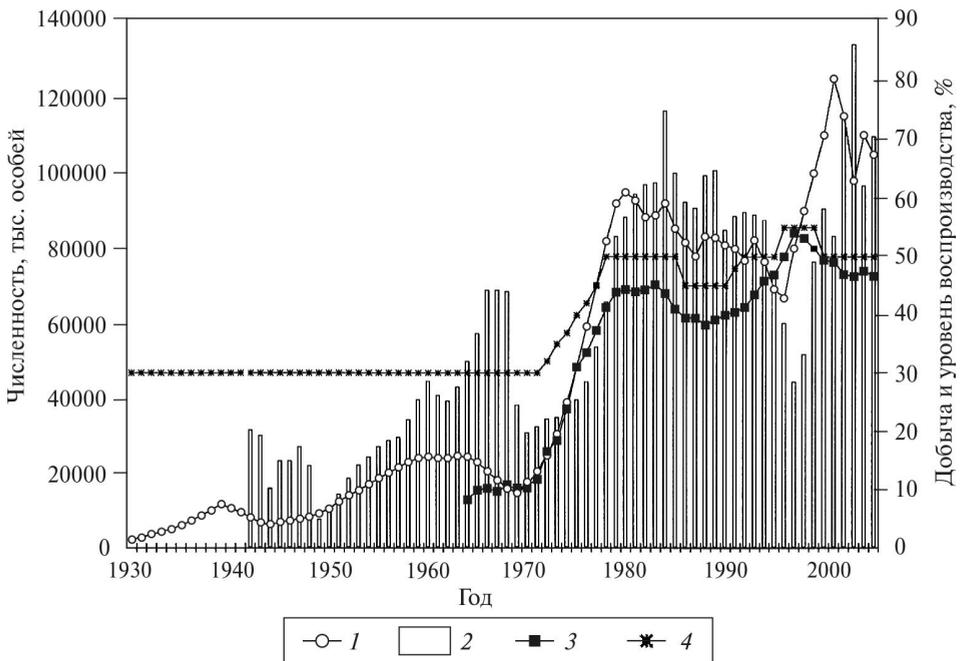


Рис. 9. Численность (1) и добыча (2) лося в Финляндии
3 — доля сеголеток в добыче, 4 — ориентировочный расчетный уровень воспроизводства.
1997–2000 гг. — экстраполяция численности. Источники информации см. в таблице 9.

преимущественный отстрел сеголетков способствовал сохранению репродуктивного ядра популяции, что позволило резко повысить ее продуктивность. В связи со значительным увеличением численности и возросшим ущербом лесу в начале 1980-х гг. финны провели «первое запланированное сокращение поголовья». В 1980–1994 гг. они ежегодно изымали из популяции 43–69 тыс. особей (по расчетам — 56–75% поголовья) на протяжении 15 лет (табл. 9, рис. 9), что не могло не привести к уменьшению численности. Рост поголовья продолжился после «установления на несколько лет щадящих квот» (в 1997 и 1998 гг. добыто всего 23 и 30 тыс. особей). «Следствием невиданного роста популяции стало значительное увеличение ущерба, наносимого животными. ... Терпение общества иссякло, и в начале XXI столетия были превышены все рекорды по добыче лося», что привело к очередному сокращению численности.

Основные причины динамического тренда этого вида в Северной Европе в XX в. не менее наглядно отражены П.И. Даниловым (2005), одним из самых авторитетных сторонников циклической гипотезы. Лось к началу 1920-х гг. стал редок ... «в результате массового истребления животных, происходившего в те годы не только по всей Карелии, но и на смежных с ней территориях Архангельской, Ленинградской и Вологодской областей, т.е. на всем пространстве Европейского севера России ... Аналогичная ситуация сложилась в те годы и в Скандинавии, и в Финляндии» (с. 257). «Охота на лосей была запрещена в 1919 г. и довольно скоро после этого началось восстановление ареала и численности вида» (с. 258). Стремительное падение численности лосей в Карелии и других областях Европейского Севера в 1990-е гг. обусловлено «возросшим легальным использованием популяции» и «почти одновременным включением еще одного мощного антропогенного фактора — браконьерства» (с. 286).

Как видим, причиной мнимой синхронизации и цикличности динамики населения лосей в отсталой в социальном и охотничьем отношении России и в благополучных странах Фенноскандии в XX в. стало охотничье воздействие (рис. 9), а не глобальные изменения климата или трофический фактор.

Причины депрессии популяции этого вида в Эстонии в 1990-е гг. тоже не трофоклиматические: «Контрольный учет в 1990 г. показал наличие около 13000 лосей (более 5 особей/1000 га). Сильный вред, наносимый лесоводству, заставил повысить квоты отстрела: в 1991 г. было отстреляно 6000 лосей. В 1992 г. отстрел 6000 особей, на основе завышенных учетных данных, вызвал сокращение численности. ... На спад повлияли также браконьерство, хищничество волков, снижение потенциала размножения» (Tonisson et al., 2008).

Депрессия населения лосей в России в конце XX в., как показано ниже, возникла после рекордной легальной добычи (табл. 43 и 44, рис. 10), дополняемой еще большим по масштабу прессом браконьеров и крупных хищников (рис. 16) в кризисное постсоветское время.

Проанализируем «естественные» причины депрессии европейской группировки сайги во второй половине XX в. Первое масштабное сокращение поголовья, достигшего максимума (540 тыс.) в 1958 г., произошло после рекордной охотничьей добычи (рис. 11). Цитирую И. Дремова (1963): «... работники Гла-

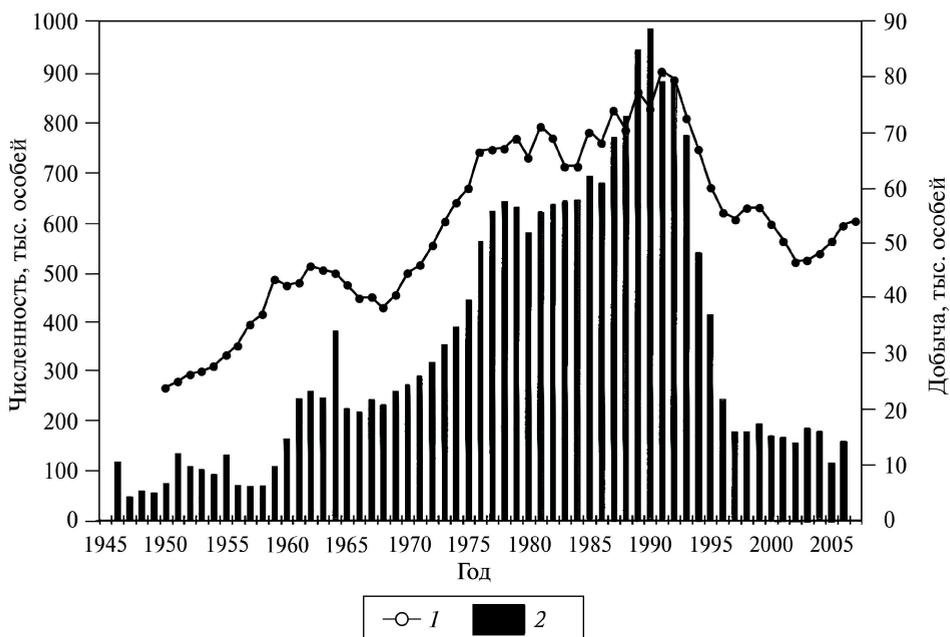


Рис. 10. Численность (1) и легальная добыча (2) лося в России в XX – начале XXI вв.

Источники информации о численности и добыче вида см. в табл. 1 и 43

вохоты, в частности заместитель начальника Главохоты тов. Круторогов, оправдывая создавшееся положение (резкое уменьшение численности — А.Д.), заявляют, что они сознательно, в интересах развития местного животноводства и нужд сельского хозяйства, стремятся снизить, довести до минимума численность основного поголовья сайгаков». Второй пик численности был 1970-е гг. (табл. 7, рис. 11). Животные снова стали наносить определенный вред сельскому хозяйству. Дальнейшие события, приведшие к очередной депрессии европейской популяции сайги, наглядно показаны охотоведом А.В. Максимуком (1982): «Некоторые республиканские организации предложили объявить сайгака «сорным видом» и начать кампанию по его уничтожению на пастбищах сельскохозяйственных животных. Учитывая тревожную ситуацию, было решено провести редуционный промысел сайгаков и привести их численность в соответствие с емкостью угодий (450–500 тыс. животных). В промысловый сезон 1978 г. Астраханский и вновь созданный Калмыцкий госпромхозы добыли в общей сложности 200 тыс. сайгаков, на 40 тыс. больше, чем в предыдущем сезоне. Пришлось применить одновременно два способа добычи сайгаков — ночной, из-под фар и метод кольцевого нагона (с использованием мотоциклов). Но даже при таких мерах интенсификации промысел затянулся до декабря, когда у сайгаков обычно уже начинается гон. Популяция пришла к гону в неудовлетворительном состоянии, что отразилось на ее половозрастной структуре и воспроизводстве. Весной 1979 г. было учтено 360 тыс. сайгаков». Депрессия насе-

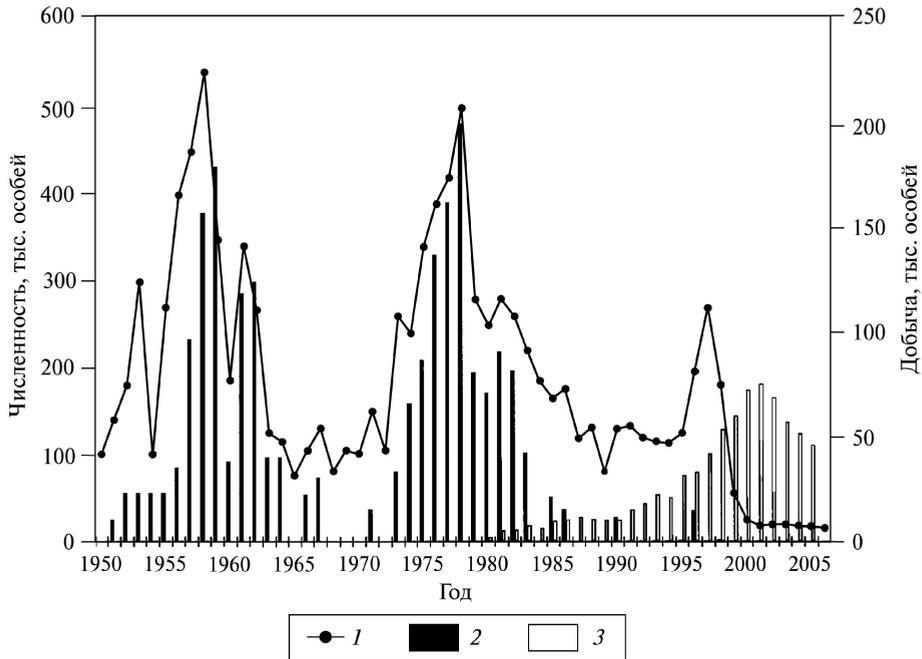


Рис. 11. Численность (1) и легальная добыча (2) сайги в России
 3 — численность волка в зоне обитания сайги (x 100). Источники сведений о численности и добыче сайги см. в табл. 7 и 55; численность волка по: сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартаamenta РФ и Государственной службы учета охотничьих ресурсов России

ления вида в конце XX в. обусловлена, главным образом, массовым истреблением взрослых самцов из-за дорогостоящих рогов, что негативно отразилось на уровне воспроизводства, а также значительным увеличением численности волка (рис. 11), который существенно сдерживает рост малочисленных группировок сайги.

Совершенно очевидно, что многолетняя динамика населения промысловых видов копытных не циклична. Временные интервалы между пиками численности непостоянны и неодинаковы у разных видов, в разных регионах и локальных группировках. Не усматривается и циклической связи динамики с солнечной активностью, изменениями климата и продуктивности фитоценозов. Существуют лишь общие тенденции сокращения или увеличения поголовья в отдельные периоды времени, определяемые комплексом биотических и абиотических факторов, среди которых нередко доминирует антропогенное воздействие. Периоды максимальной депрессии населения копытных на большом пространстве теснейшим образом коррелируют с социальными катаклизмами. Положительный популяционный тренд меняется на отрицательный чаще всего при чрезмерном охотничьем и хищническом прессе, а стабилизация и рост поголовья, как правило, связаны с принятием и надлежащим исполнением природоохранных законов, укреплении организованного охотничьего хо-

зайства, улучшением охраны, сокращением добычи и уменьшением численности волка.

Попробуем разобраться в процессах динамики населения диких копытных более детально. Начнем с размножения, поскольку по трофоклиматической гипотезе масштабные депрессии их популяций в России могли быть вызваны снижением плодовитости животных из-за недостатка качественных кормов.

РАЗМНОЖЕНИЕ КАК ФАКТОР ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ

Один из ключевых показателей, влияющих на популяционную динамику копытных, как и других животных, — уровень воспроизводства. Он определяется числом участвующих в размножении особей, процентом беременных самок, числом родившихся и выживших детенышей и длительностью их полового созревания, долей самок в приплоде и популяции. При хороших кормовых условиях показатели рождаемости, как правило, максимальны, при недостатке корма они уменьшаются, однако все же остаются сравнительно высокими. При типичных условиях обитания и ненарушенных промыслом половом и возрастном составе группировок воспроизводство относительно стабильно (Данилкин, 1999, 2002, 2005).

Рассмотрение всех особенностей размножения животных выходит за рамки задач настоящего исследования. Нам нужно, всего лишь, выяснить: снижалась ли плодовитость модельных промысловых видов копытных (лося, европейской и сибирской косуль и сайги) в конце XX в., по какой причине, и каким мог быть ежегодный биологический прирост в этот период?

Лось. Плодовитость лося в России во второй половине XX в. составляла в среднем 1,3 (1,1–1,9) эмбриона на беременную самку (табл. 24). Примерно такие же показатели (1,0–1,9, в среднем 1,4) для различных регионов приводят в своей сводке специалисты «Центрохотконтроля» Ю.И. Рожков с соавторами (2001) за 1986–1999 гг.

Эти показатели примерно соответствуют изменчивости плодовитости самок в разные годы в одном и том же регионе. В Челябинской области, например, в 1971–1996 гг. число эмбрионов на беременную самку колебалось в пределах 1,1–1,5 (табл. 25), и было относительно стабильным (1,3–1,5) в 1980-е и 1990-е гг. В Московской области в 1967–1979 гг. этот показатель практически такой же — 1,2–1,4 (Филонов, 1983), и таким же (1,2–1,4) он остался здесь в 1987–1999 гг. при некотором увеличении доли стельных самок (табл. 26). В Кировской области в 1967–1974 гг. на одну самку старше года приходилось в среднем 1,5 эмбриона, в 1975–1987 гг. в пик численности — 1,27, в 1991–1994 гг. во время депрессии — 1,26 (Глушков, 2001). Как видим, резкого снижения плодовитости лося в 1990-е гг. не было.

Тем не менее снижение уровня воспроизводства лося в ряде районов имело место задолго до популяционной депрессии 1990-х гг., но не по трофическим, а

Таблица 24. Плодовитость лося в разных регионах России

Район (источник информации)	Самок			Самок с эмбрионами			Эмбрионов на самку	
	добыто всего, п	стель- ных, %	яловых, %*	од- ним, %	двумя, %	тремя, %	стельную, п	добытую, п
С.-з. России (9)	151	62,3	37,7	61,7	38,3	—	1,38	0,86
Ленинградская обл. (10)	6191	54,3	45,7	79,6	20,2	0,2	1,20	0,65
—“— (22)	111	74,8	25,2	92,8	7,2	—	1,07	0,80
—“— (23)	206	73,8	26,2	89,5	10,5	—	1,11	0,81
Мурманская обл. (1)	1209**	—	—	81,8	18,1	0,1	1,18	—
Карелия (24)	41**	—	—	54,0	46,0	—	1,46	—
Архангельская обл. (3)	513	75,0	25,0	62,0	38,0	—	1,38	1,02
—“— (5)	1430	47,4	52,6	65,2	34,5	0,3	1,35	0,64
Эстония (30)	11668	48,9	51,1	65,9	34,1	—	1,34	0,66
Белоруссия (15)	227	83,7	16,3	52,1	47,1	0,8	1,47	1,23
Вологодская обл. (5)	4428	54,6	45,4	63,2	36,7	0,1	1,37	0,75
Ярославская обл. (5)	2835	46,3	53,7	63,4	36,4	0,1	1,37	0,63
—“— (21)	1030	80,6	19,4	75,8	24,2	—	1,24	1,01
—“— (35)	1460	61,6	38,4	68,7	31,3	—	1,31	0,81
Тверская обл. (5)	2937	59,0	41,0	68,0	32,0	0,06	1,32	0,78
—“— (35)	3740	65,3	34,7	60,6	39,4	—	1,39	0,91
Ивановская обл. (35)	2819	65,8	34,2	65,7	34,3	—	1,31	0,88
Московская обл. (5)	5729	49,0	51,0	72,7	27,2	0,03	1,27	0,63
Тульская обл. (5)	1275	68,8	31,2	61,5	38,5	—	1,38	1,13
—“— (35)	965	72,3	27,7	63,0	37,0	—	1,37	0,99
Калужская обл. (29)	1126	55,7	44,3	64,6	35,1	0,3	1,36	0,76
Окский з-к (18)	161	60,9	39,1	54,6	45,4	—	1,45	0,88
Белгородская обл. (33)	183	27,9	72,1	44,2	55,8	—	1,55	0,43
Тамбовская обл. (2)	177	79,7	20,1	53,9	44,7	1,4	1,47	1,17
—“— (28)	556	61,9	38,1	—	—	—	1,40	0,78
Воронежская обл. (28)	516	36,6	63,4	—	—	—	1,58	0,37
Саратовская обл. (17)	1230	81,4	18,6	—	—	—	1,5–1,95	1–1,95
—“— (28)	1423	47,2	52,8	—	—	—	1,41	0,67
Ц. Черноземье (13)	2547	80,1	19,9	72,2	27,7	0,1	1,28	1,03
П.-Ильичский з-к (7)	291	76,6	23,4	70,8	29,2	—	1,27	0,98
—“— (14)	121	80,2	19,8	62,8	37,2	—	1,50	1,37
—“— (8)	77	94,8	5,2	60,3	39,7	—	1,40	1,32
Лосеферма (16)***	251	—	—	45,8	53,8	0,4	1,55	—
Кировская обл. (11)	321	78,8	21,2	47,8	52,2	—	1,52	1,20
Удмуртия (12)	6722	60,1	39,9	—	—	—	1,30	0,80
Башкирия (27)	1015	55	45	65,5	34,5	—	1,32	0,73
Европ. часть России (6)	900	76,1	23,9	59,1	40,9	—	1,41	1,07
—“— (19)	472	71,4	28,6	56,5	43,5	—	1,43	1,02
—“— (20)	622	76,0	24,0	52,6	47,4	—	1,47	1,12
Челябинская обл. (4)	634	49,5	50,5	67,2	32,8	—	1,32	0,63
—“—	4705	77,6	22,4	64,9	35,1	—	1,35	1,00
Новосибирская обл. (25)	400	89,5	10,5	54,7	45,0	0,3	1,45	1,30
—“— (32)	438	73,3	26,7	63,6	36,4	—	1,39	1,02
Западный Алтай (26)	47	87,2	12,8	41,5	58,5	—	1,58	1,38
Томская обл. (31)	850	64,3	35,7	70,9	29,1	—	1,29	0,84
Приамурье (34)	40	75	25	62,5	37,5	—	—	1,05

Источник информации: 1 — Макарова, 1981; 2 — Херувимов, 1969; 3 — Евтихов и др., 1980; 4 — Матвеев, Бакунин, 1994; 5 — Филонов, 1983; 6 — Юргенсон, 1964; 7 — Язан, 1964; 8 — Кнорре, 1959; 9 — Верещагин, Русаков, 1979; 10 — Тимофеева, 1974; 11 — Глушков, 1982; 12 — Храмов, 1998; 13 — Простаков, 1996; 14 — Нейфельд, 1990; 15 — Козло, 1983а; 16 — Кожухов, 1990; 17 — Девишев, 1970; 18 — Росоловский и др., 1988; 19 — Приклонский,

Червонный, 1970; 20 — Киселева и др., 1965; 21 — Дан-чин-ю, 1983; 22 — Ким, 1967; 23 — Червонный, 1967; 24 — Троицкий, 1972; 25 — Зиновьев, 1971; 26 — Байдавлетов, 1988; 27 — Гординок, 1981, 1982; 28 — Папонов, 1985; 29 — Заикин, Воронин, 1986; 30 — Кийли, 1982; 31 — Лялин, Аушев, 1989; 32 — Кирюхин, 1990; 33 — Канаков, 1983; 34 — Дворядкин, 1975; 35 — Областное общество охотников.

* В графу «яловые» нередко включаются неполовозрелые самки, что искажает показатели.

** Всего беременных самок.

*** Сведения о новорожденных.

по антропогенным причинам: из-за массового избирательного промысла наиболее крупных и продуктивных взрослых особей, изменения полового и возрастного состава и омоложения популяций, увеличения доли молодых неразмножающихся самок и взрослых самок, оставшихся неоплодотворенными из-за уменьшения числа самцов в разреженных популяциях (Папонов, 1985; Байдавлетов,

Таблица 25. Изменчивость плодовитости лосих в Челябинской области в 1971–1996 гг. при разной плотности населения*

Год	Средняя плотность, особей на 1000 га	Взрослых самок		Самок с эмбрионами		Эмбрионов на самку	
		добыто, п	стельных, %	одним, %	двумя, %	стельную, п	взрослую, п
1971	0,7	27	37	90	10	1,10	0,40
1972		39	48	84	16	1,16	0,56
1973		61	49	60	40	1,40	0,68
1974		90	47	62	38	1,37	0,65
1975	2,2	96	41	67	33	1,32	0,55
1976	3,0	126	47	62	38	1,38	0,65
1977		195	57	69	31	1,31	0,75
1978		201	50	63	37	1,36	0,80
1979		231	68	65	35	1,34	0,92
1980		213	71	70	30	1,29	0,92
1981	3,9	310	73	70	30	1,30	0,95
1982		304	72	61	39	1,39	1,00
1983		357	71	71	29	1,29	0,92
1984		452	80	67	33	1,32	1,07
1985		355	85	61	39	1,39	1,18
1986	4,2	352	86	63	37	1,37	1,18
1987		304	85	66	34	1,34	1,12
1988		483	79	72	28	1,28	1,02
1989		505	78	61	39	1,38	1,00
1990	4,8	638	82	58	42	1,41	1,16
1991		594	76	61	39	1,39	1,06
1992		516	79	56	44	1,44	1,13
1993	3,0	252	78	–	–	1,39	1,08
1995		142	84	53	47	1,47	1,24
1996		78	87	46	54	1,54	1,34

* По данным лицензионного отстрела (Матвеев, Бакунин, 1994); с изменениями и дополнениями Областного управления охотничьего хозяйства.

Таблица 26. Плодовитость лося в Московской области*

Годы	1967–1979**	1987–1988	1989–1990	1991–1992	1993–1994	1995–1999
Эмбрионов на самку	0,63	0,63	0,62	0,62	0,69	0,80
Эмбрионов на стельную самку	1,27	1,28	1,27	1,18	1,20	1,42
Доля стельных самок, %	0,49	0,49	0,49	0,52	0,58	0,56
Доля яловых самок, %	0,51	0,51	0,51	0,48	0,42	0,44
Количество	5729	381	616	550	353	133

* По: Рожков и др., 2001.

** По: Филонов, 1983.

1988). В Новосибирской области, например, после многолетнего отстрела в основном крупных взрослых животных яловость половозрелых самок увеличилась с 11 до 37%, количество эмбрионов на одну беременную самку уменьшилось с 1,7 до 1,15, число самок с двумя эмбрионами сократилось с 67 до 16%, или в 4 раза (Кирюхин, 1990).

Возможное незначительное снижение числа эмбрионов (с 0,95 до 0,83–0,86 на самку старше года) в европейской части России в период с 1986 по 1996 г. (Ломанов, Ломанова, 2004), по моему мнению, тоже в большей мере связано не с трофическим фактором, а с рекордной охотничьей добычей (табл. 43 и 44) и максимальным уровнем охотничьего пресса на репродуктивное ядро группировок лося в этот период, в результате чего во многих районах резко уменьшилась доля взрослых самцов и взрослых беременных самок.

Такой же процесс прослеживается и на лосефермах, где животные содержатся в условиях, максимально приближенных к естественным при избытке качественного корма. На костромской лосеферме в 1970–1999 гг. средний показатель рождаемости в возрастном диапазоне самок от 2 до 20 лет составлял 1,3, на рожавшую самку – 1,6 (табл. 27), что близко к аналогичным показателям в природе. Некоторое снижение уровня воспроизводства в середине 1990-х гг. тоже было вызвано не трофическим фактором, а омоложением поголовья и увеличением доли яловых самок из-за отсутствия диких самцов, уничтоженных браконьерами в районе фермы. А.Н. Витакова и А.Н. Минаев (2000) пришли к убедительному заключению о том, что «в настоящее время кормовой фактор не является определяющим численность лосей в природе. ... Снижение численности лосей как на ферме, так и в природе объясняется одними и теми же причинами, прежде всего – резко возросшим браконьерством».

Косули. У них в размножении участвует большинство (до 96%) половозрелых самок даже при высокой плотности популяции (Лавов, 1971, 1974; Strandgaard, 1972a,b; Поле, 1973; Прусайте, Балейшис, 1975; Прусайте и др., 1974, 1977; Frusinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982a; Sempere et al., 1989;

Таблица 27. Плодовитость лосих на костромской лосеферме в 1970–1999 гг. (по: Витакова, Минаев, 2000; с изменениями)

Год	Лосих		Телят всего	Самок с телятами			Телят на самку в возрасте	
	старше 2 лет	в т.ч. яловых		одним	двумя	тремя	2–20 лет	3–15 лет
	п	%	п	%	%	%	п	п
1970	2	50,0	1	100	–	–	0,50	1,00
1971	5	60,0	3	50,0	50,0	–	0,60	1,50
1972	4	–	4	100	–	–	1,00	1,00
1973	4	–	7	25,0	75,0	–	1,75	1,75
1974	9	–	11	77,8	22,2	–	1,22	1,50
1975	9	11,1	15	12,5	87,5	–	1,67	1,88
1976	11	9,1	15	50,0	50,0	–	1,36	1,63
1977	14	14,3	18	50,0	50,0	–	1,29	1,45
1978	15	6,7	26	21,4	71,4	7,2	1,73	1,85
1979	16	12,5	26	21,4	71,4	7,2	1,63	1,86
1980	15	20,0	19	41,7	58,3	–	1,27	1,36
1981	17	23,5	23	30,8	61,5	7,7	1,35	1,64
1982	15	6,7	28	7,1	85,7	7,2	1,87	1,87
1983	12	8,3	22	9,1	81,8	9,1	1,83	1,83
1984	12	8,3	20	18,2	81,8	–	1,67	1,67
1985	14	7,1	19	61,5	30,8	7,7	1,36	1,50
1986	13	23,1	18	30,0	60,0	10,0	1,38	1,50
1987	23	26,1	23	70,6	23,5	5,9	1,00	1,55
1988	22	18,2	27	50,0	50,0	–	1,23	1,41
1989	19	21,1	25	33,3	66,7	–	1,32	1,50
1990	17	41,2	17	30,0	70,0	–	1,00	1,42
1991	18	5,6	24	70,6	23,5	5,9*	1,33	1,64
1992	18	27,8	20	46,2	53,8	–	1,11	1,54
1993	16	25,0	21	33,3	58,3	8,3	1,31	1,82
1994	14	28,6	17	30,0	70,0	–	1,21	1,70
1995	14	21,4	16	54,5	45,5	–	1,14	1,50
1996	14	42,9	14	25,0	75,0	–	1,00	1,75
1997	15	33,3	16	40,0	60,0	–	1,07	1,36
1998	15	13,3	21	38,5	61,5	–	1,40	1,58
1999	17	23,5	22	30,8	69,2	–	1,29	1,90
Всего	409		539					
В среднем:		19,6		40,2	56,6	3,2	1,32	1,61

* Четыре теленка.

Данилкин, 1999). В большинстве популяций на одну половозрелую самку приходится от 1,7 до 2,5 желтых тел и от 1,5 до 2,3 эмбрионов (табл. 28).

В семьях косуль чаще регистрируют 2 детенышей, реже 1 и 3, очень редко — 4 и, в исключительных случаях, — 5. Из-за сравнительно высокой детской смертности на одну взрослую самку осенью и зимой приходится обычно 1,5–1,8 теленка (табл. 29).

В одной и той же популяции в разные годы этот показатель меняется незначительно, да и то лишь после экстремальных зим. К примеру, в Амурской области в мигрирующей селемджинской популяции в сентябре в разные годы на взрослую самку приходилось от 1,4 до 1,6 детеныша (в среднем — 1,5, на самку

Таблица 28. Плодовитость европейской и сибирской косуль

Самок, п	Желтых тел на самку	Самок, п	Эмбрионов на самку	Из них (%) с				Источник информации
				1	2	3	4	
Европейская косуля								
		66	1,47	53	47	–	–	Sempere et al., 1989
		573	1,69					Kurt, 1968
114	2,12	438	1,90	17	76	7	1	Wandeler, 1975
99	2,00			10	77	10	1	Blant, 1987
		47	2,30	15	47	32	6	Essen, 1966
179	2,51	362	2,19	16	50	33	1	Borg, 1970
46	1,98			9	85	6	–	Andersen, 1953
41	1,9			5	93	–	–	Strandgaard, 1972
8	2,4	24	1,9	–	63	37	–	–“–
32	1,77	26	1,8	15	85	–	–	Hamilton et al., 1960
		29	1,9	17	79	4	–	Chaplin et al., 1966
		38	1,9	13	82	5	–	Prior, 1968
35	1,8	14	1,8	14	86	–	–	Short, Hay, 1966
17	1,71	54	1,9	17	78	4	2	Chapmann, Chapmann, 1971
		56	1,67–2,15					Ellenberg, 1978
		149	1,85	21	72	7	–	Stubbe u.a., 1982
		71	1,56					Fruzinski, Labudzki, 1982
		138	1,88	12	68	12	1	Kaluzinski, 1982
152	2,16			13	62	22	3	Прусайте и др., 1977
			1,71					Приедитис, 1975
25				20	68	12	–	Рандвээр, 1989
Сибирская косуля								
57	2,18	49	2,07	15	61	21	3	Данилкин (регистрации на Урале)
20	2,0–2,3							Устинов, Лобанов, 1983
31	1,7			29	71	–	–	Лавов, 1971
23	1,96			13	78	9	–	Смирнов, 1990
		13	1,92	15	77	8	–	Дарман, 1986
25	1,76	13	1,71					Данилкин и др., 1995
		8	2,25	–	75	25	–	Тавровский и др., 1971
		25	1,9	28	56	16	–	Слудский и др., 1984
		21	2,3	25	42	33	–	–“–

старше года — 1). Из 1586 отдельно мигрирующих семей в 56% было по одному теленку, в 41% — по два и в 3% семей — по три (табл. 30). В курганской популяции в 1994–1997 гг. на одну родившую самку приходилось 1,6–1,9 детеныша, на самку старше года — 1,2–1,5, и лишь после многоснежной зимы 1998 г. уровень воспроизводства снизился до 1,45 и 1,1 соответственно (табл. 31).

Численность косуль в России резко снижалась с 1994 по 1997 г. включительно (табл. 2). Плодовитость самок и сохранность телят в этот период (табл. 31), как видим, была максимально высокой.

Таблица 29. Число телят в семьях европейской и сибирской косуль на территории России (по визуальным наблюдениям)

Всего		Число телят в семье, %				Телят на одну самку	Район (источник информации)*
самок	телят	один	два	три	четыре		
38	65	39,5	50,0	10,5	–	1,7	С.-з. России (1)
144	239	43,0	49,3	6,3	1,4	1,7	Ц. Черноземье (6)
101	147	54,4	38,2	7,4	–	1,5	Башкирия (9)
51	100	50,9	43,1	3,9	2,0	1,6	Ильменский з-к (2, 11)
770	1314	38,2	53,2	8,3	0,3	1,7	Челябинская обл. (12)
945	1641	37,8	51,8	9,6	0,8	1,7	Курганская обл. (10)
184	267	58,7	37,5	3,8	–	1,4**	–"
110	198	23,6	72,7	3,6	–	1,8	Хакасия (3)
23	44	21,7	65,2	13,1	–	1,9	Якутия (4)
1412	2097	54,6	42,3	3,1	–	1,5	Амурская обл. (5)
68	109					1,6	Хинганский з-к (7)
27	52	22,2	63,0	14,8	–	1,9	Дальний Восток (8)

* 1 — Верещагин, Русаков, 1979; 2 — Аверин, 1949; 3 — Прокофьев, 1992; 4 — Тавровский и др., 1971; 5 — Данилкин и др., 1995; 6 — Простаков, 1996; 7 — Дарман, 1990; 8 — Бромлей, Кучеренко, 1983; 9 — Гордюк, 1981, 1982; 10 — Данилкин и др., 2000; 11 — Дворников, 1982, 1984; 12 — Данилкин, 1999.

** После многоснежной зимы 1998 г.

Таблица 30. Число детенышей в отдельных семьях мигрирующей популяции сибирской косули в Амурской области в сентябре 1987–1994 гг. (по: Данилкин и др., 1995; с дополнением Ю. Дармана)

Год	Всего		Число телят в семье						Телят на одну самку
	самок	телят	один		два		три		
			п	%	п	%	п	%	
1987	126	190	74	58,7	40	31,8	12	9,5	1,51
1988	76	111	44	57,9	29	38,2	3	3,9	1,46
1989	240	386	104	43,3	126	52,5	10	4,2	1,61
1990	244	366	129	52,9	108	44,2	7	2,9	1,50
1991	229	322	142	62,0	81	35,4	6	2,6	1,41
1992	249	372	129	51,8	117	47,0	3	1,2	1,49
1993	248	350	149	60,1	96	38,7	3	1,2	1,41
1994	174	237	113	64,9	59	33,9	2	1,2	1,36
Итого	1586	2334	884	55,7	656	41,4	46	2,9	1,47

Таблица 31. Число детенышей в отдельных семьях курганской популяции сибирской косулы осенью 1994–1999 гг. (по: Данилкин и др., 2000)

Год	Всего		Количество телят в семье								Телят на одну родившую самку
	самок	телят	один		два		три		4–5		
			п	%	п	%	п	%	п	%	
1994	341	559	150	44,0	165	48,4	25	7,3	1	0,3	1,64
1995	336	563	132	39,3	183	54,5	20	5,9	1	0,3	1,68
1997	268	519	75	30,0	141	52,6	46	17,2	6	2,2	1,94
1998*	184	267	108	58,7	69	37,5	7	3,8	–	–	1,45
1999	145	225	78	53,8	56	38,6	9	6,2	2	1,4	1,55

* После многоснежной зимы.

Сайга. Сайга — один из самых плодовитых видов среди копытных. В благоприятные годы в размножении участвуют почти все самки, включая значительную часть сеголетков. В среднем на одну самку приходится 1,3–1,8 эмбриона, в неблагоприятные годы — меньше 1 (табл. 32).

Заметного снижения репродукционного потенциала сайги в период депрессии в 90-е годы, по сравнению с предыдущими десятилетиями, тоже не было. Доля беременных самок, число эмбрионов и сеголетков на самку в европейской популяции оставались в пределах нормы вплоть до 2000 г. Эти показатели резко уменьшились лишь тогда, когда в период гона осталось менее 1% взрослых самцов, что было вызвано, однако, не «климатическими и флористическими явлениями», а почти полным уничтожением их браконьерами (табл. 32 и 33). Такая же ситуация была здесь и в 1958–1959 гг., когда в результате чрезмерного отстрела доля взрослых самцов уменьшилась к периоду гона до 1–2%, а яловость самок, соответственно, возросла почти в 3 раза (Банников и др., 1961; Жирнов, 1963; Фандеев, 1965).

Плодовитость самок во всех трех казахстанских популяциях в 1991–1996 гг., по сообщению Ю.А. Грачева и А.Б. Бекенова на VII съезде териологического общества (2003 г.), как и в европейской группировке, тоже была высокой (в среднем 1,7–1,8 эмбрионов на самку старше года и 0,9–1,0 — на молодую) даже при низкой (3,7–10%) доле самцов. В уральской популяции нормальное воспроизводство продолжалось до 1999 г. (в среднем 1,4 детеныша на самку), в бетпакалинской плодовитость резко уменьшилась с 1999 г., когда в группировке осталось менее 2% самцов. В устьуртской популяции в мае 2001 г. на одну родившую самку приходилось 1,4 детеныша, но из-за малой доли самцов резко возросла яловость, и показатель плодовитости составил всего 0,6. В 2004 и 2005 гг. в этой же группировке каждая родившая самка имела в среднем 1,3 детеныша (Грачев, Бекенов, 2006).

Таким образом, резких изменений плодовитости лося, косулы и сайги, как и других копытных, в последние десятилетия XX в. не наблюдалось, за исключе-

Таблица 32. Плодовитость сайги

Район (источник информации)*	Годы	Самок, п	Самок, %						Эмбрионов на самку, п	
			с двумя эмбрионами		с одним эмбрионом		яловых			
			взрослые	сего-летки	взрослые	сего-летки	взрослые	сего-летки	взрослые	сего-летки
С.-З. Прикаспий I)	1955	25	88,8	25,0	11,2	75,0	4,5		1,2	
“ (1, 14)	1958	433	73,8	5,0	26,2	95,0	3,8	15	1,4	
“ (14)	1959	—	—	—	—	—	13,7	44,8	—	
“ (2, 3)	1973–1978	167	—	—	—	—	—	—	—	
“ (3)	1979	—	71,6	—	—	25,4	—	3,0	1,7	
“ (3)	1980	—	19,4	—	—	55,6	—	25,0	0,9	
“ (3)	1980	—	36,4	—	—	56,0	—	7,6	1,3	
“ (13)	1983, 1986	450	—	—	—	—	—	—	1,3, 0,9	
“ (10)	1986	164	17,7	—	—	82,3	—	10,4	1,1	
“	1987	99	7,1	—	—	92,9	—	20,2	0,9	
“ (6, 7)	1993	24	62,5	—	—	37,5	—	—	1,5	
“	1994	32	32,3	—	—	68,7	—	—	1,3	
“	1995	85	39,5	2,4	60,5	97,6	3,1	—	1,2	
“	1996	65	80,0	0	20	100	0	12,8	1,2	
“	1997	86	78,7	0	21,3	100	2,0	12,5	1,4	
“	1998	29	62,1	0	37,9	100	0	16,7	1,4	
“	1999	70	40,9	0	59,1	100	0	42,9	1,4	
“	2000	88	66,1	0	33,9	100	—	—	1,1	
“	2001	103	62,5	0	37,5	100	8,8	50	1,3	
“							75,1	97,2	0,3	

Таблица 32. Окончание

Район (источник информации)*	Годы	Самок, п	Самок, %										Эмбрионов на самку, п
			с двумя эмбрионами		с одним эмбрионом				яловых				
			взрослые	сего-летки	взрос-лые	сего-летки	взрос-лые	сего-летки	взрос-лые	сего-летки			
Казахстан (5)	1960–1967	303	76	2–8	24	92–98	2	4,5	–	–	–	–	
–“– (8)	1964	40	81,0	5,3	19,0	89,4	0	5,3	1,4	–	–	–	
–“–	1965	87	80,7	0	19,3	93,1	0	6,9	1,5	–	–	–	
–“–	1966	90	64,0**	0	32,0	95,0	4,0	5,0	1,2	–	–	–	
–“–	1967	86	83,0*	4,5	14,6	93,2	2,4	2,3	1,4	–	–	–	
–“–	1969	63	90,0	0	10,0	100	0	0	1,6	–	–	–	
–“–	1970	73	82,6	0	17,4	100	0	0	1,6	–	–	–	
–“–	1972	90	87,6**	4,0	9,2	88,0	3,2	8,0	1,6	–	–	–	
–“–	1974	142	92,7**	11,9	6,4	73,8	0,9	14,3	1,6	–	–	–	
–“–	1975	18	72,7	0	18,1	100	9,2	0	1,4	–	–	–	
–“–	1976	42	70,0	4,6	30,0	63,6	0	31,8	1,5	–	–	–	
–“–	1977	63	83,0**	0	15,1	80,0	1,9	20,0	1,5	–	–	–	
–“–	1978	89	60,1**	11,2	36,5	88,8	2,9	0	1,5	–	–	–	
–“– (4)	1964–1978	892	80,6**	4	17,7	88,3	1,7	7,7	1,5 (1–1,6)	–	–	–	
–“– (2)	1986–1994	1030	72–76**	9–18	15–26	51–63	3,7–7,1	20–31	1,5–1,8	–	–	–	
О. Барсакельмес (12)	1953–1966	164	48,4	14,3	51,6	85,7	5,2	87,9	1,0	–	–	–	
–“– (5)	1960–1967	151	59	–	41	–	8,5	87,5	–	–	–	–	
Монголия (15)	1981	–	5	95	–	–	–	–	–	–	–	–	

* 1 — Банников и др., 1961; 2 — Жирнов и др., 1998; 3 — Близнюк, 1982; 4 — Фадеев, Слуцкий, 1982; 5 — Цаллок, 1966, 1970; 6 — Букреева, 2002, 2003; 7 — Близнюк, Букреева, 2000; 8 — Слуцкий и др., 1983; 9 — Даль и др., 1958; 10 — Петрищев, 1997; 11 — Мамбетжумаев, 1966; 12 — Рашек, 1974; 13 — Максимук, Проняев, 1986; 14 — Фандеев, 1965; 15 — Сапожников, Дуламитэрэн, 1982.

** Включая самок с тремя эмбрионами.

*** После засухи 1975 г.

Таблица 33. Уровень воспроизводства европейской популяции сайги в конце XX – начале XXI вв. (по: Букреева, 1998, 2002, 2005, 2007; с изменениями и дополнением)

Год	Доля самцов в популяции, %	Число эмбрионов на самку	Смертность новорожденных, %	Число сеголетков на самку осенью
1983	20,0	–	–	1,39
1985	16,8	–	–	0,78
1986	14,9	–	–	0,89
1987	15,1	–	–	0,45
1988	16,6	–	–	0,85
1989	20,6	–	–	0,79
1990	16,7	–	–	0,75
1991	24,3	–	–	0,68
1992	6,4	–	–	0,70
1993	8,2 (6)*	1,50	8,4	0,98
1994	10,3 (8,5)*	1,28	16,8	0,61
1995	12,3 (11)*	1,23 (1,39)**	5,4	0,87
1996	14,4 (10)*	1,44	4,8	1,14
1997	12,3 (5)*	1,43	4,6	1,19
1998	10,9 (3,5)*	1,37	12,8	0,85
1999	7,5 (2,2)*	1,06	15,8	0,70
2000	3,5 (0,9)*	1,28	23,4	0,79
2001	8,2 (3,5)*	0,26	6,5	0,23
2002	1,1 (0,6)*	1,13***	6,5***	0,91***
2003	9,2 (6,5)*	–	5,3***	0,53
2004	10,3 (3,1)*	–	–	1,01
2005	8,8	–	–	–
2006	12,7 (10,4)*	–	13,3	0,57

* В скобках — доля самцов в период гона (по: Lushchekina, Struchkov, 2001; Букреева, 2003, 2004а,б, 2005; Сидоров, 2003; Сидоров, Букреева, 2007).

** По: Лещенко (1997).

*** По: Сидоров (2004).

нием районов, где был чрезмерно высоким охотничий пресс на репродуктивную часть группировок. Причем, чем больше добывали взрослых самок и самцов, тем меньшим становился уровень воспроизводства в популяциях, и тем большей была смертность сеголетков, оставшихся без матерей. Но это уже влияние на динамику популяций не трофического, а антропогенного фактора.

Теперь посмотрим, каким мог быть ежегодный биологический прирост копытных.

В российских популяциях лося беременные самки составляют около 25–30%. Каждая из них рождает, как показано выше, в среднем 1,3–1,6 теленка, из которых из-за высокой смертности до осени доживает один или чуть больше. Потенциальный биологический прирост близок к 40–45%, хозяйственный (осен-

ний) — к 30% от весенней численности. В Финляндии при высокой доле взрослых самок в популяции (результат преимущественной добычи сеголетков) и низкой детской смертности вида (из-за малой численности хищников) на 100 взрослых особей приходится более 60 телят (Нюгрэн и др., 2007). В популяциях европейской и сибирской косуль находится 30–40% беременных самок, каждая приносит в среднем 2 телят, до осени доживают 1,4–1,9. Потенциальная плодовитость косуль близка к 200% от числа половозрелых самок. Реальный прирост существенно меньше. Сразу же после периода отелов доля сеголетков в популяции более 50%, но затем быстро уменьшается с каждым месяцем. Осенью и ранней зимой в период промысла их 30–42%. У благородного, пятнистого и северного оленей потенциальный уровень воспроизводства меньше, чем у лося и косуль, — в среднем около 1 детеныша на половозрелую самку. Воспроизводственные показатели у большинства видов полорогих, за исключением сайги, у которой в благоприятные годы численность может удваиваться, примерно такие же. Потенциальный прирост у дикой свиньи, приносящей ежегодно в среднем по 5–7 поросят, максимальный. Он достигает 500–700% от числа беременных самок, доля которых в группировках обычно не превышает 25–30%, и 100–200% от весенней численности (Данилкин, 1999, 2002, 2005).

Усредненный потенциальный биологический прирост в популяциях копытных, с учетом сравнительно высокой плодовитости кабана, лося, косуль и сайги и их очень весомой доли (более 50%) в общей численности (табл. 8), следовательно, близок к 40–50%.

В начале 90-х годов XX в. общая весенняя численность копытных в России составляла 3,8 млн особей (табл. 8). При таком поголовье ежегодный биологический прирост, по самым скромным расчетам, должен достигать 1,5 млн голов. Ежегодная легальная добыча не превышала 250 тыс. Следовательно, даже с учетом высокой естественной смертности, население копытных должно было увеличиваться почти на 1 млн голов в год, а популяционная динамика непременно должна быть положительной. Однако вместо этого в последнее десятилетие ушедшего века мы наблюдали стремительное сокращение ресурсов. И даже при уменьшенной численности в 2,7 млн и ежегодной добыче, близкой к 100 тыс. особей, биологический прирост должен быть не менее 1 млн голов. Популяции, тем не менее, вместо бурного роста оставались на стадии депрессии почти десятилетие.

Возникает резонный вопрос — как и куда ежегодно исчезал и продолжает исчезать, по меньшей мере, один миллион голов копытных? Погибают ли звери от голода и истощения, как считают сторонники трофической гипотезы, или же их «съедают», как утверждают сторонники антропогенно-хищнической гипотезы?

Попробуем найти исчезнувших животных. Начнем с анализа основных положений трофоклиматической гипотезы.

ТРОФОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ДИНАМИКЕ НАСЕЛЕНИЯ И АРЕАЛОВ КОПЫТНЫХ

Популяционная и пространственная динамика копытных, бесспорно, в значительной мере связаны с климатом, температурой среды, обилием осадков, а также с обилием и качеством корма и сменой растительных ассоциаций. Однако являются ли трофоклиматические факторы основными в динамике населения копытных в последние столетия?

Климат и продуктивность фитоценозов

Исторический аспект проблемы. Причины вымирания или масштабного сокращения численности и ареалов крупных плейстоценовых млекопитающих, среди которых много видов копытных, недостаточно ясны и по-прежнему дискуссионны. Есть сторонники климатической гипотезы, и есть противники, отстаивающие ведущую роль антропогенных факторов (Флеров, 1976; Верещагин, 1977; Верещагин, Барышников, 1985; Алексеева, 1990, 1995; Буровский, 1995; Маслов, Антипина, 1995; Праслов, 1995; Пучков, 1995, 2007; Шуле, 1995; Маслов, 1997). Эти же две позиции доминируют и при рассмотрении факторов современной динамики населения копытных животных.

Ареалы копытных в плейстоцене и голоцене явно расширялись в периоды потеплений и смещения лесной зоны и заметно сужались во время похолоданий и сопутствующих им изменений растительности. Соответственно изменялась и численность животных. Замечу, что в отдельные периоды плейстоцена климатические условия были более суровыми, а их изменения более резкими, чем в голоцене. Тем не менее крупные звери сравнительно благополучно переносили их и, несмотря на ландшафтно-климатические катастрофы, не исчезли даже в ледниковое время.

Резкое сокращение числа доминирующих видов происходит лишь в последние 15–10 тыс. лет на границе плейстоцена и голоцена. На севере Евразии в это время исчезло около 30, в Северной Америке — 32 вида. Многие представители так называемого «мамонтового комплекса», обитавшие в обширной зоне холодной тундростепи, видимо, не смогли выжить в условиях прогрессирующего повышения температуры на больших пространствах заболоченных тундр и сфагновых болот, а также в районах с высоким и плотным снежным покровом при периодических гололедицах. Ареалы животных в этот период существенно уменьшались, группировки становились изолированными. После значительного сокращения населения крупных фитофагов степная и лесостепная растительность постепенно заменялась лесными ценозами, что в свою очередь ограничивало распространение степных животных и давало преимущество типичным лесным обитателям (Трофимов, 1955; Флеров, 1955; Верещагин и др., 1976; Томирдиаро, 1977; Верещагин, Барышников, 1985).

Этой замечательной, на мой взгляд, климатической гипотезе, однако, противоречит тот факт, что некоторые из вымерших животных, включая мамонта и носорога, тысячи лет жили в условиях уже измененного климата и окончательно исчезли по эволюционным меркам совсем недавно — 9–8 тыс. лет назад, а отдельные, например — тур и тарпан, всего сотни лет назад. Типичные виды «мамонтовой» фауны — сайга, северный олень, косули, зубр, бизон и овцебык и поныне живут в сравнительно теплом климате. Причем, овцебык и бизон исчезли в Евразии, но сохранились на территории Северной Америки. Более того, исчезнувший «из-за изменения климата» овцебык во второй половине XX в. успешно реакклиматизирован на севере Сибири. Его численность уже приблизилась к 4–5 тыс., и вполне реально увеличить поголовье до 500–700 тыс. (табл. 8).

К полному исчезновению многих видов, резко сокративших свои ареалы при смене климата, несомненно, причастен человек, которому крупные звери служили источником пищи и одежды как минимум 30 тыс. лет.

Важнейшие абиотические факторы. Мощнейшие экологические факторы — температура, снежный и водный режим, — безусловно, играли и продолжают играть немаловажную роль в динамике населения животных, формировании их ареалов, морфофизиологических адаптаций и сезонного ритма жизнедеятельности, отсеивая формы, непригодные к существованию. Ледниковый период, как крайнее их выражение, стал для многих видов экстремальной эпохой (Формозов, 1946).

Копытные, тем не менее, приспособились к жизни в суровых условиях. Оказалось, что даже теплолюбивый кабан способен жить вблизи Полярного круга. Во многих «холодных» азиатских районах России численность и плотность населения лося, сибирской косули, благородного оленя, кабарги, снежного и горного баранов была очень высокой до тех пор, пока не началось их хищническое истребление человеком (Данилкин, 1999, 2002, 2005).

Глобальное потепление климата, начавшееся с середины XIX в. (Паавер, 1965) и усилившееся в XX в. (Груза и др., 2001), в целом было благоприятным для копытных, что видно хотя бы по бурному росту их численности в Западной и Центральной Европе и Северной Америке. В России же, напротив, в период потепления (рис. 12) в начале и конце XX в. произошло максимальное сокращение их ареалов и населения. Очевидно, что связывать этот негативный процесс только с климатом было бы абсолютно неверно без учета социальной и экономической ситуации, а также уровня развития охотничьего хозяйства и охраны природы в разных странах. Не удастся увязать с изменениями температуры и другие изменения численности копытных в Российской Федерации. Похолодание 1950–1960-х гг. (рис. 12), которое иногда считают причиной сокращения численности европейского лося в 1960-е гг., в европейской части почти не наблюдалось (рис. 13).

Количество осадков и температура в вегетационный период, несомненно, — важные факторы роста растительности, которая служит кормом для копытных. В годы с сухим и жарким летом уменьшается прирост и ухудшается качество основных кормов, уменьшается кормовая емкость угодий, что отражается в даль-

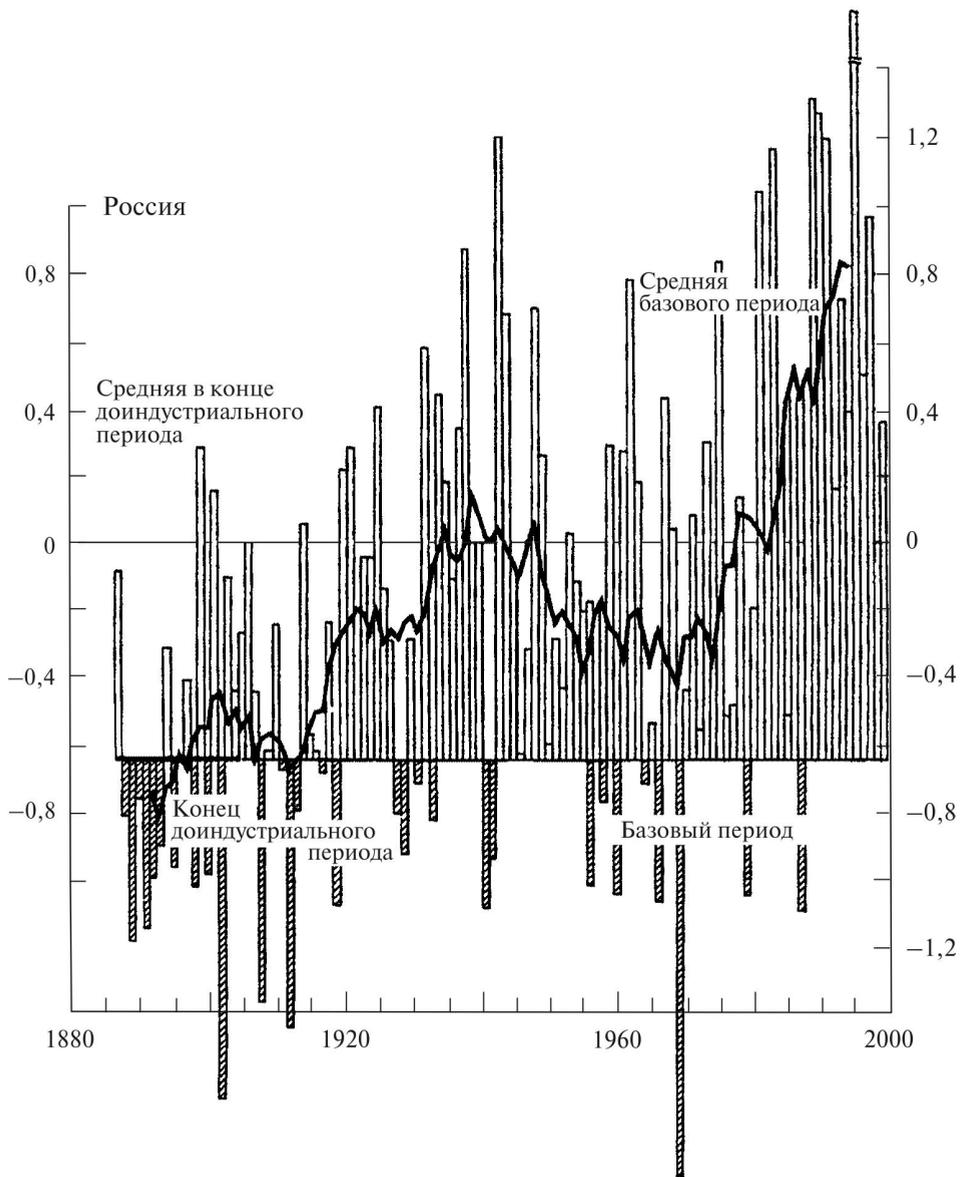


Рис. 12. Средняя годовая аномалия температуры приземного воздуха ($^{\circ}\text{C}$) над территорией России (по: Груза и др., 2001)

Аномалия температуры рассчитана как отклонение от средней за базовый период 1961–1990 гг. Столбцы диаграммы представлены относительно средней за 1886–1905 гг. (конiec «доиндустриального периода»). Жирной линией показано 11-летнее скользящее среднее

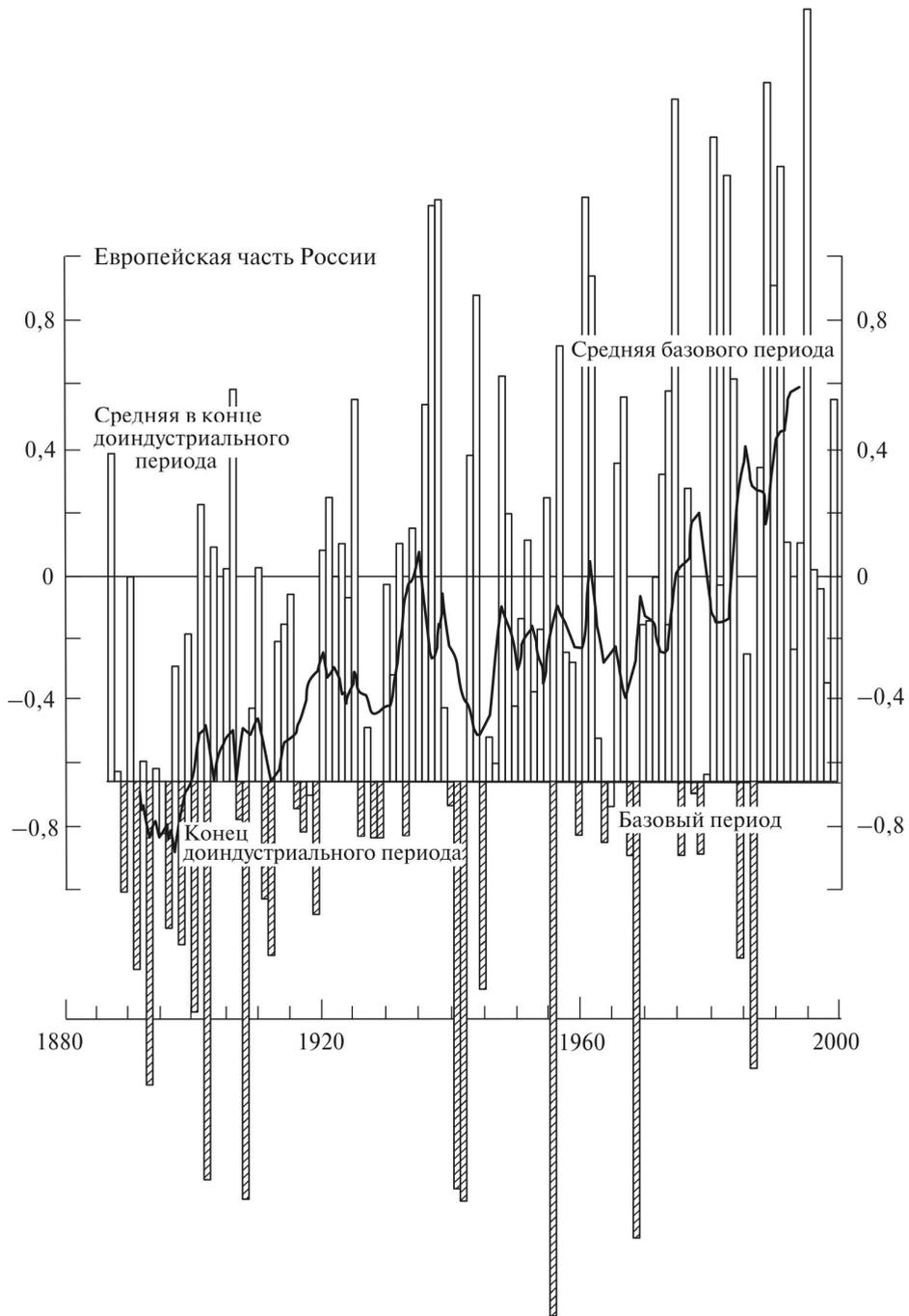


Рис. 13. Средняя годовая аномалия температуры приземного воздуха ($^{\circ}\text{C}$) над европейской частью России (по: Груза и др., 2001)
Пояснения см. на рис. 12

нейшем на физическом состоянии животных (Глушков, 1987; Глушков, Граков, 1989; Ломанов, 1995).

По аналитическим сведениям Г.В. Груза с соавторами (2001), тренд осадков на территории РФ за период 1936–1999 гг. был нулевым при слабом убывании (–2 мм/100 лет) после 1960 г., причем убывающий тренд «складывается из двух противоположных тенденций (рис. 14): роста (6 мм/100 лет) в европейской части России и убывания в восточных регионах (до –13 мм/100 лет в Приморье и Приамурье, а также в Северо-Восточном регионе)». Как видим, в России в XX в. существенных изменений количества осадков, что могло бы оказать заметное влияние на растительность и, опосредованно, на население копытных, не было, особенно в европейской части, где амплитуда колебаний численности копытных была максимальной.

При проверке трофоклиматической гипотезы И.К. Ломанова (1995) я не нашел достоверной корреляции между количеством осадков, температурным режимом апреля – июня и численностью лося и других копытных в России. Автор трофоклиматической гипотезы вполне адекватно воспринял критические замечания и в дальнейшем попытался выявить эту связь, взяв за основу среднее за три года (данный год и два предыдущих) количество осадков в вегетационный период (Ломанов, 2000а, 2007; Ломанов, Ломанова, 2000), включив в анализ, соответственно, и годы с избытком осадков. Такой методологический подход весьма сомнителен, и поэтому выявленные корреляции мной в дальнейшем не исследовались.

В.М. Глушков (2001) после тщательного анализа факторов динамики поголовья лося пришел к выводу, что упитанность и благополучие животных зависит в большей мере не от продуктивности растительности, а ... от фактора беспокойства, т.е. от человека. С увеличением охотничьего преследования звери стали концентрироваться не в самых кормных, а в самых безопасных угодьях. В результате поедаемость кормов в наиболее продуктивных открытых стациях (на опушках, вырубках, гарях, у дорог) заметно снизилась, и возросла под пологом «старых» малокормных лесов.

И.К. Ломанов (1995, 1996) считал, что с изменениями климата, уменьшением увлажненности и продуктивности фитоценозов хорошо коррелирует не только динамика населения лося и кабана, но и динамика популяции сайги в Калмыкии: пик продуктивности растительности и численности вида пришелся на 1977–1978 гг., и в дальнейшем эти показатели синхронно уменьшались. Этот вывод тоже не нашел подтверждения. Б.Д. Абатуров (2007) убедительно показал, что в период с 1970 по 2000 г. на территории Калмыкии происходил существенный рост увлажненности, что способствовало не уменьшению, а росту продуктивности растительности и ежегодному накоплению большого объема надземной фитомассы.

Причины изменения границ ареалов. По трофоклиматической гипотезе исчезновение копытных животных на больших территориях в конце XX в. и пульсация границ видовых ареалов, особенно на юге, тоже связаны с уменьшением продуктивности растительности (Ломанов, 1995, 2007; Ломанов, Ломанова, 1996). Анализ, однако, показывает иное.

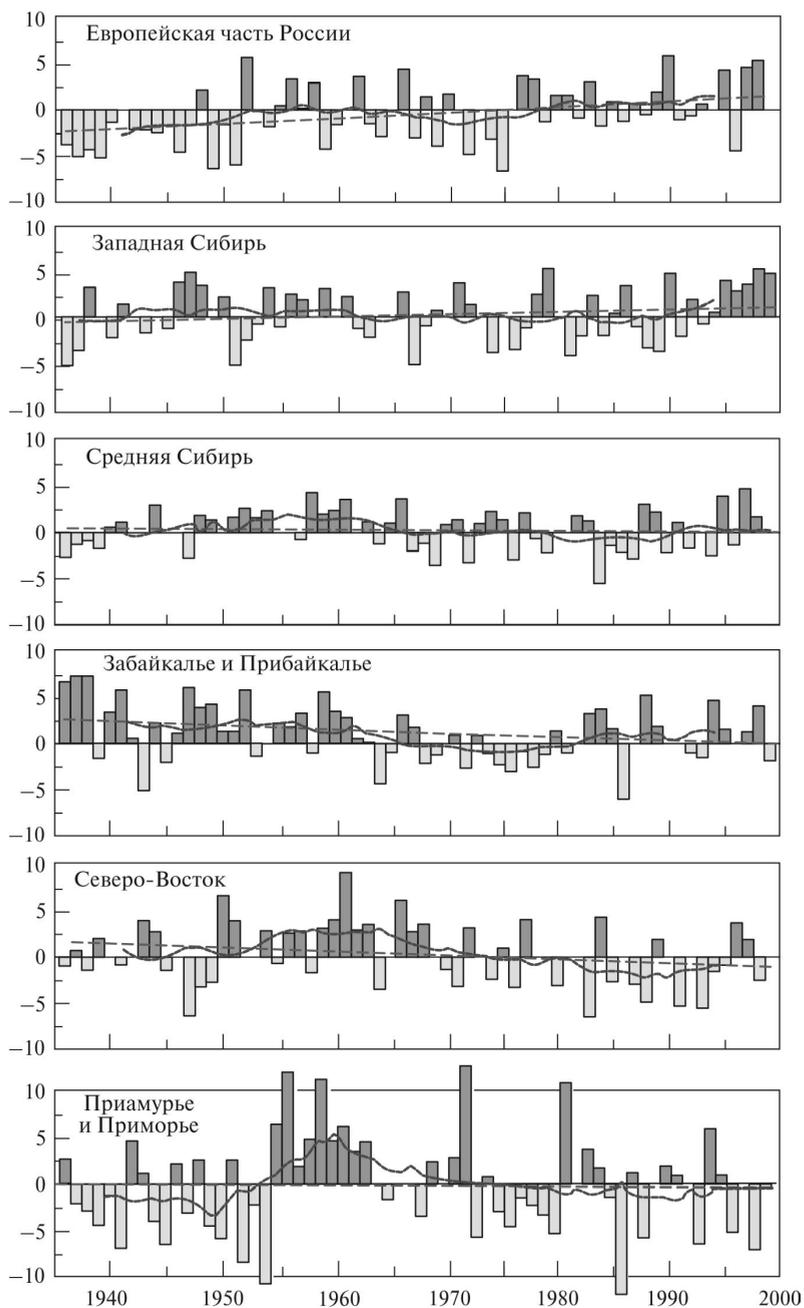


Рис. 14. Средняя годовая аномалия месячной суммы осадков (мм) для регионов Российской Федерации (по: Груза и др., 2001)

Столбцы представляют аномалии – отклонения от месячной суммы осадков базового периода 1961–1990 гг. Показаны 11-летняя скользящая средняя и линейный тренд осадков за период наблюдений 1936–1999 гг.

Распространение большинства видов копытных животных, а также динамика их популяций в России, во многом определяется высотой и продолжительностью залегания снежного покрова, что наглядно показали выдающиеся зоологи А.Н. Формозов (1946, 1959), А.А. Насимович (1955) и Г.Ф. Бромлей (1964). Копытные, как правило, не живут там, где высота снежного покрова превышает критический уровень: для лося — 90–100, северного оленя — 80–90, благородного — 50–60, косуль и кабана — 40–50, пятнистого оленя — 30–40 см. Северные границы исторического ареала многих видов совпадают с изолиниями критической высоты снежного покрова (Слудский, 1956; Гептнер и др., 1961).

В многоснежные затяжные зимы повсеместно наблюдается повышенная смертность животных от истощения. После экстремальных зим северные области обитания копытных обычно смещаются к югу на сотни километров. После серии мягких, сравнительно малоснежных зим звери из областей переживания снова проникают в северные районы и заселяют их. Соответственно границы их ареалов постоянно «пульсируют» независимо от уровня продуктивности растительности.

Большой прогиб северной границы ареала лося в Западной Сибири А.Н. Формозов (1946) и другие зоологи тоже долгое время объясняли многоснежьем. Однако во второй половине XX в., опровергнув воззрения ученых, лось заселил всю енисейскую тайгу вплоть до тундры, а кабан и косули заняли некоторые районы, где средняя высота снежного покрова, лежащего более 200 дней в году, превышает 50–60 см, абсолютная — 100–110 см, минусовые зимние температуры достигают 40°C, а в отдельные дни опускаются до 50°C. При исследовании этого феномена стало ясно, что северные границы распространения оленьих и кабана определяются не только высотой и продолжительностью залегания снежного покрова, но и наличием и доступностью влажных зимних кормов, а также преследованием их человеком и крупными хищниками (Насимович, 1955; Гептнер и др., 1961; Данилкин, 1999, 2002).

Распространение копытных на юг в степные, полупустынные и пустынные районы тоже ограничивает недостаток влажного корма и воды, а также укрытий. Их расселение повсеместно идет по берегам рек, и заселяют они прежде всего заросшие поймы рек и берега крупных озер. Здесь же обычно наиболее интенсивна хозяйственная деятельность и хорошо развито сельское хозяйство. Здесь же в отсутствие надежных укрытий охотничьи звери наиболее уязвимы. При усилении охотничьего пресса происходит быстрая элиминация животных, и поэтому (а не из-за уменьшения продуктивности растительности) южные границы ареалов некоторых видов сокращаются быстрее, нежели северные (Данилкин, 1992, 1999, 2002).

Этот вывод полностью подтверждают специалисты «Центрохотконтроля» (Рожков и др., 2001). Если расположить экономические районы европейской территории в порядке нарастания охотничьей нагрузки (сверху вниз), то наиболее неустойчивой численность лося будет в Кавказском, Черноземном и Поволжском регионах (табл. 35). И именно здесь и поэтому (а не из-за трофического фактора) копытные всегда «исчезали» в периоды социальных катаклизмов.

Таблица 35. Предварительная оценка неустойчивости численности лося на территории европейской части РФ за 1981–1999 гг. (по: Рожков и др., 2001)

Экономический район	Относительная разность	Коэффициент вариации
Северный	0,30	0,20
Северо-Западный	0,37	0,33
Волго-Вятский	0,43	0,23
Центральный	0,48	0,32
Поволжский	0,50	0,34
Черноземный	0,58	0,47
Кавказский	0,75	0,62

К такому же «нетрофическому» выводу пришли (в отношении северного оленя) и специалисты Охотдепартамента РФ. Цитирую: «наибольшее воздействие на популяции дикого северного оленя было по южной границе ареала вида. Эта граница совпадает с территорией, наиболее плотно заселенной человеком на Евразийском севере. Техногенное воздействие на природу этих регионов чрезвычайно высоко. Под воздействием антропогенных факторов южная граница обитания северного оленя в России за последние 20 лет поднялась к северу на несколько десятков, а то и сотен километров» (Фертиков и др., 2003).

Увеличение численности и интенсивное расселение теплолюбивого кабана на север в середине XX в. можно было бы связать с глобальным потеплением климата (Соловьев, 2005, 2007). Однако в конце этого столетия в период максимального потепления северная граница ареала вида отступила к югу на десятки и сотни километров. Основная причина, опять-таки, – антропогенная: развал организованного сельского и охотничьего хозяйства, нерациональный промысел и усиление браконьерства (Данилкин, 2002; Кульпин, 2008).

Связь климата и продуктивности растительности с плотностью населения копытных. Многие охотоведы полагают, что низкая численность копытных в России в целом связана с худшими эколого-географическими условиями, нежели в других странах, и меньшей продуктивностью фитоценозов (Ломанов, 1996, 2007). Споры нет, в этом есть доля истины. Мягкие зимы, влажное лето и весны без заморозков действительно благоприятствуют росту растительности и сохранению копытных в Западной Европе и Северной Америке, хотя и здесь, как и в России, регистрируется массовая гибель животных при неблагоприятной погоде. Плотность населения копытных в более продуктивных лесах в среднем всегда выше, чем в малопродуктивных.

Однако при рассмотрении этой проблемы нельзя не принимать во внимание и другие не менее важные обстоятельства. Численность копытных в России всего несколько столетий назад была во много раз выше нынешней при сходных или худших климатических условиях. Территория России огромна, и у каждого отечественного вида есть не только пессимальные, но и обширные оптимальные зоны обитания. Наши животные и растения на протяжении многих тысячелетий адаптировались к жизни в суровых условиях, возникли новые подвиды и

виды с иными морфофизиологическими, генетическими и поведенческими особенностями. Сибирская косуля, азиатский лось и марал, например, весьма отличаются от своих европейских собратьев. Иные у нас не только животные и растения, но и люди и их охотничья культура. Зарубежные соседи уже давно перешли к разумному управлению популяциями копытных, а мы еще находимся на стадии варварского и хищнического промысла.

Напомню, что в Швеции, Норвегии и Финляндии, где, с точки зрения российских охотоведов, лучшие климатические условия, в XIX – начале XX вв. в период круглогодичной нерегулируемой охоты все уцелевшее поголовье копытных исчислялось сотнями и, в лучшем случае, несколькими тысячами (!), т.е. численность и плотность их населения в то время были многократно меньше, чем в России. Климат не претерпел резких изменений, но ресурсы копытных в Фенноскандии при уменьшении охотничьего и хищнического пресса увеличились в сотни раз. Нынешняя плотность населения лося здесь почти на порядок выше, чем в России, не потому, что лучше климат и выше продуктивность растительности, а потому что почти нет браконьерства, мало крупных хищников и есть разумное использование ресурсов. По мнению финских ученых (Нюгрен и др., 2007), «нет никаких оснований предполагать также, что генетически российские лоси более слабые как производители по сравнению с финскими. В большинстве своем их кормовая база в России богаче, чем в Финляндии, и в этом нет преград для развития популяции, поскольку интенсивная лесозаготовка постоянно создает новые кормовые площади».

В.М. Глушков (2001), проведя исследование факторов динамики поголовья лося, также как и я, пришел к однозначному выводу о связи динамики и состояния популяций вида в разных странах с охотничьей политикой государств, а не с сукцессионными процессами и космическим влиянием.

В российских заповедниках плотность населения копытных гораздо выше, чем на соседних охотничьих территориях, не потому что они размещены в высокопродуктивных угодьях (Ломанов, 2007), а потому что здесь лучше охрана. Более того, в заповедниках, как правило, больше крупных хищников, нет подкормки копытных, запрещены рубки леса и качественных веточных кормов для них обычно меньше, чем на соседних территориях, а растительность часто основательно «затравлена» в связи с постоянной концентрацией животных в безопасных местах. Плотность населения копытных в Московской, Ярославской, Белгородской и Курганской областях существенно выше, чем в соседних регионах, не потому что здесь лучше климат и больше естественного качественного корма, а потому что лучше организовано охотничье хозяйство, эффективнее охрана и мало крупных хищников.

Сукцессии

Сторонники биоценологического направления нередко увязывают колебания численности копытных животных с сукцессиями (Формозов, 1935; Теплов, 1960; Реймерс, 1972; Данилов, 1986; Лопатин, Абатуров, 2000; Абатуров, 2005, 2007;

Абатуров и др., 2005; и др.). В этом, безусловно, тоже есть доля истины, особенно если рассматривать сукцессии как последовательную смену биоценозов в многовековом аспекте. Вряд ли можно отрицать и тот факт, что в последние столетия доминирующими стали антропогенные сукцессии. Но были ли они причиной резкого изменения численности и депрессии популяций копытных, лося в частности?

Антропогенные сукцессии. Антропогенное преобразование ландшафтов, и особенно вырубку лесов, обычно считают отрицательным фактором по отношению к диким копытным, хотя такие утверждения вряд ли справедливы.

В Европейской России за два последних века процент лесистости изменился с 52,7 до 35,9 (Данилов и др., 1966), но в целом в Российской Федерации он остался сравнительно высоким (45,4%), причем в последние десятилетия площадь лесного фонда увеличилась на 2,3%, а доля площади, занятой молодняками, с 1966 г. возросла в 2 раза (Гос. доклад «О состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1998 году. М., 1999»; Исаев, Коровин, 2005).

С потерей части дубовых, буковых, а позднее и кедровых лесов несколько уменьшилась кормовая емкость угодий и сократились запасы осенне-зимних кормов для животных. Однако лесохозяйственная деятельность, сопровождаемая уменьшением площади сплошных массивов, образованием мозаичности лесных угодий и увеличением качественного корма на зарастающих вырубках, гарях и опушках, как и распашка степей и осушение болот, приводящие к увеличению доли сельскохозяйственных полей, в целом благоприятны для жизни копытных. Огромные площади сеяных трав, зерновых культур (озимых в особенности), картофеля и свеклы, некачественно убранных или оставленных на корню в зиму, открытое складирование урожая на полях — все это дает обильную и очень качественную пищу для копытных. Плотность их населения во многих странах Западной и Центральной Европы, где леса были сведены почти полностью, весьма высока, а порой и чрезмерна. Более того, много животных обитает в сельскохозяйственных ландшафтах круглогодично, и даже возникли полевые популяции европейской косули, которые избегают леса (Зейда, Данилкин, 1992; Данилкин, 1999).

В 90-е годы XX в., возможно, произошло некоторое сокращение площадей ключевых местообитаний лося из-за уменьшения объема сплошных рубок леса (Любченко, 1998) и дачного строительства вблизи городов. Однако в этот же период в России прекратили существование десятки тысяч деревень, десятки миллионов гектаров пашен заросли древесно-кустарниковым молодняком и многократно возрос объем нелегальных рубок леса, что в целом способствовало увеличению кормовой емкости угодий.

Довольно точно сложившуюся ситуацию характеризует В.М. Глушков (2001): «... в связи с урбанизацией и растущим использованием природных ресурсов, резко изменился характер сукцессионных смен, их продолжительность сократилась, а периодичность стала «размытой», поскольку ежегодно в огромных масштабах лес рубается, не достигая климаксного периода. За счет этого площади молодняков практически не сокращаются, а только постепенно переме-

щаются по территории. Следовательно, антропогенный характер развития растительных сообществ не создает предпосылок для циклических изменений численности лося».

И.К. Ломанов (1995) тоже считал, что антропогенные сукцессии пока не в состоянии повлиять на ритм колебаний численности лося на больших территориях, поскольку его размещение сравнительно слабо коррелирует с обилием древесно-веточных кормов (Червонный, 1975).

Очевидно, что сетования некоторых ученых и практиков на снижение численности копытных или их исчезновение в результате трансформации лесных биотопов в России спекулятивны.

Может быть причиной резкого сокращения численности лося и других видов диких копытных в России в конце XX в. стала конкуренция за пищу и зоогенные сукцессии? Рассмотрим и этот аспект.

Конкуренция копытных за пищу, воздействие их на растительность, зоогенные сукцессии. Конкуренция за пищу среди лесных копытных при умеренной их плотности сравнительно невысока, но она заметно возрастает по мере увеличения высоты снежного покрова, поскольку в этот период основной пищей становятся веточные корма (Дулькейт, 1964; Roucher et al., 1985; Гордиук, 1986б). Благородный и пятнистый олени (Селюнина, Уманец, 1989), а также лань явно вытесняют косуль из лучших угодий. В некоторых районах определенное давление на них оказывает лось (Киселев, 1976). Рост популяции косуль начинает замедляться при плотности населения благородных оленей около 20 особей на 1000 га, при 30 — практически прекращается, а дальнейшее увеличение поголовья оленей сопровождается резким снижением их численности (Янушко, 1957; Владышевский, 1968; Скриба, 1975; Шостак, 1978; Смоктунович, 1980, 1983). Один из ярких примеров «давления» конкурирующего вида — изменение численности сибирской косули и марала в заповеднике Богдо-Ула в Монголии. По сообщениям П.К. Козлова (1924), в начале XX в. поголовье косуль в лесах заповедника было столь велико, что не поддавалось учету. До 1950-х гг. они были обычным видом при сравнительно низкой численности марала, но в середине 1970–80-х гг., когда плотность населения оленей достигла 55–90 особей на 1000 га, косули совсем исчезли с территории заповедника (Данилкин, Дуламцэрэн, 1981а).

Лось, как более сильный и высоконогий, имеет несомненные преимущества по сравнению с другими копытными в многоснежных районах. И поедает он чаще более грубый древесный корм. Северный олень, европейская и сибирская косули и кабарга занимают иные стации или потребляют иной корм, и только в нижнем ярусе леса (Кнорре, 1959; Гордиук, 1981, 1986б, 1996; Бромлей, Кучеренко, 1983; Собанский, 1992). Реально уменьшать запасы веточного корма для лося в локальных районах могут только благородные (Шостак, 1978) и, видимо, пятнистые олени, но численность их почти повсеместно невелика.

При плотности 3–5 особей на 1000 га лось изымает из насаждений от 1 до 10% доступного корма и не оказывает заметного влияния на ход естественных процессов лесовозобновления. При плотности 9–10 и более особей степень изъ-

тия корма увеличивается до 27–66%, что уже губительно для отдельных видов деревьев и сказывается на физиологическом состоянии животных (Гатих, 1980; Смирнов, 1984а,б, 1986, 1987). При плотности населения 12–18 особей основные корма — ива и осина — повреждаются на 80–95% (Дунин, Козло, 1992). Вред фитоценозам особенно заметен в монокультурных посадках сосны (Динесман, 1959; Калецкая, 1959, 1961; Козловский, 1959; Ланина, 1959; Никифоров, Гибет, 1959; Червонный, 1967), ели (Смирнов, 1984а), дуба (Елисеева, 1977; Филонов, 1983; Дунин, Козло, 1992) и фруктовых садах (Поярков, 1977). В местах зимних скоплений звери повреждают весь подрост и подлесок и в целом становятся мощным фактором, сдерживающим естественное лесовозобновление и вызывающим зоогенную смену пород (Шапошников, 1961; Тимофеева, 1965; Кузнецов, 1980, 1983, 1986; Канаков, 1981; Козло, 1983а; Гусев, 1983, 1984в; Павлинов, 1983; Бородин, Потапов, 1986; Курхинен, 1986; Смирнов, 1987). Деграция лиственных пород происходит при ежегодном объедании лосями более 30–40% побегов в течение 5–6 лет, сосны — при объедании 20% боковых побегов в течение 4 лет, 40% — за три года и 60% — за один год (Дунин, Козло, 1992).

Исследования ученых Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН дали несколько неожиданный результат. При ежегодном отчуждении 50–60% годичного прироста продуктивность сосны остается относительно постоянной. Годичный прирост сосны во многом определяется экологическими условиями — на богатых почвах он гораздо выше даже при десятикратно большем трофическом прессе. Лиственные породы более устойчивы к повреждениям, наносимым животными, и поддерживают устойчивую продуктивность даже при 70–80% отчуждении годичных побегов. У дуба экспериментальная обрезка 50% годичных побегов приводит к увеличению продуктивности на 30–50%. Трофическое воздействие на яблоневые сады, составляющее 5–8%, не изменяет существенно их продуктивность. Изымая часть годичного прироста у отдельных видов деревьев, лось, тем не менее, не может ощутимо снизить продуктивность фитоценоза (Кузнецов, Лозинов, 1984).

Средняя плотность населения лося в России, за исключением заповедников и нескольких европейских областей, во второй половине XX в., как показано выше, находилась на очень низком уровне — около 1 особи на 1000 га. Очень низкой в этот период была также численность и плотность населения других видов копытных. При таких мизерных уровнях плотности животные, как уже отмечалось, даже в совокупности не могли оказать существенного воздействия на растительность, а трофический фактор не мог оказывать решающего влияния на популяционную динамику. В 1990-е гг. в большинстве районов страны лиственные и сосновые молодняки оставались неповрежденными животными, в чем может убедиться каждый исследователь и сейчас — на огромных площадях жердняков нет типичных следов, оставляемых копытными при кормежке.

Лось — весьма подвижный вид. При недостатке корма или постоянном охотничьем беспокойстве происходит перераспределение животных в пространстве, что не отражается на общей численности. В одном и том же районе в разные

Таблица 36. Плотность населения лося (особей на 1000 га) в Приокско-Террасном заповеднике (по: Заблоцкая, Заблоцкая, 1990)

Год	Плотность	Год	Плотность	Год	Плотность	Год	Плотность
1949	5,4	1963	45,0	1971	12,4	1979	4,9
1950	6,2	1964	14,6	1972	12,7	1980	3,2
1951	8,7	1965	51,7	1973	13,3	1981	3,8
1952	24,7	1966	29,6	1974	12,3	1982	4,7
1959	67,7	1967	22,3	1975	5,4	1983	1,6
1960	97,7	1968	10,0	1976	7,9	1984	7,2
1961	75,5	1969	14,9	1977	18,8	1985	4,4
1962	29,0	1970	22,0	1978	7,6	1986	2,6

годы плотность населения может варьировать в десятки раз (табл. 36). Зимой звери скапливаются, как правило, на малодоступных для человека или особо охраняемых территориях. При высоких кормовых нагрузках растительность на зимних «стойбищах» деградирует, обрекая животных на голодание. «Между охотником и голодом лось выбрал последнее...» (Глушков, 2001). Основной причиной локальных зоогенных сукцессий в лесах и истощения зверей, как видим, тоже становится человек.

Масштабные степные пастбищные депрессии, приведшие к деградации растительности, наблюдались лишь на территории Калмыкии, где поголовье домашних животных с 50-х до конца 80-х годов XX в. возросло с 1 до 4 млн. Этот фактор вполне мог, наряду с другими естественными и антропогенными причинами, негативно отразиться на численности сайги. Однако в 1990-е гг. кормовые условия для европейской популяции сайги были в целом лучше, чем в предыдущие десятилетия, поскольку поголовье домашнего скота в Калмыкии сократилось почти в 5 раз (с 3,65 млн голов в 1989 г. до 755 тыс. в 1999 г.). Продуктивность пастбищ возросла в 3–4 раза — с 1,5–2 до 6–8 ц сухой массы на гектар. Масса новорожденных сайгачат в это десятилетие, за исключением 1994 г., превышала показатели 1980-х гг., что свидетельствовало о хорошем физиологическом состоянии самок. Гибель детенышей в первые дни жизни была близкой к норме (Петрищев, 1997а,б; Букреева, 1998, 2002; Близнюк, Букреева, 2000; Близнюк, Бакташева, 2001; Кузнецов, Луцкекина, 2002). Тем не менее численность сайги продолжала снижаться.

Б.Д. Абатуров предположил, что затяжная депрессия популяции сайги, как и сокращение численности суслика, может происходить из-за изменения состава растительности, «выразившееся в формировании фитоценозов с абсолютным доминированием ковылей» в результате уменьшения поголовья скота и пастбищной нагрузки (Абатуров и др., 2005; Абатуров, 2007), что весьма интересно, но тоже дискуссионно. В начале XXI в. поголовье домашних копытных в Калмыкии было, видимо, близким к 1 млн голов. Немного больше скота было здесь и в 1960–70-е гг. в пик численности сайги. Следовательно, пастбищная нагрузка была относительно сходной и при максимуме, и при минимуме численности этого вида. В отличие от суслика, сайга широко мигрирует, и при ми-

нимальном поголовье в 15–20 тысяч популяция вряд ли могла страдать от недостатка качественного корма в условиях неуклонного увеличения продуктивности растительности. В целом же Б.Д. Абатуров пришел к вполне логичному выводу о том, что на состояние популяции сайги оказывает влияние комплекс природных и антропогенных факторов.

О.М. Букреева (2002), Л.Е. Кокшунова с соавторами (2005), как и многие другие исследователи, резонно считают, что резкое сокращение популяции сайги обусловлено не конкуренцией за корма с домашним скотом, а, в первую очередь, браконьерской добычей.

Очевидно, что конкуренция за пищу и зоогенные сукцессии тоже не могли быть основными причинами резких изменений численности диких копытных в XX в.

Продуктивность фитоценозов и корма лося: методологический аспект

По анализируемой трофоклиматической гипотезе ведущая роль в динамике поголовья копытных отводится продуктивности фитоценозов. И.К. Ломапов (1995) напрямую связал численность лося с уровнем ежегодного прироста ивы и осины. В засушливые годы резко снижается средняя масса побегов ивы (до 0,41–1,44 г), тогда как во влажные и прохладные годы она достигает 2,73 г. Для получения суточной нормы корма (10 кг) лосю в засушливые годы надо съесть 24 тыс. побегов, а максимум, который он может скушать, – 4 тыс. Отсюда делается вывод о голодании, истощении и массовой гибели лося и других копытных.

Ошибки в методологии неизбежно приводят к неверным выводам, что произошло и в данном случае. Рассмотрим питание лося подробнее.

На территории бывшего СССР известно около 355 видов растений, входящих в его рацион (Калецкий, 1968, 1978), причем в каждом регионе это число существенно меньше – до 153 (Александрова, Красовский, 1957; Егоров, 1965; Тимофеева, 1965; Козло, 1983а; Саксонов, Вехник, 1989; Чернявский, Домнич, 1989; Вебер и др., 1992; и др.).

Наибольшую роль в питании лося играют растения семейств ивовых, сосновых, березовых, кипрейных, розоцветных. К концу зимы видовое разнообразие рациона сокращается до 5–19 пород, преимущественно древесно-кустарниковых, из которых наиболее значимы ива, осина, сосна, в ряде областей можжевельник, пихта, рябина, черемуха, дуб, ольха, крушина, чозения, а также побеги вереска, черники и брусники, зимнезеленые хвощи, древесные лишайники. Наиболее предпочитаемый корм на всем ареале — ива и осина, однако зимой во многих районах при сравнительно меньшей встречаемости в рационе по массе пищи часто доминирует сосна (табл. 37). Поздней весной и летом лось почти не употребляет хвойные виды деревьев и лишайники, но зато большую долю (до 15–20%) в его рационе составляют травянистые растения, из которых он осо-

Таблица 37. Соотношение основных зимних кормов в питании лося

Район (источник информации)*	Основные зимние корма, %										
	ива	осина	сосна	рябина	береза	дуб	ольха	черемуха	можже- вельник	брус- ника	
Калининградская обл. (4)	37,3	5,9	17,4	5,1	6,8	1,7	0,9	1,0	—	—	
Мурманская обл. (1)	19,8	—	28,2	0,7	41,7	—	—	—	8,2	—	
Ленинградская обл. (1)	24,4	20,1	15,6	5,3	4,7	—	3,7	0,9	9,8	0,4	
Псковская обл. (2)	38,7	14,9	29,7	4,3	—	—	—	—	6,1	—	
Карелия (1)	23,5	21,5	21,2	14,9	3,2	—	—	—	8,9	—	
Белоруссия (15)	21,0	7,1	36,4	1,6	—	8,9	—	—	—	—	
Березинский з-к (10)	18,3	2,4	56,3	—	11,9	—	—	—	—	—	
Дарвинский з-к (6)	32,8	4,6	40,1	0,3	6,7	—	—	—	14,9	—	
Ярославская обл. (3)	16,1	—	39,4**	4,5	10,3	—	14,9	7,3	—	—	
Тамбовская обл. (7)	19,1	27,2	33,2	0,5	1,8	13,8	—	0,6	—	3,7	
Курская обл. (8)	0,4	7,9	—	6,9	—	26,4	—	35,0	—	—	
П.-Ильичский з-к (5)	14,0	8,0	8,0	18,0	12,0	—	—	6,0	—	17,0	
Мордовский з-к (13)	3,7	33,2	36,5	9,0	5,5	0,1	—	—	—	—	
Кировская обл. (9)	25	30	38	—	—	—	—	—	13	—	
Верхнекамье (14)	2,6	33,4	9,6	21,5	2,1	—	—	—	0,4	—	
Оренбургская обл. (5)	4,0	65,0	10,0	—	3,0	15,0	—	—	—	—	
Якутия (11)	66,3	—	8,2	—	11,1	—	0,8	—	—	0,2	
Приморье (12)	6,5	—	—	0,5	1,0	—	0,5	0,5	—	31,5	

* 1 — Тимофеева, 1974; 2 — Верещагин, Русаков, 1979; 3 — Смирнов, 1987; 4 — Романов, Беляков, 1980; 5 — Кнорре, 1959; 6 — Калецкая, 1961; 7 — Херувимов, 1969; 8 — Гусев, 1989; 9 — Александрова, Красовский, 1961; 10 — Козло, 1983а; 11 — Тавровский и др., 1971; 12 — Капланов, 1948; 13 — Шапошников, 1951; 14 — Никулин, 1981; 15 — Гатих, 1979.

** Ель во второй половине зимы.

бенно предпочитает кипрей, таволгу вязолистную, вахту, калужницу, гравилат, осоки, хвощи, рдесты. Побеги листовых пород деревьев лось хорошо поедает круглый год, кору — в основном зимой при оттепелях и ранней весной. При температуре ниже -10°C кора деревьев становится недоступным кормом. Поздним летом и осенью одни из основных источников пищи — вечнозеленые кустарнички и шляпочные грибы. Набор кормов в разных районах может сильно различаться как по видовому составу, так и по соотношению отдельных видов (Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Шапошников, 1951; Лихачев, 1957; Кнорре, 1959; Гептнер и др., 1961; Калецкая, 1961; Александрова, Красовский, 1962б; Егоров, 1965; Строков, 1965; Тимофеева, 1965, 1974; Калецкий, 1965, 1967а, 1968, 1978; Юргенсон, 1968; Херувимов, 1969; Гатих, 1978; Верещагин, Русаков, 1979; Водошнянов, 1980; Дунин, 1980, 1989; Романов, Беляков, 1980; Чернявский и др., 1980; Никулин, 1981; Филонов, 1983; Канаков, 1981б, 1985; Смирнов, 1987; Байдавлетов, 1988; Дунин, Козло, 1992; Собанский, 1992; Простаков, 1996).

При дефиците основных зимних кормов лось переходит на питание второстепенными, нередко включая в рацион побеги березы, побеги и кору ели, причем в ряде районов ель становится одним из основных источников пищи (Баскин, 1984; Смирнов, 1984а, 1986; Филонов, Калецкая, 1984; Дунин, Козло, 1992). В условиях сильного истощения кормовой базы животные утрачивают пищевую избирательность и поедают растения пропорционально их обилию в биотопе (Edenius, 1993).

В сельскохозяйственных районах лоси охотно кормятся на люцерне, сое, клевере, гречихе, овсе, кукурузе, озимых и яровых посевах, поедают капусту и сахарную свеклу, выходят на поля рапса, подсолнечника, топинамбура и других культур. Чтобы достать низкостебельный корм, им приходится широко раздвигать ноги или становиться на колени. Сено в естественных условиях они едят лишь в редких случаях, обычно при недостатке веточного корма (Перовский, 1972, 1978; Федоров, 1978; Матвеев, Бакунин, 1994). При наличии водоемов звери предпочитают питаться водно-болотной растительностью (Дворянкин, 1975б; Лабутин, 1976; Дицевич, 1981; Байдавлетов, 1982, 1988; Домнич, 1983; Чернявский, Домнич, 1989; Собанский, 1992).

В осенне-зимний период для лося немаловажным источником пищи становятся зимнезеленые полукустарнички (брусника, черника, голубика, вереск), древесные и наземные лишайники, осоки, хвощи (Романов, Беляков, 1980; Смирнов, 1987) и побеги хвойных пород, прежде всего сосны, — т.е. растения, содержащие наибольшее количество воды. В Белоруссии, например, осенью и в начале зимы вереск, брусника и черника отмечены в 35% исследованных желудков (Дунин, Козло, 1992) и составляют порой до половины их содержимого (Петровский, 1967). В Иркутской области лось осенью кормится в основном стеблями черники, листьями бадана, брусничником, хвощом, а в декабре в рубцах содержится до 24–35 кг хвои пихты (Водошнянов, 1980). На северо-востоке Сибири при низких температурах этот зверь копает из-под снега осоки и хвощ топяной, съедая до 6,5 кг влажного подснежного корма (Домнич, 1982).

При крупных размерах тела лосою требуется много пищи. Взрослый зверь потребляет за день летом до 30–40 кг сравнительно влажного корма, осенью — до 20 кг и зимой — около 10–12 (6–17) кг. Полузрелые особи съедают летом около 15 кг, осенью — 12 кг и зимой — 8 кг. Зимой суточное потребление корма уменьшается у взрослых животных по сравнению с летним периодом в 4–5 раз. Энергозатраты молодых и взрослых особей зимой различны, поэтому сеголетки и полузрелые звери питаются более интенсивно и потребляют пищи почти столько же, сколько и взрослые. В период гона самцы едят сравнительно мало (на 20–40% меньше, чем самки — Язан, 1972) или несколько дней не едят, и желудки их пусты (Капланов, 1948; Miquelle, 1990).

При пастьбе животные могут объедать за сутки от 55 (поздней зимой) до 800 деревьев и кустов, съедая с каждого от 3 до 13 побегов длиной 5–30 см и массой 0,5–8 г каждый. Средняя масса побегов, объединенных с одного ствола лиственных деревьев, около 7–10 г, хвойных — почти в 10 раз больше. За одну жировку лось съедает до 0,6 тыс., а за сутки до 2–4 тыс. побегов. За минуту непрерывной кормежки он скусывает в среднем 6 побегов и съедает 12 г коры, побегов осины — 22 г, побегов и хвои сосны — 50 г. Годовая потребность в растительных кормах составляет в среднем: у сеголетков — 2 т, у полузрелых — около 4,5 т и у взрослых особей — до 7 т, в том числе в зимний период 1–1,2 т у сеголетков, 1,5–2 т — у полузрелых и взрослых самок и до 2–2,5 т — у самцов (Кнорре, 1959; Кнорре, Кнорре, 1959; Ланина, 1959; Кожухов, 1965; Тимофеева, 1965, 1967, 1974; Калецкий, 1967, 1978; Петровский, 1967; Херувимов, 1969; Дунин, 1980, 1989; Козло, 1983а; Канаков, 1985; Гордиюк, 1988, 1990, 1996; Гусев, 1989; Симаков, Бадло, 1989; Дунин, Козло, 1992).

Эти сведения совпадают с данными зарубежных исследований. В Норвегии опытным путем найдено, что для восполнения энергетических затрат европейскому лосою зимой требуется не менее 8 кг сырой пищи (Hjeljord et al., 1982). Количество и скорость потребления корма у американского лосося асимптотически возрастают с увеличением биомассы доступной растительности: зимой в среднем 11 г/мин, осенью — 18, летом — до 23 г/мин (Renecker, Hudson, 1986). Суточное потребление сухого вещества составляет 4,8–4,9 кг (или до 33–34 кг сырого корма), что дает 15 тыс. ккал (Belovsky, Jordan, 1978).

Диаметр обкусываемых побегов в известной степени служит индикатором пищевого благополучия. При обилии пищи лось обычно скусывает одно-двухлетние побеги толщиной до 3–6 мм, при недостатке корма диаметр скусываемых многолетних (до 6 лет — Смирнов, 1987) побегов увеличивается до 12–15 мм, а в критической ситуации, как мы зарегистрировали в Челябинской области, — до 26 мм (ветви поваленной осины). В исключительных случаях диаметр сломанных и съеденных веток сосны достигает 30–40 мм (Глушков, 1988).

Голодал ли лось в России в конце XX в. и в другие «циклические» периоды? По моим исследованиям, во многих областях России (Тульской, Московской, Тверской, Челябинской, Курганской, Свердловской) в 1980–90-е гг. средняя масса годовых побегов ивы повсеместно превышала 1 г (1–2,9, в среднем 1,6 г без

листьев), а у осины составляла в среднем 4,6 г. Существенного изменения годичной продуктивности ив и осины я не наблюдал. Не отмечено снижения годичного прироста побегов и уменьшения обилия веточных кормов и учеными Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства, где проведены наиболее тщательные исследования по экологии лося (Глушков, 1997, 2001).

Лось, как показано выше, ест не только однолетние, но и многолетние побеги, и скусывает не по одному побегу, а сразу несколько. Кроме того, во многих районах в его рационе зимой преобладает сосна. Масса съеденного побега сосны с хвоей в 5–20 раз больше массы листовенного побега. Средняя масса объединенных с одной сосны побегов (до 117 г) на порядок выше, чем при питании побегами листовенных видов деревьев и кустарников (5–11 г с одного дерева). Доля сосны в массе потребленной пищи, даже при большей встречаемости в рационе животных побегов листовенных видов деревьев, часто доминирует, достигая 80%. На получение суточной нормы сосновой пищи лось тратит в 8–10 раз меньше времени, чем при кормежке листовенными деревьями (Козло, 1983а; Дунин, 1989; Дунин, Козло, 1992), соответственно экономя энергозатраты на добывание пищи. Следовательно, средняя масса обкусываемых им побегов значительно выше рассчитанной И.К. Ломановым (1995). Отсюда неизбежно заключение об ошибочности методики его расчетов.

Немаловажно, что в вегетационный период запас пищи лося не ограничен, а зимой при недостатке корма он широко мигрирует и находит пищу. Массовой гибели истощенных зверей в 1990-е гг. (в годы исчезновения сотен тысяч лосей) не регистрировали нигде.

Урожайность зерновых и динамика населения животных

Приемлемых данных о ежегодном приросте ив и осин за длительные промежутки времени найти не представляется возможным, поэтому в качестве индикатора продуктивности растительности сторонники трофоклиматической гипотезы динамики населения животных обычно выбирают урожайность зерновых культур. При этом прослеживается связь 90-летнего цикла солнечной активности с изменениями урожайности зерновых и со столетней динамикой поголовья лося, максимальной в 80–90-х годах XIX и XX вв. (Ломанов, 1995).

Эта связь подмечена еще в начале прошлого века Н.В. Туркиным, однако его интерпретация этого явления весьма отличается от аргументов современных исследователей гораздо большей глубиной мышления. Оказывается, что трофический фактор тесно связан с уровнем охотничьего пресса. В промысловых губерниях Европейской России охота «... является подсобным занятием и вызывает наибольший прилив охотников в охотничьи угодья в годы неурожайные. ... В неурожайные годы, когда повышаются цены на сельскохозяйственные продукты, большее число рук обращается к охоте, увеличиваются размеры добывания зве-

рей и птиц... Для всей России замечается сопутствованное изменение в рядах двух величин: количество вывоза хлеба и количество вывоза дичи. Эти отношения правильно повторяются из года в год, и лишь явно-случайные причины нарушают иногда единообразие в этих сопутственных изменениях» (Туркин, Сатунин, 1902).

Урожайность зерновых, как известно, тесно связана не только с погодными факторами, но и с социальными. В периоды социальных катаклизмов (войн, революций, смут, перестроек, разрух и т.п.) поля значительно хуже обрабатывают и удобряют. Соответственно урожайность уменьшается еще сильнее, и при этом нередко сокращается общая площадь посевов, что вынуждает все большее число людей кормиться за счет дичи. И именно поэтому наблюдается синхронизация в динамике рассматриваемых явлений.

По урожайности зерновых нельзя судить и о продуктивности растительности в разных странах, как это нередко делают сторонники трофической гипотезы. Уровень агротехники в США, Канаде и большинстве европейских стран существенно выше, чем в России, соответственно выше и урожайность. В начале XXI в. с применением на отдельных российских полях передовых технологий выращивания зерновых и других культур урожайность выросла значительно. В нечерноземной зоне, например, при применении минеральных удобрений продуктивность пашни в пропашных севооборотах увеличивается на 75–80%, зернопропашных — на 50–55, зернотравяных — на 40% (Орсик и др., 2007). Поэтому увязывание уменьшения и скудности ресурсов диких копытных в России с низкой урожайностью и продуктивностью растительности ошибочно в принципе.

Рассмотрим еще одно заблуждение сторонников трофической гипотезы, связанное с урожайностью. Цитирую: «Ситуацию с сельскохозяйственными животными можно рассматривать как хорошую модель того, что происходит с дикими»: «... если не хватает качественной еды для сельскохозяйственных животных и человека, то почему ее должно хватать для диких копытных. Они должны оказаться в гораздо худших условиях, так как лоси, косули и прочие копытные не проводят агротехнических мероприятий, смягчающих климатические кризисы» (Рожков и др., 2001).

Проанализируем динамику поголовья сельскохозяйственных животных в России в XX в. (Куликов, 2008) и попробуем вычлени причины депрессий. По Всероссийской переписи 1916 г. в стране насчитали 33 млн голов крупного рогатого скота, 11,3 млн свиней и 47 млн овец и коз. Поголовье заметно уменьшилось в годы Гражданской войны, но после НЭПа выросло и в 1928 г. превысило дореволюционный уровень — 37,6, 13,1 и 59,3 млн соответственно. В 1930 г., в период принудительной коллективизации, численность сократилась до 25,5, 5,6 и 36,9 млн. Засухи и неурожаи зерновых и трав 1931 и 1932 гг. усугубили ситуацию, однако сокращение поголовья крупного рогатого скота в эти годы были значительно меньшим, чем в начальный период коллективизации — в Зауралье, например, 58 и 458 тыс. голов. Забой скота крестьянами, не желавшими сдавать его в колхозы, где не было создано к тому же условий для содержания животных, был массовым. И далеко не случайно 1 ноября 1930 г. ЦИК и СНК СССР

приняли совместное постановление «О мерах против хищнического убоя скота». В СССР в период коллективизации 1929–1933 гг. животных стало меньше на 32 млн голов, что эквивалентно поголовью десяти развитых европейских стран (Иваненко, 2008). Наметившийся подъем животноводства позднее был прерван Великой Отечественной войной. К 1990 г. поголовье крупного рогатого скота в России достигло 57 млн, свиней — 38,3 млн, овец и коз — 58,2 млн, а затем оно стремительно сокращалось. В 2005 г. осталось 21,4, 13,5 и 18,2 млн голов соответственно, что значительно меньше, чем было в 1916 г.

По моему разумению, численность домашних животных в России в последнее десятилетие XX – начале XXI вв. сократилась на десятки миллионов голов тоже, увы, не из-за глобального изменения климата и урожайности зерновых, а исключительно по социальным причинам, включая всеобщий развал в управлении и хозяйствовании. Ежегодно площади кормовых культур сокращались более чем на 1 млн га, валовые сборы кормов с пашни при экстенсивном кормопроизводстве уменьшились почти в 3 раза, а производство зерна упало со 116,7 млн т в 1990 г. до 65,5 млн т в 2000 г. (Орсик и др., 2007). Огромные запасы растительной биомассы на десятках миллионов гектаров заброшенных полей и лугов в этот период никак и никем не использовались. Корма не заготавливали (в основном из-за отсутствия и дороговизны техники и горючего), хотя повсеместно на фермах наблюдался их дефицит. В результате голодных и отощавших коровенок во время деколлективизации, как и в период коллективизации 30-х годов, пришлось пререзать.

Эта социальная ситуация была, однако, типичной для многих районов России на протяжении всего XX в. И в 1960-е, и в 70-е, и в 80-е годы я видел на колхозных фермах погибающих от голода коров, их вынужденно забивали или же их трупам были завалены скотомогильники, хотя в частном секторе кормов для скота было в достатке и падежа не было. В Горном Алтае, по сведениям Г.Г. Собанского (2005), ежегодная гибель домашнего скота от бескормицы и заболеваний достигала 10–15%, или 150–200 тыс. голов. «Рекордным оказался 1969 год (особенно вторая половина зимы 1968/69 г., оказавшейся необычно многоснежной). Тогда во многих случаях не удавалось вывезти из отдаленных урочищ уже заготовленное сено. Корма по стоянкам развозили вертолетами, но тем не менее многих овец, коз и другой скот спасти не удалось. Падеж тогда составил, по данным местных СМИ, 30–35% всего поголовья, то есть не менее полумиллиона голов!».

По этой же сугубо социальной причине у нас периодически не было еды и для человека, особенно в городах, в то время как полки зарубежных магазинов, чему я свидетель, ломились от продуктов. Более того, во многих европейских странах земледельцам платили немалые деньги за то, чтобы они ничего не выращивали на своих полях, дабы избежать перепроизводства сельскохозяйственной продукции. Не было здесь, в отличие от России, и недостатка кормов для домашнего скота и диких копытных.

Депрессии численности диких копытных обычно продолжительны и захватывают как неурожайные, так и урожайные годы, что тоже не позволяет сделать вывод о безусловной корреляции между этими явлениями.

Смертность копытных от истощения

По трофоклиматической гипотезе смертность копытных, лося в частности, от истощения напрямую связана с уменьшением продуктивности растительности в засушливые годы (Ломанов, 1995). Исследуем эту гипотезу и попытаемся выяснить – когда и в результате чего происходит массовая гибель копытных на самом деле?

Лось. В отличие от других копытных, смертность лосей от истощения регистрируется очень редко (табл. 38). По данным М.Д. Перовского (1988), проанализировавшего причины гибели 11797 особей, доля этого фактора в общей смертности составляет лишь 0,1%, что значительно меньше потерь животных в водоемах и от травм. Основная причина гибели от истощения — не уменьшение продуктивности растительности, а высокий и плотный (с настом) снежный покров, что вынуждает зверей до предела сокращать перемещения и площадь кормежки. Зимой гибнут преимущественно сеголетки, особенно сироты, оставшиеся без матерей, большей частью убитых охотниками или волками (Глушков, 1985, 1988, 2001).

В многоснежных районах России высоконогий массивный лось — самый стойкий, неприхотливый и ценный в хозяйственном отношении вид, которого следует максимально беречь!

В сопредельных с Россией республиках гибель лосей от истощения также крайне мала (Лавов, 1986; Сидорович, 1989; Нюгрен и др., 2007). Сокращения поголовья этого вида из-за ухудшения продуктивности растительности никогда не отмечалось и в историческом прошлом, в то время как свидетельств массового истребления этого зверя человеком и крупными хищниками предостаточно.

Если массовой гибели лосей от истощения в конце XX в. не было, то возникает все тот же вопрос — как и куда внезапно исчезли сотни тысяч особей?

Возникшую проблему с «таинственным» исчезновением лосей И.К. Ломанов (2007) пытался решить следующим образом. Причиной редкого обнаружения погибших от истощения животных, по его мнению, является то обстоятельство, «... что лоси не находятся зимой поблизости от подкормочных площадок, как часто это делают кабаны и где можно обнаружить погибших животных, а передвигаются по разным, зачастую удаленным участкам территории». Этот аргумент, вне всякого сомнения, не будет воспринят специалистами, не понаслышке знающими, что обнаружить труп кабана, предпочитающего жить в «крепях», сложнее, чем труп лося, полная утилизация которого в природе, к тому же, значительно продолжительнее из-за большей массы и более крупных костей.

Механизм «исчезновения» сотен тысяч лосей и других копытных в конце XX в. и в другие «циклические» периоды, как и причины затяжных депрессий их численности, захватывающих как сухие малопродуктивные, так и влажные продуктивные годы, сторонники трофоклиматической гипотезы объяснить не в состоянии. Тем не менее эта неразрешимая проблема легко решается с позиций многофакторной теории динамики населения и антропогенно-хищнической гипотезы в частности.

Таблица 38. Основные причины внепромысловой гибели (%) лосей

Район (источник информации)	Всего, п	Брако- ньюеры	Волк	Медведь	Болезни, травмы	Исто- щение	Утонули	Другие	Не установ- лены
Калининградская обл. (22)	103	?	1,9	—	7,8	—	12,6	69**	8,7
Карелия (17)	303	28,7	26,7	*	4,3	—	18,1	12,0	10,2
С.-запад России (6)	1045	28,9	37,2	4,3	4,7	—	3,9	21,0	—
З-к "Кивач" (23)	44	?	27,8	15,9	4,6	—	22,7	29	—
Лапландский з-к (26)	84	?	*	72,0	8,0	*	20,0	—	—
Дарвинский з-к (12)	955	?	76,1	7,3	9,6	—	2,1	—	4,9
Березинский з-к (25)	254	?	67,3	12,6	1,6	—	10,2	5,5	2,8
Н.-Свировский з-к (19)	54	?	22,2	9,3	1,9*	*	37,0	—	29,6
Ц.-Лесной з-к (16)	71	1	79	19	—	—	1	—	—
Окский з-к (26)	245	?	75,5	—	3,5*	*	21,0	—	—
Московская обл. (10)	417	63,1	0,2	—	11,8	—	0,5	19,8	4,6
— " (20)	172	30,2	2,3	—	12,8	—	2,3	14,6	37,8
Тульская обл. (8)	61	85,2	4,9	—	6,6	—	1,6	1,7	—
Тамбовская обл. (5)	457	40,3	24,3	—	9,4	—	—	9,8	16,2
Черноземье (14)	321	?	5,3	—	10,0	—	1,9	10,6	23,7
П.-Ильичский з-к (9)	232	6,9	37,5*	*	1,3	—	42,7	3,4	5,6
— " (15)	73	?	12	22	—	—	33	—	—
Кировская обл. (18)	68	30,9	29,4	4,4	—	—	—	5,9	29,4
Самарская обл. (27)	298	?	1,7	—	9,1	—	19,1	70***	—
Жигулевский з-к (1)	100	14	14	—	10	—	—	7	24
Мордовский з-к (26)	63	?	56*	*	31*	*	13,0	—	—
Башкирский з-к (2)	75	56	5,5	9,3	1,3	—	—	1,3	24
Ильменский з-к (4)	?	36,2	—	—	1,4	—	7,2	46,5	8,7
Свердловская обл. (30)	581	53,0	18,8	2,6	3,6	—	2,4	8,6	8,8
Горный Алтай (13)	77	?	18,2	19,5	15,6*	—	*	15,6	—
Красноярский край (3)	44	22,7	—	20,4	2,3	—	50,0	4,6	—
Тува (28)	83	?	79,7	14,1	1,2	—	9,6	6,2	9,6
С.-в. Сибирь (11)	132	?	14,4	6,8	2,3	—	48,5	1,5	26,5
Дальний Восток (7)	167	?	11,4	46,7	9,5	—	14,4	9,6	—
Россия (24)	11797	28,9	22	9	5,3	—	4,7	30,0	—
Россия (29)	1585	32,6	33,1	5,6	—	—	—	28,5*	*
Казахстан (21)	457	26,9	27,8	9,8	9,8	—	4,8	12,4	8,5

Таблица 38. Источник информации: 1 — Белянин, 1980; 2 — Гордиук, 1980; 3 — Завацкий, 1975; 4 — Дворников, 1984; 5 — Херувимов, 1969; 6 — Верещагин, Русаков, 1979; 7 — Раков, 1965; 8 — Лихачев, 1965; 9 — Кожухов, 1965; 10 — Жирнов, Метельский, 1965; 11 — Чернявский, Домнич, 1989; 12 — Филонов, Калецкая, 1982; 13 — Собанский, 1992; 14 — Простаков, 1996; 15 — Нейфельд, 1990; 16 — Кочетков, 1990; 17 — Троицкий, 1974; 18 — Глушков, 1988; 19 — Грачев, 1986; 20 — Заблочкая, 1967; 21 — Байдавлетов, 1989; 22 — Романов, Беляков, 1980; 23 — Щербаков, 1986; 24 — Перовский, 1988; 25 — Лавов, 1986; 26 — Филонов, 1989; 27 — Ковалев, Кармаев, 1997; 28 — Смирнов, 1999; 29 — Глушков, 2001; 30 — Корьгин и др., 2007.

* Общее число.

** В том числе подранки 27,2% и сбито транспортом 21,4%.

*** В том числе сбито транспортом 61,7% и подранки 6%.

Сибирская и европейская косули. Гибель сибирских косуль от истощения, в отличие от лося, регистрируется повсеместно (табл. 39). Однако основная причина их массовой смертности — не снижение продуктивности растительности в засушливые годы, а многоснежные зимы.

Суровые зимы 1940/41, 1945/46 и 1946/47 гг. вызвали массовый падеж (до 80% популяции, преимущественно сеголетков и беременных самок) на Урале. Массовая гибель копытных зарегистрирована здесь и глубокоснежной зимой 1966/67 гг. (Кириков, 1952а; Ушков, 1954; Насимович, 1955; Филонов, 1974; Киселев, 1979, 1992). Сороковые многоснежные зимы XX в. и усилившееся хищничество волка стали причиной почти полного исчезновения косуль в Северном Казахстане. Много зверей погибло здесь и в других районах республики в 1956–1960 гг. В горах наибольший урон им принесли многоснежные зимы 1965/66 и 1975/76 гг. (Слудский и др., 1984). На юго-западе Алтая после многоснежной зимы 1987/88 гг. мигрирующая популяция сократилась на 60%. За дневной маршрут по угодьям весной 1988 г. можно было обнаружить около 10–12 трупов истощенных зверей, большинство из которых умерли в апреле с появлением свежей зелени. Зимний падеж 1965/66, 1968/69 и 1987/88 гг. стал причиной полного исчезновения этих копытных в Чуйской и Курайской степях (Собанский, 1992, 2005). При насте в многоснежную зиму 1979/80 гг. в Бузулукском районе Оренбургской области погибли 67 особей. В Якутии в конце апреля – мае 1978 г. по опушкам лесов находили трупы групп (по 2–7 особей) косуль (Перовский, 1988). Массовый падеж животных наблюдали здесь многоснежной зимой 2004/05 гг. Гибнут косули и в особенно морозные (ниже – 50°C) дни (Аргунов, 2007б, в). В Красноярском крае в снежном плену звери оказались зимой 1996/97 гг., что привело к сокращению их численности в отдельных районах на 60–70% (Савченко, 1997, 1998; Савченко, Мальцев, 2002). Иркутская группировка тоже существенно уменьшилась в зимы 1996 и 1997 гг. (Кожичев, 2002). На Дальнем Востоке в необычно многоснежную зиму 1972/73 гг. поголовье бедствующих животных, преследуемых больше, чем обычно, браконьерами и хищниками, сократилось в 3–4 раза (Кучеренко, Швеиц, 1977). На юге Приморья косули гибли в глубоком снегу при избытке корма зимой 2002 г., но в это же время значительно больше бедствующих зверей было убито браконьерами

(Данилкин и др., 2002). В Хабаровском крае популяция сильно пострадала весной многоснежного 2006 г. (Дунишенко и др., 2007).

В Курганской области доля павших от истощения косуль в многоснежные зимы составляет более половины от общего числа погибших (табл. 39). В марте 1994 г. в охотничьих хозяйствах Союза обществ охотников и рыболовов найдено 177 трупов, из них 132 (75%) сеголетка, а общее число павших по расчетам превышало 2 тыс. голов. Десятки погибших сеголетков мы обнаружили здесь и в марте многоснежного (56 см в среднем) 1996 г. В феврале – апреле еще более многоснежного (60–110 см в лесу) 1998 г. вновь произошла массовая гибель зверей, тоже преимущественно детенышей. В Катайском районе вблизи д. Шутиха лишь на одном поле в начале марта мы нашли 59 павших (в отдельных кустах — до 3–7 особей) и позднее — еще 22. В период с 6 по 14 марта только рядом с дорогами обнаружено 144 умерших косули, из них от истощения погибли 126 (88%), браконьерами убиты 16 (11%), собаками задавлены 2 (1%). Из погибших от истощения особей сеголетки составляли 85%, 10 зверей были годовальными и 9 — старыми (старше 10 лет, судя по стертости зубов), из них 7 — самцы. Весной этого года лишь на части угодий Облохотсоюза найдено 1307 трупов косуль, в т.ч. в Долматовском районе — 539, Каргапольском — 312, Катайском — 200. Общие потери курганской популяции в эту экстремальную зиму оценены в 45–50 тыс. особей, из них более 80% — сеголетки (Данилкин, Останин, 1998; Данилкин и др., 2000).

Многие истощенные детеныши погибли на лежках от переохлаждения в самом конце февраля в метельные дни, когда температура снижалась до -30°C . Среди них преобладали самочки, имевшие самые маленькие размеры тела (61%), в то время как погибшие сверстники-самцы часто были наиболее крупными особями с хорошо развитыми пантами высотой до 5 см.

Большинство трупов обнаружено в местах концентрации животных на полях озимых и рапса, а также поблизости от стогов. Косули в экстремальных условиях поедали не только лесное сено, но и пшеничную солому, древесные побеги диаметром до 1,4 см и глодали кору деревьев. Луговое сено (костер и тимофеевку) они игнорировали даже в этот бескормный период. Лишь некоторые сеголетки употребляли его и тут же умирали на подкормке.

В желудках большинства погибших особей находился спрессованный корм, что свидетельствовало в большей степени не о недостатке пищи, а о нехватке воды. У зверей, павших на полях озимых, содержание воды в рубце, тем не менее, было близким к норме. Однако они были наиболее истощены из-за того, что на раскопку озимых при плотном снеге тратили энергии гораздо больше, чем поступало с пищей.

Шесть многоснежных зим в период 1994–2006 гг. свели на нет усилия многих охотничьих хозяйств Курганской, Свердловской и Челябинской областей по восстановлению ресурсов косуль, хотя естественных кормов, по моим ежегодным наблюдениям, было предостаточно везде, за исключением западных районов Курганской области, где плотность населения этого вида максимальная в России (до 60–100 особей на 1000 га в отдельных охотничьих хозяйствах). В это

Таблица 39. Основные причины смертности (%) косуль в разных регионах России и сопредельных стран

Район (источник информации)	Найдено погибших особей	Антропогенные факторы			Хищники				Источники болезни	Другие	Неизвестна	
		всего	брако- неры	транспорт, с.-х. машины	всего	волк	рысь	собаки				лисица
Украина (4)	64	12,5	12,5	—	42,1	10,9	—	10,9	20,3	18,7	—	26,7
Карпаты (5)	99				72,7	36,4	19,2	—	—	—	—	—
Белоруссия (14)	83	56	13	43	30	2,4	2,4	18	7,2	—	14	—
С.-з. России (6)	82	2,4	—	1,2	45,1	23,2	14,6	4,9	2,4	31,7*	4,9	15,9
Калининградская обл. (1)	78	57,5	37,0	19,1	19,6	—	—	6,8	—	6,0	2,1	8,5
Белгородская обл. (2)	42	52,3	45,2	7,1	26,1	4,7	—	16,7	4,7	—	7,1	14,2
Ц. Черноземье (3)	383	39,5	38,5	1,0	20,5	12,2	—	2,1	3,9	34,4**	5,6	—
Самарская обл. (13)	179	63,1	12,3?	50,8	11,2	—	—	—	0,6	2,2	22,9	—
Ильменский з-к (7)	1868	32,6	32,6	—	57,8	50,4	7,0	0,4	—	3,6	1,7	3,3
—“— (8)	>122	11,3	7,8	3,5	80,7	—	78,9	1,8	—	6,6	—	—
Челябинская обл. (2)	372	32,5	29,3	3,2	43,6	35,7	6,2	1,7	—	23,9*	—	—
Свердловская обл. (16)	753	26,6	24,3	—	39,0	5,7	19,0	9,8	—	18,5	8,8	13,9
Курганская обл. (15)	1933	33,4	27,9	2,6	15,4	2,4	—	13,0	—	51,2*	—	—
Забайкалье (10)	46	52,2	52,2	—	45,6	8,7	36,9	—	—	2,2	—	—
Хинганский з-к (11); филиал з-ка	225	14,7	13,4	1,3	71,6	52,9	15,6	0,9	0,4	—	9,7	4,0
охранные зоны	42	21,4	21,4	—	57,2	50,0	—	4,8	2,4	9,5	2,4	9,5
Алма-Атинский з-к (9)	85	55,3	48,3	7,0	38,8	27,0	8,2	1,2	—	4,7	—	1,2
Россия (12)	4348	38,7	35,2	3,3	44,2	30,5	11,1	—	—	5,6	8,2	27,8

Источники информации: 1 — Романов, Ромашин, 1982; 2 — А. Данилкин (личные регистрации); 3 — Простаков, 1996; 4 — Карпенко, 1966; 5 — Владышевский, 1968; 6 — Верещагин, Русаков, 1979; 7 — Филонов, 1974; 8 — Дворников, 1982, 1984; 9 — Жиряков, 1979; 10 — Смирнов, 1978; 11 — Дарман, 1990; 12 — Перовский, 1988; 13 — Ковалев, Кармаев, 1997; 14 — Тышкевич, 1997; 15 — Областной союз охотников и личные регистрации; 16 — Корыгин и др., 2007.

*Только истощение.

**В том числе истощение 32,3%.

же время в ряде районов Зауралья и в соседних регионах, где высота снежного покрова не превышала среднюю климатическую норму, массовой гибели копытных не было, что в целом благоприятствовало стабилизации и росту их численности в регионе.

Истощение при недоступности корма, особенно в морозные гололедные зимы, — одна из основных естественных причин смертности и у европейской косули. Доля этого фактора достигает в Швеции 59% (Borg, 1970). В суровую зиму 1976/77 гг. смертность здесь была почти на порядок выше, чем в обычные зимы, особенно среди сеголетков — до 66% (Cederlund, Lindstrom, 1983). В Польше в зимние сезоны 1969/70, 1976/77 и 1978/79 гг. потери составили треть от осеннего поголовья. Очень велики они были в полевых популяциях (до 51%), среди молодых (до 77–90%) и старых особей, причем смертность здесь возрастала с увеличением плотности населения (Fruzinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982). Морозные зимы вызывали резкое (до 50%) снижение поголовья в многочисленных популяциях в Германии. Среди павших здесь также преобладали молодые и старые особи (Stubbe, Passarge, 1979; Briedermann, Ahrens, 1980; Stubbe, 1987, 1990).

В Беловежской пуше глубокоснежной зимой 1969/70 гг. поголовье уменьшилось втрое (Смоктунович, 1980). В Литве в суровые зимы 1969–1971 гг. перенаселенная популяция сократилась в среднем на 34%; только в 1960-е гг. погибло около 17 тыс. особей. Среди павших животных половину составили молодые звери, 34% — старые и 16% — средневозрастные (Блужма, 1975). В Латвии падеж достигал 12–20% от всего поголовья. Здесь также среди погибших преобладали сеголетки (60%) и старые (20%) особи. Масса тела погибших от истощения животных была на 28–34% ниже, чем осенью (Приедитис, 1975, 1980, 1985). В Эстонии (Рандвезр, 1985, 1989) резкое снижение численности косуль после тяжелой зимовки дополнялось значительным прессом промысла и хищников. В 1939/40 гг. здесь пало около 35–40%, в 1978/79 гг. — до 25% поголовья, в основном сеголетки (56–71%).

Массовый падеж косуль от истощения, воспаления желудочно-кишечного тракта и легких зарегистрирован многоснежной зимой 1979 г. в Калининградской области (Романов, Ромашин, 1982). В Брянской области он наблюдался зимой 1964 и 1967 гг., когда высота снежного покрова достигла 70 см и сопровождалась продолжительной низкой (до –30 °С) температурой воздуха; первыми погибали старые и молодые особи. В поисках корма звери выходили на дороги и скапливались у стогов сена, где часто становились жертвами бродячих собак и волков (Ватолин, 1975). На северо-западе России доля этого фактора в общей смертности достигает 24–43% (Верещагин, Русаков, 1979). Многоснежной (до 80–100 см) и продолжительной зимой 1953/54 гг. большое количество беспомощных копытных было истреблено собаками и браконьерами в предгорных и горных районах Краснодарского края (Котов, Рябов, 1963).

Почему зимой при недостатке корма повсеместно чаще гибнут сеголетки, нежели взрослые особи? Прежде всего, потому, что их растущий организм практически не накапливает осенью жировые резервы и, кроме того, они не имеют

достаточного опыта для самостоятельного существования. Ищет корм и раскапывает снег обычно мать, а телята, как правило, пользуются остатками пищи в кормовых лунках. В глубокоснежье они не в состоянии эффективно добывать влажный подснежный корм. Другие семьи и группы косуль не принимают осиротевших детенышей, и те вынуждены жить поодиночке или объединяются в компактные группы сеголетков. В любом случае после смерти матерей сеголетки обречены на гибель от голода или от хищников.

В целом в России потери и европейской, и сибирской косуль в многоснежные зимы непомерно велики, и на это в охотничьем хозяйстве нужно обратить особое внимание.

Благородный олень. Гибель благородных оленей от истощения особенно высока в многоснежные зимы, сопровождаемые настом (Мертц, 1957). В Воронежском заповеднике, где зимние запасы естественного корма сравнительно скудны, зимой 1950/51 гг., несмотря на обильную подкормку, погибли 40 особей при численности популяции в 530 голов, а в 1955/56 гг. — 177 особей из 880 (Жарков, 1957; Казневский, 1959, 1963б; Соломатин, 1974). Доля смертности от истощения составляла здесь в разные десятилетия от 28% до 61% от всех естественных потерь (Лихацкий и др., 1995). Многоснежной зимой 1969/70 гг. почти на четверть сократилась популяция в Беловежской пуше. Здесь среди погибших животных преобладали (62,5%) сеголетки и взрослые самки (Корочкина, Богданович, 1975; Шостак, 1975, 1983; Шостак, Василюк, 1976). Повышенная смертность от истощения сеголетков (56%) и старых самцов (20%) отмечена в Башкирском заповеднике (Гордиук, 1980, 1996).

В отдельных районах Горного Алтая в многоснежные годы (1965/66, 1968/69, 1976/77, 1986/87 и 1987/88) погибало до 20–50% поголовья. Однако даже в экстремальные зимы отход от истощения составлял около 15–30% погибших, примерно столько же животных оставалось в лавинах и большую часть беспомощных в снегу зверей добывали волки, собаки и браконьеры. Основная причина истощения та же, что и у других копытных – недостаток качественного корма, а его недоступность. При высоте снега более 1 м маралы увязали в снежной целине, «после чего подпускали людей вплотную и не пытались убежать, даже если их трогали; предлагаемую пищу (ветки кустарников и деревьев) начинали брать сразу же. Вся доступная растительность в зоне их передвижения (по натопанной тропе или площадке) скоро оказывалась полностью съеденной. Пробриться же на новые участки по нетронутому снегу у зверей не хватало сил». От истощения умирали сначала старые самцы и сеголетки, затем взрослые самцы, ослабленные после гона, беременные самки, молодые самцы и последними – яловые самки. Большинство истощенных животных гибло в конце марта – в апреле, когда появлялись проталины и ветошь становилась доступной для них (Собанский, 1992, 1996, 2005).

В Саянах массовая гибель маралов в многоснежные зимы (до 1,5–2,5 м в отдельных урочищах) отмечена в 1900/01, 1904/05, 1914/15, 1961/62, 1972/73, 1979/80, 1996/97 и 2000/2001 гг. В заповеднике «Столбы» ощутимые потери оленей, преимущественно сеголетков, были в 1965/66, 1973/74, 1979/80, 1984/85 и

Таблица 40. Основные причины внепромысловой гибели (%) благородных оленей

Район, (источник информации)	Всего, голов	Брако- ньеры	Волк	Мед- ведь	Рысь	Собаки	Болезни, травмы	Исто- щение	Уто- нули	Другие причины	Не устано- влены
Ленинградская обл. (7)	10	30,0	30,0	10,0	10,0	20,0	—	—	—	—	—
Березинский з-к (15)	38	?	76,3	—	—	—	2,6	—	7,9	10,6	2,6
Воронежский з-к (5)	477	?	14,0	—	—	0,2	—	79,8	0,6	5,4	—
— ⁴ — (10)	241	8	27	—	—	—	—	47	1,5	11,5	5
Кавказский з-к (11)	157	11,5	31,2	10,2	3,8	—	16,6	7,0*	*	—	19,7
Среднее Подонье (8)	229	16,2	7,9	—	—	11,3	3,5	2,2	1,7	36,7**	20,5
Башкирский з-к (1)	71	8,4	21,4	11,2	14,0	—	—	22,5	—	4,2	18,4
— ⁴ — (12)	?	6,2	65,7	3,7	5,6	—	—	9,3	—	—	—
Мордовский з-к (13)	25	12,0	40,0	—	—	—	—	20,0	12,0	—	16,0
Горный Алтай (6)	884	3,7	54,2	1,8	1,7	3,4	0,8	8,7	2,5	13,2	13,7
З-к "Столбы" (4)	454	12,8	6,6	2,4	4,2	16,0	—	—	—	8,4	14,1
Приамурье (3)	436	?	72,3	3,9	1,3	—	*	12,3*	3,5	6,2	—
Хинганский з-к (9)	19	5,3	73,3	5,2	—	—	—	—	—	17,2	—
Сихотэ-Алинь (2)	38	18,4	42,1*	*	*	—	—	34,2	—	5,3	—
Россия (14):											
европейский олень	?	38,8	36,3*	*	*	3,5	4,5	—	2,4	14,5	—
изюбрь	1012	34,4	44,2*	*	*	3,0	2,9	—	7,7	7,8	—
марал	225	26,7	55,9*	*	*	1,3	1,8	—	4,0	10,3	—

Источник информации: 1 — Гординок, 1980; 2 — Пикунцов и др., 1989; 3 — Раков, 1975; 4 — Суворов, 1989; Зырянов, 1992; 5 — Филонов, 1976; 6 — Собанский, 1992; 7 — Верещагин, Русаков, 1979; 8 — Простаков, 1996; 9 — Дарман, 1986; 10 — Мергц, 1957; 11 — Александров, 1968; 12 — Гординок, 1996; 13 — Шгарев, 1970; 14 — Перовский, 1988; 15 — Лавов, 1986.

* Общее число.

** В том числе гибель от огнестрельных ранений 21%.

1987/88 гг. (Соловьев, 1921; Суворов, 1989; Кожечкин и др., 1990; Зырянов, 1992; Смирнов, 2007).

В многоснежные (до 80 см) зимы на Дальнем Востоке отход составлял до 40% популяции. В первую очередь, как и в большинстве других районов, умирали молодые животные (Бромлей, Кучеренко, 1983). Экстремальной зимой 1987/88 гг. (высота снега до 90–120 см) в Приморье погибло около 3 тыс. изюбрей, или 35–40% осеннего поголовья (Гапонов, 1991). В Хабаровском крае масштабная гибель оленей наблюдалась весной 2006 г. (Дунишенко и др., 2007).

Зимой также высока смертность оленей в лавинах, при падении с заснеженных склонов и скал, в реках и в наледях, однако в большинстве таких случаев косвенной причиной их гибели становятся хищники, преследовавшие копытных. Хищничество, как и браконьерство, особенно возрастает в многоснежные годы.

Как видим, основные причины гибели благородных оленей на территории России — истощение в многоснежные зимы, крупные хищники и браконьерская охота (табл. 40). Собственно, все тот же стандартный набор факторов смертности, что и для большинства других видов оленей.

Пятнистый олень. Многоснежные зимы в Приморье, приводящие к сокращению поголовья этого вида в среднем вдвое, зарегистрированы в XX в. 11 раз: в 1909, 1914, 1924, 1932, 1941, 1947, 1957, 1961, 1965, 1972 и 1978 гг. От истощения в первую очередь гибли телята (32%), годовалые (24%) и двухлетние (13%) особи и беременные самки, затем взрослые самцы и яловые самки. В особенно многоснежные зимы 1878/79 и 1914/15 гг. погибла большая часть поголовья, в долинах и на морских побережьях находили тысячи трупов (Бромлей, 1956; Бромлей, Кучеренко, 1983). В Сосновском охотничьем хозяйстве в Ленинградской области в многоснежную зиму 1965/66 гг. поголовье сократилось на 15% (Верещагин, Русаков, 1979). Около 32% оленей погибло многоснежной зимой 1966/67 гг. в Хоперском заповеднике (Фадеев, 1969; Казневский, 1971). В Мордовском заповеднике падежи оленей от истощения (до 9–18% популяции) участились с 1942 г., в связи с увеличением общего населения диких копытных и уменьшением запасов естественной пищи, и происходили с интервалами в несколько лет — 14, 6, 5, 4, 2, 4, 1. От истощения гибли в основном сеголетки (до 40%, в отдельные годы до 57% от числа погибших) и самцы старше двух лет (до 39%). Взрослые самцы здесь погибали раньше других особей, поскольку из-за большей осторожности дольше держались в лесу и позднее других зверей выходили к подкормке. Смерть наступала через несколько дней после поедания сена, при этом желудки животных были наполнены кормом, а кишечник оказывался пустым (Штарев, 1966; Бородин, 1989). Гибель оленей у кормушек, полных сена, регистрировали также в Окском заповеднике (Червонный, 1980) и на Урале (Мордвинов, 1997). Подобное я не раз встречал у косуль и связываю смертность копытных на подкормке исключительно с недостатком воды (Данилкин, 1996).

В целом же гибель пятнистого оленя от истощения и болезней существенно ниже, чем от хищников (табл. 41).

Таблица 41. Основные причины смертности пятнистого оленя

Район (источник информации)*	Погибло оленей, п	брако- ньеры	Причина гибели, %					исто- щение и болезни	утонули
			всего	хищники					
				в том числе					
				волк	рысь	собаки			
Приморье (6): 1936–1938 гг.	25	20	76	60	–	16			
–“– (6) 1944–1948 гг.	45	4,5	95,5	86,5	4,5	4,5			
Лазовский з-к (4)	?	13,7	64,4						
Хоперский з-к (9)	785	?	75,4	72,9	–	2,5			
Окский з-к (3)	112	?	73,3	55,4	12,5	5,4	23,2	3,5	
Ильменский з-к (1)	?	40	50	50**	**	–	10	–	
Мордовский з-к (3)	260	1,1	43,8	35,4	6,1	2,3	31,5	9,2	
–“– (2)	538	?	44–69	44–69	–	–	17–32	–	
Ленинградская обл. (5)	52	7,7	26,9	9,6	13,5	3,8	–	19,2	
Заповедники РФ (7)	384	16,2	49,3	45,7	0,5	3,1	12,6	1,5	
Россия (8)	323	17,0	65,6	58,8**	**	6,8	2,2	4,3	

* 1 — Дворников, 1984; 2 — Бородин, 1989; 3 — Штарев, 1966; 4 — Присяжнюк, 1967; 5 — Верещагин, Русаков, 1979; 6 — Бромлей, 1956; 7 — Ильина, 1956; 8 — Перовский, 1988; 9 — Зобов, 1997.

** Общее число. Пропуски в таблице — отсутствие сведений.

Северный олень. Гибель северного оленя от истощения и на островах, и на материке тоже носит массовый характер лишь в самые суровые и гололедные зимы (Геллер, Павлов, 1972; Новиков, 1983б; Беликов, Куприянов, 1985; Куприянов и др., 1985; Формозов, 1990). Например, резкое сокращение новоземельской популяции, насчитывающей до 20 тыс. особей, произошло в гололедицу 1920/21 гг., после которой на острове осталось около тысячи животных. В 1928–1933 гг. на остров завезли 604 (возможно, около 1000) домашних оленей с о. Колгуева. Впоследствии они сильно размножились. Промысел их продолжался до 1950-х гг. Позднее местное население было эвакуировано из-за основанного здесь военного полигона. Благодаря длительной охране занесенной в Красную книгу СССР новоземельской популяции, к 1980 г. ее поголовье увеличилось до 6–10 тыс. Пастбища деградировали, и после очередной гололедицы 1979/80 гг. от бескормицы погибло около 4,5 тыс. животных (Матвеев, 1981; Новиков, 1983б; Куприянов и др., 1985; Куприянов, Беликов, 1986; Сыроечковский, 1986; Успенский, Хахин, 1993). На Новосибирских островах в XIX в. жили до 30 тыс. оленей (Куприянов и др., 1985), в 20-х годах XX в. насчитывали около 10–15 тыс., но после гололедиц 1924 и 1935 гг. и интенсивной охоты к концу 1930-х гг. популяция сократилась до нескольких сот особей (Гептнер и др., 1961). Суровой зимой 1963/64 гг. популяция одичавшего оленя на о. Святого Матвея в Беринговом море из-за голода и бескормицы сократилась в 140 раз, причем погибли все самцы и молодняк и остались только самки (Семенов-Тян-Шанский, 1980).

В целом же динамика популяций северного оленя в значительно большей мере определяется не смертностью от истощения, а уровнем легальной и нелегальной добычи и хищнического пресса (Сыроечковский, 1986; Данилкин, 1999; Лайшев и др., 2002; Северный олень в России: 1982–2002, 2003).

Кабан. Массовая гибель кабана, в отличие от оленьих, происходит главным образом из-за недоступности или недостатка пищи как в годы с высоким и плотным снежным покровом и настами, так и в морозные малоснежные зимы, отличающиеся глубоким промерзанием почвы (Данилкин, 2002).

По расчетам М.Д. Перовского (1998), доля гибели кабана от истощения на территории России не превышает 4,3%, что, на мой взгляд, не соответствует действительности. Эта величина в разных районах, по имеющимся сведениям, колеблется в пределах 3–96% (табл. 42). Однако и эти данные неполны. Гибель истощенных зверей особенно высока поздней зимой и ранней весной, но в многоснежье и распутицу обнаружить погибших животных в глухих лесных массивах весьма сложно (Лавов, 1980; Червонный, 1980в; Иванова, 1985). Поэтому большинство случаев смертности от истощения, как правило, не регистрируется.

Во многих районах Прибалтики в суровые зимы кабаны исчезали почти полностью или полностью, как это случилось в Эстонии в 1939/40 и 1941/42 гг. (Калниньш, 1950; Линг, 1955, 1978). В Беловежской пуще в суровые зимы 1946, 1950, 1952, 1956, 1970 и 1976 гг. их популяция уменьшалась на 45–55%. При этом погибал почти весь молодняк и до 20–30% годовалых особей (Козло, 2001). На северо-западе России доля истощения в общей внепромысловой смертности составляет 53% (Русаков, Тимофеева, 1984). Массовая гибель зверей зарегистрирована в отдельных районах Псковской, Новгородской и Ленинградской областей в 1954, 1957, 1962, 1965–1967, 1969, 1972, 1975 и 1982 гг. В Новгородской области суровой зимой 1974/75 гг. поголовье сократилось на 25%. Погибали преимущественно поросята, иногда в одном месте находили до 8–25 трупов. В Карелии массовый падеж отмечен в многоснежные зимы 1980–1982 и 1993–1995 гг. (Марковский, 1995; Данилов, 2005). В Вологодской области массовая гибель от истощения (до 17,5% поголовья в Дарвинском заповеднике) зарегистрирована в 1973, 1976, 1980 и 1985 гг. Здесь также обнаруживали замерзшими на лежках семьи по 3–12 особей, а доля умерших сеголетков достигала 55–83% в разные годы. Периоды замедления роста численности или снижения поголовья следовали после многоснежных зим или глубокого промерзания почвы (Варнаков, 1978; Киселев, Каплин, 1987; Тупицина, 1988).

В Завидово в 1958 г. погибло 119 особей из 274. Зимой 1966/67 гг. в 11 подмосковных охотничьих хозяйствах найдено около 70 трупов, в основном молодых животных (Фадеев, 1968). В Брянской области массовая гибель наблюдалась в многоснежные (более 80 см) зимы 1967 и 1968 гг. (Ватолин, 1980). В 1968 г. большая часть зверей погибла в Воронежском заповеднике (Любченко, 1973). В Удмуртии в первые годы естественного расселения кабана при отсутствии подкормки зимняя смертность доходила до 40–80% (Попов, Попов, 1980). В суровую зиму 1978/79 гг. в северных областях европейской части России не

Таблица 42. Основные причины непроизвольной гибели (%) кабана

Район (источник информации)	Всего погибших, п	Браконьеры	Волк	Медведь	Источение	Болезни	Травмы**	Утонули	Ранения	Другие
С.-запад России (1)	720	?	10,7	0,9	52,6	4,6	1,8	14,1	4,8	10,5
— (10)	145	30,3	8,3*	*	31,8	—	15,2	11,7	—	2,7
Север европейской части России	—	32,8*	16,8	—	39,3	—	—	—	*	11
Архангельская обл. (12)	21	?	—	23,8	19,1	—	—	9,5	—	47,6
Березинский з-к (2)	156	?	39,7	7,7	15,4	—	3,8	21,8	9,6	2,0
Дарвинский з-к (6)	51	?	6	4	86*	*	—	4	—	—
— (8)	116	1,4–2,2*	9,9	7,0	72–96	—	*	2,2–2,8	*	—
“Завидово” (5)	49	26,5	—	—	—	26,5	10,2	6,1	30,6	—
Центральный р-н (10)	658	20,4	38,3	—	19,9	4,8	7,4	5,6	?	3,6
Ц.-Черноземный р-н (10)	141	34,0	9,9	—	15,6	1,4	20,7	—	—	18,4
“Лес на Ворскле” (15)	25	?	—	—	68,0	—	—	—	28,0	4,0
Ц. Черноземье (7)	233	15,9	9,9	—	9,9	5,6	11,2	6,0	37,3	4,2
Самарская обл. (9)	32	?	—	—	3,1	—	62,5	25,0	—	12,5
Волго-Вятский р-н (10)	164	20,5	8,3*	*	52,1	—	8,3	9,1	—	1,7
С.-Кавказский р-н (10)	95	76,9	1,0	—	4,2	8,5	4,2	—	—	5,2
Европейская часть РФ (10)	1389	27,9	21,4*	*	24,6	3,5	9,8	7,0	?	5,8
Свердловская обл. (18)	122	29,5	16,4	—	30,3	—	—	0,8	1,6	19,7
Тува (16)	—	?	11,8*	*	75,7	4,2	0,7	1,4	?	6,2
Предбайкалье (14)	47	41,7	9,3*	*	28,4	—	—	—	—	20,7
Бурятия (13)	20	?	15	5	10	40	—	20	—	10
Приамурье (11)	834	?	6,9	21,8	49,3	13,4	0,5	0,8	—	7,3
Хинганский з-к (3)	129	9,3	31,0	4,7	17,8	27,1	—	0,8	—	9,3
РСФСР (4)	714	38,2	28,4	2,2	—	—	—	—	14,8	16,4

Источник информации: 1 — Русаков, Тимофеева, 1984; 2 — Лавов, 1986а-в; 3 — Дарман, 1990; 4 — Глушков и др., 1989; 5 — Щербаков, 1971; 6 — Филонов, 1989; 7 — Простаков, 1996; 8 — Тулицина, 1988; 9 — Ковалев, Кармаев, 1997; 10 — Иванова, 1985; 11 — Раков, 1970; 12 — Плешак, Миняев, 1986; 13 — Смирнов, 1978; 14 — Недзельский, 1994; 15 — Царев, 2000; 16 — Смирнов, 2001; 17 — Кульпин, 2008; 18 — Корыгин и др., 2007.

* Общее число.

** В основном гибель от транспорта.

стало значительной части локальных группировок (Фадеев, 1981). В Татарии многоснежной зимой 1986 г. из-за бескормицы поголовье сократилось в 6–10 раз (Горшков, 1989). Этой же и следующей зимой в Тюменской области погибло от 30 до 80% молодняка, но в местах подкормки отход не превышал 20–30% (Азаров, Климов, 1990).

Массовая гибель зверей от истощения в глубокоснежье регистрируется даже в регионах с благоприятным климатом и в зоне широколиственных лесов: в Карпатах (Пидопличко, 1951; Гунчак, 1980, 1999), Ставропольском (Двойченко, 1955) и Краснодарском (Гинеев, 1975) краях и Воронежской области (Антонец, 1987). На Северном Кавказе значительный падеж зверей наблюдался в 1902–1904, 1906, 1908, 1927–1929, 1932 и 1937 гг. (Динник, 1910; Донауров, Теплов, 1938), в Закавказье – в 1910 и 1925 гг. (Марков, 1932). В Кавказском и Закавказском заповедниках зимой 1931/32 гг. погиб почти весь приплод (Насимович, 1955). Многоснежные зимы 1948–1950, 1951/52 и 1966–1968 гг. также унесли немало жизней диких копытных животных в этом регионе (Дуров, Александров, 1968; Котов, Рябов, 1963; Котов, 1969).

В низовьях Сырдарьи и Амударьи в морозные малоснежные и с настами зимы 1949/50, 1950/51 и 1953/54 гг., когда почва промерзала особенно глубоко, находили десятки трупов, вмёрзших в лежки. Массовый падеж сеголетков и подсвинков в низовьях рек Или и Сырдарьи зарегистрирован и в многоснежные зимы 1939/40 и 1949/50 гг., что было связано с оттепелями и обледенением. В горах Казахстана особенно губительными были зимы 1949, 1951, 1960, 1966 и 1969 гг., после которых во многих урочищах звери исчезали полностью (Слудский, 1956; Слудский и др., 1984). В Сары-Челекском заповеднике зимой 1968/69 гг. от бескормицы погибло 2/3 популяции (Титов, Шингареев, 1970).

Особенно сложно выживать диким свиньям на юге Восточной Сибири, где основным источником корма служат кедррачи, плодоносящие далеко не регулярно. Ежегодная смертность зверей в Восточном Предсаянье и Предбайкалье, в основном из-за нехватки зимних кормов, колеблется от 28 до 42% (Беньковская, Беньковский, 1989; Недзельский, 1994). В Туве доля кабанов, погибших от истощения, достигает в общей смертности 76%. Сеголетки среди погибших составляют 53–90% (Смирнов, 2001). В Бурятии массовый отход животных зарегистрирован в 1960/61 и 1972/73 гг. (Смирнов, 1978).

В Приамурье в умеренно снежную зиму 1959/60 гг. в бассейне р. Малая Далма на площади 60 км² обнаружено 37 трупов сеголетков, 3 — подсвинков и 1 — секача. Большинство животных замерзли ночью на лежках (Раков, 1970). На Сихотэ-Алине многоснежной (100–150 см) зимой 1914 г. кабаны погибли почти полностью. Сохранились лишь наиболее сильные взрослые особи, пожирившие молодых и более слабых собратьев. Минимальная численность была здесь и в 1935 г. после высоких (94 см) снегов и интенсивного хищнического уничтожения, когда много убитых зверей остались не вывезенными из тайги (Капланов, 1948). С 1928 по 1978 гг. одновременные неурожаи желудей и орехов кедра случались 15 раз, эпизоотии — четырежды, «завальные» (более 1 м) снега — 5 раз. В эти 50 лет падежи отмечались 18 раз, т.е. в среднем 3–4 в 10 лет.

После очередной многоснежной зимы 1987/88 гг. уцелела лишь третья часть популяции. В первую очередь погибали сеголетки и подсвинки (Пикунов и др., 1989а,б). В Хабаровском крае популяция кабана понесла большой урон многоснежной весной 2006 г. (Дунишенко и др., 2007).

При очень высоком снежном покрове животных не спасает от гибели даже обильный урожай орехов и желудей. В Приамурье и Приморье после урожайных малоснежных лет поголовье увеличивается до 20 и 40 тыс. соответственно, а после неурожайных и особенно многоснежных сокращается до 1–3 тыс. (Бромлей, 1964; Раков, 1970; Кучеренко, 1973, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1990). В Украинских Карпатах в мягкие зимы после хорошего урожая бука и дуба численность кабана возрастает в среднем на 35 (18–52)%, при среднем — на 13%, при плохом урожае и в трудные зимы снижается на 20%, а при хорошем урожае в многоснежные годы (1995–1997) здесь погибает более 50% популяции (Гунчак, 1999).

Суровые многоснежные зимы и гололедицы были существенными регуляторами численности зверей и раньше. По описанию путешественника Броневского, в середине XVI в. в южноукраинских степях погибло множество зубров, сайгаков, диких лошадей и кабанов. Бедственными здесь оказались также зимы 1788, 1812, 1824, 1833 и 1849 гг. (Кириков, 1955, 1959). В Беловежской пушче массовый падеж диких свиней имел место неоднократно. В 1840 г. находили замерзшие группы по 20–30 особей. В 1882 г. после нескольких гололедиц в ноябре и декабре почти все животные ушли из пуши, а оставшиеся к весне казались живыми скелетами (Карцов, 1903). В суровую зиму 1897 г. отход достиг 2–3 тыс. голов (Туркин, 1899).

Гибель кабанов от истощения в сравнении с оленями, однако, не столь значительна, как можно было бы ожидать. В Латвии, например, в 1930–1940 гг. ежегодно находили от 1 до 12 павших особей, в то время как число погибших косуль в зависимости от суровости зим колебалось от 121 до 8969 (Калниньш, 1950). По нашим наблюдениям, в Курганской области многоснежной зимой и весной 1998 г. от истощения погибли десятки тысяч сибирских косуль (Данилкин, Останин, 1998; Данилкин и др., 2000). При этом дикие свиньи уцелели и выглядели довольно упитанными исключительно благодаря способности поедать трупы. В Центрально-Черноземном заповеднике в многоснежную зиму 1974/75 гг. они также выжили в основном благодаря значительному падежу косуль (Гусев, Елисеева, 1983; Гусев, 1989). На Алтае эти звери сохранялись в периоды массовой смертности маралов и косуль (Собанский, 1992).

Очевидно, что гарантированное сохранение популяций кабана в суровых зимних условиях России нереально без существенной подкормки. Однако больше животных все же гибнет ежегодно от других причин: хищников, браконьеров, ранений, болезней, травм и др. (табл. 42).

Сайга. Судя по данным мечения, в осенне-зимний период по естественным причинам гибнет около 5% поголовья сайги, но в аномальные годы (многоснежные, морозные, буранные, гололедные и засушливые) животные осо-

бенно широко кочуют, в массе погибая от голода, браконьеров, волков и собак. Число погибших порой исчисляется десятками и сотнями тысяч. На севере аридной зоны сильные засухи бывают 5–6 раз, а многоснежье (более 20 см) и гололедицы — 1–3 раза в 10–12 лет. В засушливые годы от обезвоживания чаще гибнут кормящие самки и молодняк. При остром недостатке зимнего корма происходит массовое (20–30%) абортирование самок и резорбция эмбрионов, что сказывается на уровне воспроизводства популяций. Зимняя смертность особенно высока среди взрослых самцов, истощенных после гона. В многоснежные 1948–1951 гг. находили десятки тысяч их трупов (Слудский, 1955, 1963; Раков, 1956). На о. Барсакельмес в отдельные зимы гибнет до 60% местной группировки. В 1953–1964 гг. среди погибших особей взрослые самцы составляли около 70%, самки — 17, молодняк — 12% (Рашек, 1963, 1965, 1974). Массовая зимняя элиминация самцов приводит к резкому сдвигу полового и возрастного состава популяций (Лавровский, 1950; Банников и др., 1961; Близнюк, 1982, 1983; Фадеев, Слудский, 1982; Горбунов, 1986; Жирнов и др., 1998).

В европейской части ареала исследуемого вида многоснежные и буранные зимы, во время которых гибло множество голов домашнего скота и, скорее всего, диких копытных, были в 1560, 1578, 1756, 1787, 1790, 1798, 1802, 1805, 1812, 1823, 1833, 1841, 1844, 1848–1849, 1875–1876, 1910, 1923, 1926, 1928, 1939, 1948–1949, 1953 и 1955 гг. (Кириков, 1959, 1976, 1983; Слудский, 1963). Массовую гибель (до 40–50%) сайги регистрировали в суровые зимы 1848–1850, 1949/50, 1953/54 (более 150 тыс. особей), 1959/60 и 1972 гг. и в сильные засухи 1949, 1957 и 1959 гг. (Ребров, 1849; Лавровский, 1950; Бакеев, Формозов, 1955; Кириков, 1955, 1966; Даль и др., 1956; Рак, 1956; Исаев, 1959; Близнюк, 1982, 1995; Жирнов, Максимук, 1998а). Неблагоприятные условия зимовки отмечали здесь также в 1967/68, 1978/79, 1986/87, 1993/94 и 1998/99 гг., а засухи — в 1984, 1987, 1994 и 1998–2000 гг. (Букреева, 2002), но значительного отхода копытных в эти годы не отмечено. 6 мая 1971 г. много животных погибло от переохлаждения и травм после продолжительного ливня с градом (Близнюк, 1983).

В разных районах Казахстана высокую смертность сайги после джутов регистрировали в 1826/27, 1840/41, 1848/49, 1851/52, 1855–1857, 1866/67, 1879/80, 1888/89, 1891/92, 1903/04, 1917/18, 1919/20, 1921/22, 1927/28, 1940–1946, 1948–1951, 1953/54, 1958/59, 1963/64, 1968/69, 1971–1973, 1975–1977, 1983–1985, 1987/88, 1993/94 и 1996/97 гг. После суровой зимы 1826/27 гг. эти звери почти на 30 лет исчезли в междуречье Волги и Урала. Зимой 1949/50 и 1975/76 гг. поголовье этого вида в республике уменьшилось вдвое, в 1971/72 гг. погибло около 400 тыс., а в 1976/77 — 100 тыс. особей. В многоснежную зиму 1993/94 гг. бетпакадалинская группировка сократилась с 510 тыс. до 280 тыс., а уральская понесла значительные потери (десятки тысяч особей) в 1996/97 гг. В устьюртской популяции падеж зарегистрирован в 1972/73 и 1975/76 гг. (Соколов, 1951; Слудский, 1955, 1956а, 1963, 1974; Раков, 1956; Кириков, 1959; Рашек, 1963, 1965; Корнеев и др., 1975; Фадеев, 1975а, 1980б; Слудский, Фа-

деев, 1977; Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Цаплик, 1982; Реймов, Карабеков, 1986; Грачев, Бекенов, 1993; Бекенов, Грачев, 1998; Бекенов и др., 2002).

В 80–90-е годы XX в. катастрофических зим, губительных засух и эпизоотий в Северо-Западном Прикаспии, как видим, не было. Многоснежной зимой 1998/99 г. значительная часть популяции мигрировала на территорию Дагестана и не вернулась обратно не из-за изменения климата и растительности, а из-за того, что была уничтожена браконьерами. В Казахстане бетпакдалинская популяция уменьшилась в два раза в многоснежную зиму 1993/94 г., уральская сократилась зимой 1996/97 г., но устьюртская потеря не несла (табл. 7). Многоснежные и гололедные зимы, уносившие десятки и сотни тысяч особей, неоднократно случались и раньше, но после них популяции быстро восстанавливались. Следовательно основные причины последнего резкого сокращения численности вида и длительной депрессии иные.

Подведем итог нашему исследованию причин смертности важнейших видов диких копытных от истощения (обзор по другим видам см.: Данилкин, 2005). Массовая их гибель происходит обычно в экстремально многоснежные, морозные и гололедные зимы. В это время в угодьях локально обнаруживают десятки, сотни и даже тысячи трупов зверей, и эти факты, как правило, находят отражение в зоологических публикациях. Важно, что животные погибают в зимний период вовсе не из-за уменьшения продуктивности растительности, а оттого, что доступ к пище (обильной во многие годы) и воде затруднен или невозможен из-за высокого снежного покрова, наста (оленьи, полорогие) или глубокого промерзания почвы (кабан). Сотни раз мне, как и многим другим исследователям, приходилось видеть в снежных траншеях совершенно обессиленных косуль, благородных и пятнистых оленей, которые не были в состоянии преодолеть даже несколько метров до ближайших кустов с прекрасным веточным кормом. Десятки раз мне самому приходилось с неимоверными усилиями пробиваться через метровые сугробы, в полной мере ощущая, как нелегко приходится копытным в это время.

Гибель зверей, тоже локальная, иногда наблюдается и при чрезмерной их численности, когда зимних естественных кормов практически не остается, но данный факт тоже никак нельзя увязывать со снижением продуктивности растительности.

Может быть, уменьшение естественной продуктивности растительности и доступности корма для копытных происходит в одни и те же годы, что, как считал И.К. Ломанов (2007), «связано с особенностями циркуляции воздушных масс»? Увы, элементарный анализ показывает, что локальные потери бедствующих животных имеют место почти ежегодно, причем как в засушливые малокормные годы, так и во влажные периоды при максимальной продуктивности фитоценозов.

Авторегуляторные популяционные процессы, связанные с кормовым фактором

В процессе эволюции у копытных выработались существенные адаптации к зимним неблагоприятным условиям. Они регулярно меняют летний волос на более теплый зимний, образуют жировые запасы, у них снижается обмен веществ и уменьшается потребность в питании, звери сезонно мигрируют из глубокоснежных районов в менее снежные, и т.п. Это позволяет им выживать даже в экстремальные зимы, хотя, как показано выше, не без потерь. Воздействие тяжелых условий зимовки выражается не только в непосредственной гибели истощенных животных, но и в снижении уровня воспроизводства самок и большей, чем обычно, смертности эмбрионов и мелких детенышей (Borg, 1970; Ellenberg, 1978; Данилкин, 1999, 2002, 2005; Глушков, 2001; Смирнов, 2007; и др.), что тоже отражается на численности.

Массовый падеж зверей наблюдается чаще в самом конце зимы и начале весны. Вероятно, он происходит оттого, что как раз в это время удлинившийся световой период активизирует железы внутренней секреции, в результате чего интенсифицируется обмен веществ, однако повышенная потребность в энергии не может быть удовлетворена из-за недостатка качественной пищи (Ellenberg, 1978).

В обычные годы дефицит кормов замечен лишь при очень высокой численности копытных, особенно оседлых. В Литве, например, при плотности населения косуль 150–350 особей на 1000 га наблюдалась полная деградация зимних пастбищ в лиственных лесах с примесью ели. В смешанных елово-лиственных лесах и сосновых лесах с примесью лиственных пород переиспользование пастбищ происходит при плотности популяции в 60–80 голов. Несоответствие между кормовой базой и количеством зверей кончается массовым падежом (Падайга, 1965, 1971).

При высокой плотности населения копытные уничтожают в первую очередь качественные корма и могут испытывать энергетическое голодание не только зимой, но и летом. От качества, разнообразия и обилия пищи в летний период зависят интенсивность размножения, рост и развитие молодняка, физиологическое состояние самок. При недостатке качественного корма появляются признаки аномального состояния популяции — снижается плодовитость, сеголетки отстают в росте и развитии, создаются предпосылки для повышенной зимней смертности. Переваримость корма у жвачных диких копытных с высокой избирательностью питания должна быть не ниже 68–70%, а содержание протеина — не менее 13–14%. Критические уровни — 59% и 7–8% соответственно. При минимальных пороговых уровнях выжить могут лишь взрослые (прекратившие рост) животные (Smith et al., 1956; Dasmann, 1966; Ullrey et al., 1967; Eisfeld, 1974, 1976, 1985; Vobek, 1977; Drozd, 1979; Абатуров, 1999, 2005; Абатуров и др., 2005).

Элленберг (Ellenberg, 1978) экспериментально установил, что в переуплотненных популяциях косуль при плохом питании самок в конце беременности и в первые дни после родов наблюдается значительная (до 75%) гибель новорожденных и мелких детенышей преимущественно женского пола. Недостаточная

пища перед гоном приводит к низкому проценту овуляции у взрослых самок или полному ее отсутствию у молодых. Плохо упитанная к началу гона мать рождает преимущественно детенышей мужского пола, причем пределы сдвигов полового соотношения достигают 3:1. Отсюда при бедных пищевых ресурсах – повышенная смертность особей, торможение скорости воспроизводства популяции и массовая эмиграция молодых самцов. Напротив, при благоприятной пищевой ситуации достигается высокая продуктивность популяции благодаря высокому уровню плодовитости, рождению преимущественно детенышей женского пола, низкой смертности молодых особей.

Очевидно, что популяции, находящиеся в хороших кормовых условиях, обладают наибольшим воспроизводительным потенциалом: самки более плодовиты, рожают больше детенышей женского пола, которые лучше развиваются и выживают, раньше созревают и эффективнее участвуют в размножении, что способствует росту численности.

Авторегуляторные процессы в переуплотненных популяциях копытных направлены на приведение численности животных в соответствие с емкостью среды обитания. В основе этих процессов, помимо изменения уровня воспроизводства, лежат пространственно-этологические отношения зверей, и, прежде всего, территориализм, что особенно отчетливо выражено у оседлых видов.

Механизм популяционной регуляции у копытных рассмотрим на примере косуль (подробнее см. Данилкин, 1999). Главная функция территориальности у этих животных — рассредоточение особей в пространстве и регуляция численности непосредственно перед появлением нового поколения, для выращивания которого нужен большой запас качественных кормов (Strandgaard, 1972). Изгнав молодых особей, взрослый самец создает на своем участке для обитающих здесь беременных и лактирующих самок зону слабой пищевой конкуренции, повышая тем самым шансы на выживание нового, обычно своего же, потомства (Ellenberg, 1978). Территориальное поведение играет в данном случае роль важного гомеостатического механизма, поддерживающего качественный и количественный уровень популяции в состоянии устойчивого равновесия со средой путем лишения части членов популяции тех преимуществ, которые дает обладание территорией (Панов, 1983).

В малочисленных популяциях особи распределены по площади неравномерно, концентрируясь в наиболее благоприятных станциях, где самцы конкурируют за территорию, а самки — за родовые участки. Фактически этологический механизм регуляции численности «включается» с момента занятия самцами территории, т.е. задолго до предельного насыщения угодий животными и истощения ресурсов среды обитания. Плотность населения зверей в лучших биотопах раньше, чем в худших, достигает определенной величины, при которой стабилизируется. Этот порог, вероятно, определяется «закодированными» для вида максимальными размерами территорий самцов и участков обитания самок, коррелирующими с их энергетическими потребностями при имеющейся массе тела.

Исследования пространственно-этологической структуры популяций европейской и сибирской косуль (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, Минаев, 1988)

показали, что в регионах с низкой численностью (3–5 особей на 1000 га) в летний период «пороговая» величина плотности населения животных в лучших угодьях равняется 40–50 особям на 1000 га при размерах территорий самцов около 100 га. Этот уровень «социальной» плотности благодаря эмиграции молодых особей сохраняется относительно неизменным долгое время, видимо, до момента заполнения соседних угодий. Затем из-за всевозрастающей конкуренции в лучших стациях размеры территорий и участков обитания уменьшаются, а плотность населения соответственно увеличивается (Данилкин, 1999).

Именно из-за «пороговых» величин, служащих адаптацией к ресурсосбережению, рост неэксплуатируемой популяции в хороших по качеству стациях вдруг прекращается, явно не достигнув пика, а затем стабилизируется на уровне гораздо меньшем, чем позволяет емкость угодий. Незнание этой особенности популяционной динамики косуль нередко приводит к неверным выводам при расчете оптимальной плотности их населения в охотничьих угодьях.

Таким образом, у косуль этологический механизм регуляции (путем рассредоточения особей) работает в основном на уровне внутривидовых группировок. Как ни парадоксально, он эффективен лишь при сравнительно невысокой плотности населения и в целом направлен не на ограничение роста численности, а, напротив, способствует увеличению поголовья, так как благоприятствует расселению особей и созданию лучших условий для выращивания нового потомства. При общей предельно высокой плотности этологическая регуляция теряет значимость, поскольку на место эмигрировавших особей с соседних участков приходят другие, и заметного уменьшения популяции не происходит. Аналогичная картина наблюдается в вольерах, где молодые особи не имеют возможности покинуть загороженный участок.

При высокой плотности населения (более 200 особей на 1000 га) авторегуляция посредством рассредоточения особей возможна лишь в том случае, если молодые звери могут эмигрировать на сопредельные участки, где, в частности, ведется интенсивный промысел и плотность гораздо ниже. Эмиграция однодвулетних особей может быть масштабной: среди самок — от 20 до 54%, среди самцов — до 73% (Strandgaard, 1972; Liberg et al., 1994).

На увеличение общей численности популяция реагирует постепенным уменьшением участков обитания и территорий особей. Это, в свою очередь, приводит к ухудшению условий питания и, соответственно, к снижению качества популяции: размеры тела и масса зверей через несколько поколений уменьшаются, процент яловости истощенных самок становится более высоким, плодовитость снижается. Самки чаще рожают детенышей мужского пола, смертность телят увеличивается, а оставшиеся в живых позднее включаются в размножение. В результате происходит торможение скорости воспроизводства и оборота популяции, она «стареет» и становится особенно чувствительной к неблагоприятным воздействиям.

Регуляция численности в перенаселенной группировке косуль, таким образом, осуществляется в большей степени не этологическими, а физиологическими процессами, направленными на ограничение темпа ее роста. Тем не менее

авторегуляционные процессы «срабатывают» со значительным опозданием и в целом оказываются недостаточно эффективными для поддержания численности на уровне, соответствующем кормовой емкости угодий. К тому же в переуплотненной популяции плодовитость самок все-таки остается высокой, что ведет к дальнейшему ее росту, дальнейшему истощению пищевых ресурсов и, при неизменных условиях, к гибели многих особей.

Эти особенности характерны и для ряда других видов. В целом же эффективных внутривидовых механизмов регуляции численности у копытных нет, что в отсутствие других лимитирующих факторов (хищников и охотников, например) и предопределяет крах перенаселенных группировок.

В России переуплотненных популяций копытных, за редким исключением, нет. Следовательно роль авторегуляторных популяционных процессов в динамике населения отечественных промысловых видов, связанных с кормовым фактором, пока можно признать малосущественной.

Миграции как фактор популяционной динамики

Сезонные миграции группировок или отдельных особей копытных, казалось бы, не связаны с регуляцией численности: в районах, откуда звери уходят, их численность снижается, но соответственно увеличивается в других, т.е. происходит всего лишь перераспределение населения в пространстве. Тем не менее в России этот фактор играет заметную роль в популяционной динамике животных, поскольку массовые сезонные перемещения копытных обычны осенью и ранней весной в период ледостава и ледохода. При переправах через реки и озера по тонкому льду звери нередко тонут в полыньях и наледях, что приводит к сокращению населения.

В некоторых районах с развитой речной сетью доля утонувших лосей может составлять более половины от всех погибших естественной смертью (Заблоцкая, 1967). В целом этот фактор смертности для вида явно более весом, чем истощение или болезни (табл. 38). Гибель косуль в водоемах на путях миграций нередко исчисляется сотнями, а порой, и тысячами особей (Баранчев, 1962; Данилкин, 1992; Собанский, 1992, 2005). Смертность благородных и пятнистых оленей по этой причине составляет несколько процентов (табл. 40 и 41). Под лед иногда уходят стада сайги, насчитывающие сотни особей (Цаплик, 1982). Весной особенно высока смертность сайгачат на переправах через «рукотворные» каналы с крутыми берегами.

Доля гибели диких свиней в водоемах в общей смертности колеблется в разных районах в пределах 0,8–25% (табл. 42). М.Д. Перовский (1998, 2003) оценивает ее в 6%. При переходах через реки больше тонет крупных особей, имеющих большую массу тела и, следовательно, легче проламывающих лед. В Ленинградской области в январе 1974 г. только на 3-километровом участке р. Долгой зарегистрирована гибель 5 взрослых кабанов, а на р. Тигоде утонули 7 весьма упитанных зверей (Русаков, Тимофеева, 1984). Подобные случаи были и в других районах (Слудский, 1956; Раков, 1970; Простаков, 1996). Однако причи-

ны массовой смертности кабана в водоемах иные — половодья и паводки, особенно мощные в низовьях Днепра, в дельте Волги и на всех крупных реках и озерах Казахстана, а также на северном побережье Каспия, где из-за сильного ветра в осенне-зимний период образуются нагонные волны. В отдельные годы звери, живущие на равнинных водоемах, в большом количестве гибнут в наледях и ледяных пустотах (Слудский, 1956; Слудский и др., 1984). В дельте Волги масштабная гибель кабана зарегистрирована в 1910, 1923, 1928, 1946 и 1947 гг. (Лавровский, 1962). В 1966 г. здесь во время весеннего половодья нашли около 800 трупов, из них 82 взрослых особей и более 700 поросят, в 1974 г. — около 900 особей, в том числе в Астраханском заповеднике — более 400 голов (25% популяции). В их числе 101 самка, 104 подсвинка и 200 сеголетков (Киселев, 1975, 1976). Высокая вода к тому же выгоняет зверей в прибрежные степи и пустыни, где они становятся легкой добычей человека и хищников.

Форсировать реки зимой по тонкому льду или пересекать автотрассы копытных нередко вынуждают волки, собаки и голод. Массовые перемещения зверей, лося в частности (Глушков, 2001), возникают также в результате интенсивного преследования их охотниками. И далеко не случайно численность копытных в заповедниках резко увеличивается (иногда вдвое — Гусев, 1986) после начала охотничьего сезона. Мигрирующие звери пересекают административные границы областей, районов и многих охотничьих хозяйств, поэтому их шансы на выживание в незнакомой местности в очень продолжительный охотничий сезон невелики.

Потери мигрирующих животных особенно масштабны в многоснежные годы, когда резко усиливается пресс хищников и браконьеров. В экстремальных условиях погибают не только наиболее слабые особи (молодые и старые звери), но и беременные самки, что существенно сказывается к тому же на половом и возрастном составе популяции и ее воспроизводстве. Нередко часть мигрантов остается жить в новых местах, также способствуя снижению численности исходной популяции.

Однако роль миграций в регуляции численности не ограничивается только смертностью. Не менее важна сезонная смена участков обитания и, соответственно, пастбищ, что предотвращает их деградацию и позволяет более равномерно осваивать корма на больших территориях. Фактически если бы у копытных не было миграций, то не было бы и многих популяций, поскольку в этом случае животные быстро подорвали бы свою кормовую базу, или неминуемо погибли бы в многоснежные зимы.

В целом миграционная «стратегия» видов, даже при значительных популяционных потерях при перемещениях, направлена на выживание и расселение. Причем эта стратегия проявляется более масштабно у популяций, живущих в пессимальных условиях среды, в многоснежных и засушливых районах в частности (Данилкин, 1992, 1994, 1999).

Сезонные миграции копытных практически не связаны с изменениями продуктивности растительности. Кормовой фактор не служит и пусковым механизмом миграций. Косули, например, начинают перемещаться осенью при изо-

билии корма, а весной значительная часть животных возвращается на летние участки еще до начала вегетации растительности. Быстрое увеличение снежного покрова явно «подталкивает» зверей к перемещениям, а задержка способствует зимовке части популяции в местах летнего обитания (Смирнов, 1992; Данилкин и др., 1993, 1994; Данилкин, 1999; Савченко, 2002; Аргунов, 2007б).

Очевидно, что трофоклиматические факторы играют существенную роль в динамике населения копытных в России. Однако важнейшими факторами динамики являются не изменение продуктивности фитоценозов и не сукцессии, а многоснежные и гололедные зимы, во время которых ограничивается доступ животных к корму. И эту особенность необходимо учитывать в практике охотничьего хозяйства.

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ

Главный фактор динамики населения диких копытных в последние столетия — антропогенное воздействие, охота в частности. Рассмотрение этой проблемы начнем с исторического аспекта.

К истории истребления копытных

Об успешности охот древних людей, начиная с конца среднего плейстоцена (ашельской культуры камня), свидетельствуют «кладбища» костей животных в удобных местах добычи или стоянок с многочисленными следами или обломками применяемых орудий. В процессе загонных охот люди нередко истребляли целые стада (Верещагин, 1971, 1975; Бибикова, 1975; Ермолова, 1978; Верещагин, Русаков, 1979; Алексеева, 1980; Верещагин, Барышников, 1980б; Аникович, Анисюткин, 1995; Пучков, 1995). К примеру, в овраге близ Амвросиевки на Украине убиты копыями 983 зубра (Пидопличко, 1951); в местечке Пшедмосты в Чехословакии — около 1 тыс. мамонтов; в Гаронне во Франции — до 30 тыс. северных оленей; у селения Солютре в Бургундии добычей охотников стали более 100 тыс. лошадей; в пещерах горных районов Швейцарии и Венгрии зарегистрированы остатки 1–2 тыс. пещерных медведей (Благосклонов и др., 1967; Дежкин, 1983; Смирнов, 1996). В Молдавии в слоях небольшого трипольского поселения Флорешты обнаружены остатки 139 кабанов, 84 благородных оленей, 37 косуль, 31 тура и 11 речных бобров; в слоях селетской культуры в гроте у с. Брынзены — 194 лошадей, 117 северных оленей, 21 бизона, 8 благородных оленей, 6 шерстистых носорогов; в мадленском слое стоянки Старые Дуруиторы — 91 лошади, 235 северных оленей, 5 бизонов и много костей других видов млекопитающих (Давид, 1982). В кухонных отбросах раннепалеолитических поселений человека в Вольно-Подоллии доминируют кости мамонта, ископаемой лошади, северного, благородного и гигантского оленей и первобытного зубра (Татаринов, 1986). На Средней Оби тоже больше костей мамонта

(39%), бизона (35%) и лошади (23%) (Алексеева, 1980). На Енисее и Ангаре в верхнем палеолите люди специализировались на добыче северного оленя, остатки которого достигают 50% среди других животных, в Крыму — сайги, на Десне — овцебыка и мамонта, в Александровке — зайцев, которых убито более 3 тыс. (Громов, 1948).

По расчетам, в позднем палеолите для пропитания 15 тыс. человек на юге Русской равнины требовалось около 10500 т мяса в год: это примерно 120 тыс. северных оленей, или 60–80 тыс. лошадей, или 10–30 тыс. бизонов, или более 1 тыс. мамонтов (Верещагин, 1971; Верещагин, Барышников, 1985). А стоянок первобытных охотников на территории Евразии было достаточно много!

Скорость исчезновения крупных травоядных животных вполне соотносится с совершенствованием орудий добычи (Верещагин, 1959, 1971, 1975; Смирнов, 1965). В верхнем палеолите преобладают самоловные и облавные способы охоты. В каменном веке используются самоловы, топоры, дротики, копья и появляется новое мощное оружие — лук, который постоянно совершенствуется, видоизменяясь в арбалет. В средние века техника изготовления луков достигла совершенства. Хороший лучник поражал цель на расстоянии до 150 м, выпуская в минуту до 12 тяжелых стрел. Арбалет посылал стрелы с хорошей точностью до 200 м. Охотники на крупного зверя использовали лошадей, множество собак и были вооружены длинными копьями с широкими и острыми лезвиями (Дежкин, 1977, 1983).

Особенно впечатляющими были средневековые облавные охоты. В Средиземноморье в них участвовало до десяти тысяч человек, а кольцо окружения достигало 18–20 км. При этом истребляли тысячи крупных животных (Верещагин, 1959, 1963). В азиатских и европейских степях татаро-монгольские отряды, насчитывавшие десятки тысяч всадников, окружали еще большее пространство и несколько дней, а иногда и в течение двух–трех месяцев, гнали дичь, постепенно сжимая кольцо до такого размера, когда можно было убивать множество животных. В Монголии и Китае для задержки и направления зверей в определенное место применялись волосяные веревки с птичьими перьями (своеобразные «флажки») или земляные валы, протяженность которых измерялась сотнями (до 800) километров. Остатки этих грандиозных земляных сооружений кое-где заметны и по сей день. Массовая охота была одним из методов обучения войск и способом добывания провианта для огромных армий (Кириков, 1959, 1966; Смирнов, 1994; Жаргалов, 1996). Позднее истребительные облавные охоты устраивали степные кочевники, казаки и казахи. На степных озерах зимой поджигали тростник, и спасающихся от огня кабанов догоняли на лошадях, кололи пиками или стрелами из луков, или выгоняли на заранее вбитые заостренные колья (Туркин, 1899; Слудский, 1956).

Истребление крупных копытных особенно усилилось с появлением и модернизацией дальнобойного огнестрельного оружия. Неограниченные возможности для добычи зверей на дальнем расстоянии дало изобретение четырехлинейной винтовки Бердана, а затем и русского варианта — винтовки Мосина, с

помощью которых завершилось уничтожение диких копытных во многих районах.

Наиболее впечатляющий пример варварского отношения человека к природным ресурсам — уничтожение бизона в Северной Америке, численность которого в XVIII в. достигала, вероятно, 60–75 млн. К 1830 г. охотники сократили поголовье до 40 млн, а в 1888 г. (через 58 лет) в живых осталось всего лишь 26 особей в штате Вайоминг. По расчетам, в период с 1868 по 1874 гг. ежегодная добыча составляла 1,5–7 млн голов. Зверей убивали зачастую только ради шкур и языков, а туши оставляли гнить в прериях (Башкиров, 1940; Уатт, 1971; Силантьев, 2000). Среди людей были своеобразные «чемпионы», уничтожавшие в среднем по 4 тыс. бизонов ежегодно (Дежкин, 1977). Примерно в этот же период почти истреблены снежный баран, численность которого была близка к 2 млн особей, и дикий северный олень, поголовье которого оценивалась в 100 млн, а еще раньше — полностью уничтожен бесчисленный, как казалось, странствующий голубь (Дорст, 1968).

Овцебык тоже был в числе основных охотничьих объектов человека. Его добывали ради мяса, жира и длинноволосой шкуры, из которой шили теплую одежду, обувь и спальные мешки, что и стало одной из основных причин уничтожения многих группировок в последние столетия. Многочисленные арктические экспедиции, китобои и охотники за пушниной с помощью луков или нарезного оружия зачастую полностью выбивали стада, занимавшие круговую оборону. Драматическую роль в судьбе этого вида сыграло появление ласк, которые удерживали животных от бегства (Верещагин, 1959б; 1979, 2002). В сибирских тундрах овцебыка полностью уничтожили около 2800 лет до н.э., а на Таймыре, скорее всего, гораздо позднее. На Аляске последнее стадо истреблено в окрестностях мыса Хоп в середине XIX в. В материковой тундре Канады охота на овцебыка велась вплоть до 1917 г. (Лент, 1970; Успенский, 1976; Якушкин, 1998). Вид оказался на грани исчезновения исключительно в результате неумеренной охоты.

Истребление копытных особенно резко усиливается во время военных сборов и походов (войска нужно кормить), массовых охот знати и в периоды социальных катаклизмов, что подтверждается многочисленными историческими свидетельствами.

Например, перед походом на рыцарей тевтонского ордена литовский князь Ягелло в 1409 г. заготавливал в Беловежской пуще впрок мясо диких копытных для своей сотысячной армии, сплавляя на плотках в Полоцк ежедневно по 200 т солонины в бочках. В 1429 и 1431 гг. на съезд вельможных особ в Луцке на Украине в течение шести–семи недель доставлялось по сотне зубров, лосей и кабанов. В середине XVI в. зубровую солонину, которая ценилась очень высоко, из Киевского воеводства отсылали в Литву. На одной из охот, устроенной в Беловежской пуще польской королевской знатью 27 сентября 1752 г., убито 42 зубра. Охота на этот вид продолжалась вплоть до XIX в., когда счет оставшимся животным шел на сотни. Беловежской популяции особенно большой урон

нанесли браконьеры, осевшие в лесу после подавления польских восстаний 1831 и 1863 гг. Вследствие неумеренной круглогодичной охоты пострадал не только зубр. В 1627 г. в Янтровском лесу на границе Литвы и Белоруссии убит последний тур, в 1882 г. в Таврической губернии — последний европейский тарпан (в Казахстане тарпан дожил до начала XX в.). В этот же период с территории Европы исчезает кулан. Многочисленные прежде благородные олени уцелели в европейской части России лишь в немногих охотничьих парках (Карцов, 1903; Бутурлин, 1924; Пидопличко, 1951; Кириков, 1952, 1959, 1966, 1976, 1979; Корнеев, 1953; Сержанин, 1955; Цалкин, 1956; Кестер, Шостак, 1968; Тимченко, 1972; Дежкин, 1983; Данилкин, 2005).

Известны печальные рекорды в уничтожении зверей. Герцог Георг I, правитель Саксонии и Магдебурга, с 1611 по 1655 г. собственноручно убил 116906 диких животных. В одной из охот, устроенных веймарским герцогом Августом, приняло участие 373 конных охотника с 1100 собаками (Дежкин, 1977, 1983). В Германии с 1611 по 1680 гг. одними только саксонскими курфюрстами добыто более 50 тыс. кабанов. В 1728 г. король Фридрих Вильгельм I убил 3586, а в 1782 г. герцог Карл Вюртембергский на одной охоте затравил 2600 особей (Брем, Россмеслер, 1867; Vrehm, 1925; Kiessling, 1925). В Чехии в 1758 г. лишь в районе замка «Опочно» за 18 дней охоты добыто 1710 кабанов (Вольф, 1985).

Промысел зверей и птиц играл очень большую роль и в жизни российских крестьян и в экономике княжеств и губерний. Обычная повинность монастырских и помещичьих крестьян — ходить «на ловы». Охота на копытных имела настолько большое значение, что с XVI в. сведения о животных и местах их обитания включались в государственные акты и переписи (Кириков, 1960).

Особенно масштабным и круглогодичным был самоловный промысел. Тропы копытных оснащали многочисленными петлями и самострелами, на десятки километров тянулись ловчие изгороди с ямами. Только на Южном Урале в Каслинской лесной даче насчитывали тысячи ям, и редкий охотник имел их менее сотни, некоторые местности были совершенно изрыты ими (Кирилов, 1902; Туркин, Сатунин, 1902). Длина изгородей к югу от Красноярска составляла 40 км (Корнилов, 1856). Засеки в 20 км длиной видел на Дальнем Востоке Н.М. Пржевальский (1870). В Забайкалье городьба превышала 2 тыс. верст, и здесь были выкопаны более 20 тыс. ям (Бюнкур, 1901). На каждую сотню ям с мая по декабрь в некоторых местностях ловили до 8 лосей, 5 изюбрей и 20 косуль (Кирилов, 1902).

В степях Забайкалья, Тувы и Алтая в XVIII в. практиковалась охота на дзерена во время зимних миграций, носившая варварской характер. Вот как описывает ее А.А. Черкасов (1867, изд. 1990): «Валовый выход зеренов из Китая в наши пределы быстрой и радостной вестью пронесится по всей границе, из одного селения в другое, из улуса в улус, из стойбища в стойбище, из уст в уста, и все охотники от мала до велика, караульцы и туземцы, выждав удобный случай, подметив где-либо большой табун зеренов, собираются по нескольку человек вместе, садятся на лихих скакунов и едут на промысел бить, резать, душить появившихся животных. Ход всей этой бойни состоит в том, чтобы загнать целое стадо зеренов, состоящее иног-

да из 500 и более особей, на лед, на котором животные, попадая, волей-неволей попадают под ножи охотников. ... Караульцы так ловко производили эту охоту, что, загнав все стадо на озеро, вырезали несчастных животных до одной головы и сотнями пудов привозили домой их жирное мясо. Вся поверхность небольшого озера покрывалась кровью, которая застывала и впоследствии долго напоминала побоище и служила пищею хищным зверям и воронам». В многоснежные зимы животных загоняли на лошадях и убивали палками и нагайками, иногда сотнями за загон. Промысловый пресс на вид постепенно усиливался по мере увеличения людского населения в степной зоне и с появления дальнобойного огнестрельного оружия. С 30-х годов XX в. стали преследовать зверей на автомобилях, истребляя за раз по несколько десятков голов. Введение государственных заготовок диких копытных и резкое увеличение воинского контингента в районах обитания дзерена привели к практически полному его уничтожению на территории России (Булавин, 1934; Дементьев, 1935; Янушевич, 1952; Ешелкин, 1973; Никифоров, 1973; Баранов, Бойко, 1988; Собанский, 1992; Кирилук, 2000, 2002; Собанский, Часовских, 2002).

И таких примеров массового истребления диких копытных животных человеком-охотником можно привести сотни. Вспомним также о пушных зверях, прежде всего о соболе, бобре и выхухоли, едва не исчезнувших к XX в. Климат и продуктивность фитоценозов, как известно, к этому процессу не были причастны. Фактически любой по численности охотничий вид может быть быстро уничтожен при интенсивном нерегулируемом промысле!

Охотничье использование ресурсов важнейших видов

Лось

Численность лоса в плейстоцене, судя по палеонтологическим сведениям, была незначительной. Резкое увеличение его населения в Евразии произошло, видимо, в раннем голоцене. С этого периода остатки лоса в кухонных отбросах человека нередко доминируют среди костей других диких копытных (Громова, 1948; Цалкин, 1956, 1963; Паавер, 1965; Верещагин, 1967; Ермолова, 1978; Верещагин, Русаков, 1979; Шер, 1986; и др.). К концу XVII в. этот вид был истреблен человеком во многих странах Западной Европы. Из-за чрезмерного охотничьего пресса существенно уменьшилось его поголовье и в России.

Промысел и его регулирование до начала XX в. До XVIII в. на территории России фактически не было регулирования промысла лосей. Их добывали круглогодично, и особенно много по глубокому снегу и насту. В XVII в. обозы с битыми зверями и шкурами шли в Москву с юга и запада России и из Сибири (Кириков, 1966). С начала XVIII в. этих копытных начинают промышленно добывать для обмундирования армии, а в 1720 г. в русской кавалерии (40 тыс. человек) вводится новая форма и амуниция из лосин. Шкура лоса стала цениться дороже мяса. Добыча зверей в этот период заметно возросла. Примерно из 70 тыс. заготавливаемых для армии шкур 64 тыс. поступали из Сибири (Кулагин, 1932;

Покровский, Щадилов, 1962), в т.ч. — за счет ясака (Лаптев, 1958). Большое количество лосиных и оленьих кож экспортировали для союзнических армий в Европу. Поставки лосиных шкур регулярно не выполнялись, в связи с чем на их покупку вводилась государственная монополия. Кожа для войсковых нужд в сравнительно небольших количествах требовалась вплоть до середины XIX в. (Александрова, Красовский, 1960, 1962а).

В связи со снижением численности лосей и необходимостью сохранения их для нужд армии и для царских охот, в XVIII в. появились указы Сената о запрете их промысла (Благосклонов и др., 1967; Тимофеева, 1974; Кутепов, изд. 2007). Н.В. Туркин (1889), исследовавший русские охотничьи законоположения, сообщает следующее. Первый указ о запрещении населению охоты на лося (за исключением животоотлова для казны) в Санкт-Петербургской губернии под угрозой большого штрафа и жестокого наказания издан 22 апреля 1714 г. при Петре Первом. В 1737 г. в царствование Анны Иоанновны запрет распространялся, кроме Санкт-Петербургской, также и на Новгородскую губернию и соседние районы. Указом Екатерины Великой от 10 июня 1763 г. всем во всем государстве запрещалось с 1 марта по Петров день (29 июня) ловить зверей и птиц (кроме хищных) ямами, тенетами, цевками, петлями, кляпцами и всякими другими снастями, ездить с собаками и стрелять. Однако уже через полгода указом от 29 января 1764 г. на всей территории Сибири разрешалась круглогодичная охота, а с 1765 г. жителям Архангельской губернии также было позволено «пользоваться звериной и птичьей ловлей» во всякое время года.

Важнейший указ об ограничении охоты 1763 г. был вновь подтвержден Сенатом при Николае Первом 8 января 1827 г., и его основные положения вошли в «Сельский полицейский устав» 1839 г. По указу 1827 г. круглогодичная охота по-прежнему разрешалась в Сибири и Архангельской губернии, а также в северо-восточной части Вологодской губернии. С 1829 г. льготы распространялись и на вогул Пермской губернии, с 1841 г. — на некоторые уезды Вятской губернии, а с 1865 г. — на все казенные земли Пермской губернии по мотивам социально-экономического характера. Кроме того, существовали временные (на год–два) льготы для многих других губерний.

В 1831 г. Сенат постановил: с виновных в нарушении указов 1763 и 1827 гг. взыскивать штраф по 500 рублей ассигнациями, а тем, кто не в состоянии заплатить штраф, полагался месячный арест (дворянам) или отсылка в смиренные дома также на месяц. Всех неимущих, замеченных с ружьем или собаками в царских угодьях, отсылали в солдаты, с зажиточных брали рекрута, а позднее, с 1832 г. — штрафовали и лишали ружей и собак.

В 1857 г. указом Александра II была запрещена охота на лося с 1 марта по 15 июля в окрестностях столицы и ближайших губерниях (Покровский, Щадилов, 1962). Закон 1876 г. (Устав Гор. и Сел. хоз., разд. V, гл. I) практически повторял основные положения Закона о запрете охоты с 1 марта по Петров день во всех частных и казенных дачах, а в Санкт-Петербургской, Новгородской, Псковской, Эстляндской и Лифляндской губерниях — с 1 марта по 15 июля. Круглогодичная добыча зверей разрешалась лишь профессорам зоологии с санкции ми-

нистра государственных имуществ, а также вогулам Пермской губернии, крестьянам Архангельской, северо-восточной части Вологодской и некоторых уездов Пермской и Вятской губерний. Звериные промыслы в Сибири не подлежали никакому ограничению в отношении времени года. Звериные и птичьи промыслы не облагались никакими платежами в казну.

Виновные в нарушении правил охоты и в торговле дичью в запрещенное время подвергались крупным денежным штрафам. Контроль за исполнением правил охоты возлагался на городские и уездные полиции и сельских старшин, которые за непринятие соответствующих мер сами подвергались денежному взысканию на основании Уложения о наказаниях 1866 г. (Сборник законов об охоте. СПб., 1875; Туркин, 1889).

Важнейшее законоположение 1763 г., ограничивающее охоту на животных в весенне-летний период, из-за льгот и неисполнения, практически не действовало на большей части территории России более 100 лет. Повсеместно шла круглогодичная охота всевозможными способами (Кириков, 1966; Сабанеев, 1988; Черкасов, 1990). На границе Смоленской и Орловской губерний в Окулицкой казенной даче, где охота была законом запрещена, в конце 50-х – начале 60-х годов XIX в. крестьяне лишь с половины февраля до половины марта по насту убивали от 60 до 70 лосей, а также круглогодично ловили их в ямы (Пенский, 1898). «Непроницаемая глушь боров Вятских, Вологодских, Пермских, северной части Оренбургской губ. — вот настоящее приволье лосей в Европейской России, и там-то именно они подвержены сильнейшему истреблению от зверовых промыслов» (Северцов, 1854). Варварское избиение зверей, преимущественно стельных самок, усиливалось в глубокоснежье и весной в период наста. Известны случаи, когда в конце 50-х годов XIX в. в Баргузинском округе 3 человека загнали по насту и убили 60, а жители села Горячинского – около 200 особей (Смирнов, 1982; Формозов, 1990). «В 1840 году снега были необыкновенно глубоки, отчего лоси в таком множестве спустились с Саянских гор, что крестьяне убивали их дубинами» (Г. Гагемейстер, по: Черкасов, 1990). В апреле 1874 г. охотниками двух соседних деревень близ г. Канска убито до 70 зверей (Кулагин, 1932).

Чрезмерный пресс практически круглогодичной охоты в середине XIX в. в сочетании с «волчьей напастью» (Лазаревский, 1876; Павлов, 1990; Бибиков и др., 1992) вызвали заметную депрессию вида в европейской части России. В южных областях лось к этому времени был уничтожен. Популяции, населяющие крупные таежные массивы, малообжитые человеком, уцелели (Фадеев, 1986), однако и они подвергались неумеренному преследованию (Северцов, 1854).

В 1872 г. в России образовано Императорское общество размножения охотничьих и промысловых животных и правильной охоты, внесшее значительный вклад в дело регулирования охоты, в том числе и на лося. Исследование отечественных промыслов, проведенное Обществом по отчетам губернаторов о состоянии охоты в краях, показало, что повсеместно количество животных заметно уменьшилось, и везде главными причинами этого явления были губительные способы охоты и истребительная деятельность в массе размножившихся

крупных хищников. Из доклада председателя Общества Н.А. Львова на заседании 5 февраля 1874 г.: «Исчезновение лося отчасти находится в связи с увеличением народонаселения, но главным образом зависит от губительного способа охоты, при которой не щадят телят и беременных самок, между тем как лоси плодятся и вырастают сравнительно медленно. ... Для ограждения лося от непроизводительного истребления необходимо в тех местах, где охота на него не составляет промысла, т.е. где он находится в периоде вымирания, совершенно прекратить ее на пять лет» (Туркин, 1898).

Убедившись, что снижение численности животных зависит главным образом от несоблюдения, а зачастую и от незнания охотниками законов об охоте, Императорское общество подготовило свод законов об охоте и разослало губернаторам, что, вместе с напоминанием полиции о строгом наблюдении за исполнением законов об охоте, оказало благотворное действие на охотничье дело. Законотворческая деятельность общества способствовала появлению нового, более прогрессивного закона об охоте 1892 г. Им была организована также систематическая борьба с крупными хищниками, в частности налажено истребление волка по способу Валуевского — стрихниновыми пилюлями, которыми начиняли тушки ворон, кошек, собак. Ежегодно Императорское общество привлекало к законной ответственности до 5000 браконьеров. По сведениям лишь его Варшавского отдела, в 1889–1896 гг. у браконьеров изъято 22699 ружей (Туркин, 1898).

Принятые во второй половине XIX в. меры — регламентация охоты, крупные штрафы за браконьерство, возложение на полицию контроля за правилами охоты и усиление истребления волка — привели к заметному увеличению населения лося в европейской части России (Туркин, 1889, 1898; Пенский, 1898; Туркин, Сатунин, 1902; Саблинский, 1914; Бутурлин, 1934; Благосклонов и др., 1967; Тимофеева, 1974). Пик численности пришелся, видимо, на 80–90-е годы этого столетия.

В этот период снова резко возросла добыча зверей. По сообщению Н.В. Туркина, «во многих местностях Ярославской губернии открылся небывалый до того лосиный промысел и многие промышленники без особого труда убивали по десятку и более зверей, доставлявших и ценную шкуру, и мясо. ... С. Бутурлин говорит, что симбирские охотники познакомились с лосями в первый раз в конце семидесятых годов и их пришло так много, что один корсунский помещик убил в 3 года 64 штуки. ... На восточном склоне Уральского хребта появилось в последнее время (1894 г.) много лосей. Появились они там, где прежде о них не было слуху. ... Промышленник Соймановского прииска Кыштымского округа в течение зимы 1892–93 гг. с подхода убил 23 лосей» (Туркин, Сатунин, 1902). В Верхотурском уезде двое хороших охотников с собаками по насту отстреливали до 20 и более зверей за неделю (Сабанеев, 1988). В 1890–1891 гг. много лосей было добыто петербургскими охотниками (Тимофеева, 1974). Интенсивное преследование лося стимулировалось высокими ценами на мясо, сало и шкуру. Выручка с одного зверя достигала 25–30 рублей серебром (Сабанеев, 1988), что по тому времени было очень большими деньгами.

Новый закон 1892 г. касался не только сроков охоты, но и пола и возраста добываемых животных: запрещался убой самок и телят в течение всего года, а быков — с 1 января по 15 августа (Покровский, Щадилов, 1962). Виновные в нарушении этого закона наказывались очень крупным штрафом, что оказалось более действенной мерой, чем «битие» или «ссылка в Азов», как при Петре I. В Петербургской губернии в результате выборочной охоты самцы были выбиты уже через 4 года: на 1 самца приходилось 5 самок, а позднее — до 9 самок. В соседней Эстляндии, где закон соблюдался еще строже, в одном из загонов было выставлено 80 самок без телят и 3 небольших быка (Тимофеева, 1974). Этот «перекос» в половой и возрастной структуре популяции мог быть и большим, если бы не сдерживался браконьерской охотой, при которой добывались и самки. Тем не менее в целом этот закон в значительной мере регламентировал промысел и был направлен на улучшение охраны животных.

На рубеже XIX–XX вв. добыча лося в России достигала, видимо, 300 тыс. голов (Туркин, Сатунин, 1902), что примерно в 20 раз выше сегодняшнего уровня легального отстрела.

Использование ресурсов в XX – начале XXI вв. С начала XX в. истребление лося резко возрастает в связи с обнищанием населения, несоблюдением охотничьих законов, попустительством лесников в казенных и удельных лесных дачах (Гортынский, 1914; Саблинский, 1914; Кириков, 1966). Очевидец этих событий А.К. Саблинский (1914) пишет: «За 1905–1906 годы, в годы особенно пренебрежения и отрицания частной собственности, браконьерство сильно возросло, усилилось и окрепло. Полное безначалие, отсутствие всякого надзора за охотой и охотниками оставило неизгладимые следы. Лучшие охотничьи угодья были разорены. Браконьеры целыми отрядами расхаживали всюду и круглый год, вне срока и закона, беспрепятственно избивали лосей».

Хищнический промысел вида процветал повсеместно. Лишь в Чусовском районе на Среднем Урале по насту и подрезами ежегодно уничтожали до 500 голов (Кириков, 1966). В Приамурье в 1910 г. только в районе оз. Эворон было добыто 250 этих зверей (Штильмарк и др., 1970). Ф.Ф. Шиллингер, проведенный в 1908 г. сибирскую экспедицию, сообщает: «... По Красному уезду, где деревня Кондратьевка на Чуне, Выдринской волости, во время охоты на одну деревню добыли около 100 сохатых» (цит. по: Борейко, 1998).

В южных, центральных и поволжских густонаселенных районах европейской части России и на Украине лось был почти полностью истреблен в годы войн, революций и разрухи, когда многие царские законы потеряли силу, охрана отсутствовала, а у населения после войны сохранилось большое количество нарезного оружия (В.П., 1928; Кулагин, 1932; Покровский, Щадилов, 1962; Рузаков, 1967; Тимофеева, 1974). Значительно поредели популяции и в азиатской части России, особенно в Западной Сибири (Лаптев, 1958; Гептнер и др., 1961; Собанский, 1990, 1992) и на юге Дальнего Востока (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Именно чрезмерный промысел, а не недостаток корма, стал основной причиной уменьшения численности вида в этот период. Процессу сокращения населения копытных, несомненно, способствовал и рост поголовья волка.

Специальными декретами ВЦИК и СНК РСФСР от 27 мая 1919 г., 20 июля 1920 г. и 7 января 1924 г. лось был взят под охрану, но в Сибири промысел продолжался (Кулагин, 1932; Ушаков, 1934; Лаптев, 1958; Егоров, 1965). В начале 1920-х гг. в России добывали около 70 тыс. (Соловьев, 1922), в начале 1930-х гг. — около 10 тыс. особей (Бутурлин, 1934).

Рост популяций лося становится заметным с конца 1930-х гг., в основном благодаря усилению охраны и уменьшению численности волка (Бибиков и др., 1992). Из северных районов России животные мигрировали в южные и западные, из-за чего их численность во многих южных областях России, а также на Украине и в Прибалтийских республиках заметно увеличилась. Этому процессу в какой-то мере способствовало увеличение запасов корма после пожаров и масштабных вырубов леса (Кнорре, 1959а; Тимофеева, 1974; Сапоженков, 1975; Верещагин, Русаков, 1979; Новиков, Тимофеева, 1980; Богатырев, 1982).

В годы Великой Отечественной войны рост численности лося затормозился, и снова не без помощи человека. Специальными охотничьими командами воинских частей добыто немало животных (Смирнов, 1982). На Сихотэ-Алине в верховьях Бикина лишь одна команда из 5 человек добывала за сезон 300–350 голов, в средней части Горина отстреливали до 500–700 особей (Кучеренко, 1981). Еще большую лепту в процесс сокращения популяций внес волк, численность которого в годы войны значительно возросла.

В 1945 г. на большей части РСФСР охота на лося запрещается (постановление СНК РСФСР № 337 от 26 мая), а в послевоенные годы начинается жесткая борьба с волком с применением фторацетата бария. В этот же период формируется система природоохранных территорий, охотничьих хозяйств и вводится лицензионный отстрел животных. Улучшение охраны животных (Фадеев, 1987; Краев, 1990; Лихацкий, 1996) и резкое сокращение численности волка (рис. 15) в 1950–70-е гг. (Русаков, 1967; Бибиков и др., 1985, 1992; Лавов, 1985; Побединский, 1989) способствовало росту поголовья диких копытных.

В 1950 г. численность лося в России определяли в 226 тыс., к 1960-м гг. поголовье возросло до 500 тыс. (Круторогов, 1975) и на этом уровне стабилизировалось вплоть до начала следующего десятилетия. В 1970-е гг. его население увеличивается еще примерно на 270 тыс., а в 1991 г. зарегистрирована максимальная численность — 904 тыс. Затем поголовье вновь резко (в 1,7 раза) сократилось, и депрессия длилась вплоть до 2003 г. (табл. 1, рис. 10). Ресурсы вида уменьшились особенно значительно (в 2–3 раза) в густонаселенных регионах европейской части страны, и снова не без участия охотников, а также специалистов Охотдепартамента РФ и «Центрохотконтроля», управлявших охотничьими ресурсами в этот период.

Объем лицензионной добычи. С 1946 по 2005 г. в России легально добыто около 1,8 млн голов лося (почти столько же — более 1,6 млн — отстреляно за этот период и в Финляндии). В 1950-е гг. ежегодная добыча составляла 4–12 тыс., в 1960-е гг. возросла до 20–34 тыс., в 1970-е гг. увеличилась до 58 тыс. Максимальным отстрел зверей был во второй половине 1980-х гг. (табл. 43). Абсолютные максимумы приходятся на 1964/65 гг. (34,4 тыс.) и 1987–1994 гг.

(70–89,5 тыс.), и именно после этих пиков наблюдается заметное снижение численности вида (рис. 10).

В целом по России ежегодный объем официальной добычи лося во второй половине XX в. был все же сравнительно небольшим — 1,5–11% после промысловой численности (табл. 43), что, казалось бы, не должно было привести к снижению поголовья. Однако в ряде регионов европейской части страны ежегодно добывали около 20% его населения, а в отдельных центральных и южных областях с конца 1970-х гг. — до 35–65% (Филонов, 1983; Папонов, 1985; Миллер, Скалон, 1990), что намного превышало репродуктивные возможности популяций. Именно поэтому, несмотря на общий рост населения лося во второй половине XX в., в областях, где велся интенсивный промысел, уже с 1950-х гг., т.е. с начала открытия охоты, очевидно снижение численности.

Таблица 43. Объем лицензионной добычи лося (тыс. особей) в России*

Годы	Добыча	Доля от общей численности, %	Годы	Добыча	Доля от общей численности, %	Годы	Добыча	Доля от общей численности, %
1946/47	10,4		1966/67	19,6	4,4	1986/87	61,5	8,1
1947/48	4,2		1967/68	21,9	4,8	1987/88	69,7	8,4
1948/49	5,2		1968/69	21,0	4,9	1988/89	73,7	9,4
1949/50	4,9		1969/70	23,4	5,1	1989/90	85,8	9,9
1950/51	6,6	2,5	1970/71	24,6	4,9	1990/91	89,5	10,8
1951/52	12,1	4,3	1971/72	26,1	5,1	1991/92	>63**	>7
1952/53	9,7	3,3	1972/73	28,7	5,2	1992/93	>62**	>7
1953/54	9,1	3,0	1973/74	32,0	5,3	1993/94	70,2	8,6
1954/55	8,3	2,7	1974/75	35,3	5,5	1994/95	48,8	6,5
1955/56	11,8	3,5	1975/76	40,2	5,8	1995/96	37,5	5,6
1956/57	6,3	2,1	1976/77	50,8	6,0	1996/97	22,0	3,5
1957/58	6,1	1,8	1977/78	56,3	6,8	1997/98	16,2	2,7
1958/59	6,2	1,5	1978/79	58,2	7,5	1998/99	16,1	2,6
1959/60	9,7	2,0	1979/80	57,2	7,4	1999/00	17,5	2,8
1960/61	14,7	3,1	1980/81	52,5	7,2	2000/01	15,3	2,6
1961/62	22,1	4,6	1981/82	56,2	7,1	2001/02	15,1	2,7
1962/63	23,4	4,6	1982/83	57,6	7,5	2002/03	14,0	2,7
1963/64	22,2	4,4	1983/84	58,1	8,1	2003/04	16,7	3,2
1964/65	34,4	6,9	1984/85	58,4	8,2	2004/05	16,2	3,0
1965/66	20,2	4,2	1985/86	62,6	8,0	2005/06	10,3	1,8
						2006/07	14,3	2,4

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, ЦНИЛ Главохоты РСФСР, Государственной службы учета охотничьих ресурсов, а также по: Покровский, Щадилов, 1962; Банников, Теплов, 1964; Язан, 1972; Дежкин и др., 1975; Круторогов, 1975; Менькова, 1976; Канаков, 1981а; Филонов, 1983; Гос. доклад «О состоянии окружающей природной среды в Российской Федерации в 1993 г.». М, 1994; Ломанов, Ломанова, 1996; Ломанов и др., 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации. Отдельные данные в разных источниках существенно отличаются.

** Неполные сведения.

В Республике Коми вследствие перепромысла в 1951–1952 гг. население этого вида сократилось втрое — с 12 до 4 тыс. особей (Остроумов, 1953, 1972; по: Полежаев, 1994). В Тюменской области к 1960-м гг. также в результате неумеренного промысла численность лося сократилась до минимального уровня (Соколов, 1980). Затем, после увеличения поголовья с пиком в 1976 г., последовало новое сокращение, главным образом вследствие возросшего пресса охоты и браконьерства, вызвавших серьезные нарушения половозрастной и пространственной структуры популяции (Азаров, Деков, 1990). В Карелии снижение численности последовало за периодом наиболее интенсивных заготовок в 1966–1969 гг. (Данилов, 1975). В Ярославской области увеличение промысла в 1970-е гг. также сыграло основную роль в снижении поголовья (Смирнов, 1987). В Курской области оно уменьшилось после того, как уровень отстрела превысил 25% от учетного населения (Гусев, 1983), а в Белгородской области — 32–35% в 1975 и 1976 гг. (Червонный, Москвитин, 2008). Зимующая группировка лося в Горном Алтае с конца 1970-х гг. была менее чем за десятилетие сокращена в 7–8 раз массовым промысловым отстрелом, организованным Алтайским край-охотуправлением (Собанский, 2005). В огромном по площади Туруханском районе Красноярского края в начале XX в. лось был почти полностью истреблен человеком, но к середине столетия вновь заселил таежные леса по Енисею, а его численность достигла 14–15 тыс. В 1970-е гг. в результате истребительной охоты с использованием вертолетов даже в весеннее время популяция уменьшилась до 3–4 тыс. В северной тайге лось был практически уничтожен. В 1980-е гг. его поголовье стало восстанавливаться лишь после запрета промысла и установления лимитированного отстрела (Сыроечковский, 1987, 1990). В связи с перепромыслом в Мурманской области в 1983 г. вводился запрет охоты на 5 лет (Макарова, 1991). Население вида в Тамбовской, Воронежской и Саратовской областях снизилось в начале 80-х годов из-за чрезмерной добычи (до 30–65% послепромыслового населения) почти исключительно взрослых производителей (Папонов, 1985). О высоком уровне ежегодного отстрела зверей свидетельствует и тот факт, что из 35 лосей, помеченных ошейниками, охотниками убито 23% как непосредственно в районах мечения, так и за сотни километров от них (Перовский, 1978, 1980).

Чрезмерным (25–61%) уровень отстрела был во многих областях и в конце 1980-х – начале 1990-х гг. (табл. 44). При этом нормы добычи животных (до 10–25% от послепромысловой численности с учетом хозяйственного прироста стада), предписанные ведомственной инструкцией «О порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР (1984 г.)», оказались значительно превышены.

Кто же и почему допустил превышение и без того завышенных норм добычи и куда смотрели государственные контролирующие охотничьи органы?

Напомню, что в конце 1980-х – начале 1990-х гг., в период «перестройки», во многих областях деятельность охотинспекций (Управлений охотничьего хозяйства), совмещающих одновременно контрольные и хозяйственные функции, приобрела явный крен в сторону эксплуатации животного мира. Очень точно

Таблица 44. Уровень лицензионной добычи лося (% от послепромысловой численности) в отдельных регионах России в конце XX в.*

Область, край, республика	1989/1990	1990/1991	1991/1992	1992/1993	1997/1998	1998/1999
Алтайский край	26	?	?	17	0	0
Волгоградская обл.	47	33	28	24	0	0
Воронежская обл.	45	?	?	61	8	3
Ивановская обл.	35	37	22	22	0	0
Курская обл.	22	28	18	21	0	3
Марий Эл	15	15	23	20	0	2
Пензенская обл.	23	17	17	13	0	0
Самарская обл.	26	27	22	22	0	0
Саратовская обл.	39	?	?	55	0	0
Татарстан**	29	30	28	28	2	4
Тульская обл.	28	32	25	28	6	7
Ульяновская обл.	23	32	27	25	0	0
Чувашия	32	30	28	16	0	0

* Расчет по данным Государственной службы учета охотничьих ресурсов России. Источники информации см. в табл. 1 и 43.

** В 1986–1988 гг. ежегодная добыча достигала 45–50%.

это положение подмечено известным ученым Г.Г. Собанским (1992) на примере Горного Алтая: «Сроки охоты неоправданно удлиняются, объемы отстрела копытных растут, учетные работы запущены, биотехния сведена к увеличению количества солонцов. Усилия сотрудников этого учреждения сосредоточены ныне на добыче, заготовке, реализации продукции охоты и попытках организовать валютную охоту для иностранцев».

Для прояснения ситуации приведу также текст письма председателя правления Ивановского областного общества охотников и рыболовов Г.И. Воропаева, адресованное в Исполком областного совета народных депутатов (№ 343/342 от 23.06.90 г.): «*Правление областного общества охотников и рыболовов просит предотвратить катастрофу в подрыве популяции лося в Ивановской области. Основываясь на научно разработанных нормативах, материалах зимнего маршрутного и авиационного учетов, норм изъятия, особенности угодий нашей области общество охотников и рыболовов внесло предложение Управлению охотничьего хозяйства установить лимит изъятия лосей в количестве 1600 голов ... После заседания межведомственной комиссии, на которой главным аргументом был не научно-практический подход, а чисто ведомственный ..., установлено обществу охотников отстрелять 3000 лосей ... Такой подход приведет к гибели лосей в области. Правление областного общества просит отменить решение межведомственной комиссии и решением облисполкома установить добычу лосей ... в сезон 1990–1991 г. с учетом научно обоснованных норм, как это делалось всегда*». Решение не от-

менено. В результате данной акции и других подобных мер ресурсы этого вида в Ивановской области уменьшились с 8 до 1,2 тыс. голов, экономика общества охотников подорвана, охотничье хозяйство деградировало. И такого рода местнический чиновничий произвол при попустительстве или поддержке федерального контролирующего охотничьего органа был типичен для многих областей России!

Наиболее существенное снижение численности лося произошло в густонаселенных человеком областях и в степных и лесостепных регионах, где животные наиболее уязвимы. Несмотря на очевидную депрессию популяций и необходимость полного запрета охоты, интенсивная лицензионная добыча в этих регионах продолжалась и в 1994/95 гг. составляла 6,4–10,5% послепромысловой численности. На юге европейской части страны лось к 1996 г. был практически уничтожен человеком!

Избирательность промысла лося по возрасту и полу. И численность, и добыча лося в России были бы гораздо выше, если бы не были приняты антиэкологические по сути инструкции, регулирующие охоту на этих и других копытных. Долгие годы действовал гласный (Постановление СМ РСФСР от 24.11.1956 г. № 750 и Инструкция Главохоты РСФСР «О порядке отстрела лосей ...» от 30.8.1958 г.) и негласный запреты на добычу сеголетков. Во второй половине века повсеместно во время промысла шло изъятие из популяции взрослых особей (табл. 45).

Среди 5500 лосей, отстрелянных в 1967–1968 гг. в Ленинградской области, было всего 5 сеголетков и 27 полутороговых особей, или 0,6% от всей добычи (Тимофеева, 1974). В охотничьих хозяйствах вблизи Дарвинского заповедника в числе 103 добытых зверей сеголетков не было, особи 1,5 лет составляли 15,5%, от 2,5 до 4,5 лет — 64,8%, 7,5 лет — 1%, животные старше 7 лет в добыче отсутствовали (Вишневский, 1986б). В Томской области в 1977–1982 гг. при промысле сеголетки составляли всего 1,3%, 1,5-годовалые — 16%, 2,5–3,5-летние — 50,6%, 4,5–9,5-летние — 30,2% и особи старше 10 лет — 1,9% (Лялин, Аушев, 1989). Возрастной состав зверей, добытых в заповедниках, где не было установки отстреливать только взрослых особей, заметно отличается (табл. 45), но и здесь в добыче преобладают средневозрастные животные.

Инструкцией «О порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР» (1971 г.) плановый отстрел диких копытных животных разрешался независимо от пола и возраста, с учетом сохранения естественно сложившегося половозрастного соотношения популяции, при этом рекомендовалось воздерживаться от отстрела самок с телятами. Однако это замечательное положение повсеместно не выполнялось (табл. 45) по сугубо материальной причине — охотники и охотничьи организации были заинтересованы в отстреле наиболее крупных взрослых особей, дающих больше мяса.

По Инструкции Главохоты РСФСР 1984 г., доля животных в возрасте до одного года могла составлять до 20% от общего размера добычи. Соответственно сеголетков стали изымать несколько больше, чем раньше (табл. 45). В РСФСР в 1985–1988 гг. среди 200 тыс. добытых лосей их было 12,7% (Фертиков, Размах-

Таблица 45. Избирательность промысла лося по возрасту в России и соседних странах

Район (источник информации)	Годы	Добыто лосяй, п	Взрослые, %	1,5- летние, %	Сеголетки, %
П.-Ильчский з-к (9)	1955–1959	948	78,9	9,6	11,5
Новосибирская обл. (20)	1958–1968	992	89,4	*	10,6*
–“– (25)	1958–1987	1053	94,0*	*	6,0
Карелия (12)	1959–1967	3412	98,1	1,9	–
Ленинградская обл. (1)	1967–1968	5500	99,4	0,5	0,1
Калининская обл. (29)	1965–1980	8751	95,5*	*	4,5
Ивановская обл. (29)	–“–	6605	88,1*	*	11,9
Тульская обл. (29)	–“–	2270	96,9*	*	3,1
Белгородская обл. (29)	–“–	502	94,6*	*	5,4
Мурманская обл. (2)	1966–1977	4446	92,1	6,3	1,6
Калужская обл. (23)	1966–1983	1669	83,2	13,6	3,2
Вологодская обл. (3)	1972–1973	800	97,8*	*	2,2
Волгоградская обл. (3)	1972–1973	700	97,9*	*	2,1
С.-запад России (4)	до 1975	396	91,7	5,0	3,3
Пермская обл. (14)	1974–1978	>5000	95,5	*	4,5
Карелия (5)	1975–1976	1165	88,5	10,6	0,9
Окский з-к (13)	1975–1985	281	67,6	11,6	20,6
Алтайский край (10)	1976–1977	489	87,5	5,3	7,2
Саратовская обл. (7)	1977–1978	?	99,1	*	1,9*
Томская обл. (27)	1977–1982	4879	82,7	16,0	1,3
Ярославская обл. (16)	1981–1982	2397	85,4*	*	14,6
–“– (30)	1995–1997	3785	69,5	7,8	22,7
Красноярский край (11)	1983–1987	1045	71,3	12,1	16,6
–“– (26)	1986–1987	222	96,5*	*	3,5
Магаданская обл. (8)	до 1989	>400	до 98	*	2*
Свердловская обл. (18)	1990–1997	7731	91,9*	*	8,1
Челябинская обл. (19)	1995	358	81,8	5,9	12,3
Россия (6)	1986–1988	203800	78,3	9,0	12,7
–“– (31)	1995–2004	>200000	91–85	*	9–15
Казахстан (21)	1977–1985	317	66,7	19,2	14,1
Эстония (24)	1964–1979	28104	72,1*	*	27,9
–“– (28)	1990–1996	27084	75–82*	*	25–18
Швеция (15)	1982–1986	591000	60*	*	40 (46)
Финляндия (17)	1978–2005	1412225	54*	*	46
Норвегия (22)	1993	38980	35–40	*	60–65*

Источник информации: 1 — Тимофеева, 1974; 2 — Макарова, 1981; 3 — Перовский, 1975; 4 — Верещагин, Русаков, 1979; 5 — Марковский, 1981; 6 — Фертиков, Размахнин, 1990; 7 — Девышев, 1980; 8 — Лушок, Демиденко, 1989; 9 — Язан, 1961; 10 — Бондарев, 1978; 11 — Семянов, 1990; 12 — Троицкий, 1974; 13 — Росоловский и др., 1988; 14 — Никулин, 1981; 15 — Дежкин, 1988, 1989; 16 — Дан-Чин-Ю, 1983; 17 — Нюгрен и др., 2006, 2007; 18, 19 — Управление охотничьего хоз-ва и общество охотников; 20 — Зиновьев, 1971; 21 — Байдаветов, 1988; 22 — Баскин, Хъелиорд, 1996; 23 — Заикин, Воронин, 1986; 24 — Кийли, 1982; 25 — Кирюхин, 1990; 26 — Бриллиантов, Кельберг, 1990; 27 — Лялин, Аушев, 1989; 28 — сообщение Ю. Тыниссона на IV Междунар. симпоз. по лосю (Аляска, 1997); 29 — Канаков, 1983; 30 — Областное общество охотников; 31 — Государственная служба учета охотничьих ресурсов.

* Общее число.

нин, 1990). Однако кардинально ситуация не изменилась — охота в основном шла на крупных животных, а десятки тысяч осиротевших детенышей, оставшихся без матерей, обрекались на гибель.

Казалось, что эту проблему можно было решить введением лицензий, дифференцированных по стоимости в зависимости от возраста животных (Распоряжение Правительства РФ от 19.06.94 г. № 939-р), но увеличить отстрел сеголетков не позволяли верхние пределы лимита их добычи, заложенные в Инструкции (1984 г.), и противодействие охотничьих чиновников, заинтересованных в получении большего дохода от продажи более дорогих лицензий на отстрел взрослых животных. В 1995–2004 гг. доля добычи сеголетков лося в Российской Федерации колебалась в пределах 9–15% (табл. 45).

В отдельных областях, где охотничье хозяйство велось относительно рационально, охотоведы-практики по рекомендациям ученых и опытным путем пришли к необходимости введения обязательного отстрела сеголетков по дифференцированным по стоимости лицензиям. В Челябинской области, например, такой

Таблица 46. Пол и возраст лосей, добытых в Челябинской области в 1971–1996 гг. (по: Матвеев, Бакунин, 1994 и сведениям Областного управления охотничьего хозяйства)

Год	Всего добыто, п	Доля от численности, %	Взрослые, %		1,5-летние, %	Сеголетки, %
			самцы	самки		
1971	97	2,3	67,0	27,8	5,2	–
1972	146	2,2	65,0	26,7	5,4	2,9
1973	190	2,1	61,0	32,1	6,3	0,6
1974	238	3,2	52,9	37,8	6,3	3,0
1975	246	4,2	53,6	39,0	7,0	0,4
1976	342	4,4	53,0	36,8	9,3	0,9
1977	439	6,0	48,3	44,5	7,0	0,2
1978	542	7,6	53,0	37,0	9,0	1,0
1979	588	6,2	44,2	39,2	13,6	3,0
1980	592	6,8	58,7	36,0	2,3	3,0
1981	793	8,7	54,3	39,1	4,9	1,7
1982	831	8,5	52,9	36,6	6,3	4,2
1983	981	9,1	39,1	36,4	8,8	15,7
1984	1172	9,0	35,4	38,5	9,8	16,2
1985	972	10,3	43,7	36,5	11,8	8,0
1986	980	9,6	39,1	33,9	10,9	16,1
1987	987	9,8	36,9	30,8	11,3	21,0
1988	1478	13,7	34,8	32,7	10,1	22,4
1989	1578	15,5	34,8	32,0	10,1	23,1
1990	1945	14,2	35,7	32,8	11,6	19,9
1991	1778	14,1	36,3	33,4	8,5	21,8
1992	1493	11,6			Нет сведений	
1993	694	7,4	37,5	36,3	10,2	16,0
1994	408	4,3			Нет сведений	
1995	358	4,8	42,1	39,7	5,9	12,3
1996	196	2,5	44,9	40,3	1,0	13,8

отстрел введен в 1983 г. (Матвеев, Бакунин, 1994). Хотя доля телят в добыче и здесь была невелика (по инструкции), но все же позволяла сократить отстрел взрослых самок и поддерживать плотность населения на сравнительно высоком для региона уровне. Увеличение изъятия из местной популяции взрослых животных в 1990-е гг., несомненно, способствовало снижению численности (табл. 46). В соседней Свердловской области преимущественная добыча средневозрастных животных также стала одной из основных причин снижения воспроизводственного потенциала популяции и падения ее численности (Погодин, Корытин, 1997).

Специалисты Охтдепартамента РФ и «Центрохотконтроля» (Ломанов, 2007), что удивительно и печально, долгое время отвергали замечательный опыт Финляндии, Швеции и Норвегии, где с 70-х годов XX в. доля сеголетков лося в общей добыче достигала 40–55% (табл. 9 и 45), благодаря чему удалось добиться невероятно высокого уровня воспроизводства популяций (Нюгрен и др., 2007). Их противодействие увеличению доли молодняка копытных в добыче было особенно наглядным при проведении федеральных экологических экспертиз лимитов изъятия охотничьих животных в 2005–2007 гг. (см. ниже).

Легальные охотники добывают самцов чуть больше, чем самок (табл. 47), вероятно, из-за рогов. В принципе увеличение соотношения самок в популяции до 1:1,5 допустимо, поскольку при этом повышается ее продуктивность. Однако в некоторых интенсивно опромышляемых районах и при выборочной трофейной охоте это соотношение порой достигает 1:3–4, что негативно отражается на состоянии группировок.

Как видим, российские охотники под руководством охотоведов с середины XX в. планомерно истребляли репродуктивное ядро популяций лося — взрослых (преимущественно средневозрастных) особей. При отстреле взрослой самки неминуемо уничтожаются также 1–2 эмбриона и погибает большая часть телят-сирот (Глушков, 1988), а выжившие остаются малорослыми и дают слабое потомство. При недостатке взрослых самцов увеличивается яловость самок. Следствие этого негативного процесса — низкий темп воспроизводства популяций. Отстрел взрослых животных приводит также к уменьшению числа оседлых особей и увеличению числа мигрантов — молодых зверей. Соответственно подвижность популяции увеличивается, а управление ею затрудняется.

Чрезмерный выборочный промысел наиболее крупных зверей с самыми массивными рогами, кроме того, неминуемо ведет к деградации популяций, снижению массы тела и рогов. Это заключение, однако, дискуссионно, поскольку масса копытных животных, как известно, в значительной мере зависит от кормового фактора. Рассмотрим эту проблему в связи с численностью лося.

Динамика массы тела и численности лося. Динамика массы туш лося в Московской области в 1987–1998 гг. положительно коррелировала с динамикой поголовья вида. Отсюда, по заключению сторонников трофоклиматической гипотезы, «и численность, раз уж она связана коррелятивно с массой, также, по видимому, в первую очередь должна зависеть от трофики» (Рожков и др., 2001).

Оставим в стороне методологию этого исследования — взвешивания туш лося не было, и все цифры основаны на «потолочных» сведениях охотников, запи-

Таблица 47. Соотношение по полу лосей, добываемых в России

Район	Годы	Добыто всего, п	В том числе		Источник информации
			самцы, %	самки, %	
Ивановская обл.	1958–1961	?	91–51	9–49	Юргенсон, 1964
Горьковская обл.	1959–1961	?	96–55	4–45	–“–
Новосибирская обл.	1958–1968	992	57	43	Зиновьев, 1971
Ленинградская обл.	1963–1968	13950	56	44	Тимофеева, 1974
–“–	1965	285	55	45	Ким, 1967
Карелия	1964–1967	?	58–64	42–36	Троицкий, 1972
Мурманская обл.	1966–1977	?	59	41	Макарова, 1981
С.-запад России	1969–1977	3336	55	45	Верещагин, Русаков, 1979
Ивановская обл.	1965–1980	6605	49	51	Канаков, 1983
Калужская обл.	1966–1983	1669	56	44	Заикин, Воронин, 1986
Кировская обл.	60-е	106	49	51	Язан, 1972
–“–	1969–1970	818	50	50	Глушков, 1975а
Саратовская обл.	70-е	?	58	42	Девышев, 1980
Архангельская обл.	–“–	3444	61	39	Евтихов и др., 1980
Пермская обл.	1974–1978	5057	52	48	Никулин, 1979, 1981
Татария	1975–1978	5962	58	42	Зарипов, Шафигуллин, 1978
Алтайский край	1976–1977	428	54	46	Бондарев, 1978
Томская обл.	1977–1982	4879	74	26	Лялин, Аушев, 1989
Архангельская обл.	1978–1980	4121	65	35	Филонов, 1983
Вологодская обл.	–“–	8215	75	35	–“–
Ярославская обл.	–“–	5310	47	53	–“–
Калининская обл.	–“–	7671	62	38	–“–
Московская обл.	–“–	5804	51	49	–“–
Тульская обл.	–“–	2323	61	39	–“–
Тамбовская обл.	1979–1983	1159	52	48	Папонов, 1985
Воронежская обл.	–“–	1174	56	44	–“–
Саратовская обл.	–“–	3492	59	41	–“–
Ярославская обл.	1981–1982	2397	50	50	Дан-чин-ю, 1983
–“–	1995–1997	3785	53	47	Общество охотников
Красноярский край	1983–1987	1045	52	48	Семянов, 1990
–“–	1986–1987	222	54	46	Бриллиантов, Кельберг, 1990
Магаданская обл.	1972–1987	4041	68	32	Чернявский, Домнич, 1989
Новосибирская обл.	80-е	?	50	50	Унжаков, Фалеев, 1989
Свердловская обл.	1990–1997	7731	55	45	Общество охотников
Челябинская обл.	1995	358	54	46	Управление охотн. хоз-ва

санных в бланках лицензий. Кроме того, как совершенно правильно подметили Ю.И. Рожков и его соавторы (2001), в научной практике ложные связи весьма непросто отличить от реальных: выращивая, например, кристалл в пробирке и куст розы в саду, можно получить высокие коэффициенты корреляции между их изменяющимися массами.

Интересно другое – почему в обжитых человеком регионах (южной тайге, смешанных лесах и лесостепи) лось «легче» и с худшими рогами, чем в мало-населенных таежных территориях России? На этот вопрос дали исчерпывающий ответ те же специалисты «Центрохотконтроля», полностью подтвердив мои выводы (Данилкин, 1999). Цитирую их заключение: «Как крупномасштабная

(РФ в целом), так и мелкомасштабная (отдельные области) дифференциация лося по ареалу — в основном результат избирательности изъятия (предпочтительная добыча охотниками более крупных особей). Из других факторов дифференциации необходимо назвать, в первую очередь, высоту снежного покрова. Зимняя температура и прочие климатические характеристики имеют, видимо, второстепенное значение» (Рожков и др., 2001). Как видим, прочие климатические характеристики, в число которых входит температура и влажность, а также «трофика», включая продуктивность растительности, к данному процессу, даже по мнению убежденных сторонников трофоклиматической гипотезы, не имеют прямого отношения.

Московская область и соседние регионы, как густонаселенные человеком, относятся к зоне с повышенной охотничьей нагрузкой (Рожков и др., 2001). Поэтому уменьшение массы туш лося в 1990-е гг., скорее всего, было вызвано не «трофикой», а чрезмерным выборочным охотничьим прессом, а увеличение этого параметра в самом конце XX в. могло быть связано с ограничением промысла и большим притоком сюда ежегодно мигрирующих «тяжелых» таежных зверей. Разница между количеством особей «легкой» и «тяжелой» формы в Московской области в разные годы, по данным Ю.И. Рожкова с соавторами, составляет 5–20%.

Деградация европейской популяции вида в результате целенаправленного отстрела крупных взрослых особей стало заметной еще в начале XX в. (табл. 48). Приведу замечательное высказывание по этому поводу А.К. Саблинского (1914), исследовавшего в начале XX в. состояние лосиных стад в Царскосельском уезде С.-Петербургской губернии: «... Все соседи кругом думают лишь об уничтожении возможно большего количества зверя, не считаясь ни с возрастом, ни даже с полом, не желая считаться с настоящим и менее всего думая о будущем. При таких условиях красивые и крупные взрослые быки избиваются беспощадно, служа объектами усиленных охот. Отсюда прямой вред потомству, размножением коего заняты, следовательно, или слишком молодые или весьма

Таблица 48. Изменение массы тела и рогов самцов лося в Царскосельском уезде Санкт-Петербургской губернии в начале XX в. (по: Саблинский, 1914; с изменениями)

Год	Добыто самцов, n	Масса тела, кг		Число отростков на рогах		Уродливых рогов, %
		средн.	максим.	средн.	максим.	
1903	14	297	459	6,4	14	43
1904	11	282	477	5,3	15	45
1905	18	261	407	4,9	12	50
1906	12	234	430	4,5	10	50
1907	15	230	353	4,7	10	40
1908	10	241	364	3,8	10	60
1909	10	261	444	3,2	10	40
1910	7	216	262	2,8	8	71
1911	9	225	267	2,6	5	44
1912	5	167	236	2,2	5	80

старые быки. ... Там, где более развито браконьерство, громадный вред приносит преследование тельных самок, губительно отражающееся на потомстве. Результаты всех этих причин налицо – лось быстро уменьшается в количестве, резко и заметно ухудшается в качестве; измельчал, лишился хороших рогов и, наконец, сильно уменьшилось количество быков, причем стада в 8–10 голов зачастую оказываются состоящими из одних коров и телят. Такие случаи в последние годы очень часты и в своих обследованиях я не встретил места, откуда бы не раздавались жалобы на недостаток быков. Что же грозит лосю кроме полного исчезновения при таких условиях?».

Дальнейшая деградация европейской популяции лося отчетливо проявилась спустя всего два десятилетия после начала лицензионной добычи. Масса туш животных в 60–80-е годы XX в. уменьшилась на 10–40 кг, лопатообразные многоконцевые рога стали редкостью (Херувимов, 1967а, 1969; Язан, 1972; Тимофеева, 1974; Троицкий, 1974; Девишев, 1980; Попов, 1980; Соломатин, 1980; Луцок, Демиденко, 1989). Этот негативный процесс позднее затронул популяции на Урале и в Сибири. В Челябинской области с 1971 по 1985 г. средняя масса туш самцов уменьшилась на 38, самок — на 19 кг (Матвеев, Бакунин, 1994). В Тюменской области масса животных уменьшилась за 10 лет со 180 до 145–130 кг (Азаров, Деков, 1990), в Новосибирской — на 7 кг, и при этом в некоторых угодьях уже практически невозможно встретить самца с хорошо развитыми рогами, что было обычным в 1960-е гг. (Кирюхин, 1990). Такая же ситуация была характерна и для Белоруссии (Муравицкий, 2001).

Масса туш лося, следовательно, снижалась под воздействием промысла даже в «благоприятные» годы при общем увеличении численности вида (отрицательная корреляция), что тоже в корне противоречит «трофическим» выводам Ю.И. Рожкова и его соавторов (2001). Более того, для увеличения массы лосей эти ученые предлагают ... снизить квоты на их добычу, не помышляя при этом об увеличении продуктивности растительности и кормовой емкости угодий.

Механизм уменьшения массы лосей в интенсивно опромышляемых охотничьих угодьях тоже совершенно ясен. Большую часть года преследуемые охотниками звери находятся в состоянии стресса: при постоянном перемещении они получают энергии меньше и больше ее тратят, а дефицит энергии становится основной причиной снижения массы. «Этот дефицит не связан с обилием кормов, а только с их доступностью, ограничиваемой охотой» (Глушков, 2001).

Сроки промысла. Негативное вмешательство в половозрастную структуру популяции лося происходило на фоне очень длительного сезона охоты — с октября до 15 февраля, причем значительную часть лицензий охотники закрывали в самом конце срока промысла. В Мурманской области из 4496 особей, добытых в 1966–1977 гг., 9% отстреляно в ноябре, 17% — в декабре, 41% — в январе и 33% — с 1 по 15 февраля (Макарова, 1981). В Коми в 1983–1984 гг. добыты в октябре 6%, в ноябре — 15%, в декабре — 29% и в январе — 50% животных. В 1988–1989 гг.: в октябре — 1,5%, в ноябре — 19,5, в декабре и январе — по 21% и в феврале — 37% (Полежаев, Моисеева, 1990). Такая же

ситуация в Челябинской области, где в сезон 1995/96 гг. 30% животных добыты в период с 1 ноября по 15 декабря, а оставшиеся 70% позднее — до 15 января (Матвеев, 1999). При многомесячном сроке охоты (с 20 августа по 15 января — Инструкция Главохоты РСФСР, 1984) создавались предпосылки для масштабного браконьерства под прикрытием «долгоиграющих» (выражение браконьеров — *А.Д.*) лицензий. По одной лицензии нередко добывали по несколько животных и заполняли ее лишь в самом конце сезона.

И только сейчас отдельные области, в которых управление ресурсами перешло в руки просвещенных специалистов (Московская область, Карелия), зимнюю охоту на копытных стали ограничивать 31-м декабря, что достойно подражания.

Беспокойство. Многомесячное охотничье преследование неминуемо приводит к постоянному беспокойству и перемещениям лосей с наиболее кормных участков в самые безопасные (Глушков, 2001; Рожков и др., 2001; Мордосов, Кривошапкин, 2005; Соколов, Баранов, 2007). Это неизбежно влечет за собой ухудшение питания животных и дополнительную потерю энергии со всеми вытекающими отсюда негативными последствиями.

Преследование лосей не прекращается и после охотничьего сезона. В разных областях России в феврале – апреле 1990-х гг. я не раз встречал на их следах лыжни браконьеров, и находил места разделки туш. Такую же ситуацию отмечает и В.А. Зайцев (2006б) для Верхневолжья: «Уже в период депрессии к концу XX в., тропя лосей, мне приходилось следовать за ними и за преследующим их охотником (в марте месяце). Лоси уходили от мест, где их тревожили охотники, на десятки километров. Один охотник прекращал преследование, но вскоре на след зверя выходил другой из ближней деревни и следовал за лосем далее. Такой произвольный «эстафетный» способ охоты не позволял животным останавливаться более чем на 1–3 суток на одном участке».

Гибель подранков. По аналитическим данным С.Г. Приклонского и др. (1967), в европейской части России на каждую сотню отстрелянных приходится более 20 погибших, но не найденных животных. По свидетельству М.П. Павлова (1990), в Кировской области при применении егерями кавалерийского карабина калибра 7,62 из 16 стреляных зверей 7 оставлены в угодьях подранками. В 1992 г. в одном из районов Свердловской области по окончании сезона охоты было обнаружено 49 трупов лосей, погибших от огнестрельных ран при применении в основном карабина СКС (Панкратов, 1996).

Подранки в общем количестве зарегистрированных случаев гибели лося в России составляют около 7–17% (Перовский, 1988; Глушков, 2001), в отдельных районах — 24–76% или от 10 до 40% от всех отстрелянных по лицензиям, что говорит о несовершенстве существующих методов промысла и применяемого оружия (Херувимов, 1967а, 1969; Филь, 1975; Верещагин, Русаков, 1979; Устинов, Лобанов, 1983б; Матвеев, Бакунин, 1994).

Подранки и нерациональная легальная добыча, однако, всего лишь надводная часть огромного «айсберга смертности» копытных в России, в формировании которого принимают активнейшее участие браконьеры.

Браконьерство. По мнению А.Г. Банникова и Л.В. Жирнова (1967), браконьеры отстреливают лосей круглогодично и повсеместно. В Ленинградской области от них гибло ежегодно до 1000 особей, на северо-западе России — до 4000, или около 5% поголовья (Тимофеева, 1974; Троицкий, 1974). Примерно такой уровень нелегального отстрела зверей был обычен и для других регионов европейской части РФ (Банников, 1965; Херувимов, 1969; Язан, 1972; Глушков, 1983). В Липецкой области размер нелегального отстрела достигал 10% популяции (Побединский, 1997). В Калининской области потери от браконьеров и ранений составляли примерно треть от добытых (Канаков, 1983), в Башкирии — около 78% от общего количества погибших (Гордиук, 1981). В Республике Коми в среднем на 100 лицензий добывают до 170 лосей, но официально здесь регистрируют не более 10 нарушений в год. Браконьеры изымают около 7% популяции (Полежаев, 1994). В Пермской области сверх ежегодной лицензионной добычи в 2 тыс. особей браконьеры отстреливают более 2,5 тыс. При этом официально выявляют лишь 25–30 случаев браконьерства, т.е. из тысячи случаев незаконной добычи лося вскрывают только 10, или около 1% (Краев, 1990).

Не меньше размах браконьерства в Зауралье и Западной Сибири, где на 100 зверей, добываемых официально, приходится от 40 до 100 убиваемых нелегально (Перовский, 1998). В Челябинской области зарегистрированные случаи гибели лосей (1–2,4% от среднегодовой численности популяции, или 56–75% от общего числа погибших животных) составляют не более 20% от числа фактически уничтоженных зверей (Матвеев, Бакунин, 1994). В Свердловской области доля браконьеров в смертности этого вида достигает 53% (Корытин и др., 2007; Корытин, 2008).

В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке на 100 лосей, добытых по лицензиям, нелегально отстреливают еще более 100 (Сицко, 1986; Перовский, 1998). В Красноярском крае браконьеры ежегодно изымают около 10% ресурсов вида. Нелегальный отстрел превышает официальный в несколько раз (Лавов и др., 1973, 1975; Суворов, 2004). В Туве доля нелегального отстрела в общей смертности популяции — 68%, легального — 9%, по естественным причинам, от хищников в основном, гибнет 23,5%. Некоторые группировки уничтожены браконьерами полностью (Смирнов, 1994, 1999). В Бурятии браконьеры в массе истребляют зверей «из-под фар» (Смирнов, 1982). В Забайкалье распространен летний браконьерский отстрел зверей на водоемах. В Читинской области в июле 1978 г. только в бассейне р. Олекмы обнаружено 22 случая незаконной их добычи (Дицевич, 1981). В Нижнем Приамурье браконьеры ежегодно добывают до 2 тыс. особей (Дворядкин, 1975б), в Хабаровском крае — около 800–1000 (Штильмарк и др., 1970; Камбалин, 1981). В Магаданской области их отстреливают примерно в 2 раза больше, чем выделяется лицензий. В среднем течении р. Омолон браконьеры ежегодно изымают до 13% популяции (Чернявский, Домнич, 1989). На Камчатке лишь в верховьях р. Пенжины за три года они с помощью вездеходов и вертолетов истребили более 200 зверей, а одна из геологических экспедиций только за лето 1974 г. — около 150 (Филь, 1975).

Потери из-за браконьерства велики даже на лосефермах, где лосихи находятся на вольном выпасе. На Костромской лосеферме из 73 погибших животных 36% убиты браконьерами и еще столько же пропало без вести в основном по той же причине (Витакова, Минаев, 2000; и личное сообщение А.Н. Минаева). На Печорской лосеферме из-за браконьеров большинство зверей не дожили до 14–15 лет (Кожухов, 1989).

По расчетам С.Г. Приклонского (1970), в 1967–1968 гг. только на территории европейской части России и в Белоруссии от браконьеров погибло около 30 тыс. зверей, что вдвое превышало размер лицензионного отстрела. В 1980-е гг. доля браконьерства в общей внепромысловой смертности вида в России достигала 29% (от 16% до 44% в разных регионах), что составляло примерно 25 тыс. голов ежегодно (Перовский, 1988, 1998).

В 90-е годы XX в. браконьерство существенно возросло. На западе Центрального региона России в результате неумеренной охоты только за один сезон 1991–1992 гг. численность лося на контрольных площадках уменьшилась в 6–8 раз, а за 5 лет — в 14–15 раз (Зайцев, 1994, 2006б). В Мурманской области браконьерство «процветает», негативно отражаясь на состоянии местной популяции (Макарова, 2008). В Белгородской области «фактическое число незаконно отстрелянных лосей в 2–3 раза больше официально зарегистрированного» (Червонный, Москвитин, 2008). В Ростовской области «интенсификация» браконьерства в период социальных потрясений в стране и резкий рост численности волка привели к сокращению популяции в 4 раза (Миноранский и др., 2008). В Кировской области охота «приобрела форму тотального уничтожения» животных. Доля погибших от браконьеров лосей достигала 12,8% поголовья (Глушков, 1995, 1997, 2001). В Якутии численность вида сократилась вдвое (с 77–80 тыс. до 33–43 тыс.) в результате усиления охотничьего пресса (перепромысла и браконьерства) и ослабления борьбы с волком (Мордосов, Кривошапкин, 2004; Аргунов, 2008; Григорьев, 2008; Кривошапкин и др., 2008).

Результаты анонимного опроса охотников, проведенного В.М. Глушковым (2001), показали, что в 1976–1981 гг. на одного легально добытого по лицензиям лося приходился один «нелегальный», в 1998 г. — 2,1. Не менее убедительные цифры приводит и Н.С. Корытин: на Урале в 1989 г. соотношение легальной и нелегальной добычи было 1:0,5, в 1996 г. — 1:2,6. С 1998 по 2003 гг. доля браконьерства в смертности вида возросла еще в 2 раза — с 34 до 64%, а в 2000 г. на одного легально добытого лося приходилось 9 (!) нелегальных (Корытин, 2003, 2008; Корытин и др., 2007). И даже специалисты «Центрохотконтроля» считают, что «легальная добыча лося по лицензиям, по-видимому, сопровождается примерно такой же по объему нелегальной добычей» (Рожков и др., 2001).

После такого заявления ученых-охотоведов «Центрохотконтроля» можно смело утверждать, что в первой половине 90-х годов XX в., когда лицензионная добыча была максимально высокой (до 70–90 тыс.), российские браконьеры ежегодно изымали не менее 70–100 тыс. лосей. В целом с учетом погибших подранков охотничья добыча достигала как минимум 150–200 тыс. голов, что

не могло, наряду с другими потерями, не отразиться негативно на динамике популяций вида.

Среди факторов, определяющих современную динамику населения лося, вне всякого сомнения, доминирует антропогенное воздействие (главным образом охота) в сочетании с прессом крупных хищников. Даже в заповедниках доля животных, погибших от причин, связанных с деятельностью человека, достигает 50–83% (Заблоцкая, 1967; Гордиюк, 1980, 1981; Дворников, 1984), а в целом по России — до 62% без учета официальной добычи (Перовский, 1988, 1998, 2003). Такая же ситуация и с большинством других видов копытных (табл. 49).

Европейская и сибирская косули

Масштаб промысла в прошлом. В последние столетия косули были важнейшим объектом промысла на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке, где практически «заменяли» домашний скот (Ветлицин, 1902; Соловьев, 1922; Черкасов, 1962). По свидетельству знатока охотничьего промысла П. Раева (1857, цит. по: Смирнов, 1978), «коза у сибиряков играет, может быть, большую роль, чем кенгуру в Австралии, и козий промысел имеет обширнейшее влияние на благосостояние жителей: в нем принимает участие почти всякая деревня, всякое семейство и нередко всякий член семейства».

Во второй половине XIX в. в России, по приблизительным подсчетам, ежегодно добывали до 500 тыс. косуль: в Амурской области в отдельные годы до 150 тыс. (Туркин, Сатунин, 1902), в Горном Алтае — до 200 тыс. (Собанский, 1988, 1990а, 1992, 2005), в Восточной Сибири — около 100 тыс., в том числе в Забайкалье — 30–50 тыс. (Смирнов, 1978). Их промышляли, в основном, безружейными способами: ямами, ловчими дворицами, капканами, пастями, петлями, луками и самострелами, рукавами на миграционных путях; повсюду были распространены облавы, в которых участвовали сотни всадников.

Особенно добычливой была охота на мигрирующих животных в местах их традиционных переправ через реки. Сюда охотники съезжались на лошадях за 200–300 верст (Николаев, 1890). В загоны из жердей («рукава») ловили сразу до 200 особей (Деев, 1911). В Приамурье шла заготовка мяса для армии. В 1865 г. пехотный батальон добыл 8 тыс. голов (Шперк, 1885). В Минусинском округе «страшная масса коз» гибла во время бойни их с лодок при весенних и осенних переправах через Енисей (Яблонский, 1892).

Повсеместно практиковали добычу косуль во время наста. На Южном Урале весной 1851 г. только в одной Каслинской даче было загнано более тысячи животных (Сабанеев, 1875). В Горном Алтае жители с. Уймон весной 1882 г. зарезали до 300 особей, согнав их с предгорий в степь, где наст не выдерживал зверей (Никольский, 1883). Этот хищнический способ добычи был распространен и в Восточной Сибири. А.А. Силантьев (1898), ссылаясь на Лаврентьева (1891), приводит такие факты: «В конце 70-х годов прошлого столетия крестьяне деревни Балаганки в 50-ти верстах от г. Балаганска, имеющей до 50 дворов, добыли по

Таблица 49. Роль отдельных факторов в потерях популяций диких копытных животных в России, % (по: Перовский, 2003, с изменениями)

Виды	Бракон- ерство	Гибель подранков	Потери от транспорта	Боле- зни	Хищ- ники*	Гибель в воде	Исто- щение	Дру- гие	Антропо- генные факторы	Естественные факторы
Лось	33,4	6,8	15,2	3,7	28,0	4,7	0,1	8,1	62,2	38,8
Косули	35,2	5	3,3	0,9	44,2	2	0,1	11,3	57,3	42,7
Благородный олень	26,7–38,8	2,4–4	0,9–5,9	0–1	39,8–58,2	2,4–7,7	0	4,4–11	34,2–54,8	45,2–65,8
Пятнистый олень	17	0,9	3,4	2,2	65,6	4,3	0	6,6	33	67
Северный олень	57,6	1	0,1	2,4	33,3	1,3	0	4,3	62,8	37,2
Кабан	26,7	4,4	7,3	9,8	28,8	6,4	4,3	12,3	46,2	53,8
Сайга	8,7	1,4	0,5	0,1	5	0,3	0	84**	82,6	17,4
Кабарга	24,6	0,4	0,1	0,3	70,4	0	0	4,2	30,5	69,5
Горные козлы	14,6	9	0,8	7,4	36	0	0	32,2***	26,8	73,2
Снежные бараны	28	0	0	0	72	0	0	0	40	60

* Вместе с собаками.

** В том числе гибель в каналах 69,4%.

*** В том числе гибель от стихийных бедствий 20,5%.

насту по 30 косуль на двор, погубив, следовательно, до 1500 голов за несколько дней. После такой бойни косуль здесь не было 3 года. Жители с. Мотское Иркутского округа в 1875 г. за неделю по насту заправили 500 косуль, большинство из которых составляли беременные самки». В середине XVIII в. в Забайкалье близ Нерчинска 25 охотников загоном добыли до 4 тыс. особей (Саймонов, 1761, по: Смирнов, 1978). Подобное мы находим и у А.А. Черкасова (1962): «В южной части Нерчинского горного округа до 1850 года диких коз было множество повсюду, даже в безлесных местах; но в зиму этого года снега были чрезвычайно глубоки, отчего весной, когда образовался наст, все промышленники от мала до велика бросились за козами и душили их десятками, заганивая на лошадях с собаками. Вот почему в этой части Забайкалья в продолжении почти десяти лет, а особенно в первой половине десятилетия, коз было чрезвычайно мало, так что в некоторых участках этого округа они были выведены почти совершенно».

Итог такого губительного способа добычи везде одинаков – чрезмерный промысел настолько угнетал популяцию, что для их восстановления требовались многие годы.

С появлением дальнобойного огнестрельного оружия промысел этих копытных возрос особенно резко. Во многих районах Сибири в конце XIX – начале XX вв. дневная добыча охотников доходила до 5–7, во время наста — до 30–40 голов за 2–3 дня, а годовая добыча достигала 50–150 особей (Никольский, 1883; Кузнецов, 1899; Фетисов, 1953; Смирнов, 1978). Возвратясь из сибирской экспедиции 1908 г., Ф.Ф. Шиллингер пишет в журнале «Семья охотников»: «... Недавно, недалеко от с. Рыбинского, одним охотником было убито 87 штук коз, а возле с. Шлинского в один день охотники убили 48 коз» (по: Борейко, 1998). На Урале отдельные охотники добывали до 70–100 зверей за сезон. «Охотник Лев Новгородцев, который, занимаясь только девять лет охотничьим промыслом, убил, а главным образом поймал в капканы более 500 косуль; старик-охотник Канциферов из Иткуля насчитывает более тысячи убитых им коз, но это число, по мнению других охотников, ниже действительного» (Туркин, Сатунин, 1902).

Охотничьи законы, ограничивающие некоторые способы добычи и сроки охоты на копытных с 1 марта по Петров день (29 июня), на Сибирь не распространялись почти до конца XIX в. Однако и позднее они в Сибири не действовали, поэтому круглогодичная охота продолжалась до середины 30-х годов XX в. (Смирнов, 1978). Именно неумеренный промысел, а не недостаток кормов, почти повсеместно привел к катастрофическому сокращению населения косуль. Лишь последующие меры ограничения добычи и улучшение охраны способствовали частичному восстановлению ресурсов этих животных.

Объем лицензионной добычи. Размеры официальной добычи косуль в России (табл. 50) в последние полвека были мизерными (8–26 тыс. голов, или 2–6,5% послепромысловой численности), особенно по сравнению с европейскими странами, где добыча исчисляется сотнями тысяч голов (Штуббе, Данилкин, 1992). Однако в России, где браконьерство — национальная особенность, официальная статистика не отражает действительного размера добычи, кото-

Таблица 50. Объем лицензионной добычи европейской и сибирской косуль (тыс. особей) в России*

Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча
1958/59	9,9	1970/71	10,7	1982/83	8,6	1994/95	25,7
1959/60	14,7	1971/72	11,0	1983/84	9,0	1995/96	24,5
1960/61	18,7	1972/73	10,5	1984/85	8,3	1996/97	21,4
1961/62	22,3	1973/74	8,9	1985/86	10,6	1997/98	18,9
1962/63	16,2	1974/75	9,3	1986/87	9,3	1998/99	17,5
1963/64	9,7	1975/76	8,6	1987/88	11,7	1999/00	20,1
1964/65	15,3	1976/77	8,8	1988/89	16,1	2000/01	17,7
1965/66	14,7	1977/78	10,1	1989/90	19,9	2001/02	16,2
1966/67	13,1	1978/79	10,6	1990/91	25,8	2002/03	14,5
1967/68	11,6	1979/80	9,7	1991/92	25,7	2003/04	16,5
1968/69	10,4	1980/81	10,1	1992/93	20,1	2004/05	16,0
1969/70	12,0	1981/82	8,9	1993/94	24,3	2005/06	12,8
						2006/07	19,2

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, ЦНИЛ Главохоты, Государственной службы учета охотничьих ресурсов, а также по: Дежкин и др., 1975; Охотоведение, 1975; Ломанов и др., 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации.

рый во много раз больше легального отстрела и не поддается точному учету (Лавов, 1976, 1978; Метельский, 1976).

Браконьерство. Косули, в связи с особенностями их экологии (жизнь в открытых биотопах, массовые миграции, образование стад в зимний период, скопление у подкормочных площадок, активное посещение солонцов) и легкостью их добычи повсеместно стали самым излюбленным браконьерским «рюкзачным» видом. Мои полевые дневники пестрят записями об обнаруженных следах нелегальных охот на этих животных. Масштаб браконьерства иллюстрируют следующие сведения.

Малочисленность этих копытных в прекрасных угодьях Северного Кавказа связана в первую очередь с массовой нелегальной охотой (Соколов, Темботов, 1993). В Липецкой области браконьеры уничтожают до 25% поголовья (Побединский, 1997), в Свердловской — до 10% (Киселев, 1979), по моим наблюдениям — минимум в два раза больше. В Амурской области нелегальная добыча превышала официальную в 5–6 раз (Морозов, 1975). В Хабаровском крае при лимите лицензионной добычи в 2 тыс. добывали около 5–6 тыс. особей (Штильмарк и др., 1970). В Центральной Якутии в 1963 г. насчитывалось около 10 тыс. косуль, причем близ г. Якутска — 5,5 тыс.; в 1970 г. из-за неумеренного браконьерского промысла близ города осталось всего 800 особей (Попов и др., 1980). После длительного периода охраны к 2002 г. численность вида возросла до 5 тыс. особей, но всего через год после открытия охоты вновь резко сократилась (Кривошапкин, Попов, 2004). М.Н. Смирнов (1978), изучавший копытных в Западном Забайкалье, пишет: «Практика работы охотнадзора показывает, что незаконный отстрел косуль браконьерами в пределах региона носит еще массовый характер. Он

отмечается во всех районах и во все сезоны года. Браконьеры хорошо вооружены, в их руках всевозможные виды транспорта. Браконьерские солонцы есть почти в каждой пади, в ряде районов развит петельный лов зверей, в последние годы все шире применяется охота из-под фар, загонная охота с использованием автомобиля... Нелегальный отстрел косули в Западном Забайкалье до сих пор превышал разрешенный не менее чем в 2 раза». Еще более развито браконьерство в Туве (Никифоров, 1972). Здесь доля нелегального отстрела в общей смертности — 63% (Смирнов, 1994). В Красноярском крае браконьерский промысел косули превышает официальный в 2–5 раз (Лавов, 1973; Линейцев, 1977; Савченко, 2000; Суворов, 2004). В Алтайском экспериментальном хозяйстве СО АН СССР зимой 1985 г. на маршруте длиной 160 км в полосе учета шириной до 50 м найдено 10 останков этих копытных, отстрелянных браконьерами, и лишь 3 — задавленных волком (Дорофеев и др., 1990). О фактах круглогодичного браконьерства сообщают и другие исследователи (Шаргаев, 1972; Зырянов, 1975; Николаев, 1980).

В последние десятилетия широкое распространение получило браконьерство под прикрытием лицензий. В Амуро-Уссурийском регионе на сезон охотникам-любителям выдавали до 2 тыс. лицензий, а фактически животных по ним добывали в 3–4 раза больше (Кучеренко, 1976). Анонимным опросом охотников Дальнего Востока нами выявлено, что из 66 человек, получавших когда-либо лицензии, лишь один добывал по одному зверю, остальные — от 2 до 20, в среднем — около 5 (Данилкин, Дарман, 1987). М.В. Попов и др. (1980) считают бесконтрольный лицензионный отстрел основной причиной резкого сокращения ресурсов косули в Якутии. По сути, здесь он превратился в легальную форму браконьерства. При наличии одной лицензии добывали несколько десятков животных, широко применяли самое современное воинское автоматическое оружие, вели стрельбу с автомашин из-под фар.

Мигрирующие популяции подвергаются наибольшему угнетению, поскольку во время массового хода зверей на их пути «традиционно» возникают сотни браконьеров. В Амурской области в 1982–1986 гг. ежегодно за незаконную охоту на косуль задерживали около 400 человек, что, по мнению охотинспекторов, составляло в лучшем случае лишь около 10% от их числа. Отдельные из них за ночь из-под фар бронетранспортеров, тракторов и автомашин отстреливали от 6 до 17 особей. В Горном Алтае, по сведениям Г.Г. Собанского (1992, 2005), браконьеры добывают косуль круглогодично. Один из браконьеров, причем инвалид, из деревушки близ областного центра, выставляя на миграционных путях около 250 петель, добывал за сутки до 50–60 косуль для продажи на рынке.

В конце XX в. браконьерство заметно (в разы) усилилось и стало массовым. Зарегистрированные случаи ни в коей мере не отражают его размаха, но и они весьма показательны.

В Челябинской области, например, в 1990-е гг. по одной лицензии, которые охотники сдавали в контролирующий орган лишь в конце охотничьего сезона, отстреливали по несколько животных. В 1994 г. группой браконьеров с автомобиля «Урал» за ночь было добыто 3 косули и 4 кабана, в 1995 г. с использованием трактора К-700 — 5 косуль (Матвеев, 1999). Особенно интересны сведения

охотоведа Кунашакского района этой области Г.М. Шарипова, представленные в местный охотдепартамент в 1998 г.: «... холодная многоснежная зима и затяжная весна с настом оказали плохую услугу для диких копытных животных, особенно для косули и кабана. Браконьерами добыто 11 косуль. При беседах с населением д. Борисово и ст. Кунашак выясняется, что браконьерами было добыто около 40 шт. В о/х Урускуль ... 16 кабанов и 10 косуль, их травили собаками. ... У д. Аширово — около 30 косуль, ... у Богоряка и Иксаново — ... 49 шт. Житель ст. Нижняя в один день добыл ножом 8 косуль. В д. Баязитово даже продавали косулиное мясо. В о/х Шугоняк только на одном месте нашли остатки 6 косуль». И это только в одном районе за одну зиму!

В Свердловской области доля браконьерства в смертности косуль в период с 1998 по 2003 г. выросла с 17 до 43% (Корьтин и др., 2007). Ежегодные потери этих животных от браконьеров в Курганской области исчисляются тысячами голов. В период с 15 по 22 сентября 1994 г. мы обнаружили лишь на полях 11 мест добычи и 4 погибших подранка косуль, а также лося, из туши которого были вырезаны только конечности. В марте 1995 г. в Долматовском районе на 5-километровом участке рядом с шоссе насчитали 11 шкур, оставленных на месте разделки косуль. В Китайском районе в марте 1996 г. браконьер выбросил на опушке леса сразу 37 шкур; среди них были летние, осенние, зимние и весенние, что свидетельствовало о круглогодичном промысле животных. Десятки шкур или мест разделки животных ежегодно встречали и в других районах.

В Иркутской области глубокой снежной зимой 1996/97 гг. браконьеры добывали косуль у автомобильных дорог сотнями, а в целом урон от них превысил разрешенный лимит добычи в 4–5 раз. В 1997/98 гг. действия автобраконьеров стали еще безжалостнее и наглее: на дорогах у таежных поселков машины выстраивались в колонны, дожидаясь своей очереди «светить». За ночь с каждой машины убивали до 4–5 зверей, не считая искалеченных и погибших подранков. Активное участие в истреблении принимали работники милиции. Отдельные бригады охотников за зиму отстреливали более 20 косуль, практически полностью выбивая их вблизи поселков (Кожичев, 2002).

Десятки браконьерских автомашин «дежурили» на миграционных путях зверей и в Красноярском крае. В южных районах в 1994 и 1995 гг. группы охотников на одну–две лицензии добывали за сезон от 30 до 50 косуль. Здесь процветал также круглогодичный отлов петлями, отстрел из скрадков и преследование зверей на скоростных снегоходах, а в целом охота на косуль «уж очень напоминала утиную охоту». Нелегальная добыча в эти годы превышала официальную в 5–10 раз (Савченко, 1998, 2000; Савченко, Мальцев, 2002; Мальцев, 2008).

Автобраконьерство, осуществляемое под прикрытием лицензий, процветает и в Якутии. В последнее десятилетие XX в. браконьеры добывали из-под фар до 10 косуль за ночь на автомашину. Известно, что в 2001 г. в Чурапчинском районе два человека за осень добыли около 50 зверей. В 2002 г. в Усть-Алданском районе два человека за 3 дня охоты отстреляли 15, а в Мегино-Кангаласском за 1,5 месяца отловили петлями и капканами 21 косулю. В 2005 и 2006 гг. лимит добычи этих зверей в республике составлял 400 и 600 голов. Возврат лицензий не регис-

трировали, и добыча по отчетам была значительно меньшей (11,7% и 26% от выделенных квот). Тем не менее «при наличии лицензии на добычу одной особи отстреливались по 3–4 животных. Общее изъятие их охотниками, имевшими на руках лицензии, достигало не менее 480–640 экз. В среднем эта величина близко соответствовала выделяемым лимитам. Однако в ней остается неучтенным отстрел косуль охотниками без лицензий. По опросным сведениям и нашим расчетам, он достигает 1200–1500 голов. В итоге общая ежегодная добыча косуль в Якутии составляет 1700–2000 голов». В целом ежегодные потери популяции от браконьеров достигают 20–30% (Аргунов, 2007а, в).

Уровень браконьерства высок даже на особо охраняемых территориях. В заповеднике «Лес на Ворскле» в Белгородской области, например, из 31 помеченной нами радиопередатчиками косули браконьеры добыли 8, что указывает на возможность гибели от нелегальной охоты до 25% местной популяции (Соколов и др., 1986). По сведениям Охотдепартамента Свердловской области, 4 марта 1999 г. в Богдановическом заказнике 2 браконьера по глубокому снегу догнали группу из 6 косуль и зарезали всех. В Красноярском крае на территории Большемуртинского биологического заказника два браконьера на скоростном снегоходе в сезон 1998/99 гг. добыли не менее 50 косуль (Савченко, Мальцев, 2002). В заказнике «Барсовый» Приморского края в многоснежном январе 2002 г. почти все встреченные нами на маршруте следы этих копытных трехдневной давности тропили охотники на лыжах. Об успешности охот свидетельствовали шкуры животных, брошенные на местах разделки (Данилкин и др., 2002).

Доля браконьеров в общей внепромысловой гибели косуль, по мнению М.Д. Перовского (1988, 2003) составляет в среднем около 35%. Я согласен с такой оценкой вплоть до 90-х годов XX в., после чего эта доля увеличилась значительно.

Потери от ранений. Охота, легальная и браконьерская, неизбежно приводит к косвенным потерям. Почти каждый третий–четвертый зверь становится подранком, особенно при применении картечи. Большая часть из них затем погибает. Доля этого фактора в общей смертности косуль в России, по мнению М.Д. Перовского (1988) — около 5%, на мой взгляд — существенно больше. Однако охотничье влияние на популяции этим не ограничивается.

Избирательность промысла. Охота на косуль в России носит избирательный характер. До середины 1980-х гг. охотники повсеместно отстреливали в основном крупных взрослых особей, чаще самок-лидеров. Позднее, выполняя рекомендации программы «Косуля» (Данилкин, 1995), в охотничьих хозяйствах стали беречь самок и добывать больше взрослых самцов. Мои настойчивые предложения о необходимости преимущественной добычи сеголетков, как и по другим видам копытных, не были реализованы. Их доля в общем объеме добычи в конце XX – начале XXI вв. составляла в большинстве областей всего 12–26%. Элиминация репродуктивного ядра, в конечном счете, крайне отрицательно сказывалась на воспроизводстве популяций и сохранности сеголетков, которые зимой в силу некоторых экологических и физиологических особенностей не в состоянии выжить без матерей (Данилкин, 1999).

Приведу лишь один характерный пример. В Шадринском районе Курганской области, где уровень добычи взрослых особей был особенно высоким, 16 марта 1994 г. на заснеженном поле озимых в аморфной группе из 57 косуль было всего лишь 8 взрослых животных (6 самок и 2 самца), 2 годовалых самца, остальные 47 особей — сеголетки, большей частью сироты. Почти все они были настолько ослаблены, что с трудом передвигались и не могли раскапывать снег в поисках пищи. Вне всякого сомнения, позднее эти звери погибли.

Группы исключительно сеголетков, насчитывающие от 2 до 26 особей, я регистрировал в районах интенсивной охоты повсеместно. Такие скопления до крайности истощенных детенышей-сирот егеря и охотоведы обычно принимают за пришедшую к ним из другого района «мелкую форму» косуль, отличающуюся не только по размерам, но и по окраске. Практически все работники охотничьего хозяйства, как выяснилось, не имели ни малейшего представления о том, что «мелкая форма» — результат преимущественного отстрела охотниками взрослых самок (лидеров групп), т.е. результат нерационального использования ресурсов.

По экспертной оценке, в 90-е годы XX в. охотники изымали ежегодно, с учетом браконьерского отстрела и гибели подранков, около 30% от общей численности косуль, или примерно 200–250 тыс. особей, преимущественно взрослых.

Благородный олень

Этот вид тоже был важным объектом промысла со времен палеолита. Его остатки повсеместно встречаются в кухонных отбросах на стоянках древних людей (Барабаш-Никифоров, 1957; Смирнов, 1994; Саблин, 1997), но все же в меньшем количестве, чем остатки лося, северного оленя и косуль.

Благородного оленя добывают не только для получения мясной продукции, но и ради рогов. Твердые рога считаются хорошим трофеем, неокостеневшие (панты) — служат ценным лекарственным сырьем. Во второй половине XIX — начале XX вв. стоимость пары «лобовых» пантов доходила до 150–200 рублей (Кузнецов, 1899) и была эквивалентной стоимости 12 коров (Бромлей, Кучеренко, 1983) или нескольких шкурок соболя (Штильмарк и др., 1970). Из-за пантов оленей издавна разводят в неволе или содержат в полувольных условиях. В восточной медицине используют также их хвосты, зародыши, сухожилия, половые железы, пенисы, кровь, кости, кожу и окостеневшие рога (Размахнин, 1976; Егерь, 1995). Из шкур выделывают прочную замшу, из которой шьют одежду, обувь, делают ремни, веревки и др. Твердые рога идут на разные кустарные поделки, из них варили клей (Туркин, Сатунин, 1902), а позднее стали использовать в основном для украшения помещений. На Кавказ за твердыми рогами съезжались скупщики из многих европейских стран, платившие за них до 20–30 рублей. Это ускорило уничтожение вида в ряде районов (Динник, 1910).

В XIX в. ресурсы благородного оленя в России были сосредоточены в основном на юге Сибири и Дальнего Востока. Масштаб промысла зверей здесь был весьма впечатляющим. Ежегодная добыча лишь в Западной Сибири, веро-

ятно, достигала 50 тыс. особей и примерно столько же оленей промыслили в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Туркин, Сатунин, 1902).

Неограниченный и нерегулируемый промысел привел к почти полному истреблению вида в европейской части России, на Урале и на большей части Западной Сибири к началу XX в. На юге Восточной Сибири в XIX в. были полностью уничтожены степные популяции марала. Основной причиной сокращения численности до минимума в 1920–1930-е гг. стал летний промысел зверей на панты (Черкасов, 1867, изд. 1962, 1990; Соловьев, 1921; Смирнов, 1984, 1986, 1994, 2007). На Дальнем Востоке особенно много зверей истребляли при многоснежье и во время настов. На Уссури в марте 1866 г. четыре гольда за два дня по насту убили 55 оленей, большую часть которых бросили в лесу (Пржевальский, 1870). На Сихотэ-Алине в многоснежном 1914 г. лишь в Джигите было убито около 1500 изюбрей, а у Тернея только два охотника уничтожили 200 голов и поймали живыми 16 взрослых самцов (Капланов, 1948). Известный путешественник В.К. Арсеньев (1914) в одной из китайских фанз в горах Сихотэ-Алиня обнаружил 40 пудов оленьих жил, для заготовки которых, по его подсчетам, потребовалось убить около 1600 оленей. Известны случаи, когда у убитых животных брали только хвосты, а у самок — эмбрионы (Абрамов, 1963). Погоня за дорогостоящими пантами приводила не только к отстрелу зверей, но и к убийству промысловиков, добывших рога (Алмазов, 1892). Из-за массового промысла, исчисляемого тысячами голов, в 1930-х гг. поголовье настолько сократилось, что во многих районах обнаруженный след становился событием (Тихоненко, 1970; Кучеренко, Сухомиров, 1972; Бромлей, Кучеренко, 1983).

Рост населения благородного оленя в России, как и других видов копытных, стал заметен лишь с конца 1930-х гг. после принятых мер по охране животных, укреплению охотничьего хозяйства, реинтродукции (Фадеев, 1983) и образования сети заповедников.

Ежегодная лицензионная добыча благородного оленя в Российской Федерации, начавшаяся в 1961 г., в целом была невелика — до 7 тыс. особей (табл. 51). Однако при безмерном браконьерстве и этого было достаточно для сокращения численности вида в ряде регионов.

На Алтае из-за браконьерства многие десятилетия размер добычи марала был близок к уровню естественного прироста популяции. Известен случай, когда в начале 1950-х гг. два браконьера на путях весенней миграции отстреляли около 50 зверей и использовали только то, что смогли унести на себе. В конце 1960-х гг. из-за чрезмерного промысла поголовье марала уменьшилось до 4–5 тыс. Восстановление ресурсов стало возможным только после полного 5-летнего запрета охоты с 1967 г. Двукратному увеличению численности в два последующих десятилетия способствовало некоторое усиление борьбы с браконьерством, вырубка таежных лесов и сравнительно мягкие зимы. Со второй половины 1980-х гг. рост населения прекратился из-за гибели части популяции в многоснежные зимы 1986–1988 гг., а затем поголовье снова снизилось, главным образом из-за усиления официального промысла на панты и трофейной охоты, уменьшения па-

Таблица 51. Объем лицензионной добычи благородного оленя (особей) в России*

Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча
1961/62	67	1973/74	3845	1985/86	6406	1997/98	?
1962/63	557	1974/75	3792	1986/87	4316	1998/99	3918
1963/64	430	1975/76	5454	1987/88	4925	1999/00	4052
1964/65	1200	1976/77	3516	1988/89	?	2000/01	4393
1965/66	1058	1977/78	3446	1989/90	7032	2001/02	3944
1966/67	1359	1978/79	3920	1990/91	5884	2002/03	4571
1967/68	1505	1979/80	4243	1991/92	?	2003/04	4593 (4213)
1968/69	1076	1980/81	4293	1992/93	4649	2004/05	4241 (3364)
1969/70	1719	1981/82	4254	1993/94	3918	2005/06	2699
1970/71	2091	1982/83	4445	1994/95	5443	2006/07	3365
1971/72	2809	1983/84	4795	1995/96	4284		
1972/73	3536	1984/85	5073	1996/97	4282		

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, Государственной Службы учета охотничьих ресурсов, а также по: Ломанов и др., 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации; Губарь и др., 2007. Отдельные учетные данные в разных источниках существенно отличаются.

стбищ за счет организации новых мараловодческих хозяйств и перекрыwania традиционных путей миграций изгородами маральников. При лимите добычи 800–900 голов здесь ежегодно изымали около 4 тыс. В основном охота шла на взрослых самцов, что нарушало естественную структуру популяции (Собанский, 1992, 2005).

В Красноярском крае по лицензиям ежегодно добывают 3–5% поголовья. Нелегальный отстрел выше в 2–3 раза, в некоторых районах — в 10 раз. Браконьеры уничтожают здесь до 33% населения оленя (Лавов, 1973; Зырянов, 1975; Линейцев, 1977; Суворов, 1989, 2004; Смирнов, 2007). В Забайкалье охотники изымают более 10% популяции (Смирнов, 1986), выбивая в основном крупных самцов (Самойлов, 1973). В Туве в общей смертности марала доля легального отстрела составляет 16%, нелегального — 55% при естественном отходе в 28%. Особенно вредоносным для популяции оказывается летний отстрел, при котором добывают не только быков, но и самок и телят (Смирнов, 1994, 2007).

В России, по отчетам, в 1964–1969 гг. для получения пантов ежегодно добывали 0,6–0,7 тыс. самцов благородного оленя, но реально владельцы лицензий отстреляли зверей в 2–3 раза больше (Размахнин, 1971). На юге Дальнего Востока в 1966–1978 гг. ежегодно официально изымали 525–1557 особей, в действительности — около 3 тыс. (Бромлей, Кучеренко, 1983). Круглогодичный браконьерский отстрел превышал официальный, вероятно, в 5–6 раз (Тихоненко, 1970), а в некоторых районах — в 10 раз (Зуев, 1982). В.В. Гапонов (1991)

считает, что в Приморье на одну лицензию добывают в среднем 1,5–2 особи, и оценивает браконьерскую добычу в 3 тыс. голов.

Скудные ресурсы благородного оленя используются крайне нерационально даже при лицензионном отстреле. При применении несовершенного оружия и снарядов охота, в том числе и браконьерская, всегда сопровождается побочным негативным эффектом — смертностью подранков от огнестрельных ранений, достигающей 21% от числа добытых животных (Простаков, 1996). Отстрел самцов на панты, из-за плохой организации промысла и неумелой переработки, стал и вовсе бесполезной тратой природных ресурсов — чаще всего охотники вырубают только рога с лобной костью, а туши оставляют гнить на месте разделки. При этом из популяции задолго до гона изымают лучших производителей. Более того, «пантовка» во многих местах превратилась в «узаконенное» летнее браконьерство под прикрытием лицензий (Собанский, 1970, 1975, 1992; Байкалов, 1971; Размахнин, 1971; Свиридов, 1978; Смирнов, 1989а; Зырянов, 1992). Не лучшим образом опромышляют самок и телят. При отстреле еще лактирующих в октябре – декабре самок осиротевшие телята заметно отстают в росте и развитии (Шостак, 1975а), они ослаблены и заведомо обречены на гибель зимой (Зырянов, 1975). Немногие случайно выжившие без матерей телята вряд ли станут хорошими производителями.

Охота, как и многие факторы естественной смертности, снижает численность копытных, однако ее воздействие на популяции в целом гораздо более пагубно. Если естественные факторы приводят в основном к элиминации молодых и старых особей (Смирнов, 2007), то промысел избирателен по отношению к репродуктивной части популяции и очень существенно меняет ее структуру, а при низкой численности — и генофонд. Чрезмерный отстрел самцов во время пантовки, а затем и в осенне-зимний сезон, приводит к прохолостанию самок и, как следствие, к снижению темпов воспроизводства (Зырянов, 1978, 1980а). Многолетний интенсивный промысел самцов с наиболее крупными рогами неизбежно ведет к деградации популяции (Собанский, 1992). В Западном Прибайкалье, например, уже резко увеличилось число самцов с дефектными и недоразвитыми рогами (Устинов, 1988).

Реальную возможность биологической деградации популяций благородного оленя, как и других видов копытных, потерю лучших производителей и их генофонда отечественное охотничье хозяйство совершенно игнорирует. Не видно и стремления к увеличению ресурсов вида.

В конце XX в. охотничий пресс на популяции благородного оленя усилился. Во многих областях служба охраны охотничьих ресурсов в ущерб своим прямым обязанностям — охране стала активно заниматься трофейным промыслом, еще более уменьшая долю лучших самцов в популяциях (Собанский, 1992). В охотничьих угодьях Иркутскпромохоты поголовье быстро уменьшилось на 50%. На территории Прибайкальского национального парка в результате интенсивной инвалютной трофейной охоты местная популяция сократилась в 1,6 раза, а соотношение полов стало 1:7 в пользу самок (Абраменок, 1995). Численность вида в целом значительно сократилась и в связи с ухудшением матери-

ального положения сельского населения, что вынуждало охотников «кормиться» за счет мяса копытных и сбыта дорогостоящих пантов (Собанский, 1997; Смирнов, 2007).

Можно твердо полагать, что в 1990-е гг. нелегальная добыча благородного оленя превышала легальную минимум в 4–5 раз, а всего из популяций охотники изымали не менее 30 тыс. особей.

Пятнистый олень

Пятнистый олень — тоже издавна промысловый вид. Особую ценность представляют панты как лекарственное сырье (Размахнин, 1976; Дормидонтов, 1977). В восточной медицине для приготовления лекарств используют также хвосты, эмбрионы, половые органы. Меньшую значимость имеют шкуры, из которых шьют женские шубки, выделывают высококачественную замшу, изготавливают красивые коврики. В России этого оленя добывали и добывают в основном для получения мясной продукции.

В прошлые века преобладал самоловный промысел — многочисленные, в основном китайские, ловчие ямы были оборудованы по всему Южному Приморью (Бромлей, 1956). Русские переселенцы ловили оленей, выгоняя их с помощью собак с сопок в море (Абрамов, 1963). На стойбищах при глубокоснежье их добывали сотнями (Банников, Присяжнюк, 1977). Еще во второй половине XIX в. на них охотились в окрестностях Владивостока, и даже самому заурядному охотнику не составляло труда добыть несколько зверей. Мясо оленей на рынке было дешевле мяса домашнего скота (Пржевальский, 1867, 1870; Рященко, 1976). С появлением огнестрельного дальнобойного оружия и в результате хищнической круглогодичной охоты ради пантов, «выпоротков» (эмбрионов) и мяса ресурсы вида были сведены на нет.

В XX столетии из-за малочисленности пятнистый олень был преимущественно охраняемым и расселяемым видом. Лицензионный промысел в районах акклиматизации начался с 70-х годов. По данным Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ и Государственной службы учета охотничьих ресурсов, ежегодная лицензионная добыча пятнистого оленя в России в 1970–2007 гг. находилась в пределах 120–750 особей. Нелегальная добыча выше в несколько раз.

Повсеместное браконьерство, даже в заповедниках, стало одной из основных причин, сдерживающих рост численности вида. В Ильменском заповеднике на долю браконьеров приходится около 40% от всех погибших оленей (Дворников, 1984). На юге Дальнего Востока их доля в смертности животных еще выше — около 57–76%. В Лазовском заповеднике в 1990-е гг. уровень браконьерства возрос почти в 8 раз (Салькина, 2000; Храмцов, 2001). По свидетельству Л.И. Маковкина (1999), здесь идет круглогодичная добыча зверей всевозможными способами, включая отстрел из-под фар, отлов петлями и опадными сетями. Большой урон популяции наносит не только безработное и обнищавшее местное население, но и руководители всех рангов и уровней, люди далеко не бедные, а также должностные лица, охраняющие природу. Несмотря на красно-

книжный статус пятнистого оленя, случаев привлечения задержанных браконьеров к уголовной ответственности за последние 15 лет не было. По сведениям службы охраны Лазовского заповедника, зимой 2000/01 гг. только на автодороге от с. Беневокское до пос. Преображение браконьерами убито не менее 180 пятнистых оленей. Не меньше их уничтожено и следующей зимой. В конце января 2002 г. мы видели здесь многочисленные окровавленные дорожки от вытащенных из леса копытных (Данилкин и др., 2002). Двух «краснокнижных» оленей, как установлено, в эти дни убил местный районный охотовед.

Судя по многочисленным сообщениям дальневосточных охотников, отдельные охотоведы, егеря, лесники и работники милиции стали основными поставщиками мяса на корабли, в рестораны и частным клиентам, а также сбытчиками пантов, твердых рогов, эмбрионов, хвостов и других органов животных китайским и корейским перекупщикам.

В целом в 1990-е гг. охотники легально и нелегально изымали из популяций не менее 4 тыс. особей.

Северный олень

Охота на северного оленя была основой экономики и всего уклада жизни многих северных народностей. Зверей ловили ямами на тропах, сетями, петлями, капканами, отстреливали из луков, кололи копьями и ножами на водных переправах (Насимович, 1955). Масштаб промысла был внушительным. По сообщению известного путешественника и натуралиста А.Ф. Миддендорфа (1869), на Алданском хребте два эвенка по глубокому снегу с настом за 3 недели убили около 600 оленей (по: Формозов, 1990). Наряду с охотой человек стал приручать оленей и использовать их в качестве транспорта, что позволило еще более интенсифицировать промысел. С возникновением крупнотабунного оленеводства конкурирующие стада диких оленей стали истреблять целенаправленно. В XIX в. ежегодная добыча исчислялась несколькими сотнями тысяч голов (Гептнер и др., 1961), что привело к резкому сокращению численности вида и необходимости его охраны в первой половине XX в. (Сыроечковский, 1986).

Лицензионный отстрел северного оленя начался в 1961 г. В первое десятилетие ежегодная добыча составляла в среднем 2,8% от имеющихся ресурсов (Фертиков и др., 1983). В последующие годы промысел существенно увеличился (табл. 52) и во многих случаях превратился в стихийный процесс, сопровождаемый неумеренным браконьерством, что крайне негативно сказывалось на популяциях. В 1970-е гг. официальное промысловое изъятие составляло около 5%, а неучтенное — 5–10% от общей численности (Новиков, 1982; Куприянов, 1983).

В Мурманской области 22-тысячную группировку стали эксплуатировать в 1963 г. с опозданием, уже при ее депрессии вследствие истощения зимних пастбищ. Несмотря на уменьшение естественного прироста популяции, размер промысла с применением вертолетов с каждым годом возрастал. Наивысшая добыча была в 1973/74 гг. — 2189 особей. С 1977 г. охоту пришлось закрыть из-

Таблица 52. Объем лицензионной добычи дикого северного оленя (тыс. особей) в России*

Год	Добыча	Год	Добыча	Год	Добыча	Год	Добыча
1962/63	6,4	1973/74	30,7	1984/85	115,1	1995/96	41,3
1963/64	2,5	1974/75	31,0	1985/86	121,7	1996/97	27,3
1964/65	7,9	1975/76	58,0	1986/87	103,9	1997/98	48,0
1965/66	12,3	1976/77	60,2	1987/88	105,0	1998/99	63,4
1966/67	9,8	1977/78	69,8	1988/89	141,4	1999/00	48,9
1967/68	13,4	1978/79	87,7	1989/90	152,5	2000/01	40,5
1968/69	16,8	1979/80	76,4	1990/91	75,3	2001/02	44,5
1969/70	11,1	1980/81	75,6	1991/92	97,8	2002/03	44,8
1970/71	15,9	1981/82	98,6	1992/93	37,3**	2003/04	49,3
1971/72	28,9	1982/83	95,7	1993/94	?	2004/05	48,3
1972/73	28,5	1983/84	91,5	1994/95	22,4**	2005/06	38,5 (34,1)
						2006/07	37,3 (32,6)

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, ЦНИЛ Главохоты, Государственной службы учета охотничьих ресурсов, а также по: Круторогов, 1975; Охотоведение, 1975; Новиков, 1996; Ломанов и др., 2000, 2004; Фертиков и др., 2003; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации; Губарь и др., 2007. Отдельные учетные данные в разных источниках существенно отличаются.

** Неполные сведения.

за резкого (в 15 раз!) снижения численности в основном в результате перепромысла (Новиков, 1982; Куприянов, 1983; Макарова, Хохлов, 1985; Сыроечковский, 1986). В Карелии численность дикого северного оленя резко снизилась в 1990-е гг. под сильным антропогенным воздействием и при невиданном ранее расцвете браконьерства (Фертиков и др., 2003; Данилов, 2005). На северо-востоке европейской части России к настоящему времени сохранилось всего около 7–8 тыс. особей, что почти в три раза меньше, чем в начале 1990-х гг. Главная причина сокращения поголовья — интенсивный охотничий пресс (Новиков, 1996), «массовое браконьерство, спровоцированное социально-экономическим кризисом постсоветского периода». Популяция Ненецкого автономного округа уже внесена в региональную Красную книгу, такая же участь, видимо, ждет и группировки оленей в Республике Коми и Архангельской области (Королев, Петров, 2007).

В Западной Сибири в 60-е годы XX в. численность надымско-тазовской и кондинской популяций доходила до 12 тыс. особей в каждой. Из-за чрезмерной промысловой нагрузки с использованием вертолетов к 1980-м гг. первая группировка сократилась в 2 раза, вторая — в 3–4 раза (Макридин, Павлов, 1975; Штильмарк, Азаров, 1975; Новиков, 1982; Чувашов, Мараков, 1983; Сыроечковский, 1986; Куприянов, 1988). В надымско-тазовской группировке с 1973 г. официально добыто около 3,5 тыс. голов, а неучтенное изъятие составило около 8 тыс. (Куприянов, 1983). Благодаря прекращению планового отстрела и организации республиканского заказника надымская группировка выросла с 3,4 тыс.

в 1987 г. до 24 тыс. в 1996 г. (Куприянов, 1997), а кондинская в результате «колоссального воздействия антропогенных факторов» (легальной и браконьерской охоты, крупномасштабных вырубок и пожаров) почти уничтожена в начале нынешнего века (Волков, Ларин, 2007).

Численность дикого северного оленя на юге Сибири за 80 лет снизилась примерно вдвое в основном из-за браконьерства (Смирнов, 1981, 1990; Соколов, 1983; Шаргаев, 1988; Прокофьев, 1992; Собанский, 1992; Новиков, 1996). Малочисленные таежные популяции Средней Сибири давно нуждаются в охране (Сыроечковский, 1986; Новиков, 1996).

На Таймыре в 30-х годах XX в. добыча дикого северного оленя немногим превышала 10 тыс. голов. С 1971 по 1984 г. она увеличилась с 17 до 80 тыс. (Соломаха и др., 1985). В 1966–1984 гг. из популяции изымали в среднем 11,5% особей, что превышало промысловый отход (Павлов и др., 1985). Около 90% животных отстреливали во время миграций на водных переправах в августе – сентябре в основном на западе полуострова (Якушкин и др., 1975; Макушкин и др., 1982; Линеицев, Никитин, 1985), тогда как центральные и восточные районы почти не осваивали. Во время осенних миграций добывали в основном крупных средневозрастных зверей, преимущественно самок. Вследствие избирательного промысла средняя масса самцов снизилась на 14 кг; затем в 1970-е гг. уменьшилась средняя масса стельных самок (Павлов и др., 1989). Соотношение полов в 1975–1984 гг. изменилось с 1:3 до 1:2, что привело к снижению продуктивности группировок. В связи с изменением полового состава популяции ученые с 1980 г. рекомендовали выборочный отстрел самцов, и их доля в добыче в последующие годы выросла с 18 до 35% (Колпашиков и др., 1997).

Массовый отстрел северного оленя на Таймыре специализированными организациями, при контроле и корректировке промысла учеными, хотя и привел к элиминации части рано мигрирующих стад (Перовский, 1998), в целом не сказался резко отрицательно на половом и возрастном составе и плодовитости популяции (Сицко, 1980; Забродин, Павлов, 1983; Карелов, Драган, 1983; Новиков, 1983в; Фертиков и др., 1983; Павлов и др., 1985; Сыроечковский, 1986). В общем за 40 лет на Таймыре добыто более 1,7 млн северных оленей, что не могло не отразиться на численности вида. Максимальная добыча была в 1988 г. — 130 тыс. особей (Колпашиков и др., 1997; Лайшев и др., 2002). Число тундровых оленей, отстреливаемых нелегально, не поддается учету — вероятно, более 20 тыс. особей, причем охотники использовали полностью не более 35% туш (Карелов, Драган, 1983). На Пясине находили десятки туш, из которых браконьеры вырезали только наиболее ценные, на их взгляд, части — грудинку, язык, почки (Матюшин, 1975).

В 1990-е гг. относительно благополучная промысловая ситуация в регионе изменилась из-за смещения путей миграций и дисперсности пространственного распределения стад (Новиков, 1996). Изменение миграционных путей оленей обрекло на бездействие созданные технологические базы. Расширение зоны использования популяции было бы возможно при применении эффективных

наземных способов промысла (Новиков, 1983в; Размахнин и др., 1983; Соломаха и др., 1985), однако многократное повышение финансовых затрат на организацию промысла привело к фактическому разрушению охотничьего хозяйства Севера. Соответственно уровень легальной добычи северного оленя на Таймыре значительно уменьшился, но зато существенно вырос браконьерский пресс. По экспертной оценке, при официальной добыче 25–30 тыс. особей из таймырской популяции ежегодно изымали, с учетом погибших подранков, от 80 до 90 тыс. голов (Колпашиков и др., 2007).

В Якутии массовый промысел животных (до 30 тыс. голов ежегодно) с применением снегоходов и вертолетов осуществляли оленеводческие совхозы, ориентированные на отрицательное отношение к диким оленям как к конкурентам и «вредителям». В 1990-е гг. охотничий пресс на популяции существенно усилился. Значительную часть оленей, в основном стельных самок, добывали в феврале – марте и даже в апреле. Осенью на переправах также шла избирательная охота на самок, которые составляли авангард миграционного потока. Преимущественно самок отстреливали и в начале зимы, поскольку после гона мясо самцов имеет неприятный запах. В результате избирательного отстрела структура стад приняла неестественный для северного оленя характер (соотношение полов стало близким 1:1), резко сократилось воспроизводство (в том числе и за счет массового абортирования самок при весеннем промысле), и численность стала быстро снижаться. Несмотря на рекомендации ученых прекратить весенний отстрел оленей, он продолжался, причем животных стали добывать и ради «пантов». В 1995–1999 гг. сроки и объемы добычи оленей практически не регламентировались. В период с 1985 по 2006 г. из популяций только официально изъято свыше 500 тыс. особей. В результате в начале XXI в. крупнейшая яно-индигирская популяция практически утратила промысловое значение, сундруская — сокращается, а ресурсный потенциал лено-оленекской группировки поддерживается лишь благодаря притоку мигрантов из таймырской популяции (Забродин, 1979; Новиков, 1983а,в, 1996; Сыроечковский, 1986; Винокуров, 1988; Конников, Прокопьев, 1990; Мордосов и др., 1990; Сафронов и др., 1990а,б, 1999; Сыроечковский и др., 1990; Сафронов, 2005, 2007а,б; Донской, 2007).

В Бурятии оленя промыслили в основном в Северобайкальском районе в конце февраля. Более 70% отстрелянных животных составляли беременные самки. Официальная хищническая добыча самок наряду с браконьерством и волчьим прессом привели популяцию в критическое состояние (Новиков, 1996).

На Камчатке дикий северный олень был уничтожен во многих районах оленеводами-эвенками. С XVIII в. они не только охотились на него, но и намеренно истребляли, поскольку «дикари» осложняли выпас домашних стад и были конкурентами за зимние пастбища (Вершинин и др., 1975). В середине XX в. население дикого северного оленя на полуострове составляло 15 тыс. В 1970-е гг. животных отстреливали преимущественно во второй половине зимы с вертолетов. В результате постоянного беспокойства происходило вытеснение стад

из оптимальных стадий и дробление их; звери теряли упитанность, возрастала эмбриональная смертность. При охотах с вертолетов потери подранков достигали 10–30% от числа добытых животных. Суммарное воздействие браконьерства и нерационального промысла привели к сокращению популяции за 6–7 лет в три раза (Филь, 1976, 1978).

На юге Дальнего Востока основными причинами заметного изменения численности вида в середине XX в. стали перепромысел и уничтожение пожарами ягельников (Дунишенко, 1983; Бромлей, Кучеренко, 1983). На Сахалине до конца прошлого века дикий северный олень был многочисленным (возможно, около 10 тыс. голов) видом. Спустя 100 лет в результате интенсивного промысла, уничтожения лучших пастбищ и вытеснения в худшие уголья стадами домашних оленей на острове уцелели всего лишь около 2 тыс. особей (Загородских, Реймерс, 1975; Беньковский, 1989).

В последние десятилетия во многих регионах охота на дикого северного оленя стала почти круглогодичной с применением снегоходов и вертолетов, причем существенную лепту в сокращение численности стали вносить частные предприниматели. С 1990-х гг. практикуется весенне-летняя заготовка пантов: зверей отстреливают на водных переправах дробью из гладкоствольного оружия, нанося огромный ущерб стадам. При этом значительная часть сырья портится и выбрасывается (Гнедов и др., 2004). На Таймыре применяют также варварские методы срезки пантов («тонером или пальмой»), при которых большинство животных погибает от черепно-мозговых травм (Лайшев и др., 2002).

Даже из этого краткого обзора видно, что ресурсы дикого северного оленя, как и других копытных, повсеместно используются крайне нерационально. Повсюду в добыче преобладают взрослые особи. Весенний промысел с вертолетов и вовсе превратился в целенаправленное истребление оленей: у загнанных зверей регистрировали разрывы кровеносных сосудов легких, у самок — массовые выкидыши, на местах «бойни» оставалось множество подранков (Куприянов, 1988; Сафронов, 2005). В итоге — гибель животных и бессмысленные потери. В результате интенсивного выборочного промысла многие стада и локальные группировки оленей уничтожены полностью. Потери северного оленя от браконьеров в большинстве регионов России равны или превышают официальную добычу (Соколов, 1975, 1976, 1983; Новиков, 1983а,в, 1996; Зырянов, Рожков, 1988; Беликов, Калякин, 1989; Собанский, 1992). В конце XX в. браконьерство стало крупномасштабным. В 1990-е гг. «не было ни одной популяции дикого северного оленя, которая не замедлила бы свой рост под воздействием браконьерского промысла» (Фертиков и др., 2003). Эта ситуация наглядно отражена в сборнике «Северный олень в России. 1982–2002» (М, 2003).

В заключение процитирую весьма объективную выдержку из «Материалов по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, дикого северного оленя ... в сезоне охоты 2005–2006 гг.», представленных специалистами «Центрохотконтроля» для федеральной экологической экспертизы: «В отдельных регионах промысел оленя начинается с первого августа и длится до марта. По Эвенкии этот срок продлен до 15 апреля, но охота на оленя продолжается до мая. Иногда и в

мае, в зависимости от интенсивности откочевки животных из тайги в тундру. Отстрел оленей ведется на миграционных путях и в местах скопления на зимних пастбищах. Охотятся на оленя преимущественно с карабинами СКС и снегоходов. Как следствие стада оленей покидают места выпаса и вынуждены искать новые. Из стад выбиваются крупные особи, в основном самцы. Много подранков уходит от места отстрела на несколько километров и погибает. Поиск их не ведется. ... Нелегальный промысел оленя в последние годы не сокращается, а наоборот увеличивается».

Такой охотничий пресс не может не сказаться на динамике населения вида.

Кабан

В историческое время кабан тоже был одним из основных охотничьих объектов. В дореволюционной России ежегодно добывали, вероятно, не менее 50 тыс. особей, в основном на Кавказе, Каспийском побережье и на юге Дальнего Востока (Гептнер и др., 1961). В Приморье в XIX в. отдельные охотники убивали за зиму до 40–100, а за свою жизнь — до 1000 экземпляров. В глубокоснежье кабанов истребляли поголовно, и городские базары в такие зимы были завалены их мясом (Туркин, 1899). Даже во второй половине XX в. добыча одного охотника за зимний сезон в годы высокой численности достигала 35 особей, в обычные годы — 8, в годы депрессии — до 4 зверей (Бромлей, 1964; Кучеренко, 1973; Бромлей, Кучеренко, 1983).

К концу XIX в. кабан был практически полностью уничтожен на европейской части России, за исключением Северного Кавказа и дельты Волги, а в начале XX в. его популяции заметно поредели и на азиатской части ареала. Роль климата в снижении численности вида в этот период многие ученые считают второстепенной (Кириков, 1952, 1953; Слудский, 1956; Аверин, 1960а,б; Гептнер, 1960; Гептнер и др., 1961; Динесман, 1961; Лавров, Хахин, 1974). Для частичного восстановления поголовья понадобились долгие годы охраны и масштабное искусственное расселение (Данилкин, 2002).

Лицензионная добыча. Отстрел кабана по лицензиям в России ведется с 1958 г. До 2007 г. изъято более 800 тыс. голов. Ежегодный объем официальной добычи составлял в среднем около 9 (2,7–21,6)% от весенней численности. Максимальным он был в 1988–1991 гг. — 40–48 тыс. (табл. 53).

В России с 1000 га площади ареала охотники легально изымали менее 0,1, на такой же лесной территории — не более 0,2–0,3 голов кабана (с учетом браконьерской добычи и недобранных подранков — примерно 1 особь), тогда как в ГДР, где объем добычи в 1988 г. достигал 150 тыс., — 14 и 40–50 экземпляров соответственно (Briedermann, 1986). Максимальная годовая добыча в большинстве областей Российской Федерации (до 1–2 тыс. голов) сопоставима с уровнем отстрела зверей лишь в одном госкомплексе «Завидово» (Фертиков и др., 1999). Это сравнение наводит на грустные мысли об огромных потенциальных возможностях отечественного охотничьего хозяйства, остающихся нереализованными до сих пор.

Таблица 53. Объем лицензионной добычи кабана (тыс. особей) в России*

Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча
1958/59	0,8	1970/71	4,4	1982/83	22,3	1994/95	14,2
1959/60	2,1	1971/72	5,6	1983/84	25,7	1995/96	10,6
1960/61	2,0	1972/73	8,2	1984/85	27,2	1996/97	9,3
1961/62	2,6	1973/74	12,5	1985/86	28,3	1997/98	10,3
1962/63	1,4	1974/75	14,8	1986/87	27,0	1998/99	11,9
1963/64	1,4	1975/76	18,0	1987/88	30,2	1999/00	11,9
1964/65	2,4	1976/77	17,5	1988/89	40,3	2000/01	11,3
1965/66	1,7	1977/78	19,1	1989/90	44,5	2001/02	12,4
1966/67	2,1	1978/79	22,3	1990/91	47,8	2002/03	15,2
1967/68	2,4	1979/80	23,4	1991/92	44,6	2003/04	17,6
1968/69	3,4	1980/81	23,3	1992/93	36,4	2004/05	20,0
1969/70	3,8	1981/82	22,1	1993/94	20,6	2005/06	20,5
						2006/07	26,3

* По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, ЦНИЛ Главохоты, Государственной службы учета охотничьих ресурсов, а также по: Дежкин и др., 1975; Охотоведение, 1975; Ломанов и др., 2000, 2004; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, ... в сезоне охоты 2005–2006; ... 2006–2007; ... 2007–2008 гг. в Российской Федерации. Отдельные учетные данные в разных источниках существенно отличаются.

Охотничье воздействие на популяции. Сроки охоты на кабана по типовым правилам были непомерно растянуты — с 1 июня (на самок, имеющих приплод текущего года, — с 1 октября) по 15 января. Нередко они продлились до 1 февраля, что не оправдано ни с биологической, ни с экономической точек зрения. По новым правилам «добывания» (2009) они еще увеличены. Многомесячное преследование зверей не благоприятствует сохранению и увеличению их ресурсов.

Большую часть кабанов добывают в конце сезона охоты (в декабре – январе), обычно в период многоснежья, когда они находятся в бедственном положении (Иванова, 1975б; Иванова, Овсюкова, 1976; Верещагин, Русаков, 1979; Павлов, Зарубин, 1982; Павлов, 1999б; Смирнов, 2001). Ранний летний отстрел, производимый из засидок и чаще в сумерках и ночью, также имеет свои негативные стороны. Он приводит к элиминации из популяции исключительно взрослых особей, в числе которых немало самок, имеющих поросят, несмотря на запрет их добычи до 1 октября, и самцов-производителей, изымаемых непосредственно перед сезоном спаривания.

Регулярные многомесячные загонные охоты имеют и другое отрицательное следствие — из-за постоянного беспокойства многие звери навсегда покидают свои участки обитания и уходят за десятки километров, растрачивая при переходах по снегу последние энергетические запасы. Много животных при этом тонет в реках (табл. 42). В новых районах они также подвергаются преследованию или гибнут от бескормицы.

Еще большее негативное воздействие на группировки кабана оказывает охота со сворой собак. Псы давят и нередко съедают поросят еще до подхода людей. Стада и семьи разбиваются, социальная структура популяции разрушается. Оставшиеся в живых свиньи находятся в стрессовом состоянии и уводят выводки

в другие районы. При продолжительном преследовании отмечались случаи заболевания зверей пневмонией зимой и гибели, вероятно от перегрева, летом (Иваненко, 1956; Слудский, 1956; Абрамов, 1963; Бромлей, 1964; Чичикин, Воробьев, 1967; Кучеренко, 1973, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983).

При любом способе добычи российские охотники отстреливали преимущественно взрослых особей (табл. 54), что неминуемо вызывало массовую гибель детенышей-сирот от голода и хищников. Изъятие из группировки более 50% половозрелых самок на следующий год приводило к снижению ее численности вдвое (Варнаков, 1985). При выборочном отстреле секачей группировки лишались лучших производителей и «стимуляторов» самок во время гона, лучших «охранников» от крупных хищников, лучших «пахарей» и прокладчиков троп в глубокомоснежье. Планомерное уничтожение репродуктивного ядра популяций стало одной из основных причин медленного роста поголовья кабана. Эта ситуация кардинально изменилась лишь после федеральной экологической экспертизы лимитов добычи охотничьих животных, впервые проведенной в 2005 г., когда по моему настоянию доля сеголетков в добыче достигла 80% (табл. 54).

Смертность от ранений. Немаловажный побочный результат охоты — большое число недобранных подранков. Во второй половине XX в. в европейской части России на диких свиней охотились в основном загонным способом, и отстреливали из гладкоствольных ружей картечью и, реже, пулей. При этом для добычи одного зверя делали более 10 выстрелов в среднем (Русаков, Тимофеева, 1984). Судя по моим дневниковым записям, на 76 загонных охотах, в которых я принимал участие, были добыты 72 и ранены 127 кабанов, из которых затем добраны только 22. На одной из коллективных охот в Калининской области в декабре 1981 г. по животным стреляли 23 раза. В результате убит один подсвинок и еще 4 свиньи ранены, но не добраны ни в этот, ни на следующий день. В отдельных регионах доля подранков достигает 70–140% от числа отстрелянных (Варнаков, 1985, 1988; Кульпин, 2008), а доля погибших от ран в общей смертности составляет 4–37% (табл. 42 и 49). На Украине на одного добытого зверя тоже приходится 2–3 раненых (Евтушевский, 1975).

Браконьерство. Масштаб смертности вида от браконьеров значительно превышает уровень легальной добычи. На северо-западе России браконьеры ежегодно изымают 5–10% населения кабана (Русаков, Тимофеева, 1984). Во многих регионах севера европейской части страны нелегальная добыча почти в 3 раза превышает легальный отстрел (Кульпин, 2008). В Центральном Черноземье потери достигают 10% поголовья (Сухорослов, 1972; Побединский, 1997). В заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области лишь в весенне-летний период от браконьеров гибнет около 10% местной группировки (Царев, 1989). В Предкавказье этих копытных добывают гораздо больше, чем планируют официально (Саркисов, Хохлов, 1982). На Северном Кавказе круглогодичной охотой изымают не менее 30% поголовья, т.е. практически весь годовой прирост (Котов, Рябов, 1963; Дуров, 1973). Случаи браконьерства, когда семьи кабанов уничтожают полностью, нередки на Урале (Киселев, 1986). На Алтае размер этого ущерба сравним с потерями от волка (Собанский, 1992). В Прибайкалье

Таблица 54. Возрастной состав кабанов, добытых по лицензиям в России и других странах

Район	Годы	Исследовано, п	Сеголетки, %	Годовалые, %	Взрослые, %	Источник информации
С.-запад России	1971–1975	1511	5,0	14,7	80,3	Верещагин, Русаков, 1979
–“–	1981/82	404	15,3	17,3	67,4	Русаков, Тимофеева, 1984
Московская область	1967–1972	2060	14,3	25,5	61,2	Иванова, 1975
–“–	1974–1976	–	24,0	20,0	56,0	Иванова, 1980б
Ярославская область	–“–	–	6,1	15,7	78,2	–“–
Ивановская область	–“–	–	5,0	19,0	76,0	–“–
Псковская область	–“–	–	25,5	23,5	51,0	–“–
Новгородская область	–“–	–	14,8	19,3	65,9	–“–
Волгоградская область	–“–	–	12,5	19,7	67,8	–“–
–“–	1977/78	154	14,0	17,0	69,0	Варнаков, 1985
–“–	1983/84	475	20,0	19,7	60,3	–“–
Брянская область	1976–1977	321	4,6	12,7	82,7	Ваголин, 1980
Ростовская область	1978–1981	2831	14,0	*	86,0	Казаков, Даликов, 1983
Хоперский з-к	1980–1984	492	46	18	36	Антонец, 1993
Калужская область	1985–1987	2227	44–58	*	56–42*	Воронин, Заикин, 1989
Европ. часть России	1983–1987	6064	35,7	*	64,3*	Любченко, Мамаев, 1988
Свердловская область	1991–1997	2099	26,4	*	73,6*	Марков, 1999
Тува	1961–1999	–	36	*	64*	Смирнов, 2001
Россия	1995/96	6762	45,4	*	54,6*	Служба учета охотничьих ресурсов
–“–	1996/97	7170	36,0	*	64,0*	–“–
–“–	1997/98	9143	42,4	*	57,6*	–“–
–“–	1998/99	6177	44,6	*	55,4*	–“–
–“–	2004/05	19670	42,8	*	57,2*	–“–
–“–	2005/06**	20462	80,2**	*	19,8*	–“–
Литва	80-е	15464	58,2	*	41,8*	Янулайтис, Падайтга, 1985
Польша	80-е	–	60–70	15–20	10–15	Uloth, 1990
Франция	90-е	–	70	30*	*	Маньен, 1999

* Доля годовалых и взрослых особей.

** По рекомендации федеральной экологической экспертизы.

нелегальный отстрел превышает лицензионный в 10 раз (Недзельский, 1994). На Дальнем Востоке в 1960–70-е гг. ежегодно официально добывали 1–2 тыс. голов, но с учетом браконьерского отстрела — до 4–12 тыс. (Бромлей, 1964; Сухомиров, 1968; Войлочников, 1972; Кучеренко, 1973, 1976; Бромлей Кучеренко, 1983).

Иногда браконьерство носит варварский характер. В Яранском районе Кировской области, по сообщениям специалистов Охотдепартамента, один из жителей убил 18 кабанов, попавших в живоловушку. Не менее десятка зверей, как мы установили, были застрелены в живоловушке заповедника «Лес на Ворскле» Белгородской области. В Ярославской области я обнаружил 5 трупов кабанов с животами, распоротыми о ножи-подрезы, вмонтированные в поваленное дерево, лежащее поперек зимней тропы.

В 1990-е гг. браконьерство на кабана, как и на другие виды копытных, заметно усилилось. В 1993 г. зарегистрирован очередной рекорд — группой жителей Кусинского района Челябинской области с автомобиля «Урал» за один выезд убито 19 зверей (Матвеев, 1999). В этот период ежегодная нелегальная добыча превышала легальную, как минимум, в 4–5 раз. В пик браконьерства охотники, скорее всего, изымали из популяций, вместе с подранками, не менее 200 тыс. особей.

Охотничье воздействие на динамику популяций кабана, как видим, тоже весьма внушительное.

Сайга

Сайга — важнейший объект охоты человека в аридной зоне Евразии, дающий диетическое мясо (15–30 кг), жир (2–8 кг), шкуры и ценные рога, препараты из которых издавна применяются в восточной медицине. Их целебные свойства были экспериментально подтверждены специалистами Калмыцкого государственного университета. Изготовленный из роговых чехлов препарат сайтарин обладает обезболивающим, противосудорожным и успокаивающим эффектом. В народной медицине использовали также мясо, семенники, предглазничные железы и копыта этих животных (Соколов, 1951; Слудский, 1955; Нестеренко, 1971; Демеуов, 1972; Размахнин и др., 1976; Размахнин, Рывкин, 1976; Размахнин, 1986; Жирнов, Максимук, 1998б).

Масштаб промысла в прошлом. Охотились на сайгу в прошлые века круглогодично всевозможными способами, что не способствовало ее сохранению. Она была одним из основных видов степной дичи, «кормившей» огромные армии. Монголы и татары кололи ее во множестве во время многодневных, а, порой, и многонедельных облавных охот, в которых одновременно участвовали десятки тысяч всадников. Степные кочевники и казаки, помимо облав, практиковали загоны зверей на гладкий лед, в ямы, топи и на срезанный тростник, заганивали непрерывным преследованием на сменных лошадях, в массе истребляли в многоснежье и по насту, а на «плави» (во время переправ животных через реки) били дубинами и резали «сколько кому угодно». В низовьях р. Чу

при загонах на срезанный тростник за один день добывали до 12 тыс. голов, и еще тысячи уходили искалеченными (Эверсман, 1850; Грум-Гржимайло, 1922; Барышев, 1925; Тимофеев, 1934; Адольф, 1948, 1957; Бажанова, 1955; Кириков, 1955, 1959, 1966, 1983; Слудский, 1955; Смирнов, 1965; Демеуов, 1971).

Промысловое воздействие на этот вид усиливалось по мере увеличения людского населения на юге России и в Казахстане, а также с появлением огнестрельного оружия и усилением спроса на рога, которые стали предметом торговли еще в конце XVIII в. В Крыму их продавали от 3 до 20 «пара» за пару (Кириков, 1966, 1983). Спрос на них особенно возрос с середины XIX в. в связи с экспортом в Китай. В 1840–1850 гг. бухарские и хивинские купцы скупили в Киргизской степи и ввезли 345 тыс. пар. В 1852–1882 гг. экспортировано более 4 млн пар (вместе с изюбриными рогами, которые составляли небольшую долю), или ежегодно в среднем 112 тыс. Только через Петропавловскую таможню в 1857–1861 гг. каждый год переправляли от 7,7 тыс. до 41,7 тыс. пар, и примерно столько же — через другие таможни. В Киргизской степи в это время ежегодно заготавливали от 9 до 61 тыс., а в отдельные годы с убитых, павших от джута и загрызенных волками копытных снимали до 100 тыс. пар (Эверсман, 1850; Небольсин, 1855; Мейер, 1865; Силантьев, 1898; Туркин, Сатунин, 1902; Антипин, 1941). На небольшом о. Николая в Аральском море, где до середины XIX в. сайга не видела человека, один из промышленников в 1887 г. заготовил, по сведениям Л.С. Берга, 1500 пар рогов (Дементьев, 1935).

Рекордное количество рогов (437 тыс. пар) вывезено в Китай в 1854 г., и после такой массовой заготовки поголовье сайги во многих азиатских областях заметно сократилось, а в ряде районов она исчезла. Промысловый пресс на европейскую популяцию в этот период был, вероятно, слабее.

В конце XIX в. цена за пару сайгачьих рогов на рынках России колебалась в пределах 1–5 рублей, а в начале XX в. доходила до 20–25 рублей, что равнялось стоимости хорошей лошади или верблюда (Силантьев, 1898; Слудский, 1955, 1956; Слудский, Страутман, 1955). Высокая стоимость рогов, несомненно, стимулировала не только круглогодичную, но и избирательную охоту на самцов, что не способствовало воспроизводству популяций.

По сведениям Д.К. Соловьева (1922), несмотря на чрезвычайно резкое сужение ареала, в первые десятилетия XX в. промысел сайги велся в кумо-маньчских и киргизских степях, к востоку от Каспийского моря, на Устюрте, возле Аральского моря, близ Сырдарьи и на восток до Семиречья и Алтая. Объем добычи стал заметно меньше: если в XIX в. ее добывали сотнями тысяч в год, то «теперь — только тысячами». Избирательная охота на самцов процветала также в Восточной Джунгарии и на Гобийском Алтае (Грум-Гржимайло, 1922).

К 20-м годам XX в. в результате неумеренного истребления вид оказался на грани уничтожения. Несмотря на запреты добычи, введенные в 1919 и 1921 гг., нелегальный отстрел животных и контрабандная торговля их рогами продолжались до начала 1930-х гг. В 1922 г. во времена НЭПа цены на эту продукцию выросли в 10–15 раз, поскольку в Монголии и Китае, где не принимали советские дензнаки, рога стали служить своеобразной валютой при прода-

же скота. В 1920-е гг. цена за пару рогов сайги колебалась в пределах 35–80, а в 1926 г. в Астрахани и Махачкале за них давали 100–150 рублей. Высокие цены привели к еще более беспощадному истреблению зверей в калмыцких и киргизских степях (Барышев, 1925; Жемчужников, 1926; Берков, 1927; Сытин, 1927; Тимофеев, 1934; Гептнер, Формозов, 1941; Слудский, 1955, 1956). В 1922 г. в Алма-Ате задержали партию рогов весом в 1,5 пуда, и в этом же году через Кульджинское отделение Внешторга переправлено в Китай около 10 пудов, для чего потребовалось убить около 1500–1840 самцов (Дементьев, 1935; Антипин, 1941).

Необходимо отметить, что правилами охоты в Туркестанской республике (приказ Народного Комиссариата Земледелия от 10 мая 1921 г, № 102) охота была запрещена круглогодично только на самок и телят копытных (Смирнов, 1965), а на самцов, включая сайгу, — лишь с 1 января по 15 августа (на самцов кабана — с 15 февраля по 15 июня), т.е. в 1920-е гг. в Казахстане добыча самцов сайги была разрешена официально.

Перерыв в поступлении рогов этого копытного на международный рынок из-за «железного занавеса» на границах СССР вызвал увеличение спроса на них и, соответственно, цен. В 1933 г. на рынках Китая 1 кг рогов стоил 480–640 рублей золотом (Тимофеев, 1934). Тем не менее в 1930-е гг. объем продаж здесь был значительным — около 50 тыс. пар в год. Сокращение поставок сырья из-за рубежа стимулировало добычу самцов сайги и в самом Китае, где этот вид был полностью уничтожен в 1950-е гг. (Джиган, Дикян, 1998). В середине XX в. стоимость трех пар первосортных рогов была эквивалентной стоимости шкурки баргузинского соболя или трех шкурок серебристо-черной лисицы, или 10–12 норок (Размахнин, 1969; Размахнин, Рывкин, 1976).

Лицензионная добыча. В СССР для восстановления поголовья сайги до промыслового уровня потребовалось почти три десятилетия (1920–40-е гг.) жесткой охраны. Лицензионная добыча разрешена в Калмыкии с 1951 г. (10 тыс. голов), в Казахстане — с 1954 г. (50 тыс.).

В начальный период лицензионного освоения ресурсов основными способами добычи были дневные загоны животных на стрелков и стрельба с автомашин, в том числе по методу «замкнутого кольца», предложенного Т. Солдатовым. В дальнейшем практиковали ночную охоту с автомашин с применением мощных фар или прожекторов, а с 1976 г. внедрен кольцевой метод добычи с использованием спортивных мотоциклов (Жирнов и др., 1965; Демеуов, 1971; Близнюк, 1978; Жирнов, 1982; Перовский, 1985; Размахнин, 1985). В 1954 г. А.А. Слудским (1955) предложена достаточно продуманная система организации промысла этих копытных специализированными охотничьими хозяйствами и эффективная технология добычи, в том числе с применением загородок-ловушек. Позднее примерно такой же способ отлова в ловушки с направляющими «крыльями» и «воронкой», по типу промысла северных оленей, предлагал В.Н. Скалон (1975). Этот метод, успешно апробированный при отлове сайги на о. Барсакельмес (Рашек, 1959), был усовершенствован и в дальнейшем получил название «коралльно-сетевой» (Максимук, 1981, 1982, 1986).

Легальный промысел сайги бурно развивался, и уже к концу 1950-х гг. его масштаб превысил разумные пределы (табл. 55). В Северо-Западном Прикаспии с 1951 по 1955 г. отстреляно 218 тыс. особей, причем в 1951–1952 гг. была разрешена летняя охота, которую вели варварскими способами. В 1956 г. создано специализированное охотничье хозяйство — Астраханский госпромхоз, который в 1956–1963 гг. добывал за сезон от 35 до 180 тыс. животных. К этим показателям добычи следует добавить тысячи погибших после охот подранков, немалую долю спортивных охотничьих хозяйств и браконьерскую добычу, исчислявшуюся десятками тысяч

Таблица 55. Динамика официальной добычи сайги (тыс. голов) в России и Казахстане*

Годы	Россия	Казахстан	Годы	Россия	Казахстан
1951–1955	218	–	1979	81	36
1955	?	2,3	1980	71,5	150
1956	106	16,5	1981	91,4	193
1957	128	2,6	1982	81,6	223
1958	158**	16,9	1983	41,5	205
1959	180**	71	1984	Запрет	123
1960	38**	138 (175)	1985	20,7	157
1961	119**	203	1986	15,3	87
1962	125**	176	1987	Запрет	100
1963	40**	165	1988	–“–	63
1964	40	110	1989	–“–	110
1965	Запрет	73	1990	11,3	95
1966	22	75	1991	Запрет, 0,2	112***
1967	30	61	1992	–“–, 0,2	108
1968	Запрет	85	1993	–“–, 0,3	62
1969	–“–	33	1994	–“–, 0,3	37,5
1970	–“–	161	1995	–“–, 0,5	28,6
1971	15,5	195	1996	14,5	30
1972	Запрет	265	1997	Запрет, 0,3	12,8
1973	33	297	1998	–“–, 0,93	7,3
1974	66	344	1999	–“–, 0,26	Запрет
1975	87	501	2000	–“–, 0,23	–“–
1976	138	321	2001	–“–, 0,12	–“–
1977	163	351	2002	–“– ****	–“–
1978	201	100	2003–2007	–“–	–“–

* По: Банников, 1958; Банников и др., 1961; Слудский, 1961; Жирнов и др., 1965; Смирнов, 1965; Фандеев, 1965; Круторогов, 1975; Менькова, 1976; Максимук, 1981; Жирнов, 1982; Фандеев, Слудский, 1982; Фандеев, 1986; Дежкин, 1989; Жирнов, Максимук и др., 1998 и ведомственным материалам Главохоты РСФСР; Охотдепартамента РФ и Государственной службы учета охотничьих ресурсов.

** Заготовки сайги только Астраханским госпромхозом. Общая добыча значительно выше.

*** Объем добычи сайги в Казахстане с 1991 г. — по сообщению Ю.А. Грачева и А.Б. Бекенова на VII съезде Териологического о-ва (М., 2003).

**** В 2002 г. охотуправление Республики Калмыкия планировало изъятие из популяции 170 голов, в том числе 70 половозрелых самок в марте.

голов. В отдельные годы из популяции единовременно изымали до 250 тыс. преимущественно взрослых особей. Чрезмерный промысловый пресс очевиден даже по результатам массового мечения сайгачат в 1957–1959 гг.: 77% из погибших стали жертвами промысловых охотников, 11% уничтожили браконьеры, и только 12% пали от других причин, включая ранения (Бакеев, Формозов, 1955; Банников и др., 1961; Жирнов, 1962, 1982; Жирнов и др., 1965; Максимук, 1981; Перовский, 1974; Жирнов, Максимук, 1994, 1998а).

В 1956–1960 гг. в Северо-Западном Прикаспии официально отстреляно 612 тыс. (122 тыс. в год), в 1961–1965 г. — еще 347 тыс. особей. Объем лицензионной добычи в 1959/60 и 1962/63 гг. достигал 31–34% предпромысловой численности и 47–52% весенней (Жирнов и др., 1965), т.е. был эквивалентен весеннему приросту популяции или превышал его. Эти масштабные акции, наряду с другими факторами смертности, привели к значительному сокращению популяции (до 75 тыс. к 1965 г.) и к ее депрессии (рис. 11).

В 1965, 1968–1970 и 1972 гг. охота на европейскую сайгу была запрещена, что, несомненно, способствовало росту ее численности. В 1971–1975 гг. ежегодные размеры заготовок не превышали 70 тыс. голов, но с образованием в 1977 г. Калмыцкого госпромхоза добыча снова резко выросла и в 1976–1980 гг. достигла рекордного уровня — 653 тыс., или в среднем 130 тыс. в год. В 1977 г. отстреляно 170 тыс., в 1978 г. — 201 тыс. (табл. 55, рис. 11). Среди отстрелянных животных преобладали взрослые особи (до 80–95%), причем доля самцов достигала порой 60% (Жирнов и др., 1965, 1977; Близнюк, 1977; Максимук, 1981; Жирнов, 1982; Фадеев, Слудский, 1982; Жирнов, Максимук, 1998б).

Такого промыслового пресса, дополняемого спортивной и браконьерской охотой и огромным числом оставленных и погибших позднее подранков, европейская группировка снова не смогла выдержать. Ее численность, начиная с 1979 г., сокращается (табл. 7, рис. 11), но промысел, хотя и в меньшем объеме, продолжался (табл. 55). В 1987 г. вновь вводится запрет охоты сроком на 5 лет, но в 1990 г. все же отстреляно 11,3 тыс. Всего с 1951 по 1990 г. из популяции официально изъято более 2,2 млн особей (Зуев, Хахин, 1982а,б; Максимук, 1982, 1986; Жирнов, Максимук и др., 1998).

Прекращение массового лицензионного промысла позволило в дальнейшем поддерживать летнее поголовье европейской группировки на относительно стабильном уровне в 140–160 тыс. и даже несколько увеличить его. Однако при масштабном браконьерстве и неуклонном росте волчьего населения популяция сайги не смогла выйти из депрессии. Ее численность, как и в начале XX в., сократилась до критического уровня (табл. 7, рис. 11).

В Казахстане в 1955–1960 гг. ежегодно отстреливали в среднем 43 (3–138) тыс., в 1960–1964 гг. — 160 (110–202) тыс., позднее до 1969 г. — 64 тыс., в 1972–1977 гг. — 345 (264–501) тыс. (табл. 55). Уровень официальной добычи сайги здесь в целом был ниже, чем в России (10–20% от числа учетных зверей), но в отдельные годы, как и в европейской популяции, достигал 36–39% поголовья, причем в 1966, 1970–1976 гг. практиковали и лет-

ний (с 1 июля), и позднезимний (в январе) отстрел. Всего в 1958–1968 гг. добыто 1198 тыс. (Демеуов, 1971), в 1971–1976 гг. — 1906 тыс. голов, причем госпромхозами в этот период заготовлено 1655 тыс. шкур и 961 тыс. пар рогов, из них экспортировано 128,9 т (Фадеев, Шаад, 1978). Доля взрослых самцов в объеме добычи в этот период, следовательно, достигала 58%. Браконьерская добыча тоже исчислялась сотнями тысяч особей (Жирнов, Калецкий, 1976).

Чрезмерный охотничий пресс, сопровождаемый преимущественным отстрелом взрослых самцов (до 60–69% в отдельные годы), неминуемо должен был привести к подрыву ресурсов, что и произошло. После рекордной добычи (501 тыс. в 1975 г.) поголовье в 1976 г. сократилось вдвое, чему способствовала также суровая зима 1975/76 гг. В 1980-е гг. доля взрослых самцов в добыче составляла 15–20%, самок — 70–75, сеголетков — 10, и только в конце этого десятилетия объем добычи сеголетков увеличен до 30–40% (Грачев, Бекенов, 1993). В 1979–1993 гг. среднегодовая добыча находилась на уровне 122 (36–223) тыс. голов. Из числа детенышей, помеченных в 1986–1993 гг. и добытых позже, 52% — сеголетки, 25 — годовалые, 15 — в возрасте 2,5 лет, 4 — в 3,5 года и 2–0,5% — в возрасте 4,5–9 лет. Доля животных, отстрелянных в возрасте 0,5–2,5 лет, достигала 92% (Грачев, Исмагулов, 1999), что свидетельствует о чрезмерной интенсивности промысла. Всего в 1955–1993 гг. добыто более 5,5 млн особей. С 1965 по 1981 гг. экспортировано более 330 т рогов. Устюртскую популяцию, кроме того, с 1966 г. промыслили на территории Узбекистана и Туркмении, куда стада заходили во время осенней миграции (Банников и др., 1961; Мамбетжумаев, 1966; Слудский, Фадеев, 1975, 1977; Голованова, Анохина, 1976; Жирнов и др., 1977, 1998; Фадеев, Шаад, 1978; Ишунин, 1980; Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Фадеев, 1986; Фадеев, Иванов, 1988; Бекенов, Грачев, 1998; Жирнов, Максимук и др., 1998).

С 1998 г. в Бетпакдале, и с 1999 г. на всей территории Казахстана введен временный запрет добычи сайги в связи с катастрофическим сокращением численности (Шаймуханбетов, 2004). В Узбекистане запрет охоты объявлен более своевременно — в 1990 г. и вплоть до 2010 г. (Быкова, Есипов, 2004), что, во многом, позволило предотвратить уничтожение вида.

В целом в России и Казахстане за 40-летний период эксплуатации восстановленного вида официально добыто около 8 млн голов и получено более 122 тыс. т мяса, миллионы шкур и экспортировано более 500 т рогов (более 2 млн пар — *А.Д.*) по цене около 50 долларов США за 1 кг (Соколов и др., 1991; Жирнов, Максимук, 1994; Жирнов, Максимук и др., 1998), что стало несомненной экономической заслугой охотоведов и охотничьих организаций. Однако эксплуатация ресурсов, как показано выше, проходила с многочисленными грубыми ошибками, не раз негативно отражавшимися на состоянии популяций.

Влияние интенсивного промысла на популяции. Очевидно, что главной причиной резкого снижения численности и депрессии популяций не раз становился перепромысел.

Моделирование динамики ясно показывает, что численность сайги быстро сокращается при 40% объеме добычи. В благоприятные годы допустимо добывать лишь до 30% осеннего поголовья, а при расширенном воспроизводстве — не более 20% (Жирнов, 1982; Заикин, Жирнов, 1989). При численности группировки ниже 400 тыс. особей норма добычи не должна быть более 10% (Близнюк, 1982). Очень высокая доля самцов в добыче в модели тоже неминуемо приводит к резкому сокращению популяции из-за уменьшения плодовитости самок при недостатке самцов-производителей (Milner-Gulland, 1994).

Интенсивно эксплуатируемым популяциям наносили также и существенный качественный урон, который можно расценивать как масштабную антиселекцию. Из них ежегодно изымали преимущественно репродуктивное ядро — наиболее крупных и плодовитых самок и самцов-производителей, что приводило к уменьшению уровня воспроизводства, к сокращению генотипического и фенотипического разнообразия, к уменьшению размеров животных, изменению их поведения и снижению жизнестойкости группировок (Проняев, 1985а,б, 1990, 1998; Проняев, Аксенов, 1988; Рожков, Проняев, 1994). В отдельные периоды диспропорция полов, вызванная перепромыслом взрослых самцов, принимала размеры, угрожающие существованию сайги как биологического вида. Как отмечено выше, в 1959 г. их доля в европейской популяции уменьшилась до 1–2%, а яловость самок в последующие годы возросла почти в 3 раза. То же повторилось в самом конце XX – начале XXI вв., когда из-за резко возросшего браконьерского отстрела и в европейской, и в казахстанских популяциях самцов почти не осталось.

Сроки промысла были непомерно растянуты (в отдельные периоды — с 15 июня до 20 февраля). Отстрел был массовым перед гоним и в период гона. Постоянное охотничье преследование нарушало ход размножения копытных со всеми вытекающими негативными последствиями. Зверей отстреливали картечью с автомашин и мотоциклов днем и ночью (из-под фар) после длительной погони на предельной скорости. Обессиленные животные падали сотнями. Часть их гибла от отека легких, патологических изменений желез внутренней секреции, появления инфильтрата, самки — от абортных, а ушедшие от погони долго не могли восстановить нормальное физиологическое состояние. В степях после таких охот оставалось множество подранков. Их доля достигала 10–18% от числа добытых, а иногда и много больше (до 70%). В Калмыкии в 1978 г. специальная бригада из двух человек ежедневно за 3–4 ч подбирала от 42 до 50 еще живых зверей. По расчетам, только в Калмыкии за время промысла до 1981 г. потеряно более 300 тыс. подранков. В отдельные годы во время массового отстрела из-за отсутствия холодильных установок до половины продукции портилось (Бакеев, Формозов, 1955; Сорока, 1957; Дремов, 1963; Демеев, 1971; Фадеев, Шаад, 1978; Близнюк, 1978, 1982, 1983; Максимук, 1981, 1982, 1986; Зуев, Хахин, 1982б; Перовский, 1985; Размахнин, 1985; Зуев, 1986).

С 1979 г. в практику внедрен усовершенствованный коралльно-сетевой способ добычи. В сетевую ловушку, имеющую форму «улитки», при помощи мото-

циклов направляли все или большую часть стада, которое затем полностью утилизировали. При этом практически не оставалось подранков, в два раза увеличивалась производительность труда охотников, в два–три раза сокращался период промысла, исключалась избирательность добычи взрослых животных и значительно улучшалось качество мясной продукции и кожевенного сырья (Житенко, 1974, 1986; Максимук, 1981, 1982, 1986; Размахнин, 1985). Достоинства этого метода были настолько очевидны, что не были просчитаны все негативные последствия.

Стада сайги разнокачественные по составу: есть преимущественно состоящие из взрослых самок с детенышами, из самцов, и есть смешанные. Первыми мигрируют наиболее подвижные животные, среди которых преобладают самцы. Массовый отстрел или отлов в корали авангардных стад мог нанести непоправимый ущерб популяциям, поскольку значительно нарушал половой состав. Кроме того, при отлове всего стада происходило уничтожение мигрирующих в определенное время и в определенном направлении животных, т.е. безвозвратно исчезал их генофонд.

Замечено, что при раннем массовом промысле стадных мигрирующих копытных, таких как сайга и северный олень, нередко происходит резкая смена путей их миграций, летних и зимних мест обитания. Это смещение некоторые исследователи пытались объяснить многолетними циклическими «маятниковыми» колебаниями в популяциях (Сыроечковский, 1986). На самом же деле все гораздо проще — после нескольких лет интенсивного промысла по традиционным путям и к типичным местам летовок и зимовок практически некому идти. Уцелевшие животные обычно примыкают к другим стадам, кочующим в ином направлении, или становятся оседлыми. Сезонные миграции возобновляются лишь спустя много лет, когда группировка вновь станет многочисленной, и если в ней найдутся особи, сохранившие генетическую память о путях перемещений.

Нерациональный в целом лицензионный промысел копытных в значительной мере дополнялся нелегальной охотой, масштаб которой в XX в. менялся в зависимости от уровня охраны и социально-экономических явлений.

Нелегальная добыча. В Северо-Западном Прикаспии браконьерство стало массовым в 1950-е – начале 1960-х гг. с началом официального промысла сайги. На нее охотились преимущественно ночью из-под фар ради мяса и шкур, которые выделывали кустарным способом. Нелегальную добычу этого зверя специалисты оценивали в 25–50 тыс. голов, что составляло 10–14% от объема лицензионного промысла (Рак, 1956; Банников и др., 1961; Жирнов, 1962, 1963; Фандеев, 1965). В Казахстане в середине XX в. браконьеры тоже уничтожали этих копытных десятками тысяч. Некоторые их группы в годы войны добывали до 1500–2000 особей за сезон, заготавливая до 8 т мяса (Слудский, 1955; Тихонов, 1956; Адольф, 1957). В 1960-е гг. Ю.А. Смирнову (1965) «не удалось встретить ни одного человеческого жилища, где не было бы улики охоты на сайгу или же самих виновников этой охоты — браконьеров». Нелегальная добыча в 1970-е гг. достигала здесь 200 тыс. особей (Жирнов, Калецкий, 1976).

С середины 1960-х гг. в Российской Федерации значительно улучшилась охрана животных. В 1965 г. на базе Астраханского госпромхоза организован мобильный отряд по охране сайги (с 1969 г. он придан Калмыцкой госохотинспекции — Зуев, Хахин, 1982а), внесший значительный вклад в сохранение этого вида и сокращение уровня нелегальной охоты порой ценой жизни егерей и охотоведов.

Тем не менее браконьерство процветало и порой принимало варварский характер. Например, в Астраханской области на территории совхоза «Прикаспийский» браконьеры загнали на еще неокрепший лед озера Джурак большое стадо зверей. Под их тяжестью лед провалился. Прибежавшие люди вытаскивали находившихся в беспомощном состоянии животных, и ... тут же перерезали им горло. «Мясо в поселок возили на тракторах с прицепами, автомашинах и солили в бочках. Работниками охотнадзора только на берегу и в поселке было найдено несколько сотен туш сайгаков». В Калмыкии в ноябре 1971 г. браконьеры из Волгограда для добычи копытных использовали две грузовые и одну легковую автомашины и мотоцикл. Лишь в одной из автомашин обнаружено 77 туш (Жаворонков, Зуев, 1976). И таких примеров массового уничтожения копытных браконьерами можно привести сотни.

В Северо-Западной Туркмении в 1970–80-е гг. хищнический характер носила промысловая охота: сайгу стреляли не только «из-под фар», но и сбивали машинами. Браконьерские «экспедиции» нередко состояли из нескольких машин. В суровые зимы охотники истребляли половину местного поголовья (Горбунов, 1986, 1995).

Очередная волна нелегальной охоты стала нарастать в 1980-е гг. с увеличением в сельской местности числа автомашин и мотоциклов, которые применяли для преследования копытных. Однако невиданный ранее размах браконьерство приобрело в 1990-е гг. — с началом «перестройки» и изменения социально-экономических отношений, после ликвидации государственной монополии на внешнюю торговлю и в связи с повсеместным ослаблением охраны животных и всеобщим законодательным нигилизмом. Местное население получило к тому же мощный экономический стимул к браконьерству. К 1989 г. цена 1 кг рогов сайги на внешнем рынке достигла 500–600 долларов США, а на местном — 30 долларов, что привело к «валютной лихорадке». Многочисленные «заготовители» из многих областей России, Прибалтики и Средней Азии, помимо нелегальной добычи, скупали рога копытных у местного населения и не гнушались раскапывать могильники, извлекая трупы зверей, павших от эпизоотий в 1985–1987 гг. В 1988–1990 гг. из Казахстана в Россию вывезено около 77 т рогов, а всего собрано более 200 т. Такое количество рогов можно получить, лишь добыв около 500–700 тыс. самцов. После такой акции их доля в стадах снизилась до 3–7% (Соколов и др., 1991; Жирнов, Максимук, 1994; Павлов, 1999б).

Об увеличении нелегальной и избирательной добычи сайги в конце XX в. говорят и другие факты. Степи Калмыкии, Казахстана и Узбекистана в этот период были усеяны черепами с отпиленными рогами. Массовым явлением стала

индивидуальная и групповая добыча зверей днем на мотоциклах, развивающих скорость до 130 км/час: после 5–6 минут погони животные умирали от разрыва сердца (Кузнецов, Лущекина, 2002; Лущекина, 2002; Быкова и др., 2006; Есипов и др., 2007). В 1991 г. охотинспекция во время рейдов в охотничьих угодьях Калмыкии выявляла в среднем за сутки около 16 голов копытных, добытых незаконным путем, что в 2 раза больше, чем в 1987 г. Среди отстрелянных животных доля самцов достигала 89%. Среди задержанных браконьеров процент мотоциклистов увеличился с 29 в 1988 г. до 72 в 1992 г., а их доля в общем объеме нелегального промысла зверей возросла в эти годы с 13 до 72% (Лещенко, 1997). В Джезказганском регионе Казахстана почти в каждом из 12 обследованных осенью 2002 г. населенных пунктов имелись браконьерские бригады мотоциклистов, включающие 15–25 человек. Каждый из этих браконьеров был способен за день охоты добыть 5–7 рогачей (Шаймуханбетов, 2004).

В 1990-е гг. объем нелегальной добычи сайги, преимущественно взрослых самцов, в Прикаспии составлял около 40–50 тыс., а в Казахстане — 100–150 тыс. голов (Соколов и др., 1991; Жирнов, 1998б; Кузнецов, Лущекина, 2002; Букреева, 2005), что значительно превышало объем лицензионного промысла.

Кабарга и другие виды

Кабарга в позапрошлом и начале прошлого веков была в России одним из основных охотничьих объектов. Ее промышляли в основном ради мускусной железы («струи»), которая находила применение в восточной медицине и парфюмерии. Ежегодная добыча исчислялась десятками тысяч особей. В 1855 г. заготовлено 81 тыс. мускусных желез. И после этой рекордной добычи численность вида снизилась катастрофически. Безудержное истребление кабарги продолжалось вплоть до 30-х годов XX в. (Щербаков, 1959; Гептнер и др., 1961; Зайцев, 2006а; Приходько, 2008).

Позднее, благодаря длительному запрету охоты, закрытию границ государства и усилению охраны, ресурсы вида частично восстановились (табл. 8). В советский период промысел кабарги был умеренным — около 4–6% от численности. В большинстве регионов она даже недопромышлялась из-за низкой приемной цены мускусных желез (в среднем 20 руб. за каждую), что не окупало затрат охотника. В 1980-е гг. численность, видимо, достигала 160–170 тыс. особей. С 1990 г. за несколько перестроечных лет поголовье вида сократилось на 50–70%. Основная причина — повсеместная круглогодичная, массовая и истребительная браконьерская добыча при неограниченном спросе на резко подорожавший мускус. Объем мускусных желез, заготовленных в России с 1990 по 2006 гг., составил 820 кг, что эквивалентно добыче 36 тыс. взрослых самцов. Если принять во внимание, что попутно с самцами добываются самки и телята в соотношении 1:3–6, то суммарная добыча кабарги за это время оценивается минимум в 140–145 тыс. особей. Не способствовали сохранению этого вида и бессистемные интенсивные рубки леса и участвовавшие пожары (Приходько, 1997, 2003, 2008; Зайцев, 2006а).

Выводы ведущих специалистов по кабарге В.И. Приходько и В.А. Зайцева подтверждаются региональными исследованиями. В Горном Алтае в связи с ажиотажным спросом на «струю» и массовым истреблением численность вида сократилась не менее чем в 5–6 раз. Только за три года (1989–1991) охотники добыли около 20 тыс. особей (Собанский, 2005). Основные факторы, влияющие на состояние популяций в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, — браконьерство и хищники (Говорухин, Дицевич, 2003; Дицевич, Дицевич, 2003; Дицевич и др., 2003; Клавдеев, 2003б; Носков, Щепин, 2003; Яковлев, Яковлев, 2003). В Иркутской области в 1993–2001 гг. нелегальная добыча этого зверя была выше официальной в 7–10 раз (Устинов, Дворядкина, 1998; Дицевич, Жаров, 2003). Во многих регионах Российской Федерации кабарга внесена в Красные книги или же введен запрет на ее добычу (Дицевич, Дицевич, 2003; Зайцев, 2006а).

Добыча горных копытных в России ведется повсеместно и круглогодично. Объем браконьерского отстрела во много раз выше лицензионного. Многие локальные группировки горного и снежного баранов, сибирского и кавказских козлов и серны истреблены (Данилкин, 2005).

Исчезновение дзерена в России в XX в. было вызвано исключительно круглогодичной неумеренной охотой. В конце столетия этот вид вновь появился в степях Забайкалья, благодаря заходам мигрантов из Монголии. Тем не менее, несмотря на охрану, в Читинской области в январе 2001 г. браконьерами убиты более 2 тыс. особей (Кирилук, 2001а,б, 2002; Кирилук, Луцкекина, 2001).

На Северном Кавказе в конце XX в. численность «краснокнижного» зубра и зубробизона уменьшилась по этой причине и в результате легальной трофейной охоты в 4 раза (с 2 до 0,5 тыс.), причем поголовье чистокровного зубра — в 8 раз (с 384 до 45 особей). Группировку особо охраняемого Кавказского биосферного заповедника и окрестностей охотники сократили с 1400 до 380 голов. Стада Ассинского заказника, Сунженского охотничьего хозяйства, Исмаиллинского заповедника и ряда других территорий уничтожены полностью (Кудактин, 1996; Павлов, 1999б; Немцев, Мироненко, 2003; Немцев и др., 2003; личное сообщение Т.П. Сипко; Данилкин, 2005). Многочисленные факты цинично-потребительского истребления зубров в России и соседних республиках приведены в специальной сводке В.Е. Борейко и В.А. Сесина (2007).

Браконьерство как социальный фактор

В конце XX в. (в период массового обнищания населения, устремившегося в «леса», правового нигилизма и вседозволенности, резкого ослабления государственной и общественной охраны животных, легкости приобретения нарезного и гладкоствольного оружия и вездеходного транспорта) браконьерство в России фактически стало определяющим фактором динамики населения диких копытных.

Росту браконьерства способствовал развал организованного охотничьего хозяйства. В результате неуклюже проведенных реформ численность работников

отрасли, по данным МСХ РФ, уменьшилась с 42,4 тыс. в 1989 г. до 24,2 тыс. в 1995 г., а сейчас, видимо, осталось и того меньше. Общественные объединения охотников и другие охотпользователи фактически оказались отстраненными от охраны своих угодий, а у государственных инспекторов были существенно урезаны права в противодействии нарушителям закона. Весьма точную оценку сложившейся ситуации дал Президент ассоциации «Росохотрыболовсоюз» Э.В. Бендерский (2008): ...«Отстранив — под предлогом приведения российского административного права к «общемировым стандартам» — общества охотников от охраны их собственных охотничьих угодий, государство почему-то отказалось от «мировых стандартов» организации и полномочий государственной службы охотнадзора, открыв тем самым «зеленую улицу» браконьерству».

Среди браконьеров заметно выделяются две категории — сельские безработные жители, всевозможными способами добывающие пропитание для семьи и зарабатывающие таким образом на жизнь, и состоятельные «новые русские», власть имущие и приближенные к ним лица, оснащенные автоматическим нарезным оружием с хорошей оптикой, высокопроходимым авто- и мото- транспортом, быстроходными снегоходами и нередко использующие для добычи мяса и трофеев вертолеты. Но самое печальное другое — истребителями копытных все чаще становятся сами охранники природы и закона: охотоведы, егеря, лесники, сотрудники милиции и прокуратуры. Эта категория браконьеров, как правило, промышляет круглогодично и повсеместно под прикрытием ведомственных удостоверений, удостоверений охотинспекторов и лицензий, в том числе выдаваемых для добычи зверей в научных, культурных, ветеринарных, регуляционных и «котловых» целях.

Развитию ведомственного браконьерства в значительной мере способствовал приказ Главохоты РСФСР № 219 от 29.09.1988 г., по которому для нужд экспедиций, метеостанций, бригад охотников-промысловиков, охотников-волчатников и охотнадзора отстрел копытных был разрешен даже в летнее время. Под предлогом проведения отстрела в научных целях, а также для предотвращения потрав или регулирования численности повсеместно практикуются охоты в закрытые сроки, на особо охраняемых территориях и на запрещенные виды. Отмечу, что в последние 20 лет я не встретил ни одной публикации, где бы были приведены сведения о зверях, добытых по «научным» разрешениям, и выдаются такие разрешения, как правило, людям весьма далеким от науки, а ученые нередко получают отказы по своим заявкам. Необходимость регулярного ветеринарного контроля копытных до сезона охоты — очередной надуманный повод для получения куска мяса или трофея. Этот контроль можно и нужно вести непосредственно в период сезонной лицензионной добычи зверей.

Раздача «спецлицензий» в конце XX — начале XXI вв. приобрела характер эпидемии. В 1987–1989, 1991–1995 гг. и с 1997 г. промысел сайги в России из-за резкого снижения численности вида был запрещен, но по так называемым «научным», «котловым» и другим лицензиям продолжали официально изымать из популяции сотни особей (табл. 55) и устраивали трофейные охоты на самцов (Зверев, 2001). В Якутии, несмотря на краснокнижный статус местной косули, в 1994 г. выделено 98

лицензий на ее добычу в основном с научной целью (Аргунов, 2007а). По данным, приведенным А.А. Улитиным (2005), территориальными органами Охотдепартамента в 2001 г. таких разрешений было выдано 5,3 тыс., в 2002 г. — 10 тыс., и по ним было добыто соответственно 10,8 и 12,8 тыс. охотничьих животных.

Тенденцию усиления браконьерства под прикрытием лицензий (Михайлов, 1995; Глушков, 1997) подтвердила проверка сданных охотниками разрешений, проведенная Челябинским областным комитетом по экологии. При так называемом спортивном отстреле зверей талон № 2, который ранее служил основанием для сдачи-приемки мяса животных торговыми организациями, от бланка лицензии не отрывается. В охотничий сезон 1995/96 гг. из 200 возвращенных спортивных лицензий на добычу лося талона № 2 не было у 81%, из 1458 разрешений на отстрел косули — у 86%, из 215 лицензий на кабана — у 55%. В прежние годы утраты этого талона не отмечалось. Объяснение такому феномену только одно – массовое браконьерство (Матвеев, 1999).

По данным социологического опроса охотников и специалистов охотничьего хозяйства, проведенного российским представительством ГРАФФИК Европы, более 93% охотников на каждую лицензию добывали от двух до пяти животных, а уровень реальной добычи оценивается в 200–500% от рекомендуемых норм изъятия (Вайсман, 2005).

Браконьерство, так же как воровство и коррупция, в наши дни стало поистине национальным бедствием!

В начале XX в. просвещенный специалист по охоте Н.В. Туркин с сожалением констатировал, что «в охотничье-промысловом отношении Россия представляет до сих пор страну, в которой преобладают примитивные способы добывания зверей, истребительные и в высшей степени нерасчетливые» (Туркин, Сатунин, 1902). Эта фраза, увы, актуальна для охотничьего хозяйства России и спустя сто лет.

Надеюсь, что после приведенных выше фактов вряд ли кто станет отрицать ведущую роль охоты в современной динамике населения копытных. Однако воздействие человека на животных не ограничивается только охотой.

Неохотничье антропогенное воздействие

Уничтожение биотопов и беспокойство. Уничтожение лучших биотопов, беспокойство, вызванное присутствием людей и скота, конкуренция со стороны домашних животных — все это тоже негативно и существенно влияет на популяции копытных.

Особенно наглядна в этом отношении ситуация с сайгой. Антропогенное воздействие на ее популяции достигло апогея во второй половине XX в., когда существенно увеличилось людское население, резко выросло поголовье домашнего скота (до 4 млн только в Калмыкии) и усилилась трансформация среды обитания. Интенсификация животноводства потребовала дополнительной распашки земель под кормовые культуры, их мелиорации и сооружения сети оросительных каналов, протяженность которых в местах обитания европейской группировки достигла 1300 км. Параллельно шло строительство населенных

пунктов, автодорог с твердым покрытием, искусственных водоемов, трубопроводов, военных сооружений, кошар для содержания скота и огораживание пастбищ (только в 1973–1980 гг. огорожено около 300 тыс. га). На Черных землях кошары были расположены через 3–4 км одна от другой, и с любой точки их можно было видеть от 5 до 12. Между ними по степи днем и ночью курсировали автомашины, представлявшие не только источник постоянного беспокойства для диких копытных, но и прямую угрозу для их жизни. Сотни автомашин имели многочисленные геологоразведочные партии, предприятия по добыче и перекачке нефти и газа и вновь возникшие крупные населенные пункты (Жирнов и др., 1965; Близнюк, 1977, 1982, 1995; Дежкин, Менькова, 1981; Жирнов, 1982; Зуев, Хахин, 1982а,б; Хахин, 1986; Максимук и др., 1989).

В результате интенсивной хозяйственной деятельности человека в Прикаспии в 60–80-е годы сайга лишилась большей части жизненно важных мест обитания. Более того, антропогенное преобразование естественных ландшафтов и стационарный выпас скота привели к опустыниванию (до 75–83% площади ареала) и засолению пастбищ, что стало масштабным экологическим бедствием как для копытных, которым уже не хватало качественных кормов, так и для человека в связи с сокращением посевных площадей и поголовья домашнего скота. В изменившихся условиях обитания сайга была вынуждена заходить на орошаемые земли, посевы зерновых культур и кормовых трав и выходить к искусственным водоемам в густонаселенных людьми и собаками районах, где ее неизменно истребляли. Несоизмеримо возросло и беспокойство животных. Их практически круглогодично преследовали на автомашинах и мотоциклах, и особенно интенсивно — в период промысла. В результате этого у копытных изменилось поведение — едва услышав шум моторов, они стали панически срываться с места. Сверхподвижный образ жизни вел к нарушению процесса питания и размножения, изменению суточной активности, сроков и путей миграций, мест отела, сроков гона и, в конечном счете, к увеличению яловости самок и снижению уровня воспроизводства. Беременные самки нередко рожали «на ходу», что не способствовало сохранению молодняка, отход которого увеличился в несколько раз. При расширении контакта с домашними животными участились случаи массовой гибели зверей в результате заболеваний ящуром и пастереллезом (Жирнов и др., 1977; Близнюк, 1982; Зуев, Хахин, 1982а,б; Максимук, Проняев, 1986; Петрищев, 1987; Максимук и др., 1989; Жирнов, Максимук, 1994; Лещенко, 1995, 1997; Букрева, 1998; Жирнов, 1998б; Близнюк, Бакташева, 2001).

В Казахстане преобразование среды обитания вида достигло максимума в середине XX в., когда были распаханы огромные площади целинных степей, где копытные выпасались летом. В 1880–1928 гг. пашня занимала 4,5–5, в 1949 г. — 6,8, а в 1956 г. — 27,8 млн га (Бажанова, 1955; Слудский и др., 1962). Мигрирующие животные были вынуждены пересекать сельскохозяйственные зоны, где их всячески преследовали браконьеры и легальные охотники даже летом, после чего на полях оставались многочисленные трупы и осиротевшие детеныши. Многократно усилился фактор беспокойства, что отражалось на упитанности и

плодовитости зверей (Голованова, Анохина, 1976; Фадеев, Исмагилов, 1987). Деградация пастбищ была очевидной и на севере Узбекистана. Устьют в 1970–80-е гг. пересекали более 780 дорог, протяженность каждой достигала 200–450 км, что привело к заметному разрушению почвенного слоя, уничтожению растительности на больших площадях и препятствовало нормальному ходу миграций животных (Реймов и др., 1986).

В XX столетии в Евразии в результате распашки степей утрачены миллионы гектаров наиболее кормных и малоснежных зимних стадий копытных. Сотни тысяч гектаров лучших биотопов поглотили водохранилища гидроэлектростанций. Мелиорация, осушение плавней, хозяйственное освоение пойменных земель, вырубка широколиственных, плодовых и орехоносных лесов тоже не благоприятствует жизни копытных.

Антропогенные факторы, как видим, стали важной составной частью рассматриваемого трофического фактора и динамики популяций копытных в целом.

Гибель от транспорта и в сооружениях человека. Потери копытных от транспорта в России в целом невелики (табл. 49), особенно в сравнении с европейскими странами, где десятки тысяч детенышей (до 1–5 особей на 100 га, или до 3–8% от численности) ежегодно гибнут лишь под ножами и колесами быстроходных сельскохозяйственных машин. В ФРГ и Австрии только на автомагистралях ежегодно погибает от 30 до 110 тыс. косуль и до 1,5 тыс. кабанов (Stubbe, Passarge, 1979; Beklova et al., 1982; Engl, 1982; Kaluzinski et al., 1982b; Reimoser, Zandl, 1986; Schober, 1986; Рандвезэр, 1989). В Норвегии от столкновений с транспортом ежегодно гибнет до 2–2,6 тыс. лосей, в Финляндии — 1,6–3 тыс., в Швеции в пик численности в 80-е годы прошлого века — до 6 тыс. (Persson et al., 2008).

В России в результате столкновений с автомашинами и поездами на дорогах и заходов в населенные пункты тоже погибает значительно больше лосей, нежели от истощения. В густонаселенных людьми областях этот фактор порой достигает 15–30% в общей непромысловой смертности вида. В Московской области лишь за 3 года (1980–1982) от наездов погибло не менее 500 особей (Жирнов, Метельский, 1965; Заблочкая, 1967; Херувимов, 1967а, 1969; Троицкий, 1972, 1974; Тимофеева, 1974; Романов, Беляков, 1980; Филонов, 1983; Перовский, 1988, 1998, 2003; Каракулько и др., 1989; Простаков, 1996).

В сооружениях человека особенно высока смертность сайги. В Казахстане, Узбекистане и Туркмении тысячи зверей ежегодно гибли в траншеях и коллекторах нефте-, газо- и водопроводов с крутыми берегами (Ишадов, 1975; Реймов и др., 1986; Фадеев, Исмагилов, 1987; Жирнов, 1998б). В Калмыкии в конце 1970-х гг. при переправах через Яшкульский распределительный канал гибли десятки тысяч особей, преимущественно детеныши в возрасте 3–10 дней. На одном километре канала насчитывали до 25 тыс. трупов. Летом 1975 г. в Черноземельском и Яшкульском районах в проволочных ограждениях пастбищ на 1 км ограды обнаруживали 1–3 трупа, большей частью — самок. Гибель животных от умышленного наезда транспорта в 1972–1978 гг. достигала 9% от зарегистрированных случаев непромысловой смертности (Близнюк, 1977, 1982, 1983;

Жирнов и др., 1977; Зуев, Хахин, 1978, 1982а,б; Зуев, 1980; Петрищев, 1987). В начале 1980-х гг. доля антропогенных факторов (без лицензионной добычи) в общей смертности сайги в РСФСР составляла 83% (Перовский, 1988).

На Алтае существенной проблемой для сибирских косуль стали мараловодческие хозяйства, занявшие лучшие малоснежные участки. Сотнями километров изгородей вольер перекрыты традиционные пути миграций, многокилометровыми проволочными заграждениями опутаны сельскохозяйственные поля. Мигрирующие животные скапливаются у преград, где во множестве погибают от собак и людей (Собанский, 1992). Косвенные причины изменения путей миграций и смертности северных оленей – протяженные трубопроводы и навигация на реках в зимнее время (Геллер и др., 1974; Колпащиков и др., 2007). Тысячи копытных зверей ежегодно гибнут в протяженных пограничных инженерно-технических сооружениях и на спецобъектах.

Отравления. Во многих областях регистрировали гибель копытных от отравлений минеральными удобрениями, ядохимикатами и гербицидами при неправильном их хранении или применении.

В популяциях лося доля этого фактора достигает 3% общей внепромысловой смертности. В Ивановской области в мае 1980 г. после авиаподкормки озимых найдено 11 павших лосей. В Свердловской области в июле 1979 г. после опыления полей ядохимикатами нашли 9 трупов. Столько же погибших зверей обнаружено в Удмуртии после обработки полей хлорофосом. В Томской области в июне 1982 г. в лужах возле куч минеральных удобрений нашли двух мертвых лосей и трех совхозных лошадей. В Пермской области ежегодно регистрировали случаи отравления копытных мочевиной, которой подкармливают клеверные поля (Перовский, 1988). В ярославской газете «Северный рабочий» (год выпуска, к сожалению, в памяти не сохранился) сообщалось о гибели десятков лосей после опыления химикатами кустарников вблизи с. Курба.

Смертность косуль в результате отравления минеральными удобрениями (Гайдук и др., 1986; Прокофьев, 1992; Ковалев, Кармаев, 1997) и ядохимикатами, особенно при неправильном их применении и хранении, тоже составляет около 3% от общего числа погибших (Перовский, 1988). На Алтае, где в первой половине 1950-х гг. усиленно насаждалась химизация сельского хозяйства, удобрения оставляли на окраинах полей в кучах, поля опрыскивали гербицидами, а леса — ДДТ (для уничтожения иксодовых клещей), зарегистрирован массовый падеж косуль. «Временами на полях было такое количество трупов этих животных, что нельзя было вести уборку зерновых. Для очистки полей приходилось создавать специальные бригады, которые убирали трупы, и только после этого можно было выпускать в поле комбайны. Старожилы сообщали о «кладбищах» косуль со многими десятками их трупов» (Собанский, 1992).

На северо-западе России зарегистрировано 35 случаев (4,5% в общей смертности) отравления диких свиней минеральными удобрениями, оставляемыми в кучах на полях (Русаков, Тимофеева, 1984). В 1967 г. в Лискинском районе Воронежской области погибли 8 особей, в 1968 г. в Долгоруковском районе Липецкой области — 2 секача (Сухорослов, 1972), в Каракулинском районе Удмуртии в ав-

густе 1977 г. — 6 зверей (Попов, Попов, 1980). В Завидовском заповедно-охотничьем хозяйстве на картофельных полях в 1969 г. пали 2 зверя от отравления суперфосфатом (Щербаков, 1971), а в 1971 г. — 6 голов, предположительно после опыления полей гербицидами. Здесь же отмечен случай гибели животного после поедания кусочков соли-лизунца (Стародынова, 1974). В Ростовской области из 87 зарегистрированных случаев смертности кабана на отравления приходится 30% (Казаков, Даликов, 1983), в Липецкой области — 19% (Побединский, 1997).

Казахстанские популяции кабана в середине XX в. сильно пострадали от ядов (мышьяковокислого или мышьяковистокислого натра и белого мышьяка), применяемых при истреблении саранчи (Слудский, 1956; Сыроечковский, Рогачева, 1975). Отмечены случаи гибели этих копытных от стрихнина и фторацетата бария при поедании отравленных приманок и трупов загравленных волков, лисиц и ворон (Бромлей, 1964; Собанский, 1992; Смирнов, 2001). В марте 1974 г. в Каякентском районе Дагестана обнаружен 21 труп кабанов, собравших разбросанное по снегу зерно, обработанное фосфидом цинка в целях борьбы с мышевидными грызунами (Метелкин и др., 1974).

Как видим, воздействие человека на популяции копытных многогранно и очень велико. Антропогенные факторы в целом, несомненно, доминируют в динамике их населения.

ВОЗДЕЙСТВИЕ КРУПНЫХ ХИЩНИКОВ

Оценка воздействия крупных хищников на популяции диких копытных неоднозначна, как и отношение человека к хищникам — от постоянного преследования до идеализации и строгой охраны. Попробуем разобраться и в этой проблеме.

Численность волка и масштаб хищничества

Волк — природный охотник за копытными, тысячелетиями конкурирующий за пищу с человеком. Более того, люди и сами нередко становились его добычей. С появлением огнестрельного оружия человек стал более эффективно истреблять своего конкурента и врага, но даже при постоянном преследовании волк не только уцелел, но и по-прежнему многочислен.

В России его поголовье в периоды пиков, сопряженных с социальными неурядицами и войнами (Сабанеев, 1877), вполне сопоставимо с численностью отдельных видов диких копытных. В середине XIX в. волчье население, по сведениям В.М. Лазаревского, видимо завышенным, лишь в Европейской России достигало 180–200 тыс. особей. Потери домашних и диких копытных в этот период были чудовищными. В 1873 г. в 45 губерниях хищниками уничтожено 179 тыс. голов крупного и 562 тыс. голов мелкого рогатого скота, и не меньше — диких копытных. Гибель людей исчислялась сотнями (Лазаревский, 1876). В 1897 г. в Российской Империи волком истреблено 148 тыс. лошадей, 122 тыс. коров, 585 тыс.

голов мелкого рогатого скота и свиней, 560 тыс. домашних птиц, а всего — более 1,4 млн голов. Число задавленных диких животных, вероятно, больше почти на порядок (Туркин, Сагунин, 1902). В 1896–1897 гг. загрызено около 2,5 тыс. человек (Бутурлин, 1924).

О высокой численности хищников в охотничьих угодьях в это время можно косвенно судить по данным, приведенным в Отчете правления Московского общества охоты за 1914 г. В 1862–1914 гг. члены общества добыли 2108 волков, 159 медведей, 90 рысей, 768 лисиц и только 280 лосей и 1 косулю, т.е. на общественных охотах волка добывали в 7,5 раз чаще, чем копытных.

Человек боролся с волком как мог. В Беловежской пуще в 1869–1882 гг. добыт 471 зверь (Карцов, 1903). На юге России казаки регулярно устраивали грандиозные облавы. В степном Подонье и Новороссии в 1843 и 1845 гг. лишь за несколько дней апреля убито более 3000 волков. В 1896 г. в Актюбинском, Иргизском, Кустанайском и Тургайском уездах Тургайской области добыто 2595 хищников (Кириков, 1959, 1983). Шуйский аптекарь г-н Валевский, предложивший способ их истребления стрихниновыми пилюлями, в период с 1861 по 1875 гг. только в 10 верстах вокруг г. Шуи уничтожил 184 зверя (Лазаревский, 1876). В Забайкалье казачьи караулы в отдельные годы затравливали таким образом до 1600 особей. В 1894–1897 гг. здесь уничтожено 7220 волков, 2407 лисиц и 1805 прочих хищников (Туркин, 1898; Соловьев, 1922).

К концу XIX в. с большим трудом удалось уменьшить численность волка. В начале XX в. в России осталось, видимо, не более 50 тыс. этих зверей при среднегодовой добыче в 15 тыс. (Бибиков и др., 1992). В годы Первой мировой войны и послереволюционной разрухи число хищников вновь заметно увеличилось. С.А. Бутурлин и В.Я. Генерозов, на основании анализа динамики заготовок шкур в 1920-е гг. (10–28 тыс. в год), определяли волчье население в РСФСР в 62–82 тыс. (до 100 тыс.). Потери домашних и диких животных снова возросли. В 1920 г. лишь в Череповецкой губернии хищники погубили более 4,5 тыс. голов скота, а в 1921 г. в Тарском уезде Омской области — 35 тыс., что составляет около 15% поголовья (Бутурлин, 1924). В 1924/25 гг. в Российской Федерации, на Украине и в Узбекистане ими задавлено 865 тыс. домашних животных (Дементьев, 1933). В Белоруссии в этот год потеряно более 71 тыс. голов (Сержанин, 1961). Жители Горно-Алтайской автономной области лишились 6% всего поголовья лошадей, 2,5% крупного и 4% мелкого рогатого скота, 8,5% маралов и около 1% свиней. В Хакасии за январь – март 1923 г. уничтожено 10,8 тыс. домашних животных (Бондарев, 1989). В Кировской области в 1926 г. эти звери только в 10 районах загрызли 375 лошадей, 1432 головы крупного рогатого скота, 17728 овец, 1004 свиньи (Лобачев, 1939). В Адлерском районе вблизи Кавказского заповедника в 1935 г. хищники зарезали 11 лошадей, 46 голов крупного рогатого скота и 967 свиней (Теплов, 1938).

Эта вспышка численности волка, также оказавшая значительное негативное воздействие на популяции диких копытных и способствовавшая сокращению их ареалов, большими усилиями погашена к концу 1930-х гг. Однако вскоре, в

период Второй мировой войны, борьба с хищником ослабла (в 1942 г. добыли всего 4,1 тыс. особей), и Россия пережила новую волну подъема его численности минимум до 150 тыс. (см. монографию «Волк», 1985). В военные и послевоенные годы потери домашних и диких животных от волка на территории России также исчислялись сотнями тысяч голов. В Кировской области, например, в 1944–1950 гг. загрызено 6396 лошадей, 4867 голов крупного рогатого скота, 25476 овец, и зарегистрировано много случаев нападения хищников на людей (Павлов, 1999а).

В 1944–1946 гг. в России ежегодно истребляли 40–44 тыс., в СССР — до 62 тыс. волков. В 1947–1951 гг. в загопункты поступило 274 тыс. волчьих шкур (Миленушкин, 1957; Павлов, 1990; Бибииков и др., 1992). В конце 1940-х и в 1950-е гг. добыча этого зверя постепенно уменьшилась с 38 до 14 тыс. (рис. 15). Самая низкая численность волка (7,5–11 тыс. особей) в России была во второй половине 1960-х – первой половине 1970-х гг. И именно в этот период наблюдался бурный рост населения диких копытных, лося в частности (рис. 15). Тем не менее и при минимальной численности эти хищники, по неполным данным Главохоты



Рис. 15. Численность лося (1) и волка (2) и уровень добычи (3) этого хищника в России

По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ; Государственной службы учета охотничьих ресурсов России; ЦСУ Госкомстата; а также по: Покровский, Щадилов, 1962; Филонов, 1983; Граков, 1986; Павлов, 1990; Борисов и др., 1992; Ломанов и др., 1996, 2000, 2004; Губарь, 2000, 2004, 2007; Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана ... в сезоне охоты 2005–2006; ...2006–2007; ...2007–2008 гг. в Российской Федерации

РСФСР, в 1973 г. загрызли более 36 тыс. (Козловский, 2003), в 1975–1976 гг. в 30 областях — около 20 тыс. домашних животных (Осмоловская, Приклонский, 1979) и примерно столько же — в РСФСР в 1978–1982 гг. (Бондарев, 1989).

В середине XX в. «зеленые» взяли хищника под свое покровительство, а некоторые зоологи и журналисты представили его «санитаром» в природе и пожирателем мышевидных грызунов. Сразу же замечу, что в вольерных опытах, проведенных замечательным зоологом В.Г. Юдиным (1992), волки без колебаний нападали на копытных животных, а полевок, мышей и крыс поедали очень редко, неохотно, и эта пища часто вызывала рвоту даже у голодных зверей. В отдельных западноевропейских странах, Канаде и США, где плотность населения диких копытных стала превышать допустимые уровни, даже осуществили реинтродукцию этого зверя, правда в очень ограниченном масштабе. В России всплеск «волколюбия» тоже привел к гласному и негласному запрету на его добычу, что способствовало, наряду с другими факторами (Павлов, 1990), новому подъему численности и увеличению потерь копытных.

В 1990-е гг. на фоне социальных и экономических неурядиц поголовье хищника достигло очередного пика — 47 тыс. (рис. 15). И снова в российской прессе лавинообразно запестрели заметки о том, что «серые разбойники» среди бела дня разгуливают по деревням, режут домашний скот, угаскивают собак, нападают на людей и бесчинствуют в охотничьих угодьях, уничтожая последних лосей, оленей и косуль. На Урале волк стал одной из основных причин резкого снижения численности диких копытных (Киселев, 2000). В Якутии в 1992–2004 гг. хищники задрали 156 тыс. домашних северных оленей и 14 тыс. лошадей. Ущерб только оленеводческой отрасли в 2004 г. составил около 30 млн рублей (Охлопков и др., 2005). Не меньший урон они нанесли и популяциям диких северных оленей (Сафронов, 2005). Ежегодный ущерб от них сельскому хозяйству в Бурятии достигает 2–7 млн (Атутов, 2003; Краев, 2008), в Читинской области — 11 млн, в Астраханской области — 23–25 млн рублей (Российская охотничья газета. 2008. №№ 4 и 16). Ежегодные потери от волка в Иркутской области специалисты охотничьего управления оценивают, по разным методикам расчета, от 15 до 270 млн (Яковлев и др., 2005), в Красноярском крае — более 20 млн рублей (Суворов, 2001). В Российской Федерации эти звери ежегодно уничтожают до 430 тысяч копытных, а ежегодный ущерб животноводству достигает 285 млн рублей (Тычкин, 2008).

Рассмотрим влияние крупных хищников на популяции важнейших охотничьих видов копытных и попытаемся оценить масштаб потерь.

Воздействие хищников на популяции важнейших видов

Лось. Уровень смертности лося от волка значителен повсеместно (табл. 38). В Дарвинском заповеднике он ежегодно сокращал популяцию на 2–18%, в Окском — на 8–10% (Филонов, 1989; Лавровский, 1990), а в военные и послевоенные годы его доля в общей смертности копытных достигала в этих заповедниках 88% (Заблоцкая, 1967). В Березинском заповеднике волк становился причи-

ной гибели лося в 79% случаев, в охотничьих угодьях — в 47% (Сидорович, 1989). Через 8 лет после почти полного его истребления численность лося в заповеднике увеличилась в 9 раз (Лавов, 1984, 1985). В Центрально-Лесном заповеднике в 1975–1977 гг. хищник изымал ежегодно 21% популяции (Кочетков, 1990а,б). В Амуро-Уссурийском крае на долю этого хищника приходится 11% от всех погибших животных (Раков, 1965), в Нижнем Приамурье в зимний период он истреблял до 2% популяции (Дворядкин, 1975б).

Успешность охот волка на лося достигает 34–37%, причем это крупное копытное могут давить не только стаи, но и пары и даже одиночные звери, разрывая ему при хватках промежность, мышцы и сухожилия задних ног, бока, плечи, шею, нос (Бологов, 1981; Козловский, 1997; Приклонский, 1999). О потенциальных возможностях хищников и возможном уроне популяциям жертв можно судить по следующим не вызывающим сомнения примерам.

В Брянской области в 1975–1976 гг. только на территории трех охотничьих хозяйств волки задавили 53 лося, 94 косули, 6 оленей и 26 кабанов (Ватолин, 1979). В Ленинградской области за 30 дней в марте – апреле 1982 г. стая из 5 зверей уничтожила 13 особей, причем хищники пожирали внутренности и не более десятой части туш. В Бирском районе Башкирии 23 января 1981 г. 9 волков зарезали и съели 2 лосят, а на следующий день разорвали еще двух. На юге Чердынского района Пермской области зимой 1982 г. обнаружено 14 задавленных лосей, и хищники ни разу не возвращались к жертвам. В Добрянском районе той же области стая из 9 зверей в марте 1981 г. за две недели уничтожила 8 голов (Перовский, 1988). В Нязепетровском районе Челябинской области зимой 1987 г. на площади около 4 тыс. га стая за 12 дней добыла 6 особей (Матвеев, Бакунин, 1994). По сообщению М.П. Павлова (1990), лишь в одном небольшом моховом болоте в вятских лесах 4 волка загрызли 6 лосей и при этом довольствовались лишь внутренними органами. В Кировской области на р. Белая Холуница стая из 9 хищников за одну охоту растерзала на льду 7 особей. Все жертвы лежали в 200–400 м одна от другой. В каждом из административных районов в областях северо-востока европейской части России ежегодно только обнаруживается в среднем 16 задавленных ими лосей. По наступу они режут их столько, сколько смогут, и нередко почти не едят и не возвращаются к ним долгое время (Козловский, 1996, 1997).

Хищничество волка избирательно в зависимости от возраста жертвы. Иногда он избегает нападать на взрослых лосей, которые активно обороняются ногами и рогами, нанося порой смертельные удары (Раков, 1965; Павлов, 1990; Stephenson, Wallenberge, 1995), но сеголетки представляют сравнительно легкую добычу. Лосята обычно следуют в группе последними и при погоне чаще становятся жертвой хищника (Гордиук, 1996). Из-за быстрой утилизации (стая съедает сеголетка почти полностью или полностью — Лавровский, 1990) регистрируются далеко не все случаи гибели (Щербаков, 1986), однако и при этом их доля среди жертв волка составляет 40–92% (табл. 56).

Молодые лоси в 6–10 раз более уязвимы, чем взрослые животные, из которых самки подвергаются нападению хищников в 1,4 раза чаще, чем самцы. Оди-

Таблица 56. Уровень смертности лосей в разных половых и возрастных группах от разных причин

Район	Все- го, голов	Взрослые, %		Моло- дые, % %	Причины гибели	Источник информации
		самцы	самки			
Белоруссия	182	22	29	49	Естественные	Сидорович, 1989
Дарвинский з-к	247	25	29	46	—“—	Филонов, 1989
Башкирский з-к	23	35	22	43	—“—	—“—
Окский з-к	177	18	30	52	—“—	—“—
Мордовский з-к	35	40	31	29	—“—	Филонов, 1977
П.-Ильчский з-к	60	29	30	41	—“—	—“—
Лапландский з-к	55	50	10	40	—“—	—“—
Кировская обл.	68			31	—“—	Глушков, 1988
Тува	?	29	29	43	—“—	Смирнов, 1994
Окский з-к	25	11	43	46	Утонули	Филонов, 1977
П.-Ильчский з-к	12	17	25	58	—“—	—“—
С.-восток Сибири	64	22	28	50	—“—	Чернявский, Домнич, 1989
Дальний Восток	17	12	30	58	—“—	Раков, 1965
—“—	12	33	—	67	Истощение	—“—
С.-запад России	77	28	38	42	Волк	Верещагин, Русаков, 1979
Березинский з-к	140			40	—“—	Лавов, 1986
Дарвинский з-к	156	23	31	46	—“—	Филонов, 1989
Окский з-к	62	18	8	74	—“—	—“—
—“—	?			85	—“—	Лавровский, 1990
П.-Ильчский з-к	20	14	43	43	—“—	Филонов, 1977
Ц.-лесной з-к	19	26	32	42	—“—	Бологов, 1981
Смоленская обл.	13	8	—	92	—“—	Кузьмин, Хахин, 1980
Тамбовская обл.	46	4	13	83	—“—	Херувимов, 1969
Удмуртия	59	17	37	46	—“—	Козловский, 1996
Алтай	119	21	33	46	—“—	Бондарев, 1986
Забайкалье	32	34	28	38	—“—	Дицевич, 1980
Якутия	12	33*	*	67	—“—	Тавровский и др., 1971
Дальний Восток	17	12	29	59	—“—	Раков, 1965
Дарвинский з-к	52	23	19	58	Медведь	Филонов, 1989
Лапландский з-к	20	65	10	25	—“—	—“—
П.-Ильчский з-к	18	41	24	35	—“—	Филонов, 1977
Забайкалье	22	13	23	64	—“—	Дицевич, 1980
Дальний Восток	78	15	12	73	—“—	Раков, 1965
Окский з-к	19	45	50	5	Браконьеры	Филонов, 1977
Мордовский з-к	18	39	61	0	—“—	—“—
Ильменский з-к	?	82	18	0	—“—	Филонов, 1983, 1989
Липецкая обл.	?	80*	*	20	—“—	Побединский, 1997

* Общее число.

ночные животные погибают в 2,5 раза чаще. Нападений волка меньше, если в группе более 4 лосей (Бондарев, 1986). Молодые особи, уцелевшие после встречи с хищниками, из-за более продолжительной, чем у взрослых, стресс-реакции могут покинуть свой участок обитания (Гордиук, 1996).

Медведь в большинстве регионов наносит менее существенный урон популяциям лосей, чем волк, но, тем не менее, он весьма ощутим. Из 11797 лосей, найденных погибшими на территории России в 1980–1982 гг., жертвами волка

стали 22%, медведя — 9% (Перовский, 1988). В Карелии размер ущерба популяции от медведя составляет в среднем 3% и 7–8% в отдельные годы (Тирронен, 2008). В Кировской области из 280 погибших лосей 20% было убито волками и 2% — медведем (Глушков, 2001). В Лапландском заповеднике (Филонов, 1989) и на Дальнем Востоке (Раков, 1965) доля медведя в общей смертности лося от естественных причин достигает 43–47%. На Аляске меченые радиопередатчиками звери летом добывали в среднем одного лося за 5,5–8,5 дней, преимущественно (47% от всех жертв) сеголетков (Ballard et al., 1981). За год каждый взрослый медведь убивает как минимум 1–4 взрослых особей и 5 лосят (Voertje et al., 1988). В Канаде из 543 зарегистрированных погибших особей 50% убиты медведями, 26% — волками и только 9% — охотниками (Larsen et al., 1989).

Иногда лоси становятся жертвами тигра (Раков, 1965). В многоснежье усиливается хищническая роль росомахи (Теплов, 1960; Филонов, 1989; Кожечкин и др., 2005). Изредка лосят давят рыси. В Сумароковском заказнике Костромской области в 1980–1981 гг. ими уничтожено 7 сеголетков (Перовский, 1988).

В России в 1958–1964 гг. доля хищников в общей смертности лося от естественных причин составляла в среднем 17% (Заблоцкая, 1967), в 1980-е гг. — 31,5% (Перовский, 1988), а в 1990-е гг. при увеличении численности хищников этот фактор стал основным.

Европейская и сибирская косули. Хищники заметно сокращают численность косуль, причем хищничество многократно усиливается в многоснежные зимы и при образовании наста, затрудняющего передвижение жертв.

Волк явно угнетающе воздействует на популяции европейской косули. В Литве это особенно ярко проявилось в военные и послевоенные годы (Данилкин, Блузма, 1992). В Латвии ее поголовье стало расти с 1825 г., когда начали выплачивать премии за убитых хищников и их численность намного уменьшилась (Гарозс, 1987). В Одесской области стая волков из 4–5 особей за зиму истребляла не менее 60 косуль (Гурский, Назаренко, 1969). В Кавказском заповеднике из-за массовой гибели от хищников копытные доживают лишь до 4-летнего возраста (Дуров, 1990).

Еще больший урон волки наносят сибирской косуле. В Жигулевском заповеднике за одну ночь 9 марта 1977 г. один волк зарезал 6 особей (Белянин, 1979). В Бавлинском районе Татарии 15 января 1981 г. эти хищники разорвали 5, а в Оренбургской области 12 декабря 1982 г. — 3 косуль (Перовский, 1988). По наблюдениям С.А. Северцова (1941), на Урале стая из 7 волков уничтожала до 15 косуль в месяц. В Ильменском заповеднике с 1936 по 1946 гг. они ежегодно истребляли от 10 до 29% популяции. Остатки копытных находили в 96% исследованных экскрементов хищников (Аверин, 1949; Филонов, 1974). В Восточной Сибири волк в основном кормится косулями, а в период миграций, как и на Дальнем Востоке, следует за стадами (Фетисов, 1953). В Северном Забайкалье он уничтожает около 30% популяции, невзирая на пол и возраст. После истребления хищников на опытном участке за два последующих года численность косуль увеличилась на 50% (Лавов, 1971б, 1974, 1982). В Якутии особенно ощу-

тим их пресс в многоснежные годы; после зимы 1957/58 гг. поголовье копытных в бассейнах рек Токко и Чары уменьшилось более чем в 10 раз (Тавровский и др., 1971). По сообщению А. Уола-Айана (2005) два матерых зверя в марте – начале апреля на маршруте в 67 км задрали 28 косуль, часть из них задавлена ради забавы. В Амурской области на 30-километровых маршрутах находили до 9 косуль, растерзанных волками (Перовский, 1988). На Дальнем Востоке два–три хищника за сутки давят до 12–14 зверей, в местах зимней концентрации каждый уничтожает за снежный период по 20–30, а за год — до 35–45 особей. В лесных биоценозах они изымают ежегодно 20–25% популяции (Кучеренко, 1976, 1979; Кучеренко, Швец, 1977; Кучеренко, Зубков, 1980; Бромлей, Кучеренко, 1983).

В Казахстане волк также наносит наибольший урон косулям при глубокомоснежье и настах, которые особенно часты в северной части республики. В Южном Прибалхашье в разные годы их доля в питании хищника составляет от 3 до 98% (Слудский, 1953; Слудский и др., 1984), в Заилийском Алатау — 15% (Жиряков, 1980).

При высокой плотности населения косуль и легкой доступности добычи масштаб хищничества волка несоразмерен с потребностями. За 34 года наблюдений, судя по записям в полевых дневниках, я обнаружил 301 задавленную косулю, из них практически нетронутыми, за исключением смертельных ран, были 65 (22%) особей, утилизировано менее половины туши — у 67 (22%), более половины или почти полностью — у 169 (56%). Звери, за редким исключением, не возвращались к остаткам своих жертв и не прятали пищу в прок.

В ряде регионов не меньший ущерб популяциям косуль причиняет рысь. За год только в Амурской области от нее гибнет до 6–10 тыс. особей (Дымин, 1975; Кучеренко, Швец, 1977; Бромлей, Кучеренко, 1983). Этот хищник при обилии и легкой доступности жертв давит их гораздо больше, чем требуется для питания, убивая почти ежедневно, а иногда и до 2–3 в день (Дымин, Юдаков, 1967). Косули составляют главный компонент рациона рыси в Забайкалье (Смирнов, 1978) и на Алтае (Дулькейт, 1963). Зимой 1969/70 гг. на одном из участков площадью 50 км² в Южном Прибайкалье 5 хищников сократили численность жертвы на 80% (Лавов, 1970). В Приангарье рыси следуют за мигрирующими стадами и их местообитания приурочены к зимовочным стациям копытных, остатки которых отмечены в 100% экскрементов хищников (Ельский, Шишкин, 1979). В Назаровском районе Красноярского края в марте – апреле 1980 г. одна рысь по насту задавила 12 косуль (Перовский, 1988). На Урале этот хищник уничтожает от 5 до 45% поголовья (Киселев, 1974, 1979). В Грузии доля европейской косули среди жертв рыси составляет 45% (Бараташвили, 1982), в Швейцарских Альпах — 54%. С помощью радиопрослеживания здесь установлено, что взрослый зверь убивает в среднем одну косулю за 6,6 дня, а самка с двумя детьми — одну за 2,7 дня, т.е. годовая потребность одного хищника — около 60 косуль (Breitenmoser, Haller, 1987).

Волк и рысь нередко оказывают совместное давление на популяции косуль, препятствуя быстрому восстановлению их ресурсов (Гарозс, 1979, 1987; Ранд-

везр, 1985). На северо-западе России эти хищники становились причиной гибели копытных в 38% случаев (Верещагин, Русаков, 1979). В Карпатах в многоснежную зиму 1975/76 г. из 215 погибших косуль на долю хищников отнесено 155 (67,3%); волк был причиной смерти в 23% случаев, рысь — в 45% (Керечун, 1979). На Дальнем Востоке из 625 зарегистрированных случаев смерти косуль от хищников доля волка составляла 65%, рыси — 29%, тигра — 3% и харзы — 3% (Раков, 1979).

Хищничество волка и рыси все же относительно сбалансировано: при снижении численности одного из них и ослаблении его влияния на популяцию жертвы возрастает хищническая роль другого (Бромлей, Кучеренко, 1983; Матюшкин, 1985). Например, в Ильменском заповеднике в предвоенные годы на долю многочисленного в тот период волка приходилось 67,5% от числа всех погибших косуль, а на долю рыси — только 3%; в послевоенные годы при резком снижении численности волка гибель от него сократилась практически до нуля, зато смертность от рыси увеличилась до 84% (Филонов, 1974, 1975). Аналогичная ситуация зарегистрирована в Хинганском заповеднике в Амурской области (Дарман, 1982а,б).

Значительный ущерб поголовью косули, сравнимый в некоторых случаях с гибелью от волка, наносят бродячие и пастушьи собаки. В Жигулевском заповеднике на их долю от числа найденных погибшими приходится 22% (Беянин, 1980а,б), в заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области и его окрестностях — 17% (табл. 39). Известны случаи собачьей охоты, иногда стаями, в Казахстане (Слудский и др., 1984; Плешак, 1980). Особенно опасны они во время наста. В Оренбургской области в феврале, по сообщению охотоведа К.М. Артамонова, собаки за один день разорвали трех зверей. В Красноармейском районе Приморского края 10 марта 1982 г. по насту ими задавлено 18 косуль (Перовский, 1988).

Еще более губительное воздействие оказывают гибриды волка и собаки. В районе радиоактивного следа в Челябинской области за 8 лет с 1971 г. несколько их стай почти в 5 раз сократили численность местной группировки косуль, насчитывающей около 500 особей (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1982).

Лисица во многих районах Европы оказывает значительное влияние на численность европейской косули, существенно снижая уровень прироста (Raesfeld, 1956; Borg, 1962; Pielowski, 1970; Wandeler, 1975; Stubbe, Passarge, 1979; Cederlund, Lindstrom, 1983). В Беловежской пушче в годы интенсивного истребления этого хищника популяция косуль значительно увеличивалась (Владышевский, 1968). В Крыму на долю лисицы приходилось более 50% случаев гибели этих копытных (Рухлядев, 1948; Янушко, 1957), на Украине — до 20% (Карпенко, 1966). Потери от нее несет и сибирская косуля. В Казахстане остатки косулят часто находят возле нор и в экскрементах этого хищника. В многоснежные зимы наблюдались случаи преследования лисицами детенышей и даже взрослых особей (Слудский и др., 1984). Аналогичные ситуации отмечены в Якутии (Тавровский и др., 1971) и Приангарье (Ельский, Шишкин, 1979).

Вредоносная деятельность шакала, видимо, сравнима с таковой лисицы. Гораздо меньший ущерб причиняют другие хищники: россомаха, харза, тигр, бурый медведь; новорожденных иногда истребляют барсук, енотовидная собака, куница, снежный барс, беркут, степной орел (Фетисов, 1953; Арабули, 1966; Айзин, 1969; Бромлей, Кучеренко, 1983; Слудский и др., 1984; Жиряков, Джансынаев, 1986).

Избирательна ли роль хищников в популяциях косуль? Мнения на сей счет противоречивы, особенно в отношении рыси (Малафеев, Кряжимский, 1984). По данным А. Бубеника (Bubenik, 1966), смертность самок косуль от волка и рыси почти в два раза превышает гибель телят и самцов. По сведениям К.П. Филонова (1977), доля самцов в пище волка (53%) почти в два раза больше, чем самок (26%) и телят (21%), в то время как рысь в 90% случаев давит взрослых самок и лишь в 10% — самцов. М.Н. Смирнов (1978), напротив, нашел, что в Западном Забайкалье сеголетки чаще становятся жертвой рыси (50%), чем взрослые и полувзрослые самки (36%) и самцы (14%). В Чехословакии соотношение самец : самка : теленок составляло 1 : 1,8 : 0,9 (Hell, 1979). По моим наблюдениям ($n = 301$), волк чаще давит сеголетков (53%), а взрослых самцов (25%) и самок (22%) почти поровну; рысь ($n = 14$) — взрослых самок (64%), реже — сеголетков (21%) и взрослых самцов (15%). Соотношение погибших от гибридов волка и собаки ($n = 79$) было иным: самцы — 25%, самки — 39% и сеголетки — 36%. Лисицы, шакалы и другие мелкие хищники уничтожают в основном детенышей.

Благородный олень. Олени — сравнительно легкая добыча для волка, который давит жертву независимо от ее физического состояния, пола и возраста, в больших количествах и чаще, чем других копытных, живущих в тех же биотопах (Кудактин, 1986; Федосенко, 1986; Колобаев, 1989; Завацкий, 1990).

На Южном Урале, например, лось становится жертвой волка в 23% случаев, марал — в 47% и косуля — в 30%. Большая уязвимость благородного оленя в сравнении с косулями и лосем связана с относительно узким набором видовых «приемов спасения» и низкой их эффективностью. Кроме того, хищники преследуют его более упорно и на большее расстояние: в 93% случаев погоня за лосем и косулей не превышает 1 км, тогда как благородного оленя в 60% случаев они преследуют на расстояние до 3 км и более. При высоком снеге и насте масштаб смертности оленей значительно превышает естественные потребности хищников в пище, которые питаются только свежим мясом, не подходя к остаткам (Гордиук, 1986а, 1996). В Кавказском заповеднике при высокой плотности населения благородного оленя доля успешных охот волка достигает 37%. Расчетная годовая добыча одной семьи хищника — до 40 особей копытных животных. В 1976/77 гг. в одной из многоснежных долин они уничтожили более половины местной группировки оленей (Кудактин, 1986). В многоснежную зиму 1971/72 гг. от волка здесь погибло до 2,5 тыс. оленей, или около четверти популяции. В годы высокой численности хищники истребляют почти весь приплод копытных (Дуров, 1974). В Ростовской области волки за две зимы изъяли 21 оленя из 50 выпущенных зимой 1971/72 гг. (Львов, 1980). В Воронежской

Таблица 57. Уровень смертности (%) благородных оленей в разных половых и возрастных группах от различных причин

Район (источник информации)	Погибло, особей	Взрослые		Годо- валы	Сего- летки	Причины гибели
		самцы	самки			
Воронежский з-к (11)	241	34,8	27,4	—	37,8	Естественные
—“ (4)	309	42	20	—	38	—“
Кавказский з-к (4)	113	23	47		30	—“
Башкирский з-к (10)	141	13	27	12	48	—“
Алтайский з-к (10)	253	32	54	1	13	—“
З-к “Столбы” (10)	60	26,7	28,3	—	45	—“
—“ (25)	355	21,4	31,6	—	47,0	—“
Тува (7)	254	55,9	28,7	—	15,4	—“
Забайкалье (14)	44	57,1	14,3	—	28,6	—“
Воронежский з-к (4)	231	44,4	13,4	—	42,2	Истощение
Беловежская пуца (13)	184	13,0	24,5	—	62,5	—“
Башкирский з-к (26)	?	20			56	—“
Кавказский з-к (4)	10	20	50	—	30	—“
Горный Алтай (5)	22	86,4	4,5	—	9,1	—“
З-к “Столбы” (25)	?	23	9	—	68	—“
Приморье (24)	76	65–70	10–15	—	30	—“
Воронежский з-к (4)	52	6,1	55,5	—	38,4	Волк
—“ (12)	160	35	15	—	42,5	—“
Беловежская пуца (13)	30	13,6*	*	18,2	68,2	—“
Латвия (19)	?	6*	51*	*	44	—“
Кавказский з-к (20)	85	38,8	42,6	5,8	12,8	—“
Башкирский з-к (10)	97	5	30	16	49	—“
—“ (21)	42	9,5	23,8	21,4	45,2	—“
Центр. Области РФ (1)	31	31	29	26	14	—“
Алтайский з-к (10)	126	28	55		15	—“
Западный Саян (3)	262	52*	48*	*	*	—“
З-к “Столбы” (25)	16	37,5	18,7	—	43,8	—“
Прибайкалье (17)	27	63				—“
Забайкалье (14)	17	52,9	17,7	11,7	17,7	—“
Якутия (6)	18	6	22	—	72	—“
Зейский з-к (22)	12	13,8	60	—	26,2	—“
Приамурье (2)	171	44	36	—	20	—“
Сихотэ-Алинь (9)	22	13,7	13,6	9,1	63,6	—“
Тянь-Шань (8)	17	59,8*	*	—	40,2	—“
З-к “Столбы” (25)	73	23	6	—	71	Собаки
Воронежский з-к (26)	28	9,1*	18–25*	*	73–100	—“
Башкирский з-к (18)	?	14	*	*	86*	Рысь
З-к “Столбы” (10)	6	—	17	—	83	—“
Беловежская пуца (16)	29	10,3	20,7	13,8	55,2	—“
Алтайский з-к (10)	10	33	33	—	23	Медведь
З-к “Столбы” (10)	16	12	25	7	56	Росомаха
Воронежский з-к (15)	16	44	50	—	6	Человек **
Кавказский з-к (15)	26	50	50	—	0	—“
Тува (7)	?	29,7	54,1	—	16,2	—“

Источник информации: 1 — Кузьмин, Хахин, 1980; 2 — Раков, 1975; 3 — Завацкий, 1986б; 4 — Филонов, 1976; 5 — Собанский, 1992; 6 — Тавровский и др., 1971; 7 — Смирнов, 1988, 1994;

8 — Федосенко, 1980; 9 — Капланов, 1948; 10 — Филонов, 1989; 11 — Мертц, 1957; 12 — Жарков, 1957; 13 — Шостак, 1975б; 14 — Смирнов, 1984, 1986; 15 — Филонов, 1977; 16 — Шостак, Буневич, 1986; 17 — Ипполитов, 1983; 18 — Гордиюк, 1981; 19 — Гаросс, 1985; 20 — Кудактин, 1986; 21 — Гордиюк, 1986а; 22 — Колобаев, 1989; 23 — Гордиюк, 1996; 24 — Гапонов, 1991 (по данным Д.Г. Пикунова); 25 — Суворов, 1989; 26 — Лихацкий и др., 1995. Прочерк — отсутствие данных.

* Общее число.

** В основном браконьерская добыча.

области отмечена гибель от них 202 оленей, что составляет 67% от всех зарегистрированных жертв. В Центральном Черноземье их доля в числе жертв меньше — 16% (Простаков, 1996). В Латвии волк и рысь ежегодно снижают прирост популяции примерно в два раза, а в суровые зимы — в 3–5 раз (Гаросс, 1985). В Воронежском заповеднике при общей высокой численности копытных 5–10 местных волков не оказывали существенного влияния на популяцию, изымая менее 1% населения. Однако с момента формирования полноценной стаи доля благородного оленя среди жертв возросла до 31% (Лихацкий и др., 1995). В Башкирском заповеднике (Гордиюк, 1980) и заповеднике «Столбы» (Зырянов, 1977) волк изымает до 10% населения оленя. В «Столбах» годовая добыча стаи из 6–8 хищников составляет 14–18 голов (Суворов, 2001). Здесь же лишь в течение одного месяца один хищник легко задавил 8 маралов (Кожечкин и др., 1990). Многочисленные факты гибели благородного оленя от хищников в Южной Сибири приводятся в замечательной монографии М.Н. Смирнова (2007). Во многих районах эти копытные составляют основу питания волка (Носков, 1980; Завацкий, 1986; Баранов, Иванова, 1989; Собанский, 2005). На Дальнем Востоке при многоснежье и насте каждая встреча с волком кончается гибелью оленей. Стая из 5–6 особей лишь в зимние месяцы уничтожает до 40 изюбрей, а один хищник за год давит их не менее 12–15 (Кучеренко, 1979). В Приамурье из 171 убитого волками оленя 44% добыто по глубокому снегу и насту, 34% — на наледях рек, 13% — в полыньях, 9% — у отстоев (Раков, 1975). Часть копытных, выгнанных хищниками на непрочный лед, тонет в реках (Перовский, 1988).

В разных регионах наблюдается повышенная гибель от хищника разных половых или возрастных групп оленей (табл. 57). В горах Кавказа он чаще давит взрослых самцов (Кудактин, 1986). В Западном Саяне волк истребляет примерно равное количество самцов и самок: 8% самцов оленей погибают в возрасте до 4 лет, 40% — от 6 до 9 лет и 52% — в 10–15 лет; погибших самок в возрасте до 2 лет — 22%, от 3 до 8 лет — 21% и от 9 до 17 лет — 57%, т.е. старые особи гибнут чаще (Завацкий, 1992). Наиболее доступны волку все же молодые животные (табл. 57). Он, как и медведь, хорошо знает места отела оленей и легко разыскивает телят (Александров, 1968; Кудактин, 1975, 1982а,б), съедая их быстро и почти полностью. Поэтому реальная доля погибших от волков оленят значительно больше, чем обычно фиксируется. При бегстве от опасности сеголетки всегда следуют за матерью, и в итоге, из-за «арьергардного» положения, они также чаще становятся жертвой хищника (Гордиюк, 1996). В Беловежской пуще далеко не случайно пики популяции оленей приходится именно на годы

интенсивной борьбы с хищниками, во время которых выживаемость молодняка возрастала с 50 до 62% (Шостак, 1983).

Другие хищные звери (бурый медведь, собаки, тигр, рысь, иногда россомаха и харза) приносят заметно меньший вред популяциям благородного оленя. Тем не менее в некоторых районах он весьма ощутим (табл. 57). В Воронежском заповеднике после уничтожения волка копытных стали преследовать собаки, жертвой которых становились в основном (73–100%) молодые животные (Ли-хацкий и др., 1995). На Кавказе ежегодно до 20% оленят погибают от медведя (Александров, 1966). В Приморском крае основной враг изюбря — тигр (Гапонов, 1991; Матюшкин, 1992; Мысленков, Микуэл, 1997), уничтожающий за год до 1200 особей, что составляет 4–6% популяции (Кучеренко, Сухомиров, 1972). На юге Красноярского края в заповеднике «Столбы» россомахи и рыси за зимний сезон дают около 20–30 молодых маралов. Медведь ловит взрослых оленей как по снегу, так и летом (Зырянов, 1975). В последние годы в этом районе особенно активным хищником стала россомаха — потери копытных от нее превышают урон от волка. По глубокоснежью россомаха подкрадывается к оленю, запрыгивает на спину и умерщвляет, разрывая кровеносные сосуды на шее. Известны случаи длительной успешной погони россомах за крупными взрослыми самцами (Кожечкин и др., 1990, 2005). Еще больший урон приносят бродячие собаки — зарегистрировано 73 задавленных ими марала (из них 71% сеголетков) и значительное количество косуль (Суворов, 1989). В Кавказском заповеднике наблюдались случаи нападения на оленят хищных птиц — орла-могильника и беркута (Александров, 1968).

Пятнистый олень. Хищничество — весьма значимый фактор и в популяциях пятнистого оленя (табл. 41). В Лазовском заповеднике на долю хищников приходится 64% всех случаев гибели оленей (Присяжнюк, 1967). В Приморье волк ежегодно уничтожает от 5 до 30% поголовья, больше всего — в период наста в марте – апреле (Бромлей, 1956). В Мордовском заповеднике также наиболее высоки потери от волков, уничтоживших 44 оленя только в 1981 г. (Перовский, Петрашов, 1984). Они добывают здесь чаще взрослых самок, нежели взрослых самцов (14%) и сеголетков (13%). На ослабевших от голода копытных нападают не только волк, рысь, медведь, собаки, но и кабаны (Бородин, 1989). В Свердловской области стаи собак наносили немалый урон стадам, содержащимся в вольерах (Мордвинов, 1997). В Ильменском заповеднике в период с 1940 по 1966 г. половина всех погибших оленей приходилась на счет волка, но с 1972 г. до 50% возросли потери от рыси (Дворников, 1984). В Окском заповеднике основным их врагом также был волк — 63% от зарегистрированных случаев гибели (Зыкова, 1965; Филонов, 1976; Червонный, 1980). В хоперской популяции эти хищники лишь в 1978–1980 гг. уничтожили 58 особей (Перовский, 1988) и в общем оказали некоторое положительное влияние, изымая ослабленных, инвазированных и больных животных, чаще (табл. 58) — сеголетков (Печенюк, 1979, 1986). В Хосровском заповеднике в Армении волки полностью уничтожили первую партию выпущенных здесь оленей (Айрумян, 1962).

Таблица 58. Уровень смертности пятнистых оленей в разных половых и возрастных группах

Район	Погибло оленей, п	Взрослые, %		Сего-летки, %	Причины гибели	Источник информации
		самцы	самки			
Приморье	38	29	39,5	31,5	Естественные	Бромлей, 1956
Мордовский з-к	42	29	33	38	Волк	Филонов, 1989
–“–	169	32	22	46	Естественные	–“–
–“–	46	52	6,7	41,3	Истощение	Филонов, 1977
–“–	?	39	21	40	–“–	Бородин, 1989
Ильменский з-к	17	22	61	17	Волк	Филонов, 1976
Хоперский з-к	44	45,5*		54,5	–“–	Печенюк, 1986
–“–	21	71,4	4,8	23,8	Истощение	Казневский, 1971

* Общее число.

Северный олень. Крупные хищные звери вносят немалый вклад и в регуляцию населения северного оленя (Тавровский и др., 1971; Соколов, 1975; Филонов, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983; Колпашиков, Дорогов, 1986; Макарова, 1990; Новиков, 1996; Сафронов, 2005). Доля этого фактора в общей смертности животных, вероятно, составляет 33% (Перовский, 1988).

Избирательное влияние волка на популяции северного оленя дискуссионно. Этот хищник отчасти выбирает больных и ослабленных зверей (Насимович, 1955; Крайслер, 1966; Мичурин, 1970), а также домашних оленей, примкнувших к стадам диких (Семенов-Тян-Шанский, 1977), однако в целом его селективная роль проблематична. Волк, скорее всего, не выбирает жертву в зависимости от определенного возраста или пола. В Якутии (Тавровский и др., 1971) он уничтожает преимущественно телят (32% от всех добытых им оленей), однолетних особей (24%) и 2–3-летних самцов (22%), а на севере Эвенкии — взрослых (85%) особей (Колпашиков, Дорогов, 1990), на Таймыре половозрастной состав жертв примерно соответствует структуре популяции (Лайшев и др., 2002). В Лапландском заповеднике из 18 загрызенных волком оленей 15 (83%) оказались самцами (Семенов-Тян-Шанский, 1977).

Немало оленей давят медведь и росомаха (Теплов, 1960; Водопьянов, 1970; Тавровский и др., 1971; Филонов, 1976; Семенов-Тян-Шанский, 1977; Колпашиков, 1982; Собанский, 1992; Лайшев и др., 2002). Ареал росомахи почти полностью совпадает с областью распространения северного оленя, и во многих районах она живет в основном за его счет, поедая погибших или добывая новорожденных и ослабленных животных, а зимой по рыхлому снегу и непрочному насту убивает и взрослых здоровых особей.

Роль пса в тундровых популяциях оленей оценивается неоднозначно (Друри, 1949; Тавровский и др., 1971). На Таймыре неоднократно наблюдали попытки нападения этого хищника на телят в момент отела важенок, а остатки новорожденных находили у большинства нор (Зырянов, 1979; Колпашиков, 1982; Лайшев и др., 2002). В таежных популяциях на молодых особей может нападать рысь

(Тавровский и др., 1971). В Лапландском и Печоро-Илычском заповедниках зарегистрированы случаи гибели оленей от собак (Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Филонов, 1976). Весной некоторый ущерб телятам причиняют орлан-белохвост, ворон, бургомистр и белая сова (Колпащиков, 1982; Лайшев и др., 2002).

Кабан. Как и у других копытных, начало интенсивного роста поголовья кабана совпадает с периодом максимальной депрессии численности волка, а периоды стабилизации и сокращения ресурсов коррелируют с увеличением населения этого хищника (Кузьмин, Хахин, 1980; Лавов, 1986; Лавов, Воронова, 1986; Побединский, 1989, 1997; Фадеев, 1990; Данилкин, 2002).

Регистрируемые потери диких свиней от волка сравнительно невелики, хотя во многих районах этот хищник стал основным их потребителем. Основная причина низких фиксируемых потерь кроется, прежде всего, в сложности обнаружения остатков животных, предпочитающих жить в хорошо защищенных местах. Кроме того, хищники съедают поросят практически полностью. Я наблюдал в Тульской области, как три волка в декабре утилизировали крупного поросенка за одну трапезу, оставив лишь раздробленные лопаточные кости.

Немаловажно и пищевое предпочтение. Большую роль в формировании пищевой специализации волка играет тот вид копытных, которым щенки выкармливаются летом. В Дарвинском заповеднике, где места воспитания молодняка приурочены к концентрациям лося, в их пище в дальнейшем доминирует этот вид (98%), тогда как на сопредельных территориях — кабан, доля которого среди жертв достигает 73% (Нестеренко, 1989).

Видовое соотношение жертв в разных районах неодинаково (табл. 59). В некоторых областях европейской части России, где кабан по численности не уступает лосю, хищник режет его вдвое реже (Приклонский, 1999). В Дарвинском заповеднике в период с 1973 по 1986 г. соотношение погибших кабанов и лосей еще выше — 1:11 (Нестеренко, 1988). В Беловежской пуще, однако, волк предпочитал охотиться на кабана (49%) и косулю (37%), а оленя при такой же численности давил в 3 раза меньше (14%). Хищничество усиливалось в годы, когда в популяции было больше молодых особей и при неурожаях желудей, когда истощенные животные ослаблены (Гаврин, Донауров, 1954). Позднее, в 1980-е гг., основным объектом хищника стала косуля (коэффициент избирательности 4,4), затем олень (3,2), лось (2,7), и последнее место (1,2) занимал кабан (Буневич, 1988). В Полесском заповеднике (в зоне Чернобыльской АЭС) в первые годы после его образования в рационе волка преобладал лось (50–60%), затем кабан (20–30%) и реже встречалась косуля (5–7%). При увеличении плотности населения копытных основной добычей хищника стали дикие свиньи, но после сокращения их поголовья от чумы в 1992 г. — лось. С 1998 г. кабан, восстановивший численность, снова составляет основу рациона волка (48,7%), затем идет косуля (27,4%), а доля лося сократилась значительно (Воронецкий и др., 1998, 1999; Воронецкий, Тышкевич, 1998; Кучмель, 1999). В Припятском (Литвинов и др., 1979, 1981) и Кавказском (Теплов, 1938) заповедниках кабан также преобладал в добыче хищника лишь в отдельные периоды.

Очевидно, что в питании волка чаще доминирует все же наиболее многочисленный вид копытных.

Меньшая уязвимость кабанов в некоторых районах, возможно, отчасти связана с их активной и, порой, эффективной защитой. Убить взрослого зверя не всегда удается даже стае, а нападения на секачей иногда заканчиваются гибелью.

Таблица 59. Избирательность добычи диких копытных животных крупными хищниками, %*

Район, хищник	Число регистраций, n**	Кабан	Лось	Олени	Косули	Другие виды	Источник информации
Карпаты:	336	3,0	–	21,1	75,9	–	Керечун, 1975
в т. ч. волк	144	12,5	–	46,5	41,0	–	Керечун, 1979
рысь	149	4,5	–	30,9	64,4	–	–“–
медведь	19	10,5	–	89,5	–	–	–“–
Карпаты	1636	14,0	–	5,0	56,0	25,0	Алмэшан и др., 1970
Прикарпатье	350	27,1	–	42,9	30,0	–	Слободян, Олейник, 1975
Причерноморье	49	32,7	–	–	67,3	–	Гурский, 1985
Беловежская пуша	560	48,9	0,2	14,3	36,6	–	Гаврин, Донауров, 1954
–“–	>186	10–14	1,8	47–55	22–24	13	Буневич, 1986, 1988
Белоруссия	729	28–46	13–72	8	1–39	–	Козло, Банад, 1985
Березинский з-к	299	41	54	4	1	–	Филонов, 1989
–“– :	456	33,6	55,7	8,3	2,4	–	Лавов, 1986****
в т. ч. волк	262	22,5	65,3	11,1	1,1	–	–“–
рысь	7	–	28,6	–	71,4	–	–“–
медведь	44	27,3	72,7	–	–	–	–“–
Припятский з-к	115	76,5	3,5	–	20,0	–	Литвинов и др., 1979
–“–	–	36,5	15,4	–	19,2	28,9	Кучмель, 1999
Дарвинский з-к	472	25	74,9	–	0,1	–	Филонов, 1989
Окский з-к	269	15	73	12	–	–	–“–
Мордовский з-к	217	8	45	47	–	–	–“–
Алтайский з-к	348	9	4	69	5	13	–“–
Припятский з-к	>47	57	31	–	12	–	–“–
С.-Шушенский з-к	>367	9	3	45	1	42	–“–
С.-Алинский з-к	>62	12	7	26	16	39	–“–
Лазовский з-к	>81	19	–	51	16	14	–“–
Ц.-Лесной з-к	184	22,8	77,2	–	–	–	Кочетков, Соколов, 1979
Хоперский з-к	280	2,8	6,8	90,4	–	–	Печенюк, 1995

Таблица 59. Окончание

Район, хищник	Число регистраций, n**	Кабан	Лось	Олени	Косули	Другие виды	Источник информации
Кавказский з-к	131	44,3	–	19,1	8,4	28,2	Теплов, 1938
–“–	77	15,6	–	74,0	–	10,4	Кудактин, 1982
–“–	678	16,7	–	47,8	–	35,5	Кудактин, 1986
–“–	812	13,9	–	37,4	–	48,7	Филонов, Калецкая, 1985
Кызыл-Агачский з-к	454	66,7	–	–	–	33,3	Литвинов, 1980
–“–	75	82,9	–	–	–	17,1	Лобачев, Петухов, 1984
Подмосковье	60	26,7	21,7	51,6	–	–	Кузьмин, Хахин, 1980
Брянская область	179	14,5	29,6	3,4	52,5	–	Ватолин, 1979
Южный Урал	?	–	23,2	47,1	29,7	–	Гордиук, 1996
Р. Или	?	23,7	–	–	35,9	40,4	Слудский, 1970
Тянь-Шань	134	13,3	–	2,1	27,0	42,4	Жирияков, 1990
Джунгарский Алатау	571	4–37	–	17–54	3–20	4–20	Федосенко, Жирияков, 1979
Таджикистан	50	48,0	–	12	–	40,0	Соков, 1985
З. Копетдаг***	130	61,5	–	–	–	38,5	Лукаревский, 1995
Западный Саян	396	1,8	–	66,2	3,0	29,0	Завацкий, 1986
Приамурье	72	6,9	6,9	5,6	73,6	7,0	Дымин, 1975
Хинганский з-к	332	28,0	–	6,5	61,9	3,6	Дарман, 1986
Дальний Восток:	1621	18,1	6,2	24,2	40,2	11,3	Раков, 1979
в т. ч. волк	828	6,9	2,3	39,1	50,9	0,8	–“–
рысь	210	6,7	–	2,8	89,0	1,5	–“–
медведь	296	62,1	26,3	11,6	–	–	–“–

* В основном сведения по хищничеству волка.

** Найдено жертв или исследовано желудков и экскрементов.

*** Жертвы леопарда.

**** О потерях копытных в Березинском и Припятском заповедниках см. также: Литвинов и др., 1975, 1979, 1981; Лавов, 1980.

лью хищника (Гаврин, Донауров, 1954; Слудский, 1956; Ковалев и др., 1975; Дарман, 1990). Однако успешность охот волка все же достаточно высока, особенно на молодых животных, и составляет примерно 30–35%, что близко к эффективности добычи других видов копытных (Кудактин, 1982; Гордиук, 1996; Приклонский, 1999).

При вселении диких свиней в новые районы хищник сравнительно продолжительное время (иногда до 10–12 лет) игнорирует потенциальную добычу. Эта особенность отмечена многими исследователями (Дормидонтов, 1969б; Лавов, 1980а; Варнаков, 1986; Завацкий, 1986б, 1987, 1989; Киселев, 1986; Нестеренко, 1989; Филонов, 1989; Стахеев и др., 1999). На северо-западе России, напри-

мер, до конца 70-х годов XX в. случаи нападения волка на проникшего сюда кабана были сравнительно редки. Он предпочитал привычную добычу — лося (до 53% состава пищи) и зайца-беляка (до 26%). С 1982 г. встречаемость остатков лося в экскрементах хищника снизилась до 15%, зайца-беляка — до 6%, а доля кабана возросла до 48% (Русаков, Тимофеева, 1984).

Говоря о постепенном привыкании волка к новой жертве, не следует забывать, что кабан сосуществует вместе с ним многие тысячелетия. Поэтому в эволюционном аспекте взаимные адаптации у них весьма давние, и вряд ли они были утрачены за несколько поколений.

Любопытные сведения о реальной смертности вида собраны в заповедниках. В Кавказском доля кабана в пище волка составляет 14–16%, но в годы эпизоотий, вероятно, достигает 50% (Донауров, Теплов, 1938), в Припятском, Кызыл-Агачском и Хинганском — 28–83% (табл. 43), в Уссурийском в отдельные годы (1945–1948) он служит основой рациона (Абрамов, 1963). В Алма-Атинском хищники изымают за год около 30–60% местной популяции диких свиней (Жирыков, 1986, 1990). В Березинском после резкого ограничения численности волка с 1959 г. за 8 лет поголовье кабана выросло со 114 до 820 особей и, напротив, в 1979–1983 гг. размножившийся хищник сократил популяцию жертвы на 38% (Лавов, 1981, 1986а,б; Лавов, Воронова, 1986). Уменьшение группировки в Полесском заповеднике в 1996–1997 гг. также обусловлено мощным прессом волка (Козло и др., 1998). В Дарвинском в 1984/85 гг. волк и медведь изыали 12–14% популяции (Филонов, 1989). В Кызыл-Агачском в 1976–1979 гг. 60–70 волков полностью изымали годичный прирост, стабилизируя поголовье жертвы примерно на уровне 700 голов. Из-за быстрой утилизации остатков добычи шакалами, лисицами, барсуками и воронами им приходится добывать копытных больше, чем нужно для прокорма (Литвинов, Коновалова, 1979; Литвинов, 1980, 1981; Лобачев, Петухов, 1984). В Припятском и Центрально-Лесном заповедниках остатки диких свиней в экскрементах волка встречаются круглогодично (Гатих, 1979; Кочетков, Соколов, 1979).

Особенно уязвимы молодые животные (табл. 60). В Кавказском заповеднике при высокой численности волка до годовалого возраста доживают всего лишь 9% поросят (Дуров, 1980а). В долине р. Или хищник давит до 50% сеголетков, а в многоснежные годы уничтожает их и подсвинков почти полностью (Слудский, 1956, 1970). Основная добыча кызыл-агачских волков — также сеголетки (69%), которыми они выкармливают свои выводки (Лобачев, Петухов, 1984). В горных экосистемах Узбекистана по этой причине в живых остается лишь 50% молодняка копытных (Абдуназаров, Тарянный, 1991; Есипов, 1991). Доля сеголетков в добыче этого хищника в Приамурье еще выше — 76% (Раков, 1970).

В Московской области отдельные группы волков буквально «пасут» кабанов, предпочитая питаться парным мясом. На дневки хищники устраиваются неподалеку от лежек своих жертв (Михайлов, Клюкин, 1996). У 5 из 9 волков, отстрелянных в марте в центральных районах европейской части России, в желудках обнаружены остатки новорожденных поросят. В 1977 г. в Смоленской области от этих хищников погибло (зафиксировано) более 100 особей (Кузь-

Таблица 60. Половой и возрастной состав погибших кабанов, %

Район	Исследовано, п	Сеголетки	Годовалые	Взрослые	Причина гибели	Источник информации
Дарвинский з-к	116	55–83	2–10	14–35	Истощение	Тупицина, 1988
Белоруссия	65	56,9	23,0	20,1	Волк	Козло, Банад, 1985
Березинский з-к	59	59,3	*	40,7*	–“–	Козло, 1986
Полесский з-к	–	64,1	26,8	9,1	–“–	Воронецкий и др., 1999
Дельта Волги	1187	75,8	8,8	15,4	Утонули	Киселев, 1976
Кызыл-Агачский з-к	68	50,0	13,2	36,8	Волк	Литвинов, 1980, 1981
Приамурье	21	76,2	9,5	14,3	–“–	Раков, 1970
–“–	151	53,5	8,6	37,7	Медведь	–“–
–“–	33	36,4	15,1	48,5	Тигр	–“–
–“–	5	40	40	20	Леопард	–“–
–“–	14	100	–	–	Рысь	–“–
Хинганский з-к	32	71,9	9,3	18,8	Волк	Дарман, 1990
–“–	6	16,7	–	83,3	Медведь	–“–
–“–	23	78,3	17,4	4,3	Истощение	–“–
–“–	35	34,3	20,0	45,7	Болезни	–“–
–“–	7	42,9	14,2	42,9	Браконьеры	–“–
Липецкая обл.	–	40	*	60*	–“–	Побединский, 1997

* Доля годовалых и взрослых особей.

мин, Хахин, 1980). В Лужском районе Ленинградской области в 1978–1982 гг. они задавили 126 кабанов, в Одоевском районе Тульской области в начале мая — 12 особей и почти не притронулись к ним (Перовский, 2003).

В Украинских Карпатах от волка и медведя ежегодно гибнет около 10–20% диких свиней (Гунчак, 1982, 1999). В Свердловской области в отдельных районах волк истребляет до 10% их популяции. Стая из 9 хищников за 5 дней способна полностью уничтожить группу из 6 особей (Киселев, 1986). Урон от него довольно ощутим и в Бурятии (Смирнов, 1978). В Предбайкалье на каждого волка приходится всего лишь два кабана (Недзельский, 1994), что сдерживает рост поголовья копытных.

В равнинной части Казахстана остатки диких свиней обнаружены в 22% экземпляров и поедей (n = 1052) этого хищника, в горных районах этот показатель достигает порой 37%. В течение года каждый зверь уничтожает до 50–80 особей, в основном поросят. Пара волков за день съедает и растаскивает подсвинка. В многоснежные зимы 1945/46 и 1947/48 гг. в низовьях р. Или, в Балхаш-Алакульской котловине и на оз. Зайсан хищники истребили почти всех косуль и более половины местной популяции кабана — сначала сеголетков и подсвинков, затем свиней и секачей (Слудский, 1956, 1970; Слудский и др., 1984; Федосенко, 1986).

На Тургае каждую зиму волки изымают 10–15% поголовья кабана (Соломатин, 1972). В Таджикистане в период щенения они устраивают логова в местах сосредоточения беременных и лактирующих свиней (Иваненко, 1956).

В условиях глубокоснежья этот хищник не только «режет» копытных больше, чем может съесть, но и постоянным преследованием разгоняет их, что негативно сказывается на зимовке (Бромлей, 1964; Керечун, 1979; Лавов, 1986в).

Следует отметить, что в результате безобразных, на мой взгляд, методов и способов добычи копытных в России и применения неэффективного оружия и снарядов рацион волка в охотничий сезон существенно дополняется ранеными или погибшими от ран животными, а также сеголетками, оставшимися без матерей.

Кабан — одна из основных жертв амурского тигра (Капланов, 1948; Абрамов, 1963; Бромлей, 1964; Кучеренко, 1973, 1976; Раков, 1979). Суммарная годовая потребность в пище каждого тигра — 70–100 голов диких копытных, из них 40–47 кабанов, 25–34 изюбря, некоторое количество косуль и кабарог, а также до 3 медведей и несколько собак. В Хабаровском крае за год этот хищник изымает не менее 30% поголовья кабана и 7–10% — изюбря, в Приморье — 24–35 и 10–20% соответственно, что близко к величине годового прироста копытных (Юдаков, 1973, 1974; Юдаков, Николаев, 1987; Кучеренко, 1977а,б, 1993, 1994; Пикунов, 1983; Дунишенко, 1985, 1987; Пикунов и др., 1985; Pikunov, 1988).

Доля разных видов копытных в питании тигра (табл. 61) примерно соответствует соотношению их численности (Животченко, 1976, 1979, 1981; Салькина, 1993, 1994; Мысленков, Миксуэлл, 1997), но в Сихотэ-Алинском заповеднике в последние десятилетия тигры чаще добывали изюбрей (Матюшкин, 1992), а в Уссурийском — пятнистых оленей (Поддубная, Ковалев, 1993). Успешность охоты на кабана — около 50–55%, на изюбря — 29–37%. При высоком снежном покрове доля успешных нападений на диких свиней существенно возрастает (до 73%), тогда как на оленя остается практически неизменной (Юдаков, Николаев, 1977, 1987; Матюшкин, 1991). Замечено, что взрослые тигры-самцы предпочитают охотиться на изюбря, самки — на кабана и косуль (Пикунов, 1981, 1983). Обнаружив стадо диких свиней, хищник постепенно уничтожает всех, причем нередко давит их ночью на лежках (Раков, 1970).

Бурый медведь нападает на кабана в основном весной и в начале зимы (Бобырь, 1980; Варнаков, 1986; Смирнов, 2001) и в целом наносит популяциям этого вида все же меньший урон, чем волк и тигр. На Дальнем Востоке в зоне хвойно-широколиственных лесов медведь, напротив, специализируется на добыче кабана. Его доля достигает здесь 22% в общей смертности вида и 62% в гибели от хищников. Применяемые медведем способы добычи копытных разнообразны — скрадывание, подкарауливание и длительное (до 20 км) преследование, причем он легко справляется даже с секачами (Раков, 1970, 1979). Один медведь способен за месяц уничтожить 3–8 диких свиней, шатуны в районе своего зимнего обитания истребляют стада полностью, начиная с поросят (Бромлей, 1964; Кучеренко, 1973, 1976).

Рысь на кабанов нападает сравнительно редко, выбирая из засады некрупных особей, чаще — поросят (Бромлей, 1964; Раков, 1970; Русаков, Тимофеева,

Таблица 61. Избирательность добычи диких копытных животных тигром, %*

Заповедник, район	Число регистраций, п*	Кабан	Лось	Олени	Косули	Другие виды	Источник информации
Уссурийский	15	40,0	–	60,0	–	–	Данченко, 1981
–“–	91	33,0	–	57,1	7,7	2,2	Поддубная, Ковалев, 1993
Большехехцирский	27	37,0	–	29,6	3,7	29,7	Ткаченко, 1996
Лазовский	362	31,8	–	50,1	5,3	2,9	Животченко, 1981
–“–	48	8,3	–	85,4	6,3	–	Салькина, 1994
Сихотэ-Алинский	61	23,0	1,6	72,1	3,3	–	Матюшкин и др., 1981
–“–	144**	28,5	4,1	57,6	3,5	6,3	Матюшкин, 1992
–“–	292	31,8	–	54,5	–	13,7	Смирнов, 1993
–“–	53	32,1	–	54,7	9,4	3,8	Смирнов и др., 1996
–“–	552	29,5	–	54,3	–	16,2	Miquelle et al., 1996
–“–	–	36,0	–	57,0	–	7,0***	Мысленков, Микуэлл, 1997
Сихотэ-Алинь	720	55	–	37	7	–	Pikunov, 1988
–“–	64	54,4	–	25,0	11,9	8,7	Юдаков, 1974; Юдаков, Николаев, 1987
Дальний Восток	98	56	–	27	6	11	Кучеренко, 1972
–“–	83	50,0	3,5	23,0	23,5	–	Раков, 1979

* Найдено жертв или исследовано желудков и экскрементов.

** Совокупные сведения за 1937–1977 гг.

*** Вид жертвы не определен.

1984; Дарман, 1990; Аромов, Вашетко, 1999). В ее экскрементах остатки диких свиней составляют в разных районах от 4 до 16% (Донауров, Теплов, 1938; Слудский, 1956; Козло, 1975; Желтухин, 1979).

В Приамурье (Раков, 1970) и в заповеднике «Кедровая падь» (Коркишко, 1981) отмечены случаи смертности кабана, в том числе секачей, от леопарда. В Западном Копетдаге в Туркмении дикие свиньи составляют заметную долю (до 27%) в его питании (Кулибаба, Пакулин, 1985; Лукаревский, 1986, 1995; Кузнецов, 1999). Зарегистрирована также гибель этих копытных от снежного барса (Донауров, Теплов, 1938; Слудский, 1956; Федосенко, 1986) и харзы (Бромлей, 1964; Кучеренко, 1976).

Новорожденных и мелких поросят могут пожирать енотовидная собака (Русаков, 1979) и лисица (Иваненко, 1956; Слудский, 1956; Козло, 1975; Есипов, 1991). Я наблюдал в Челябинской области попытку лисовина напасть на отстав-

шего от стада месячного поросенка. На пронзительный визг детеныша стремглав выскочила мать, обратив хищника в бегство.

В годы высокой численности кабана и в морозные многоснежные зимы, когда ослабевшие звери выходят к населенным пунктам, на них нападают бродячие и деревенские собаки, которые легко давят поросят и подсвинков. Иногда собаки объединяются в стаю и совершают набеги на копытных в их типичных местообитаниях (Соломатин, 1972; Щербак, 1986). В Прибалхашье в одном из урочищ 5 брошенных рыбаками собак лишь за сентябрь уничтожили 2 выводка, насчитывающие 9 поросят (Злобин, 1969). В Ставрополье в 1979 г. зафиксировано 11 случаев гибели диких свиней от бродячих собак (Саркисов, Хохлов, 1982).

В Ярославской области мне довелось видеть работу собаки-лайки одного из браконьеров, специализировавшегося на добыче кабана. Она по снежной тропе легко настигала группу и останавливала лидера. Свинья принимала оборонительную позу и временами бросалась на собаку. Во время поочередного преследования и кружения группа рассыпалась и сходила с тропы. Заметив отбившегося сеголетка, собака оставляла свинью и, как только та выходила на тропу, придавливала поросенка, держа зубами за ухо. Если хозяина долго не было, лайка давила жертву, затем находила человека и короткими пробежками вперед-назад призывала его следовать к месту добычи. Однако гораздо чаще охотничьи собаки настигают стадо, душат поросят, а затем преследуют взрослых особей, не возвращаясь к растерзанным сеголеткам (Злобин, 1969), или съедают их еще до подхода людей. Эти особенности следует учитывать в охотничьем хозяйстве при выборе оптимальных способов промысла копытных.

Сайга. По мнению некоторых ученых (Бибиков, Жирнов, 1975; Жирнов, 1982; Проняев, 1985а; Бибиков и др., 1998) волк не способен ограничить рост численности сайги, поскольку основная часть его добычи приходится на дефективную часть группировок (травмированных, больных и ослабленных животных, находящихся в «хвосте» стад).

Этот хищник, действительно, не в состоянии догнать здоровое животное, быстро развивающее высокую скорость, но его охота на беременных самок, новорожденных, раненых, травмированных и истощенных особей, а также у водопоев, в местах переправ при миграциях, по глубокому снегу, при настах и группой с применением загонов и засад весьма успешна и истребительна. Группы волков обычно сопровождают мигрирующие стада, подбирая отставших особей, и держатся в местах сезонной концентрации копытных. Зимой остатки сайги встречаются в 90–100% исследованных желудков и экскрементов хищников. В отдельных районах волк истребляет до 60–70% истощенных и травмированных во время гона самцов, влияя, следовательно, не только на количественный, но и на половозрастной состав популяций. Нередко этот хищник давит копытных гораздо больше, чем может съесть. В местах отела 1 зверь за 1 час может загрызть 5–6 сайгачат, а по насту стая из 12–15 особей уничтожает в стаде за раз до 20–40 голов. При обилии пищи волк часто объедает у жертвы лишь жир, как бы оставляя мясо «про запас». По некоторым оценкам, видимо завышенным, каждый зверь за год давит до 50–100 сайгаков. В совокупности этот хищник

истребляет до 20–25% популяции, на всем ареале — десятки тысяч особей ежегодно (Формозов, 1946; Соколов, 1951; Адольф, 1954; Раков, 1955, 1956; Слудский, 1955, 1962, 1970; Банников и др., 1961; Филимонов, Лаптев, 1975; Слудский и др., 1981, 1983; Фадеев, Слудский, 1982; Лещенко, 1997).

Существенный урон сайге наносят и собаки. В местах ее обитания только в Калмыкии численность пастушьих собак, не считая дворовых, достигает 15 тыс. Они дают копытных почти круглогодично, но чаще — в период отела, миграций, в многоснежье, при джутах и засухах, когда животные выходят к населенным пунктам и водоемам. В 1957–1970 гг. до 50% случаев гибели молодняка в некоторых районах приходилось на их долю (Бибиков и др., 1998). В 1990-е гг. их жертвами чаще становились взрослые самцы после гона (65%), реже взрослые самки (23%) и молодые особи (12%). Собаки «контролировали» периферийные районы обитания копытных, где не было волка (Лещенко, 1997). В Казахстане от собак тоже ежегодно гибли тысячи сайгаков (Слудский, 1962; Слудский и др., 1983).

На сайгачат нападают также лисицы, корсаки и крупные птицы (беркут, орел-могильник, европейский степной орел, орлан-белохвост, коршун, ворон, серые и черные вороны, серебристые чайки), но в целом их роль в динамике населения исследуемого вида, за исключением лисицы, незначительна (Васенко, 1950; Бакеев, Формозов, 1955; Раков, 1955; Слудский, 1962; Рашек, 1963, 1974; Исмагилов, 1970; Жирнов, 1977, 1982; Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Хахин, 1983; Лещенко, 1997).

Немалые потери, исчисляемые тысячами голов, несут и другие виды полорогих животных (Данилкин, 2005).

Кабарга. Это животное из-за небольшого размера и оседлости имеет еще больше врагов, чем другие копытные. Ее дают практически все хищники, начиная от соболя и кончая медведем, а также филин, беркут и ворон (Собанский, 2005; Зайцев, 2006а). По исследованиям М.Н. Смирнова с соавторами (2003), в заповеднике «Столбы», например, из 123 погибших кабарог лишь 1 погибла от истощения. Остальные стали жертвами рыси (28%), волка (24), росомахи (18), лисицы (15), соболя (12) и филина (2%). В Баргузинском заповеднике четко прослеживается сопряженность динамики поголовья этого вида и росомахи (Ананин, Дарижапов, 2003). Во многих районах кабарга доминирует в рационе рыси: взрослый хищник в год съедает около 40–50 особей (Клавдеев, 2003б). Пресс хищников значительно усиливается в многоснежные годы, что иногда приводит к уничтожению локальных группировок кабарги.

Суммарные потери копытных от хищников

В Карелии в 60–70-е годы XX в. волк при низкой численности уничтожал примерно 450 лосей в год (Троицкий, 1972, 1974; Данилов, 1975, 1981), позднее — около 1200, а вместе с медведем — до 2500 особей, или до 9–10% от общей численности вида (Данилов, 1989, 2005). Ежегодная гибель лося от волка за последние 50 лет оценивается здесь в 700–1000 голов, что почти втрое выше размера легальной добычи (Тирронен, Панченко, 2007). Динамика пого-

ловья хищника и жертвы тесно сопряжена (Тирронен, 2008). В Ленинградской области ежегодные потери еще выше — до 3000 особей (Тимофеева, 1974). На северо-западе России смертность лося от хищников доходит до 5–6 тыс. особей, что эквивалентно масштабам промыслового использования (Русаков, 1979). В Удмуртии, Республике Коми, Кировской и Пермской областях волк давит не менее 2500–3000 лосей в каждой, а в целом на северо-востоке европейской части России — около 10–12 тыс. (Козловский, 1996, 1997). В Челябинской области хищники ежегодно уничтожают до 2000 особей (Матвеев, Бакунин, 1994). В Свердловской области потери лосей достигают 9% от общей численности, что превышает уровни лицензионного и браконьерского промысла (Маланьин, 1989), в Красноярском крае — 5–8% в разных районах (Суворов, 2004). В Хабаровском крае хищники ежегодно добывают около 700–800 лосей, в Приамурье — 300–400 (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Судя по этим далеко не полным сведениям, можно смело полагать, что в России волк ежегодно изымает из популяций лося десятки тысяч особей, что больше добычи охотников. Расчет потерь может быть более точным, если определить — сколько лосей давит в среднем каждый волк ежегодно.

В Дарвинском заповеднике по найденным остаткам жертв определено, что каждый хищник изымает за снежный период в среднем 1,4 лося (Вишневский, 1986а), в Карелии — 2 (Данилов, 2005), в Центрально-Лесном заповеднике за год — 2,5–3 (Бологов, 1981), в Свердловской области, по расчетам, — 1,1 (Корытин, 2003). По сведениям А.Я. Бондарева (1986, 2002), в Верхнеобском бору 3 зверя за 12 дней умертвили двух лосят и лосиху. На юге Западной Сибири каждый волк режет от 6–8 до 15–18 лосей, а в районах, где эти копытные составляют основу их рациона, — в среднем 11 только за снежный период. На Тунгусском плато на каждом участке местных охотников волки добывают за зиму в среднем 8–12 (до 18) лосей и от 3 до 20 северных оленей, изымая из популяций ежегодно более 2 и 8 тыс. особей соответственно (Суворов, 2005). В Якутии в марте по следам 4 волков обнаружено 13 убитых ими лосей (Уола-Айан, 2005). На Аляске радиомеченные стаи добывали лосей летом через 7–16 дней, зимой — через 5–11 дней (Ballard et al., 1987). Средний показатель хищничества — 1 лось на стаю на 4,7 дня (Peterson et al., 1984). В Финляндии по результатам радиослежения за волками и регистрации их жертв установлено, что 200–250 хищников ежегодно уничтожают 3000–3500 лосей (Kojola et al., 2008), или около 14–15 особей на каждого зверя.

В Окском биосферном заповеднике, по наблюдениям В.В. Лавровского (1990), ежегодно только с октября по март стая добывает в среднем 47 лосей. Пресс хищников изменяется в зависимости от размера стаи: стая из 6–12 особей за год давит около 57 лосей (т.е. каждый волк только в снежный период уничтожает 4,7–9,5 особей), с меньшим числом — до 36 и пары — до 4 голов. При ежегодной численности лося в 550 голов 6–12 волков, тем не менее, не оказывают существенного влияния на динамику поголовья жертвы. Этот пример обычно приводят сторонники «мирного» сосуществования волка и лося. Однако в полемике ими обычно забывается, что в заповедник с наступлением осенне-зимнего сезона охоты идет

постоянный подток животных с сопредельных территорий, уровень охотничьего и браконьерского пресса здесь минимален, а численность хищника регулируется при выходе его с заповедной территории. Без этих условий равновесное состояние «хищник–жертва» непременно было бы нарушено.

Ученые, исследовавшие питание волка, считают, следовательно, что каждый зверь за зимний сезон или за год изымает из популяций от 1 до 18 лосей, минимум — на юге ареала, максимум — на севере и в многоснежных районах, где этот вид доминирует в пище хищника. А каково мнение практиков?

В период с 1989 по 2008 г. я опросил, судя по дневниковым записям, 78 егерей и охотоведов, работающих по специальности более 10 лет. Приводимые ими средние цифры возможных ежегодных потерь лося от волка колебались в пределах 4–20 особей, в среднем — 6,7. Такой же опрос проведен среди 19 специалистов заповедников и природоохранных общественных организаций, причисляющих себя к «зеленым» и ратующим за максимальное сохранение волка в природе. Названные ими цифры — 0–4, в среднем — 1,7, что выше ожидаемой оценки.

Проведенное нами математическое моделирование показало, что если бы каждый волк убивал более 4 лосей в год, то численность жертвы сокращалась бы значительно быстрее, чем показано на рис. 16. Наиболее реальная цифра потерь — 3, причем на севере ареала вида — 4, на юге — 2.

Умножим число волков на среднее количество их жертв, равное 3. Получим, что в конце XX – начале XXI вв. 42–47 тыс. волков изымали ежегодно около 126–141 тыс. лосей, что составляло примерно 22–26% от послепромысловой численности (520–630 тыс. особей) этого вида. С учетом легального охотничьего изъятия (2–9% от численности) потери достигают (рис. 16) среднего уровня воспроизводства вида (25–30%) в России. Если добавить к этому десятки тысяч лосей, убитых браконьерами и погибших от ран (не менее 10% от численности в пик браконьерства), тысячи особей, погибших от медведя и других хищников, утонувших и умерших от других причин, то расчетный уровень смертности (40–50%) неизбежно превысит средний уровень воспроизводства вида.

Очевидно же, что резкое сокращение численности лося в России в последнее десятилетие XX в. вызвано, главным образом, прессом крупных хищников и охотников.

Аналогичная ситуация в Белоруссии. По расчетам, 2,5 тыс. волков в течение года убивают здесь около 6 тыс. лосей, 8 тыс. кабанов и 4 тыс. европейских косуль, что в 2–6 раз больше, чем добывают охотники (Козло, 2001, 2007). Ежегодные потери популяции лося от этого хищника составляют 10–16%, охотники легально изымают 12–14%, от браконьеров, ранений и других антропогенных причин погибает 8–12% (Дунин, Козло, 1992), а в целом отход достигает 30–42%, что эквивалентно уровню воспроизводства вида или превышает его.

Пресс хищников на другие виды копытных, как показано выше, не менее значителен. На юге Дальнего Востока, например, хищные звери ежегодно истребляют 10–15% населения благородного оленя, в том числе в Приморье — не менее 1,5 тыс., в Хабаровском крае — около 1 тыс., более 2 тыс. и 1,5 тыс. косуль соответственно и до 10 тыс. кабанов: тигры — 3,8–4,5 тыс., бурые медведи — 3–4

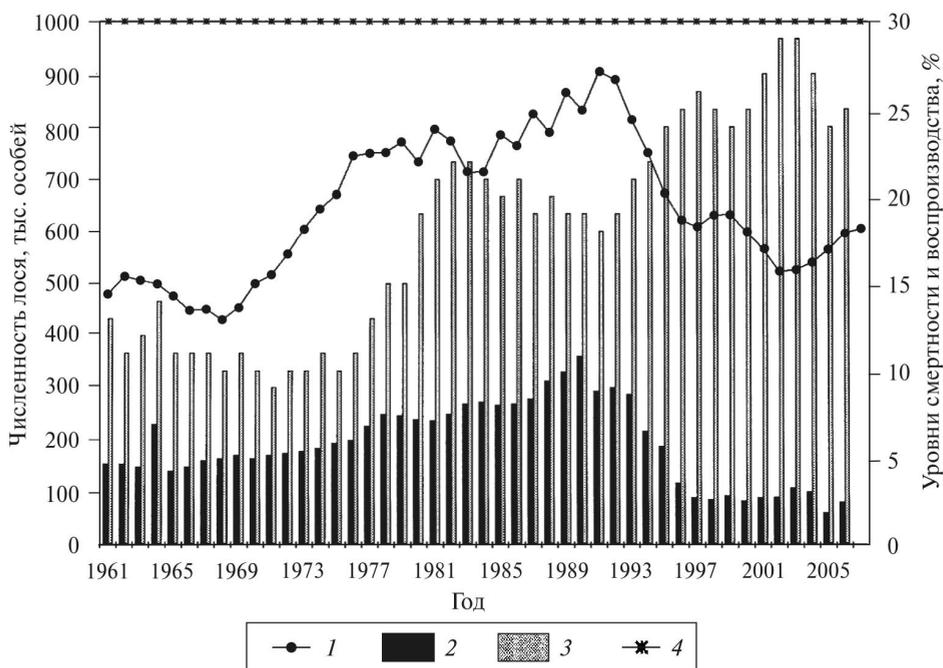


Рис. 16. Зависимость численности лосоля от уровня лицензионной добычи и потерь от волка

1 — численность лосоля; 2 — легальная добыча, 3 — расчетная совокупная смертность лосоля от легальных охотников и волка, 4 — средний уровень воспроизводства в популяциях лосоля в России, %. Источники информации о численности и добыче лосоля см. в табл. 1 и 43.

тыс., волки и рыси — около 1,5 тыс., что значительно больше добычи охотников (Капранов, 1948; Бромлей, 1964; Кучеренко, 1976, 1979; Кучеренко, Швец, 1977; Кучеренко, Зубков, 1980; Бромлей, Кучеренко, 1983). В Туве за год обнаруживают погибшими от волков около 1000 благородных оленей и почти столько же косуль, а общие (обнаруженные) потери копытных близки к 3 тыс. особей (Смирнов, 1989а, 1990б, 2007). На Таймыре волк давит ежегодно около 15–30 тыс. диких северных оленей (Колпашиков, 1982; Сыроечковский, 1986; Лайшев и др., 2002). Исходя из современного обилия этого хищника на Крайнем Севере, можно полагать, что в ареале вида только он изымает ежегодно не менее 50–60 тыс. особей.

Ежегодные суммарные потери копытных от всех хищников в России, по ориентировочной экспертной оценке, близки к 0,5 млн особей: лось — около 130–160 тыс., косули — более 100, кабан — 50–100, северный олень — 60–80, благородный олень — 10–20, остальные виды — не менее 50–100 тыс.

Кому-то из специалистов эти минимальные цифры потерь, возможно, покажутся завышенными. В таком случае проанализируем еще и соотношение численности хищников и их жертв.

Соотношение численности хищников и копытных

По данным Государственной службы учета охотничьих ресурсов (Ломанов и др., 2004), в начале XXI в. общая численность крупных хищников: волка (45 тыс.), бурого медведя (135), рыси (25), россомахи (25) и тигра (0,5 тыс. — по сведениям Дальневосточного отделения WWF) была близка к 230 тыс., что превышало население благородного (160–170 тыс.) и пятнистого (15) оленей, кабана (175–200), сайги (17–25) и большинства других видов, и лишь в 2–4 раза меньше поголовья лося (523–600), косуль (630–712) и северного оленя (830–965 тыс.). При общей численности копытных в 2,7–2,8 млн особей (табл. 8) на 1 крупного хищника приходилось всего 12 потенциальных жертв. Добавим к числу хищников сотни тысяч бродячих и енотовидных собак, 500–600 тыс. лисиц, а также тысячи крупных пернатых, способных убивать сеголетков. При таком пересчете их число переваливает за 1 млн особей, и на 1 хищника придется менее 3 потенциальных копытных жертв!

Известно, что динамическое равновесие в системе «хищник-жертва» достигается при норме 10000 кг массы копытных на 1 волка, или при соотношении близком 1:30 в популяциях лося и 1:100 в популяциях оленей (Pimlott, 1961, 1970; Pimlott et al., 1969; Mech, 1970). Для косуль, по моим расчетам, это соотношение составляет примерно 1:300–400.

Во второй половине 60-х и в 70-е годы XX в. при минимальной численности волка в России (рис. 15) на одного хищника приходилось в среднем от 50 до 74 лосей, а в самом начале XXI в. — всего 12 особей, что заведомо приводит к дисбалансу популяций жертвы (рис. 17). В Волгоградской области в 1990-е гг. 700 волков «пасли» 800 лосей, а в Ростовской их было 800 на 200 лосей. Для сравнения: в Швеции, где обитают 250 тыс. лосей и 200–300 волков, на одного хищника приходится около 1000 потенциальных жертв.

В 1980-е гг. в Иркутской области и Усть-Ордынском Бурятском округе я был приятно удивлен изобилием копытных и редкостью волка. В декабре 2001 г. в тех же районах на двухсоткилометровом маршруте по лучшим охотничьим угодьям вместе с местными охотоведами и егерями мы зарегистрировали 228 копытных (следы 131 сибирской косули, 57 благородных оленей, 3 лосей и 37 кабарог), 64 волка (всего их в Иркутской области около 4 тыс., ежегодная добыча — 350–400 голов) и 9 рысей. На одного крупного хищника приходилось только 3 особи копытных. В феврале 2002 г. учет повторен примерно на том же маршруте. Результат еще более плачевный: обнаружены следы всего лишь 20 сибирских косуль, 38 благородных оленей, 13 кабарог и 30 волков, или в среднем 2,4 экземпляра копытных на одного волка. И если в декабре хищники охотились преимущественно за копытными, то в феврале — мышковали, подбирали схроны лисиц и не гнушались остатками заячьих шкур, т.е. — явно голодали.

В центральных областях европейской части России С.Г. Приклонский зарегистрировал существенное (на 10%) уменьшение средней массы пищи, поглощаемой хищниками в сутки (с 2,1 кг в 1960–90-е гг. до 1,9 кг в 1999–2001 гг.), и

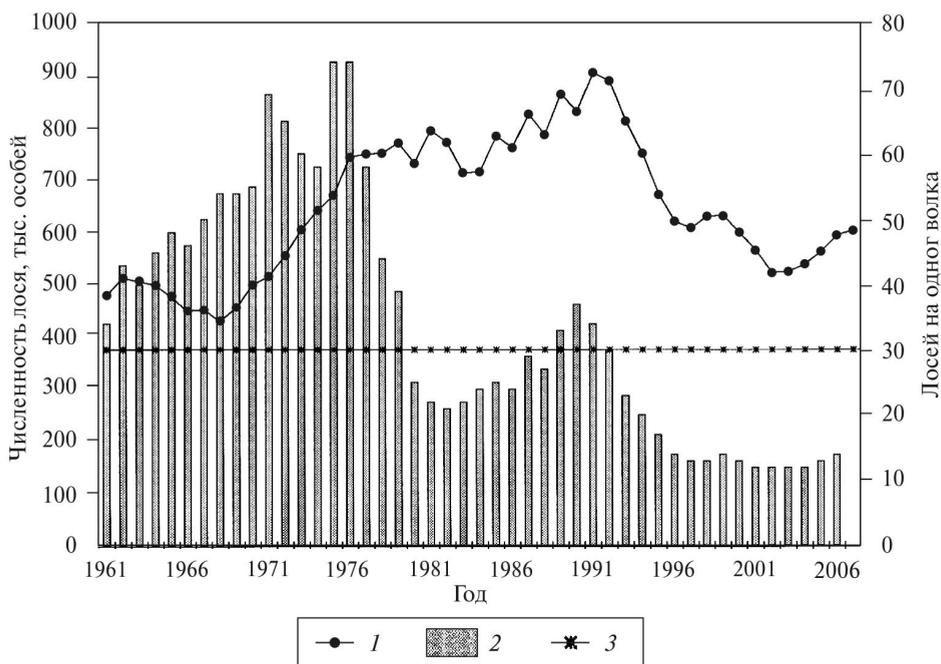


Рис. 17. Динамика соотношения хищника (волка) и жертвы (лося) в России
 1 — численность лосей, 2 — соотношение лось : волк, 3 — баланс. Источники информации о численности лосей и волка см. на рис. 15

пришел к аналогичному выводу – звери недоедают. В Кировской области та же ситуация — у 74 исследованных волков, добытых в 1997–2006 гг., 39% желудков были абсолютно пусты, в остальных доля остатков копытных в последние годы заметно снизилась, а туши хищников не отличались хорошей упитанностью (Масленникова, 2008).

Недостаток «живого» корма (диких и домашних копытных, поголовье которых сократилось в несколько раз) и пищи на скотомогильниках (основных «кормушек» в зимнее время), скорее всего, стало одной из причин стабилизации численности волка в России в конце XX – начале XXI вв. на уровне 47–42 тыс. при ежегодной добыче в 13–15 тыс. Не исключено, что часть зверей погибла от бешенства.

Соотношение численности волка и сайги тоже весьма показательно. В Калмыкии с появлением мотоциклов и автомашин этот хищник был быстро и почти полностью истреблен к 1954 г., в соседних областях — в первой половине 70-х годов XX в.: счет этим зверям шел на единицы, что, несомненно, способствовало быстрому росту населения сайги. На каждого уцелевшего волка в этот период приходилось по несколько тысяч копытных. В 1980-е гг. борьба с ним ослабла, его поголовье в южных областях России стало исчисляться десятками, а в 1990-е гг. — сотнями голов. В Калмыкии и Астраханской области в 1960–70-е гг. учитывали, по сведениям Главохоты РСФСР и Службы учета охотничьих ре-

сурсов, от 5 до 40 волков, в середине 1980-х гг. — 100–170, в 1990-е гг. — до 700–750, а в начале XXI в. — до 1000 в каждой области (Зуев, Хахин, 1982а,б; Губарь, 2000, 2004). Следовательно, в конце XX – начале XXI вв. в ареале сайги в России находилось 1,5–2 тыс. волков, а непосредственно в сократившейся зоне ее обитания — около 1–0,5 тыс. (Букреева, 2002, 2005; Букреева, Убушаев, 2003). На каждого из них приходилось всего лишь около 2–3 десятков жертв. Волк, несомненно, стал одной из главных причин затянувшейся депрессии европейской популяции сайги.

Аналогичная ситуация в Казахстане. Здесь в начале 50-х годов XX в. в местах концентрации сайги нередко наблюдали стаи волков из 18–42 особей. В зоне пустынь и полупустынь обитали примерно 25 тыс. зверей (Слудский, 1955, 1962). В 1955 г. в республике добыли 21,2 тыс. хищников, во второй половине этого десятилетия — около 80 тыс., что значительно ослабило пресс на копытных и ускорило рост их популяций (Банников и др., 1961; Слудский, 1974). В 1970-е гг. здесь насчитывали около 30 тыс. волков (Фадеев, 1981). В конце XX в. борьба с волком почти прекратилась, и его численность, вероятно, приблизилась к 40 тыс. (Бекенов, Лобачев, 2003), что превысило население сайги.

Почему же волк и другие хищники при такой высокой численности не уничтожили сайгу, лося и других диких копытных полностью? Процесс противоборства хищника и жертвы блестяще смоделировал Г.Ф. Гаузе (1934) в экспериментах на инфузориях. Он доказал возможность быстрого уничтожения жертвы при ее доступности, но если она скрывается в укрытиях и лишь время от времени попадает хищникам, то возникает относительно устойчивое сосуществование их популяций при сокращении численности хищника или иммиграции извне. Такое же сосуществование происходит и в нашем случае, когда зона обитания копытных предельно уменьшается при известной территориальности хищников. При увеличении численности последних рост поголовья жертвы обычно затормаживается, а затем ее население снижается до минимума, определяемого защитными условиями среды в «стациях переживания» (Наумов, 1963) и подтоком мигрантов. Следует учитывать также значительный охотничий пресс на хищников, существенно сдерживающий рост их популяций.

Эта закономерность прослеживается и в случае взаимоотношений охотника и жертвы, но с большими потерями для жертвы. При снижении численности копытных достигается такое состояние, при котором легальный охотник или браконьер затрачивает слишком много времени, сил и средств на поиск и добычу дичи, которая перекочевывает в труднодоступные или особо охраняемые территории. Постепенно охотничий пресс уменьшается, но все же при многочисленности, мобильности, вооруженности и сообразительности человека шансы на выживание у копытных невелики даже в заповедниках и заказниках, что стало особенно очевидным в кризисные 90-е годы XX в.

Замечу, что Г.Ф. Гаузе (1934) пришел и к другому не менее важному теоретическому выводу: «Когда микрокосмос по своим свойствам приближается к природным условиям (изменчивые убежища), то борьба за существование начина-

ет регулироваться таким большим числом разнообразных факторов, что мы не в состоянии точно предсказать ход развития в каждом частном случае».

Хищники как «санитары»

Дикие копытные служат основным или одним из основных кормов для крупных хищников сотни тысяч лет. В отличие от охотников, добывающих наиболее крупных особей и самцов с самыми мощными рогами, хищники, несомненно, способствуют оздоровлению популяций копытных жертв, изымая нередко ослабленных и больных особей. Неполноценные в чем-то животные следуют, как правило, в «хвосте» стада или группы, или живут отдельно, что и предопределяет их печальную участь. Положительная роль хищников в переуплотненных популяциях копытных бесспорна.

Однако следует учитывать, что здоровые животные, которые преобладают в наших сильно разреженных группировках, становятся их жертвами гораздо чаще, чем больные. Волк повсеместно давит преимущественно сеголетков лося (табл. 56), косуль (см. выше), благородного оленя (табл. 57), кабана (табл. 60) и других видов копытных, которых вряд ли можно отнести к больным. Эти хищники, к тому же, нападают на диких копытных при любом удобном случае, применяя множество способов охоты, при которых шансы остаться в живых одинаково невелики у всех особей: и здоровых, и больных, особенно в условиях много-снежья. Врываясь в стадо или группу, они режут всех подряд и гораздо больше, чем могут съесть. То же происходит и при нападении на домашних животных (Козловский, 2003).

Случаи добычи волками больных или ослабленных лосей единичны (Козловский, 1997). В Башкирии среди его жертв в достаточно упитанном состоянии находились три четверти и лишь одна четверть — в истощенном (Гордиук, 1996). Из 19 лосей, задавленных в Центрально-Лесном заповеднике, видимые дефекты были лишь у 2 (11%), что все же выше, чем в охотничьей выборке (Бологов, 1981). Замечу, что охотники добывают копытных осенью и в начале зимы, когда животные наиболее упитаны, волки — чаще во второй половине зимы и ранней весной, когда копытные истощены, поэтому проводимые сравнения далеко не всегда корректны. По исследованиям на Аляске, упитанность лосей, добытых хищником и случайно погибших, была примерно одинаковой (Ballard et al., 1987). Северные олени, задавленные волками на Таймыре, не имели видимых патологических изменений (Лайшев и др., 2002). Из осмотренных мною почти трехсот косуль, убитых волками, только у 6 особей были обнаружены признаки болезни или заросшие травмы, а упитанность всех зверей не была ниже средней для вида. Из 79 особей, погибших от гибридов волка и собаки, явные отклонения от нормы (старые и свежие раны и дефект черепа) обнаружены лишь у 5 экземпляров, и все животные были весьма упитанны. Из 14 косуль, задавленных рысями, ни у одной особи не было признаков болезней, истощения и травм. Об «оздоровительном» влиянии волка на популяцию сайги и кабанов говорилось выше.

При таком губительном воздействии на популяции жертв «санитарная» роль хищников проблематична. Кроме того, следует учитывать, что наших копытных уже давно и с успехом «врачуют» суровой климат, многоснежье и охотники, разреживающие популяции, а сами хищники служат источником и распространителем бешенства, стригущего лишая, трихинеллеза, эхинококкоза, ценуроза, цистицеркоза и других опасных заболеваний.

ВЛИЯНИЕ БОЛЕЗНЕЙ И ПАЗАРИТОВ

Лось. Из инфекционных болезней лося наиболее серьезные — сибирская язва, ящур, чума рогатого скота, некробациллез, туберкулез, бруцеллез, пастереллез, бешенство, эмфизематозный карбункулез. У него обнаружены также парша, гемоспоридоз, актиномикоз, зудневая чесотка, дерматомироз, нередко артриты, плеврит, опухоли, переломы. Однако болезни — сравнительно незначительный фактор смертности (табл. 38 и 49) этого вида (Северцов, 1854; Гептнер и др., 1961; Кириков, 1966; Херувимов, 1969; Язан, 1976; Верещагин, Русаков, 1979, Филонов, 1983).

На территории СССР у лося найдено 46 видов гельминтов (Назарова, 1967; Прядко, 1976), на территории России — 40 видов: нематод — 31, цестод — 4 и трематод — 5. Интенсивность паразитарных инвазий к зиме увеличивается. Наиболее обычные из них: цистицеркоз, эхинококкоз, фасциолез, парафасциолопсоз, парамфистоматоз, диктиокаулез, лиорхоз (Гагарин, Назарова, 1965а,б; Херувимов, 1967б; Литвинов, 1975, 1980; Овсяюкова, 1976). В центральных областях европейской части России при плотности населения лосей 6–12 особей на 1000 га отмечена 100% зараженность их гельминтами (Овсяюкова, Михайлова, 1978; Михайлова, Овсяюкова, 1982). Существенную роль в заражении цистицеркозом и эхинококкозом играет волк (Козловский, 1996).

Среди насекомых — паразитов лося на первом месте стоит носоглоточный овод (Кнорре, 1959а). Его личинки, впрыснутые самкой в жаркие летние дни в носовую полость зверя, паразитируют примерно 10 месяцев, а затем в апреле — июне выпадают, причиняя большое беспокойство. Носоглоточный и подкожный оводы и другие кровососущие насекомые (слепни, комары, мошки, мокрецы) не дают животным спокойно кормиться. В годы с жарким летом и избытком насекомых звери имеют более низкую упитанность. Из эктопаразитов широко распространены также муха-кровососка из семейства Hippoboscidae (Кожухов, 1965; Литвинов, 1975) и клещи родов *Dermacentor* (Заблоцкая, Петров, 1965) и *Ixodes*.

Болезни и паразиты ослабляют организм, и больные животные чаще погибают от истощения. В Привасюганье в июне — июле неоднократно регистрировался массовый падеж лосей, носящий характер скоротечных повальных моров, причиной которых было исключительное обилие гнуса, обескровливающего животных. В 1958 г. обнаружено 107 павших зверей, а в 1971 г. — около 500. Гибли преимущественно (75%) молодые особи. Новорожденные при напа-

дени слепней могли погибнуть от потери крови уже через два часа (Абашкин и др., 1974). В Таборинском районе Свердловской области в пойме р. Черной в июле 1979 г. обнаружены 19 особей, возможно также погибших от гнуса. В Оленекском районе Якутии зарегистрирована гибель пяти лосей по той же причине. В Тобольском районе Тюменской области погибли минимум 150 особей в результате поражения личинками овода. В июне – июле 1981 г. в Марийской АССР найдено 7 зверей, павших от отека легких в результате массового попадания в органы дыхания личинок кровососущих насекомых (Перовский, 1988).

Гибель самцов от травм при драках во время гона меньше, чем можно было бы ожидать, поскольку слабые соперники избегают боя. И все же погибшие животные (до 4% общей смертности от естественных причин — Заблочкая, 1967) отмечаются многими исследователями, и, видимо, около 10–15% взрослых самцов получают травмы разной степени тяжести (Троицкий, 1974; Язан, 1976; Дворников, 1984; Перовский, 1988; Собанский, 1992; Глушков, 2001).

Косули. Паразитофауна и болезни этих животных изучены относительно хорошо (Necas, 1975; Stubbe, Passarge, 1979), однако их роль в динамике популяций недостаточно ясна.

У косуль выявлено 114 видов гельминтов, на территории бывшего СССР — 87 (Прядко, 1976). Гельминты сравнительно редко становятся непосредственной причиной гибели зверей; чаще их воздействие носит косвенный характер, вызывая ослабление организма хозяина и популяции в целом (Приедитис, 1970; Рыковский, 1970). Степень зараженности некоторыми паразитами обычно прямо пропорциональна плотности населения копытных (Падайга, Марма, 1970; Падайга, 1971). Интенсивность инвазии зависит также от характера леса, почвы и влажности местообитаний (Пужаускас, 1970).

Доля животных, погибших в результате паразитозов, сравнительно высока лишь в Центральной Европе, где плотность населения косуль максимальна, и может достигать 40% от общего числа павших (Siefke, 1966). В Чехословакии из 1285 исследованных в 1972–1981 гг. трупов 46% отнесены к потерям от паразитарных заболеваний, наиболее губительными из которых были легочные гельминтозы (около 70%). Максимальная смертность отмечалась в осенне-зимние месяцы (Sterba, Zamek, 1985). Применение антипаразитарических препаратов (мебенвета) позволило значительно уменьшить падеж (Chlupsa, 1985). В Швеции болезни и паразиты были причиной гибели косуль в 18% случаев (Vorg, 1970). В Болгарии зарегистрированы потери зверей от заразного энцефаломиелита (Габрашанский, 1970). В Крымском заповеднике их гибель вызывали сибирская язва, паразиты крови, внутренние болезни, легочно-глистные инвазии и кишечные гельминты (Рухлядев, 1941). В одном из охотничьих хозяйств Волынской области зимой 1961/62 гг. предположительно от эпизоотии листериоза погибло около 25% популяции (Адамович, Ойцось, 1963).

В России случаев массовой гибели косуль от гельминтозов не регистрировали. Сравнительно редко бывает массовый падеж и из-за заразных болезней (табл. 39 и 49). На Алтае в 1950-е гг. отмечалась эпизоотия ящура, вызвавшая смертность большого количества животных (Собанский, 1992, 2005). В Ставрополь-

ском крае отмечен систематический падеж зверей от клещевого токсикоза (Никольский, Позов, 1973). Возможно, часть зверей гибнет от бешенства, что случилось в ряде районов Европы (Stubbe, Passarge, 1979).

Заболевания нередко возникают как следствие недоедания и некачественного питания при чрезмерной численности диких копытных и деградации их пастбищ (Горегляд, 1970). В некоторых случаях смертность наступает при питании определенными видами культивируемых растений. В Западной Европе зарегистрированы случаи массовой гибели европейской косули (преимущественно — сеголетков) на посевах рапса-00 из-за общего расстройства пищеварения и гемолитической анемии в результате отравления метаболитами алкенил- и индолглюкозинолатов и их производных, в частности — аминокислотой S-метилцистеинсульфоксида. При вскрытии у павших зверей наблюдается гастроэнтерит, дегенерация миокарда, гиперемия внутренних органов и мозга, гемосидероз печени, почек и селезенки. Интоксикацию переносят лишь около 15% животных (Hespeler, 1987; Onderscheka u. a., 1987a,b; Schmid, Schmid, 1992). Наибольшее количество ядовитых веществ содержится в рапсе в феврале и марте (Boag et al., 1991). В экспериментах, проведенных в Великобритании, найдено, что степень гемолитической анемии зависит от доли рапса в рационе. Здоровье косуль может быть подорвано, если кроме рапса им недоступны другие корма (Sibbald et al., 1995). Специальные исследования в Восточной Германии, напротив, показали, что кормежка копытных на полях рапса-00 в зимнее время улучшает их состояние (Ahrens u. a., 1990).

Гибель сибирских косуль, регулярно кормящихся на полях рапса, не отмечена. Однако в Курганской области в многоснежные зимы 1990-х гг. мы зарегистрировали массовый падеж сеголетков вблизи плантаций этой культуры. Тем не менее связывать их смертность только с пищевым отравлением нельзя. В это же время еще более высокой она была на полях озимых и не меньшей — возле стогов сена, соломы и в разных типах леса, т.е. в местах концентрации зверей. Почти у всех сеголетков, погибших на полях рапса, желудки были плотно заполнены почти сухой пищей. Вероятнее всего, их гибель связана не столько с отравлением (хотя и эту причину не следует исключать), сколько с потреблением ими пересохших на морозе верхушек этих растений, что привело к обезвоживанию истощенного организма и расстройству пищеварения из-за невозможности отрывивания, пережевывания и переваривания сухого корма. Взрослые животные, которые более эффективно раскапывают снег и поедают в основном подснежные влажные части растений, на полях рапса практически не гибнут.

Очевидно, что «проблема рапса» существует, и крайне необходимы кормовые эксперименты с этой культурой, которая со временем может стать одной из основных в сельском хозяйстве России и, следовательно, в зимнем питании копытных.

Благородный олень. Среди болезней благородного оленя наиболее опасны сибирская язва, некробациллез, пастереллез, туберкулез, ящур, чума рогатого скота, паратиф, лептоспироз, бешенство (Гептнер и др., 1961; Прядко, 1976; Шостак, Василюк, 1976; Шоль, 1979; Луницын, 1998, 2004; Луницын и др., 2007).

Роль болезней как фактора естественной смертности в популяциях благородных оленей пока тоже незначительна (Смирнов, 2007). Эпизоотии зарегистрированы лишь на Северо-Западном Кавказе в 1908, 1911 и 1925 гг. (Александров, 1968). В Баргузинском заповеднике в 1922 г. произошел массовый падеж этих копытных от неизвестной причины — не исключено, что от сибирской язвы (Смирнов, 1986). В Забайкалье эпизоотия сибирской язвы, стувившая множество диких и содержащихся в неволе изюбрей, отмечена в 1872 и 1886 гг. (Кузнецов, 1899).

Благородный олень — хозяин 89 видов гельминтов, из них на территории бывшего СССР обнаружен 61 вид (Прядко, 1976). Наиболее обычные гельминтозы: фасциолез, дикроцелиоз, парамфистоматидоз, цистоцеркоз, эхинококкоз, краббезиоз, нематодироз, элафостронгилез, сетариоз и диктиокаулез (Мертц, 1953; Шостак, 1975а, 1983; Шостак, Василюк, 1976; Назарова и др., 1979; Федосенко, 1980; Ромашов и др., 1986; Шелякин, 1990; Луницын, 1998, 2004; Луницын и др., 2007), но они играют лишь косвенную роль, способствуя истощению животных. Летом благородный олень, как и другие копытные, весьма страдает от кровососущих насекомых (Капланов, 1948; Бромлей, Кучеренко, 1983; Смирнов, 2007).

Каждый год до 6% самцов, участвующих в гоне, получают повреждения (Clutton-Brock et al., 1979) и нередко (1–3% от общей смертности) погибают от травм (Александров, 1968; Зырянов, 1975; Шостак, Василюк, 1976; Собанский, 1992).

Ухудшение состояния популяции благородного оленя в Кавказском заповеднике относят за счет Чернобыльского радиоактивного загрязнения (Дуров, 1990б), что, на мой взгляд, маловероятно.

Пятнистый олень. Доля болезней в общей смертности пятнистого оленя в природе, видимо, невелика, и наибольшую угрозу представляют пока лишь гельминтозы. Из 50 видов их гельминтофауны 46 видов зарегистрированы на территории бывшего СССР (Прядко, 1976).

В Подмоскowie все звери поражены гельминтами *Liorchis scotiae*, *Taenia hydatigena*, *Trichocephalus skrjabini* (Овсякова, 1976). У животных из Лазовского заповедника найдено 13 видов (трематоды, цестоды, нематоды), а на о. Аскольд — 9 видов. В Приморье они заражены печеночной двуусткой (Бромлей, 1956). Наиболее обычные гельминтозные заболевания — дикроцеллез и элафостронгилез. Дикие пятнистые олени значительно меньше подвержены гельминтозам по сравнению с парковыми животными (Бромлей, Кучеренко, 1983), которые заболели к тому же сибирской язвой, бешенством, пастереллезом, некробациллезом, туберкулезом, актиномикозом (Миролюбов, Рященко, 1948, 1978; Луницын, 1998, 2004; Луницын и др., 2007). Почти на всех оленях летом паразитируют клещи и очень досаждают другие кровососущие насекомые: мокрецы, мошка, слепни (Бромлей, 1956), оленья кровососка.

Основные причины гибели зверей в оленьих парках — незаразные заболевания (Нивин, 1989; Луницын, 1998, 2004). В вольерах на Урале из 50 павших животных 32 умерли от травм, 14 — от язвы желудка и перитонита, вызванного стрессом и плохим кормом (Мордвинов, 1997). В 1960-х гг. произошел массовый падеж из-за плохого ухода и деградации пастбищ в Нальчикском оленепар-

ке (Соколов, Темботов, 1993). После выпуска животных на свободу гибель от болезней снижается и зараженность гельминтами уменьшается (Штарев, 1966).

Северный олень. Наиболее серьезные заболевания северных оленей – сибирская язва, бруцеллез, некробактериоз (некробациллез, копытка), ящур, пастереллез, бешенство, бронхопневмония, туберкулез, паратуберкулез, колибактериоз, лептоспироз, парша, стригущий лишай, саркоптоз (чесотка), гельминтозы, болезни, вызываемые паразитическими грибами и простейшими, оводо-вые инвазии и поражения, наносимые кровососущими насекомыми (Друри, 1949; Мичурин, 1967; Водопьянов, 1970; Забродин, 1975; Забродин, Забродина, 1976; Семенов-Тян-Шанский, 1977; Бороздин и др., 1979; Лайшева, 1989; Лайшев и др., 1990, 2002; и др.).

Болезни иногда существенно влияют на динамику поголовья дикого северного оленя. Массовый падеж животных от ящура и сибирской язвы зарегистрирован на Таймыре в 1899 г. Сложная эпизоотическая ситуация была в 30-е годы, вспышки сибиреязвенной инфекции возникала и в 60–70-е годы XX в. (Лайшев и др., 2002). Крупнейшая таймырская популяция — явный бруцеллоноситель и играет большую роль в поддержании природного очага бруцеллеза и заражении других животных и человека (Забродин, Забродина, 1976; Лайшев и др., 2002). На Таймыре зафиксирован также, пожалуй, единственный случай массовой смертности этих животных (около 28 тыс. голов, из которых более 80% — сеголетки) от бронхопневмонии во время резкого похолодания в июле 1979 г. (Забродин, Павлов, 1983).

Северный олень — хозяин 59 видов гельминтов (Прядко, 1976). Саркоцистозной инвазии подвержены большинство животных, особенно взрослые особи (Арсентьева, 1980). Количество гельминтов в организме оленей изменчиво — зимой их гораздо меньше, чем в теплый период года. Дикий северный олень все-таки меньше заражен паразитами, чем одомашненный, что объясняется быстрой сменой пастбищ, меньшей плотностью населения и разделением крупных стад на мелкие группы при неблагоприятных кормовых условиях (Мицкевич, Савельев, 1975; Овсяюкова, 1975; Овсяюкова, Новиков, 1980; Лайшев и др., 2002).

У многих животных обнаруживаются поражения, вызываемые кровососущими насекомыми. Личинками подкожного овода заражены все олени в Бурятии (Новиков, 1989а), значительная часть — в Якутии (Тавровский и др., 1971) и на Таймыре (Забродин, 1975). Еще более существенна косвенная роль кровососущих насекомых, значительно изменяющих стациональное распределение оленей, ритм их активности, мешающих нормальной пастбе летом и накоплению жировых запасов, что в конечном счете сказывается на выживаемости зверей в зимнее время и, соответственно, на их численности.

Кабан. Кабаны восприимчивы ко многим болезням, характерным для других диких и домашних копытных. Зарегистрированы классическая и африканская чума свиней, ящур, рожа, туляремия, бруцеллез, пастереллез, пироплазмоз, паратиф, туберкулез, колибактериоз, сибирская язва, болезнь Ауески, чесотка, ложное бешенство, сальмонеллез, лептоспироз и др. (Донауров, Теплов, 1938;

Слудский, 1956; Горегляд, 1971; Кормилицин, Дулицкий, 1972; Стародынова, 1974а,б, 1979; Козло, 1975; Иванова, Овсюкова, 1976; Литвинов, 1980; Седов и др., 1992). Сравнительно высока гибель поросят из ранних выводков от пневмонии. Другая причина гибели или отставания в росте молодняка — острые желудочно-кишечные заболевания: катаральные, катарально-геморрагические, геморрагические энтериты и гастроэнтериты, вызываемые употреблением недоброкачественного корма (Стародынова, 1974а, 1979).

Особенно высоки потери диких свиней от классической чумы. Это острое вирусное заболевание поражает животных всех возрастов с летальностью до 80%. Типичный признак чумы — красные пятна на коже живота и в паховых складках, на ушах и морде, а также гнойные истечения из глаз и носа (Иванова, Овсюкова, 1976). Заболевшие животные теряют аппетит, неохотно поднимаются с лежек, у них характерная сидячая поза и шаткая походка (Фертиков, Егоров, 1997), при беге они отстают от группы. Лихорадка сопровождается жаждой, что побуждает зверей пить воду. Поэтому трупы обычно находят у водных источников (Шиков, Гришок, 1995).

Источником инфекции чаще всего становятся неблагополучные по этому заболеванию свиноводческие хозяйства (Равилов и др., 1992). В природу возбудитель заносит при выбрасывании павших животных. Иногда в поисках пищи или в период гона кабаны забредают на свинофермы, где также могут заразиться от домашнего скота или заразить его.

В последние годы стало обозначаться участие кабана в эпизоотическом процессе классической чумы свиней и как резервуара возбудителя, и как источника инфекции. Периодичность вспышек болезни составляет 4–7 лет (частота 55%) и 12–13 лет (22%), но отдельные ее проявления отмечаются через 2–36 лет. Эти периоды, как правило, совпадают со временем вспышек чумы среди домашних свиней. Наибольшая продолжительность эпизоотии на большом пространстве (60% территории Молдавии, треть Украины и 7 областей России) — 7 лет (Коломыцев и др., 1995, 1999).

В Беловежской пуще вспышки чумы у кабанов были в 1906, 1911–1912, 1927 и 1963–1964 гг. В 1964 г. поголовье сократилось в 2,6 раза (Врублевский, 1908; Горегляд, 1971; Козло, 1975; Шостак, 1978). В Белоруссии эпидемия зарегистрирована и в 1992–1993 гг. (Каштальян, Медведев, 1999). В Карпатах эта болезнь проявлялась в 1946 г., а рожа — в 1951–1952 гг. (Гунчак, 1982). В Крыму падеж диких свиней от чумы и пастереллеза отмечался в 1965, 1968 и 1971 гг. (Мельникова, 1968; Павлов и др., 1974). На Украине и юге России мощные вспышки чумы были в 1974–1976 и 1985–1994 гг., причем эпизоотия 1985 г. возникла в Молдове (Шиков и др., 1992; Коломыцев и др., 1995, 1999; Шиков, Гришок, 1995). В Черкасской области в 1972–1974 гг. погибла треть поголовья (Евтушевский, 1975). На Северном Кавказе эта болезнь наблюдалась в 1935–1936 гг. и, по-видимому, в 1947 г. В 1974–1975 гг. в черноморских лесах погибло около 7% популяции (Донауров, Теплов, 1938; Котов, Рябов, 1963; Дуров, 1980).

На западе России (Брянская, Смоленская, Тверская, Калужская, Московская, Воронежская и Курская области) классическую чуму свиней регистрирова-

ли в 1966–1967, 1974–1976, 1991–1992 и 1996 гг. В Калининской и Московской областях зимой 1975/76 гг. пало около 2 тыс. особей (Фадеев, 1977; Фомушкин, Максимов, 1992). В «Завидово» по этой причине в 1976 г. группировка диких свиней уменьшилась значительно (табл. 20). В 1991 г. благодаря вакцинации пало не более 70 голов (Егоров, 1992). С октября 1990 г. по апрель 1991 г. в Московской области обнаружено 318 павших и отстреляно 245 кабанов с признаками болезни (Коломыцев и др., 1995, 1999). Общие их потери в Московской и Тверской областях в 1976 и 1992 гг. оцениваются в несколько тысяч голов (Фертиков, Егоров, 1997).

Эпизоотии чумы свиней в разных районах Бурятии и на западе Читинской области наблюдали в 1950–1960 гг. (Смирнов, 1978). В Приамурье падеж был в 1945–1946, 1953–1955, 1957–1959, 1980 и 1984–1985 гг. (Раков, 1970; Юсупов и др., 1992; Перовский, 2003), на юге Дальнего Востока — в 1936, 1941, 1955, 1957 и 1981–1982 гг. (Кучеренко, 1973, 1976; Перовский, 2003). В Хинганском заповеднике вспышка чумы отмечена в 1968 г., массовая гибель — в 1980 г. Из 500 особей выжило лишь 130–150 голов (Дарман, 1990). В Приморье эпизоотии регистрируются через 5–6 лет, унося иногда до 70% локальных популяций или более 10 тыс. особей в отдельные годы. На восстановление поголовья требуется минимум 3–4 года при условии подтока мигрантов и хороших урожаев естественных кормов (Бромлей, 1964).

В Казахстане массовый падеж зверей от классической чумы свиней отмечали в разных районах: 1936 г. — в Семиречье, 1937 г. — в долине Сырдарьи, 1950 г. — в пустыне Кызылкум, 1951–1952 гг. — на северном побережье Каспия. В июле 1939 г. мощная эпизоотия зарегистрирована в дельте Амударьи (Слудский и др., 1984). На юге Киргизии кабан стал исключительно редким животным после эпизоотии 1931/32 гг. Поголовье постепенно восстановилось только к 1940 г. (Чичикин, Воробьев, 1967). За пределами бывшего СССР классическую чуму у этого вида наблюдали в Германии (в 1949, 1990, 1993, 1995 и 1997 гг.), Италии и Австрии (Шиков, Гришок, 1995; Дерпег и др., 1997).

Африканская чума свиней зарегистрирована в 24 странах мира. Во второй половине XX в. эта болезнь из африканского очага занесена в Португалию, Испанию, Францию, Бельгию, Нидерланды, Италию, а также на Кубу, Гаити, в Бразилию и Доминиканскую республику. В 70-е годы прошлого века случаи заболевания домашних свиней отмечались в Молдавии и Одесской области Украины. В 2007–2008 гг. вспышка африканской чумы случилась в Грузии (падеж домашних и диких свиней исчислялся десятками тысяч голов), Южной Осетии, Абхазии, Армении и Азербайджане. В ноябре 2007 г. возбудитель был обнаружен у диких кабанов в Шатойском районе Чеченской республики (Шевцов и др., 2008). Однако на юге европейской части России популяции кабана пострадали в большей мере не от инфекции, а от сверхлимитного отстрела («депопуляции»).

В Беловежской пуще массовая гибель диких свиней и других копытных (7,6% поголовья) при геморрагической септицемии зарегистрирована в 1910 г. Заболевание паратифом и свиной рожей не оказали заметного влияния на эту популяцию (Козло, 1970).

Вспышка ящура, занесенного крупным рогатым скотом в 1952 г., была особенно губительной для кабана в Южной Киргизии. Весной 1953 г. по мере таяния снега в ущельях находили большое количество трупов (Чичикин, Воробьев, 1967).

Из болезней алиментарного происхождения наиболее известна остеодистрофия диких свиней, вызываемая недостатком минеральных веществ, чаще всего — кальция и фосфора. В коллекциях черепов биологических институтов Санкт-Петербурга доля особей с признаками остеодистрофии достигает 35%, что гораздо выше, чем у других копытных. Наиболее часто это заболевание встречается у взрослых животных на северном и южном пределах ареала вида — вероятно, вследствие пессимальных условий обитания, регулярного голодания и истощения. Для профилактики этой болезни в охотничьих хозяйствах эффективными могут быть добавки в корм мела, костной муки и пережженных костей, монокальцийфосфата и диаммонийфосфата (Русаков и др., 1981; Русаков, Тимофеева, 1984).

В общей зарегистрированной смертности диких свиней доля болезней составляет в разных районах от 1 до 40%, но в целом популяционные потери от этого фактора значительно меньше уровня гибели от человека и хищников (табл. 42 и 49).

Кабан — объект разнообразных и многочисленных паразитов, насчитывающих около 110 видов. В их числе 12 видов простейших (амебы, инфузории, кокцидии, гемоспоридии, трихомонады, саркоспоридии, токсоплазмы), 48 видов гельминтов и паразитических аннелид (нематоды, трематоды, цестоды, скребни, пиявки), 30 видов паразитических паукообразных (иксодовые, аргасовые и чесоточные клещи), вши и 19 видов двукрылых кровососущих насекомых. Каждому возрасту зверей свойственен свой комплекс паразитов, достигающих наибольшего разнообразия у взрослых особей, особенно у самок, ведущих, в отличие от секачей, групповой образ жизни. Дикие свиньи инвазированы круглогодично, но по сезонам происходит заметное колебание численности паразитов и смена одних видов и групп другими. Интенсивность инвазии существенно зависит от плотности населения зверей и их биотопического распределения (Мельникова, 1968).

Фауна гельминтов обычно общая для диких и домашних копытных, населяющих конкретную территорию, и чаще всего именно домашний скот становится источником инвазии (Говорка и др., 1988). Однако в ряде районов доминирующая роль диких копытных в этом процессе неоспорима. В Таджикистане, например, где свиноводство стало развиваться лишь в 30-х годах XX в., кабан был и остается основным носителем и резервентом паразитофауны (Мельникова, 1968).

В разных районах бывшего СССР у диких свиней регистрируют от 1 до 22 видов паразитических червей. В кишечнике локализуются 15, в желудке — 7, в бронхах — 5, в мозгу и мускулатуре — 2, в легких, мочевом пузыре и языке — по 1 виду (Овсякова, 1975б). Среди гельминтозов обычны метастронгилез, трихинеллез, дикроцелиоз, фасциолез, эхинококкоз, аскаридоз, цистицеркоз (финноз), реже встречаются тонкошейный саркоцистоз, макрокантаринхоз, спарга-

ноз, глобоцефалез, трихоцефалез и др. (Белопольская, 1952; Слудский, 1956; Мельникова, 1968; Горегляд, 1971; Карасев, 1974; Назарова, Стародынова, 1974; Стародынова, 1974а; Козло, 1975; Литвинов, 1975, 1980; Шималов и др., 1975; Иванова, Овсяюкова, 1976; Литвинов, Карасев, 1977; Ромашов, 1979; Закариев, 1980; Слудский и др., 1984; Говорка и др., 1988; Егоров, 1992; Горелов, 1994; Пенькевич, 1998а; Фертиков и др., 1999).

Наибольшее воздействие на популяции кабана оказывает метастронгилез. Это легочно-глистное заболевание, вызываемое *Metastrongylus elongatus*, *M. pudendotectus*, *M. confusus*, *M. salmi* и *M. pulmonalis*, известно на всем ареале вида (Овсяюкова, 1974). Возбудители — белые, тонкие и круглые черви длиной до 5 см, паразитирующие в бронхах зверей. Самки метастронгилид выделяют яйца со сформировавшейся личинкой, скрученной восьмеркообразно. При кашле яйца попадают в носоглотку, оттуда в пищеварительный тракт и на землю вместе с фекалиями. Промежуточные хозяева паразита — более десятка видов дождевых червей, заглатывающих рассеянные в почве яйца метастронгилусов (рис. 18).

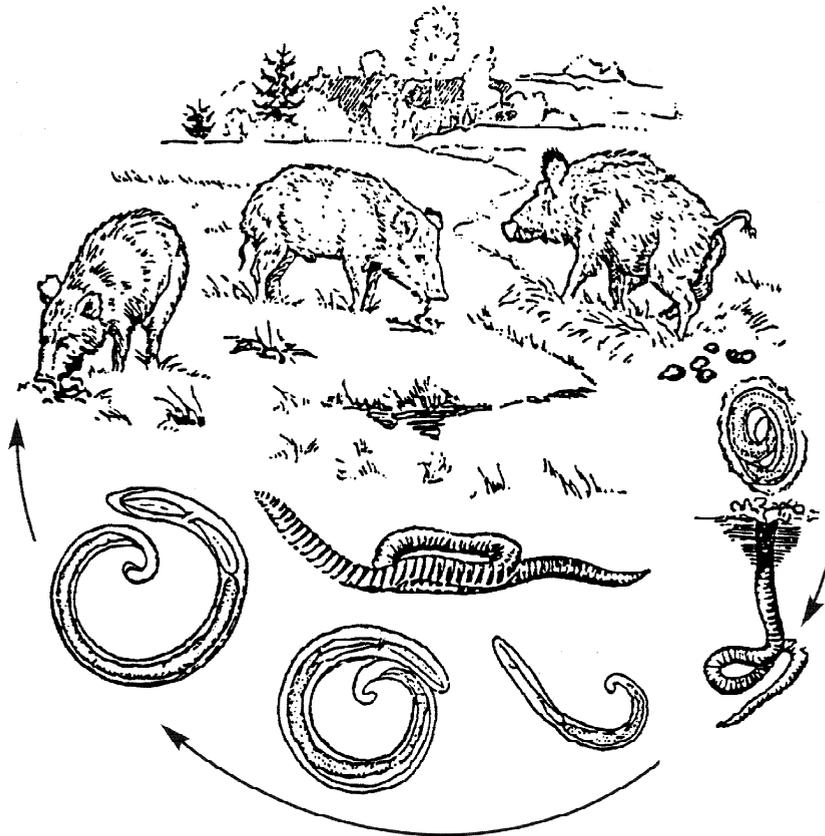


Рис. 18. Схема заражения кабанов метастронгилусами (по: Горегляд, 1971)

Яйца паразита устойчивы к воздействию внешних факторов: в сухой почве жизнеспособны до 20 месяцев, а во влажной сохраняются более двух лет. Из яиц появляются личинки, которые паразитируют в дождевом черве до конца его жизни. Один экземпляр может быть носителем сотен личинок. В метастронгилезных очагах зараженность червей достигает 80%. От их обилия напрямую зависит эпизоотическое значение разных типов охотничьих угодий. В годы с повышенной влажностью заболеваемость наиболее высока, в сухие годы, напротив, сокращается. Заражение диких свиней возможно в течение всего беснежного периода. Проглоченный дождевой червь переваривается, личинки освобождаются и через стенки кишечника проникают в лимфатические узлы, а затем через лимфатические и кровеносные сосуды внедряются в легкие. Здесь они проникают в альвеолы, потом в бронхиолы и бронхи, где быстро растут и через 25–35 дней достигают половозрелости. Продолжительность жизни метастронгилусов в легких животного — около одного года (Иванова, Овсюкова, 1976; Зеньков и др., 1979; Стародынова, Сыроежкин, 1979; Говорка и др., 1988).

Кабан, следовательно, — основной хранитель инвазии в природе. Ее уровень зависит от возраста и плотности населения этого вида, численности дождевых червей, сезона года, погоды, биотопа. Новорожденные обычно свободны от паразитов, но с каждым месяцем жизни их инвазированность увеличивается, а у взрослых, напротив, становится меньше. В Подмоскovie заражены 40–100% сеголетков и подсвинков, 14–72% 4-летних и 33% 7-летних особей (Овсюкова, 1974, 1975), в Березинском заповеднике — 79% сеголетков, 62% подсвинков и 46–47% взрослых животных (Карасев, 1974), в разных зонах Беларуси — 21–76% зверей (Пенькевич, 1997; Одинцова, 1998).

В легких отдельных молодых особей находят до 9,8 тыс. экземпляров паразита, чаще — около 200–500. Зараженные животные становятся более восприимчивыми к другим заболеваниям, острее реагируют на недостаток кормов, хуже переносят неблагоприятную погоду. Рост кабанят при высоком уровне инвазии задерживается или совершенно прекращается, а их масса обычно в 1,5–2 раза меньше, чем у здоровых. Отход инвазированных сеголетков, особенно в сырые годы, может достигать 8–30% (Морозов, Назарова, 1962; Мельникова, 1968; Стародынова, 1974а; Стародынова, Сыроежкин, 1979; Литвинов, 1980; Овсюкова, Бельский, 1980; Варнаков, Михайлова, 1982; Пенькевич, 1998б; Фертиков и др., 1999).

Эпизоотическое значение имеет и трихинеллез, в формировании и поддержании природных очагов которого ведущую роль играют хищники и грызуны (Пашук, 1970). Кабан чаще всего заражается, поедая мышевидных грызунов и трупы хищных животных, в том числе выбрасываемые охотниками после снятия шкур. Доля зараженных особей в популяциях диких свиней сравнительно невелика. В Московской и Тверской областях, например, она составляет 0,01–0,09%, в то время как обследованные волки поражены на 20%, лисицы и енотовидные собаки — на 11–12% (Исаев, Иванова, 1979; Егоров, 1992). В Березинском заповеднике экстенсивность инвазии этих видов выше: 0,66, 35,7 и 34,4% соответственно, у енотовидной собаки — 38,4%, медведя — 18,1, рыси — 29,

собак — 12,5, кошек — 8,4, черной крысы — 16, обыкновенной буроzubки — 2,7%. Уровень зараженности личинками эхинококка достигает 16% (Карасев, Литвинов, 1974; Литвинов, Карасев, 1977). В Таджикистане трихинеллез у кабана встречается еще чаще — 1,3%. Кроме того, этот вид играет большую роль в поддержании природных очагов эхинококкоза, описторхоза, гнатостоматоза, гонгилонематоза и других болезней (Мельникова, 1968). В Туве уровень зараженности диких свиней трихинеллезом составляет 2%, лисицы — 5%, волка — 7%, медведя — 12%, колонка — 15% (Gorelov, 1998). Наиболее поражены трихинеллами дикие животные на Северном Кавказе и в Предкавказье: кабан — 2,5–15,8%, волк — 60%, шакал — 83%, медведь — 15–89%, лисица — 20–37%, енотовидная собака — 14–75%, куница — 27%, серая крыса — 1,8–3,4% (Пиголкин, Бокун, 1992).

Непосредственная гибель копытных от гельминтозов, за исключением метастронгилеоза, наблюдается сравнительно редко. Тем не менее паразиты играют важную роль в поддержании стабильности биоценозов как регулирующий фактор (Говорка и др., 1988). Ущерб от гельминтов выражается в снижении уровня воспроизводства и выживаемости ослабленного молодняка, увеличении смертности от других факторов среды, уменьшении массы тела и упитанности и, в целом, в снижении продуктивности популяции, ее трофейной ценности и качества мясной продукции. Зараженность и потери тем значительнее, чем выше плотность населения зверей (Козло, 1975; Рыковский, Маклакова, 1999). В национальном парке «Завидово», например, от гельминтозов гибнет до 20% молодняка кабана. При ветеринарно-санитарной экспертизе выбраковывается и уничтожается до 2% туш, пораженных трихинеллами, и до 3,4% — в связи с заражением спарганумами (личиночной формой *Spirometra erinaceieuropaei*), а также до 60% печеней, пораженных фасциолой (Фертиков и др., 1999).

Немаловажно, что инвазированные животные, в свою очередь, становятся источником заражения человека, употребившего их мясо. Вспышки трихинеллеза среди людей регистрируют во многих районах.

На кабана паразитируют клещи родов *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, *Ixodes*, *Rhipicephalus*, *Boophilus* и свиные вши рода *Haematopinus*. Общее число эктопаразитов на теле отдельных зверей, особенно весной и летом, может исчисляться сотнями. Кровососы явно доставляют беспокойство, и дикие свиньи пытаются избавиться от них во время грязевых купаний и чесания о деревья. Как и другие виды копытных, они, и особенно сеголетки, страдают и от гнуса (мошки, мокрецов, комаров, слепней и оводов), стараясь проводить жаркие дни в укрытиях, воде, грязи, поднимаются высоко в горы, уходят в пески, степи или на продуваемые ветром места.

Как прокормитель клещей и других кровососов кабан играет существенную роль в формировании и поддержании природных очагов возбудителей и переносчиков паразитарных и инфекционных болезней. Из многих видов паразитирующих на нем клещей выделены возбудители лихорадки Ку, туляремии, клещевого энцефалита, бруцеллеза и других болезней. Гибель самих зверей от эктопаразитов сравнительно редка. Случаи зудневой чесотки с летальным исхо-

дом зарегистрированы у молодых особей в Сары-Челекском заповеднике в Киргизии (Мельникова, 1968). Зудневая эпизоотия имела место также в Приамурье в 1927–1928, в 1933–1934 и в 1961 гг. (Раков, 1970).

Травмы, вызванные причинами внутривидового характера, чаще всего отмечаются в двух возрастных группах — среди поросят и взрослых самцов. Сеголетки обычно получают их на местах кормежки, особенно на небольших по площади подкормочных площадках. Подвинки, в отличие от сравнительно миролюбивых к детям взрослых особей, нередко увечат их, ломая ребра, кости черепа, конечности, позвоночник. Взрослые кабаны, несмотря на чрезвычайную живучесть, порой погибают от ранений клыками в период гона. Смерть наступает спустя длительное время от осложнений, плеврита и перикардита (Раков, 1970; Стародынова, 1974). Нередко звери при бегстве от опасности калечатся о сучья и стволы поваленных деревьев, иногда распарывают животы. Раны им могут наносить и хищники.

Сайга. Среди болезней наибольшее влияние на динамику населения сайги оказывают ящур и пастереллез, эпизоотии которых в отдельные годы приводят к гибели 10–20% группировок. Источником инфекции, как правило, служат домашние копытные, но затем мигрирующие стада сами становятся разносчиками заболеваний (Курченко, 1995; Бекенов и др., 1998). Важно, что они могут быть потенциальным переносчиком возбудителей чумы, которой звери заражаются от блох и клещей во время миграций через колонии больших песчанок. На Мангышлаке зарегистрирован случай заболевания человека чумой от сайги (Пейсахис и др., 1979).

В Северо-Западном Прикаспии эпизоотии ящура регистрировали в 1957, 1958, 1972 и 1977 гг. Особенно высокой (более 40 тыс. особей) смертность была засушливым летом 1957 г. Среди погибших преобладали сеголетки и самки (Исаев, 1959; Банников и др., 1961; Жирнов, 1962; Фандеев, 1965; Жирнов, Максимук, 1998а; Жирнов и др., 1998). В Казахстане эпизоотии возникали в 1955–1956, 1958, 1967, 1969, 1971 и 1974 гг. В Центральном Казахстане летом 1967 г. погибло около 50 тыс. сеголетков, падеж среди взрослых особей был незначительным. Взрослые самцы более стойкие к этой болезни, но у переболевших зверей шелушатся роговые чехлы и опадают их верхние части, поэтому рога становятся короткими. В некоторые годы в стадах находятся до 20% пораженных ящуром особей (Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Бекенов, Грачев, 1998).

Вспышки пастереллеза отмечены в Казахстане в 1981, 1984 и 1988 гг. В Тургайской области в 1981 г. погибло около 70 тыс., в 1988 г. — 270 тыс., в междуречье Волги и Урала в 1984 г. — более 100 тыс. особей (Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Фадеев, 1986; Грачев, Бекенов, 1993; Бекенов, Грачев, 1998).

У сайги найдены также сибирская язва, бруцеллез, некробактериоз, токсоплазмоз, энтероксемия, колибактериоз, диплококкоз и другие болезни (Ременцова, 1962; Галузо и др., 1963; Горегляд, 1971; Петров и др., 1979; и др.), однако они не играют существенной роли в динамике ее населения.

У этого копытного обнаружено также 55 видов эндопаразитов (из которых около 85% общие с домашними животными) и 10 видов эктопаразитов (Банников и

др., 1961; Горегляд, 1971; Фадеев, Слудский, 1982; Слудский и др., 1983; Петров, 1985; Звезгинцова, Треус, 1986; Прядко и др., 1993). В целом роль паразитарных инвазий в популяционной динамике незначительна, что отчасти объясняется большой подвижностью животных, частой сменой мест обитания и сухостью климата.

Кожный овод сильно изнуряет сейчас только монгольские группировки. В европейской и казахстанских популяциях он исчез в конце 20-х годов XX в., когда поголовье сократилось до минимума (Слудский, 1955; Бекенов и др., 1998). В том, что овод паразитировал на них ранее, нет сомнений. Вот что сообщает С.Г. Гмелин (1777) о животных, добытых в районе Астрахани в 70-е годы XVIII в.: «Мясо молодых сайгаков вкусом не неприятно, и козы гораздо вкуснее козлов, да и об старых сайгаках не думали столь худо, если бы некоторый особый род червей, коих у них между кожей и мясом превеликое множество бывает не причинял чрезвычайного омерзения». Примерно то же пишет и П.С. Паллас (1809): «... мясо старых сайгаков весьма гнузно; ибо вся спина под кожей так усыпана чирьями и толстыми червяками оленьих шершней, что едва можно найти такое место, в которых бы оных не было». О сильной пораженности сайги личинками овода свидетельствуют также Э. Эверсман (1850), Н.А. Северцов (1861) и Д. Анучин (1875).

Значительная часть самцов погибает от травм, полученных при драках во время гона. На о. Барсакельмес их отход по этой причине достигал 10–20% (Васенко, 1950; Рашек, 1963, 1965, 1974). В междуречье Урал–Кушум в период с 21 декабря по 3 января 1953 г. Н.В. Раков (1955, 1956) обнаружил 318 трупов сайги, из них 300 взрослых самцов, из которых часть была со следами ранений, и наблюдал 62 живых зверя с признаками увечий. Большинство из них хромали на одну из передних ног, что, видимо, было вызвано не только травмами, но и ослаблением роговых чехлов копыт при непрерывном перемещении самцов вокруг самок по промерзшей земле (Слудский, 1955).

Очевидно, что болезни и паразиты играют определенную роль в динамике поголовья важнейших промысловых видов копытных, особенно кабана и северного оленя, однако в целом воздействие этого фактора на разреженные российские популяции намного меньше влияния человека и хищников.

МАСШТАБ СМЕРТНОСТИ СЕГОЛЕТКОВ

В российских популяциях копытных, как показано выше, особенно велики потери сеголетков. Решение проблемы восстановления и увеличения ресурсов нереально без ясного понимания причин и масштаба их смертности.

Лось. Детская смертность у лося велика даже при сравнительно благоприятных условиях обитания в южных районах европейской части России. В Хоперском заповеднике при численности зверей около 100 голов ежегодно обнаруживают 5–7 погибших лосят (Казневский, 1977). К концу лета наблюдается прогрессивное снижение числа лосих с двойнями, которое вызвано как гибелью детенышей от хищников, так и естественной смертностью наименее раз-

витых, особенно при неблагоприятной погоде и переправах семьи через реки (Филонов, 1983, 1989, 1993; Баскин, 1984; Филонов, Калецкая, 1984). Вероятна гибель лосят из двоен и в результате потери их лосихами, поскольку мать не ищет отставшего и потерявшегося теленка, если не слышит «сигналов тревоги» (Минаев, 1992).

Особенно велика гибель (до 6% в общей смертности и более 1% от общей предпромысловой численности популяции) телят-сирот, оставшихся после отстрела их матерей охотниками. Попытки телят примкнуть к другим особям или группам обычно неудачны из-за агрессивности взрослых животных (Глушков, 1985, 1988).

Главный фактор смертности сеголетков — хищники. В Печоро-Илычском заповеднике в 1964–1966 гг. по этой причине 96% лосих остались без детенышей (Язан, 1972). В Окском заповеднике сеголетки составляют 85% от числа погибших (Лавровский, 1990). На территории Костромской таежной станции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН волк ежегодно уничтожает почти всех лосят (Баскин, 1984).

Расчетный уровень отхода сеголетков за год в европейской части России колеблется от 58 до 67% (Приклонский, Червонный, 1969; Червонный, 1975а), достигая в отдельных областях 73% (Троицкий, 1974). В северных и северо-восточных районах гибнет до 80% лосят, причем половина из них не доживает до шестимесячного возраста (Язан, 1972; Никулин, 1981; Козловский, 1996). В Нижнем Приамурье их число к марту снижается на 54% (Дворядкин, 1975б), а на Камчатке до весны погибает около 65% (Филь, 1975). В Дарвинском заповеднике к апрелю следующего года выживает лишь 35% (Филонов, Калецкая, 1984).

В масштабе страны потери сеголетков лося исчисляются десятками тысяч голов, причем уровень их смертности неизбежно возрастает с увеличением доли легальной и нелегальной добычи взрослых самок.

Примерно такой же уровень смертности (55–75%) лосят в течение первого года жизни зафиксирован на Аляске и в Канаде (Franzmann et al., 1980; Mytton, Keith, 1981; Larsen et al., 1989). По данным массового радиопрослеживания новорожденных на Аляске, их смертность максимальна (до 94% от числа погибших) в первые два месяца жизни в основном от хищников (до 86%), травм (9%) и пневмонии (Ballard et al., 1981). Наибольший урон причиняют им волк и медведь. В Канаде из 117 радиомеченых лосят в течение года погибли 95 (81%); 88% также были убиты крупными хищниками — медведем и волком, и только 8% погибли от других естественных причин. До годовалого возраста не дожило 75% телят, 90% из них погибли до 1 ноября (Larsen et al., 1989).

Европейская и сибирская косули. Часть детенышей гибнет уже вскоре после рождения, особенно у молодых, впервые рожаящих матерей. По этой причине практически не оказывают влияния на воспроизводство забеременевшие, будучи сеголетками, годовалые самки. Гибель самок вместе с эмбрионами или телятами при родах невелика, тем не менее в некоторых регионах эти потери могут достигать нескольких процентов. Особенно существенны потери детенышей в первый месяц жизни (Reimoser, 1984). В Германии, например, только

в первую неделю их отход составляет 10%, весной при неблагоприятных условиях иногда погибает до 40% косулят (Stubbe, Stubbe, 1985).

С момента рождения и до осени в Казахстане гибнет до 16% сеголетков сибирской косули (Поле, 1973), на Дальнем Востоке — от 14 до 32% (Дарман, 1986). На Урале в заповедной группировке на территории радиоактивного следа, по расчетным данным, их отход составлял от 12 до 19%, однако ни одна из 23 находившихся под нашим наблюдением самок не потеряла до осени ни одного детеныша. В Ильменском заповеднике смертность телят к этому времени достигает 25% (Филонов, 1974). В популяциях европейской косули потери могут быть еще выше — до 34–50% от общего числа новорожденных (Прусайте и др., 1974; Fruzinski, Labudzki, 1982; Blant, 1987; Тышкевич, 1997). Следовательно к осени (к промысловому сезону) доля сеголетков снижается в лучшем случае на 10–20%, в худшем — наполовину.

Основные причины детской смертности в летний период — неблагоприятная погода и хищники, причем косулят в массе давит даже лисица. В Центральной Норвегии зарегистрирована гибель от этого хищника 48% телят, помеченных радиопередатчиками (Aanes, Andersen, 1996). В некоторых районах Швеции и Дании от лисицы гибнет от 34 до 75% сеголетков (Strandgaard, 1972; Liberg et al., 1994).

Зимой происходит дальнейшая существенная убыль детенышей. Потери сеголетков за год могут быть различными в разных районах и колеблются от 20 до 90% (Саблина, 1955; Петров и др., 1968; Лавов, 1971а; Падайга, 1971; Поле, 1973; Прусайте и др., 1973, 1974; Bobek et al., 1974; Филонов, 1974; Приедитис, 1985; Рандвезр, 1985; Ratcliffe, Rowe, 1985; Stubbe, Stubbe, 1985; и др.). К весне из двух телят чаще всего остается один, но в годы с суровыми многоснежными зимами этот показатель снижается до 0,1 (Поле, 1973; Соколов, Данилкин, 1981; Fruzinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982а; Дарман, 1986, 1990; Blant, 1987; и др.). После тяжелой зимовки прирост популяций приближается к нулевым значениям.

Основные факторы зимней гибели сеголетков косуль в России — хищники и истощение в многоснежные зимы, однако первопричиной этих потерь чаще всего становятся охотники (см. выше). Ежегодная смертность сеголетков-сирот, оставшихся без матерей, убитых охотниками, измеряется десятками тысяч особей.

Северный олень. Детская смертность в момент отелов достигает примерно 2,5% и особенно высока при сильных похолоданиях, сопровождающихся снегом или дождем. В первый месяц после рождения от переохлаждения, травм, хищников, при переправах через реки и озера погибает до 6% телят (Баскин, 1970, 1978; Сыроечковский, 1986). Учитывая очень суровые условия Севера, следует признать, что этот процент весьма невелик, и можно лишь изумляться такой живучести детенышей.

Позднее, в осенне-зимний период, также в основном гибнут телята. На Кольском полуострове доля сеголетков среди погибших животных составляет 43–48% (Семенов-Тян-Шанский, 1977; Макарова, 1990). На Таймыре в течение года

гибнет до 60% телят (более 50 тыс.), причем в отдельные годы уже через месяц после отелов приплод сохраняется только у 62–70% взрослых самок (Якушкин и др., 1975; Зырянов, Винокуров, 1990). На Камчатке в первый год жизни погибает 44% сеголетков, в течение последующего года еще 33,5% (Филь, 1976). В Забайкалье отход телят меньше — к концу зимы гибнет 22–25% (Водопьянов, 1970). Основная причина смертности — хищники.

В отдельных стадах североамериканских карибу потери еще выше: до 1–2-месячного возраста не доживают от 25 до 60% новорожденных (Fuller, Keith, 1981; Павлов и др., 1985). Основные причины детской смертности в мигрирующих стадах северного оленя на северо-западе Канады — крупные хищники (50%), выкидыши и врожденные уродства (33%), оставление самками (6%), пневмония и травмы (по 4%) (Miller et al., 1983).

В бассейне Дельты на Аляске (Davis et al., 1983) и в Британской Колумбии в Канаде население карибу стало возрастать, в основном за счет более высокой выживаемости телят, с началом сокращения численности волка. Эту зависимость подтвердили и проведенные эксперименты по ограничению численности хищника в отдельной популяции оленя (Bergerud, Elliot, 1986).

Кабан. Судя по разнице между средним числом эмбрионов и числом сеголетков в выводках, в весенне-летний период погибает около 5–30% поросят (Данилкин, 2002), что подтверждается региональными исследованиями (Лебедева, 1956; Лавровский, 1962; Дормидонтов, 1969; Andrzejewski, Jezierski, 1978; Червонный, 1980; Лавов, 1981; Гунчак, 1982; Кудряшова, 1982; Meynhardt, 1982, 1984а,в; Иванова, 1986; Анненков, 1989; Простаков, 1996). Не менее существенна их убыль и зимой. В Кавказском заповеднике, например, уровень их отхода к маю составляет около 11%, к августу — 25%, к ноябрю — 55% (Донауров, Теплов, 1938; Теплов, 1938). В низовьях р. Или к октябрю гибнет 32%, к февралю — 48% сеголетков, а подсвинками становятся лишь 40% из них (Слудский, 1956).

В пределах обширного ареала кабана смертность детенышей различна (табл. 62). На севере европейской части страны, в Сибири и на Дальнем Востоке потери в этой возрастной группе достигают 60–100%, в центральных и западных областях — чаще 40–60%. В Подмосковье данный показатель колеблется в пределах 13–36%, но в лучших охотничьих хозяйствах при наличии обильной подкормки он не превышает 8–15%. В отдельные суровые зимы падеж существенно увеличивается (Иванова, 1975б, 1983, 1985). Даже при относительно благоприятных условиях обитания в Центрально-Черноземном регионе гибнет 27–38% молодняка (Гусев, 1989; Простаков, 1996), в Крыму — 32% (Кормилицин, Дулицкий, 1972), на юге Украины до годовалого возраста доживают только 30% (Волох, 1999).

Каковы основные причины гибели кабанят? Часть их из ранних (март – апрель) выводков при минусовых ночных температурах неизбежно погибает от переохлаждения в плохо утепленных гнездах, при передвижении по пропитанному водой снегу и форсировании многочисленных канав и ручьев с ледяной водой, в которых они к тому же тонут (Бакеев, Костоглод, 1975; Верещагин, Русаков, 1979; Майнхардт, 1983, 1986). Сырая погода более губительна для них, нежели сухая и холодная (Meynhardt, 1982, 1984а,в). Много их гибнет в поймах

Таблица 62. Уровень смертности сеголетков кабана в течение года в разных районах

Район	Уровень смертности, %	Источник информации
Польша	48	Jeziarski, 1977
Беловежская пуца	36	Лебедева, 1956
—“—	6–19*	Козло, 1975
Березинский з-к	60–70**	—“—
Карпаты	44–52	Гунчак, 1982
Юг Украины	70	Волох, 1999
Крым	32	Кормилицин, Дулицкий, 1972
Северо-запад России	34–70	Русаков, Тимофеева, 1984
—“—	60–80	Иванова, 1983
Центр европейской части РФ	40–60	—“—
Костромская область	54,5	Зайцев, 2000
Подмосковье	8–36	Иванова, 1975, 1985
Окский з-к	21–52	Червонный, 1980; Кудряшова, 1982
Ц.-Черноземный з-к	27–35	Гусев, 1989
З-к “Лес на Ворскле”	55	Царев, 2000
Кавказский з-к	60–91	Дуров, 1980а
Дельта Волги	50–60	Лавровский, 1962
Тюменская область	20–80	Азаров, 1996
Монголия	60	Банников, 1954
Предбайкалье	40–46 (24–100)	Недзельский, 1994
Хинганский з-к	74 (до 90)	Дарман, 1989, 1990
Юг Дальнего Востока	48–62	Абрамов, 1963; Бромлей, 1964; Кучеренко, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983
Алакуль	65	Анненков, 1989

* При регулярной подкормке с 1957 г. и истреблении крупных хищников.

** При наличии волка.

рек и озер во время мощных весенних паводков и пожаров, а также при нападении хищников (Слудский, 1956; Лавровский, 1962; Анненков, 1989). При высокой плотности населения кабана довольно высока смертность детенышей от гельминтозов (Фертиков и др., 1999).

Естественный отбор не благоприятствует поздно родившимся (июнь – июль) детенышам: они не набирают к зиме необходимой массы и первыми замерзают на лежках или в местах кормежки. Поросята, родившиеся в нормальные сроки, также почти не накапливают жира с осени, поскольку все энергетические резервы расходуют на рост. При плохой зимней кормежке они быстро теряют упитанность и массу тела. По моим наблюдениям ($n = 16$), в средней полосе России гибель поросят в морозные зимы происходит при исхудании до 21–27 кг. Величина критического порога, вероятно, во многом зависит от температуры воздуха.

Сеголетки — легкая добыча для крупных хищников по сравнению с взрослыми животными: они не в состоянии активно обороняться, в семьях идут последними и чаще подвергаются нападению. В Березинском заповеднике при вы-

сокой численности волка в выводках диких свиней к весне остается 1–3 поросята, а в Кавказском заповеднике их число уже в октябре сокращается до 2. В охотничьих хозяйствах Подмосковья и в Беловежской пушце, напротив, при отсутствии крупных хищников и регулярной зимней подкормке размер приплода у кабана в течение года уменьшается незначительно — до 5,5 и 5,6–4,3 соответственно (Донауров, Теплов, 1938; Саблина, 1955; Лебедева, 1956; Иванова, Рыковский, 1968; Козло, 1975; Иванова, Овсякова, 1976).

Изъятие хищниками низкоранговых особей, однако, не приводит к разрушению структуры группировок. Наибольший урон детенышам и, в конечном счете, популяциям наносят охотники. Заинтересованные в добыче крупного животного, они, как правило, стреляют лидера группы — свинью. Поросята, оставшиеся без матерей, в суровых зимних условиях России обречены на гибель, поскольку не в состоянии самостоятельно добывать корм и не имеют «гнездостроительных» навыков.

В России ежегодная легальная и нелегальная добыча взрослых самок кабана охотниками достигает нескольких десятков тысяч голов. Соответственно масштаб смертности сеголетков-сирот может превышать сотню тысяч особей.

Сайга. Часть сайгачат рождается мертвыми, часть гибнет от травм, и особенно много их уничтожают хищные звери и птицы. Они гибнут также при заморозках, холодных дождях, от града и от голода, поскольку в крупных «родильных домах» далеко не все самки могут отыскать и накормить своих детенышей молоком. Смертность детенышей первые дни жизни обычно составляет 5–16%, что типично для стадных животных, и лишь в редких случаях при ухудшении условий обитания и ранних засухах этот показатель достигает 18–24% (Раков, 1956; Даль и др., 1958; Соколов, 1951; Банников и др., 1961; Жирнов и др., 1965, 1998; Фандеев, 1965; Филимонов, 1979; Жирнов, 1982; Фадеев, Слудский, 1982; Хахин, 1983; Максимук, Проняев, 1986; Лещенко, 1997; Близнюк, Букреева, 2000; Сидоров, 2000).

В благоприятные годы в весенне-летний период отход сайгачат близок к 20%, но при засухах возрастает в 2–3 раза. Из-за недостатка сочных кормов и воды нарушается режим активности животных и уменьшается продолжительность лактации самок. Стада в это время концентрируются у водоемов, близ которых обычно расположены поселения человека. Специальные исследования в районе отелов у Сарпинских озер в Прикаспии в 1959 г. показали, что 48% из числа погибших телят были убиты собаками, 13% — погибли под колесами автомашин, 4% — умерли от ран, полученных при переходах через скошенный тростник, т.е. большинство детенышей лишились жизни в результате антропогенных причин. До 10% сеголетков гибнет во время кочевков: их затаптывают взрослые особи на водных переправах, они отстают от матерей, тонут в воде, вязнут в иле, погибают от хищников (Фандеев, 1965; Жирнов, 1982; Жирнов и др., 1976, 1977; Петрищев, 1987).

В европейской популяции детская смертность заметно увеличилась во второй половине XX в. по мере сокращения площади пастбищ и ухудшения питания. В конце 1950-х гг. отход сайгачат к августу составлял около 22%, а в 1972–

1978 г. он возрос до 29%. Максимальные потери (87% от числа погибших) приходились на периоды отелов. По естественным причинам погибли 76% детенышей, еще 20% — от наезда транспорта и около 5% — в оградах пастбищ, каналах, задавлены собаками или застрелены охотниками (Близнюк, 1982, 1983). В 1993 г. отход сеголетков в отдельных районах достигал 35% (Петрищев, 1996). В 1990-е гг., по сведениям О.М. Букреевой (1998, 2002), смертность среди новорожденных (табл. 33) была в пределах нормы (4,6–16,8%), как и число детенышей на самку осенью (0,6–1,2). В 2000 г. из-за плохих погодных условий отход новорожденных был сравнительно высоким (23,4%), но в 2002–2007 гг. он, по данным С.В. Сидорова (2004, 2007), тоже находился в пределах нормы (5–17%) при затяжной депрессии популяции. Осенью и зимой естественный отход сеголетков сайги редко превышает 10%. Значительно большие потери они несут от охотников. В целом смертность молодняка ежегодно достигает 50–80% от числа родившихся.

Подведем итог. В целом ежегодная гибель сеголетков копытных исчисляется сотнями тысяч особей, что в значительной мере влияет на динамику населения этих животных. Очень высокая детская смертность — результат комплексного воздействия многих факторов среды, но основные причины гибели — охотники, убивающие взрослых самок и оставляющие в природе осиротевших детенышей, хищники, неблагоприятная погода весной и многоснежные зимы.

ОСНОВНЫЕ ПРИЧИНЫ ДЕПРЕССИИ ЧИСЛЕННОСТИ В 90-Е ГОДЫ XX В.

В конце XX в., как показано выше, резкого изменения климата, снижения продуктивности растительности, кормовой емкости угодий, а также изменения плодовитости копытных, за исключением интенсивно эксплуатируемых популяций, в которых в результате охоты было сокращено репродуктивное ядро, не было. Не было и экстремальных зим, захватывающих всю территорию России: гибель животных от истощения отмечалась лишь локально и в отдельные годы. Тем не менее при относительно благоприятных климатических и кормовых условиях ресурсы копытных сократились значительно (табл. 1–8) в разных природных зонах и максимально там, где выше плотность людского населения.

Наибольший урон понесли важнейшие охотничьи виды: лось, косули, благородный и пятнистый олени и кабан. Общая их численность в начале 1990-х гг. составляла 2300 тыс. особей (табл. 63). При усредненном уровне воспроизводства этих видов всего лишь в 50% от весенней численности (с учетом высокой плодовитости кабана и косуль и значительной их доли в общей численности) ежегодный приплод мог составлять как минимум 1150 тыс., что должно было привести к росту численности. Однако к концу XX столетия поголовье этих видов сократилось до 1550 тыс. Ежегодные потери в этот период, следовательно, превышали 1 млн голов.

Куда же исчезли и продолжают исчезать животные? Попробуем найти бесследно пропавших лесных копытных.

Судя по приведенным выше сведениям, в начале 1990-х гг. российские охотники легально добывали около 170 тыс. голов этих зверей, в самом конце столетия — 48 тыс. Нелегальная добыча, с учетом смертности подранков, видимо, достигала 300–560 тыс. Хищники, по экспертной оценке, изымали до 300–430 тыс. В многоснежные зимы гибли до 90–255 тыс. особей, но значительная часть погибших животных — сеголетки, оставшиеся без матерей, добытых охотниками. Общие ориентировочные потери только от этих факторов достигают 750–1420 тыс. (табл. 63), а еще есть и сравнительно небольшая (несколько процентов) смертность от других антропогенных причин, болезней и др. Немногим меньше общие потери были и в начале XXI в.

Очевидно же, что основная причина уменьшения поголовья лося и других лесных копытных в конце XX в. — антропогенно-хищническая. При рекордном за последние полвека уровне официальной добычи и крайне нерациональном использовании ресурсов на фоне изменения экономических и социальных отношений, ухудшения уровня жизни населения и кризиса сельского и охотничьего хозяйств резко возросло браконьерство и значительно увеличилась численность крупных хищников (Собанский, 1992, 2005; Глушков, 1995, 1997, 2001; Данилкин, 1996б,в, 1997, 1998а,б, 1999а,б; 2000, 2002, 2005; Глушков и др., 1997; Дежкин, 1997а,б; Погодин, Корытин, 1997; Нейфельд, 1999; Смирнов, 1999, 2007; Мордосов, Кривошапкин, 2004; Данилов, 2005; Зайцев,

Таблица 63. Ежегодная охотничья добыча и ориентировочные неохотничьи потери (тыс. особей) важнейших видов диких копытных в России в 90-е годы XX в.

Вид	Численность, тыс.*	Охотничья добыча		Потери от хищников**	Потери в многоснежные зимы от истощения**	Общие потери
		легальная*	нелегальная и погибшие подранки			
Лось	900–600	90–16	100–40	160–130	5–1	355–190
Косули	820–630	26–18	230–180	150–100	100–20	505–320
Благородный олень	190–150	6–4	25–20	>20	>20	>60
Пятнистый олень	18–9	0,7–0,4	>3	>2	>1	>6
Кабан	300–160	48–10	200–60	100–50	130–50	480–170
Все перечисленные виды	2300–1550	171–48	560–300	430–300	255–90	1420–750

* Источники сведений см. в табл. 1–6, 8, 43, 50–53.

** Большая часть этих потерь — сеголетки, оставшиеся без матерей, добытых охотниками.

2006а,б; Миноранский и др., 2008; Кривошапкин и др., 2008; Корытин, 2008; и мн. др.).

Значительное снижение численности лесных копытных в 1990-е гг. произошло и в других республиках бывшего СССР. В охотничьих хозяйствах Белоруссии ресурсы лося уменьшились на треть, в Литве, Латвии, Эстонии, Украине и Казахстане — почти в два раза или более. Основные причины сокращения вида те же, что и в России — чрезмерный нерациональный промысел, массовое браконьерство и сильный пресс хищников (Квакин, 1997; Tonisson, 1997; Baleishis et al., 1998; Байдавлетов, 1999; Козло, 1999, 2001, 2007; Муравицкий, 2001; Волох, 2007, 2008а,б; Бербер, 2008а; Tonisson et al., 2008).

Главная причина очередной масштабной депрессии европейской популяции сайги тоже антропогенно-хищническая (рис. 11). В последнем десятилетии XX в. значительно ухудшилась охрана угодий госохотнадзором и многократно усилилось нелегальное истребление вида местным обнищавшим населением, а также моторизованными браконьерами, специализирующимися на нелегальной добыче самцов ради дорогостоящих рогов (Букреева, 2002; Кузнецов, Лушекина, 2002; Лушекина, 2002). Борьба с волком почти прекратилась, что привело к увеличению его численности в Калмыкии и Астраханской области с 37 особей в 1980 г. до 2 тыс. к концу XX в. Волк, собаки и браконьеры ежегодно изымали из популяции десятки тысяч особей (Данилкин, 2003, 2005; Букреева, 2005). Примерно такая же ситуация в Северо-Западном Прикаспии была в конце 1950-х – первой половине 1960-х гг., когда из-за ослабления охраны, роста браконьерства и чрезмерной лицензионной добычи (преимущественно — взрослых самцов) численность сайги уменьшилась в несколько раз (Жирнов и др., 1965; Демьянова, Любаев, 1986).

Основная причина резкого сокращения населения этого вида в Казахстане та же, что и в России — круглогодичное браконьерство практически при полном отсутствии охраны. Те же и социальные корни браконьерства: бедность и отсутствие работы у местного населения, нашедшего в охоте на сайгу источник заработка и пропитания. Кроме того, вплоть до 1999 г. этих животных добывали легально. Снижение воспроизводства популяций так же вызвано целенаправленным истреблением самцов ради получения дорогостоящих рогов (Бекенов и др., 2002; Грачев, Бекенов, 2003, 2005, 2006; Шаймуханбетов, 2004; Бербер, 2008а,б). Причины уменьшения численности вида в Туркменистане и Узбекистане в конце XX в. точно такие же — хищнический промысел и браконьерство (Ишадов, 1999; Быкова, Есипов, 2004; Быкова и др., 2006).

Весьма точная оценка сложившейся ситуации с сайгой в конце XX в. дана специалистом рабочей группы по антилопам МСОП Д.П. Маллоном (2006): «... катастрофическое падение численности было обусловлено убийственной комбинацией экономического коллапса (кризиса), бедности, жесткой эксплуатации в коммерческих целях и возрастающим спросом на рога, используемые в народной медицине. Всему этому содействовали резкий переход к нерегулируемой рыночной экономике, открытие границ и ослабление систе-

мы охраны природы. Причем угроза выживанию вида выходит далеко за пределы простого снижения численности — добываются преимущественно самцы (ради их рогов), что привело к крайне асимметричному соотношению полов среди взрослых особей и поставило вид на грань коллапса воспроизводства».

Сотни тысяч копытных, как видим, исчезают ежегодно не из-за «трофоклиматического истощения». Их, попросту, регулярно съедают многочисленные крупные хищники вместе с охотниками (табл. 49 и 63), причем законопослушным охотникам достаются лишь крохи после пиршества волка и браконьера. Волк в последние десятилетия успешно конкурирует с легальными охотниками, добывая и потребляя копытных больше в несколько раз. Нерациональное использование ресурсов копытных охотниками (отстрел в основном взрослых особей, приводящий к массовому появлению сеголетков-сирот, применение оружия и снарядов, дающих много подранков) явно способствует процветанию популяций хищника даже в условиях резкого сокращения поголовья домашнего скота и уменьшения числа скотомогильников.

Мои научные выводы о причинах сокращения численности копытных в России прекрасно дополняют строки из откровенного письма охотника из Республики Коми Ангелины Борисовны Поповой в редакцию журнала «Охота и охотничье хозяйство» (2007. № 7): ... «Годы перестройки помогла пережить тайга, собирали ягоды, грибы. Пушнину добывали мало — не было сбыта, а вот лосей — всех съели».

Таков же механизм «исчезновения» в России, как показано выше, десятков миллионов голов домашнего скота. Его тоже ... съели, причем под нож пускали даже элитный племенной скот. Результат закономерен — теперь мы потребляем польскую, бразильскую и аргентинскую говядину и свинину, закупаем десятки тысяч животных в Германии, Голландии и других странах для разведения и рассуждаем о необходимости продовольственной безопасности страны.

Замечу, что негативное развитие ситуации с дикими копытными в начале 1990-х гг. ученые Российской академии наук прогнозировали и неоднократно предупреждали руководство Охотдепартамента РФ о грядущем резком сокращении ресурсов и необходимости принятия упреждающих мер. Чиновники, увы, были глухи. В связи с этим ведущие ученые Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова доктора биологических наук Л.М. Баскин, Д.И. Бибииков, А.А. Данилкин, Л.В. Жирнов, В.А. Кузякин, К.П. Филонов во главе с академиком В.Е. Соколовым были вынуждены обратиться с открытым письмом к съезду Ассоциации «Росохотрыболовсоюз» (1996). Прочитирую его, поскольку оно не потеряло актуальности до сих пор:

«Глубокоуважаемые деятели охотничьего хозяйства,

Ученые Российской академии наук глубоко обеспокоены резким снижением численности диких копытных животных в охотничьих угодьях и крайне нерациональным использованием их ресурсов. Повсеместно идет тотальное истребление копытных браконьерами, крупными хищниками, непомерно велик пресс лицензионной охоты. При неизменной ситуации возможно повторение масш-

табной депрессии популяций, которая уже имела место в годы Гражданской войны. Затем снова понадобятся десятилетия для восстановления населения копытных до исходного уровня.

Мы обращаемся к вам — не допустите уничтожения генофонда популяций диких копытных: временно прекратите или ограничьте промысел; временно не стреляйте взрослых животных, сохраните репродуктивное ядро популяций; сократите сроки охоты на копытных; прекратите калечить копытных картечью и применять несовершенное оружие.

Мы обращаемся к специалистам Российского департамента по охране и рациональному использованию охотничьих ресурсов: измените правила охоты на копытных и ведомственные инструкции, которые направлены сейчас не на сохранение и увеличение численности животных, а, напротив, способствуют варварскому промыслу. ...».

Несколько позже 16 крупнейших ученых-биологов и охотоведов опубликовали в журнале «Охота и охотничье хозяйство» (1997. № 8) открытое письмо губернатору Ленинградской области, в котором содержатся следующие строки: *«Состояние животного мира области ухудшается с каждым годом, и сейчас положение стало критическим. Лоси, кабаны, косули практически уничтожены. Настанет время, когда только волки да воронье будут населять наши леса и поля. Главная причина — развал охотничьего хозяйства...».*

Не осталась без внимания ученых Российской академии наук и проблема резкого сокращения поголовья европейской популяции сайги. 3 июня 1993 г., когда ее ресурсы сократились до 120 тыс. особей, было принято специальное обращение в адрес руководства Российской Федерации о необходимости безотлагательных мер по сохранению этого вида, а также зубра и лошади Пржевальского (Кудрявцев, Сафронова, 1993). Этот глас ученых тоже остался без ответа. Спустя десятилетие численность сайги уменьшилась до 17 тыс. особей, а поголовье зубра — в 3 раза!

Под давлением ученых специалисты Охотдепартамента РФ все же уменьшили лицензионную добычу лося в России с 1996 г. до 22 тыс., а в последующие годы — до 17–10 тыс. Сократился объем добычи и других копытных. Эти запоздалые меры, тем не менее, способствовали снижению браконьерства под прикрытием лицензий и стабилизации популяций.

Истинные причины депрессии популяций копытных со временем осознали даже убежденные сторонники трофоклиматической гипотезы, сохранившиеся, пожалуй, лишь в «Центрохотконтроле» (Рожков и др., 2001). Прочитав некоторые выдержки из «Материалов по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана ... в сезоне охоты 2005–2006 гг.», подготовленных учеными «Центрохотконтроля» и представленных на федеральную экологическую экспертизу: «Динамика численности лося в европейской части России в последние 30 лет в значительной степени зависела от интенсивности добычи этого вида и плотности его населения. ... Сравнительно низкий уровень максимальной постоянной легальной добычи лося в европейской части России является следствием относительно невысокой скорости роста численности лося, даже при плотностях, существенно мень-

ших емкости среды. Это обстоятельство можно объяснить континентальным климатом, широким развитием браконьерства, наличием крупных хищников, и как следствие более высокой, чем в Финляндии и Скандинавских странах смертностью лося. Вероятно отрицательно сказывался и отстрел коров (самок лося), имеющих телят (в Фенноскандии такие коровы отстреливаются исключительно редко). В 1992–1994 гг. в связи с усилением браконьерства, ростом численности волка, крайне неблагоприятными климатическими факторами и другими причинами, во многих регионах наблюдалось резкое падение численности лося. При резком падении плотности населения лося до уровня, существенно ниже хозяйственно-целесообразного, приведенные выше оценки МПУД (максимальный постоянный уровень добычи — *А.Д.*) превышали допустимые нормы изъятия. ... Сильная корреляция ($r = -0,92$) указывает на то, что в начале 1990-х годов избыточное легальное изъятие могло быть дополнительной причиной быстрого падения численности лося. Это особенно характерно для интенсивностей опромышления, превышающих 15% от послепромысловой численности (что, как показано в таблице 44, было типично для многих областей европейской части России — *А.Д.*). ... Исходя из полученного уравнения регрессии, численность лося стабилизируется при изъятии 3,4% от послепромысловой численности. ... Тем не менее, впервые уровень добычи лося около расчетной величины стабилизации в европейской части России был достигнут только к началу XXI века».

Собственно, именно об этом я говорил и писал на протяжении последних десятилетий.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ ДИКИХ КОПЫТНЫХ

Исторические и социальные закономерности

В историческом аспекте динамику населения и ареалов диких копытных определяют как трофоклиматические, так и антропогенные факторы. Они неодинаковы по направленности, продолжительности и силе воздействия, но теснейшим образом переплетены и взаимосвязаны.

В плейстоцене и раннем – среднем голоцене изменение границ распространения животных в значительной мере совпадало со сдвигами климатических и растительных зон: ареалы расширялись при потеплениях климата и продвижении лесов на север и сокращались при похолоданиях и смене фитоценозов. Соответственно увеличивалась или уменьшалась численность. По мере прогрессирующего роста людского населения, совершенствования орудий и способов добычи зверей, неуклонно усиливался антропогенный пресс (Громов, 1948; Пидопличко, 1951, 1954, 1963; Верещагин, 1963, 1971, 1975; Алексеева, 1990). С позднего палеолита климат становится не первопричиной динамики населения крупных млекопитающих, а, скорее, лишь фоном, на котором проявлялась истребительная

деятельность человека (Алексеева, 1980). Этот ранний период уничтожения животных человеком археологи обоснованно считают «плейстоценовым перепромыслом» (Флинт, 2000). В позднем голоцене роль антропогенного воздействия становится доминирующей, что приводит к исчезновению многих крупных млекопитающих или к резкому уменьшению ареалов уцелевших видов.

В антропогене на территории бывшего СССР обитали, по меньшей мере, 96 видов копытных животных, из них 20 видов непарнокопытных и 76 — парнокопытных, включая 6 мозолоногих. К голоцену уцелел 31 вид: 5 непарнокопытных и 26 парнокопытных (2 мозолоногих) (Верещагин, Барышников, 1980а). В наши дни сохранились лишь 1 вид непарнокопытных и 20 — парнокопытных (с учетом разделения косуль на два вида). Мозолоногих животных в составе рассматриваемой дикой фауны теперь нет. В Южной Сибири в конце палеолита жили 36 видов крупных млекопитающих, к настоящему времени осталось только 16. Видовое разнообразие особенно уменьшилось среди степных и лесостепных животных. Средняя скорость исчезновения крупных млекопитающих в каждое тысячелетие была примерно следующей: поздний палеолит – мезолит — 0,7, мезолит – бронзовый век — 0,3, бронзовый – железный века — 0, железный век – средние века — 2,4, средние века – новое время — 4,4, новое время – современность — 20 видов (Смирнов, 1994, 1999в). В Северной Америке, которая была заселена человеком сравнительно поздно (около 40 тыс. лет назад), в голоцене не стало представителей 17 родов крупных зверей, но уцелели овцебыки и бизоны, «вымершие» в Старом Свете (Martin, 1967).

Только за исторический период с планеты исчезло 120 видов крупных млекопитающих и 150 видов птиц (Дорст, 1968). По данным Международного союза охраны природы и природных ресурсов, с 1600 по 1975 гг. вымерло 63 вида зверей и 74 вида птиц, из них по вине человека — 75 и 86% соответственно (Флинт, 2000). В XIX в. исчезло столько же видов млекопитающих (33), сколько за весь предшествующий исторический период, а потери только за первую половину XX в. были еще большими — около 40 видов. По естественным причинам исчезли 25%, тогда как под воздействием человека — 75%, в том числе в результате охоты — 33%, или 35 видов (Дежкин, 1977). Лишь на территории Латвии уничтожены 8 видов охотничьих млекопитающих (Паавер, 1965), в Литве в XV–XIX вв. — не менее 10 (Блузма, 1999). На Кавказе за последнюю тысячу лет при содействии человека вымерло не менее 9 видов крупных зверей (Верещагин, 1959). Опасность полного исчезновения грозит еще многим видам, существующим пока лишь благодаря принятым мерам охраны.

Замечу, что резких изменений климата и растительности в последние тысячелетия, как известно, не было. Сокращения поголовья копытных из-за ухудшения кормовой базы в историческом прошлом не отмечалось, в то время как свидетельств массового истребления зверей человеком, как показано выше, предостаточно. Отмечу также, что, начиная с раннего – среднего палеолита, наряду с прямым уничтожением шло вытеснение диких копытных вследствие вырубки лесов, распашки пастбищ и увеличения поголовья домашних животных, исчисляемого в последние столетия миллионами. В 20-х годах XIX в., например, только

в одной Воронежской губернии было 570 тыс. лошадей и 600 тыс. голов рогатого скота (Кириков, 1966). Домашние копытные, как справедливо заметил И.И. Пидопличко (1951), во многих районах заменили диких.

В последние века антропогенное воздействие, вне всякого сомнения, стало доминирующим в динамике населения диких копытных. Сокращение их численности или полное уничтожение в ряде регионов России было вызвано, главным образом, масштабным нерегулируемым охотничьим промыслом (Богданов, 1871; Туркин, Сатунин, 1902; Данилов, 1947; Громова, 1948; Кириков, 1952б, 1953, 1959, 1960, 1963, 1966; Насимович, 1955; Слудский, 1956; Цалкин, 1956, 1958; Кириков, Исаков, 1959; Формозов, 1959; Гептнер, 1960; Гептнер и др., 1961; Фадеев, 1978, 1981, 1986; Верещагин, Барышников, 1980а; Косинцев, 1986, 1988; Собанский, 1992, 2005; Смирнов, 1994, 1996; Лихацкий, 1996; Граков, 1997; Граков, Сафонов, 1997; Данилкин, 1997, 1998, 1999, 2002, 2005; Глушков, 2001; и мн. др.). Периоды максимальной депрессии населения копытных и в глобальном, и в региональном масштабе связаны не с природными «циклическими» явлениями, а с социальными катаклизмами (войнами, революциями, неудачными реформами, смутами, разрухой, неурожаями зерновых, снижением жизненного уровня людей), во время которых вооруженное население устремлялось в леса и начинало усиленно использовать «дары природы» (Туркин, Сатунин, 1902; Гортынский, 1914; Саблинский, 1914; В.П., 1928; Кулагин, 1932; Юргенсон и др., 1935; Данилов, 1947; Слудский, 1956; Покровский, Щадилов, 1962; Кириков, 1966; Лавов, 1974б; Тимофеева, 1974; Филонов, 1983; Фадеев, 1986; Перовский, 1988; Данилкин, 1997, 1999, 2006; Сафронов, 2005; Зайцев, 2006а,б; Корытин, 2008). Социальные неурядицы, кроме того, всегда имели важнейшее следствие — резкое увеличение численности волка, который вносил немалую лепту в сокращение поголовья копытных, способствуя их исчезновению из многих районов.

В XX в. в России наиболее «смутное» время было в первые десятилетия. И именно в этот период в европейской части и на юге Западной Сибири были, за исключением нескольких локальных очагов, уничтожены кабаны, косули, благородный и северный олени, до предела сократился ареал лося и других копытных. Значительно уменьшилась численность диких и домашних копытных и в конце этого столетия в период социального кризиса, приведшего к обнищанию большей части населения страны.

Человек разумный не только уничтожил многие виды крупных млекопитающих на планете и резко сократил численность оставшихся в живых, но он же восстановил и даже увеличил ресурсы отдельных видов в последнее столетие. Наибольшего успеха в этом деле достигли западноевропейские страны и США, проводившие наиболее эффективную природоохранную и охотничью политику.

Восстановление ареалов и рост поголовья диких копытных в России в XX в. тоже не связаны напрямую ни с солнечной активностью и погодно-климатическими флуктуациями, ни с сукцессиями и изменениями продуктивности фитоценозов, ни с мифическими «волнами жизни» (Павлов, 1999б). Этот процесс —

закономерное следствие развития организованного охотничьего хозяйства: улучшения охраны, уменьшения охотничьего (браконьерского) пресса, снижения численности волка, увеличения объема и улучшения качества зимней подкормки, образования искусственных очагов обитания зверей (Казневский, 1963; Лавров, 1968; Любченко, 1969; Соломатин, 1973; Фадеев, 1973а,б, 1975, 1978а,б, 1980, 1981, 1987б, 1998; Иванова, Овсяюкова, 1976; Иванова, 1977; Новиков, Тимофеева, 1980; Мордосов, Кривошапкин, 2004; и мн. др.).

Ведущую роль в сохранении и увеличении численности копытных играет охрана. Плотность населения копытных на особо охраняемых территориях заповедников и заказников даже при наличии крупных хищников и в отсутствие подкормки в несколько раз выше, чем в соседних охотничьих угодьях. Закрытие заповедников и заказников на территории бывшего СССР неминуемо приводило к резкому снижению численности зверей, воссоздание — к увеличению.

В Окском заповеднике после его создания в 1927 г. за 12 лет численность лося увеличилась в 25 раз (Зыкова, 1964). Организация в 1932 г. Алтайского заповедника позволила остановить полное истребление марала в регионе. Ликвидация заповедника в 1951 г. привела к резкому сокращению популяции (Собанский, Федосенко, 1980; Собанский, 1992, 2005). Исключительно благодаря Воронежскому заповеднику приумножена популяция европейского благородного оленя, в Кавказском заповеднике сохранена популяция кавказского оленя, в Крымском — крымского. В Сихотэ-Алинском заповеднике к 1940 г. группировка изюбря увеличилась до 10 тыс. особей (Капланов, 1948). Ликвидация Башкирского заповедника в 1952–1958 гг. повлекла за собой сокращение численности марала почти в 5 раз (Гордиук, 1982б). В Березинском заповеднике после его закрытия в 1951 г. численность косули сократилась почти в 7 раз, кабана — в 2,6 раза. К моменту восстановления заповедного статуса в 1969 г. плотность населения копытных, включая лося, здесь была такой же, как и в соседних угодьях. Затем при режиме охраны и истреблении волка за 8–10 лет плотность населения лося увеличилась в 7,5, а кабана — в 8,5 раз и достигла соответственно 19 и 12 особей на 1000 га лесной площади, что в несколько раз выше, чем в соседних охотничьих угодьях, где кормовые условия лучше (Лавов, 1987). С созданием Сохондинского биосферного заповедника в Читинской области за семь лет с 1980 г. численность лося возросла в 3 раза (Иванова, 1990). С организацией филиала Хинганского заповедника при значительном улучшении охраны численность копытных за 5 лет возросла в 5 раз (Дарман, 1990). В Сары-Челекском заповеднике с момента его организации в 1960 г. всего за 6 лет население кабана выросло почти на порядок — с 80 до 720 особей, а плотность популяции достигла 60–70 голов на 1000 га (Воробьев, 1968). В 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС после отселения людей и снижения антропогенного пресса поголовье диких свиней за 4–5 лет увеличилось в 8–15 раз, а плотность возросла с 0,6 до 36 особей (Панов, Легейда, 1993; Козло и др., 1998). Плотность населения копытных в хорошо охраняемом госкомплексе «Завидово» в несколько раз выше, чем в соседних охотничьих угодьях, где условия обитания животных ничуть ни хуже. В охотничьих хозяйствах урбанизированной

Московской области при хорошо налаженной охране и отсутствии волка плотность населения кабана и лося в 1980-е гг. была значительно выше, чем во многих других регионах страны.

Только благодаря запрету охоты и длительной охране в России в середине XX в. удалось частично восстановить не только поголовье копытных, но и ресурсы бобра и соболя. В настоящее время шкурки бобра не пользуются спросом, и его популяции растут. Охотничий пресс на соболя, напротив, увеличился при потере контроля над численностью, и ученые снова заговорили о перепромысле, подрыве ресурсов и возможности новой «катастрофы» для вида (Соколов, 2007).

Основные закономерности популяционной динамики

Популяционная динамика животных, как известно, — итог двух противоположных процессов: размножения и смертности. Чаши динамических «весов» отклоняются в ту или иную сторону в зависимости от нагрузки на них.

Темпы размножения диких копытных животных невысоки и при низкой и умеренной плотности населения, что характерно для всех видов на территории России, и не нарушенной промыслом половозрастной и пространственной структуры популяций относительно стабильны. Поэтому динамика их численности, в отличие от мелких млекопитающих, зависит главным образом от факторов, вызывающих смертность.

Механизмы авторегуляции численности у копытных в неэксплуатируемых популяциях, в том числе путем снижения плодовитости и рассредоточения особей в пространстве, недостаточно эффективны, чтобы предотвратить перенаселение и деградацию среды обитания. Этот вывод о неспособности популяций самим решать проблему перенаселения, на мой взгляд, весьма важен, поскольку служит основанием для хозяйственного способа регулирования их численности там, где крупные хищники отсутствуют или нежелательны.

Популяционная динамика промысловых видов животных существенно отличается от таковой у непромысловых млекопитающих. Характер колебаний их численности может быть изменен активным воздействием человека — от полного уничтожения до максимального сохранения зверей.

Популяционная динамика копытных — результат комплексного воздействия многих факторов среды: естественных, антропогенных, биогенных, абиотических и внутривидовых. Увязывать процесс динамики с каким-либо единственным фактором среды (например, с влажностью, продуктивностью фитоценозов, охотой или хищниками) ошибочно.

Важнейший абиотический фактор в динамике населения и размещении копытных — многоснежье. В экстремальные многоснежные или гололедные зимы естественные влажные корма становятся недоступными или малодоступными для животных, и именно в это время происходит их массовая локальная гибель от истощения. Важнейшие биогенные факторы — охотничье воздействие и крупные хищники.

Факторы динамики населения копытных часто взаимосвязаны. В многоснежные зимы, например, существенно уменьшается доступность корма, что приводит к эмиграции и массовой гибели зверей от истощения, особенно сеголетков-сирот, а также особей, ослабленных болезнями или паразитами, и при этом значительно возрастает пресс хищников и браконьеров, снижается плодовитость самок и выживаемость молодняка. В такие годы происходит особенно резкое сокращение ресурсов копытных.

Степень воздействия каждого фактора среды на разные виды копытных не одинакова. Для лося, например, смертность от истощения в многоснежные зимы незначительна, тогда как для косуль, оленей и кабана этот фактор в популяционной динамике один из основных, но он, к счастью, проявляется лишь локально и не каждый год.

Зимой гибнут чаще сеголетки и старые особи. Репродуктивное ядро группировок обычно остается в сохранности, что позволяет популяциям сравнительно быстро восполнять потери.

Охотничье воздействие на популяции копытных значительно отличается от воздействия естественных факторов. Охотники стремятся добыть взрослых крупных животных и самцов с большими рогами, что неизбежно приводит к сокращению репродуктивного ядра группировок, уменьшению плодовитости самок, повышению их яловости в отсутствие самцов, а также к очень высокой смертности от голода и хищников сеголетков, оставшихся без матерей. Уменьшение уровня воспроизводства популяций и высокая смертность сеголетков, измеряемая десятками и сотнями тысяч особей, существенно сдерживают рост численности копытных.

Нерациональный выборочный отстрел, несомненно, вызвал изменение генфонда популяций диких копытных в густонаселенных человеком районах, что уже проявилось в измельчании животных, ухудшении качества рогов, учащении случаев уродств, сдвиге сроков гона и родов, снижении плодовитости и жизнестойкости, изменении сроков и путей миграций или прекращении их в отдельных регионах. Промысловая элиминация стала играть всевозрастающую роль искусственного, негативно направленного отбора в микроэволюционном процессе (Рожков, Проняев, 1994).

Многочисленное преследование копытных охотниками, наряду с крупными хищниками, неминуемо приводит к постоянному беспокойству и массовым перемещениям зверей в трудное для них зимнее время с наиболее кормных участков в самые безопасные. Беспокойство неизбежно влечет за собой ухудшение питания животных и дополнительную потерю энергии (Глушков, 2001). Охотничье и хищническое воздействие, следовательно, в значительной мере включается и в трофическую составляющую динамики населения копытных.

Крупные хищники, волк в частности, при сравнительно низкой численности не могут остановить рост многочисленных популяций копытных, насчитывающих сотни тысяч особей, что было очевидно в середине XX в., когда промысловая эксплуатация группировок была минимальной. Более того, в этот период хищники, видимо, могут оказывать определенную селективно-оздоровительную роль,

регулируя поголовье жертвы. Однако их негативное воздействие на копытных многократно усиливается в периоды резкого снижения численности последних из-за перепромысла и массового браконьерства, в суровые многоснежные или гололедные зимы и при эпизоотиях. В это время соотношение хищник : жертва уменьшается в несколько раз, и именно в этот период хищники становятся главным фактором, определяющим затяжные депрессии популяций. Хищники играют ведущую роль и в многофакторной смертности сеголетков.

Потери от болезней и паразитов в разреженных российских популяциях копытных в целом невелики. Смертность особей промысловых видов от старости незначительна — животные обычно не доживают до предельного возраста.

Многолетняя динамика популяций копытных, интенсивно используемых человеком и хищниками, не циклична и не синхронна. Численность закономерно сокращается в периоды усиления воздействия человека, хищников и, локально, в экстремальные зимы, изредка — после эпизоотий, и, соответственно, увеличивается при уменьшении охотничьего и хищнического пресса. Строго цикличен и синхронен этот процесс лишь в одном случае — ежегодно в весенне-летний период население значительно увеличивается за счет новорожденных и также неизменно сокращается к следующей весне из-за существенной смертности, особенно высокой у сеголетков.

Итак, по результатам исследования можно заключить, что современную динамику популяций диких копытных в России определяют, главным образом, охотники (браконьеры — в большей мере), крупные хищники и, локально, многоснежные зимы, а не естественная цикличность и изменение продуктивности фитоценозов. Трофоклиматическая циклическая гипотеза динамики населения диких копытных, «рожденная» в «Центрохотконтроле» МСХ РФ в середине 1990-х гг. и с энтузиазмом подхваченная специалистами Охотдепартамента РФ, отвечающими за состояние ресурсов животного мира, на мой взгляд, — недоразумение или попытка переложить на климат и растительность масштабные потери животных, возникающие в результате неумелого управления популяциями и слабой государственной охраны.

ОПТИМИЗАЦИЯ УПРАВЛЕНИЯ РЕСУРСАМИ

Известнейший зоолог С.А. Бутурлин (1924) в свое время написал замечательные строки в «Настольной книжке охотника», которые я не раз цитировал: «И в других странах звери и птицы сильно истреблялись, но во многих из них давно взялись за ум и стали относиться к этим богатствам бережно, и они снова стали размножаться. И нам нужно твердо помнить, что не только на наших внуков и детей, но и на наш век птицы и зверя уже не хватает. Надо браться за ум и беречь их, если не хотим остаться не только без охоты, но и без пушнины, без мяса, без кож. ... *Главный враг всякого зверя и птицы, в том числе и промысловых животных, — сам человек, и это надо твердо помнить*».

К сожалению, отечественные охотоведы и охотники, в большинстве своем, так и не «взялись за ум» и не научились грамотно работать с популяциями диких копытных животных. Управление ими все также находится в вопиющем противоречии с научным подходом и здравым смыслом!

Современную ситуацию очень точно характеризует зоолог Г.Г. Собанский (2005): «И только бездумное, варварское отношение людей привело зверье к такому убогому, на грани полного исчезновения прозябанию. Как это ни горько признавать, но сегодня, на рубеже XXI столетия, Homo sapiens у нас здесь — самый необузданный хищник. Если мы в ближайшие годы не пересмотрим радикально наши взаимоотношения с «братьями меньшими», процесс сокращения запасов животных, вплоть до исчезновения самых ценных, будет продолжаться ...».

Ресурсы диких копытных в России крайне скудны. Это во многом связано с неэффективным устройством отечественного охотничьего хозяйства. При существующих методах и способах его ведения, при используемых приемах «регулирования» численности копытных нельзя не только достичь максимальной биологической продуктивности, но и сохранить сами популяции.

Ошибочность методов планирования объемов изъятия копытных, включая учет поголовья и нормативную базу, наглядно показала федеральная экологическая экспертиза «Материалов по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, ... в сезоне 2005–2006 гг.» (Данилкин, 2006б; Кузякин, 2006; «Сафари», 2006. № 2). Ее результаты привели к существенным изменениям в управлении ресурсами копытных и вызвали неоднозначную реакцию среди охотоведов: одни полностью поддержали рекомендации, другие до сих пор противятся их осуществлению. Рассмотрим сложившуюся ситуацию.

Результаты федеральной экологической экспертизы лимитов добычи копытных

Во избежание кривотолков (Ломанов, 2007), процитирую, несмотря на некоторое дублирование материала, свое экспертное заключение, в значительной мере отражающее современное состояние управления ресурсами копытных в России:

«В результате анализа предоставленных для экспертизы «Материалов по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана и других копытных в сезоне 2005–2006 гг.» и сравнения их с имеющимися сведениями по численности и добыче зверей в разных странах и хорошо организованных отечественных охотничьих хозяйствах установлено следующее:

1. Общие ресурсы диких копытных в России в начале XXI в. составляли 2,6–2,9 млн голов, официальная ежегодная добыча близка к 100 тыс. (судя по сохранившимся статистическим данным, всего сотню лет назад объем добычи превышал миллион с четвертью). Примерно такое же поголовье копытных, как и в России, имеют несравненно меньшие по площади охотничьих угодий Франция, Швеция и Германия (около 2–2,5 млн в каждой, добыча — 0,6–1,5 млн). В многолюдном Китае, по разным оценкам, около 4–8 млн, в США — более 35

млн, ежегодная добыча — 7–8 млн, и только белохвостого оленя здесь изымают более 5 млн. В Скандинавии, где в начале XX в. копытные были близки к истреблению, численность лося (около 600 тыс.) сейчас больше, чем в России, а ежегодная добыча (около 200–250 тыс.) выше примерно в 15–17 раз. В соседней Финляндии, где кормовые условия для копытных значительно хуже, чем в России, поголовье лося достигло 125 тыс., а ежегодный отстрел в последнее десятилетие составляет 64–85 тыс. (в России добывают официально около 14–17 тыс.).

2. По самой умеренной экспертной оценке, в России в естественной среде обитания потенциальная численность косуль может достигать 6 млн, лося — 3–4 млн, северного оленя — 4–5 млн, благородного оленя и кабана — более 1 млн голов каждого вида, а всех копытных — около 12–15 млн. При регулярной зимней подкормке здесь могут жить более 20 млн особей, а ежегодная добыча должна быть не менее 1,5–2 млн. В настоящее время численность (плотность) всех видов диких копытных во много раз ниже оптимального уровня, и в большинстве областей не достигает промыслового значения, хотя добыча зверей ведется почти повсеместно.

3. После депрессии, начавшейся в 90-е годы XX в. и вызванной крайне нерациональным использованием ресурсов, резким усилением браконьерства и ростом численности волка (а не «циклическостью» и «трофическим» фактором, что, наконец-то, уяснили авторы «Материалов по обоснованию лимитов ...», стр. 12), популяции копытных не смогли восстановиться до сих пор. По сравнению с началом 1990-х гг. поголовье лося меньше на 39% (904 и 551 тыс.), кабана — на 13% (300 и 261 тыс.), косуль — на 14% (824 и 710 тыс.), северного оленя — на 11% (1022 и 888 тыс.), благородного оленя — на 11% (190 и 169 тыс.). Сайга находится на грани истребления. Зубробизон почти расстрелян. Численность горных копытных, по учетам, не изменилась, но многие ученые отмечают сокращение ресурсов (за исключением охраняемого путоранского снежного барана) и исчезновение ряда очагов обитания.

4. Из-за крайне низкой плотности населения копытных в России охота на них далеко не всегда удачна. В сезоны 2001–2005 гг. от выделенного лимита добычи лося освоены только 65–74% лицензий, кабана — 58–73, косуль — 61–72, благородного оленя — 43–58, пятнистого оленя — 41–77, северного оленя — 48–70, снежного барана — 38–65, кавказских козлов (туров) — 50–70, сибирского козла — 18–38%. Реальный процент добычи в отдельных регионах еще меньше, поскольку в ряде областей используют так называемый «коэффициент успешности охоты» и, уже после экологической экспертизы, выдают на руки охотникам значительное количество дополнительных лицензий.

5. Ежегодная порочная практика выдачи «лишних» разрешений приводит к резкому усилению браконьерства «под прикрытием» лицензий.

6. При крайне низкой численности (плотности населения) копытных и хроническом недоосвоении квот отчетливо проявляется тенденция к увеличению выделяемых лимитов добычи, причем рекомендуемые «Центрохотконтролем»

квоты на 2005–2006 гг. по лосю, кабану, косулям (по ряду областей), пятнистому и благородному оленям превышают предложения регионов.

7. Тенденция увеличения (или стабилизации) квот очевидна даже в тех случаях, когда численность вида в регионах неуклонно сокращается или стабильно низка, особенно в сравнении с 1980-ми – началом 1990-х гг. (см.: косуля – Россия; лось — Воронежская, Ивановская, Калужская, Костромская, Курская, Московская, Смоленская, Тверская и Тульская области, Карелия, Коми, Вологодская, Ленинградская, Мурманская, Новгородская и Псковская области, Башкортостан, Марий Эл, Татарстан, Удмуртия, Пермская, Самарская, Курганская, Свердловская и Тюменская области, Бурятия, Тыва, Алтайский край, Красноярский край, Новосибирская, Омская, Томская, Читинская области, Таймырский, Усть-Ордынский, Эвенкийский а.о., Приморский и Хабаровский края, Амурская и Камчатская области, Корякский и Чукотский а.о.; кабан — при численности в 300 тыс. в 1991 г. добыча составила 47,8 тыс., а в 2005 г. при поголовье в 261 тыс. запланировано добыть 50 тыс.; благородный олень — Центральный, Северо-Западный, Южный, Приволжский, Сибирский и Дальневосточный округа; северный олень — Северо-Западный и Дальневосточный округа; снежный баран и кавказские козлы — Россия).

8. По расчетам авторов «Материалов по обоснованию лимитов ...», ресурсы лося стабилизируются при изъятии не более 3,4% от *послепромысловой* численности (стр. 13). В сезон охоты 2000–2001 гг. в европейской части России интенсивность добычи лося не превышала 3,5%, но поголовье продолжало сокращаться (стр. 14). Рекомендуемая квота 2005–2006 гг. — 3,6% от *предпромысловой* численности (табл. 1.1.1), или, соответственно, 4,5% от *послепромысловой*, т.е. заведомо направлена на сокращение ресурсов, которые и без того невелики.

9. Хозяйственно-целесообразная плотность населения копытных в таблицах приводится по давно устаревшим ведомственным «Временным нормативам плотности населения основных охотничье-промысловых видов диких копытных животных (М., 1988)», в которых этот показатель в несколько раз ниже оптимального, имеющегося во многих охотничьих хозяйствах и рекомендуемого учеными ВНИИЛМа (см. Рекомендации по определению оптимальной численности копытных (дендрофагов) в лесном фонде Российской Федерации. М., 2001; Рекомендации по комплексному ведению лесного и охотничьего хозяйства специализированными лесхозами Федерального органа управления лесным хозяйством России. М., 1997), РАН и зарубежными специалистами (см. Данилкин, 1999, 2002). Более того, имеющаяся плотность населения копытных в таблицах приводится на 1000 га леса, а нормативная хозяйственно-целесообразная плотность рассчитана на 1000 га охотничьих угодий (см. стр. 3 «Временных нормативов ...»), что не одно и то же. Например, если плотность населения косуль в охотничьих угодьях составляет в среднем 1 экземпляр на 1000 га угодий, то в лесу на той же площади их будет более 5. В результате во многих областях, где плотность копытных далека от оптимальной, она, по расчетам «Центрохотконтроля», в норме или значительно превышает 100% (по лосю в Тыве, например, — 245%, по кабану в Кабардино-Балкарии — 236%). Соответ-

ственно в таких случаях предлагается значительно увеличить квоты добычи. Заявка Кабардино-Балкарии по кабану, например, — 230 голов, квота «Центрохотконтроля» — 1200 голов (табл. 1.2.1).

10. Расчет отношения фактической плотности копытных к нормативной хозяйственно-целесообразной ведется по нижней шкале, а не по верхней, что приводит к завышению этого показателя еще в несколько раз и, соответственно, к дальнейшему необоснованному увеличению квот добычи практически по всем областям.

11. По косулям, благородному и пятнистому оленям хозяйственно-целесообразная плотность в таблицах не приводится вовсе, соответственно не ясен и алгоритм расчета. Судя по табличным крайне низким цифрам плотности животных в лесу, охота на эти виды в большинстве областей должна быть закрыта. По косулям, например, промысловая плотность (20 особей на 1000 га) имеется лишь в Курганской области и приближается к ней в Белгородской (12 особей). В подавляющем большинстве областей этот показатель значительно ниже 10 голов.

12. Нормативы предельно допустимого изъятия копытных от предпромысловой численности приводятся по давно устаревшей ведомственной Инструкции Главохоты о порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР (М., 1984). Применение именно этих нормативов привело к перепрomyслу и депрессии популяций во многих областях России в 90-е годы, что теперь признают и авторы «Материалов ...» (стр. 13).

13. В Скандинавских странах продолжительность охоты на копытных обычно не превышает одного месяца. В России этот процесс при значительно меньшем объеме добычи растянут на 6–7 мес. (с июля до февраля). Более того, в отдельных регионах (в Эвенкии) промысел северного оленя ведется до мая включительно (стр. 48), что является экологическим преступлением.

14. Лицензии выдаются охотникам на весь чрезмерно длительный сезон охоты, что приводит к резкому усилению браконьерства под прикрытием «долгоиграющих» (по выражению браконьеров) разрешений.

15. Неконтролируемая лицензионная добыча овцебыков привела к расстрелу отдельных стад (см.: Вестник охотоведения. 2004, № 3). Гораздо целесообразнее было бы не отстреливать, а отлавливать и расселять этих животных, выделив для этого квоту в 100–200 голов.

16. Предлагаемое сохранение и расширение очагов интродуцированного в европейской части России пятнистого оленя и дальнейшее увеличение его поголовья (стр. 58) не согласуется с необходимостью увеличения ресурсов благородного оленя. Политика МСХ в области воспроизводства и использования ресурсов этих конкурирующих и свободно скрещивающихся между собой видов явно отсутствует.

17. Учетные данные далеки от реальных. В Саха, например, многие цифры стабильны и неизменны много лет подряд. С биологических позиций необъясним рост численности лося в 2005 г. в Ивановской области на 43%, в Башкортостане — на 52, в Республике Алтай — на 75, в Еврейской а.о. — на 76; благородного оленя — на 84 в Брянской и на 55 — в Оренбургской областях; кабана

— на 81 в Ивановской области, на 100 — в Марий Эл и на 138% — в Омской области. На местном уровне, как показывает практика, обычны приписки с целью завышения численности в целях получения большей квоты.

18. Квоты не дифференцированы по возрасту и полу (для трофейной охоты) животных. Соответственно, как и прежде, на местах будут выдавать более дорогостоящие лицензии на отстрел исключительно взрослых животных и расстреливать репродуктивное ядро популяций.

19. Значительно увеличить ежегодную добычу копытных нельзя только путем интенсификации промысла. Для этого, как верно заметили авторы «Материалов ...», необходимо кардинально улучшить существующую систему ведения охотничьего хозяйства (стр. 12), а также значительно усилить охрану угодий и сократить огромные потери от волка, численность которого, по материалам «Центрохотконтроля», непомерно велика — около 43–45 тыс.

Заключение:

1. Представленные на рассмотрение «Материалы ...» сделаны наспех, не подвергались глубокому анализу специалистами МСХ, методики расчета квот добычи ошибочны, алгоритм их расчета по ряду видов отсутствует. При необходимости восстановления и увеличения численности всех видов копытных в России, предлагаемые лимиты изъятия ресурсов чрезмерны. Ведомственные «Временные нормативы хозяйственно-целесообразной плотности населения (М., 1988)» в несколько раз ниже рекомендуемых учеными, а по косякам, благородному (частично) и пятнистому оленям не приведены вообще. Промысловые уровни сильно занижены, а отношение фактической плотности (на 1000 га леса) к нормативной (на 1000 га *площади охотничьих угодий!*), рассчитанное к тому же по нижнему пределу плотности, сильно завышено. Выделяемые квоты хронически не осваиваются из-за низкой плотности населения копытных, а непомерно большое число выдаваемых разрешений приводит к резкому увеличению браконьерства «под прикрытием» лицензий. Рекомендуемые квоты на 2005–2006 гг. превышают предложения от регионов. Дифференциация квот добычи по возрасту и полу (для трофейной охоты) животных не сделана. Продолжительность срока охоты на копытных чрезмерна, что тоже в значительной мере способствует проявлению браконьерства. Численность крупных хищников, волка в особенности, превышает все разумные пределы.

2. Управление ресурсами копытных в России осуществляется бездарно. Результат — постыдно низкая численность и плотность населения этих животных и, соответственно, охотничья добыча.

3. Представленные лимиты изъятия ресурсов не позволят сохранить, быстро восстановить и увеличить численность копытных и не отвечают долгосрочным государственным интересам в сохранении животного мира и обеспечении продовольственной безопасности страны.

4. Представленные материалы в части изъятия копытных отклонить и отправить на доработку с учетом высказанных замечаний.

Рекомендации Министерству сельского хозяйства:

- изменить устаревшие Временные нормативы плотности населения основных охотничье-промысловых видов диких копытных животных с учетом рекомендаций ученых ВНИИЛМа, РАН и зарубежного опыта*;
- отменить или изменить устаревшую ведомственную Инструкцию Главотхоты РСФСР о порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР (М., 1984);
- прекратить порочную практику выдачу «лишних» лицензий с учетом ежегодного недоосвоения квот;
- прекратить применение «коэффициента успешности охоты», в результате чего реальное число выдаваемых лицензий в регионах значительно превышает квоты, утвержденные экологической экспертизой;
- изменить правила охоты и нормы добычи, препятствующие развитию трофейного направления в охотничьем хозяйстве;
- значительно сократить сроки охоты на копытных и сроки действия лицензий (до 1 месяца);
- прекратить отстрел самцов оленьих «на панты»;
- прекратить выдачу так называемых «котловых» и «регуляционных» лицензий, служащих круглогодичным прикрытием для «ведомственных» браконьеров;
- резко ограничить выдачу разрешений на отстрел животных в научных, культурных и ветеринарных целях; выдачу этих лицензий, при реальной необходимости, производить только в счет выделенного на охотничий сезон лимита;
- для сохранения копытных принять более действенные меры по регулированию численности волка, улучшению охраны угодий, сокращению уровня браконьерства и увеличению объемов качественной зимней подкормки;
- объявить охотничий сезон 2005–2006 «Годом волка» в охотничьем хозяйстве (годом жесткого регулирования численности хищника при щадящем режиме охотничьей добычи или запрете охоты на копытных)**.

Рекомендации «Центрохотконтролю»:

- при подготовке Материалов для обоснования лимитов изъятия диких копытных учесть разработки ученых РАН и ВНИИОЗа, показывающие недопустимость охотничьего вмешательства в популяции, если их плотность (численность) меньше 40–50% от оптимальной. До достижения оптимальной плотности желательный уровень добычи – не более 1–5% от численности;
- при дифференциации квот добычи копытных по возрасту и полу учитывать отечественный и зарубежный опыт, показывающий, что доля сеголетков в добыче разных видов копытных при низкой численности должна быть доминирующей при щадящем отстреле маточного поголовья. Применение уста-

* При экологической экспертизе дополнительных материалов мной и В.А. Кузякиным рекомендовано отменить «Временные нормативы ...».

** Моя реакция на причисление Министерством сельского хозяйства РФ волка к особо ценным в хозяйственном отношении объектам животного мира наряду с копытными в 2005 г. В 2006 г. волк был изъят из списка особо ценных видов.

ревших нормативов, предусмотренных в Инструкции Главохоты РСФСР о порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР (М., 1984), не позволит сохранить репродуктивное ядро популяций;

– при квотировании желательнее не превышать заявки от регионов, за исключением особых случаев;

– в районах интродукции и реинтродукции копытных и в регионах с общей низкой плотностью популяций расчет квот добычи делать «точно» по отдельным районам и охотничьим хозяйствам, в которых плотность достигла промышленного уровня».

Большинство членов федеральной экспертной комиссии поддержали эти выводы и рекомендации. Восприняли их, не без ожесточенной борьбы, и специалисты «Центрохотконтроля» и Министерства сельского хозяйства РФ. В дальнейшем при планировании добычи они уже не применяли устаревшие «Временные нормативы хозяйственно-целесообразной плотности населения (М., 1988)», несколько сократили квоты изъятия, существенно уменьшили выдачу так называемых «научных» и «котловых» лицензий, а в общем объеме добычи предусматривали повышенную долю молодняка (лось — не менее 35–50%, косули — 70–80%, кабан — 70–90%). В охотничьем сезоне 2005/06 гг. доля сеголетков в добыче этих копытных составила 43, 74 и 80% соответственно, что в несколько раз больше, чем в предыдущие годы.

Так на практике была доказана возможность успешного выборочного отстрела российскими охотниками молодняка животных. Это в значительной мере способствовало сохранению репродуктивного ядра и повышению уровня воспроизводства популяций, уменьшению потерь сеголетков и существенно ускорило рост численности копытных в последующие годы (табл. 1–6). Есть надежда, что территориальные управления охотничьим хозяйством будут придерживаться этой тактики и в дальнейшем, не забывая о других факторах, влияющих на динамику поголовья животных.

Тем не менее далеко не все рекомендации ученых воплощены в охотничьем хозяйстве. Практически осталась без изменений давно устаревшая нормативная база, промысел копытных по-прежнему иррационален, действенная охрана животных отсутствует, численность волка и других крупных хищников не сокращается. Стратегические и тактические ошибки в условиях очередного глобального финансового и экономического кризиса могут привести к новой глубокой депрессии численности копытных.

Стратегия управления

Потенциальная численность диких копытных животных в России может быть почти на порядок выше существующей (табл. 8). При разумном подходе их ресурсы и добычу в ближайшие десятилетия реально увеличить в несколько раз, что позволило бы превратить охотничье хозяйство в высокоэффективную от-

расль производства белковой продукции. Это особенно важно в аспекте продовольственной безопасности страны, большая часть сельскохозяйственных угодий которой находится в зоне «рискованного» земледелия.

Наукой разработаны и мировой практикой успешно апробированы иные принципы и методы управления популяциями охотничьих животных, диких копытных в частности (Leopold, 1933; Наумов, 1963, 1965; Шварц, 1969б, 1970, 1974а,б; Уатт, 1971; Дежкин, 1983, 1985; Павлов, 1989; Stubbe, 1990; Данилкин, 1999, 2002, 2006а; Глушков, 2001; Нюгрэн и др., 2007; и мн. др.). Эффект от внедрения научных разработок порой превосходит ожидаемый, что видно на примере многих западноевропейских стран, где биологическая продуктивность угодий многократно выше, чем у нас.

Основы и удивительные парадоксы теории и практики управления ресурсами копытных в России подробно рассмотрены мной в монографии «Дикие копытные в охотничьем хозяйстве» (Данилкин, 2006а). Здесь же я заострю внимание лишь на типичных заблуждениях специалистов охотничьего хозяйства, связанных с недопониманием или отсутствием необходимых знаний в области теории динамики населения животных, высказанных на страницах охотничьих изданий в последние годы:

1. Поголовье копытных в регионе не растет, хотя охота длительное время запрещена. Следовательно, нужно открыть охоту.

2. Поголовье сокращается, хотя квоты изъятия мизерные. Нужно увеличить квоты, тогда «изъятие за счет охоты заменит какую-то часть смертности», а хищникам и браконьерам достанется меньше дичи.

3. Сроки охоты сокращены, но дичи больше не становится. Зачем же сокращать длительность охотничьего сезона?

4. Доля сеголетков в добыче выросла, а численность копытных не увеличивается. Зачем же добывать молодняк?

5. Зачем охранять животных и бороться с браконьерами, если основная проблема их численности связана с низкой продуктивностью растительности?

6. Объемы подкормки увеличили, а численность копытных не растет. Нужна ли в таком случае биотехния?

7. Численность волка сократили, а копытных больше не стало. Зачем же добывать волка?

8. В России плотность населения копытных и добыча значительно ниже, чем в других странах, потому что хуже климат и ниже продуктивность растительности. Следовательно, увеличить численность и добычу нереально.

Основная причина всех этих заблуждений одна. При рассмотрении проблем динамики населения и управления ресурсами копытных нельзя вводить в абсолют *единственный* фактор среды. Методологически абсурдно искать закономерности в динамике их поголовья, основываясь исключительно на продуктивности ив и осин, рост побегов которых якобы коррелирует с количеством осадков, запасом влаги в почве и температурным режимом апреля – июня (Ломанов, 1995), и игнорируя при этом масштабные потери популяций от хищников, легальных охотников и браконьеров. Методологически неверно считать охотников или хищников причиной всех

бед копытных, не учитывая при этом их гибель в многоснежные и гололедные зимы. Методологически некорректно связывать высокую численность копытных в соседних странах только с лучшим климатом, не учитывая при этом многовековую охотничью культуру, отсутствие браконьеров и хищников, разумное использование ресурсов, громадные объемы подкормки, эффективные мероприятия по снижению потерь дичи, включая специальные агротехнические приемы при уборке урожая, заграждения вдоль скоростных автотрасс и др.

Применение однофакторного анализа неминуемо приводит к ошибочным ресурсным прогнозам. Сторонники трофической гипотезы, например, прогнозировали увеличение численности лося в России к 2005 г. как минимум до 650 тыс. голов, а легальную добычу в сезон 2004–2005 гг. — не менее 25 тыс. (Ломанов и др., 2000). В реалии поголовье вида достигло лишь 540 тыс., а добыча составила 16,2 тыс. (табл. 1 и 43). Причина ошибочности прогноза — недоучет влияния на популяции хищников и браконьеров.

На популяции, как показано выше, всегда воздействуют множество факторов среды одновременно. Поэтому то или иное заключение по их динамике и управлению ресурсами копытных можно делать только по результатам *комплексного анализа* ведущих антропогенных, природных и популяционных факторов: уровня плодovitости животных; объема лицензионной и браконьерской добычи; потерь от ранений, хищников, болезней и паразитов, в многоснежные и гололедные зимы; учета утонувших и погибших от транспорта, отравлений, пожаров и др.

Каждый из перечисленных факторов, за исключением плодovitости, — это определенный процент смертности вида. Чем больше таких факторов и чем сильнее их воздействие на популяции, тем быстрее будет снижаться численность. Рост поголовья, напротив, возможен лишь при уменьшении числа и интенсивности воздействия факторов смертности. Поэтому при резком снижении численности копытных *не следует* открывать охоту на них, увеличивать квоты добычи и сроки охоты, расстреливать репродуктивное ядро популяций, сокращать добычу крупных хищников, уменьшать объемы подкормки и прекращать бороться с браконьерами.

Основная цель оптимизации управления ресурсами копытных заключается в том, чтобы довести их численность до оптимального уровня, определяемого естественной или искусственно увеличенной в охотничьих хозяйствах емкостью среды обитания и допустимым масштабом ущерба лесному и сельскому хозяйствам, из года в год поддерживать население на этом уровне, получая максимум продукции, в том числе за счет наиболее рационального соотношения особей разного пола и возраста в добыче и в репродуктивной части популяции.

Стратегия управления такова:

- максимальное сокращение потерь животных от браконьеров, крупных хищников, в многоснежные зимы, от болезней, паразитов и транспорта путем проведения эффективных охранных, биотехнических и ветеринарных мероприятий;
- формирование высокопродуктивных (средневозрастных) группировок оптимального размера, соответствующего кормовой емкости угодий (с учетом объемов подкормки);

– массовая добыча малопродуктивных, менее жизнестойких и склонных к эмиграции особей младших возрастных групп (преимущественно сеголетков и части годовалых зверей); элиминация старых животных; селективный отстрел в других возрастных группах.

При необходимости увеличения ресурсов применяют следующие меры:

– резкое сокращение неохотничьих потерь;
– запрет охоты до достижения уровня промысловой плотности, определяемой специалистами для каждого вида в районе или в конкретном охотничьем хозяйстве;

– щадящий режим эксплуатации (предельное сокращение объема и сроков добычи, запрет или минимизация добычи взрослых особей, неприменение загонных способов охоты и др.) вплоть до достижения оптимальной плотности, определяемой специалистами для каждого вида в районе или в конкретном охотничьем хозяйстве.

При плотности, превышающей оптимальную:

- увеличивают объем добычи;
- увеличивают добычу взрослых самок и самцов;
- расширяют сроки охоты;
- применяют загонные способы охоты;
- увеличивают численность крупных хищников.

Замечу, что в отечественном охотничьем хозяйстве, как это ни парадоксально, до сих пор применяется в основном последний сценарий управления, но ... при чрезмерно низкой плотности населения диких копытных животных.

Первоочередные меры по восстановлению ресурсов

Численность копытных в России не растет или увеличивается медленно исключительно потому, что уровень их смертности от *множества* факторов среды близок к уровню воспроизводства. Что, в таком случае, нужно делать, чтобы ускорить процесс восстановления ресурсов, особенно наиболее ценного вида — лося?

Приведу строки, написанные ученым-охотоведом В.М. Глушковым (2001): «Обширность ареала лося, разнообразие действующих факторов, суровость среды обитания — вся экология вида красной нитью проводит мысль, которую сам лось мог бы выразить так: «мне не нужна никакая помощь. Для хорошей жизни требуется всего одно условие — чтобы человек не мешал мне жить». Естественно, сейчас выполнение этого условия — недостижимая мечта, поскольку существует охота на лосей — самая большая и опасная для вида «помеха». Следовательно, меры оказания помощи, в первую очередь, должны уменьшить влияние охоты».

Однако проблему восстановления и увеличения ресурсов копытных только запретом охоты, сокращением сроков и квот добычи или повышением доли сеголетков в добыче не решить, хотя эти меры весьма необходимы. Наибольшие потери животные несут от браконьеров. Поэтому необходимо, в первую очередь, обуздать браконьерство, что, как показывает опыт Белоруссии (Данилкин, 2007), сделать вполне реально.

В охотничьих угодьях, помимо организации действенной охраны, нужно резко сократить численность волка — хотя бы до 10 тыс. особей (до уровня, имевшегося в России во второй половине 60-х – первой половине 70-х годов XX в.), что позволило бы увеличить легальную добычу копытных в несколько раз.

Не менее важно предотвратить локальные зимние потери копытных. Они, напомним, возникают, главным образом, из-за ограничения доступа к корму в многоснежные или гололедные зимы. Эта задача, казалось, могла быть решена прочисткой и прокладкой многочисленных дорог в охотничьих угодьях. Однако, как показывает практика, таким образом можно спасти лишь небольшую часть животных. Они рассредоточены по угодьям, и к каждой группе или каждому зверю дорогу не проложишь. Выход из этой ситуации только один – создавать долговременные подкормочные комплексы с основательным запасом качественного корма, причем таких площадок, как и кормовых полей, должно быть много (о подкормке копытных подробнее см.: Данилкин, 2006а). Постепенно возле каждого комплекса формируются и зимой концентрируются определенные группы копытных, которые выживают даже в самые экстремальные зимы.

Крайне необходимо уменьшить фактор охотничьего беспокойства и прекратить выгонять зверей из лучших кормовых угодий в худшие в самый тяжелый для них зимний период. Это достигается комплексными мерами: территориальным ограничением охоты, сокращением ее сроков и уменьшением интенсивности загонных охот. При сокращении подвижности копытных снизится их смертность от хищников, браконьеров, в водоемах и на автостадах. В выигрыше будут те охотничьи хозяйства, которые смогут удержать репродуктивное поголовье на своей территории.

Нужно увеличить уровень воспроизводства популяций. Конечно же, невозможно заставить самок рожать детенышей больше, чем предусмотрено Природой. Однако реализовать максимальный репродуктивный потенциал вполне реально при некоторых условиях:

- если в популяциях будут преобладать взрослые, преимущественно средневозрастные, самки;
- если самки не будут ощущать недостаток взрослых самцов;
- если звери будут обеспечены качественными кормами и водой;
- если будет минимизирован фактор беспокойства;
- если будет резко сокращена высочайшая детская смертность.

Последнее условие достигается, опять-таки, уменьшением добычи взрослых самок охотниками, регулированием численности хищников и обильной подкормкой в зимнее время.

Собственно, принципы управления ресурсами диких копытных абсолютно ясны и уже успешно апробированы на практике в ряде отечественных охотничьих хозяйств. Однако оптимизация управления и существенное увеличение ресурсов в масштабах Российской Федерации возможно лишь на основе многофакторной теории динамики населения животных и при коренном реформировании крайне неэффективного охотничьего хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б.Д.* 1999. Параметры качества корма как показатели обеспеченности пищей и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих // VI съезд териол. о-ва. М. С. 3.
- Абатуров Б.Д.* 2005. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. Т. 84. № 10. С. 1251–1271.
- Абатуров Б.Д.* 2007. Популяция сайгака в России: причины депрессии и проблемы охраны // Вестн. охотоведения. Т. 4. № 1. С. 3–13.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А.* 2005. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоол. журн. Т. 84. № 3. С. 377–390.
- Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н.* 1999. Природная цикличность численности северного оленя и ее связь с кормовыми ресурсами // VI съезд териол. о-ва. М. С. 3.
- Абашкин С., Поляков Е., Полякова П.* 1974. Лось и гнус // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 15–17.
- Абдуназаров Б.Б., Таряниников В.И.* 1991. Волк в Западном Тянь-Шане // Экология, охрана и акклиматизация млекопитающих в Узбекистане. Ташкент: Изд-во ФАН. С. 42–48.
- Абраменок П.П.* 1995. Дикie копытные звери Прибайкальского природного национального парка // Эколого-географическая характеристика зооценозов Прибайкалья. Иркутск. С. 111–121.
- Абрамов К.Г.* 1963. Копытные звери Дальнего Востока и охота на них. Владивосток: Приморское кн. изд-во. 131 с.
- Аверин Ю.В.* 1949. Экология козули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в Ильменском заповеднике // Тр. Ильменского заповедника. Вып. 4. С. 962.
- Аверин Ю.В.* 1960а. Главнейшие изменения в видовом составе фауны млекопитающих и птиц Молдавии в XVII–XX столетиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 2. С. 5–12.
- Аверин Ю.В.* 1960б. Некоторые изменения в составе охотничье-промысловой фауны Молдавии за последние столетия // Охрана природы Молдавии. Вып. 1. С. 125–132.
- Адамович В., Ойцось И.* 1963. Причины гибели косули в Волынской области // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 27–28.
- Адольф Т.А.* 1948. Изменения распространения сайги // Охрана природы. М.: Всесоюз. об-во охраны природы. Сб. 2. С. 61–93.
- Адольф Т.А.* 1954. Некоторые данные по биологии сайгака в Астраханских степях // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. Т. 28. Вып. 2. С. 247–256.
- Адольф Т.А.* 1957. Динамика ареала и численности сайги // Охрана природы и заповедное дело в СССР. М.: Изд-во АН СССР. № 2. С. 125–139.
- Азаров В.И.* 1996. Редкие животные Тюменской области и их охрана. Амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие. Тюмень: Вектор Бук. 238 с.
- Азаров В.И., Деков В.М.* 1990. Дикie копытные Тюменской области и задачи их рациональной эксплуатации // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука. С. 181–184.

- Азаров В.И., Климов Ю.П. 1990. Кабан в Тюменской области // Ресурсы животного мира Сибири. Новосибирск: Наука. С. 187–189.
- Айзин Б.М. 1969. Копытные // Охотничье-промысловые звери Киргизии. Фрунзе. С. 78–111.
- Айрумян В.А. 1962. К вопросу об акклиматизации пятнистого оленя в Армении // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 15. № 11. С. 69–78.
- Александров В.Н. 1966. Экология и перспективы использования оленя (*Cervus elaphus taral* Ogilby) на Северо-Западном Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 18 с.
- Александров В.Н. 1968. Экология кавказского оленя // Тр. Кавказского гос. заповедника. Вып. 10. С. 95–200.
- Александрова И.В., Красовский Л.И. 1957. Наблюдения над летним питанием лося в Приокско-Тerrasном заповеднике // Тр. Приокско-Тerrasного гос. заповедника. Вып. 1. С. 157–166.
- Александрова И.В., Красовский Л.И. 1960. Материалы по прежней численности лосей в России // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 9. С. 1441–1442.
- Александрова И.В., Красовский Л.И. 1961. О зимнем питании лосей в Кировской области // Там же. Т. 40. Вып. 8. С. 1246–1250.
- Александрова И.В., Красовский Л.И. 1962а. Документы о лосинах и их значение для оценки прежней численности лосей в Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 67. Вып. 2. С. 24–33.
- Александрова И.В., Красовский Л.И. 1962б. Материалы по летнему питанию лосей на юге Московской области // Тр. Всесоюз. НИИ животн. сырья и пушнины. Вып. 19. С. 230–246.
- Алексеева Л.И. 1990. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие). М.: Наука. 109 с. (Тр. Геол. ин-та. Вып. 455).
- Алексеева Л. 1995. К вопросу о вымирании мамонтов // Цитология. Т. 37. № 7. С. 596.
- Алексеева Э.В. 1980. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. М.: Наука. 137 с.
- Алмазов И. 1892. Записки южно-уссурийского охотника // Охота. Февраль. С. 1–23.
- Алмэиан Х., Скэрлатеску Дж., Нестеров В., Манолаке Л. 1970. О режиме питания волка (*Canis lupus*) в Румынских Карпатах // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 529.
- Ананин А.А., Дарижапов Е.А. 2003. Динамика численности кабарги в Баргузинском заповеднике // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 4–10.
- Андреев В.Н. 1968. Проблемы рационального использования и улучшения оленьих пастбищ // Проблемы Севера. М.: Наука. Вып. 13. С. 76–78.
- Аникович М., Анисюткин Н. 1995. Человек и мамонт в палеолите Восточной Европы // Цитология. Т. 37. № 7. С. 597.
- Анненков Б.П. 1989. Кабан в Алакульской котловине // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 2. С. 191.
- Антипин В.М. 1941. Млекопитающие Казахстана. Копытные. Алма-Ата: Казгосиздат. Т. 3. 107 с.

- Антонец Н.В.* 1987. Некоторые особенности экологии кабана хоперской популяции // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М. Ч. 1. С. 174–176.
- Антонец Н.В.* 1993. Об особенностях параметров дикого кабана Хоперского заповедника // Материалы VI совещания «Вид и его продуктивность в ареале». СПб.: Гидрометеиздат. С. 35–37.
- Анучин Д.* 1875. Сайга // Природа. Кн. 3. С. 201–222.
- Арабули А.Б.* 1966. Косуля в Восточной Грузии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 22 с.
- Аргунов А.В.* 2007а. Использование и охрана косули в Якутии // Вестн. охотоведения. Т. 4. № 2. С. 207–210.
- Аргунов А.В.* 2007б. Факторы миграционной активности косуль в Якутии // XII международн. науч. конф. по арктическим копытным. Якутск. Ч. 2. С. 15–16.
- Аргунов А.В.* 2007в. Факторы динамики численности косули в Центральной Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 29–30.
- Аргунов А.В.* 2008. К экологии и плотности населения лося в Центральной Якутии // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 14–16.
- Аромов В., Вашетко Э.В.* 1999. Туркестанская рысь в Гиссарском заповеднике // VI съезд териол. о-ва. М. С. 13.
- Арсентьева Н.Ф.* 1980. Вопросы эпизоотологии саркоцистоза диких северных оленей Таймыра // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 120–121.
- Арсеньев В.К.* 1914. Китайцы в Уссурийском крае // Зап. Приамурского отд. рус. геогр. о-ва. Т. 10. Вып. 1. 203 с.
- Атанасов П.* 1981. Състояние на едря дивеч в Смядовското горско стопанство // Горско стопанство. Т. 37. № 11. С. 46–47.
- Атутов А.А.* 2003. Эколого-ресурсная оценка охотничьих животных Байкальской Сибири. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. 216 с.
- Ахмеров А.Р.* 2007. Многолетняя динамика численности охотничье-промысловых животных на территории национального парка «Марий Чодра» // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 33–34.
- Бажанова М.В.* 1955. Влияние хозяйственной деятельности человека на распространение и численность охотничье-промысловых зверей Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата. 15 с.
- Байдавлетов Р.Ж.* 1980. Распределение и численность копытных в северо-восточном Забайкалье // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 63–64.
- Байдавлетов Р.Ж.* 1982. Кормовое поведение лосих и лосят в бассейне р. Убы (Рудный Алтай) // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 110–111.
- Байдавлетов Р.Ж.* 1988. Экология и поведение лося в Западном Алтае // Экология и поведение млекопитающих Казахстана. Тр. Ин-та зоологии. Алма-Ата. Т. 44. С. 7–36.
- Байдавлетов Р.Ж.* 1989а. Лоси // Маралы, лоси. Алма-Ата: Кайнар. С. 211–301.
- Байдавлетов Р.Ж.* 1989б. Влияние крупных хищников на популяцию лося в Казахстане // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 117–118.

- Байдавлетов Р.Ж.* 1999. Современное состояние популяции лося в Казахстане // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана. Алматы. С. 8–9.
- Байкалов А.Ф.* 1971. Продуктивность популяции марала и перспективы мараловодства на юге Красноярского края // Проблемы охотничьего хозяйства Красноярского края. Красноярск. С. 49–53.
- Бакеев Ю.Н., Костоглод В.Е.* 1975. Причины и особенности вспышки численности кабана в Краснодарском крае в 1973–1974 гг. // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 37–38.
- Бакеев Н.Н., Формозов А.Н.* 1955. Распространение и некоторые черты экологии сайги в западной части Прикаспийской низменности // Материалы по биогеографии СССР. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 2. С. 208–240. (Тр. Ин-та геогр. АН СССР. Вып. 66).
- Балюк С.С., Вакула В.А., Буневич А.Н.* 1987. Динамика численности и стадность кабанов Беловежской пушчи // Заповедники Белоруссии. Вып. 11. С. 99–108.
- Банников А.Г.* 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР. 669 с.
- Банников А.* 1958. Сайгаки и биологические основы их промысла // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 23–25.
- Банников А.Г.* 1965. О промысле лося // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 3–8.
- Банников А.Г.* 1975. Проблемы острова Бирючего // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 4–6.
- Банников А.Г., Журнов Л.В.* 1967. Некоторые вопросы охраны лося в РСФСР // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 3. С. 130–141.
- Банников А.Г., Журнов Л.В., Лебедева Л.С., Фандеев А.А.* 1961. Биология сайгака. М.: Изд-во сельхоз. лит-ры, журн. и плакатов. 336 с.
- Банников А.Г., Пивоварова Е.П.* 1983. Благородный олень в СССР // Биологические основы использования и охраны диких животных. М. С. 34–40.
- Банников А.Г., Присяжнюк В.Е.* 1977. Аборигенный пятнистый олень // Природа. № 2. С. 122–130.
- Банников А.Г., Теплов В.П.* 1964. Движение численности и плотности населения лося в РСФСР // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 1. С. 5–12.
- Барабаш-Никифоров И.И.* 1957. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронежское кн. изд-во. 370 с.
- Баранов П.В., Бойко А.И.* 1988. Редкие виды млекопитающих Читинской области // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука. С. 13–20.
- Баранов П.В., Иванова В.А.* 1989. Крупные хищники и копытные звери Сохондинского заповедника // Экологические исследования в заповедниках Южной Сибири. М. С. 39–50.
- Баранчев Л.М.* 1962. Массовые непериодические миграции косуль в Амурской области // Миграции животных. М. Вып. 3. С. 26–36.
- Бараташвили Т.* 1982. Рысь в Боржомском заповеднике // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 12–13.
- Баркан В.Ш.* 2007. Волк как естественный регулятор численности дикого северного оленя в Лапландском заповеднике (Кольский полуостров) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. Вып. 2. С. 3–6.

- Барышев М. 1925. Уничтожение сайгаков // Охотник и пушник Сибири. № 5. С. 36–37.
- Баскин Л.М. 1970. Северный олень. Экология и поведение. М.: Наука. 149 с.
- Баскин Л.М. 1978. Северный олень // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. пром-сть. С. 160–190.
- Баскин Л.М. 1984. Лось // Животный мир южной тайги. М.: Наука. С. 45–73.
- Баскин Л.М. 2008. Динамика популяций лося в России с 1650 г. по настоящее время // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 19–20.
- Баскин Л., Хьелиорд У. 1996. Охота в Норвегии // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 22–25.
- Башенина Н.В. 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов М.: Наука. 355 с.
- Башикиров И.С. 1940. За спасение зубра! // Природа. № 10. С. 43–50.
- Бекенов А.Б. 1999. Ресурсы охотничье-промысловых зверей в Казахстане и их использование // VI съезд териол. о-ва. М. С. 23.
- Бекенов А.Б., Байдавлетов Р.Ж., Грачев Ю.А. 1992. Ресурсы диких копытных в Казахстане и перспективы их использования // Вестн. АН Республики Казахстан. Вып. 7. С. 19–24.
- Бекенов А.Б., Грачев Ю.А. 1998. Казахстан // Сайгак. М. С. 105–115, 225–227.
- Бекенов А.Б., Грачев Ю.А., Есжанов Б., Грачев А.В. 2002. Сайга в Казахстане: состояние популяций и проблемы охраны // Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы. Алматы. С. 81–83.
- Бекенов А.Б., Лобачев Ю.С. 2003. О численности волка в Казахстане // Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд териол. о-ва. М. С. 37–38.
- Бекенов А.Б., Поле С.Б., Хахин Г.В., Грачев Ю.А. 1998. Гибель от болезней и паразитарных инвазий // Сайгак. М. С. 247–252.
- Беликов С.Е., Калякин В.Н. 1989. Основные факторы, угрожающие благополучию арктических популяций северных оленей // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 164–165.
- Беликов С.Е., Куприянов А.Г. 1985. Охрана и хозяйственное использование популяций дикого северного оленя на арктических островах // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск. С. 46–54.
- Белов С.Н., Юдин Б.С. 1980. Зимнее распределение и плотность населения копытных в бассейне р. Ларь-Еган // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 124–126.
- Белопольская М.М. 1952. Паразитофауна кабана (*Sus scrofa continentalis*) Приморья // Тр. Ленинградского о-ва естествоиспыт. Т. 21. Вып. 4. С. 3–9.
- Беляков В.В., Пугин К.К. 1973. Современное состояние популяции благородного оленя в Калининградской области // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М.: Наука. С. 106–107.
- Белянин В.Н. 1979. Волки в Жигулях // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 86–87.
- Белянин В.Н. 1980а. Материалы по смертности копытных в Жигулевском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 122–123.
- Белянин В.Н. 1980б. Размещение и численность косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в Жигулевском заповеднике // Физиологическая и популяционная экология животных. Изд-во Саратовского ун-та. Вып. 6 (8). С. 186–189.

- Бендерский Э.* 2008. Российскому охотничье-рыболовному союзу – 50 лет! История возрождения, проблемы, становление // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 1–5.
- Беньковская И.Л., Беньковский Л.М.* 1989. Некоторые особенности популяций копытных Восточного Предаянья // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 35–36.
- Беньковский Л.М.* 1989. Хозяйственное использование дикого северного оленя на Сахалине // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 166–167.
- Бербер А.П.* 2008а. Охотничье-промысловые ресурсы Казахстана (учет, охрана, воспроизводство и использование). Караганда. 456 с.
- Бербер А.П.* 2008б. Борьба с браконьерством – основа повышения продуктивности охотничьих угодий Казахстана // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России. М. С. 19–22.
- Берков.* 1927. О сайгаке в Калмыцкой автономной области // Охотник. № 9. С. 18.
- Бибиков Д.И., Губарь Ю.П., Филимонов А.Н.* 1992. Волк в СССР: состояние и управление популяциями // Крупные хищники. М. С. 14–23.
- Бибиков Д.И., Жирнов Л.В.* 1975. О роли волков и собак в регулировании численности сайгаков // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 190–191.
- Бибиков Д.И., Жирнов Л.В., Филимонов А.Н., Бекенов А.Б.* 1998. Гибель сайгаков от хищников // Сайгак. М. С. 241–247.
- Бибиков Д.И., Приклонский С.Г., Филимонов А.Н.* 1985. Численность и особенности образа жизни по регионам. СССР // Волк. М.: Наука. С. 452–466.
- Бибикова В.И.* 1975. О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 6. С. 67–72.
- Бионкур А.А.* 1901. О состоянии ружейного дела в России // Природа и охота. М. Кн. 8. С. 10–16.
- Благосклонов К.Н., Иноземцев А.А., Тихомиров В.Н.* 1967. Охрана природы. М.: Высш. шк. 442 с.
- Близнюк А.И.* 1975. Методика учета и численность сайгаков в Калмыцкой АССР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 39–40.
- Близнюк А.И.* 1977. Сайгак Северо-Западного Прикаспия и перспективы его промысла // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат. С. 60–68.
- Близнюк А.И.* 1978. Методы промысла и их воздействие на продуктивность популяции сайгаков // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. М. С. 36–37.
- Близнюк А.И.* 1982. Экология и рациональное использование популяции сайгаков Северо-Западного Прикаспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Близнюк А.И.* 1983. Смертность сайгаков в Северо-Западном Прикаспии // Периодические явления в жизни животных. М. С. 24–37.
- Близнюк А.И.* 1995. Роль хозяйственного освоения территории в изменении численности калмыцкой популяции сайгака // Биота и природная среда Калмыкии. М. – Элиста. С. 222–244.
- Близнюк А.И., Бакташева Н.М.* 2001. Весеннее питание сайгаков, *Saiga tatarica*, калмыцкой популяции // Зоол. журн. Т. 80. № 6. С. 743–748.
- Близнюк А.И., Букреева О.М.* 2000. Плодовитость и отел сайгака, *Saiga tatarica*, калмыцкой популяции на современном этапе // Зоол. журн. Т. 79. № 9. С. 1124–1132.

- Близнюк А.И., Любаева Л.И., Любаев В.Л.* 1980. Животный мир Калмыкии. Млекопитающие. Элиста: Калмыцкое кн. изд-во. 127 с.
- Блузма П.П.* 1975. Косуля в Литве (эколого-морфологическая характеристика): Дис. ... канд. биол. наук. М. 30 с.
- Блузма П.* 1999. Состояние охотничьей териофауны Литвы: динамика, использование и охрана популяций // VI съезд териол. о-ва. М. С. 27.
- Бобырь Г.Я.* 1975. Распределение и численность кабана в Тебердинском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 65–66.
- Бобырь Г.Я.* 1980. Взаимоотношения бурого медведя с копытными в горах Северного Кавказа // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 126–128.
- Богатырев А.* 1982. Лось в Костромской области // Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 8–10.
- Богданов М.* 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги // Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. Т. 1. Отд. 1. С. 3–226.
- Бологов В.* 1981. Волк и лось // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 12–13.
- Бондарев А.Я.* 1978. Организация контроля за промыслом лося в Алтайском крае // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 37–40.
- Бондарев А.Я.* 1986. Волк (*Canis lupus* L.) и лось (*Alces alces* L.) в опромышляемых популяциях Верхнего Приобья // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 108–118.
- Бондарев А.Я.* 1989. Избирательная добыча волком домашних копытных животных // Экология, поведение и управление популяциями волка. М. С. 24–33.
- Бондарев А.Я.* 2002. Волк юга Западной Сибири и Алтай. Барнаул: Изд-во Барнаульского гос. пед. ун-та. 178 с.
- Борейко В.Е.* 1998. Дон Кихоты. История. Люди. Заповедники. М.: ЛОГАТА. 288 с.
- Борейко В.Е., Сесин В.А.* 2007. Истребление зубров в Украине, Беларуси, Польше и России. Материалы независимого расследования. Киев: Киевский эколого-культурный центр. 80 с.
- Борисов Б.П., Гибет Л.А., Губарь Ю.П., Кукушкин М.А., и др.* 1992. Фонд охотничьих угодий и численность основных видов диких животных в РСФСР (справочные материалы). М. 97 с.
- Бородин П.Л.* 1989. Популяционный анализ динамики численности пятнистого оленя в Мордовском заповеднике // Управление популяциями диких копытных животных. Киров. С. 93–107.
- Бородин П.Л., Потапов С.К.* 1986. Влияние лося на лесовозобновление в Мордовском заповеднике // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 105–131.
- Бороздин Э.К., Забродин В.А., Востряков П.Н. и др.* 1979. Северное оленеводство. М.: Колос. 286 с.
- Бриллиантов А.В., Кельберг Г.В.* 1990. Определение пола взрослых лосей при проведении авиаучетов в позднезимний период // Вопросы охотоведения Сибири. Красноярск. С. 109–113.
- Брем А., Россмесслер Е.* 1867. Лесные животные. Звери, птицы и пресмыкающиеся. СПб. 790 с.

- Бромлей Г.Ф.* 1956. Экология дикого пятнистого оленя в Приморском крае // Сб. материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Изд-во МСХ СССР. С. 148–215.
- Бромлей Г.Ф.* 1964. Уссурийский кабан. М.: Наука. 107 с.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П.* 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука. 305 с.
- Букреева О.М.* 1998. Сохранение сайгака Северо-Западного Прикаспия // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России. Волгоград. С. 119–121.
- Букреева О.М.* 2002. Европейская популяция сайгака (*Saiga tatarica* L.) и факторы, определяющие ее состояние: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Букреева О.М.* 2003. Плодовитость самок европейской популяции сайгака // Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд териол. о-ва. М. С. 59.
- Букреева О.М.* 2004а. Состояние европейской популяции сайгака // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). М. С. 22–23.
- Букреева О.М.* 2004б. Мониторинг сайгака Северо-Западного Прикаспия // Проблема сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов. Матер. 2-й Междунар. заоч. науч. конф. Элиста. С. 46–48.
- Букреева О.М.* 2005. Состояние и охрана европейской популяции сайгака в Калмыкии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 4. С. 10–20
- Букреева О.М.* 2007. О состоянии популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 61.
- Букреева О.М., Убушаев Б.И.* 2003. Численность и особенности распространения волка в Калмыкии // Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд териол. о-ва. М. С. 59–60.
- Булавин А.* 1934. О некоторых копытных в Кошагаченском аймаке // Охотник Сибири. № 3. С. 24–25.
- Буневич А.Н.* 1986. Влияние волка на поголовье копытных в Беловежской пуще // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 40–41.
- Буневич А.Н.* 1988. Динамика численности и питание волка в Беловежской пуще // Заповедники Белоруссии. Вып. 12. С. 108–113.
- Буровский А.* 1995. Палеолитический человек и мамонт в перигляциальных ландшафтах // Цитология. Т. 37. № 7. С. 602.
- Бутурлин С.А.* 1924. Настольная книжка охотника. Свердловск: Издание Уральского обл. к.-п. союза охоты. 256 с.
- Бутурлин С.А.* 1934. Лоси. М.; Л.: КОИЗ. 69 с.
- Быкова Е.А., Есипов А.В.* 2004. Современное состояние сайгака в Узбекистане // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). М. С. 28–29.
- Быкова Е.А., Есипов А.В., Ефимов А.Ю., Головцов Д.* 2006. Сайгак в Узбекистане – современный статус и причины сокращения популяций // Степн. бюл. № 21–22. С. 17–20.
- Вайсман А.* 2005. Россия – браконьерская добыча // Охота. № 4. С. 2–7.
- Варнаков А.* 1978. Кабан в Вологодской области // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 4–5.

- Варнаков А.П.* 1985. Опыт селекционного отстрела кабана // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 122–133.
- Варнаков А.П.* 1986. Питание кабана и его роль в биоценозах Молого-Шекснинского междуречья // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 86–94.
- Варнаков А.П.* 1988. Об изменении сроков охоты на кабана // Научно-технический прогресс – в практику перестройки охотничьего хозяйства. М. С. 100–102.
- Варнаков А.П., Михайлова Е.П.* 1982. Метастронгилез кабана в Саратовской области // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 166–167.
- Васенко Е.П.* 1950. Экология и распространение сайги (*Saiga tatarica* L.) // Тр. гос. заповедника Барса-Кельмес. Вып. 1. С. 38–115.
- Васильев А.Л., Воронин А.А.* 1979. Волк в Калужской области // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 93–94.
- Ватолин Б.А.* 1975. Размещение, численность и влияние экологических факторов на популяцию косули в ландшафтах Брянской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 69–70.
- Ватолин Б.А.* 1979. О популяции волка в Брянской области и регулировании его численности // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 91–93.
- Ватолин Б.А.* 1980. Размещение, численность и влияние экологических факторов на кабана Брянской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 131–133.
- Вебер А.Э., Симаков А.Ф., Чувьорова Н.И. и др.* 1992. Физиология питания и обмен веществ лося. Сыктывкар. 126 с.
- Верещагин Н.К.* 1959а. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 703 с.
- Верещагин Н.К.* 1959б. Овцебык на севере Сибири // Природа. № 8. С. 105–106.
- Верещагин Н.К.* 1963. Основные черты формирования териофаун Голарктики в антропогене // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 11. С. 1686–1698.
- Верещагин Н.К.* 1967. Геологическая история лося и его освоение первобытным человеком // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 3. С. 3–37.
- Верещагин Н.К.* 1971. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Материалы по фаунам антропогена СССР. Л.: Наука. С. 200–232. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 49).
- Верещагин Н.* 1975. Охота наших предков // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 39–41.
- Верещагин Н.К.* 1977. Гибель мамонтовой фауны в плейстоцене // Природа. № 9. С. 90–95.
- Верещагин Н.К.* 1979. Почему вымерли мамонты? Л.: Наука. 196 с.
- Верещагин Н.К.* 2002. К истории реакклиматизации овцебыка на Таймыре в связи с филогенезом // Овцебык в тундре России: Эксперимент XX века по восстановлению исчезнувшего вида. СПб.: Астерион. С. 19–29.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1980а. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Л. С. 3–20. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 93).
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1980б. Млекопитающие предгорного Северного Крыма в эпоху палеолита (по кухонным остаткам из пещер Чокурча, Староселье и Мамат-Коба) // Там же. Т. 93. С. 26–49.

- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1985. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Л. С. 3–38. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 131).
- Верещагин Н.К., Громов И.М., Ермолова Н.М., Паавер К.А.* 1976. Основные черты формирования териокомплексов Северной Евразии в голоцене // История биогеноценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 101–116.
- Верещагин Н.К., Русаков О.С.* 1979. Копытные северо-запада СССР. Л.: Наука. 309 с.
- Вершинин А.А., Клейменов А.Д., Вяткин П.С., Филь В.И.* 1975. Дикий северный олень на Камчатке // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 215–222.
- Ветлицин П.И.* 1902. О «ходовой» козе в Амурской области // Природа и охота. № 11. С. 1–8.
- Вехник В.П., Саксонов С.В.* 1987. Роющая деятельность кабана в условиях Жигулевского заповедника // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М. Ч. 1. С. 176–178.
- Викторов Г.А.* 1967. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки) М.: Наука. 271 с.
- Викторов Г.А.* 1971. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых // Зоол. журн. Т. 50. № 3. С. 361–372.
- Винокуров В.Е.* 1988. Перестройка и традиционные отрасли Севера // Научно-технический прогресс - в практику перестройки охотничьего хозяйства. М. С. 6–8.
- Витакова А.Н., Минаев А.Н.* 2000. Показатели размножения и продолжительность жизни лосих (*Alces alces*) Костромской лосефермы // Научные исследования в зоологических парках. М. № 13. С. 182–190.
- Вишневский Ю.Н.* 1986а. Влияние волка на диких копытных Дарвинского заповедника // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М. Ч. 2. С. 44–46.
- Вишневский Ю.Н.* 1986б. Влияние волка и человека на популяцию лося в Молого-Шекснинском междуречье // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 191–192.
- Владышевский Д.В.* 1968. О факторах численности европейской косули // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 3. С. 438–443.
- Водопьянов Б.Г.* 1970. Дикий северный олень в Забайкалье (распространение, морфология, охрана и пути рационального использования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 20 с.
- Водопьянов Б.Г.* 1980. Питание лося в Иркутской области // Воспроизводство и организация использования промысловых зверей и птиц в Сибири и на Дальнем Востоке. Иркутск. С. 46–48.
- Войлочников А.Т.* 1972. Ресурсы промысловых животных, их размещение и использование в лесных угодьях Амуро-Уссурийского края // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 366–368.
- Волков М.А., Ларин Е.Г.* 2007. Факторы, влияющие на состояние кондинской популяции дикого северного оленя на территории ХМАО-Югры // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 73–74.
- Волох А.М.* 1999. Репродуктивный потенциал популяций дикого кабана // VI съезд териол. о-ва. М. С. 53.

- Волох А.М.* 2007. Динамика пространственной структуры популяций копытных на территории Южной Украины в конце XX в. // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 89.
- Волох А.М.* 2008а. Динамика численности лося в степной зоне Украины // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 138–140.
- Волох А.М.* 2008б. Динамика ареала лося (*Alces alces*) на Украине // Вестн. охотоведения. Т. 5. № 1. С. 17–26.
- Вольф Р.* 1985. Развитие на запасите на дивата свиня в Чехословакия // Дивечьт и околната среда. София: Изд-во на Отеч. Фронт. С. 51–57.
- Воробьев Г.* 1968. Кабаны Киргизии // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 22.
- Воронецкий Н.Н., Дунин В.Ф., Одинцова Т.М., Парейко О.А.* 1998. Волк в Полесском радиационно-экологическом заповеднике // 10 лет Полесскому гос. радиационно-экологическому заповеднику. Минск. С. 142–150.
- Воронецкий Н.Н., Дунин В.Ф., Пискунов В.С., Киреенко К.М.* 1999. Численность и биотопическое распределение диких животных в Полесском радиационно-экологическом заповеднике // Биологическое разнообразие национального парка «Припятский». Туров-Мозырь. С. 312–315.
- Воронецкий Н.Н., Тышкевич В.Е.* 1998. Копытные (зубр, кабан, косуля, благородный олень, лось) и хищники (волк, рысь, лисица) Полесского ГРЭЗ // 10 лет Полесскому гос. радиационно-экологическому заповеднику. Минск. С. 151–159.
- Воронин А.А., Заикин С.М.* 1989. Анализ промысловых выборок кабана в Калужской области // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 2. С. 194–195.
- Врублевский К.И.* 1908. Чума диких кабанов // Архив ветеринарных наук. Кн. 10. С. 943–959.
- В.П.* 1928. Охрана природы. Лоси // Охота и природа. № 5. С. 12.
- Габраианский П.* 1970. Заразный энцефаломиелит у косуль // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 640–642.
- Гаврин В.Ф., Донауров С.С.* 1954. Волк в Беловежской пуше // Зоол. журн. Т. 33. № 4. С. 904–924.
- Гагарин В.Г., Назарова Н.С.* 1965а. Заражение лося гельминтами в Приокско-Террасном заповеднике // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 219–230.
- Гагарин В.Г., Назарова Н.С.* 1965б. Результаты гельминтологических исследований лосей Мурманской и Ленинградской областей // Там же. Сб. 2. С. 234–239.
- Гайдук В.Е., Кузьмич А.И., Блоцкая Е.С.* 1986. Влияние антропогенных факторов на охотничье-промысловых зверей в Брестской области // Антропогенное воздействие на популяции животных. Волгоград. С. 124–134.
- Галузо И.Г., Голосов В.И., Горбунова З.И.* 1963. Штамм *Toxoplasma gondii* «STG», выделенный от сайги // Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана. Алма-Ата. С. 199.
- Гапонов В.В.* 1991. Экология, охрана и использование изюбря в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Гапонов В.В.* 2006а. Лесная биотехния как метод оптимизации численности копытных в лесах юга Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 32 с.

- Гапонов В.В.* 2006б. Научные основы увеличения численности копытных на юге Дальнего Востока // Владивосток: Дальнаука. 52 с.
- Гапонов В.В., Богачев А.С.* 1989. Древесно-веточные корма изюбря в зоне кедрово-широколиственных лесов юга Дальнего Востока // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 92–93.
- Гарозс В.* 1987. Косули: почему их мало в наших лесах // Наука и техника. № 1. С. 14–15.
- Гаросс В.Я.* 1979. Влияние рысей и волков на латвийскую популяцию косули // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 257–261.
- Гаросс В.Я.* Качественные показатели популяции благородных оленей в Латвийской ССР // Управление популяциями диких копытных животных. М. 1985. С. 54–63.
- Гаросс В.Я., Михеева Р.В.* 1990. Лось в условиях высокопродуктивного охотничьего и лесного хозяйства Латвии // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 80.
- Гатих В.С.* 1975. Распространение и численность диких копытных на территории Припятского заповедника // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 73–74.
- Гатих В.С.* 1978. Роль ивняков в питании лосей Белорусского Полесья // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай. Вып. 2. С. 84–88.
- Гатих В.С.* 1979. Особенности питания лосей в лесах Белорусского Полесья // Там же. Вып. 3. С. 59–67.
- Гатих В.С.* 1980. Влияние лосей на древесно-кустарниковую растительность в Белорусском Полесье // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 137–139.
- Гатих В.С.* 1979. Роль волка в биогеоценозах Белорусского Полесья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 94–95.
- Гаузе Г.Ф.* 1934. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий // Зоол. журн. Т. 13. Вып. 1. С. 18–26.
- Геллер М.Х., Павлов Б.М.* 1972. Осенние миграции таймырской популяции северных оленей (*Rangifer tarandus*) // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 9. С. 1381–1386.
- Геллер М., Павлов Б., Боржонов Б. и др.* 1974. Авиаучеты диких оленей Таймыра // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 19–20.
- Гептнер В.Г.* 1960. Динамика ареала некоторых копытных и антропокультурный фактор (материалы к проблеме ареала) // Вопросы географии. Сб. 48. С. 24–54.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* 1961. Млекопитающие Советского Союза. // Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк. Т. 1. 776 с.
- Гептнер В.Г., Формозов А.Н.* 1941. Млекопитающие Дагестана // Тр. гос. зоол. музея МГУ. Т. 6. С. 3–74.
- Гинеев А.М.* 1975. Промысловое освоение и охрана запасов кабана в Краснодарском крае // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 219–220.
- Глушков В.М.* 1975а. Половая структура промысловых проб и закономерности ее формирования в Кировской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 75–76.
- Глушков В.М.* 1975б. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяции лосей и их размещение // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИОЗ. Киров. Вып. 47–48. С. 40–44.
- Глушков В.М.* 1982. Структура популяции лося вятской тайги и ее регулирование промыслом // Промысловая териология. М.: Наука. С. 127–135.

- Глушков В.М. 1983. Совершенствовать промысел лося // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 4–5.
- Глушков В.М. 1985. Управление популяциями лося: биологические предпосылки и практические возможности // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 5–14.
- Глушков В.М. 1987. Воспроизводство и продуктивность лося и их прогнозирование // Экология. № 6. С. 31–39.
- Глушков В.М. 1988. Этолого-экологические аспекты динамики гибели лосей (*A. alces*) в природе // Поведение охотничьих животных. Киров. С. 46–57.
- Глушков В.М. 1995. На грани великой депрессии? // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 10–11.
- Глушков В.М. 1997. Сукцессии или антропоген? Почему исчезают лось и кабан // Охотничье дело. № 5–6. С. 8–9.
- Глушков В.М. 2001. Лось. Экология и управление популяциями. Киров. 317 с.
- Глушков В.М., Граков Н.Н. 1989. Теория динамики численности, концепция цикличности и реальность идеи управления популяциями лося // Управление популяциями диких копытных животных. Киров. С. 14–35.
- Глушков В.М., Пиминов В.Н., Пономарев В.П. 1989. Зимняя смертность и резервы промысла диких копытных // Там же. С. 81–92.
- Глушков В.М., Пиминов В.Н., Сеницын А.А. 1997. К вопросу о программе восстановления ресурсов диких копытных // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 86–88.
- Гмелин С.Г. 1806 (1771). Путешествие по России для исследования трех царств естества. СПб.: Имп. Акад. наук. Ч. 1. 272 с.
- Гмелин С.Г. 1777. Путешествие по России для исследования трех царств природы. СПб.: Имп. Акад. наук. Ч. 2. 361 с.
- Гмелин С.Г. 1785. Путешествие по России для исследования всех трех царств в природе. СПб.: Имп. Акад. наук. Ч. 3. Полов. 2. 737 с.
- Гнедов А.А., Кайзер А., Кольца И.Н. 2004. Некоторые вопросы заготовки пантов от диких северных оленей на водных переправах // Актуальные проблемы природопользования на Крайнем Севере. Новосибирск. С. 100–115.
- Говорка Я., Маклакова Л.П., Митух Я. и др. 1988. Гельминты диких копытных Восточной Европы. М.: Наука. 208 с.
- Говорухин Д.Ю., Дицевич Б.Н. 2003. Современное состояние кабарги на ключевых участках ареала в Восточной Сибири // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 16–21.
- Голгофская К.Ю. 1986. Проблема «пастбища – копытные – хищники» на примере Северо-Западного Кавказа // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 63–70.
- Голгофская К.Ю., Кудактин А.Н., Бибииков Д.И. 1979. К проблеме изучения трофических связей хищники-копытные-пастбища на Северо-Западном Кавказе // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 25–27.
- Голованова Э., Анохина Ю. 1976. Сайгаки на посевах // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 16–17.

- Горбунов А.В.* 1986. Численность и промысел сайгака в Северо-Западной Туркмении // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 141–142.
- Горбунов А.В.* 1995. Сайга, или сайгак // Млекопитающие Туркменистана. Хищные, ластоногие, копытные. Ашхабад: Ылым. Т. 1. С. 237–243.
- Гордиюк Н.М.* 1980. Факторы смертности лося и марала в Башкирском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 140–141.
- Гордиюк Н.М.* 1981. Особенности экологии копытных Башкирского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Гордиюк Н.М.* 1982а. Плодовитость копытных Южного Урала // Промысловые звери РСФСР (пространственные и временные изменения населения). М. С. 216–232.
- Гордиюк Н.М.* 1982б. Марал на Южном Урале // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 6–8.
- Гордиюк Н.М.* 1986а. Избирательность охоты волка на Южном Урале в зависимости от высоты и состояния снежного покрова // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 54–59.
- Гордиюк Н.М.* 1986б. Взаимоотношения копытных в Башкирском заповеднике // Там же. С. 70–81.
- Гордиюк Н.М.* 1988. Влияние высоты снежного покрова на суточную деятельность южноуральских лосей // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 6. С. 21–26.
- Гордиюк Н.М.* 1990. Особенности поведения южноуральских лосей // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 29.
- Гордиюк Н.М.* 1996. Особенности взаимоотношений копытных и крупных хищников Южного Урала: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 48 с.
- Горегляд Х.С.* 1970. Основы борьбы с болезнями диких животных // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 575–579.
- Горегляд Х.С.* 1971. Болезни диких животных. Минск: Наука и техника. 302 с.
- Горелов И.Г.* 1994. Биология сибирского кабана. Новосибирск. 82 с.
- Гортынский В.П.* 1914. Экономическое значение охоты в Лужском уезде С.-Петербургской губернии // Материалы к познанию русского охотничьего дела. СПб. Вып. 3. С. 3–72.
- Горшков П.К.* 1989. Экология и биоценотическая роль кабана в Татарии // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 2. С. 195–196.
- Граков Н.Н.* 1986. Промысловые ресурсы и их роль в решении Продовольственной программы // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 5–11.
- Граков Н.Н.* 1997. Значение охоты, сокращения и трансформации лесов в сокращении численности охотничьих животных // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 90–92.
- Граков Н.Н., Сафонов В.Г.* 1997. К истории промысла бобра на Руси // Там же. С. 92–93.
- Грачев Ю.А.* 1986. О причинах смертности лосей // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 189.
- Грачев Ю.А., Бекенов А.Б.* 1993. Современное состояние популяций сайгака в Казахстане // Зоологические исследования в Казахстане. Алматы. Ч. 2. С. 165–189.
- Грачев Ю.А., Бекенов А.Б.* 2003. Териофауна России и сопредельных территорий // VII съезд териол. о-ва. М. С. 97.

- Грачев Ю.А., Бекенов А.Б. 2005. Состояние популяций сайгака в Казахстане в 2004 году // Степн. бюл. № 17. С. 15–16.
- Грачев Ю.А., Бекенов А.Б. 2006. Состояние популяций и перспективы сохранения сайгака в Казахстане // Там же. № 21–22. С. 15–17.
- Грачев Ю.А., Есжанов Б., Шаймарданов Р.Т. 1999. Результаты авиаучетов сайгака в Казахстане // VI съезд териол. о-ва. М. С. 62.
- Грачев Ю.А., Исмагулов Е.Ж. 1999. О результатах мечения сайгаков в Казахстане // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана. Алматы. С. 20–21.
- Григорьев В.А. 2008. Состояние и охрана животного мира Якутии // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 6–12.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит) // Тр. Ин-та геол. наук. Вып. 64. Геол. сер. (№ 17). С. 1–521.
- Громова В.И. 1948. Остатки млекопитающих из раннеславянских городищ вблизи г. Воронежа // Материалы и исследования по археологии СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 8. С. 113–123.
- Груза Г.В., Бардин М.Ю., Ранькова Э.Я., Рочева Э.В., Соколов Ю.Ю., Самохина О.Ф., Платова Т.В. 2001. Об изменениях температуры воздуха и атмосферных осадков на территории России в XX веке // Состояние и комплексный мониторинг природной среды и климата. Пределы изменений. М.: Наука. 242 с.
- Грум-Гржимайло Г.Е. 1922. Сайга и охота на нее // Ежегодник Всерос. союза охотников. С. 81–87.
- Губарь Ю.П. 2000. Волк (*Canis lupus* L., 1758) // Охотничьи животные России. Вып. 2. С. 73–77.
- Губарь Ю.П. 2004. Волк (*Canis lupus* L., 1758) // Охотничьи животные России. Вып. 6. С. 81–88.
- Губарь Ю.П. 2007. Волк (*Canis lupus* L., 1758) // Охотничьи животные России. Вып. 8. С. 84–88.
- Губарь Ю.П., Борисов Б.П., Володина О.А., Ломанов И.К., Ломанова Н.В. и др. 2007. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России. Вып. 8. М. 163 с.
- Гунчак Н.С. 1980. Питание дикой свиньи (*Sus scrofa* L.) в Украинских Карпатах // Вестн. зоологии. № 5. С. 73–78.
- Гунчак Н.С. 1982. Морфологические и экологические особенности кабана Украинских Карпат: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск. 22 с.
- Гунчак Н.С. 1999. Факторы, определяющие численность и воспроизводство дикого кабана в Украинских Карпатах // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Минск. С. 45–46.
- Гурский И.Г. 1985. Украина и Молдавия // Волк. М.: Наука. С. 487–492.
- Гурский И.Г., Назаренко Л.Ф. 1969. Воздействие волка на численность косули в Причерноморской степи // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров. Ч. 2. С. 168–169.

- Гусев А.А. 1983. Питание лося и изменения растительности в лесостепных дубравах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 6. С. 46–50.
- Гусев А.А. 1984а. Роль диких копытных в функционировании биогеоценозов Центрально-Черноземного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Гусев А.А. 1984б. Влияние диких копытных на подрост и подлесок лесостепных дубрав // Лесное хоз-во. № 7. С. 56–57.
- Гусев А.А. 1986. Функциональная роль диких копытных животных в заповедных биогеоценозах // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 94–105.
- Гусев А.А. 1988. Допустимая плотность населения диких копытных животных и опыт ее поддержания в Центрально-Черноземном заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 114–128.
- Гусев А.А. 1989. Животные на заповедных территориях. Воронеж: Центр.-Черноземное кн. изд-во. 208 с.
- Гусев А.А. 1995. Антропогенное влияние на наземные экосистемы лесостепной зоны европейской части России: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Курск. 39 с.
- Гусев А.А., Елисеева В.И. 1983. Особенности зимнего питания кабана в лесостепи // Периодические явления в жизни животных. М. С. 46–51.
- Давид А.И. 1982. Формирование териофауны Молдавии в антропогене. Кишинев: Штиинца. 151 с.
- Даль С.К., Гусев В.М., Бедный С.В. 1956. Влияние зимы 1953/1954 г. на состояние, численность и распределение сайги в Западном Прикаспии // Тр. науч.-иссл. противочумного ин-та Кавказа и Закавказья. Вып. 1. С. 430–440.
- Даль С.К., Гусев В.М., Бедный С.Н. 1958. Об экологии и размножении сайги (*Saiga tatarica* L.) // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 3. С. 447–456.
- Данилкин А.А. 1982. Ресурсы косули в СССР и их рациональное использование // Промысловая териология. М.: Наука. С. 108–115.
- Данилкин А.А. 1992. Перемещения // Европейская и сибирская косули: Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука. С. 101–123.
- Данилкин А.А. 1994. Эволюция миграционного процесса у косуль // Докл. РАН. Т. 338. № 6. С. 838–840.
- Данилкин А.А. 1995. Российская программа «Косуля»: итоги, проблемы, перспективы // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 14–17.
- Данилкин А.А. 1996а. Зимняя подкормка копытных: биологический аспект проблемы // Там же. № 4. С. 12–14.
- Данилкин А.А. 1996б. Охотничье законодательство и дикие копытные животные // Там же. № 10. С. 4–6.
- Данилкин А. 1996в. Что имеем — не храним ... // Охотник. № 3. С. 6–7.
- Данилкин А. 1997. О цикличности в динамике численности лося // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 12–16.
- Данилкин А. 1998а. Лось в России: использование ресурсов. Исторический аспект проблемы // Там же. № 4. С. 4–6.
- Данилкин А. 1998б. Лось в России: использование ресурсов. Биологический аспект проблемы // Там же. № 9. С. 8–11.
- Данилкин А.А. 1999. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени. М.: ГЕОС. 552 с.

- Данилкин А. 1999б. Каким путем идти? // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 4–6.
- Данилкин А.А. 2000. Дикие копытные животные востока европейской части России: анализ динамики и состояния популяций // Охотник и рыболлов Поволжья. № 7–8. С. 2–3.
- Данилкин А. 2001. Куда исчез лось? // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 12–15.
- Данилкин А.А. 2002. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные. М.: ГЕОС. 309 с.
- Данилкин А.А. 2003. Сайга: стратегия сохранения популяций (альтернативная точка зрения) // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 4–7. № 9. С. 14–16.
- Данилкин А.А. 2005. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Полорогие. М.: Товарищество научных изданий КМК. 550 с.
- Данилкин А.А. 2006а. Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами). М.: ГЕОС. 366 с.
- Данилкин А. 2006б. Как поделить последнего лося? О федеральной экспертизе лимитов добычи копытных 2005/06 гг. // Охота. № 2. С. 8–12.
- Данилкин А.А. 2007. Охотничья реформа в Республике Беларусь // Охота. № 5. С. 70–73. № 6. С. 60–63.
- Данилкин А.А., Блузга П.П. 1992. Численность // Европейская и сибирская косули: Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука. С. 247–275.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А. 1987. От дискуссий — к действиям // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 6–7.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н. 1993. Хоминг у мигрирующих сибирских косуль // Докл. РАН. Т. 332. № 5. С. 664–666.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н. 1994. К экологии мигрирующей популяции сибирской косули // Экология. № 6. С. 61–69.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н., Семпере А. 1995. Социальная организация, поведение и экологические параметры мигрирующей популяции сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 48–61.
- Данилкин А., Дарман Ю., Фоменко П. 2002. Редкие хищники могут погибнуть от голода // Зов тайги. № 2 (61). С. 12–13.
- Данилкин А., Дуламцэрэн С. 1981а. Косуля в Монголии // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 44–45.
- Данилкин А., Дуламцэрэн С. 1981б. Марал в Монголии // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 28–29.
- Данилкин А.А., Минаев А.Н. 1988. Пространственно-этологическая структура популяции европейской косули (*Capreolus capreolus*) в заповеднике «Лес на Ворскле» // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. М. Ч. 2. С. 509–538.
- Данилкин А., Останин В. 1998. Массовая гибель косули // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 6–8.
- Данилкин А.А., Останин В.А., Стрекаловских В.А. 2000. Демографические параметры популяции сибирской косули в Зауралье и основные факторы, их определяющие // Экология. № 6. С. 432–437.
- Данилов Д.Н. 1947. Размещение и численность лося, косули и кабана в Московской области // Очерки природы Подмосковья. М.: Изд-во МОИП. С. 85–95.

- Данилов Д.Н., Русанов Я.С., Рыковский А.С. и др.* 1966. Основы охотоустройства. М.: Лесн. пром-сть. 331 с.
- Данилов П.И.* 1975. Распространение и численность копытных в Карелии // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 80–82.
- Данилов П.И.* 1981. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 120–135.
- Данилов П.И.* 1986. Популяционная динамика // Биология и использование лося. М.: Наука. С. 87–104.
- Данилов П.* 1989. Почему в Карелии мало лосей // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 12–14.
- Данилов П.И.* 2005. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука. 340 с.
- Данченко В.В.* 1981. Амурский тигр в Уссурийском заповеднике // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток. С. 168–170.
- Дан-чин-ю В.* 1983. Эффект экономический // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 3–4.
- Дарман Ю.А.* 1982а. Анализ смертности косули в Хинганском заповеднике // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 182–183.
- Дарман Ю.А.* 1982б. Крупные хищники в Хинганском заповеднике // Охрана хищных млекопитающих Дальнего Востока. Владивосток. С. 4–7.
- Дарман Ю.А.* 1986а. Биология косули Хинганского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Дарман Ю.А.* 1986б. Волк и копытные в Хинганском заповеднике // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 45–46.
- Дарман Ю.А.* 1989. Копытные Хинганского заповедника // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 52–53.
- Дарман Ю.А.* 1990. Млекопитающие Хинганского заповедника. Благовещенск. 164 с.
- Двойченко Г.Г.* 1955. Пушные и промысловые звери Ставрополя. Ставропольское кн. изд-во. 88 с.
- Дворников М.Г.* 1982. Факторы, определяющие смертность косули Ильменского заповедника // Вопросы охотоведения. Пермь. С. 18–22.
- Дворников М.Г.* 1984. Экология и биогеоценотическая роль копытных в Ильменском государственном заповеднике им. В.И. Ленина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 25 с.
- Дворядкин А.В.* 1975а. Влияние промысла на численность и структуру популяции лосей Нижнего Приамурья // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 83–84.
- Дворядкин А.В.* 1975б. Лось Нижнего Приамурья (экология и хозяйственное использование): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 23 с. (дис. ... Хабаровск, 1974. 157 с.)
- Девшиев Р.А.* Проблемы регуляции численности лося у южной границы его ареала (на примере Саратовской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 1970. 27 с.
- Девшиев Р.А.* 1980. Оптимизация численности лосей в регионе с нарушенной оптимальной структурой популяций // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 238–239.
- Деев П.* 1911. Естественноисторическое, географическое и хозяйственно-экологическое описание лесных дач Устькаменогорского, Бухтарминского лесничеств

- Семипалатинской области // Из Казенных лесов Акмолинской и Семипалатинской областей. Омск. Вып. 1. С. 1–23.
- Дежкин В.В.* 1977. Охота и охрана природы. М.: Физ-ра и спорт. 104 с.
- Дежкин В.В.* 1980. Дикие копытные в Европе (численность и добыча) // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 26–27.
- Дежкин В.В.* 1983. Охота и охотничье хозяйство мира. М.: Лесн. пром-сть. 358 с.
- Дежкин В.В.* 1985. Управление популяциями диких копытных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М. Т. 13. С. 66–137.
- Дежкин В.* 1988. Дикие копытные в Европе // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 41–43.
- Дежкин В.В.* 1989. Дикие копытные в Европе (численность и добыча) // Управление популяциями диких копытных животных. Киров. С. 35–47.
- Дежкин В.В.* 1997а. Кризис охотничьего хозяйства России // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 350–352.
- Дежкин В.* 1997б. Кризис охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 1.
- Дежкин В., Кондратьева Л., Менькова Н.* 1975. Заготовки диких копытных в РСФСР // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 3–6.
- Дежкин В.В., Менькова Н.В.* 1981. Сравнительные аспекты использования ресурсов диких и сельскохозяйственных копытных животных // Экономика, организация и использование ресурсов охотничьего хозяйства РСФСР. М. С. 7–40.
- Дементьев Г.П.* 1933. Волк. М.-Л.: Внешторгиздат. 52 с.
- Дементьев Г.П.* 1935. Дзерен, джейран, сайга. М.-Л.: КОИЗ. 44 с.
- Демеуов Д.* 1971. Сайгаки Казахстана и их хозяйственное использование: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Алма-Ата. 20 с.
- Демеуов Д.* 1972. Отношение к сайгакам до Октябрьской революции // Биология и география. Алма-Ата. Вып. 7. С. 104–110.
- Демьянова О.М., Любаев В.Л.* 1986. Проблемы и перспективы охраны сайгака в Калмыкии // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 145–146.
- Джиган Ж., Дикян Л.* 1998. Антилопы Китая // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 458–461.
- Динесман Л.Г.* 1959. Вредная деятельность копытных в лесхозах СССР // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 5–24.
- Динесман Л.Г.* 1961. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Изд-во АН СССР. 165 с.
- Динесман Л.Г.* 1982. Изменение численности копытных в степях европейской части СССР в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 2. С. 3–14.
- Динник Н.Я.* 1910. Звери Кавказа. Ч. 1. Китообразные и копытные. Тифлис. 248 с. (Зап. Кавказского отд. Имп. Рус. геогр. о-ва. Кн. 27. Вып. 1).
- Дицевич Б.Н.* 1980. О взаимоотношениях лося и крупных хищников на севере Читинской области // Воспроизводство и организация использования промысловых зверей и птиц в Сибири и на Дальнем Востоке. Иркутск. С. 46–48.
- Дицевич Б.Н.* 1981. Характеристика зарастающих водоемов и специфика летнего питания лося в Забайкалье // Биология, охрана и хозяйственное использование зверей и птиц в Восточной Сибири. Иркутск. С. 12–19.
- Дицевич Б.Н., Жаров О.В.* 2003. Особенности динамики численности и оценка состояния ресурсов кабарги (*Moschus moschiferus*) в Иркутской области // Состоя-

- ние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 32–45.
- Дицевич Б.Н., Жаров О.В., Дицевич Я.Б., Яковлев Ю.В., Яковлев М.Ю., Кузнецов А.Г.* 2003. Особенности распространения кабарги в присаянских районах Иркутской области и освоение ресурсов вида в Прибайкалье // Там же. Вып. 1. С. 59–68.
- Дицевич Я.Б., Дицевич Б.Н.* 2003. Правовые основы охраны, рационального использования ресурсов кабарги и особенности распространения вида // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 22–31.
- Домнич В.И.* 1982. Особенности зимнего питания лося на северо-востоке Сибири // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 188–189.
- Домнич В.И.* 1983. Поведение и питание лосей на озерах правобережья Колымы в летний период // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 6. С. 50–61.
- Донауров С.С., Теплов В.П.* 1938. Кабан в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. заповедника. Вып. 1. С. 191–226.
- Донской Р.И.* 2007. Дикий северный олень: проблемы хозяйственного использования // XII междунар. науч. конф. по арктическим копытным. Якутск. Ч. 2. С. 41–43.
- Дормидонтов Р.В.* 1969а. Сколько пятнистых оленей в СССР // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 18–19.
- Дормидонтов Р.В.* 1969б. Опыт и результаты интродукции кабанов в Завидовском заповедно-охотничьем хозяйстве в период 1935–1961 гг. // Тр. Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства. М.: Воениздат. Вып. 1. С. 209–250.
- Дормидонтов Р.В.* 1977. Пятнистый олень // Копытные звери. М.: Лесн. пром-сть. С. 10–28.
- Дорофеев Ю.П., Кривошеев С.И., Шутов В.В., Шибанов В.В.* 1990. Численность копытных животных Алтайского экспериментального хозяйства СО АН СССР // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука. С. 245–247.
- Дорст Ж.* 1968. До того как умрет природа. М.: Прогресс. 145 с.
- Дремов И.* 1963. В защиту сайгаков // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 15–17.
- Друри И.В.* 1949. Дикий северный олень советской Арктики и Субарктики // Тр. Арктического НИИ. Т. 200. С. 1–80.
- Дулькейт Г.Д.* 1963. Значение рыси и россомахи как хищников в природном комплексе алтайской тайги // Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М.: Изд-во МОИП. С. 147–152.
- Дулькейт Г.Д.* 1964. Охотничья фауна, вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий Алтайско-Саянской горной тайги // Тр. гос. заповедника «Столбы». Вып. 4. 352 с.
- Дунин В.Ф.* 1980. Питание лося в лесах Белорусского Поозерья // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 143–144.
- Дунин В.Ф.* 1989. Суточный рацион и некоторые особенности питания лосей в зимний период // Экология. № 3. С. 72–76.
- Дунин В.Ф., Козлю П.Г.* 1992. Лось в Беларуси. Минск: Навука и тэхніка. 208 с.

- Дунин В.Ф., Парейко О.А., Одинцова Т.М. 1998. Оценка изменения состояния диких копытных в Полесском радиационно-экологическом заповеднике // 10 лет Полесскому гос. радиационно-экологическому заповеднику. Минск. С. 123–135.
- Дунищенко Ю.М. 1975. Возрастная и половая структура популяции изюбра на западных склонах Сихотэ-Алиня // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 90–91.
- Дунищенко Ю.М. 1980. Закономерности распространения изюбра и принципы классификации его угодий // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 144–146.
- Дунищенко Ю.М. 1983. Дикий северный олень Хабаровского края // Дикий северный олень. М. С. 131–138.
- Дунищенко Ю.М. 1985. К вопросу охраны тигра в Хабаровском крае // Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР. М.: Наука. С. 62–65.
- Дунищенко Ю.М., Долинин В.В., Голубь А.М. 2007. Методика и результаты учета зверей, погибших в Хабаровском крае весной 2006 года // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 126–127.
- Дуров В.В. 1973. Размещение, миграции и численность кабана в Краснодарском крае // Вопр. экологии позвоночных животных. Краснодар. С. 99–136.
- Дуров В.В. 1974. Волки и копытные в Кавказском заповеднике // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 12–13.
- Дуров В.В. 1980а. Репродуктивность и плотность популяции кабана Западного Кавказа // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 148–150.
- Дуров В.В. 1980б. Объем изъятия и возрастная структура популяции кабана на Западном Кавказе // Там же. С. 239–241.
- Дуров В.В. 1990а. Структура популяций лесных видов копытных и проблемы их сохранения в Кавказском заповеднике // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Новгород. Ч. 3. С. 219–222.
- Дуров В.В. 1990б. Направления териологического мониторинга в заповеднике в условиях загрязнения биотопов млекопитающих // Там же. Ч. 3. С. 222–225.
- Дуров В.В., Александров В.Н. 1968. Размеры и вес кабанов в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. заповедника. Вып. 10. С. 294–301.
- Дымин В.А. 1975. Воздействие хищников на диких копытных Верхнего Приамурья // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 194–195.
- Дымин В.А., Юдаков А.Г. 1967. Воздействие рыси на промысловую фауну Верхнего Приамурья // Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск. С. 164–166.
- Дьяков Ю.В., Дьякова Г.А., Комов Н.М. 1986. Современное состояние популяции кабана в Воронежском биосферном заповеднике // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М. Ч. 2. С. 71–73.
- Евтихов С.А., Потелов В.А., Коленкин В.Д. 1980. Статистика добычи и распределение лося в Архангельской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 152–153.
- Евтушевский Н.Н. 1975. Состояние среднеприднепровской популяции кабана // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 93–94.
- Егерь В.Н. 1995. Биоэнергетика марала. Новосибирск. 148 с.
- Егоров А.Н. 1992. Опыт борьбы с болезнями диких животных и профилактика эпизоотий на охраняемой территории // Болезни и паразиты диких животных. М. С. 50–56.

- Егоров О.В.* 1965. Дикие копытные Якутии. М.: Наука. 259 с.
- Егоров О.В., Попов М.В.* 1975. Ресурсы диких северных оленей в Якутии // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 146–159.
- Елисеева В.И.* 1977. Численность и значение лося в Центрально-Черноземном заповеднике // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат. С. 30–36.
- Ельский Г.М., Шишкин А.С.* 1979. Взаимоотношения хищных и растительноядных млекопитающих в местах зимних концентраций в Приангарье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 265–266.
- Ермолова Н.М.* 1978. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск: Наука. 222 с.
- Есинов А.В.* 1991. К экологии кабана Западного Тянь-Шаня // Экология, охрана и акклиматизация млекопитающих в Узбекистане. Ташкент: Изд-во ФАН. С. 73–76.
- Есинов А.В., Быкова Е.А., Ефимов А.Ю., Головцов Д.Е.* 2007. Состояние устьуртской популяции сайгака в Узбекистане по результатам зимних экспедиций 2004–2006 гг. // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 148.
- Ешелкин И.И.* 1973. Распространение дзерена в Горном Алтае // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М.: Наука. С. 118–119.
- Жаворонков Н.М., Зуев Е.Я.* 1976. Охрана охотничьих животных в СССР. М.: Лесн. пром-сть. 152 с.
- Жаргалов Д.* 1996. Облавные охоты до и после Чингизхана. Иркутск: Имя. 176 с.
- Жарков И.В.* 1957. Суровая зима 1955–1956 гг. и ее влияние на оленей Воронежского заповедника // Тр. Воронежского заповедника. Вып. 7. С. 167–170.
- Желтухин А.С.* 1979. Зимнее питание и охотничье поведение рыси в Центрально-Лесном заповеднике // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 266–267.
- Жемчужников Н.* 1926. Сайга и ее значение в охотхозяйстве // Охотник. № 12. С. 10–11.
- Животченко В.И.* 1976. Амурский тигр // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 16–19.
- Животченко В.И.* 1979. О величине годовой добычи копытных тиграми одной семейной группы // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 246–247.
- Животченко В.И.* 1981. О питании амурского тигра // Хищные млекопитающие. М. С. 64–75.
- Жигальский О.А.* 2002. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
- Жирнов Л.В.* 1961. Количественный учет сайгаков в Западном Прикаспии // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М. С. 29–31.
- Жирнов Л.В.* 1962. Опыт применения массового мечения при изучении размещения и кочевок сайгаков в Западном Прикаспии (предварительное сообщение) // Миграции животных. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 3. С. 40–61.
- Жирнов Л.В.* 1963. Учеты сайгаков с самолета и ресурсы этой дичи в Западном Прикаспии // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во Акад. наук СССР. С. 92–98.

- Жирнов Л.В.* 1977. Сайгак // Копытные звери. М.: Лесн. пром-сть. С. 79–118.
- Жирнов Л.В.* 1982. Возвращенные к жизни (экология, охрана и использование сайгаков). М.: Лесн. пром-сть. 224 с.
- Жирнов Л.В.* 1998а. Этологическая структура и социальная организация // Сайгак. М. С. 144–155.
- Жирнов Л.В.* 1998б. Антропоические факторы и их роль в регуляции численности популяций // Там же. С. 252–263.
- Жирнов Л.В., Бекенов А.Б., Грачев Ю.А.* 1998. Ареал и его изменение в XVI–XIX вв. Численность сайгаков в прошлые века (XVI–XIX). Абиотические, или погодноклиматические факторы // Там же. С. 57–60, 216–219, 233–241.
- Жирнов Л.В., Бекенов А.Б., Грачев Ю.А., Проняев А.В.* 1998. Размножение // Там же. С. 156–180.
- Жирнов Л., Калецкий А.* 1976. В защиту сайгаков // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 1–2.
- Жирнов Л.В., Лебедев-Нечаев В.П., Фандеев А.А.* 1965. Состояние популяции сайгаков и перспективы промысла в Западном Прикаспии // Охотничье-промысловые звери. М.: Россельхозиздат. Вып. 1. С. 40–56.
- Жирнов Л.В., Лопырев Б.Н., Хахин Г.В.* 1977. Проблемы освоения и охраны ресурсов сайгаков на современном этапе // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат. С. 46–59.
- Жирнов Л.В., Максимук А.В.* 1994. Стратегия охраны сайгаков! // Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 15–17.
- Жирнов Л.В., Максимук А.В.* 1998а. Северо-Западный Прикаспий // Сайгак. М. С. 80–105, 219–225.
- Жирнов Л.В., Максимук А.В.* 1998б. Использование рогов сайгака в китайской медицине. Система управления и рационального использования ресурсов сайгаков // Там же. С. 267–271, 274–280.
- Жирнов Л.В., Максимук А.В., Бекенов А.Б., Грачев Ю.А.* 1998в. Размеры заготовок и продукция сайгачьего промысла // Там же. С. 264–267.
- Жирнов Л.В., Метельский А.П.* 1965. О численности и промысле лосей в Московской области // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 240–258.
- Жирнов Л.В., Хахин Г.В., Проняев А.В.* 1976. О поведении сайгаков на переправах через водные преграды и водопоях // Групповое поведение животных. М.: Наука. С. 116–118.
- Жиряков В.А.* 1979. Влияние крупных хищников на популяции диких млекопитающих в Алма-Атинском заповеднике // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 37–39.
- Жиряков В.А.* 1980. К экологии косули в Заилийском Алатау // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 155–156.
- Жиряков В.А.* 1986. О взаимоотношениях хищных и копытных млекопитающих в Алма-Атинском заповеднике (Северный Тянь-Шань) // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 211–212.
- Жиряков В.А.* 1990. Роль волка в биоценозах Алма-Атинского заповедника (Северный Тянь-Шань) // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т. 2. С. 278–279.

- Жиряков В.А., Джансынаев А.Д.* 1986. Снежный барс в Алма-Атинском заповеднике // Редкие животные Казахстана: Материалы по 2-му изд. Красной книги КазССР. Алма-Ата. С. 51–54.
- Житенко П.* 1974. Мясо сайгака // Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 20–21.
- Житенко П.В.* 1986. Рациональное использование продуктов сайгачьего промысла // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 147–148.
- Заблоцкая Л.В.* 1964. Опыт регулирования численности лося в Приокско-Террасном заповеднике и на окружающей его территории // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 1. С. 156–173.
- Заблоцкая Л.В.* 1967. Причины гибели лосей в различных географических районах // Там же. Сб. 3. С. 105–129.
- Заблоцкая Л.В., Заблоцкая М.М.* 1990. Антропогенное влияние на состояние популяции лося в южной тайге // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 105.
- Заблоцкая Л.В., Петров В.Г.* 1965. К вопросу о сезонности паразитирования клещей на лосях // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 231–233.
- Забродин В.А.* 1975. Материалы о некоторых болезнях диких северных оленей таймырской популяции // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 121–128.
- Забродин В.А.* 1979. Хозяйственное освоение и охрана диких северных оленей тундровых популяций // Проблемы охраны и хозяйственного использования ресурсов диких животных Енисейского Севера. Науч. тр. НИИСХ Крайнего Севера. Т. 26. С. 5–10.
- Забродин В.А., Забродина Е.Ф.* 1976. Некоторые данные по бруцеллезу диких северных оленей // Дикий северный олень. Бюл. науч.-техн. информ. НИИСХ Крайнего Севера. Вып. 12–13. С. 9–10.
- Забродин В.А., Павлов Б.М.* 1983. Состояние и пути рационального использования таймырской популяции диких северных оленей // Дикий северный олень. М. С. 60–75.
- Завацкий Б.П.* 1975. Влияние бурого медведя на популяцию лося в енисейской тайге // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 195–197.
- Завацкий Б.П.* 1986а. К экологии волка (*Canis lupus* L.) Западного Саяна // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 118–125.
- Завацкий Б.П.* 1986б. Роль волка в биоценозах Саяно-Шушенского заповедника // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 35–54.
- Завацкий Б.П.* 1986в. Избирательность зимних охот волков на Западном Саяне // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 212–213.
- Завацкий Б.П.* 1987. Кабан как новый вид Западного Саяна // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М. С. 66–68.
- Завацкий Б.П.* 1989. Кабан в Саяно-Шушенском заповеднике // Экологические исследования в заповедниках Южной Сибири. М. С. 34–39.
- Завацкий Б.П.* 1990. Взаимоотношения волка с другими крупными хищниками Западного Саяна // Вопросы охотоведения Сибири. Красноярск. С. 74–83.
- Завацкий Б.П.* 1992. К экологии марала Западного Саяна (по материалам Саяно-Шушенского заповедника) // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та. С. 45–50.
- Завьялова Л.Ф.* 1997. Тема: Биоценотическая роль кабана в Дарвинском заповеднике и его значение в соседних сельхозугодьях. 1992, 1993 гг. // Научные исследова-

- ния в заповедниках и национальных парках России (Федеральный отчет за 1992–1993 г.). М. С. 99–101.
- Загородских Е.Е., Реймерс Н.Ф.* 1975. Дикий северный олень Сахалина // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 223–228.
- Заикин С.А., Жирнов Л.В.* 1989. Прогнозирование динамики калмыцкой популяции сайгаков на основе математической модели // Экология. № 3. С. 45–52.
- Заикин С.М., Воронин А.А.* Анализ промысловых выборок из популяции лося в Калужской области // Животный мир лесной зоны европейской части СССР, его охрана и использование. Калинин. С. 80–85.
- Зайцев В.А.* 1994. Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 3. С. 3–14.
- Зайцев В.А.* 2000. Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных *Artiodactyla* // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 397–411.
- Зайцев В.А.* 2006а. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. 120 с.
- Зайцев В.А.* 2006б. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России. (Виды фауны, численность и ее изменения). М.: Т-во научных изданий КМК. 513 с.
- Закариев А.Я.* 1980. Дикие парнокопытные Северного Кавказа как носители паразитических червей // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 159–160.
- Зарипов Р.З., Шафигуллин Р.И.* 1978. Промысел лосей в зависимости от состояния популяции и кормовой емкости угодий // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 52–54.
- Заумysłова О.Ю.* 2000. Многолетняя динамика численности копытных в Сихотэ-Алинском заповеднике по данным зимних маршрутных учетов // Анализ многолетних рядов наблюдений за природными компонентами в заповедниках Дальнего Востока. Владивосток: Наука. С. 70–79.
- Заумysłова О.Ю.* 2008. Динамика популяции лося в Сихотэ-Алинском заповеднике // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 150–154.
- Звегинцова Н.С., Треус М.Ю.* 1986. Зараженность сайгаков гельминтами в условиях полувольного содержания в Аскании-Нова // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 148–149.
- Зверев С.* 2001. Сайга – антилопа российских степей // Сафари. № 3. С. 36–37.
- Зейда Я., Данилкин А.А.* 1992. Среда обитания // Европейская и сибирская козули: Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука. С. 86–100.
- Зеньков А.В., Пенькевич В.А., Пенькевич А.А.* 1979. Некоторые вопросы эпизоотологии метастронгилеза диких кабанов // Заповедники Белоруссии. Вып. 3. С. 76–80.
- Зиновьев Л.И.* 1971. Влияние выборочного отстрела на популяцию лося Караканского бора // Пути повышения эффективности охотничьего хозяйства. Иркутск. Ч. 1. С. 91–93.
- Зинченко Е.И., Черногаев Е.А.* 1989. Численность копытных в равнинной части Чарджоуской области ТССР // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 53–54.

- Злобин Б. 1969. Кабан в Прибалхашье // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 22–23.
- Зобов А.И. 1997. Волк и пятнистый олень в Хоперском заповеднике // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 103–104.
- Золн П.М. 2007. Динамика численности диких животных в России в связи с динамикой солнечной активности (период 1990–2000 гг.) // М.: «Академия тринитаризма». Эл. № 77–6567, публ. 14451. 38 с.
- Зуев Е.Я. 1980. Антропогенное воздействие на сайгаков Калмыкии // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 241–242.
- Зуев Е.Я. 1982. Ущерб, наносимый браконьерами в Приамурье // Проблемы охраны фауны. М. Ч. 1. С. 105–107.
- Зуев Е.Я. 1986. Проблемы охраны сайгаков Калмыкии // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 150.
- Зуев Е.Я., Хахин Г.В. 1978. В защиту сайгаков Калмыкии // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 16–17.
- Зуев Е., Хахин Г. 1982а. Сайгаки: проблемы остаются // Там же. № 3. С. 12–14.
- Зуев Е.Я., Хахин Г.В. 1982б. Пути повышения продуктивности поголовья сайгаков в Калмыцкой АССР // Повышение продуктивности охотничьих угодий. М. С. 49–62.
- Зыкова Л.Ю. 1964. Движение численности и некоторые сведения по экологии лося в Окском заповеднике // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 1. С. 127–142.
- Зырянов А.Н. 1975. Дикие копытные животные заповедника «Столбы» и прилежащих районов // Вопросы экологии. Красноярск. С. 224–338. (Тр. гос. заповедника «Столбы». Вып. 10.)
- Зырянов А.Н. 1977. Итоги изучения копытных животных в заповеднике «Столбы» // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат. С. 24–30.
- Зырянов А.Н. 1978. Влияние охоты на популяции марала в Саянах // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 54–57.
- Зырянов А.Н. 1980а. Летний авиаучет диких копытных в Саянах // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 15–16.
- Зырянов А.Н. 1980б. Размещение и численность лося и северного оленя в енисейской тайге // Там же. С. 16–18.
- Зырянов А.Н. 1989. Копытные и хищные в подзонах сибирской тайги // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 55–57.
- Зырянов А.Н. 1992. Марал в Красноярском крае // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та. С. 105–118.
- Зырянов А.Н. 2008. Лось (*Alces alces* L.) Среднего Енисея // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 155–158.
- Зырянов А.Н., Рожков И.В. 1988. К размещению и экологии дикого северного оленя в Центральном Саяне // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск. С. 87–91.
- Зырянов В.А. 1979. Влияние хищных млекопитающих на популяцию диких северных оленей на Таймыре // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 40–41.

- Зырянов В.А., Винокуров Ю.И. 1990. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика новорожденных диких и домашних северных оленей Таймыра // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР. Новосибирск. С. 74–84.
- Иваненко В.Е. 2008. История развития животноводства в годы коллективизации и упрочения колхозного строя в Зауралье. Тюмень. 312 с.
- Иваненко И.Д. 1956. Постнатальное развитие кабана в связи с условиями внешней среды. Сталинабад. 233 с.
- Иванова В.А. 1990. Лось Южного Забайкалья в условиях режима заповедника // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т. 3. С. 92–93.
- Иванова Г.И. 1975а. Размещение и численность кабана в Московской области // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 307–314.
- Иванова Г.И. Особенности размножения кабанов Подмоскovie // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975б. С. 95–96.
- Иванова Г.И. 1976. Распространение и численность кабана в РСФСР // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 71–82.
- Иванова Г. 1977. Строго регулировать численность // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 10–12.
- Иванова Г.И. 1978. К вопросу о рациональном использовании кабана в РСФСР // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. М. С. 180–184.
- Иванова Г.И. 1980а. Динамика численности кабана в европейской части РСФСР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 161–162.
- Иванова Г.И. 1980б. Состояние промысла кабана в европейской части РСФСР // Там же. С. 242–243.
- Иванова Г.И. 1982. Размещение кабана (*Sus scrofa* L.) в европейской части РСФСР // Промысловые звери РСФСР (пространственные и временные изменения населения). М. С. 9–32.
- Иванова Г. 1983. Нормы добычи кабана // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 10–11.
- Иванова Г.И. 1985. Эколого-биологические предпосылки рационального использования популяции кабана в европейской части РСФСР // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 133–147.
- Иванова Г.И. 1986. Влияние особенностей размножения кабана на прирост // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 230.
- Иванова Г.И., Овсякова Н.И. 1976. Кабан // Охота на копытных (биологические основы промысла). М.: Лесн. пром-сть. С. 103–161.
- Иванова Г.И., Рыковский А.С. 1968. Хозяйство на кабана в Подмоскovie // Передовой опыт в охотничьем хозяйстве. Вып. 1. С. 61–65.
- Ивантер Э.В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. М.: Наука 234 с.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А. 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. Т. 79 № 8. С. 976–989.
- Ильина Г.И. 1956. Экологические особенности пятнистого оленя и перспективы его акклиматизации в европейской части СССР // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. Т. 61. Вып. 4–5. С. 3–90.

- Ипполитов М.Д.* 1983. Размещение, численность и зимнее питание волка в бассейне р. Голоустной // Биология и хозяйственное использование промысловых зверей и птиц Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. С. 3–7.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н.* 2005. Динамика лесных ресурсов и прогнозирование изменений лесного фонда // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 47–60.
- Исаев Е.М.* 1959. О состоянии поголовья диких копытных животных на территории РСФСР // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 54–57.
- Исаев В.А., Иванова Т.Е.* 1979. К вопросу изучения распространения трихинеллеза среди диких животных в лесах Калининской и Московской областей // Тр. Завидовского заповедника. М.: Воениздат. Вып. 4. С.158–165.
- Исмагилов М.И.* 1970. Распространение и динамика численности копытных на острове Барса-Кельмес // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С. 75–77.
- Ишадов Н.* 1975. Миграция и зимовка сайгака в Туркмении // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 96–98.
- Ишадов Н.* 1999. Сайгак, или сайга *Saiga tatarica* Linnaeus, 1758 // Красная книга Туркменистана. Беспозвоночные и позвоночные животные. Ашхабад. Т. 1. С. 336.
- Ишунин Г.И.* 1980. Дикие копытные Узбекистана // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 91–93.
- Казачков Б., Даликов Р.* 1983. Кабан в Ростовской области // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 22–23.
- Казневский П.Ф.* 1959. Взаимоотношения леса и настоящих оленей в заповедниках СССР // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 25–31.
- Казневский П.Ф.* 1963. Европейский олень в Воронежском заповеднике за 40 лет (динамика численности поголовья и допустимая плотность населения) // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 6. С. 926–931.
- Казневский П.Ф.* 1971. Пятнистый олень в Хоперском заповеднике // Тр. Хоперского гос. заповедника. Вып. 6. С. 209–226.
- Казневский П.Ф.* 1977. Дикие копытные животные Хоперского заповедника и проблемы управления их популяциями // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат. С. 36–42.
- Калабухов Н.И.* 1935. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов // Зоол. журн. Т. 14. Вып. 2. С. 209–242.
- Калецкая М.Л.* 1959. Повреждения лосем сосновых молодняков в Дарвинском заповеднике // Сообщ. Ин-та леса. Вып. 13. С. 63–69.
- Калецкая М.Л.* 1961. Экология и хозяйственное значение лося на побережьях Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып. 7. С. 175–246.
- Калецкий А.А.* 1965. Растительные корма лосят в летне-осенний период // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 113–135.
- Калецкий А.А.* 1967. Корма лосей в зимний период и общегодовой объем потребления кормов // Там же. Сб. 3. С. 221–237.
- Калецкий А.А.* 1968. Состав кормов и количественная характеристика питания лосей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Калецкий А.А.* 1978. Лось // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. промышленность. С. 87–129.

- Калниньш А.И.* 1950. Охота и охотничье хозяйство в Латвийской ССР. Рига: Латгосиздат. 540 с.
- Камбалин В.* 1981. Промхозы Приамурья // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 4–6.
- Канаков Е.С.* 1980. Рациональные способы промысла лося // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 244.
- Канаков Е.* 1981а. Экономические основы охоты на лося // Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 16–17.
- Канаков Е.С.* 1981б. Особенности питания лося // Повышение продуктивности зверовод. и охотн.-промысловой фауны. М. С. 21–28.
- Канаков Е.С.* 1983. Лось нечерноземной зоны РСФСР (экология и хозяйственное значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Канаков Е.С.* 1985. Биологические основы рационального использования ресурсов лося // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 14–27.
- Канишина Ж.А., Шибанов В.В.* 1980. Влияние антропогенных факторов на популяции марала и изюбря и их хозяйственное использование в Сибири // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 18–21.
- Капранов Л.Г.* 1948. Тигр, изюбрь, лось. М.: Изд-во МОИП. 125 с.
- Каракулько Н.Р., Иванов М.А., Семихатова С.Н.* 1989. Антропогенное влияние на лося в Саратовской области // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 128–130.
- Карасев Н.Ф.* 1974. Метастронгилез кабанов Березинского заповедника // Березинский заповедник. Вып. 3. С. 55–59.
- Карасев Н.Ф., Литвинов В.Ф.* 1974. Эпизоотология трихинеллеза животных Березинского заповедника // Там же. Вып. 3. С. 62–65.
- Карелов А.М., Драган А.В.* 1983. Сравнительная оценка эффективности домашнего и дикого оленеводства Енисейского Севера // Дикий северный олень. М. С. 16–29.
- Карпенко А.В.* 1977. Биоэкологическое обоснование системы мероприятий защиты леса от вредного влияния косули в лесах левобережной лесостепи УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков. 21 с.
- Карцов Г.П.* 1903. Беловежская пуца. Ее исторический очерк, современное охотничье хозяйство и высочайшие охоты в Пуще. СПб. 414 с.
- Капитальян А.П., Медведев И.Г.* 1999. Динамика численности копытных в Березинском биосферном заповеднике в 1966–1998 годах и факторы, ее определяющие // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Минск. С. 52–54.
- Квакин В.И.* 1997. Современное состояние, проблемы охраны и дальнейшего использования копытных животных в охотхозяйствах Белорусского общества охотников и рыболовов // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 106–108.
- Кельбешев Б.К., Зырянов А.Н.* 2003. Пространственная структура популяции кабарги алтае-саянского участка ареала в пределах Красноярского края // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 84–93.
- Керечун С.Ф.* 1975. Влияние хищников на карпатскую популяцию копытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 197–198.

- Керечун С.Ф. 1979. Влияние хищников на поголовье копытных в зоне Карпат // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 43–44.
- Кестер Б.В., Шостак С.В. 1968. Прошлое и настоящее Беловежской пуши. М.: Лесн. пром-сть. 68 с.
- Кийли Я. 1982. Роль разных возрастных групп лося в формировании продуктивности популяции // Изв. АН Эст. ССР. Биология. Т. 31. № 4. С. 266–270.
- Кийли Я. 1985. Анализ факторов динамики численности косули // Там же. Т. 34. № 3. С. 216–225.
- Ким М.А. 1967. Хозяйство на лося в Сосновском государственном лесохозяйственном хозяйстве // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Вып. 3. С. 153–176.
- Кириков С.В. 1952а. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР. 412 с.
- Кириков С.В. 1952б. Исторические изменения животного мира нашей страны в XIII–XIX веках // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6. С. 31–48.
- Кириков С.В. 1953. Исторические изменения животного мира нашей страны в XIII–XIX веках. Сообщение 2-е // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 4. С. 15–27.
- Кириков С.В. 1955. Исторические изменения животного мира нашей страны в XIII–XIX веках. Сообщение 3. // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 1. С. 32–40.
- Кириков С.В. 1959. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.); степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР. 175 с.
- Кириков С.В. 1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Лесная зона и лесотундра. М.: Изд-во АН СССР. 157 с.
- Кириков С.В. 1963. Исторические акты как основные источники для оценки запасов и определения ареала охотничье-промысловых зверей и птиц в XVI–XIII – начале XIX вв. // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во АН СССР. С. 52–63.
- Кириков С.В. 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 348 с.
- Кириков С.В. 1976. Звери и птицы северного степного Причерноморья и их среда обитания в XVIII и первой трети XIX в. // История биогеноценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 193–207.
- Кириков С.В. 1979. Распространение зубра на территории Советского Союза в XI–XX вв. // Зубр. М.: Наука. С. 476–487.
- Кириков С.В. 1983. Человек и природа степной зоны. Конец X – середина XIX в. (европейская часть СССР). М.: Наука. 128 с.
- Кириков С.В., Исаков Ю.А. 1959. Запасы наземных промысловых животных; динамика промысла и перспективы использования. Л. 50 с.
- Кирилов Н. 1902. Охотничье хозяйство в Забайкальской области // Природа и охота. Янв. С. 32–40.
- Кирилук В.Е. 2000. Дзерен *Procapra gutturosa* (Pallas, 1777) // Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Животные. Чита. С. 29–30.
- Кирилук В.Е. 2001а. Современные миграции дзерена (*Procapra gutturosa*) в Забайкалье // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 288. С. 136–153.
- Кирилук В.Е. 2001б. Дзерен возвращается в Забайкалье // Степной бюл. № 10. С. 24–27.

- Кирилюк В.Е.* 2002. 100 вопросов о дзереене. Чита. 34 с.
- Кирилюк В., Луцкекина А.* 2001. Новогодние гости в России // Охрана дикой природы. № 4. С. 4–8.
- Кирис И.Д.* 1973. Белка. Киров: Волго-Вятск. кн. изд-во. 447 с.
- Кирюхин С.Т.* 1990. Оптимизация охоты на лося в спортивных охотничьих хозяйствах в лесах Верхнего Приобья (на примере Караканского охотхозяйства Новосибирской области) // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т. 3. С. 96–97.
- Кирюхин С.Т.* 1990. К использованию запасов лося в Караканском охотничьем хозяйстве // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука. С. 189–191.
- Киселев А.А.* 1974. Косуля и рысь в Свердловской области // Охота и охотничье хозяйство. № 12. С. 16–17.
- Киселев А.А.* 1976. Распространение и численность косули на Среднем Урале // Охотоведение (использование и охрана лесных копытных). М.: Лесн. пром-сть. С. 63–70.
- Киселев А.А.* 1979. Косуля на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 23 с.
- Киселев А.* 1986. Кабан на Среднем Урале // Охота и охотничье хозяйство. № 11. С. 12–13.
- Киселев А.А.* 1992. Косуля Среднего и Южного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург. С. 150–164.
- Киселев А.* 2000. Волк и дикие копытные // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 16–17.
- Киселев В.Е., Каплин В.В.* 1987. Кабан – новый вид в таежных биоценозах // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М., Наука. С. 3–11.
- Киселев Н.П.* 1975. Факторы, влияющие на численность кабанов в дельте Волги // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 103–104.
- Киселев Н.* 1976. Судьба кабана в дельте Волги // Степные просторы. № 4. С. 47–48.
- Киселева Е.Г., Приклонский С.Г., Теплов В.П.* 1965. Материалы по размещению запасов лося, его плодовитости и соотношению полов // Тр. Окского гос. заповедника. Вып. 6. С. 305–329.
- Клавдеев С.В.* 2003а. Сравнительная характеристика местообитаний кабарги Восточного Саяна, Прибайкалья и Станового нагорья // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 94–100.
- Клавдеев С.В.* 2003б. Рациональное использование ресурсов кабарги // Там же. Вып. 1. С. 101–115.
- Кнорре Е.П.* 1959а. Экология лося // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 7. С. 5–122.
- Кнорре Е.П.* 1959б. Сезонные особенности в кормовом режиме лосей печорской тайги // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 70–73.
- Кнорре Е.П., Кнорре Е.К.* 1959. Материалы по изучению некоторых физиологических особенностей лося // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 7. С. 133–167.
- Ковалев А.А., Кармаев В.Н.* 1997. Гибель копытных животных в Ставропольском районе Самарской области в 1968–1996 гг. // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 116–117.

- Ковалев А.К., Ковалева И.Н., Голдырев Ф.Н. 1975. К взаимозависимости численности кабана и волка в Таджикистане // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 199.
- Ковалева Ж.В., Антонец Н.В. 1995. Роющая деятельность кабана и ее влияние на лесовозобновление в Хоперском заповеднике // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та. С. 73–74.
- Кожечкин В.В., Зырянов А.Н., Кельберг Г.В. 1990. Зимовки и смертность марала // Вопросы охотоведения Сибири. Красноярск. С. 148–156.
- Кожечкин В.В., Шишкин А.С., Туманов И.Л. 2005. Приемы охоты росомахи (*Gulo gulo* L.) на крупных копытных в лесной зоне Красноярского края // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 2. С. 11–19.
- Кожичев Р. 2002. Сибирская косуля в Иркутской области: что делать? // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 4–5.
- Кожухов М.В. 1965. Гигиена лосеводства // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 162–218.
- Кожухов М.В. 1989. О репродуктивном потенциале лося (*Alces alces*) в условиях одомашнивания // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 5. С. 150–153.
- Кожухов М.В. 1990. Репродуктивный потенциал лося в условиях одомашнивания // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 173.
- Козло П.Г. 1970. Факторы, определяющие динамику численности кабана (*Sus scrofa*) в Беловежской пушце // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 3. С. 422–430.
- Козло П.Г. 1975. Дикий кабан. Минск: Ураджай. 223 с.
- Козло П.Г. 1983а. Эколого-морфологический анализ популяции лося. Минск: Наука и техника. 215 с.
- Козло П.Г. 1983б. Морфометрическая характеристика благородного оленя Беловежской пушцы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 6. С. 21–30.
- Козло П.Г. 1999. Направленность динамики численности охотничьих макромаммаллий в Беларуси // Биологические ритмы. Брест. С. 101–103.
- Козло П.Г. 2001. Морфофизиологические адаптации и структурно-функциональный анализ динамики популяций парнокопытных (Artiodactyla), проблемы их охраны и рационального использования в Беларуси: Дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. Минск. 68 с.
- Козло П.Г. 2007. Анализ состояния копытных животных и программные мероприятия по развитию охотничьего хозяйства в Беларуси // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 209.
- Козло П.Г., Банад Э.Б. 1985. Белоруссия // Волк. М.: Наука. С. 483–487.
- Козло П.Г., Емельянова Л.Г. 1987. Особенности изменения ресурсов копытных в Белорусском Полесье в связи с трансформацией естественных экосистем // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М. Ч. 1. С. 205–207.
- Козло П.Г., Емельянова Л.Г., Кучмель С.В., Парейко О.А. 1998. Экологические особенности популяции кабана, обитающей в Полесском радиологическом заповеднике // 10 лет Полесскому гос. радиационно-экологическому заповеднику. Минск. С. 130–135.
- Козлов П.К. 1924. Монгольский заповедник Богда-Ула // Изв. Рус. геогр. о-ва. Т. 56. Вып. 1. С. 169–173.

- Козловский А.А.* 1959. Влияние лесей на возобновление сосны и осины в центральных областях европейской части СССР // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 97–101.
- Козловский И.С.* 1996. Волк северо-востока европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров. 24 с.
- Козловский И.* 1997. Волки – вечная проблема России // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 12–14.
- Козловский И.С.* 2003. Ущерб, причиняемый животноводству волками на северо-востоке Европейской части России // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов России. Иркутск. С. 124–129.
- Колобаев Н.Н.* 1989. К экологии волка в Зейском заповеднике // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток. С. 132–133.
- Колодяжный И.К.* 1971. Некоторые вопросы динамики численности животных охотничьей фауны Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства. 1966–1970 гг. // Тр. Завидовского заповедно-охотничьего хоз-ва. М.: Воениздат. Вып. 2. С. 8–35.
- Коломыцев А.А., Вишняков И.Ф., Жестерев В.И., Калабеков М.И.* 1999. Классическая чума свиней среди диких кабанов в России // Вестн. ветеринарии. № 13 (2). С. 52–56.
- Коломыцев А.А., Вишняков И.Ф., Семенухин А.Л. и др.* 1995. Классическая чума свиней среди кабанов на территории бывшего СССР // Актуальные вопр. ветеринарной вирусологии. Покров. С. 35–36.
- Колпациков Л.А.* 1982. Дикий северный олень Таймыра (особенности экологии и рациональное использование ресурсов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Колпациков Л.А.* 2000. Таймырская популяция дикого северного оленя (биологические основы управления и устойчивого использования ресурсов): Автореф. дис. на соиск. учен. степени д-ра биол. наук. Норильск. 48 с.
- Колпациков Л.А., Дорогов В.Ф.* 1986. О влиянии волка на популяцию диких северных оленей Таймыра // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 47.
- Колпациков Л.А., Куксов В.А., Павлов Б.М.* 1983. Экологическое обоснование численности таймырской популяции диких северных оленей // Экология и рациональное использование наземных позвоночных Севера Средней Сибири. Новосибирск. С. 3–14.
- Колпациков Л.А., Мухачев А.Д., Кокорев Я.И., Шапкин А.М.* 2007. Влияние антропогенных факторов на поведение диких северных оленей таймырской популяции // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 213.
- Колпациков Л.А., Павлов Б.М., Зырянов В.А.* 1997. Опыт управления таймырской популяцией диких северных оленей // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 132–134.
- Кокшуннова Л.Е., Гавриленко В.С., Треус М.Ю., Смаголь В.А.* 2005. Взаимоотношения сайгака *Saiga tatarica* с дикими и домашними копытными // Ж. эволюц. биохимии и физиол. Т. 41. № 6. С. 569–571.
- Конников Е.Д., Прокопьев А.Н.* 1990. Организация промысла диких северных оленей в Якутии // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР. Новосибирск. С. 147–150.

- Коркишко В.Г.* 1981. Экологические особенности и поведение дальневосточного леопарда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Кормилицин А.А., Дулицкий А.И.* 1972. К реакклиматизации свиньи дикой (*Sus scrofa* L.) в Крыму // Вестн. зоологии. Вып. 1. С. 38–44.
- Корнеев А.П.* История промысла диких зверей на Украине. Изд-во Киевского гос. ун-та им. Т.Г. Шевченко, 1953. 37 с.
- Корнеев А.П.* Колебания численности дикого кабана на Украине и рациональные нормы плотности его 1970. поголовья в охотничьих хозяйствах // Тр. IX Международ. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 812–814.
- Корнеев Г.А., Карнов А.А., Поле С.Б.* 1975. Особенности использования сайгой территории в Муюнкумах и Саксаулдае // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 104–105.
- Корнилов И.П.* 1856. Олени Восточной Сибири. Козуля // Вестн. естеств. наук. Т. 3. № 16. С. 494–504.
- Королев А.Н., Петров А.Н.* 2007. Дикий северный олень материкового сектора европейского Северо-Востока России: настоящее и будущее // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 237–238.
- Корытин Н.С.* 2003. Оценка размеров абсолютной гибели лося от разных причин // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва). М. С. 174.
- Корытин Н.* 2008. Лось: причины падения численности // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 1–4.
- Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л.* 2007. Структура смертности копытных на Среднем Урале // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 220–221.
- Корытин С.А.* 1976. Космическая информация и прогнозирование количественного и качественного состава популяций // Численность животных и ее прогнозирование. Киров: изд. ВНИИОЗ. С. 132–135.
- Косинцев П.А.* 1986. Териофауна Урала и Западной Сибири в голоцене // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 16–17.
- Косинцев П.А.* 1988. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск. С. 32–51.
- Котов В.А.* 1969. Трудная для диких копытных зима в Кавказском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 1. С. 57–61.
- Котов В.А., Рябов Л.С.* 1963. Промысловые и ценные млекопитающие предгорных и горных районов Краснодарского края // Тр. Кавказского гос. заповедника. Вып. 7. 239 с.
- Кочетков В.В.* 1990а. Факторы, определяющие динамику численности лося в Центрально-Лесном заповеднике // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 109.
- Кочетков В.В.* 1990б. Ведение научно-исследовательских работ по крупным хищным млекопитающим в биосферных заповедниках // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Новгород. Ч. 3. С. 265–266.
- Кочетков В.В., Соколов А.А.* 1979. Питание волка в Центрально-Лесном государственном заповеднике // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 112–114.

- Кошкина Т.В.* 1970. О факторах динамики численности леммингов // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып. 9. С. 11–61.
- Краев Н.В.* 1990. Проблема охотничьего браконьерства и пути ее решения // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров. С. 17–30.
- Краев Н.* 2008. Надо ли охранять волка в России? // Рос. охотничья газета. № 19. С. 20.
- Крайслер Л.* 1966. Тропами карибу. М.: Мысль. 327 с.
- Кривошапкин А.А., Мордосов И.И., Охлопков И.М., Попов А.Л.* 2008. Анализ современного состояния численности лося в Якутии // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 66–68.
- Кривошапкин А.А., Попов А.Л.* 2004. Современное состояние и использование ресурсов сибирской косули в Центральной Якутии // Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе. Благовещенск. Т. 1. С. 199–201.
- Круторогов Н.Ф.* 1975. Хозяйственное использование диких копытных в РСФСР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 225–227.
- Кудактин А.Н.* 1975. Соотношение численности копытных и волка в Кавказском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 199–200.
- Кудактин А.Н.* 1982а. Волк Западного Кавказа (экология, поведение, биоценологическое положение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Кудактин А.Н.* 1982б. Охотничьи повадки волков на Западном Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 1. С. 24–30.
- Кудактин А.Н.* 1986. Влияние волка на копытных в Кавказском заповеднике // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 21–35.
- Кудактин А.* 1996. Невиданное истребление зверей // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 1–2.
- Кудрявцев И.В., Сафронова Л.Д.* 1999. Совещание по проблеме «Сохранение редких и исчезающих видов – зубр, лошадь Пржевальского, сайгак» // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 158–159.
- Кудряшова Л.М.* 1980. Воздействие неблагоприятных погодных условий на плодовитость самок и выживаемость молодняка у лосей // Экология. № 5. С. 63–67.
- Кудряшова Л.М.* 1982. Воздействие некоторых факторов среды на выживаемость сеголеток кабана // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 227–228.
- Кузнецов А.* 1899. Изюбриный промысел и разведение изюбрей в Забайкальской области. Чита. 58 с.
- Кузнецов Б.А.* 1929. Зверовые промыслы Восточного Забайкалья // Тр. по лесн. опыт. делу Центр. лесн. опыт. станции. Вып. 6. С. 83–106.
- Кузнецов В.И.* 1999. Леопард на Западном Копетдаге и пути его сохранения // VI съезд териол. о-ва. М. С. 135.
- Кузнецов В., Луцеккина А.* 2002. Калмыцкий сайгак на грани катастрофы // Степн. бюл. № 11. С. 28–33.
- Кузнецов Г.В.* 1980. Роль копытных в лесных экосистемах: некоторые итоги и перспективы исследований // Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука. С. 88–110.
- Кузнецов Г.В.* 1983. Влияние лося на лесную растительность в южной тайге // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 1. С. 28–35.

- Кузнецов Г.В. 1986. Места обитания, перемещения и взаимосвязи лося с лесной растительностью // Биология и использование лося. М.: Наука. С. 61–70.
- Кузнецов Г.В., Лозинков Г.Л. 1984. Влияние трофической деятельности лосей на состояние и продуктивность лесной растительности // Растительные животные в биогеоценозах суши. М. С. 150–153.
- Кузьмин И.Ф., Хахин Г.В. 1980. Влияние волка на копытных в центре европейской части СССР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 171–172.
- Кузякин В.А. 1985. Состояние ресурсов диких копытных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. Т. 13. С.5–65.
- Кузякин В.А. 1989. К оценке качества и емкости охотничьих угодий // Современные проблемы охотничьего хозяйства. М. С. 15–27.
- Кузякин В. 2006. Что показала экспертиза // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 1–4.
- Кузякин В.А., Викторов М.Ю. 1978. Определение оптимальной численности лося в Ивановской области // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 198–200.
- Кузякин В., Данилкин А., Хохлов А., Можаров А. 2006. Охота, которую мы потеряли? // Сафари. № 2. С. 50–56.
- Кулагин Н.М. 1932. Лоси СССР // Тр. Лаб. прикладной зоологии. Л.: Изд-во АН СССР. 120 с.
- Кулибаба В.В., Пакулин В.А. 1985. Материалы по экологии кабана бассейна р. Сумбар // Растительность и животный мир Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым. С. 100–107.
- Кулиев С.М. 1989. Численность, половой и возрастной состав копытных в Исмаиллинском заповеднике и заказнике // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 60–62.
- Куликов Л.В. 2008. История зоотехнии. М.: КолосС. 296 с.
- Кульпин А.А. 2008. Особенности биологии кабана (*Sus scrofa* L., 1758) и его использование на севере европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров. 22 с.
- Куприянов А.Г. 1983. Роль антропогенного фактора в формировании ареала дикого северного оленя (обзор литературы) // Биологические основы охотничьего дела. М. С. 66–70.
- Куприянов А.Г. 1988. Дикий северный олень Западной Сибири (биология, использование, охрана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Куприянов А.Г., Беликов С.Е. 1986. Дикий северный олень высокоширотной Арктики // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 1. С. 38–44.
- Куприянов А.Г., Беликов С.С., Рандла Т.Э. 1985. Северные олени на островах Арктики // Природа. № 3. С. 46–51.
- Курхинен Ю.П. 1986. Влияние лося на формирование лесных молодняков Карелии // Новые аспекты исследований биологии флоры и фауны СССР. Докл. МОИП. Зоол. и ботан. С. 53–55.
- Курченко Ф.П. 1995. Об инфекционной патологии сайгаков и их опасности в распространении болезней рогатого скота // Вирусные болезни сельскохозяйственных животных. Владимир. С. 216.
- Кутепов Н. 2007. Русская охота. М.: Белый город. 456 с.
- Кухарева А.В. 2007. Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) на северо-западной границе ареала // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 244.

- Кучеренко С.П.* 1972. К экологии амурского тигра // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 18–20.
- Кучеренко С.П.* 1973. Уссурийский кабан // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 20–22.
- Кучеренко С.П.* 1976. Копытные млекопитающие Амуро-Уссурийского региона // Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока. Владивосток. С. 97–125.
- Кучеренко С.П.* 1977а. Воздействие амурского тигра на популяции его жертв // Редкие виды млекопитающих и их охрана. М.: Наука. С. 133–134.
- Кучеренко С.П.* 1977б. Регулировать численность хищников // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 16–19.
- Кучеренко С.П.* 1979. Волк юга Дальнего Востока // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 117–118.
- Кучеренко С.* 1981. Лось юга Дальнего Востока // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 18–21.
- Кучеренко С.П.* 1993. Цена охраны тигра // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 16–19.
- Кучеренко С.П.* 1994. Амурский тигр // Там же. № 2. С. 14–18.
- Кучеренко С., Зубков Ю.* 1980. Волк юга Дальнего Востока // Там же. № 1. С. 20–23.
- Кучеренко С., Сухомиров Г.* 1972. Изюбр // Там же. № 2. С. 18–20.
- Кучеренко С., Швец В.* 1977. Косуля Амуро-Уссурийского края // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 22–23.
- Кучмель С.В.* 1999. К оценке изменчивости питания волка // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Минск. С. 75–78.
- Лабутин Ю.В.* 1976. Ныряет ли лось? // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 16–17.
- Лавов М.А.* 1970. Косуля // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 16–19.
- Лавов М.А.* 1971а. Структура популяции косули на Витимском плоскогорье // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. Вып. 2. С. 56–59.
- Лавов М.А.* 1971б. Моделирование изменения численности и состава стада косули // Там же. Т. 76. Вып. 4. С. 33–36.
- Лавов М.А.* 1973. Промысел копытных зверей в Красноярском крае и его экономическая эффективность // Всесоюз. науч.-произв. совещание по экономике и организации охотничьего хоз-ва СССР. Киров. С. 214.
- Лавов М.А.* 1974а. Структура и воспроизводство популяции косули на Витимском плоскогорье // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИ03 «Охота, пушнина, дичь». Киров. Вып. 43. С. 8–12.
- Лавов М.А.* 1974б. Об изменении ареалов и численности копытных зверей в Средней и Восточной Сибири // Там же. Вып. 44–45. С. 23–28.
- Лавов М.А.* 1976. Косуля // Охота на копытных. М.: Лесн. пром-сть. С. 64–102.
- Лавов М.А.* 1978. Косуля // Крупные хищники и копытные звери. М. С. 190–220.
- Лавов М.А.* 1980а. Вероятные причины расширения кабана в СССР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 27–28.
- Лавов М.А.* 1980б. Причины гибели копытных // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 16–17.
- Лавов М.А.* 1981. Динамика и регулирование численности кабана в Березинском заповеднике // Заповедники Белоруссии. Вып. 5. С. 93–98.
- Лавов М.А.* 1982а. Волки – мифы и действительность // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 20–21.

- Лавов М.А.* 1982б. Динамика численности лося в Березинском заповеднике // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай. Вып. 6. С. 113–118.
- Лавов М.А.* 1984. Продуктивность популяции лося в Березинском заповеднике // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск. Ч. 2. С. 29–30.
- Лавов М.* 1985. Лось – важный резерв мясодичной продукции // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 10–11.
- Лавов М.А.* 1986а. Волк, медведь, рысь и их роль как хищников в Березинском заповеднике // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 14–16.
- Лавов М.А.* 1986б. Управление популяциями диких копытных в Березинском заповеднике // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М. Ч. 2. С. 130–132.
- Лавов М.* 1986в. Волк в Березинском заповеднике // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 10–11.
- Лавов М.А.* 1987. Изменение качества угодий и численности охотничьих животных под влиянием режима заповедности // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М. Ч. 1. С. 121–123.
- Лавов М.А., Булавкин В.И., Воронова Т.Н.* 1975. Хозяйственное использование копытных на севере Красноярского края // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 211–222.
- Лавов М.А., Воронова Т.Н.* 1986. Влияние заповедного режима на состояние популяций копытных и хищных зверей // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М. Ч. 2. С. 133–135.
- Лавров А.В.* 1968. Европейский олень // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 18–19.
- Лавров Н.П., Хахин Г.В.* 1974. Результаты расселения охотничьих животных в Московской области // Тр. каф. биол. педвузов РСФСР. М. Вып. 30. С. 144–152.
- Лавровский А.А.* 1950. О влиянии летней засухи и суровой зимы 1949/50 г. на численность и размещение сайгаков // Охрана природы. № 10. С. 83–87.
- Лавровский А.А.* 1962. Кабан в дельте Волги. Астрахань: Изд-во «Волга». 67 с. (Тр. Астраханского заповедника. Вып. 7).
- Лавровский В.В.* 1990. Питание волка и его значение на территории Окского биосферного заповедника // Многолетняя динамика природных объектов Окского заповедника. М. С. 53–108.
- Лазаревский В.М.* 1876. Об истреблении волком домашнего скота и дичи и об истреблении волка. Владимир на Клязьме. 106 с.
- Лайшев А.Х., Соломонова Л.Д., Хрусталева А.А. и др.* 1990. Взаимоотношения домашних и диких северных оленей и современная эпизоотическая ситуация в ареале таймырской популяции // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР. Новосибирск. С. 26–36.
- Лайшев К.А., Мухачев А.Д., Колтащиков Л.А., Зеленский В.М., Пикулева И.Н.* 2002. Северные олени Таймыра. Новосибирск. 340 с.
- Лайшева О.А.* 1989. К эпизоотическому состоянию таймырской популяции диких северных оленей // Млекопитающие и птицы севера Средней Сибири. Новосибирск. С. 34–38.
- Ланина Л.Б.* 1959. Опыт изучения пастбищ лося в Печоро-Илычском заповеднике // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Вып. 7. С. 182–212.

- Лантев И.П.* 1958. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Изд-во Томского ун-та. 285 с.
- Лебедева Л.С.* 1956. Экологические особенности кабана Беловежской пуши // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. Т. 61. Вып. 4–5. С. 105–271.
- Лебедева Л.С.* 1968. Биологические основы эксплуатации лося в Скандинавии // Итоги науки. Зоология. М.: ВИНТИ. С. 132–154.
- Лент П.* 1970. Овцебык на Аляске // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 43.
- Лещенко А.П.* 1995. Влияние некоторых антропогенных факторов на состояние и размещение сайгаков в Северо-Западном Прикаспии // ВСХИЗО – агропромышленному комплексу. М. С. 124–125.
- Лещенко А.П.* 1997. Особенности территориального размещения сайгаков Северо-Западного Прикаспия. Стратегия охраны и использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Линг Х.И.* 1955. Изменения в распространении кабана в Советской Прибалтике за последние столетия // Ежегодник о-ва естествоиспыт. при АН ЭстССР. Таллин. Т. 48. С. 176–200.
- Линг Х.И.* 1978. Структура и динамика популяции промысловых млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 37 с.
- Линейцев С.Н.* 1977. Итоги и перспективы развития охотничьего хозяйства Красноярского края // Экология и использование охотничьих животных Красноярского края. Красноярск. С. 74–80.
- Линейцев С.Н., Никитин В.А.* 1985. Организация и технология добычи и обработки диких северных оленей на водных переправах // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск. С. 141–149.
- Литвинов В.П.* 1980. Влияние волка на численность кабана в Кызыл-Агачском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 173–174.
- Литвинов В.П.* 1981. Волк (*Canis lupus*) и кабан (*Sus scrofa*) в Кызыл-Агачском заповеднике // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 10. С. 1588–1591.
- Литвинов В.П., Коновалова Н.А.* 1979. Численность и размещение кабана (*Sus scrofa* L.) в угодьях Кызыл-Агачского государственного заповедника // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 70–73.
- Литвинов В.П., Литвинов В.Ф., Тиханский А.Д.* 1981. Питание волка в Березинском и Припятском заповедниках // Заповедники Белоруссии. Вып. 5. С. 98–102.
- Литвинов В.Ф.* 1975. Болезни лося и кабана // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 150–151.
- Литвинов В.Ф.* 1980. Паразитарные болезни лося и кабана // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 174–175.
- Литвинов В.Ф., Ильясевич В.А., Дунин В.Ф.* 1979. Роль хищников в гибели копытных // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 44–46.
- Литвинов В.Ф., Карасев И.Ф.* 1977. Эхинококкоз животных Березинского заповедника // Заповедники Белоруссии. Вып. 1. С. 134–136.
- Литвинов В.Ф., Пачкаев В.И., Ильясевич В.А.* 1975. Влияние хищников на поголовье диких копытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 201.

- Лихацкий Ю.П. 1996. Экологические основы функционирования, принципы охраны и эксплуатации сообществ копытных животных Русской лесостепи: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 40 с.
- Лихацкий Ю.П., Бибиков Д.И., Рябов Л.С. 1995. Волк (*Canis lupus*) и благородный олень (*Cervus elaphus*) в Воронежском заповеднике // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 11. С. 110–120.
- Лихачев Г.Н. 1957. Некоторые данные по питанию лося в Тульских дубравах // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 12. С. 1890–1902.
- Лихачев Г.Н. 1965. Лоси в Тульских засеках в 1935–1951 гг. // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 66–79.
- Лобачев В.С., Петухов А.Г. 1984. Численность, размещение и питание крупных хищных млекопитающих в Кызыл-Агачском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 4. С. 45–54.
- Лобачев С.В. 1930. Некоторые вопросы организации и ведения охотничьего хозяйства на севере европейской части РСФСР // Тр. по лесному опытному делу. М. Вып. 7. С. 80–83.
- Лозан М., Лозан А. 1981. Дикий кабан: вчера, сегодня, завтра // Сельское хоз-во Молдавии. № 8. С. 47.
- Ломанов И.К. 1988. Анализ синхронности изменений численности лося в европейской части РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 101–106.
- Ломанов И.К. 1995. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в европейской части России. М.: Изд. ЦНИЛ Охотдепартамента МСХиП РФ. 60 с.
- Ломанов И.К. 1996. Заключение // Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М. С. 215–217.
- Ломанов И.К. 2000а. Зимний маршрутный учет охотничьих животных на больших территориях: итоги и перспективы // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 430–436.
- Ломанов И.К. 2000б. Кабан // Охотничьи животные России. М. Вып. 2. С. 24–31.
- Ломанов И.К. 2007. Научные основы охотничьего ресурсоведения (избранные работы). М.: Центрохотконтроль. 291 с.
- Ломанов И.К., Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ломанова Н.В. и др. 2000. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России. М.: Изд-во ГУ Центрохотконтроль. Вып. 2. 131 с.
- Ломанов И.К., Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ломанова Н.В. и др. 2004. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России. М.: Изд-во ГУ Центрохотконтроль. Вып. 6. 213 с.
- Ломанов И.К., Ломанова Н.В. 1996. Лось (*Alces alces* L.) // Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М. С. 31–50.
- Ломанов И.К., Ломанова Н.В. 2000. Лось // Охотничьи животные России. М. Вып. 2. С. 13–23.
- Ломанов И.К., Ломанова Н.В. 2004. Лось (*Alces alces* L., 1758) // Охотничьи животные России. М. Вып. 6. С. 12–22.
- Ломанов И.К., Наумова А.А., Ломанова Н.В., Новиков Г.В., Овсякова Н.Э., Мирутенко В.С. и др. 1996. Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М. 225 с.

- Лопатин В.Н., Абатуров Б.Д.* 2000. Математическое моделирование трофически обусловленной цикличности популяции северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 452–460.
- Лукаревский В.С.* 1986. Леопард в антропогенном ландшафте Юго-Западного Копетдага // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 72–73.
- Лукаревский В.С.* 1995. Современное состояние популяций крупных хищных млекопитающих Западного Копетдага и прилежащих территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Лукашенко М.А.* 1980. Факторы, ограничивающие распределение и численность лося в угодьях // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 179–180.
- Луницын В.Г.* 1998. Болезни пантовых оленей. Новосибирск: Сибирское отд. РАСХН. 224 с.
- Луницын В.Г.* 2004. Пантовое оленеводство России. Барнаул. 582 с.
- Луницын В.Г., Донченко А.С., Огнев С.И., Фролов Н.А.* 2007. Пантовое оленеводство и болезни оленей. Барнаул. 418 с.
- Луцок О.Б., Демиденко Ю.А.* 1989. Состояние промысла лося в Магаданской области // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 133.
- Луцкекина А.* 2002. Живая легенда калмыцкой степи // Охрана дикой природы. № 1 (24). С. 4–11.
- Львов И.А.* 1980. Взаимоотношение волка и европейского оленя в заказнике «Чирский» // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 180–181.
- Лэк Д.* 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 403 с.
- Любченко О.В.* 1969. Современное распространение кабана в средних и северных областях европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 2. С. 17–25.
- Любченко О.В.* 1973. Кабан в Воронежском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 78. Вып. 3. С. 17–29.
- Любченко О.В.* 1998. Эколого-географические основы решения проблемы «лес – лось – человек»: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М. 23 с.
- Любченко О.В., Мамаев Ю.Ф.* 1988. Анкетный метод контроля за состоянием популяции копытных и составом промысловой пробы (на примере кабана) // Научно-технический прогресс – в практику перестройки охотничьего хозяйства. М. С. 142–144.
- Лялин В.Г., Аушев А.А.* 1989. Плодовитость эксплуатируемой популяции лося (*Alces alces*) Томского Приобья в фазе роста численности // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск. С. 139–145.
- Маак Р.К.* 1859. Путешествие по Амуру, совершенное в 1855 г. Исторический отчет. СПб. 320 с.
- Майнхардт Х.* 1983. Моя жизнь среди кабанов. М.: Лесн. пром-сть. 129 с.
- Майнхардт Х.* 1986. Рассказы о диких кабанах. Минск: Ураджай. 110 с.
- Макарова О.А.* 1981. Лось в Мурманской области // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 160–166.
- Макарова О.А.* 1990. Характеристика западной популяции дикого северного оленя Мурманской области в период глубокой депрессии // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР. Новосибирск. С. 110–118.

- Макарова О.А.* 1991. Краниометрическая характеристика лося (*Alces alces* L.) на северном пределе ареала // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 143–147.
- Макарова О.А.* 2008. Лось Мурманской области (состояние популяции в начале XXI века) // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 76–77.
- Макарова О.А., Хохлов А.М.* 1985. Состояние и пути восстановления численности дикого северного оленя Кольского полуострова // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск. С. 22–27.
- Маковкин Л.И.* 1999. Дикий пятнистый олень Лазовского заповедника и сопредельных территорий (Материалы исследований 1981–1996 гг.). Владивосток: «Русский остров». 133 с.
- Маковкин Л.И., Хохряков С.А.* 1991. Авиачет пятнистых оленей в Лазовском заповеднике // Пути повышения эффективности звероводства и оленеводства Дальнего Востока. Уссурийск. С. 50–54.
- Макридин В.П., Павлов Б.М.* 1975. Распространение и численность дикого северного оленя в Ямало-Ненецком национальном округе // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 182–185.
- Максимов А.А.* 1984. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. 250 с.
- Максимов И.* 1974. Итоги 1973 г. // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 4–5.
- Максимук А.В.* 1981. Совершенствование организационно-экономических основ и техники добычи сайгаков в Калмыцкой АССР // Экономика, организация и использование ресурсов охотничьего хозяйства РСФСР. М. С. 40–49.
- Максимук А.* 1982. Добыча сайгаков и биотехния // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 9.
- Максимук А.* 1986. Промысел сайгака в Северо-Западном Прикаспии // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 156–157.
- Максимук А.В., Петрищев Б.И., Хахин Г.В.* 1989. Динамика численности сайгака Северо-Западного Прикаспия // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 2. С. 272–273.
- Максимук А.В., Проняев А.В.* 1986. Влияние преобразованной среды обитания на плодовитость самок сайгака Северо-Западного Прикаспия // I Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры. М. С. 164–165.
- Макушкин А., Размахнин В., Максимук А.* 1982. Промысел оленей на Таймыре // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 8–9.
- Маланьин А.Г.* 1989. Динамика плотности и гибель волка и лося на трех участках различного использования человеком // Экология, поведение и управление популяциями волка. М. С. 87–89.
- Малафеев Ю.М., Кряжмский Ф.В.* 1984. Питание рыси и ее взаимоотношения с копытными на Среднем Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 4. С. 70–81.
- Маллон Д.П.* 2006. Антилопа сайга в международном контексте – события последних трех лет и перспективы // Степн. бюл. № 21–22. С. 20–22.
- Мальцев Н.* 2008. Охотники или браконьеры: кто больше? // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 12–13.
- Мамаев Ю.* 1984. Добыча лосей в Швеции // Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 10–11.

- Мамбетжумаев А.* 1966. Сайгаки на Устюрте // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 22–23.
- Маньен Ф.* 1999. Франция: на каких кабанов охотиться? // Охота. № 9–10. С. 10–12.
- Марвин М.Я.* 1959. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск. 238 с.
- Марков Е.Л.* 1932. Дикie свиньи Закавказья. Тифлис: Изд. Заккнига. 40 с.
- Марков Н.И.* 1999. Биология кабана (*Sus scrofa* L.) на Среднем Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 16 с.
- Марковский В.А.* 1981. Динамика численности лося в Карелии и перспективы использования его запасов // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 154–159.
- Марковский В.А.* 1990. Численность и использование лося в Карельской АССР // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 85.
- Марковский В.А.* 1995. Копытные Карелии (современное состояние популяций): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 32 с.
- Масленникова О.* 2008. Новое в питании // Охота. № 3. С. 30.
- Маслов С.П.* 1997. Антропогенные факторы формирования основ современного биоразнообразия животного мира в позднем плейстоцене // Динамика биоразнообразия животного мира. М. С. 6–13.
- Маслов С., Антипина Е.* 1995. Гибель мамонтов и судьба мамонтовой фауны // Цитология. Т. 37. № 7. С. 627–628.
- Матвеев А.* 1999. Копытные Челябинской области // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 10–11.
- Матвеев А.С., Бакунин В.А.* 1994. Промысловые звери и птицы Челябинской области. Челябинск. 383 с.
- Матвеев Л.* 1981. Северный олень Новой Земли // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 22–23.
- Материалы по обоснованию лимитов изъятия лося, кабана, дикого северного, благородного и пятнистого оленей, косули, кабарги, кубанского и дагестанского туров, сибирского горного козла, снежного барана, овцебыка, соболя, бобра, выдры, бурого и белогрудого медведей в сезоне охоты 2005–2006 гг.; ... 2006–2007 гг.; ... 2007–2008 гг. М.: Центрохотконтроль.
- Матюшкин А.И.* 1975. Перспективы хозяйственного использования дикого северного оленя на Таймыре // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 236–240.
- Матюшкин Е.Н.* 1985. Взаимоотношения с другими хищными млекопитающими // Волк. М.: Наука. С. 355–370.
- Матюшкин Е.Н.* 1991. Приемы охоты и поведение у добычи амурского тигра // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 1. С. 10–27.
- Матюшкин Е.Н.* 1992. Тигр и изюбрь на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня // Там же. Т. 97. Вып. 1. С. 3–20.
- Матюшкин Е.Н., Астафьев А.А., Зайцев В.А., Костоглод Е.Е. и др.* 1981. История, современное состояние и перспектива охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике // Хищные млекопитающие. М. С. 76–118.
- Мейер Л.* 1865. Киргизская степь Оренбургского ведомства // Матер. для геогр. и статистики России, собранные офицерами Генерального штаба. СПб. Т. 14. С. 1–288.
- Мелдбеков А.М., Бекенов А.Б.* 2009. Современное состояние численности и охрана сай-

- гака в Казахстане // XXIX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. Сб. матер. М.
- Мельникова Т.Г. 1968. Паразиты кабана (*Sus scrofa* L.) Средней Азии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 31 с.
- Менькова Н.В. 1976. Заготовки мясной продукции диких копытных в РСФСР // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 189–197.
- Мерзляков Б.С. 1975. Дикий северный олень в Хабаровском крае // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 213–214.
- Мерцц П.А. 1953. Экология европейского оленя в условиях Усманского лесного массива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 15 с.
- Мерцц П.А. 1957. Роль снежного покрова в жизни оленей воронежской популяции // Тр. Воронежского гос. заповедника. Вып. 7. С. 159–166.
- Метелкин А.И., Захарченко Н.М., Михалько Н.С. и др. 1974. Отравлены фосфидом цинка // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 29.
- Метельский А.П. 1975. Численность диких копытных в Приморском крае // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 55–56.
- Метельский А.П. 1976. Распространение и численность косули в Сибири и на Дальнем Востоке // Охотоведение. Использование и охрана лесных копытных. М.: Лесн. пром-сть. С. 23–63.
- Миддендорф А. 1869. Путешествие на север и восток Сибири: Сибирская фауна. СПб. Ч. 2. Отд. 5. 310 с.
- Миленушкин Ю. 1957. Предисловие // Волки и их истребление. М.: Воениздат. С. 3–8.
- Миллер И.Д., Скалон О.В. 1990. Динамика численности и размещение лося в Тульской области // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 85.
- Минаев А.Н. 1992. Поведение лося в условиях domestikации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Миноранский В.А., Сидельников В.В., Симонович Е.И. 2008. История и анализ причин появления, расцвета и деградации популяции лося на территории Ростовской области в XX–XXI веках // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 87–89.
- Миролубов И.И., Ряценок Л.П. 1948. Пятнистый олень. Владивосток. 115 с.
- Миролубов И.И., Ряценок Л.П. 1978. Рекомендации по профилактике и лечению болезней пятнистых оленей. Владивосток: Дальиздат. 62 с.
- Мирутенко В.С. 1996а. Благородный олень (*Cervus elaphus* L.) // Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М. С. 114–120.
- Мирутенко В.С. 1996б. Пятнистый олень (*Cervus nippon*) // Там же. С. 121–123.
- Мирутенко В.С. 1996в. Косуля (*Capreolus capreolus* L.) // Там же. С. 99–114.
- Мирутенко В.С. 2000. Косуля // Охотничьи животные России. М. Вып. 2. С. 32–35.
- Михайлов А. 1995. Браконьерство разгуливает безнаказанно // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 12–13.
- Михайлов А.М., Клюкин Н.К. 1996. Волки Подмоскoвья. М. 193 с.
- Михайлова Е.П., Овсякова Н.И. 1982. Влияние гельминтов на популяции лосей некоторых зон РСФСР // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 283–284.
- Мицкевич В.Ю., Савельев В.Д. 1975. О роли дикого северного оленя в эпизоотологии инвазионных заболеваний на Таймыре // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 117–120.
- Мичурин Л.Н. 1967. О хозяйственном значении диких северных оленей на Крайнем

- Севере // Проблемы Севера. М.: Наука. Вып. 11. С. 118–123.
- Мичурин Л.Н.* 1970. Влияние волков на популяцию дикого северного оленя на севере Средней Сибири // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 514–516.
- Мордвинов Н.* 1997. Пятнистый олень на Урале // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 12–14.
- Мордосов И.И., Кривошапкин А.А.* 2004. Современное состояние популяций лося в Якутии // Вестн. охотоведения. Т. 1. № 3. С. 332.
- Мордосов И.И., Кривошапкин А.А.* 2005. Материалы по биологии и современному состоянию численности лося в Якутии // Вестн. Якутского университета. № 1. С. 14–18.
- Мордосов И.И., Сантаев В.Г., Леверьев Е.А.* 1990. Охрана и рациональное использование тундровых популяций дикого северного оленя в Якутии // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука. С. 274–276.
- Морозов К.А.* 1975. Численность популяции косули Верхнего Приамурья // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 56–57.
- Морозов Ю.Ф., Назарова Н.С.* 1962. К вопросу о гельминтозах диких копытных Беловежской пуши // II зоол. конф. БССР. Минск. С. 168–170.
- Муравицкий А.* 2001. Лось и кабан в Белоруссии // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 1–3.
- Мысленков А.И., Волошина И.В.* 1989. Авиачеты копытных в Сихотэ-Алинском заповеднике // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 66–67.
- Мысленков А.И., Микуэл Д.Г.* 1997. Исследование плотности жертв на индивидуальных участках амурских тигров // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М. С. 65.
- Назаров А.А.* 1975. Особенности ареала дикого северного оленя в РСФСР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 34–35.
- Назаров А.А., Мошова Т.С.* 1983. Географический анализ результатов зимнего маршрутного учета лося в 1976–1982 гг. // Зимний маршрутный учет охотничьих животных. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 67–89.
- Назаров А.А., Шубникова О.Н.* 1994. География дикого северного оленя в России // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 3. С. 61–73.
- Назарова Н.С.* 1967. Гельминтофауна лося в Советском Союзе // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Вып. 3. С. 288–312.
- Назарова Н.С., Крайф И., Хрусталева А.* 1979. Зараженность гельминтами благородного оленя и опыт дегельминтизации в Усманском бору // Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж. С. 73–76.
- Назарова Н.С., Стародынова А.К.* 1974. Гельминты диких парнокопытных в лесах Калининской и Московской областей // Тр. Завидовского гос. научно-опытного заповедника. М.: Воениздат. Вып. 3. С. 173–180.
- Насимович А.А.* 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР. 401 с.
- Наумов Н.П.* 1963. Экология животных. М.: Высш. шк. 618 с.
- Наумов Н.П.* 1965. Некоторые проблемы популяционной биологии и охотничье хозяйство // Вопросы охотничьего хозяйства СССР. М.: Колос. С. 13–18.
- Наумов П.П.* 1975. Численность лося, северного оленя и пути их миграции в бассейне

- реки Киренги // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 116–118.
- Небольсин П.И. 1855. Очерки торговли России с Средней Азией // Зап. Импер. Рус. геогр. о-ва. СПб. С. Кн. 10. С. 1–445.
- Недзельский Е.М. 1994. Кабан Прибайкалья *Sus scrofa sibiricus* Straffe, 1922 (черты биологии, охрана и хозяйственное использование): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 28 с.
- Нейфельд Н.Д. 1990. Современное состояние верхнепечорской популяции лося // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 88.
- Нейфельд Н.Д. 1999. Численность и особенности зимнего размещения копытных на юго-востоке республики Коми // VI съезд териол. о-ва. М. С. 175.
- Немцев А.С., Мироненко И.В. 2003. Охрана и использование современных зубров Кавказа // Зубр на Кавказе. М. – Майкоп: «Качество». С. 234–248.
- Немцев А.С., Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю. 2003. Горные зубры – эталон природной популяции зубров // Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд териол. о-ва. М. С. 233.
- Немцев А.С., Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю. и др. 2003. Зубр на Кавказе. М. – Майкоп: «Качество». 292 с.
- Нестеренко В.В. 1988. Роль волка в природных комплексах заповедников // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 139–144.
- Нестеренко В.В. 1989. Формирование специализации питания волка на примере его взаимоотношений с кабаном в зоне южной тайги // Экология, поведение и управление популяциями волка. М. С. 96–102.
- Нестеренко И.Ф. 1971. Изучение транквилизирующего действия рогов сайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Нивин Е. 1989. Анализ причин гибели пятнистых оленей в парковых хозяйствах Приморья // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 100–101.
- Никифоров Л.П., Гибет Л.А. 1959. Воздействие лося на возобновление сосны в Карелии // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 58–62.
- Никифоров Н.М. 1972. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность и размещение косули в Тувинской АССР // VIII Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности. Киров. Ч. 2. С. 101–102.
- Никифоров Н.М. 1973. Дзерен в Тувинской АССР // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М.: Наука. С. 133–134.
- Николаев В. 1890. Обзор 1889 г. // Природа и охота. Янв. С. 105–110.
- Николаев В.В. 1980. О косуле сибирской (*Capreolus capreolus* L.) в средней части Витимского плоскогорья // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск. С. 158–160.
- Никольский А.М. 1883. Путешествие в Алтайские горы летом 1882 года // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Т. 14. Вып. 1. С. 150–218.
- Никольский С., Позов С. 1973. Клещевой токмикоз косуль // Охота и охотничье хозяйство. № 10. С. 19.
- Никулин В.Ф. 1979. Промысел лося в Пермской области // Охота и охотничье хозяйство. № 8. С. 2–3.
- Никулин В.Ф. 1981. Лось Верхнекамья и его роль в лесном и охотничьем хозяйствах:

- Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 23 с.
- Новиков Б.В. 1982. Современное состояние популяций дикого северного оленя и его промысел в СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 1. С. 7–15.
- Новиков Б.В. 1983а. Дикий северный олень Якутской АССР: состояние численности, проблемы охраны и научных исследований // Дикий северный олень. М. С. 94–100.
- Новиков Б.В. 1983б. Современное состояние островных популяций северного оленя в советском секторе Арктики // Там же. С. 101–107.
- Новиков Б. 1983в. Проблемы оленьего промысла // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 3–5.
- Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. 1980. Урбанизация природных ландшафтов и синантропизация лесных парнокопытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 38–39.
- Новиков Г.В. 1989. Дикий северный олень Бурятской АССР // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 182–183.
- Новиков Г.В. 1996. Дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) // Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М. С. 51–76.
- Носков В. 1980. Волки в Бурятии // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 3.
- Носков В.Т., Щепин С.Г. 2003. Состояние ресурсов кабарги в Бурятии и вопросы их рационального использования // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 145–148.
- Нюгрэн Т., Данилкин А.А., Кузякин В.А. 2006. Динамика численности и добычи лося в Финляндии // Вестн. охотоведения. Т. 3. № 1. С. 81–84.
- Нюгрэн Т., Песонен М., Тюккюлайнен Р., Валлен М., Руусила В. 2007. Причины высокой продуктивности лося в Финляндии // Там же. Т. 4. № 2. С. 148–160.
- Овсюкова Н.И. 1974. О зараженности кабанов Подмоскovie метастронгилидами // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 99–102.
- Овсюкова Н.И. 1975а. Распространение гельминтозов северных оленей на Чукотском полуострове в связи с ландшафтными особенностями территории // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 129–133.
- Овсюкова Н.И. 1975б. Эколого-фаунистический обзор гельминтофауны кабанов Подмоскovie и методы дегельминтизации // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 267–295.
- Овсюкова Н.И. 1976. Гельминтозы лосей, пятнистых оленей и кабанов // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 143–165.
- Овсюкова Н.И., Бельский А.В. 1980. Селекционный отстрел поросят // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 248–249.
- Овсюкова Н.И., Михайлова Е.П. 1978. Сравнительное действие гельминтов на лося // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 154–157.
- Овсюкова Н.И., Новиков Б.В. 1980. Зараженность гельминтами диких северных оленей Обского Севера зимой // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 190–191.
- Овсюкова Н.Э. 1996. Кабан // Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М. С. 77–98.
- Одинцова Т.М. 1998. Особенности динамики гельминтозов диких копытных в условиях

- ПГРЭЗ // 10 лет Полесскому гос. радиационно-экологическому заповеднику. Минск. С. 221–225.
- Онуфрениа М.В.* 2007. Многолетняя динамика численности обыкновенной белки на юге Мещеры // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 355.
- Орсик Л.С., Рябов В.Г., Шпаков А.С., Новоселов Ю.К., Рудоман В.В.* 2007. Состояние и перспективы производства кормов на полевых землях Российской Федерации. М.: ФГНУ «Росинформагротех». 108 с.
- Осмоловская В.И., Приклонский С.Г.* 1979. К оценке ущерба от волка животноводству в европейской части РСФСР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 129–131.
- Останин В.* 1996. Курганская популяция сибирской косули: проблемы управления // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 24–27.
- Отчет правления Московского общества охоты имени императора Александра II. 1914. М. 176 с.
- Охлопков И.М., Седалищев В.Т., Однокурцев В.А.* 2005. Материалы по численности и биологии волка (*Canis lupus L.*, 1758) в Якутии // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск. С. 283–287.
- Охотоведение. 1975. М.: Лесн. пром-сть. 360 с.
- Паавер К.Л.* 1965. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту. 497 с.
- Павлинов Н.* 1983. Лось глазами лесовода // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 10–11.
- Павлов Б.К.* 1989. Управление популяциями охотничьих животных. М.: Агропромиздат. 144 с.
- Павлов Б.М., Арсентьева Н.Ф., Боржонов Б.Б. и др.* 1985. Демографическая структура таймырской популяции диких северных оленей // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск. С. 71–80.
- Павлов Б.М., Зырянов В.А., Колтащиков Л.А.* 1989. Современное состояние и перспективы хозяйственного использования диких северных оленей таймырской популяции // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 184–185.
- Павлов Б.М., Михайлов В.В., Зырянов В.А., Колтащиков Л.А.* 1985. Комплексный анализ баланса (пополнение-отход) таймырской популяции диких северных оленей // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск. С. 54–63.
- Павлов М.П.* 1990. Волк. М.: Агропромиздат. 352 с.
- Павлов М.* 1999а. Волк – чудо и бедствие русской природы // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 8–11. № 12. С. 12–15.
- Павлов М.П.* 1999б. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров. Ч. 3. Копытные. 666 с.
- Павлов М.П., Зарубин Б.Е.* 1982. Кабан в таежных лесах Кировской области // Обогащение фауны и разведение охотничьих животных. Киров. С. 95.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П.* 1974. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во. Ч. 2. 460 с.
- Падайга В.И.* 1965. Значение косули в лесном хозяйстве и система мероприятий по

- защите от нее лесовозобновлений в Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Таллин. 25 с.
- Падайга В.И.* 1971. Факторы, определяющие зимние падежи косуль (*Capreolus capreolus*) // Зоол. журн. Т. 50. Вып. 10. С. 1546–1552.
- Падайга В.И.* 1975. Основные факторы среды, определяющие плотность населения диких копытных животных в лесных охотничьих угодьях // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис. С. 37–39.
- Падайга В.И.* 1984. Экологические основы управления численностью оленей в Литовской ССР: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Тарту. 38 с.
- Падайга В.И., Марма Б.Б.* 1970. Зависимость экстенсивности инвазии косуль (*Capreolus capreolus* L.) некоторыми паразитами от плотности населения и условий обитания // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 667–672.
- Падайга В.И., Пятружис Г.А., Белова О.П. и др.* 1985. Управление численностью популяции европейского оленя в Южной Прибалтике // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 63–79.
- Паллас П.С.* 1773. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб. Кн. 1. 551 с. (1809. Ч. 1. 657 с.)
- Паллас П.С.* 1786. (1770). Путешествие по разным местам Российского государства по повелению Санкт-Петербургской Императорской академии наук. СПб. Ч. 2. Кн. 2. 571 с.
- Паллас П.С.* 1776. Путешествие по разным местам Российского государства. СПб. Кн. 2. 571 с. 1809 (второе изд.). Ч. 1. 657 с.
- Панкратов В.* 1996. Какие ружья нужны охотникам?! // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 38–39.
- Панов Г.М., Легейда И.С.* 1993. Динамика ресурсов кабана в 30-км зоне ЧАЭС в послеаварийный период // Радиобиологический съезд. Пущино. Ч. 2. С. 761.
- Панов Е.Н.* 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Папонов В.А.* 1985. Влияние промысла на структуру популяции лося // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 34–39.
- Пашук В.П.* 1970. Материалы изучения инвазированности трихинеллами охотничьих животных в Белоруссии // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 700–708.
- Пейсахис Л.А., Корнеев Г.А., Самсонович Л.Г. и др.* 1979. Экспериментальная чума у сайгаков // X науч. конф. противочумных учрежд. Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. Вып. 1. С. 148–151.
- Пенский С.* 1898. Переселения некоторых зверей европейской России в начале 19-го столетия // Природа и охота. Книга 1. С. 50–69.
- Пенькевич В.А.* 1997. Эколого-гельминтологическая характеристика биотопов дикого кабана Беларуси // Охраняемые природные территории и объекты Белорусского Поозерья: современное состояние, перспективы развития. Витебск. С. 110–111.
- Пенькевич В.А.* 1998а. Гельминты и гельминтозы дикого кабана // Ветеринарная наука – производству. Минск: Белор. изд. Т-во «Хата». С. 151–158.
- Пенькевич В.А.* 1998б. Эффективность некоторых антигельминтиков при нематодо-зах дикого кабана // Там же. С. 159–163.
- Переладова О.Б., Лукаревский В.В., Мармазинская Н.В., Байдаветов Р.Ж., Сидо-*

- ренко Е.В., Украинский В.В., Грачев Ю.А. 2007. Роль специальных мер охраны в сохранении и восстановлении популяций копытных (результаты 7 лет реализации проектов WWF) // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 380.
- Перовский М. 1972. Лоси и сельскохозяйственные культуры // Охота и охотничье хоз-во. № 5. С. 16.
- Перовский М.Д. 1974. Учет сайгаков // Охотоведение. М., Лесн. пром-сть. С. 186–201.
- Перовский М.Д. 1975. К рациональной эксплуатации поголовья лосей // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 230.
- Перовский М.Д. 1978. Особенности экологии и нормирование добычи лосей в европейской части РСФСР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 28 с.
- Перовский М.Д. 1980. Первые результаты мечения лосей в СССР // Повышение продуктивности звероводства и охотничье-промысловой фауны. М. С. 36–45.
- Перовский М.Д. 1985. Пути улучшения освоения ресурсов мяса диких животных. М. 49 с.
- Перовский М.Д. 1988. Роль различных факторов в потерях популяций диких копытных животных в РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М. С. 106–126.
- Перовский М.Д. 1998. Методы управления популяциями ценных охотничьих животных России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 59 с.
- Перовский М.Д. 2003. Методы управления популяциями охотничьих животных России. М.: Лион. 251 с.
- Перовский М.Д., Петрашов В.В. 1984. Итоги регионального расселения оленей в РСФСР // Повышение продуктивности охотничьих угодий. М. С. 103–120.
- Петрашов В. 1974. Пятнистые олени в Хоперском заповеднике // Охота и охотничье хоз-во. № 2. С. 8–9.
- Петрищев Б.И. 1987. Пустыне нужны сайгаки. М.: Мысль. 127 с.
- Петрищев Б.И. 1996. Влияние пренатального развития *Saiga tatarica* на размеры и смертность новорожденных // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. М. С. 264–271.
- Петрищев Б.И. 1997а. Эмбриогенез сайгака (*Saiga tatarica*): формирование фенотипических признаков роста // Европейский сайгак: развитие, морфология, экология. М.: Наука. С. 5–15.
- Петрищев Б.И. 1997б. Характеристика эмбриогенеза сайгака (*Saiga tatarica*) и оценка состояния приплода // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 2. С. 234–242.
- Петров В.С. 1985. Гельминты сайгаков и их значение в эпизоотологии гельминтозов овец: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. М. 24 с.
- Петров В.С., Исламов Р.З., Дутов М.М. 1979. Некробактериоз у сайгаков // Ветеринария. № 3. С. 48.
- Петров П., Драгоев П., Колев И. 1968. Сърната в България. София: Земиздат. 236 с.
- Петровский Ю.Т. 1967. Зимнее питание лосей в лесах Белорусского Поозерья // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 3. С. 238–246.
- Печенюк А.Д. 1979. Влияние волков на популяцию пятнистых оленей Хоперского заповедника // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 131–132.
- Печенюк А.Д. 1986. Роль волка в природном комплексе Хоперского заповедника //

- Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М. Ч. 2. С. 172–175.
- Печенюк А.Д.* 1995. Волк в Хоперском заповеднике // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та. С. 70–73.
- Пиголкин А.У., Бокун В.А.* 1992. Трихинеллез диких животных на Северном Кавказе // Болезни и паразиты диких животных. М. С. 164–170.
- Пидопличко И.Г.* 1951. О ледниковом периоде. Киев: Изд-во АН УССР. Вып. 2. 264 с.
- Пидопличко И.Г.* 1954. О ледниковом периоде. Киев: Изд-во АН УССР. Вып. 3. 220 с.
- Пидопличко И.Г.* 1963. Современные проблемы и задачи изучения истории фаун и среды их обитания // Природная обстановка и фауны прошлого. Киев: Изд-во АН УССР. Вып. 1. С. 9–30.
- Пикунов Д.Г.* 1981. Размеры хищничества амурских тигров // Редкие и исчезающие животные суши Дальнего Востока СССР. Владивосток. С. 71–75.
- Пикунов Д.Г.* 1983. Амурский тигр и его влияние на диких копытных Приморья // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М. С. 128–130.
- Пикунов Д.Г., Базыльников В.И., Рыбачук В.В.* 1985. Методы изучения и экологические основы охраны тигра в Приморье // Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР. М.: Наука. С. 70–74.
- Пикунов Д.Г., Коваленок С.И., Фоменко П.В.* 1989а. О гибели диких копытных в Сихотэ-Алине после многоснежной зимы 1987–1988 г. // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 69–70.
- Пикунов Д.Г., Фоменко П.В., Коваленок С.И.* 1989б. Адаптация уссурийских кабанов к условиям многоснежной зимы // Там же. М. Ч. 2. С. 211–213.
- Плешак Т.В.* 1980. Косуля в Заилийском Алатау // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 195–196.
- Плешак Т., Миняев А.* 1986. Кабан в Архангельской области // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 14–15.
- Побединский Г.А.* 1989. Начальная реакция популяций копытных на снижение численности волка // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 71.
- Побединский Г.Д.* 1997. Антропогенное воздействие на динамику численности копытных Центрального Черноземья (на примере Липецкой области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 19 с.
- Погодин Н.Л., Корытин Н.С.* 1997. Избирательность отстрела лося в Свердловской области // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург. С. 167–175.
- Поддубная Н.Я., Ковалев В.А.* 1993. Тигр в Уссурийском заповеднике: состояние и перспективы сохранения // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 3. С. 54–62.
- Покровский В.С., Щадиллов Ю.М.* 1962. Влияние деятельности человека на изменение ареала и численности лося // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюл. АН СССР. № 7. С. 57–65.
- Поле В.Б.* 1973. Размножение косули в Казахстане // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. Т. 34. С. 135–144.
- Полежаев Н.М.* 1994. Структура населения лося и его использование в республике

- Коми // Тр. Коми науч. центра УО РАН. № 136. С. 39–44.
- Полежаев Н.М., Моисеева С.Г.* 1990. Структура населения лося и его использование в Коми АССР // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 114.
- Попов И.Ю.* 2000. Многолетние изменения численности мелких млекопитающих приветлужской южной тайги // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 446–451.
- Попов М.В., Соломонов Н.Г., Мордосов И.И., Лабутин Ю.В.* 1980. Биология охотничье-промысловых зверей Якутии. Новосибирск: Наука. 158 с.
- Попов Ю.К.* 1980. Лось в Удмуртской АССР и его промысел // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 252–253.
- Попов Ю.К., Попов Н.Ю.* 1980. Кабан в Удмуртской АССР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 196–197.
- Поярко В.С.* 1977. Лоси Волжско-Камского заповедника // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат. С. 15–21.
- Праслов Н.* 1995. Мамонт в жизни палеолитического человека // Цитология. Т. 37. № 7. С. 634.
- Пржевальский Н.М.* 1867. Путешествие по Уссурийскому краю. СПб. 297 с.
- Пржевальский Н.М.* 1870. Путешествие в Уссурийском крае в 1868–1869 годах. СПб. 297 с.
- Приедитис А.А.* 1970. Влияние зараженности гельминтами на зимний отход косули (*Capreolus capreolus*) // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 709–713.
- Приедитис А.А.* 1975. Факторы, определяющие зимнюю смертность косуль // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис. С. 62–64.
- Приедитис А.А.* 1980. Зимние корма косули // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 17.
- Приедитис А.А.* 1985. Оценка состояния популяции косули в Латвийской ССР // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 79–94.
- Приклонский С.Г.* 1970. Численность охотничьих зверей в европейской части РСФСР и Белоруссии в 1968 г. // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск. Вып. 2. С. 9–10.
- Приклонский С.Г.* 1985. Воздействие волка на домашних животных // Волк. М.: Наука. С. 374–377.
- Приклонский С.Г.* 1999. Научные основы мониторинга охотничьих животных на больших территориях: Дис. в виде научного доклада ... д-ра биол. наук. М. 52 с.
- Приклонский С.Г., Рак А.С., Сапетин Я.В., Теплова Е.Н.* 1967. Результаты учета охотничьих зверей в лесных и лесостепных областях европейской части РСФСР в первом квартале 1965 г. // Тр. Окского гос. заповедника. Вып. 7. С. 3–31.
- Приклонский С.Г., Червонный В.В.* 1969. Продуктивность лосиного стада в европейской части РСФСР и возможности ее увеличения // Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров. Ч. 1. С. 222–224.
- Приклонский С.Г., Червонный В.В.* 1970. О плодовитости лося в центральных областях европейской части РСФСР // Экология. № 2. С. 100–101.
- Присяжнюк В.Е.* 1967. Охрана пятнистых оленей в Приморье // Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск. С. 173–174.
- Приходько В.И.* 1997. Нужна программа спасения кабарги // Охота и охотничье хоз-во.

№ 1. С. 4–6.

- Приходько В.И.* 2003. Ресурсы, разведение и охрана кабарги // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 149–168.
- Приходько В.И.* 2008. Разведение кабарги. Научно-практические рекомендации. М.: Т-во науч. изданий КМК. 142 с.
- Прокофьев С.М.* 1992. Фауна и состояние численности охотничьих млекопитающих в Хакасии // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та. С. 20–38.
- Проняев А.В.* 1985а. Фенотипическая, генотипическая характеристики и современное состояние популяций сайгака: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Проняев А.В.* 1985б. Фенотипическая характеристика популяций сайгака на основе количественных признаков экстерьера // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 43–54.
- Проняев А.В.* 1990. Микроэволюционная роль антропогенных воздействий в изолированной популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия // Молекулярные механизмы генетических процессов. М. С. 100.
- Проняев А.В.* 1998. Микроэволюционные процессы и рациональное использование популяций животных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 48 с.
- Проняев А.В., Аксенов С.В.* 1988. Фенотипическая изменчивость изолированной популяции сайгака в ходе изменения численности // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М. С. 143–151.
- Простаков Н.И.* 1996. Копытные животные Центрального Черноземья. Воронеж. 375 с.
- Прусайте Я.А., Балейшиус Р.М.* 1975. Плодовитость косули в условиях Северной Литвы // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис. С. 129–130.
- Прусайте Я.А., Блажис А.С., Балейшиус Р.М.* 1974. Интенсивность размножения и прирост популяции *Capreolus capreolus* L. (Cervidae) в Литовской ССР // IX Междунар. конгр. по млекопитающим. М.: ВИНТИ. Т. 2. С. 144.
- Прусайте Я.А., Блажис А.С., Балейшиус Р.М.* 1977. Интенсивность размножения и плодовитость европейской косули в Северной Литве // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. Т. 3 (79). С. 105–110.
- Прусайте Я.А., Блажис А.С., Мицкус А.В., Блузма П.П.* 1973. Динамика численности и структура неэксплуатируемой популяции косули // Там же. Т. 2 (62). С. 115–125.
- Прядко Э.И.* 1976. Гельминты оленей. Алма-Ата: Наука. 224 с.
- Прядко Э.И., Баитурсинов К.К., Осипов П.П., Беркинбаев О.* 1993. Трансформация гельминтофауны сайги на путях миграции хозяина // Зоологические исследования в Казахстане. Алматы. Ч. 2. С. 237–258.
- Пужаускас Р.* 1970. Зависимость заражения косуль (*Capreolus capreolus*) в Литве гельминтами от экологических факторов // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 685–687.
- Пучков Н.* 1995. Плейстоценовый кризис в Палеарктике // Цитология. Т. 37. № 7. С. 635–636.
- Пучков П.В.* 2007. Страдали ли мамонты снегобоязнью? // Териофауна России и со-

- предельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 405.
- Равилов А.З., Юсупов Р.Х., Верхолетов В.А., Ахметов Р.М.* 1992. К эпизоотологии заразных болезней, распространяемых дикими животными // *Болезни и паразиты диких животных*. М. С. 27–31.
- Равкин Е.С.* 1976. Ресурсы диких копытных животных Северо-Восточного Кавказа // *Охотоведение*. М.: Лесн. пром-сть. С. 82–95.
- Размахнин В.* 1969. Рога сайгака и тибетская медицина // *Охота и охотничье хоз-во*. № 2. С. 20–21.
- Размахнин В.* 1971. Рационально использовать поголовье маралов // *Охота и охотничье хоз-во*. № 11. С. 6–7.
- Размахнин В.Е.* 1985. Способы промысловой добычи копытных // *Итоги науки и техники*. Т. 13. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. С. 138–153.
- Размахнин В.Е.* 1986. Рога сайгака – ценное лекарственное сырье // *IV съезд Всесоюз. териол. о-ва*. М. Т. 3. С. 165–167.
- Размахнин В.Е., Макушкин А.К., Максимук А.В.* 1983. Перспективы промысла диких северных оленей // *Дикий северный олень*. М. С. 30–36.
- Размахнин В.Е., Рывкин Л.М.* 1976. Рога диких копытных – ценное лекарственное сырье // *Охотоведение*. М.: Лесн. пром-сть. С. 197–266.
- Размахнин В.Е., Сабуров Д.Н.* 1980. Рациональное планирование норм отстрела лосей // *Копытные фауны СССР*. М.: Наука. С. 255–256.
- Размахнин В., Силаев А., Сухарева Н., Чельцова Г.* 1976. Рога сайгаков // *Охота и охотничье хоз-во*. № 10. С. 16–17.
- Рак А.С.* 1956. Сайгаки в Грозненской области // *Изв. Грозненского обл. краевед. музея*. Вып. 7–8. С. 230–237.
- Раков Н.В.* 1955. О роли волка и других хищников в ограничении численности сайгака // *Тр. Ин-та зоол. АН КазССР*. Т. 4. С. 56–66.
- Раков Н.В.* 1956. Сайгак в Западном Казахстане // *Там же*. Т. 6. С. 28–60.
- Раков Н.В.* 1957. Опыт аэровизуального учета крупных млекопитающих в Центральном Казахстане // *Зоол. журн*. Т. 36. Вып. 9. С. 1403–1411.
- Раков Н.В.* 1965. Материалы по распространению и экологии лося в Амуро-Уссурийском крае // *Биология и промысел лося*. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 28–65.
- Раков Н.В.* 1970. О факторах смертности кабана и его взаимоотношениях с хищниками в Приамурье // *Зоол. журн*. Т. 49. Вып. 8. С. 1220–1228.
- Раков Н.В.* 1975. Факторы смертности изюбря и его взаимоотношения с хищниками в Приамурье // *Копытные фауны СССР*. М.: Наука. С. 202–203.
- Раков Н.В.* 1979. О роли хищников в ограничении численности копытных в Приамурье и Приморье // *Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих*. М.: Наука. С. 58–59.
- Рандвезэр Т.Э.* 1985. Косуля в Эстонии // *Управление популяциями диких копытных животных*. М. С. 4–111.
- Рандвезэр Т.Э.* 1989. Экологические особенности и хозяйственное использование популяции косули (*Capreolus capreolus* L.) в Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- Рашек В.Л.* 1959. Лов сайгаков сетями // *Охота и охотничье хоз-во*. № 10. С. 8–10.
- Рашек В.Л.* 1963. Материалы по размножению сайгаков на острове Барса-Кельмес

- (Аральское море) // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Т. 20. С. 164–193.
- Рашик В.Л.* 1965. Зима в жизни сайгаков острова Барса-Кельмес // Охотничье-промысловые звери. М., Россельхозиздат. Вып. 1. С. 57–81.
- Рашик В.Л.* 1974. Биология сайгаков острова Барса-Кельмес: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Ребров А.Ф.* 1849. Перекочевье антилоп, диких коз и лошадей в Кумские камыши // Журн. сельск. хоз-ва и овцеводства. № 1. С. 17–18.
- Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Феоктистов А.Н., Фрисман Е.Я.* 2008. Модельный анализ динамики численности популяции лося уссурийского, обитающего на территории Среднего Приамурья России // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 111–112.
- Реймерс Н.Ф.* 1972. Экологические сукцессии и промысловые животные // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 67–108.
- Реймов Р.Р., Карабеков М.К.* 1986. Динамика численности сайгака в Каракалпакской части Устюрта // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 169–170.
- Реймов Р.Р., Карабеков М.К., Асенов Г.А.* 1986. Современное состояние среды обитания сайгака в Южном Приаралье и его охрана // Там же. С. 171–172.
- Ременцова М.М.* 1962. Бруцеллез диких животных. Алма-Ата. 272 с.
- Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995). 1996. М. 225 с.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В.* 1994. Микроэволюционный процесс. М. 364 с.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В., Пискунов О.Д., Овсякова Н.Э. и др.* 2001. Лось. Популяционно-биологический анализ лицензионной информации // Охотничьи животные России. М.: Центрохотконтроль. Вып. 4. 263 с.
- Романов В.С., Козло П.Г.* 1977. Копытные звери Белоруссии, их изучение, охрана и хозяйственное использование // Лесоведение и лесное хоз-во. Вып. 12. С. 144–155.
- Романов Ю.М., Беляков В.В.* 1980. Материалы по экологии лося на территории Калининградской области // Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение и использование. Калинин. С. 91–110.
- Романов Ю.М., Ромашин А.В.* 1982. Материалы по экологии европейской косули в Калининградской области // Вестн. зоологии. № 3. С. 48–52.
- Романовский В.П., Кочановский С.Б.* 1971. Влияние биотехнических мероприятий на численность копытных Беловежской пуши // Беловежская пуша. Минск: Урожай. Вып. 4. С. 152–167.
- Ромашов В.А.* 1979. Фауна гельминтов копытных животных в Усманском бору // Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж. С. 40–46.
- Ромашов В.А., Семенов В.А., Ромашов Б.В., Шелякин И.Д.* 1986. Распространенность дикроцелиоза животных в Воронежском и Хоперском заповедниках // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М. Ч. 2. С. 188–191.
- Росоловский С.В., Попова Т.В., Приклонский С.Г. и др.* 1988. Статистический анализ структуры и динамики популяции лося в Окском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 40–63.
- Русаков О.С.* 1967. Движение численности и распределение лося в Ленинградской

- области // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 3. С. 63–71.
- Русаков О.С.* 1979. Хищники как фактор динамики численности копытных на северо-западе СССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 61–62.
- Русаков О.С., Савельев В.Д., Никаноров А.С.* 1981. Остеодистрофия у кабана // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск. С. 167–175.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К.* 1984. Кабан (экология, ресурсы, хозяйственное значение на северо-западе СССР). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 207 с.
- Рухлядев Д.П.* 1941. Паразитофауна, заболевания и причина отхода диких млекопитающих животных Крымского заповедника // Науч.-метод. записки. Вып. 8. С. 78–79.
- Рухлядев Д.П.* 1948. Паразиты и паразитозы диких копытных и хищных животных горно-лесного Крыма // Паразитофауна и заболевания диких животных. М. С. 3–102.
- Рыковский А.С.* 1970. К вопросу о месте и роли гельминтов в динамике биоценозов // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 592–597.
- Рыковский А.С., Маклакова Л.П.* 1999. Воздействие зараженности гельминтами на устойчивость и продуктивность популяций копытных // Взаимоотношения паразита и хозяина. М. С. 88–92.
- Рычков П.И.* 1999. Топография Оренбургской губернии. Уфа: «КИТАП». 309 с. (По изд. 1762).
- Ряценко Л.* 1976. Пантовое оленеводство в Приморском крае. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во. 143 с.
- Сабанеев Л.П.* 1872. Звериный промысел в Уральских горах // Беседа. Кн. 6.
- Сабанеев Л.П.* 1875. Козуля и козлий промысел в Уральских горах // Природа. Кн. 4. С. 1–21.
- Сабанеев Л.П.* 1877. Волк // Природа. Кн. 2. С. 227–331.
- Сабанеев Л.П.* 1988. Охотничьи звери. М.: Физкульт. и спорт. 480 с.
- Саблин М.В.* 1997. Хищные и парнокопытные млекопитающие центра Русской равнины в позднем антропогене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.
- Саблина Т.Б.* 1953а. Прошлое и настоящее лося в заповеднике «Беловежская пуца» // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. Вып. 9. С. 206–216.
- Саблина Т.Б.* 1953б. Перспективы разведения копытных в широколиственных и смешанных лесах европейской части СССР // Там же. Вып. 9. С. 217–230.
- Саблина Т.Б.* 1955. Копытные Беловежской пуши // Там же. Вып. 15. 191 с.
- Саблинский А.К.* 1914. Опыт учета состояния и состава лосиных стад в Царскосельском уезде С.-Петербургской губернии // Материалы к познанию русского охотничьего дела. СПб. Вып. 3. С. 73–107.
- Савченко А.* 1997. Весенние миграции косули // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 43.
- Савченко А.* 1998. Тяжелая зима в жизни косули // Там же. № 12. С. 14–15.
- Савченко А.* 1999. Красноярский край: состояние охотничьих ресурсов // Там же. № 6. С. 8–10.
- Савченко А.* 2000. Миграции и гибель косуль // Там же. № 1. С. 18–21.
- Савченко А.* 2002. Миграции косули // Там же. № 9. С. 18–20.

- Савченко А.П., Мальцев Н.И.* 2002. Ресурсы косули Красноярского края и основы их рационального использования: методические рекомендации. Красноярск: Краснояр. гос. ун-т. 71 с.
- Саксонов С.В., Вехник В.П.* 1989. Материалы к летнему питанию лося в Жигулевском заповеднике // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 136–138.
- Салькина Г.П.* 1993. Современное состояние популяции тигра на юго-востоке Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 3. С. 45–53.
- Салькина Г.П.* 1994. Тигр в Лазовском заповеднике // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия. Владивосток. С. 98–102.
- Салькина Г.П.* 2000. Анализ зимнего маршрутного учета пятнистого оленя в Лазовском заповеднике // Анализ многолетних рядов наблюдений за природными компонентами в заповедниках Дальнего Востока. Владивосток: Наука. С. 26–33.
- Самигуллин Г.М.* 1989. Численность и распределение лося в Оренбургской области // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 138–140.
- Самигуллин Г.М.* 1990. Распределение и численность кабана в Оренбургской области // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т. 3. С. 113–114.
- Самойлов Е.Б.* 1973. Изюбр Восточного Забайкалья (черты морфологии, экология и хозяйственное значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 32 с.
- Сапоженков Ю.Ф.* 1975. Копытные Костромской области и их промысел // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 249.
- Сапожников Г.Н., Дуламцэрэн С.* 1982. Экологические особенности и современная численность сайгака – *Saiga tatarica mongolica* Vannikov в районе Шаргын-Гоби (Монголия) // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. № 1. С. 49–57.
- Саркисов В., Хохлов А.* 1982. Кабан Центрального Предкавказья // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 14–15.
- Сафронов В.М.* 2005. Экология и использование дикого северного оленя в Якутии. Якутск: ЯФ ГУ «Изд-во СО РАН». 188 с.
- Сафронов В.М.* 2007а. Численность и хозяйственное значение тундрового дикого северного оленя в Якутии // XII междунар. науч. конф. по арктическим копытным. Якутск. Ч. 2. С. 101–103.
- Сафронов В.М.* 2007б. Численность, ареал и миграции тундрового дикого северного оленя в Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 381–382.
- Сафронов В.М., Платонов П.Н., Аржаков И.Н.* 1990а. Численность и половозрастная структура тундровых популяций дикого северного оленя в Якутии // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т. 3. С. 175–176.
- Сафронов В.М., Платонов П.Н., Аржаков И.Н.* 1990б. Экология, численность и оптимизация промысла североякутских популяций дикого северного оленя // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР. Новосибирск. С. 6–14.
- Сафронов В.М., Решетников И.С., Ахременко А.К.* 1999. Северный олень Якутии: экология, морфология, использование. Новосибирск: Наука. 224 с.
- Сборник законов об охоте. 1875. СПб. 98 с.

- Свиридов Н.С.* 1978. Марал // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. пром-сть. С. 129–160.
- Северный олень в России. 1982–2002. 2003. М.: Триада-фарм. 400 с.
- Северцов Н.А.* 1854. Лось или сохатый // Вестн. естествен. наук. № 19. С. 290–299.
- Северцов Н.А.* 1861. Звери при-Уральского края // Акклиматизация. М. Т. 2. Вып. 2. С. 49–70.
- Северцов С.А.* 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 316 с.
- Северцов С.А., Саблина Т.Б.* 1953. Олень, косуля и кабан в заповеднике Беловежская пуща // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. Вып. 9. С. 140–205.
- Седов В.А., Ведерников В.А., Черниченко С.А.* 1992. Важнейшие инфекции диких парнокопытных животных (состояние проблемы в СНГ) // Болезни и паразиты диких животных. М. С. 4–11.
- Селюнина З.В., Уманец О.Ю.* 1989. Популяция пятнистого оленя в Черноморском заповеднике и ее влияние на растительность лесостепных участков // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 108–109.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* 1948. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского гос. заповедника. Вып. 2. С. 91–162.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* 1975. Дикий северный олень Кольского полуострова // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 169–172.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* 1977. Северный олень. М.: Наука. 94 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* 1980. Изменение экологии дикого оленя по фазам цикла колебаний численности // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 42–43.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* 1989. История дикого северного оленя на Кольском полуострове // Лесной северный олень Фенноскандии. Петрозаводск. С. 15–18.
- Семянов Л.П.* 1990. Демографические параметры популяции лося туруханской тайги // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 118.
- Сержанин И.Н.* 1955. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск: Изд-во АН БССР. 311 с. 1961 (второе издание). 318 с.
- Сержанин И.Н.* 1961. Млекопитающие Белорусской ССР. 2-е изд. Минск: Изд-во АН БССР. 318 с.
- Сидоров С.В.* 2000. Сайгак (*Saiga tatarica* L., 1766) // Охотничьи животные России. Вып. 2. С. 58–65.
- Сидоров С.В.* 2003. Сайгак Северо-Западного Прикаспия: состояние, перспективы развития // Териофауна России и сопредельных территорий. VII съезд териол. о-ва. М. С. 315–316.
- Сидоров С.В.* 2004. Сайгак (*Saiga tatarica* L., 1766) // Охотничьи животные России. Вып. 6. С. 66–73.
- Сидоров С.В.* 2007. Сайгак (*Saiga tatarica* L., 1766) // Охотничьи животные России. Вып. 8. С. 67–70.
- Сидоров С.В., Букреева О.М.* 1999. Популяционные циклы сайгака Северо-Западного Прикаспия // VI съезд териол. о-ва. М. С. 232.
- Сидоров С.В., Букреева О.М.* 2007. Состояние популяции сайгака Северо-Западного

- Прикаспия, ее развитие и использование // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 452.
- Сидорович В.Е.* 1989. Смертность в популяции лося // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай. Вып. 13. С. 116–120.
- Силантьев А.А.* 1897. Марал и его будущая роль в хозяйстве сибирских крестьян // Сел. хоз-во и лесоводство. СПб. Т. 3. С. 76–95.
- Силантьев А.А.* 1898. Обзор промысловых охот в России. СПб. 619 с.
- Силантьев В.* 2000. Бизоны в Америке // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 42–43.
- Симаков А.Ф., Бадло Л.П.* 1989. Сезонные особенности питания лося // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 140–141.
- Сицко А.* 1980. Упорядочить промысел таймырских оленей // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 8–9.
- Сицко А.* 1986. Рационально использовать ресурсы копытных // Там же. № 6. С. 1–2.
- Скалон В.Н.* 1975. Хозяйственное использование сайгаков // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 231.
- Скриба Г.В.* 1975. Взаимоотношения европейских оленей с лосями и косулями // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис. С. 101–102.
- Слободян А.А., Олейник Я.В.* 1975. Влияние хищников на популяцию копытных в лесах Прикарпатья // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 203–204.
- Слудский А.А.* 1953. Выселение «таежных» зверей в лесостепи и степи Западной Сибири и Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 53. Вып. 2. С. 14–32.
- Слудский А.А.* 1955. Сайгак в Казахстане // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Т. 4. С. 18–55.
- Слудский А.А.* 1956а. Фауна Казахстана и ее охрана // Там же. Т. 6. С. 3–27.
- Слудский А.А.* 1956б. Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 220 с.
- Слудский А.А.* 1961. Современное состояние запасов охотничье-промысловых зверей Казахстана и задачи их хозяйственного использования // I Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во Моск. ун-та. Т. 3. С. 93–96.
- Слудский А.А.* 1962. Взаимоотношения хищников и добычи (на примере антилоп и других животных и их врагов) // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Т. 17. С. 24–143.
- Слудский А.А.* 1963. Джугты в евразийских степях и пустынях // Там же. Т. 20. С. 5–88.
- Слудский А.А.* 1970. Проблема «хищник – жертва» в охотничьем хозяйстве Казахстана // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 467–471.
- Слудский А.А.* 1974. *Saiga tatarica* L. Его настоящее и будущее // I Междунар. конгр. по млекопитающим. М.: ВИНТИ. Т. 2. С. 204.
- Слудский А.А., Бадамшин Б.И., Бекенов А. и др.* 1981. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. Т. 3. Ч. 1. 244 с.
- Слудский А.А., Байдаuletов Р.Ж., Бекенов А. и др.* 1984. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. Т. 3. Ч. 4. 231 с.
- Слудский А.А., Бекенов А., Жевнеров В.В. и др.* 1983. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. Т. 3. Ч. 3. 248 с.
- Слудский А.А., Страутман Е.И.* 1955. Охотничье-промысловые звери Казахстана и задачи их хозяйственного использования // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Т. 4. С. 3–47.
- Слудский А.А., Страутман Е.И., Афанасьев Ю.Т.* 1962. Пушные ресурсы Казахстана и

- возможности развития охотничьего хозяйства в республике // Там же. Т. 17. С. 5–23.
- Слудский А.А., Фадеев В.А. 1975. Ресурсы и перспективы использования диких копытных Казахстана // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 232–233.
- Слудский А.А., Фадеев В.А. 1977. Сайгак в Казахстане и перспективы его промысла // Вестн. АН КазССР. № 3. С. 28–32.
- Слудский А.А., Шубин И.Г. 1961. Авиавизуальный учет охотничье-промысловых зверей в зоне пустынь Казахстана // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М. С. 28–29.
- Слудский А.А., Шубин И.Г. 1963. Авиавизуальный учет сайгаков, джейранов и ресурсов этой дичи в пустынях Казахстана // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во АН СССР. С. 84–91.
- Смирнов Е.Н. 1993. Группировка тигров Сихотэ-Алинского заповедника и сопредельной территории // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 3. С. 37–44.
- Смирнов Е., Микуэлл (Микэл) Д., Николаев И. и др. 1996. Проект «Амурский тигр» // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 16–18.
- Смирнов К.А. 1984а. Влияние лося на рост и восстановление ели в лесах южной тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Смирнов К.А. 1984б. Влияние лося на смену пород в лесах южной тайги // Растительная фауна в биогеоценозах суши. М. С. 163–165.
- Смирнов К.А. 1986. Использование лосем (*Alces alces*) кормовых ресурсов в южной тайге при высокой плотности популяции // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 3. С. 436–443.
- Смирнов К.А. 1987. Роль лося в биоценозах южной тайги. М.: Наука. 113 с.
- Смирнов М. 1978. Кабан в Бурятии // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 16–17.
- Смирнов М.Н. 1978. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука. 189 с.
- Смирнов М.Н. 1980. Дикие копытные Тувинской АССР // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 104–105.
- Смирнов М. 1981. Северный олень Бурятии // Охота и охотничье хоз-во. № 11. С. 18–19.
- Смирнов М. 1982. Лось в Бурятии // Там же. № 6. С. 10–11.
- Смирнов М. 1984. Марал в Бурятии // Там же. № 12. С. 10–12.
- Смирнов М.Н. 1986. Благородный олень (*Cervus elaphus* L.) в бассейне Байкала // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 63–76.
- Смирнов М. 1988. Марал в Туве // Охота и охотничье хоз-во. № 12. С. 8–10.
- Смирнов М.Н. 1989а. Региональные особенности экологии и промысла марала в Тувинской АССР // Экологические исследования в заповедниках Южной Сибири. М. С. 5–17.
- Смирнов М.Н. 1989б. Дикие копытные на юге Сибири (исторические изменения населения, проблемы использования) // Управление популяциями диких копытных животных. Киров. С. 59–75.
- Смирнов М.Н. 1990а. Материалы к обоснованию методов определения рациональных норм, структур и сроков отстрела диких копытных животных в Южной Сибири // Вопросы охотоведения Сибири. Красноярск. С. 133–147.
- Смирнов М.Н. 1990б. Динамика популяционной структуры сибирской косули и вопросы оптимизации промыслового использования ее ресурсов (на примере Тувинской АССР) // Экология диких животных и растений и их использование. Крас-

- ноябрьск. С. 61–69.
- Смирнов М.Н. 1990. Материалы к познанию морфологии и биологии диких северных оленей Тувы // Вопросы охотоведения Сибири. Красноярск. С. 84–108.
- Смирнов М.Н. 1992. Экология миграционного процесса у сибирской косули // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та. С. 118–139.
- Смирнов М.Н. 1994. Крупные промысловые млекопитающие Южной Сибири (история формирования видового состава, ресурсы, экологические основы использования и охраны): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 68 с.
- Смирнов М.Н. 1996. Охотники и охотничье хозяйство в доземледельческий период. Красноярск, 65 с.
- Смирнов М.Н. 1999а. Лось в Южной Сибири // VI съезд териол. о-ва. М. С. 237.
- Смирнов М. 1999б. Лось в верховьях Енисея // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 10–11.
- Смирнов М.Н. 1999в. К вопросу снижения видового разнообразия крупных промысловых млекопитающих Южной Сибири // VI съезд териол. о-ва. М. С. 238.
- Смирнов М.Н. 2001. Кабан в центре Азии // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 12–15.
- Смирнов М.Н. 2007. Благодородный олень в Южной Сибири. Красноярск. Ч. 2. 260 с.
- Смирнов М.Н., Зырянов А.Н. 2003. Кабарга (*Moschus moschiferus* L., 1758) в Красноярском крае // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 169–179.
- Смирнов М., Туманов И., Кожечкин В. 2003. Кабарга и ее враги // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 2–4.
- Смирнов Ю.А. 1965. Влияние охоты на охотничье-промысловую фауну Казахстана. Алма-Ата: Кайнар. 240 с.
- Смирнов Ю.А. 1970. Учет сайгака на территории Казахской ССР // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 340–344.
- Смоктунувич Е.А. 1980. Некоторые факторы, определяющие динамику численности европейской косули Беловежской Пущи // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай. Вып. 4. С. 132–139.
- Смоктунувич Е.А. 1983. Олень и косуля и местах совместного обитания // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 19.
- Собанский Г.Г. 1970. Марал (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) Алтай: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 25 с.
- Собанский Г.Г. 1975. Состояние запасов марала в Горно-Алтайской автономной области // Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул. С. 296–298.
- Собанский Г.Г. 1988. Промысловые звери Горного Алтая. Новосибирск: Наука. 159 с.
- Собанский Г. 1990а. Косуля в Горном Алтае // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 12–14.
- Собанский Г.Г. 1990б. Динамика численности лося в Горном Алтае // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 91.
- Собанский Г.Г. 1992а. Копытные Горного Алтая. Новосибирск: Наука. 257 с.
- Собанский Г.Г. 1992б. Марал в горах Алтая // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та. С. 95–105.
- Собанский Г.Г. 1996. Многоснежье – грозный фактор в жизни оленей // Охота и охот-

- ничье хоз-во. № 2. С. 4–7.
- Собанский Г.Г. 1997. За маралом по Алтаю и Саянам // Там же. № 10. С. 12–14.
- Собанский Г.Г. 2005. Звери Алтая. Крупные хищники и копытные. Барнаул: ГИПП «Алтай». 373 с.
- Собанский Г.Г., Федосенко А.К. 1980. Распространение и численность марала (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) в СССР // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 132–148.
- Собанский Г.Г., Часовских В.А. 2002. Антропогенная трансформация фауны крупных млекопитающих на юго-востоке Горного Алтая: история и современность // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 107. Вып. 3. С. 3–7.
- Соков А.И. 1985. Таджикистан // Волк. М.: Наука. С. 510–513.
- Соколов В.А. 1980. Лоси Тюменского республиканского заказника // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 260–261.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А. 1981. Сибирская косуля. М.: Наука. 144 с.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н. 1991. Радиопрослеживание мигрирующей популяции сибирской косули // Докл. АН СССР. Т. 320. № 4. С. 1018–1024.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Минаев А.Н. 1986. Участки обитания европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) на востоке ареала // Докл. АН СССР. Т. 29. Вып. 5. С. 1267–1271.
- Соколов В., Жирнов Л., Еремеев А. и др. 1991. Валютная лихорадка и сайгаки // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 1–3.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. 1993. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Копытные. М.: Наука. 527 с.
- Соколов Г.А. 1975. Распространение, численность и экология дикого северного оленя в центральной части Западного Саяна // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 191–198.
- Соколов Г.А. 1976. Дикий северный олень в горах юга Сибири и проблема восстановления его численности // Дикий северный олень. Бюл. науч.-техн. информ. НИИСХ Крайнего Севера. Вып. 12–13. С. 88–90.
- Соколов Г.А. 1983. Дикий северный олень гор юга Сибири // Дикий северный олень. М. С. 122–130.
- Соколов Г.А. 2007. Состояние численности соболя в России, концепция рационального ресурсопользования // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 467.
- Соколов Н.В., Баранов А.В. 2007. Лось и пресс охоты // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 406–407.
- Соколов С.С. 1951. Материалы по экологии сайги *Saiga tatarica* L. // Вестн. АН КазССР. № 3. С. 143–151.
- Соловьев А.Н. 2005. Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология. М.: Пасва. 288 с.
- Соловьев А.Н. 2007. Кабан в Кировской области на фоне общих биоклиматических тенденций // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. С. 414–415.
- Соловьев Д.К. 1921. Саянский промыслово-охотничий район и соболиный промысел в нем. Пг. 485 с.
- Соловьев Д.К. 1922. Промыслы копытных зверей и лесной дичи в России // Ежегодник

- Всерос. союза охотников. С. 53–73.
- Соломатин А.О.* 1972. Кабан Тургайского плато и природная среда // Основные проблемы териологии. М.: Наука. (Тр. МОИП. Отд. биол. Т. 48). С. 238–251.
- Соломатин А.О.* 1973. Современное состояние европейского благородного оленя в Воронежском заповеднике // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М.: Наука. С. 144–145.
- Соломатин А.О.* 1974. Благородный олень русской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 1. С. 54–64.
- Соломатин А.О.* 1980. Последствия интенсивного промысла самцов лося // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 263.
- Соломаха А.И., Павлов Б.М., Штеле А.Л.* 1985. Научные и практические основы создания промыслового оленеводства // Экология, охрана и хозяйственное использование диких северных оленей. Новосибирск. С. 3–16.
- Сорока Б.* 1957. О сайгаках // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 17–18.
- Стародынова А.К.* 1974а. Болезни лосей, маралов и кабанов в лесных угодьях Калининской и Московской областей // Тр. Завидовского гос. научно-опытного заповедника. М.: Воениздат. Вып. 3. С. 147–172.
- Стародынова А.К.* 1974б. Локализация и степень проявления туберкулезных поражений у диких свиней // Там же. Вып. 3. С. 185–194.
- Стародынова А.К.* 1979. Некоторые вопросы ветеринарной службы в Завидовском государственном научно-опытном заповеднике // Там же. Вып. 4. С. 122–134.
- Стародынова А.К., Сыроежкин Ю.М.* 1979. Опыт борьбы с метастронгилезом диких свиней // Там же. Вып. 4. С. 148–157.
- Стахеев В.А., Сонникова А.Е., Завацкий Б.П., Желтухина Т.И. и др.* 1999. Саяно-Шушенский заповедник // Заповедники Сибири. М.: ЛОГАТА. Т. 1. С. 116–127.
- Степанова В.В., Охлопков И.М.* 2007. Численность и плотность населения благородного оленя в Якутии // XII междунар. науч. конф. по арктическим копытным. Якутск. Ч. 2. С. 112–113.
- Строков В.В.* 1965. Заметки об осеннем питании лося в Сибири // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 159–161.
- Субботин А.М.* 1980. Распространение и биотопическое размещение парнокопытных (Artiodactyla) и хищных (Carnivora) в горах Хамар-Дабана (Прибайкалье) // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 115–122.
- Суворов А.П.* 1989. Марал в заповеднике «Столбы» и проблема его хозяйственного использования в Красноярском крае // Современное состояние биотических компонентов биогеоценозов заповедника «Столбы». Изд-во Красноярского ун-та. С. 35–66.
- Суворов А.* 2001. Покончить с волчьим оброком // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 4–5.
- Суворов А.* 2004. Волк и копытные: грани управления // Там же. № 3. С. 1–3.
- Суворов А.П.* 2005. Волк Тунгусского плато – проблема хищничества // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск. С. 308–314.
- Сухомиров Г.И.* 1968. Хозяйственное использование копытных животных в Хабаровском крае // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИ животного сырья и пушнины. Вып. 22. С. 95–101.
- Сухорослов М.С.* 1972. Экологические особенности и хозяйственное значение кабана

- ЦЧО: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 18 с.
- Сыроечковский Е.Е. 1975. Проблема дикого северного оленя в СССР на современном этапе // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 14–50.
- Сыроечковский Е.Е. 1982. Дикий северный олень в СССР (современное состояние и динамика популяций, экологические основы охраны и рационального использования) // Промысловая териология. М.: Наука. С. 53–71.
- Сыроечковский Е.Е. 1986. Северный олень. М.: Агропромиздат. 256 с.
- Сыроечковский Е.Е. (младший). 1987. Антропогенная трансформация ресурсов некоторых видов промысловых животных Енисейского таежного Севера // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М. Ч. 1. С. 112–115.
- Сыроечковский Е.Е. (младший). 1990. Ресурсы охотничье-промысловых животных Енисейского Севера, их динамика и использование // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука. С. 210–213.
- Сыроечковский Е.Е., Жуков М.А., Новиков Г.В., Аболищ А.С. 1990. Лено-оленинская популяция дикого северного оленя *Rangifer tarandus* (динамика численности, миграции, вопросы рационального использования и охраны) // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 7. С. 122–131.
- Сыроечковский Е.Е., Рогачева Е.В. 1975. Животный мир СССР (география ресурсов). М.: Мысль. 440 с.
- Сытин В. 1927. О сайгаке в Волго-Кумских степях // Охотник. № 2. С. 24.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др. 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 650 с.
- Татаринов К.А. 1986. Зверовая охота – основа трудовой деятельности древнего населения Вольно-Подольи // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 32.
- Теплов В.П. 1938. Волк в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказского гос. заповедника. Вып. 1. С. 343–366.
- Теплов В.П. 1948. О причинах гибели лосей и факторах, влияющих на ее интенсивность // Зоол. журн. Т. 27. Вып. 1. С. 78–85.
- Теплов В.П. 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Вып. 8. С. 5–221.
- Тимофеев В.К. 1934. Материалы по биологии и экологии млекопитающих острова Барса-Кельмес в связи с акклиматизацией на нем желтого суслика-песчаника (*Citellus fulvus* Licht) // Зоол. журн. Т. 13. Вып. 4. С. 731–758.
- Тимофеева Е.К. 1965. Питание и лесохозяйственное значение лося на северо-востоке Ленинградской области // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 2. С. 136–158.
- Тимофеева Е.К. 1967. К методике изучения зимней экологии лося // Там же. Сб. 3. С. 257–265.
- Тимофеева Е.К. 1974. Лось. Л.: Изд-во ЛГУ. 167 с.
- Тимофеева Е.К. 1982. Роль кабана в биоценозе лесостепных дубрав // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 307.
- Тимченко Н.Г. 1972. К истории охоты и животноводства в Киевской Руси (позднее Поднепровье). Киев: Наукова думка. 204 с.
- Тирронен К.Ф. 2008. Лось и крупные хищники в Карелии // Лось (*Alces alces* L., 1758) в

- девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 127–129.
- Тирронен К.Ф., Панченко Д.В. 2007. Лось и волк в Карелии в начале нового тысячелетия // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 492.
- Титов Э.К., Шингарев Р.С. 1970. Особенности формирования полового состава популяции кабана Сары-Челекского заповедника // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С. 95–96.
- Тихоненко В.В. 1970. Изюбрь в Приморье и Нижнем Приамурье // Вопросы производственного охотоведения Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. С. 259–263.
- Тихоненко В.В. 1971. Состояние популяции изюбря на Сихотэ-Алине // Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 69–77.
- Тихонов А. 1997. Охотничьи ресурсы России // Охота и охотничье хоз-во. № 9. С. 1–3.
- Тихонов Ф. 1956. В защиту сайгака // Охота и охотничье хоз-во. № 8. С. 15.
- Ткаченко К.Н. 1996. Тигр, *Panthera tigris* (Carnivora, Felidae) в Большехецирском заповеднике (Хабаровский край) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 11. С. 1729–1736.
- Толкач В.Н. 1975. Роль древесных и кустарниковых пород в питании копытных Беловежской пуши // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 185–186.
- Томирдиаро С.В. 1977. Изменения физико-географической обстановки на равнинах Северо-Восточной Азии на границе плейстоцен – голоцен как основная причина вымирания териофауны мамонтового комплекса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 73. С. 64–72.
- Троцкий Г.А. 1972. Лоси Карелии. Петрозаводск. 71 с.
- Троцкий Г.А. 1974. Численность и промысел лося в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 161–173.
- Трофимов Б.А. 1955. К вопросу о происхождении и развитии фаун млекопитающих четвертичного периода умеренной и северной зон // Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода. Т. 12. С. 106–120.
- Туцицина Л.Ф. 1988. Динамика численности и размещения кабана (*Sus scrofa*) в Дарвинском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 128–139.
- Туркин Н.В. 1889. Законы об охоте. Критическое исследование русских охотничьих законоположений. М.: Изд. журн. «Природа и охота». 219 с.
- Туркин Н. 1898. Исторический очерк деятельности Императорского Общества размножения охотничьих и промысловых животных и правильной охоты за 25-летний период существования, 1872–1897 // Природа и охота. Кн. 1. Приложение. С. 1–115.
- Туркин Н.В. 1899. Промысел на кабанов в области их распространения в России // Природа и охота. Июль. С. 1–8.
- Туркин Н.В., Сатунин К.А. 1902. Звери России. М.: Изд. Н.В. Туркина. 506 с.
- Турса Г. 1987. Залог успеха – интенсивная биотехния // Охота и охотничье хоз-во. № 6. С. 4–6.
- Тычкин Я. 2008. Хочется верить и надеяться // Охота – нац. охотничий журнал. № 10. С. 14–15.
- Тышкевич В.Е. 1997. Факторы смертности молодняка косули в Беларуси // Вопросы

- прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров. С. 192–193.
- Уатт К. 1971. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир. 463 с.
- Улитин А.А. 2005. Охотничье хозяйство и природопользование России на рубеже веков. М.: Вече. 512 с.
- Унжаков В.В. 1986. Особенности зимней экологии лося (*Alces alces* L.) Верхнего Приобья // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 76–80.
- Унжаков В.В., Фалеев В.И. 1989. Влияние промысла на демографическую и фенотипическую структуру популяции лося // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М. Ч. 1. С. 141–143.
- Уола-Айан А. 2005. Особенности взаимоотношения волка с дикими и домашними копытными // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск. С. 184–189.
- Успенский С.М. 1976. Овцебык в СССР // Природа. №1. С. 58–63.
- Успенский С., Хахин Г. 1993. Новая земля сегодня // Охота и охотничье хоз-во. № 1. С. 1–3.
- Устинов С. 1988. Благородный олень Прибайкалья // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 12–14.
- Устинов С.К., Лобанов П.Н. 1983а. К эколого-морфологической характеристике косули бассейна реки Кулинги // Экология. № 2. С. 81–82.
- Устинов С., Лобанов П. 1983б. Лось Западного Прибайкалья // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 10–12.
- Устинов С.К., Дворяджина Н.М. 1998. Кабарга в Иркутской области // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. С. 73–79.
- Ушаков В. 1934. Видовой запрет на пушных и копытных зверей // Охотник Сибири. № 3. С. 12–13.
- Ушков С.Л. 1954. Переходы косули на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 59. Вып. 5. С. 9–12.
- Фадеев В.А. 1975. Динамика численности сайгаков в Казахстане // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 136–137.
- Фадеев В.А. 1980. Влияние джутов на численность сайгаков в Казахстане // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 212–213.
- Фадеев В.А. 1981. Волк (распространение и численность) // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. Т. 3. Ч. 1. С. 12–15.
- Фадеев В.А. 1986. Сайгак в Казахстане (численность, промысел) // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 182–183.
- Фадеев В.А., Иванов А.А. 1988. Численность сайгаков в Казахстане в зависимости от кормовых ресурсов // Экология и поведение млекопитающих Казахстана. Алма-Ата. С. 37–47. (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Т. 44).
- Фадеев В.А., Исмагилов Е.Ж. 1987. Влияние антропогенных факторов на поголовье сайгаков // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М. Ч. 1. С. 195–197.
- Фадеев В.А., Слудский А.А. 1982. Сайгак в Казахстане (экология, хозяйственное значение). Алма-Ата: Наука. 160 с.
- Фадеев В.А., Слудский А.А. 1983. Сайгак // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата:

- Наука. Т. 3. Ч. 3. С. 56–92.
- Фадеев В., Шаад А. 1978. Промысел сайгака в Казахстане // Охота и охотничье хозяйство. № 10. С. 10–12.
- Фадеев Е.В. 1968. Кабаны Центральной России // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 12–13.
- Фадеев Е.В. 1969. Результаты искусственного расселения некоторых видов диких копытных животных в охотничьих хозяйствах России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 1. С. 37–46.
- Фадеев Е.В. 1973а. Динамика численности кабана (*Sus scrofa*) в Европейской России // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 8. С. 1214–1219.
- Фадеев Е.В. 1973б. К экологии кабана Центральной России // Вестн. Моск. ун-та. Биология, почвовед. № 5. С. 5–28.
- Фадеев Е. 1975. Кабан в европейской части СССР // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 16–17.
- Фадеев Е. 1977. Кабан в Подмосковье // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 12–13.
- Фадеев Е.В. 1978а. Кабан // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная промышленность. С. 256–293.
- Фадеев Е. 1978б. Итоги дискуссии // Охота и охотничье хозяйство. № 1. С. 6–8.
- Фадеев Е.В. 1980. Современное состояние североευропейской части ареала кабана // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 49–50.
- Фадеев Е.В. 1981. О динамике северной границы ареала кабана в Восточной Европе // Биол. науки. № 9. С. 56–64.
- Фадеев Е.В. 1982. Размещение и динамика численности кабана на восточноевропейской окраине ареала // Биол. науки. № 3. С. 53–57.
- Фадеев Е.В. 1983. Ареал и численность европейского оленя в СССР // Биол. науки. № 12. С. 35–40.
- Фадеев Е.В. 1986. Динамика фауны копытных лесов Русской равнины // Биол. науки. № 9. С. 15–23.
- Фадеев Е.В. 1987а. Размещение ресурсов лося в северо-восточной части нечерноземного центра России // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 2. С. 3–9.
- Фадеев Е.В. 1987б. Кабан // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 10–13.
- Фадеев Е.В. 1990. К восстановлению фауны копытных в лесах Среднего Подонья // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 47–53.
- Фадеев Е.В. 1998. Размещение населения кабана в Волго-Камском крае во второй половине XX столетия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 2. С. 22–26.
- Фандеев А.А. 1965. Размножение и развитие сайгака в связи с вопросами рационализации промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Федоров Ф.Ф. 1978. Использование лосем несвойственных кормов в условиях истощения естественных кормовых ресурсов // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 122–123.
- Федосенко А.К. 1980. Марал. Алма-Ата: Наука. 200 с.
- Федосенко А.К. 1986. Взаимоотношения крупных хищников и копытных в горах юго-востока Казахстана и Южной Сибири // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 4–21.
- Федосенко А.К., Жиряков В.А. 1979. Взаимоотношения хищников и диких копытных в

- Северном Тянь-Шане и Джунгарском Алатау // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 72–74.
- Фертиков В., Егоров А. 1997. Как спасти кабанов от чумы // Охота и охотничье хозяйство. № 10. С. 15.
- Фертиков В.И., Размахнин В.Е. 1990. Управление популяциями лосося в РСФСР // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар. С. 123.
- Фертиков В.И., Сицко А.В., Новиков Б.В. 1983. Состояние и использование ресурсов дикого северного оленя // Дикий северный олень. М. С. 5–16.
- Фертиков В.И., Сонин М.Д., Рыковский А.С., Егоров А.Н. 1999. Гельминты диких копытных национального парка «Завидово». Тверь. 80 с.
- Фертиков В.И., Тихонов А.А., Новиков Б.В. 2003. Современное состояние популяций и численность дикого северного оленя в России // Северный олень в России. 1982–2002. М.: Триада–фарм. С. 56–72.
- Фетисов А.С. 1953. Косуля в Восточной Сибири. Иркутск: Обл. изд-во. 73 с.
- Филимонов А.Н. 1979. О возможной селективной роли волка в период отела сайги // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 142–143.
- Филимонов А.Н., Лантев С.П. 1975. Наблюдения за волком и сайгой на юге Актюбинской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 207–208.
- Филонов К.П. 1974. Особенности населения сибирской косули на Южном Урале // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 26–40.
- Филонов К.П. 1975. Экологическая замещаемость факторов смертности в популяциях копытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 206–207.
- Филонов К.П. 1976. Смертность в популяциях копытных животных в заповедниках европейской части РСФСР // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 103–143.
- Филонов К.П. 1977. Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть. С. 5–228.
- Филонов К.П. 1979. Особенности движения численности парнокопытных животных (Artiodactyla) в условиях заповедного режима на примере семейства Cervidae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 48 с.
- Филонов К.П. 1983. Лось. М.: Лесн. пром-сть. 248 с.
- Филонов К. 1988. Сохатый // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 8–10.
- Филонов К.П. 1988. Географическая изменчивость смертности молодняка в популяциях лосося // Экология популяций. М. Ч. 2. С. 118–120.
- Филонов К.П. 1989. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.: Наука. 254 с.
- Филонов К.П. 1993. Оценка состояния популяций оленьих. М.: Наука. 271 с.
- Филонов К.П., Калецкая М.Л. 1982. Лось и волк в Дарвинском заповеднике // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. С. 1893–1900.
- Филонов К.П., Калецкая М.Л. 1984. Особенности воспроизводства популяции лосося Дарвинского заповедника // Там же. Т. 63. Вып. 8. С. 1232–1241.
- Филонов К.П., Калецкая М.Л. 1985. Воздействие волка на диких копытных животных // Волк. М.: Наука. С. 336–354.
- Филь В.И. 1969. Численность и распространение маралов (*Cervus elaphus*) в Казахстане // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 10. С. 1552–1557.
- Филь В. 1975. Пенжинский лось // Охота и охотничье хозяйство. № 3. С. 12–13.

- Филь В.И.* 1976. Некоторые особенности экологии и хозяйственного использования дикого северного оленя на юге п-ва Камчатка // Дикий северный олень. Бюл. науч.-техн. информ. НИИСХ Крайнего Севера. Вып. 12–13. С. 99–102.
- Филь В.И.* 1978. К вопросу о промысловом управлении популяциями северного оленя на Камчатке // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий. Науч. конф. М. С. 83–84.
- Флеров К.К.* 1955. Основные черты формирования фауны млекопитающих четвертичного периода в северном полушарии // Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода. Т. 12. С. 121–126.
- Флеров К.К.* 1976. История бизонов и причины изменения их ареалов // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 166–175.
- Флинт В.Е.* 2000. Стратегия сохранения редких видов в России: теория и практика. М.: ГЕОС. 328 с.
- Фомушкин В.М., Максимов А.А.* 1992. Распространение болезней диких животных и меры профилактики // Болезни и паразиты диких животных. М. С. 12–19.
- Формозов А.Н.* 1935. Колебание численности промысловых животных. М.-Л.: КОИЗ. 108 с.
- Формозов А.Н.* 1942. Изучение колебаний численности промысловых животных и организация «прогнозов урожая» в охотничьем хозяйстве СССР за период 1917–1942 гг. // Зоол. журн. Т. 21. Вып. 6. С. 251–258.
- Формозов А.Н.* 1946. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП. 152 с.
- Формозов А.Н.* 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С. 172–196.
- Формозов А.Н.* 1990. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц. М.: Изд-во МГУ. 288 с.
- Хахин Г.В.* 1983. Некоторые особенности поведения сайгаков // Прикладная этология. М.: Наука. С. 258–259.
- Хахин Г.В.* 1986. Сохранение сайгаков в местах интенсивного природопользования // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 183–184.
- Херувимов В.Д.* 1967а. Рациональный способ добычи лосей // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 3. С. 142–152.
- Херувимов В.Д.* 1967б. О некоторых паразитах и болезнях лосей Тамбовской области // Там же. Сб. 3. С. 317–328.
- Херувимов В.Д.* 1969. Лось. Воронеж: Центр.-Черноземное кн. изд-во. 432 с.
- Херувимов В.Д.* 1984. Некоторые особенности зимнего питания лосей // Экология. № 3. С. 42–47.
- Храмцов В.* 2001. Олень-цветок в смертельной опасности // Охота и охотничье хозяйство. № 12. С. 9.
- Цалкин В.И.* 1956. Материалы для истории скотоводства и охоты в древней Руси // Материалы и исследования по археологии СССР. М.: Изд-во АН СССР. № 51. 186 с.
- Цалкин В.И.* 1958. Фауна из раскопок археологических памятников Среднего Поволжья (материалы для истории скотоводства и охоты в СССР) // Там же. № 61. С. 221–281. (Тр. Куйбышевской археолог. экспедиции. Т. 2).
- Цалкин В.И.* 1962. К истории животноводства и охоты в Восточной Европе // Там же. №

107. 129 с.

- Цалкин В.И.* 1963. К истории млекопитающих восточноевропейской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 68. Вып. 2. С. 43–62.
- Цаплюк О.Э.* 1966. Половая цикличность у сайгака // Охотничье-промысловые звери Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 193–211. (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. Т. 26).
- Цаплюк О.Э.* 1970. Некоторые особенности в размножении сайгаков на острове Барса-Кельмес в Центральном Казахстане // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С. 96–97.
- Цаплюк О.Э.* 1982. Возрождение сайгака. Алма-Ата: Кайнар. 108 с.
- Царев С.А.* 1989а. Сезонные изменения социальной структуры и территориального поведения кабана (*Sus scrofa* L.): Автор. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Царев С.А.* 1989б. Механизмы расселения кабанов // Современные проблемы охотничьего хозяйства. М. С. 83–94.
- Царев С.А.* 2000. Кабан. Социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России. М. Вып. 3. 113 с.
- Царев Ю.С.* 1980а. Миграции лосей на левобережье Среднего Енисея // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 213–215.
- Царев Ю.С.* 1980б. Авиачет лося на Среднем Енисее // Там же. С. 51–53.
- Червонный В.В.* 1967. Об экологии, лесохозяйственном значении и промысле лося на Карельском перешейке // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 3. С. 177–188.
- Червонный В.В.* 1969. Структура популяции лося на территории европейской части РСФСР // Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров. Ч. 1. С. 224–226.
- Червонный В.В.* 1970. Ресурсы диких копытных в европейской части РСФСР и разработка мероприятий по их рациональному использованию // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск. Вып. 2. С. 17–19.
- Червонный В.В.* 1975а. Региональные особенности размножения, гибели и возрастной структуры населения лося в европейской части // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 31.
- Червонный В.В.* 1975б. Взаимоотношения волка и лося // Там же. С. 208–209.
- Червонный В.В.* 1975в. Распределение, плотность населения и динамика численности лося в европейской части РСФСР // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского гос. заповедника. Вып. 11. С. 255–279.
- Червонный В.* 1980а. Пятнистый олень на Оке и Ладоге // Охота и охотничье хоз-во. № 7. С. 18–19.
- Червонный В.В.* 1980б. Итоги 40-летней акклиматизации пятнистого оленя в Окском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 274–275.
- Червонный В.В.* 1980в. Особенности размножения кабанов в Окском заповеднике // Там же. С. 215–216.
- Червонный В.В., Москвитин С.А.* 2008. Лицензионная добыча лося и его потери, не связанные с охотой, в Белгородской области // Вестн. охотоведения. Т. 5, № 2. С. 162–166.
- Черкасов А.А.* 1962. Записки охотника-натуралиста. М.: Изд-во АН СССР. 504 с.

- Черкасов А.А. 1990. Записки охотника Восточной Сибири. М.: Физкульт. и спорт. 574 с.
- Чернявский Ф.Б. 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 389 с.
- Чернявский Ф.Б. 2002. Популяционная динамика леммингов // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1135–1165.
- Чернявский Ф.Б., Домнич В.И. 1989. Лось на северо-востоке Сибири. М.: Наука. 127 с.
- Чернявский Ф.Б., Железнов Н.К., Домнич В.И. 1980. Лось на северо-востоке Сибири // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 217–219.
- Чичикин Ю.Н., Воробьев Г.Г. 1967. Дикий кабан юга Киргизии. Фрунзе: Изд-во Кыргызстан. 80 с.
- Чувашов Г.И., Мараков С.В. 1983. Численность и распределение дикого северного оленя на полуострове Гыданский и прилегающих к нему островах // Биология и промысел охотничьих животных. Пермь. С. 65–68.
- Шаймуханбетов О. 2004. Сохранение сайги в Центральном Казахстане: общественные организации, государство и местное население // Степн. бюл. № 15. С. 28–31.
- Шапошников Л.В. 1951. Питание лося в Мордовском заповеднике и меры к дальнейшему увеличению его поголовья // Охрана природы. М. Вып. 13. С. 75–92.
- Шаргаев М.А. 1972. Изменения численности и размещения копытных Витимского плоскогорья под воздействием антропогенного фактора // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 496–497.
- Шаргаев М.А. 1988. К экологии и охране дикого северного оленя в Бурятской АССР // Экология. № 3. С. 73–75.
- Шварц С.С. 1969а. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Вып. 65. 198 с.
- Шварц С.С. 1969б. Популяционная экология – теоретическая основа охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. № 4. С. 16–17.
- Шварц С.С. 1970. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М. С. 74–77.
- Шварц С.С. 1974а. Популяция – элементарный объект охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. № 10. С. 16–17.
- Шварц С.С. 1974б. Биологические основы охотничьего хозяйства // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров. С. 9–11.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Швец В.Г. 1980. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность копытных в Приамурье // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 54–57.
- Шевцов А.А., Караулов А.К., Дудников С.А., Титов М.А. и др. 2008. Анализ риска заноса и распространения африканской чумы свиней (АЧС) на территории Российской Федерации и Закавказья (ситуация на июнь 2008). Владимир. 50 с.
- Шелякин И.Д. 1990. Дикроцелиоз диких копытных животных Воронежской области // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М. Т. 3. С. 128–129.
- Шер А.В. 1986. История и эволюция лосей // Биология и использование лося. М.: Наука. С. 6–35.
- Шиков А.Т., Балинский В.П., Федулов О.В. 1992. Классическая чума свиней у диких кабанов на Украине // Болезни и паразиты диких животных. М. С. 101–102.

- Шилов А.Т., Гришиок Л.П.* 1995. Экологические и эпизоотологические особенности классической чумы диких кабанов // Актуальные вопр. ветеринарной вирусологии. Покров. С. 50–51.
- Шилов И.А.* 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 261 с.
- Шилов И.А.* 1997. Экология. М: Высш. шк. 512 с.
- Шималов В.Т., Дорощук Л.П., Касач Л.А., Бурак М.Н. и др.* 1975. Хищничество и эпизоотии как факторы, обуславливающие численность диких копытных в Белоруссии // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 209–211.
- Шоль В.А.* 1979. Сдвиги в зараженности гельминтами маралов при их полувольном содержании // Новое в технологии пантового оленеводства. Барнаул. С. 68–70.
- Шостак С.В.* 1975а. О плодовитости европейского благородного оленя в Беловежской пуще // Беловежская пуща. Минск: Ураджай. Вып. 9. С. 137–144.
- Шостак С.В.* 1975б. Половозрастной состав, пространственная структура европейского благородного оленя в Беловежской пуще // Там же. Вып. 9. С. 144–155.
- Шостак С.В.* 1975. Комплекс биотехнических мероприятий в Беловежской пуще // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 256–257.
- Шостак С.В.* 1978. Численные соотношения европейского благородного оленя с другими копытными // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай. Вып. 2. С. 130–139.
- Шостак С.В.* 1983. Морфо-экологический анализ и динамика популяции европейского благородного оленя Беловежской пущи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 23 с.
- Шостак С.В., Буневич А.Н.* 1986. Влияние рыси на популяцию европейского благородного оленя // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М. Т. 3. С. 76–77.
- Шостак С.В., Василюк И.Ф.* 1976. Болезни европейского благородного оленя и их профилактика // Беловежская пуща. Минск: Ураджай. Вып. 10. С. 93–108.
- Шперк Ф.* 1885. Россия Дальнего Востока // Зап. Рус. геогр. о-ва по общей географии. СПб. Т. 14. С. 503.
- Штарев Ю.Ф.* 1966. Результаты акклиматизации пятнистого оленя в Мордовской АССР // Тр. Мордовского гос. заповедника. Вып. 3. С. 55–125.
- Штарев Ю.Ф.* 1970. Результаты акклиматизации марала в Мордовской АССР // Тр. Мордовского гос. заповедника. Вып. 5. С. 137–170.
- Штильмарк Ф.Р., Азаров В.И.* 1975. Дикий северный олень в бассейне реки Конды // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 186–189.
- Штильмарк Ф.Р., Сухомиров Г.И., Сапаев В.М., Кучеренко С.П.* 1970. Динамика запасов охотничье-промысловых зверей Нижнего Приамурья за последние сто лет // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. Вып. 3. С. 29–39.
- Штуббе К., Данилкин А.* 1992. Хозяйственное значение, рациональное использование ресурсов и охрана // Европейская и сибирская косули: Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука. С. 276–336.
- Шуле В.* 1995. Причины, механизмы и последствия некомпенсированных вымираний крупных млекопитающих в верхнем плиоцене и четвертичном периоде // Цитология. Т. 37. № 7. С. 656–657.
- Щербак В.С.* 1986. Некоторые особенности экологии кабана Херсонской области // Воспроизводство, использование и охрана диких зверей и птиц. Пермь. С. 40–45.

- Щербаков А.Н.* 1959. Кабарга и ее мускус // Учен. записки Хабаровского пед. ин-та. Хабаровск. Т. 4. С. 79–87.
- Щербаков А.Н.* 1986. Численность и смертность лосей в заповеднике «Кивач» и факторы, их определяющие // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М. С. 81–85.
- Щербаков В.* 1971. Причины, сдерживающие процент продуктивного разведения основных видов охотничьей фауны // Тр. Завидовского заповедно-охотничьего хоз-ва. М.: Воениздат. Вып. 2. С. 74–80.
- Щербаков В.П., Стародынова А.К.* 1979. Плодовитость и некоторые вопросы размножения кабанов в угодьях Завидовского заповедника // Тр. Завидовского заповедника. М.: Воениздат. Вып. 4. С. 76–84.
- Эверсман Э.* 1850. Естественная история Оренбургского края. Казань. Ч. 2. 294 с.
- Юдаков А.Г.* 1973. О влиянии тигра на численность копытных // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М.: Наука. С. 93–94.
- Юдаков А.Г.* 1974. Экология *Panthera tigris altaica* // I Междунар. конгр. по млекопитающим. М.: ВИНТИ. Т. 2. С. 354–355.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г.* 1977. Снег как экологический фактор в жизни амурского тигра // Редкие виды млекопитающих и их охрана. М.: Наука. С. 133–134.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г.* 1987. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюдениям 1970–1973 гг. в заповедной части Среднего Сихотэ-Алиня. М.: Наука. 152 с.
- Юдин В.Г.* 1992. Волк Дальнего Востока России. Благовещенск: ДВО РАН. 312 с.
- Юргенсон П.Б.* 1959. Плотность населения копытных животных и ее нормирование // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 13. С. 44–50.
- Юргенсон П.Б.* 1964. Структура и состав популяций лося в лесных охотничьих угодьях // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Сб. 1. С. 13–34.
- Юргенсон П.Б.* 1968. Охотничьи звери и птицы (прикладная экология). М.: Лесн. пром-сть. 308 с.
- Юргенсон П.Б.* 1969. Состояние и перспективы охотничьих ресурсов // Тр. Завидовского запов.-охотничьего хоз-ва. Вып. 1. С. 79–208.
- Юргенсон П.Б.* 1973. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесн. пром-сть. 173 с.
- Юргенсон П.Б., Капанов Л.Г., Книзе А.А.* 1935. Лось и его промысел. М.: Изд-во Главпушныны НКВД. 155 с.
- Юсупов Р.Х., Ильясов Г.Х., Хамдеев Р.Х.* 1992. Случай выделения вируса классической чумы свиней у диких кабанов // Болезни и паразиты диких животных. М. С. 103–104.
- Яблонский Н.* 1892. Очерки охоты в Минусинском округе, Енисейской губ. // Охота. Январь. С. 30–42.
- Язан Ю.П.* 1961. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяции мигрирующих лосей печорской тайги // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Вып. 9. С. 202–216.
- Язан Ю.П.* 1964. Плотности населения и показатели плодовитости лося печорской тайги // Биология и промысел лося. М., Россельхозиздат. Сб. 1. С. 101–113.
- Язан Ю.П.* 1972. Охотничьи звери печорской тайги. Киров: Кировск. отд. Волго-Вятского кн. изд-ва. 383 с.

- Язан Ю.П. 1976. Лось // Охота на копытных. М.: Лесн. пром-сть. С. 3–63.
- Якимова А.Е. 2007. Редкие виды мелких млекопитающих в Карелии: современное состояние популяций // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 564.
- Якушкин Г.Д. 1998. Овцебыки на Таймыре. Новосибирск. 236 с.
- Якушкин Г.Д., Павлов Б.М., Геллер М.Х. 1975. Эколого-популяционная характеристика и задачи дальнейшего изучения диких северных оленей Таймыра // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия. С. 53–60.
- Якушкин Г.Д., Павлов Б.М., Савельев В.Д. и др. 1975. Биологическое обоснование хозяйственного использования диких северных оленей на севере Красноярского края // Там же. С. 231–235.
- Яковлев М.Ю., Яковлев Ю.В. 2003. Современное состояние и использование ресурсов кабарги в Нижнеудинском районе и меры по ее сохранению // Состояние популяций, охрана и использование ресурсов кабарги Восточной Сибири. Матер. региональной конфер.: Вопросы охотоведения. Иркутск: ИрГСХА. Вып. 1. С. 216–222.
- Яковлев Ю.В., Яковлев М.Ю., Кузнецов А.Г. 2005. О состоянии численности, добычи и хищнической деятельности волка и медведя в Иркутской области // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск. С. 378–384.
- Янулайтис З., Падайга В. 1984а. Рациональное использование популяции кабана в Южной Прибалтике. Каунас. 8 с.
- Янулайтис З.П., Падайга В.И. 1984б. Продуктивность популяции и управление численностью кабана в Литовской ССР // Вопр. лесного охотоведения и недревесной продукции леса. М. С. 36–48.
- Янулайтис З.П., Падайга В.И. 1985. Управление численностью популяции кабана в Южной Прибалтике // Управление популяциями диких копытных животных. М. С. 111–122.
- Янулайтис З.П., Падайга В.И. 1987. Управление популяцией кабана в Литовской ССР // Вопросы лесозащиты в Литовской ССР. Вильнюс: Мокслас. С. 163–176. (Сб. тр. ЛитНИИЛХ. Т. 27).
- Янушевич А.И. 1952. Фауна позвоночных Тувинской автономной области. Новосибирск. 143 с.
- Янушко П.А. 1957. Образ жизни крымских оленей и их влияние на естественное лесовозобновление // Тр. Крымского гос. заповедника. Т. 4. С. 107–138.
- Янушко П.А. 1958. Динамика численности крымских оленей // Там же. Т. 37. Вып. 8. С. 1228–1235.
- Aanes R., Andersen R. 1996. The effects of sex, time of birth, and habitat on the vulnerability of roe deer fawns to red fox predation // Can. J. Zool. Vol. 74. No. 10. P. 1857–1865.
- Ahrens M., Goretzki J., Stubbe C., Gleich E. 1990. Ist der 00-raps eine Gefahr für unser Wild? // Unsere Jagd. Bd. 40. Nr. 1. S. 12–13.
- Andersen J. 1953. Analysis of a Danish roe-deer population based upon the extermination of the total stock // Dan. Rev. Game Biol. Vol. 2. P. 127–155.
- Andrzejewski R., Jezierski W. 1978. Management of a wild boar population and its effects on commercial land // Acta Theriol. Vol. 23. No. 19–30. P. 309–339.
- Baleisis R., Bluzma P., Balciauskas L. 1987. Lietuvos kanopiniai zverys. Vilnius: Mokslas. 199 s.

- Baleishis R., Bluzma P., Ornicans A., Tonisson J.* 1998. The history of moose in the Baltic countries // *Alces*. Vol. 34. No. 2. P. 339–345.
- Ballard W.B., Spraker T.H., Taylor K.P.* 1981. Causes of neonatal moose calf mortality in south Central Alaska // *J. Wildlife Manage.* Vol. 45. No. 2. P. 335–342.
- Ballard W.B., Whitman J.S., Gardner C.L.* 1987. Ecology of an exploited wolf population in South-Central Alaska // *Wildlife Monogr.* No. 98. P. 1–54.
- Beklova M., Koubek P., Pikula J., Zejda J.* 1982. Game losses during the harvest of perennial fodder plants // *Folia Zool.* Vol. 31. No. 1. P. 37–54.
- Belovsky G.E., Jordan P.A.* 1978. The time-energy budget of a moose // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 14. No. 1. P. 76–104.
- Bergerud A.T., Elliot J.P.* 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia // *Can. J. Zool.* Vol. 64. No. 7. P. 1515–1529.
- Bergerud A.T., Manuel F.* 1968. Moose damage to balsam fir-white birch forests in central Newfoundland // *J. Wildlife Manage.* Vol. 32. No. 4. P. 729–746.
- Blant M.* 1987. Dinamique de population, condition et constitution du chevreuil (*Capreolus capreolus* L., 1758) dans les cantons de Neuchatel et Vaud (ouest de la Suisse). Neuchatel: Press univ. 160 p.
- Boag B., Macfarlane S.W., Griffiths D.W.* 1991. Oilseed rape and wildlife // *Annual Report Scot. Crop Res. Inst. Dundee*. P. 100–101.
- Bobek B.* 1977. Summer food as the factor limiting roe deer population size // *Nature*. Vol. 268. No. 5615. P. 47–49.
- Bobek B., Drozd A., Grodzinski W., Weiner J.* 1974. Studies on productivity of the roe deer population in Poland // *XI Intern. Congr. Union Game Biol. Stockholm*. P. 115–123.
- Boertje R.D., Gasaway W.C., Grangaard D.V., Kelleyhouse D.G.* 1988. Predation on moose and caribou by radio-collared grizzly bears in east Central Alaska // *Can. J. Zool.* Vol. 66. No. 11. P. 2492–2499.
- Borg K.* 1962. Predation on roe deer in Sweden // *J. Wildlife Manage.* Vol. 26. No. 2. P. 133–136.
- Borg K.* 1970. On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948–1969 // *Viltrevy*. Vol. 7. No. 2. P. 121–149.
- Brehm A.* 1925. Die Säugetiere. Berlin: Bibliogr. Inst. in Leipzig. Bd. 4. 714 S.
- Breitenmoser U., Haller H.* 1987. Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen // *Ztschr. Säugetierk.* Bd. 52. H. 3. S. 268–291.
- Briedermann L.* 1977a. Zu den Grundsätzen der Schwarzwildbewirtschaftung // *Unsere Jagd*. Bd. 27. H. 1. S. 8–9.
- Briedermann L.* 1977b. Möglichkeiten zur Feldschadenverminderung durch Verbesserung der Ernährungsbedingungen für das Schwarzwild // *Ibid.* Bd. 27. H. 11. S. 332–333.
- Briedermann L.* 1979. Zásady a efektivnost obhospodarovania diviacey zveri v NDR // *Folia Venator.* (CSSR). No. 9. P. 241–248.
- Briedermann L.* 1986. Schwarzwild. Berlin: VEB Dt. Landwirtschaftsverlag. 539 S.
- Briedermann L., Ahrens M.* 1980. Bestände und Verbreitung des Schalenwildes in der DDR // *Unsere Jagd*. Bd. 30. H. 1. S. 4–6.
- Bubenik A.B.* 1966. Vliv rysa (*Lynx lynx* L.) a vlka (*Canis lupus* L.) na strukturu populaci srnci (*Capreolus capreolus* L.) a jeleni zveri (*Cervus elaphus* L.) // *Lynx*. No. 6. P. 7–10.
- Cederlund G., Lindstrom E.* 1983. Effects of severe winters and fox predation on roe deer mortality // *Acta Theriol.* Vol. 28. No. 7. P. 129–145.

- Cederlund G., Markgren G.* 1984. The development of the Swedish moose population 1970–1983 // Abstr. II Intern. Moose Symp. Uppsala (Sweden). P. 6.
- Chaplin R.E., Chapman D.I., Prior R.* 1966. An examination of the uterus and ovaries of some female roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Wild shire and Dorset, England // *J. Zool.* Vol. 148. No. 4. P. 570–574.
- Chlupsa M.* 1985. Tlumeni parazitov sparkate zvere v CSR // *Veterinarstvi.* Vol. 35. No. 3. P. 129–130.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D.* 1992. Trial and error in the Highlands // *Nature.* Vol. 358. No. 6381. P. 11–22.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Gibson R.M., Guinness F.E.* 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.) // *Anim. Behav.* Vol. 27. No. 1. P. 211–225.
- Dasmann B.* 1966. *The wildlife biology.* N.Y. P. 61–65.
- Danell K., Bergstrom R.* 2008. The history of moose management in Sweden – an 800 year perspective // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 26–29.
- Davis J.L., Valkenburg P., Boertje R.D.* 1983. Demography and limiting factors of Alaska's Delta caribou herd // *Acta Zool. Fenn.* No. 175. P. 135–137.
- Depner K.R., Granzow H., Kern B., u. a.* 1997. Schweinepest – Uneingeschränkte Jagd ist kontraproduktiv // *Wild und Hund.* Bd. 100. H. 15. S. 34–39.
- Drozdz A.* 1979. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer // *Acta Theriol.* Vol. 24. No. 13. P. 137–170.
- Edenius L.* 1993. Foraging behaviour by moose in forest stands subjected to hard browsings pressure // XXI Intern. Congr. Union Game Biol. Halifax, Canada.
- Eisfeld D.* 1974. Der Eiweis- und Energiebedarf de Rehes, diskutiert anhand von Laborversuchen // *Verh. Ges. Okol. Erlangen.* S. 129–139.
- Eisfeld D.* 1976. Ernährungsphysiologie als Basis für die ökologische Beurteilung von Rehpopulationen // *Rev. suisse Zool.* Bd. 83. S. 914–928.
- Eisfeld D.* Ansprüche von Rehen an die Qualität ihrer Nahrung // XXII Congr. Intern. Unoin of Game Biol. (Brussels). P. 1027–1034.
- Ellenberg H.* 1978. Zur Populationsökologie des Rehe (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa. München. 211 S. (Spixiana; Suppl. 2).
- Elton C.S.* 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // *Brit. J. Exp. Biol.* Vol. 11. No. 2. P. 119–163.
- Elton C.S.* 1942. Voles, Mice and Lemings. Problems in population dynamics. Oxford. 490 p.
- Engl D.* 1982. Rehwildmarkierung // *Osterr. Weidwerk.* Nr. 5. S. 210–212.
- Essen L.* 1966. Das Rehwild in Schweden // *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* Bd. 5. S. 143–148.
- Franzmann A.W., Schwartz Ch.C., Peterson R.O.* 1980. Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula, Alaska // *J. Wildlife Manag.* Vol. 44. No. 3. P. 764–768.
- Fruzinski B., Labudzki L.* 1982. Demographic processes in a forest roe deer population // *Acta Theriol.* Vol. 27. No. 25. P. 365–375.
- Fuller T.K., Keith L.B.* 1981. Woodland caribou population dynamics in Northeastern Alberta // *J. Wildlife Manag.* Vol. 45. No. 1. P. 197–213.
- Gorelov I.G.* 1998. Trichinellosis in wild boars in East Siberia // Euro-Amer. Mammal. Congr. Santiago de Compostella. P. 398–399.
- Hamilton W.J., Harrison R.J., Young B.A.* 1960. Aspects of placentation in certain Cervidae

- // J. Anat. Vol. 94. No. 1. P. 1–33.
- Hell P. 1979. Srncia zver. Bratisl.: Priroda. 310 s.
- Hespeler B. 1987. 00-raps aktuell // Wild und Hund. Bd. 90. H. 18. S. 4–6.
- Hjeljord O., Sundstol F., Haagendrud H. 1982. The nutritional value of browse to moose / / J. Wildlife Manag. Vol. 46. No. 2. P. 333–343.
- Jans H. 1984. Der Rothirsch – König des Waldes? // Kosmos. Nr. 12. S. 44–50.
- Jeziarski W. 1977. Longevity and mortality rate in a population of wild boar // Acta Theriol. Vol. 22. No. 24. P. 337–348.
- Kaluzinski J. 1982a. Dynamics and structure of a field roe deer population // Acta Theriol. Vol. 27. No. 27. P. 385–408.
- Kaluzinski J. 1982b. Roe deer mortality due to mechanization of work in agrocenoses // Ibid. Vol. 27. No. 30. P. 449–455.
- Kiessling W. 1925. Das Schwarzwild und seine Jagd. Berlin: Verlag von J. Neumann in Neudamm. 368 S.
- Kojola I., Ranta E., Helle P., Heikkinen S. et al. 2008. Predator–prey relationship between wolf and moose in Finland // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 50.
- Krebs C.J. 1996. Population cycles revisited // J. Mammal. Vol. 77. No. 1. P. 8–24.
- Kurt F. 1968a. Zusammenhänge zwischen Verhalten und Fortpflanzungsleistung beim Reh (*Capreolus capreolus*) // Ztschr. Jagdwiss. Bd. 14. H. 3. S. 97–106.
- Kurt F. 1968b. Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.). Hamburg; Berlin: Parey. 102 S.
- Larsen D.G., Gauthier D.A., Markel R.L. 1989. Causes and rate of moose mortality in the Southwest Yukon // J. Wildlife Manag. Vol. 53. No. 3. P. 548–557.
- Leopold A. 1933. Game management. New York: Charles Scribner's Sons. 481 p.
- Liberg O., Cederlund G., Kjellander P. 1994. Population dynamics of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Sweden: a brief review of past and present // Recent developments in deer biology. Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer. Edinburgh. P. 96–106.
- Lidicker W.Z.J. 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // Ecol. Monogr. Vol. 43. No. 3. P. 271–302.
- Lushchekina A., Struchkov A. 2001. The Saiga antelope in Europe: Once again on the brink? // The Open Country. No. 3. P. 11–24.
- Martin P.S. 1967. Prehistorie overkill // Proc. VII Congr. INQUA. New Haven; London: Yale Univ. Press. Vol. 6. P. 75–120.
- Meynhardt H. 1982. Zehn Jahre verhaltensbiologische Untersuchungen an freilebenden Wildschweinen // Unsere Jagd. Bd. 32. H. 11. S. 336–337.
- Meynhardt H. 1984a. 10 Jahre unter Wildschweinen. IV. Geschlechterverhältnis beim Schwarzwild // Wild und Hund. Bd. 86. H. 21. S. 28–30.
- Meynhardt H. 1984â. 10 Jahre unter Wildschweinen. VIII // Ibid. Bd. 87. H. 18. S. 58–62.
- Mech L.D. 1970. The wolf: the ecology and behaviour of an endangered species. Garden City, N. Y.: Nat. Hist. Mus. Press. 385 p.
- Miller F.L., Broughton E., Gunn A. 1983. Mortality of newborn migratory barren-ground caribou calves, Northwest Territories, Canada // Acta Zool. Fenn. No. 175. P. 155–156.
- Milner-Gulland E.J. 1994. A population model for the management of the Saiga antelope // J. Appl. Ecol. Vol. 31. No. 1. P. 25–29.
- Miquelle D.G. 1990. Why don't bull moose eat during the rut? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.

27. No. 2. P. 145–151.

- Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.G., et. al.* 1996. Food habits of Amur tiger in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation // *Wildl. Research*. Vol. 1. No. 2. P. 138–147.
- Mytton W., Keith L.* 1981. Dynamics of moose populations near Rochester, Alberta, 1975–1978 // *Can. Field-Natur.* Vol. 95. No. 1. P. 39–49.
- Necas J.* 1963. *Srnci zver*. Praha: SZN. 283 s.
- Necas J.* 1975. *Srnci zver*. Praha: SZN. 302 s.
- Norling I.* 1984. Moose hunting in Sweden, its structure and development // *Abstr. II Intern. Moose Symp.* Uppsala (Sweden). P. 51.
- Nygren T.* 1996. *Hirvi* // *Riistan jaljille*. P. 103–108.
- Nygren K., Danilov P., Nygren T.* 2008. The dynamics and management of North European moose // *Лось (Alces alces L., 1758) в девственной и измененной человеком среде*. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 93–99.
- Onderscheka K., Tataruch F., Echsel H.* 1987a. Gehaufte Rehwildverluste nach Aufnahme von 00-Raps // *Ztschr. Jagdwiss.* Bd. 33. H. 3. S. 191–205.
- Onderscheka K., Tataruch F., Steineck T., u. a.* 1987b. Gehaufte Rehwildverluste nach Aufnahme von Raps // *Ibid.* Bd. 33. H. 2. S. 139–142.
- Persson I.-L., Solberg E.J., Pusenius J., Kindberg J., Ruusila V.* 2008. Development in the moose population and challenges to research and management in the Nordic countries // *Лось (Alces alces L., 1758) в девственной и измененной человеком среде*. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 103–105.
- Peterson R.L.* 1955. *North American moose*. University of Toronto Press. 280 p.
- Peterson R.O., Page R.E., Dodge K.M.* 1984. Wolves, moose, and allometry of population cycles // *Science*. Vol. 224. No. 4655. P. 1350–1352.
- Peterson R.O., Woolington S.D., Baily T.N.* 1984. *Wolves of the Kenai peninsula, Alaska* // *Wildlife Monogr.* No. 88. 52 p.
- Pielowski Z.* 1970. *Sarna*. Warszawa: Panstwowe wydawnictwo rolnicze i lesne. 220 s.
- Pikunov D.G.* 1988. Eating habits of the Amur tiger (*Pantera tigris altaica*) in the wild // *Proc. V World Conf. on breeding endangered species in captivity*. Cincinnati. P. 185–190.
- Pimlott D.H.* 1961. The ecology and management of moose in North America // *Terre et vie*. Vol. 108. No. 2–3. P. 246–263.
- Pimlott D.H.* 1970. Predation and productivity of game populations in North America // *Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов*. М. С. 63–73.
- Pimlott D.H., Shannon J.A., Kolenosky G.B.* 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park // *Ontario Department of Lands and Forests. Research Report (Wildlife)*. Ottawa. No. 87. 92 p.
- Prior R.* 1968. *The roe deer of Cranborne Chase: An ecological survey*. L.: Oxford Univ. Press. 119 p.
- Raesfeld F.* 1956. *Das Rehwild*. Hamburg; Berlin: Parey. 328 S.
- Ratcliffe P.R., Rowe J.J.* 1985. A biological basis for managing red and roe deer in British commercial forests // *XVII Intern. Congr. Union Game Biol.* Brussels. Pt. 2. P. 917–925.
- Reimoser F.* 1984. Rehwildmarkierung in Niederösterreich // *Osterr. Weidwerk*. H. 5. S. 6.
- Reimoser F., Zandl J.* 1986. Zwischenergebnisse der n-o. Rehwildmarkierung // *Osterr. Weidwerk*. H. 5. S. 6–10.

- Renecker L., Hudson R.* 1986. Seasonal foraging rates of free-ranging moose // *J. Wildlife Manag.* Vol. 50. No. 1. P. 143–147.
- Roucher F., Turcheim B., Turcheim E.* 1985. Roe deer and trees joint management on an overcrowded woodland estate in Northern Vosges, France // XVII Intern. Congr. Union Game Biol. Brussels. Pt 1. P. 415–420.
- Ruusila V., Aaltonen I., Pesonen M., Tykkylainen R., Wallen M.* 2003. Etela-Suomen hirvikanta pieneni – Pohjois-Suomessa kasvu jatkui // Riistantutkimuksen tiedote. Vol. 187. P. 1–11.
- Ruusila V., Pesonen M., Heikkinen S., Karhapaa A., Tykkylainen R., Wallen M.* 2004. Hirvikannan koko ja vasatuotto pienenivat vuonna 2003 // *Ibid.* Vol. 196. P. 1–9.
- Ruusila V., Pesonen M., Tykkylainen R., Karhapaa A., Wallen M.* 2005. Hirvikannan koko ja vasatuotto vuonna 2004 // *Ibid.* Vol. 201. P. 1–8.
- Ruusila V., Pesonen M., Tykkylainen R., Karhapaa A., Wallen M.* 2006. Hirvikannan koko ja vasatuotto vuonna 2005 // *Ibid.* Vol. 211. P. 1–7.
- Ruusila V., Pesonen M., Tykkylainen R., Wallen M.* 2002. Hirvikanta lahes ennallaan suurista kaatomaarista huolimatta // *Ibid.* Vol. 180. P. 1–12.
- Schmid A., Schmid H.* 1992. Rapsvergiftung wildlebender Pflanzenfresser // *Bayer. Landwirt. Jahrb.* Bd. 69. H. 1. S. 87–94.
- Schober F.* 1986. Wildverluste im Strassenverkehr – Verkehrsunfalle mit Wildeinwirkung // *Osterr. Weidwerk.* H. 5. S. 25–28.
- Sempere A.J., Renaud G., Bariteau F.* 1989. Embryonic development measured by ultrasonography and plasma progesterone concentrations in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) // *Animal Reprod. Sc.* Vol. 20. P. 155–164.
- Short R.V., Hay M.F.* 1966. Delayed implantation in the roe deer *Capreolus capreolus* // *Comp. Biol. Reprod. Mammals: Symp. Zool. Soc. London.* Vol. 15. P. 173–194.
- Sibbald A.M., Iason G.R., Bristow I.A., et al.* 1995. Feeding experiments with roe deer (*Capreolus capreolus*) and red deer (*Cervus elaphus*) // *J. Zool.* Vol. 235. No. 1. P. 99–111.
- Siefke A.* 1966. Die jagdwirtschaftliche Bedeutung parasitischer Würmer beim Reh- und Damwild // *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* Bd. 4. S. 135–145.
- Smidt L.* 1977. Entwicklung des Rotwildes von 1961–1976. Versuch einer Simulation der Wildstandsentwicklung für die Bundesländer und Gesamtösterreich // *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien.* Nr. 122. S. 15–49.
- Smith F., Beeson K., Price W.* 1956. Chemical composition of herbage browsed by deer in two wildlife management areas // *J. Wildlife Manag.* Vol. 20. No. 4. P. 359–367.
- Spitz F., Janeau G., Valet G.* 1984. Elements de demographic du sanglier (*Sus scrofa*) dans la region de Gresigne // *Acta Oecol. Oecol. Appl.* Vol. 5. No. 1. P. 43–59.
- Stephenson T.R., Ballenberghe V.* 1995. Defense of one twin calf against wolves, *Canis lupus*, by a female moose, *Alces alces* // *Can. Field-Natur.* Vol. 109. No. 2. P. 251–253.
- Sterba F., Zamek L.* 1985. Parazitarni pricinny ztrat srnci zvere v letech 1972–1981 // *Veterinarstvi.* Sv. 35. No. 3. S. 131–135.
- Strandgaard H.* 1972a. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalo and the factors regulating its size // *Dan. Rev. Game Biol.* Vol. 7. No. 1. P. 1–205.
- Strandgaard H.* 1972b. An investigation of Corpora lutea, embryonic development, and time of birth of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Denmark // *Ibid.* Vol. 6. No. 7. P. 1–22.
- Stubbe C.* 1987. Das Rehwild in unserer Kulturlandschaft // *Unsere Jagd.* Bd. 37. H. 5. S. 136–137.

- Stubbe C. 1990. Rehwild. Berlin: Dt. Landwirtschaftsverl. 440 S.
- Stubbe C., Passarge H. 1979. Rehwild. Berlin: Dt. Landwirtschaftsverl. 432 S.
- Stubbe C., Stubbe M., Stubbe I. 1982. Zur Reproduktion der Rehwildpopulation – *Capreolus c. capreolus* (L., 1758) – des Wildforschungsgebietes Hakel // *Hercynia*. Bd. 19. H. 1. S. 97–109.
- Stubbe C., Stubbe W. 1985. Ergebnisse der Rehwildmarkierung im Wildforschungsgebietes Hakel // *Unsere Jagd*. Bd. 35. H. 6. S. 172–173; H. 12. S. 355.
- Teifer E.S. 1978. Habitat requirements of moose – the principal taiga range animal // I Intern. Rangeland Congr. Denver, Colo. P. 462–465.
- Tonisson Ju. 1997. The moose research and management in Estonia // IV Intern. Moose Symp. University of Alaska. Fairbanks. P. 70.
- Tonisson J., Veeroja R., Mardiste M., Randveer T. 2008. Развитие популяции лося в Эстонии на пороге второго тысячелетия // Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде. Тр. VI Междунар. симпоз. по лосю. Якутск. С. 130–133.
- Ullrey D., Jouatt W., Johnson H., Fay L. 1967. Protein requirement of white-tailed deer fawn // *J. Wildlife Manag.* Vol. 31. No. 4. P. 679–685.
- Uloth W. 1990. Bestand, Dichte und Strecke des Schwarzwildes sowie die Qualität seiner Trophäen in der VR Polen // *Unsere Jagd*. Bd. 40. H. 6. S. 199.
- Wandeler A.I. 1975. Die Fortpflanzungsleistung des Rehs (*Capreolus capreolus* L.) im Berner Mittelland // *Jahrb. Natur. Hist. Mus. Bern*, 1972–1974. Bd. 5. S. 245–301.
- Wolfe M.L., Berg F.-Ch. 1988. Deer and forestry in Germany. Half a century after Aldo Leopold. A contemporary look at the correlation between wildlife and forest damage // *J. Forest*. Vol. 86. No. 5. P. 25–31.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Динамика и плотность населения диких копытных	5
Гипотезы динамики населения животных	5
Динамика поголовья диких копытных	7
Плотность населения	17
Существует ли цикличность популяционной динамики?	34
Размножение как фактор динамики населения	45
Трофоклиматические факторы в динамике населения и ареалов копытных	57
Климат и продуктивность фитоценозов	57
Сукцессии	65
Продуктивность фитоценозов и корма лося: методологический аспект	70
Урожайность зерновых и динамика населения животных	74
Смертность копытных от истощения	77
Авторегуляторные популяционные процессы, связанные с кормовым фактором	93
Миграции как фактор популяционной динамики	96
Антропогенное воздействие	98
К истории истребления копытных	98
Охотничье использование ресурсов важнейших видов	102
<i>Лось</i>	102
<i>Европейская и сибирская косули</i>	121
<i>Благородный олень</i>	128
<i>Пятнистый олень</i>	132
<i>Северный олень</i>	133
<i>Кабан</i>	138
<i>Сайга</i>	142
<i>Кабарга и другие виды</i>	151
Браконьерство как социальный фактор	152
Неохотничье антропогенное воздействие	154
Воздействие крупных хищников	158
Численность волка и масштаб хищничества	158
Воздействие хищников на популяции важнейших видов	161
Суммарные потери копытных от хищников	180
Соотношение численности хищников и копытных	184
Хищники как «санитары»	187
Влияние болезней и паразитов	188
Масштаб смертности сеголетков	200
Основные причины депрессии численности в 90-е годы XX в.	206
Закономерности динамики населения диких копытных	211

Исторические и социальные закономерности	211
Основные закономерности популяционной динамики	215
Оптимизация управления ресурсами	217
Результаты федеральной экологической экспертизы лимитов добычи копытных	218
Стратегия управления	224
Первоочередные меры по восстановлению ресурсов	227
Литература	229