

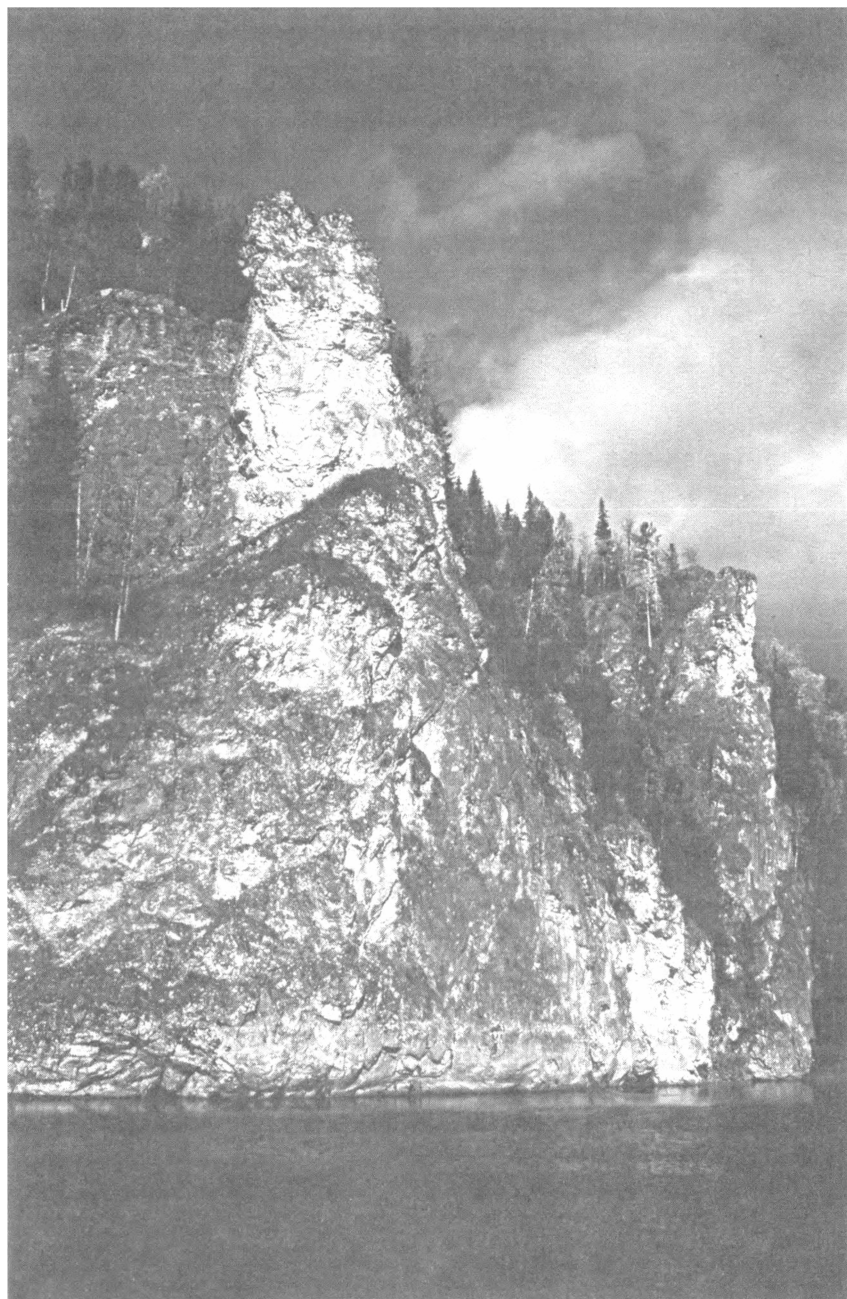
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПЕЧОРО- ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА



КОМИ КНИЖНОЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО

2004

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА**



МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ДЕПАРТАМЕНТ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ
БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК»

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА



Сыктывкар
Коми книжное издательство
2004

УДК 599(470.1)
ББ4 28.1693.36
М72

Авторы:
**А.В.Бобрецов, Н.Д.Нейфельд, С.М.Сокольский,
В.В.Теплов, В.П.Теплова**

Рецензенты:
доктор биол. наук **Н.А.Щипанов**
(Институт проблем экологии и эволюции РАН)
доктор биол. наук **Б.В.Новиков**
(ГУ «Центрохотконтроль»)

Под редакцией канд. биол. наук **А.Г.Куприянова**

Монография создана при финансовой поддержке проекта Глобального Экологического Фонда (ГЭФ) «Сохранение биоразнообразия» и издана при финансовой помощи Правительства Республики Коми

М72 Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника.– Сыктыв-
кар: Коми книжное издательство, 2004.– 464 с.

ISBN 5–7555–0817–8

Монография представляет собой подробную сводку по млекопитающим Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника, расположенного на стыке Русской равнины и Уральской горной страны. Книга подводит итоги многолетних полевых исследований сотрудников заповедника в области изучения животного мира региона. В ней приведены данные о распространении и экологии 50 видов зверей, относящихся к 17 семействам и 6 отрядам. Для ряда видов выявлены некоторые черты экологии, связанные с особенностями условий среды в разных ландшафтных районах заповедника. Прослежены временные изменения численности и основных популяционных параметров млекопитающих.

Книга рассчитана на зоологов, охотоведов, работников природоохранных структур, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов, а также на широкий круг натуралистов-любителей.

УДК 599(470.1)
ББ4 28.1693.36

ISBN 5–7555–0817–8

© Печоро-Илычский государственный при-
родный биосферный заповедник, 2004
© Осипов В.Б., оформление, 2004
© Коми книжное издательство, 2004

ВВЕДЕНИЕ

В самом начале становления заповедной системы в нашей стране перед заповедниками были поставлены две главные задачи. Первая из них заключалась в сохранении и восстановлении ценных в хозяйственном или научном отношении видов растений и животных. Важная роль среди них отводилась млекопитающим, прежде всего промысловым. Такие старейшие заповедники, как Баргузинский, Кроноцкий, Сихотэ-Алинский, а отчасти и Печоро-Илычский были созданы для сохранения соболя. Воронежский заповедник – бобра. Вторая же задача заключалась в изучении охраняемых видов растений и животных. Заповедники рассматривались как своеобразные «лаборатории в природе». Особая значимость придавалась многолетним непрерывным наблюдениям. Еще в 1928 г. один из основоположников заповедного дела в России Г.А.Кожевников подчеркивал, что такое изучение потребует много времени и труда, «ибо на одном и том же месте над одними и теми же объектами должны работать многие поколения исследователей. В этом и заключается характерная особенность работы в заповедниках, нигде, кроме как в них, недоступная осуществлению». Этот подход практически был реализован в обязательной программе наблюдений, которую А.Н.Формозов еще в 1937 г. удачно назвал «Летописью природы» (Насимович, 1975).

Млекопитающие в системе научных исследований заповедников в виду своей хозяйственной значимости всегда занимали центральное место. Наблюдения за ними, как правило, охватывают все сезоны года. Это позволило сотрудникам заповедников за годы многолетней кропотливой работы собрать значительные, подчас уникальные материалы по экологии этой группы животных. Достаточно назвать такие известные видовые монографии как «Северный олень» О.И.Семенова-Тян-Шанского (1977), «Бобры Палеарктики» Л.С.Лаврова (1981), «Копыт-

ные животные и крупные хищники на заповедных территориях» К.П.Филонова (1989) и «Бурый медведь» В.С.Пажетнова (1990).

Территория Печоро-Илычского заповедника сравнительно давно привлекала внимание исследователей. Первые сведения о видовом составе млекопитающих были получены в результате обследования Северного Урала экспедицией Э.Гофмана, организованной Русским географическим обществом в середине 19 века. Зоологические сборы их были обработаны И.Ф.Брандтом (1856). Он описал ряд интересных находок на Северном Урале и впервые очертил область распространения соболя в европейской части. В 1912 г. южные участки Верхней Печоры, в то время относящиеся к Пермской губернии, обследовал В.И.-Белоусов (1915), целью которого было изучение промысловой охоты и в частности соболиного промысла. В его работе приведены сведения о численности охотничьих зверей, установлено соотношение соболя и куницы.

В эти же годы в печорском крае в должности лесного инспектора работал С.Н.Нат. На основании своих наблюдений он еще в 1917 г. написал «Очерк промысловой охоты в Печорском крае Вологодской губернии», где обобщил сведения об охоте и промысловых животных. Однако эта работа выходит только в 1922 г. В ней С.Н.Нат выражал глубокую озабоченность состоянием охотничьих ресурсов на Верхней Печоре и предлагал проект заказника для сохранения, главным образом, соболя и других пушных зверей в этой местности. В 1929 г. в бассейн верхнего течения реки Печоры была направлена экспедиция Общества охраны природы, возглавляемая Ф.Ф.Шиллингером. Целью ее было обследование ресурсов промысловых животных, прежде всего соболя и выработка мер по их сохранению. В отчете этой экспедиции приводятся подробные оценки состояния популяций охотничьих видов млекопитающих (Шиллингер, 1929). По этим оценкам численность соболя, лося и северного оленя находилась на очень низком уровне. Причины резкого сокращения плотности промысловых животных Ф.Ф.Шиллингер видел в неумеренной охоте местного населения. Он писал, что простое запрещение охоты за лосями и соболем не достигает желаемого результата, так как отношение местного населения к охотничьему закону весьма отрицательно. В качестве наиболее действенного способа сохранения промысловых ресурсов Ф.Ф.Шиллингер (1929) предложил проект организации в бассейне верхнего течения реки Печоры национальной парка почти в тех же границах, что в свое время предлагал С.Н.Нат.

В 1930 г. был организован Печоро-Илычский заповедник, первоначальная площадь которого составляла 1134.6 тыс. га. Он занимал все междуречье рек Печоры и Илыча, а также часть горного района Северного Урала от истоков Печоры до реки Кожымью на севере. Система-

тические научные исследования начались в нем с 1936 г. Уже в первые годы была проведена инвентаризация млекопитающих. Она охватила период с 1936 по 1939 гг., ее результаты были опубликованы в работе «Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника» (Теплов, Теплова, 1947). В ней было отмечено 40 видов. Первые два десятилетия (с конца 30-х до конца 50-х гг.) существования заповедника в нем работали такие зоологи как П.Б.Юргенсон, С.С.Донауров, В.П. и Е.Н.Тепловы, О.И.Семенов-Тянь-Шанский, оставившие видный след в отечественной териологии. В этот период интенсивно изучается экология промысловых животных: выдры (Теплов, 1953), лисицы (Теплова, 1947а; Теплов, 1949), россомахи (Теплов, 1955), горностая (Теплов, 1948а) и куницы (Теплова, 1947б; Юргенсон, 1954). Е.Н. и В.П. Тепловыми (1947а) большое внимание уделяется роли снежного покрова в жизни зверей. Появляются работы о взаимоотношениях куницы и соболя и их гибриде – кидусе (Юргенсон, 1947, 1950, 1956).

Начавшиеся в конце 30-х гг. работы по реакклиматизации бобра положили начало систематическому изучению этого вида в заповеднике (Донауров, 1947; Теплова, Теплов, 1947б). В начале 50-х гг. О.И. Семенов-Тянь-Шанский организует в равнинном районе постоянные линии по учету мелких млекопитающих, которые функционируют и по настоящее время. В 1960 г. выходит книга В.П.Теплова «Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги». Она написана на основе многолетних материалов и содержит подробные сведения о численности и экологии охотничьих видов зверей, а также включает очерки по динамике численности мелких млекопитающих и ряда промысловых птиц. В ней автор показал значительную роль погодных и кормовых факторов в изменениях численности животных.

В конце 50-х – начале 60-х гг. в заповедник приходят новые сотрудники. Они продолжают изучение экологии промысловых животных. В центре внимания оказывается лось, численность которого во второй половине 50-х гг. достигла максимальных показателей. В это же время разворачиваются работы по одомашниванию лося. Все это стимулировало исследования по экологии данного вида (Кнорре, 1954, 1959, 1961; Кнорре, Шубин, 1959; Кожухов, 1961; Язан, 1959г, 1961а,б, 1964б и др.). Вместе с тем большое внимание уделялось изучению бобра (Язан, 1959а,б,в, 1963б, 1964а), куницы и соболя (Язан, 1962а,б, 1966; Сокольский, 1967). Расширяются исследования по северному оленю (Сокольский, 1961, 1975, 1976). В 60-е гг. одним из постоянных объектов исследований становится белка (Сокольский, 1964, 1974). В 1972 г. выходит монография Ю.П.Язана «Охотничьи звери печорской тайги», в которой обобщаются все накопленные к тому времени сведения по лосю, бобру, кунице и соболю.

К концу 70-х – началу 80 гг. оформляется нынешний коллектив научных сотрудников, занимающихся изучением млекопитающих. Во второй половине 80-х гг. ими повторно проводится инвентаризация наземных позвоночных. Результаты ее были опубликованы в виде аннотированного списка (Нейфельд и др., 1992). В нем уже фигурирует 46 видов млекопитающих. Шесть из них стали новыми для территории заповедника, а три вида исчезли из фауны резервата. К этому времени основной акцент в научных исследованиях был сделан на мониторинг, в рамках которого ежегодно оценивалось состояние популяций млекопитающих. Главной составляющей мониторинга стала оценка численности животных. Это было обусловлено тем, что к этому времени в заповеднике сложилась определенная сеть учетных маршрутов и стационаров, работы на которых проводилась не один десяток лет. В результате были накоплены длинные временные ряды, ценность которых возрастала с каждым годом. При этом собирался и систематизировался материал по другим аспектам экологии млекопитающих. В 90-е гг. эти данные по разным группам животных были частично опубликованы в многотомной «Фауне европейского северо-востока России», которую издавал Институт биологии КНЦ УрО РАН. Многолетние материалы по динамике численности ряда видов зверей были обобщены несколько позднее в книге «Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья» (2000). Был показан сложный волновой характер изменения численности мелких млекопитающих, белки, соболя и куницы, лося, а также подведены итоги реакклиматизации бобра в Северном Предуралье. В специальном разделе проанализировано изменение видового разнообразия млекопитающих и изменение состояния их популяций за полувековой период. Привлечение к работе сотрудников ряда академических институтов – А.Г. Васильева (ИЭРИЖ УрО РАН) и В.М.Ефимова (ИСИЭЖ СО РАН) позволило провести корректный комплексный анализ временных рядов современными статистическими методами. В частности В.М.Ефимовым был впервые применен новый оригинальный метод – метод гладких компонент.

Настоящая книга представляет собой региональную сводку по млекопитающим, в которой подведены итоги многолетней работы сотрудников заповедника. Видовые очерки построены по единой схеме. Они начинаются с краткой характеристики ареала вида и особенностей распространения его по территории заповедника. Затем приводятся основные морфологические характеристики, что позволяет сравнить размеры животных с таковыми из других регионов и сделать вывод о наличии или отсутствии полового диморфизма. По целому ряду видов в литературе существуют противоречивые данные о том, какой пол крупнее (Терехина, 1983). Далее анализируется биотопическое размещение животных, которое часто имеет региональную специфику. Приво-

дятся данные по питанию, размножению и структуре популяций млекопитающих, отражающие местные особенности видов. Заканчиваются видовые очерки описанием численности и ее динамики. При этом мы намеренно отказались от анализа факторов, обуславливающих изменения численности млекопитающих, так как эти материалы были опубликованы ранее в книге «Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья». При написании видовых очерков широко привлекались опубликованные сведения по другим регионам, что способствовало выявлению региональных различий в экологии тех или иных видов.

В настоящее время не вызывает сомнения, что в системе экологического мониторинга исследования в заповедниках играют значительную роль. При этом особо охраняемые объекты являются своеобразными эталонами (Краснитский, 1983), сравнивая с которыми можно выявлять те или иные отклонения от нормы в функционировании различных биотических компонентов на территориях, подвергнутых интенсивной хозяйственной деятельности. Поэтому публикация многолетних материалов по млекопитающим Печоро-Ильчского заповедника представляет не только теоретический интерес, но имеет на наш взгляд и практическую направленность.

Большую помощь в сборе полевого материала на протяжении многих лет оказывали инспекторы заповедника, проживающие в течение года на кордонах: П.Г.Лызлов, Г.П.Лызлов, В.Н.Кудрявцев, Н.А.Башкинов, Б.А.Варанкин, М.Х.Логинов, Э.М.Логинов, Е.И.Логинова, В.Е.Собянин, И.А.Попов и др. Они участвовали в учетах млекопитающих, сопровождали научных сотрудников в их поездках по территории заповедника, самостоятельно вели наблюдения. Их данные существенно обогатили книгу.

В исследованиях мелких млекопитающих в течение последних пяти лет активно участвовали Е.А.Порошин (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) и Л.Е.Лукьянова (Институт экологии растений и животных УрО РАН). Е.А.Порошиным были собраны материалы по питанию насекомоядных животных. Часть из них была опубликована (Порошин, 2003). Большая часть данных по питанию красной и рыжей полевок была собрана Л.Е.Лукьяновой. Учеты мелких млекопитающих канавками в равнинном районе много лет проводила Н.Н.Бобрецова. В разное время в учетных работах принимали также участие студенты Сыктывкарского университета – В.В.Исаков, О.Н.Кононова, А.С.Иванюк, Н.А.Паутова. Всем названным лицам приносим искреннюю благодарность.

Авторы приносят глубокую искреннюю благодарность И.Ф.Куприяновой, которая добровольно взяла на себя огромный труд по научному и литературному редактированию текста книги к печати.

ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Распространение и образ жизни млекопитающих тесно связан с условиями окружающей среды. Среди них наиболее важными являются климат и рельеф местности, а также структура растительного покрова. Они в свою очередь зависят от географического положения рассматриваемой территории. Поэтому положение территории, а также ее размеры часто рассматриваются в качестве особого экологического фактора (Соколов, Пузаченко, 1982; Соколов и др., 1992).

Одной из важных характеристик Печоро-Ильчского заповедника являются его размеры. Он является одним из самых крупных (721,3 тыс. га) резерватов Европы. Большие размеры особо охраняемых территорий, по мнению многих исследователей (Пузаченко, Дроздов, 1986; Соколов и др., 1997), позволяют сберечь максимально возможное число видов и являются более устойчивыми к воздействию антропогенных факторов. Благодаря этому в них относительно долго могут существовать жизнеспособные популяции крупных позвоночных животных (Свирижев, 1987; Беловски, 1989; Филонов, 1993; Gilpin, Soule, 1986). Как правило, с размерами территории тесно связаны и показатели биологического разнообразия, которые обычно растут с их увеличением.

Другой главной особенностью территории Печоро-Ильчского заповедника является ее расположение на стыке двух физико-географических стран – Русской равнины и Уральской горной страны, с чем связано разнообразие природных условий. Отдельные участки территории заповедника имеют разное геологическое происхождение и сложены различными горными породами, что нашло свое отражение в характере рельефа. Он в свою очередь определил существенные различия в климате, почвах и растительности. Таким образом, в направлении с запада на восток происходит закономерная дифференциация территории заповедника по различным природным компонентам. В резуль-

тате территория заповедника естественным образом распадается на три природных (ландшафтных) района: равнинный, предгорный и горный (рис. 1), что было отмечено еще первыми исследователями печорского края и легло в основу предложенных позднее разных схем районирования региона (Шенников, 1923; Варсанофьева, 1932; Чернов, 1940; Леонтьев, 1963). Выделенные ландшафтные районы совпадают с границами более крупных природных подразделений, принятых в физической географии Урала (Урал и Приуралье, 1968; Физико-географическое районирование СССР, 1968; Макунина, 1969) и имеющих здесь четко выраженную меридиональную направленность.

Равнинный район с господством сосновых лесов и сфагновых болот занимает западную часть междуречья Печоры и Илыча. Орографически он совпадает с Печорской низменностью. Нередко его называют также боровым районом, что подчеркивает только своеобразие растительного покрова, а не саму специфику района. Предгорный район – царство темнохвойной тайги, характеризуется увалистым рельефом. На самом востоке заповедника он сменяется горным районом. Здесь хорошо выражена высотная поясность, которая выражается в закономерной смене различных природных компонентов с изменением высоты.

Уральская горная страна включает в себя предгорный и собственно горный районы. Граница между этой физико-географической страной и Русской равниной проходит вдоль западной окраины Предуралья Краевого прогиба и определяется сменой верхнепалеозойских складчатых структур Урала горизонтально залегающими пластами осадочного покрова равнины (Оленев, 1965; Урал и Предуралье, 1968). Это примерно соответствует линии, проведенной от устья Большой Андюги на реке Печоре до устья Сарью на Илыче. На местности данная граница совпадает с появлением первых небольших гряд (парм).

Самую западную часть предгорного района, представляющую собой своеобразную переходную зону между равнинным районом и типично предгорным нередко выделяли в самостоятельный ландшафтный район (Леонтьев, 1963). Однако по нашему мнению она является составной частью предгорного района. Сосновые леса здесь вклиниваются с запада чаще всего вдоль рек по песчаным аллювиальным террасам и перемежаются с участками темнохвойной тайги. На Печоре переходная зона имеет довольно широкую полосу от устья Андюги до Камешка, на Илыче она очень незначительна. Самая северная низменная часть предгорного района по обе стороны Илыча, отличающаяся широким распространением сфагновых болот с сосной и заболоченных ельников, была выделена в особый подрайон. Граница между предгорным и горным районами прослеживается более четко. Она начинается на Печоре чуть выше реки Большой Порожной и в направлении севера пересекает реки Ыджид-Лягу, Укью, Пырсью и Кожымью в их

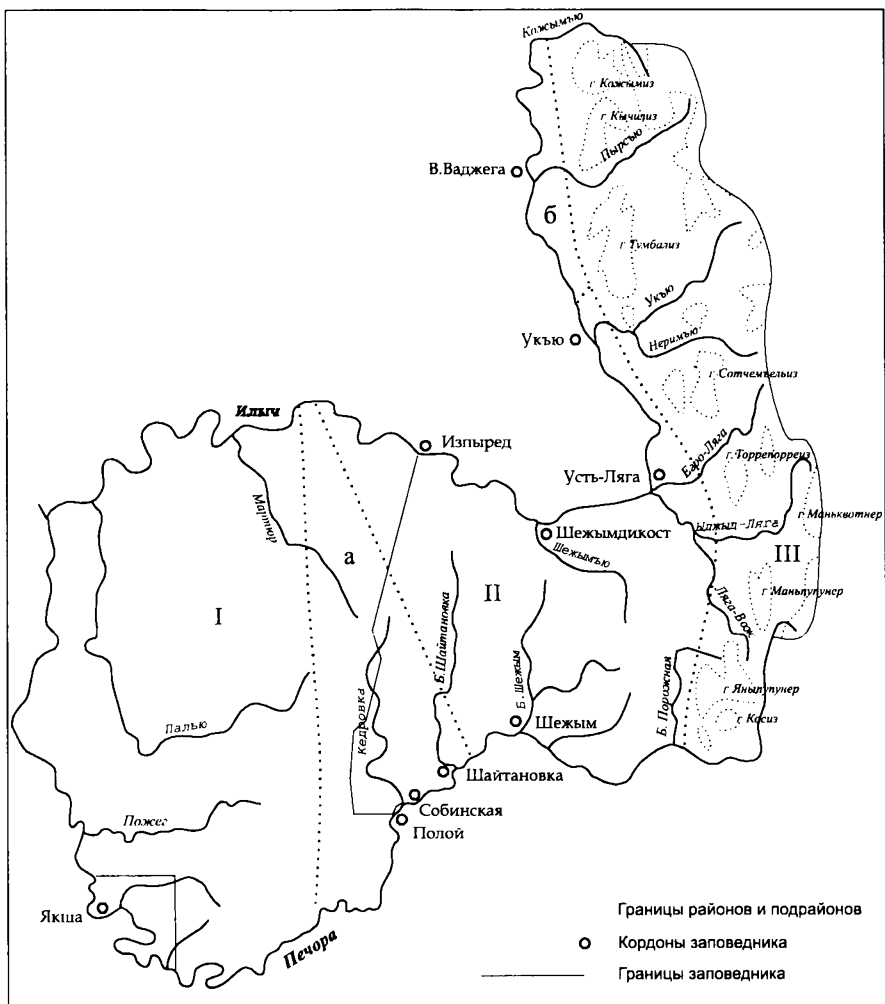


Рис. 1. Картограмма Печоро-Ильчского заповедника.

I-III – ландшафтные районы заповедника: I – равнинный район, II – предгорный район (а – западный переходный подрайон, б – верхнеильчский низменный подрайон), III – горный район. Территория заповедника выделена темным цветом

нижнем течении. Ниже приводим краткую характеристику отдельных ландшафтных районов. Более подробно она дана в специальной работе, в которой представлена также изменчивость климатических параметров (Бобрецов, Теплова, 2000).

РАВНИННЫЙ РАЙОН

Равнинный район лежит в пределах Припечорской низменности, которая представляет собой огромную покатую к северу равнину. Она отличается низкими высотами, не превышающими 150-175 м над ур. моря и большим однообразием рельефа. Лишь редкие невысокие холмы и гряды придают местности слабоволнистый характер. Однообразный равнинный характер обусловлен погребением неровностей рельефа древней равнины огромной толщей четвертичных ледниковых наносов, которая достигает 100-150 м. Эти толщи представляют собой флювиогляциальные пески, которые остались на территории после таяния и отступления последнего (валдайского) ледникового покрова. Снизу они подстилаются суглинистой мореной. Под ними лежит правнина, сложенная верхнепермскими породами (Варсановьева, 1940). Особенностью рельефа данного района является слабое развитие первых двух речных террас (Самбук, 1936; Чернов, 1940). Поэтому Печора оказалась сжатой более высокими боровыми террасами и на всем своем протяжении в пределах этой части заповедника протекает в крутых берегах.

Климат территории Печоро-Ильчского заповедника в целом формируется под воздействием западного переноса воздушных масс и частым вторжением с севера вдоль горных хребтов холодного арктического воздуха. Несмотря на относительно небольшую высоту Уральский горы представляют собой барьер на пути движения западных масс. В результате здесь, а также в прилежащей части Русской равнины, отмечается интенсивная циклоническая деятельность и деформация воздушных потоков горами, что вызывает в данном регионе крайне неустойчивую и избыточно влажную погоду.

Среднегодовая температура воздуха в равнинной части заповедника составляет -0.8° . За год здесь выпадает 627 мм. Большая часть их приходится на лето и в начало осени в виде дождей.

Наиболее продолжительный сезон года – зима. Начало ее совпадает со сроками образования устойчивого снежного покрова. Средние даты в равнинном районе приходятся на 23 октября. Снег лежит в среднем в течение 203 дней (табл. 1). Самый холодный месяц – январь. Средняя температура его составляет -17.9° . Погода в зимний период определяется в основном частотой и продолжительностью вторжения арктических воздушных масс, в результате чего морозы могут достигать большой силы. Абсолютный минимум, зарегистрированный в Якше, составляет -55.5° (1978 г.). Преобладающие в этот период западные, юго-западные и южные ветры приносят массу осадков, выпадающих на западных склонах Урала. Территория заповедника относится к самым многоснежным районам европейской части страны. Средняя высота

**Гидроклиматические показатели
равнинного района заповедника**
(по: Бобрецов, Теплова, 2000)

Показатели	Значения показателя		
	среднее	минимум	максимум
Первый осенний заморозок	24 августа	29 июля	29 сентября
Установление постоянного снежного покрова	23 октября	26 сентября	11 ноября
Продолжительность периода сплошного снежного покрова (в днях)	203	175	244
Средняя наибольшая высота снежного покрова (в см)	80.6	48	102
Средняя температура воздуха			
января	-17.9	-7.0	-29.8
июля	16.4	12.2	20.6
сентября	7.0	2.2	11.7
Среднегодовая температура воздуха	-0.8	1.7	-4.2
Годовая сумма осадков (в мм)	627.1	465.2	797.0
Сумма осадков в			
январе	38.4	8.1	70.5
июле	77.6	22.4	153.3
сентябре	66.7	19.9	123.8
Дата схода снега в поле	4 мая	15 апреля	21 мая
Дата выпадения последнего снега	25 мая	1 мая	23 июня
Последний весенне-летний заморозок	10 июня	15 мая	5 июля
Начало ледохода на реке Печоре	3 мая	16 апреля	20 мая
Ледостав на реке Печоре	8 ноября	9 октября	19 декабря

снежного покрова достигает на равнине 80.6 см. Наибольшая его плотность бывает в конце марта – начале апреля, когда происходит образование наста – твердой корки на поверхности снега.

Средняя дата наступления весны (установление средней суточной температуры воздуха выше 0°) приходится на 13 апреля. На открытых местах снег сходит в окрестностях Якши 4 мая, а в ельниках он лежит до 19 мая. Весной довольно часты возвраты холодов. Они нередки и в

начале июня. Средняя дата последних заморозков приходится на 10 июня, хотя они могут случиться и 5 июля.

Лето начинается в равнинной части заповедника 4 июня, когда среднесуточные температуры воздуха устойчиво переходят рубеж $+10^{\circ}$. Оно относительно короткое, гораздо меньше его календарных сроков. Несмотря на преобладание северных ветров, лето сравнительно теплое. Июль – самый теплый месяц в году. Средняя температура его составляет $+16.4^{\circ}$. Абсолютный максимум достигал $+34.0^{\circ}$ (1963 г.).

Осенние утренние заморозки начинаются с середины третьей декады августа (24 августа). Начало осени, средняя дата которой датируется 3 сентября, часто сопровождается устойчивой ясной погодой, которая затем сменяется пасмурной и дождливой. Осенью дождливых дней заметно больше, чем летом, но количество осадков за месяц уменьшается. Дожди становятся морозящими и затяжными, которые постепенно, особенно с конца сентября, все чаще переходят в мокрый снег.

На песчаных почвообразующих породах формируются гумусово-железистые подзолистые и различные типы болотных почв (Забоева и др., 1972; Константинова, 1980). Последние образуются в результате застаивания атмосферных осадков в понижениях рельефа. И лишь небольшие по площади дренированные участки второй террасы, сложенные суглинками, заняты глееподзолистыми почвами.

Растительность равнинного района характеризуется господством сосновых лесов (85.9%), массивы которых перемежаются с болотами. Такое чередование растительных группировок – характерная черта Припечорской низменности (Корчагин, 1940; Василевич, Бибилова, 1980). Ельники занимают здесь очень незначительные площади (11.2%) и приурочены в основном к долинам рек. Среди сосновых лесов преобладают лишайниковые и лишайнико-зеленомошные типы. На их долю приходится 43% лесопокрытой площади, занятой сосняками. Зеленомошные боры составляют 35.1%. Относительно высока доля заболоченных сосняков – 21.8%. Широкое развитие болот обусловлено равнинным характером территории, значительным количеством осадков, а также своеобразной структурой подзолистых почв (Боч, Оленская, 1980).

ПРЕДГОРНЫЙ РАЙОН

Характерные черты рельефа этой части заповедника выражены уже в самом его названии, которое часто упоминается в литературе – увалистый предгорный район. В его основе лежат разнообразные дислоцированные палеозойские породы, которые и определяют облик дан-

ного района. Западная его часть представляет собой относительно выровненную равнину. Приподнятая на 220-250 м над уровнем моря, она имеет общий уклон к западу, которому и следуют главные реки этого края – Печора и Илыч. В некоторых местах на склонах коренных берегов этих рек поднимаются живописные скалистые известняковые обнажения. В восточной части увалистой полосы расположены две, вытянутые в меридиональном направлении, крупные гряды (пармы). Они поднимаются в местах развития плотных кварцевых песчаников. Между ними располагаются широкие низины, совпадающие с областями развития девонских и силурийских известняков и вытянутые также с севера на юг (Варсанофьева, 1940).

Западная гряда, которая носит название Высокой Пармы, поднимается на 300-350 м над ур. м. Она целиком покрыта лесом. Восточная гряда находится рядом с уральским хребтом. Отдельные ее вершины практически ничем не отличаются от горных безлесных вершин. Самая высокая из них (Шежымиз) поднимается на 857.4 м над ур. м. Между этими грядами расположена пониженная область, на которой кое-где возвышаются небольшие сопки и увалы. Она сложена известняками разного возраста. Так, в бассейне рек Шежымью и Большого Шежыма проходит полоса нижнекаменноугольных известняковых пород. Их мощные слои вскрыты в устье реки Большой Шежым, где расположен самый верхний кордон заповедника, и в урочище Лог Иорданского. В областях развития известняков выражены карстовые формы рельефа.

Среднегодовая температура воздуха в западной части предгорного района достигает -1.1° , что на 0.3° холоднее, чем на равнине (табл. 2). В целом годовой ход показателей температуры воздуха по месяцам в предгорье очень близок к таковому в равнинном районе. Однако близость Уральского хребта сильнее сказывается на увлажнении территории. За год в окрестностях дер. Усть-Унья выпадает 704 мм. В типично предгорном районе их количество возрастает до 800 мм.

Зима здесь более длительная. В окрестностях кордона Шежым-Печорский снег покрывает землю в среднем 16 октября, что на семь дней раньше, чем в окрестностях Якши. Увеличивается пребывание территории района под снежным покровом. Средняя высота снега в окрестностях кордона Шежым-Печорский составляет 105 см, при максимуме в 131 см.

Наступление весны в предгорном районе приходится в среднем на 17 апреля. Для района в целом характерна некоторая растянутость в сроках весеннего периода. Снег здесь сходит позднее. Средняя дата этого явления на Шежым-Печорском приходится на 13 мая, а севернее на кордоне Усть-Ляга – на 17 мая. В темнохвойных лесах снег залеживает иногда до начала июня. Весной в этой части заповедника часты возвраты холодов.

Гидроклиматические показатели предгорного района заповедника

Показатели	Значение показателя		
	среднее	минимум	максимум
Первый осенний заморозок	25 августа	5 августа	14 сентября
Установление постоянного снежного покрова	16 октября	19 сентября	6 ноября
Продолжительность периода сплошного снежного покрова (в днях)	210		
Средняя наибольшая высота снежного покрова (в см)	105	72	131
Средняя температура воздуха			
января	-18.5	-29.2	-8.7
июля	16.6	13.2	20.4
сентября	6.6	2.6	16.8
Среднегодовая температура воздуха	-1.1	-2.0	0.2
Годовая сумма осадков (в мм)	704	613	882
Сумма осадков в январе	40	24	74
июле	81	35	137
августе	82	22	131
сентябре	78	29	114
Дата схода снега в поле	13 мая	24 апреля	3 июня
Дата выпадения последнего снега	25 мая	1 апреля	23 июня
Последний весенне-летний заморозок	6 июня	10 мая	23 июня
Начало ледохода на реке Печоре	8 мая	16 апреля	23 мая
Ледостав на реке Печоре	26 октября	9 октября	17 ноября

Лето начинается в предгорном районе заповедника позднее, чем на равнине. Если взять за начало лета такой фенологический индикатор, как начало цветения шиповника, то эти различия между районами будут составлять неделю. Уже с середины августа по утрам становится прохладно, температура часто опускается до $+5^{\circ}$. В третьей декаде этого месяца обычны заморозки на почве. В сентябре в предгорьях часты морозящие и затяжные дожди. Осадков в этот месяц выпадает больше, чем на равнине. С середины сентября нередко в воздухе появляются и первые снежинки.

В предгорном районе наибольшее распространение получили типы почв, которые в равнинном районе имеют очень небольшие ареалы или вообще в нем не встречаются. К ним относятся глееподзолистые, дерново-карбонатные и глееподзолистые горные почвы. Локально встречаются в данном районе довольно большие пятна дерново-карбонатных почв. В хорошо развитых поймах рек представлены аллювиальные (пойменные) почвы (Забоева и др., 1972).

Предгорный район – царство темнохвойной тайги. Еловые леса занимают здесь 75.9% территории. Древесный ярус предгорных лесов, как, впрочем, и горных, сложен из нескольких пород: ели, пихты, кедра и березы. Лишь в сравнительно редких случаях встречаются чистые насаждения, состоящие из какой-либо одной породы. Эти леса являются своеобразными форпостами сибирской темнохвойной полидоминантной тайги. Отличительной чертой их является господство сибирских видов в древостое и заметное участие этих видов в нижних ярусах наряду с широким распространением европейских видов, концентрирующихся в основном в травяном покрове и отчасти в подлеске (Карпенко, 1980). Для лесов предгорий Северного Урала характерно развитие мощного мохового покрова, повышенная роль трав по сравнению с кустарничками и распространение своеобразных папоротниковых лесов (на склонах гряд). Мощность мохового покрова, состоящего из обычных зеленых лесных мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista castrensis*, *Polytrichum commune* и др.), достигает в предгорных лесах 30-40 см. Такая «гипертрофия» мохового покрова в лесах является следствием высокой влажности на западных склонах Северного Урала и первобытности (девственности) самой тайги (Корчагин, 1940).

Понижения между грядами обычно занимают зеленомошные ельники (30%), которые часто в той или иной степени заболочены. Хорошо дренируемые склоны увалов с богатыми почвами покрыты папоротниковыми лесами нередко с преобладанием пихты. Большие площади заняты вторичными мелколиственными лесами, главным образом березняками (15.9%). Все они имеют пирогенное происхождение. Особенно большие их массивы расположены в бассейне нижних течений рек Большого Шежыма, Ыджыд-Ляги и Укью.

Заболоченность предгорного района в целом ниже, чем равнинного. Однако в западной части встречаются довольно крупные болотные массивы. Отсюда берут начало многие притоки Печоры и Илыча. Восточнее Большого Шежыма обширные болота становятся уже редкими.

ГОРНЫЙ РАЙОН

Горный район заповедника сильно вытянут в меридиональном направлении. Его протяженность с севера на восток в пределах заповедника достигает почти 150 км. Это приводит к некоторым природным различиям его северной и южной частей. Ширина района в пределах заповедника не превышает 40 км. Горы в этой части Урала не представляют одного сплошного массива, а состоят из целого ряда отдельных вершин, разделенных глубокими продольными и поперечными долинами, по которым протекают речки и ручьи. Эти вершины сложены из массивных кристаллических пород и метаморфических сланцев докембрийского и кембрийского возраста. Преобладающая высота их составляет 750-850 м, отдельные вершины лишь незначительно превышают 1000 м. Тем не менее, в пределах заповедника отчетливо выделяется несколько горных цепей (Варсанофьева, 1940).

Наиболее протяженная и самая восточная из них носит название Коренного Поясового Камня. Она начинается на севере за пределами заповедника, а от истока Ыджид-Ляги прослеживается по всей восточной границе. Этот хребет слагают на севере такие горы как Яныквотнер, Маньквотнер. Далее на юг за небольшой вершиной Маньятальяхтумп тянется собственно Поясовый хребет, на безлесной поверхности которого поднимаются отдельные куполообразные вершинки. Западнее его расположен Ылызский Поясовый камень, который также начинается на севере за пределами заповедника. Он состоит из таких горных вершин, как Атертумп, Нейлентумп, Косиз, Маньпупунер, Яныпупунер, Койп и Медвежий камень. Две другие горные цепи расположены в северной половине горного района и обрываются на уровне реки Ыджид-Ляги. Они не представляют собой такой целостной и единой группы по характеру рельефа и геологическому строению, как две предыдущие. Западная от Ылызского Камня гряда получила название Центральной полосы возвышенностей. К ней относятся гранитные массивы Турыньянер, Липканер, Макариз, хребет Маньхамбо, Неримиз, Сотчемельиз и заканчивается она на юге горой Торрепорреиз. Самая высокая вершина в этой горной цепи – Сотчемельиз поднимается над уровнем моря на 1039.9 м. И заканчивается Уральская горная страна на западе небольшой горной цепью – Западным хребтом. Он состоит из ряда высоких кварцитовых вершин. На севере заповедника она начинается самым высоким массивом Кожымиз, достигающим высоты 1195.4 м над ур. м. В него входят также Кычелиз, Тумбализ, Щукаельиз и невысокая гора Парусиз. Многие горные массивы в приильчской части отделены друг от друга глубокими поперечными долинами рек.

Имеющиеся климатические показатели характеризуют только северную часть горного района, которая отличается более суровыми усло-

виями. В целом этот ландшафтный район выделяется низкими температурами воздуха, коротким теплым периодом и высокой влажностью. Среднегодовая температура воздуха на севере района составляет -4° (Объяснительная записка ..., 1979). Суммарное количество осадков достигает здесь 1000 мм (Атлас ..., 1997).

Зима в горах длится на двадцать дней больше, чем в равнинном районе. В некоторые годы уже в середине сентября вершины гор покрываются снегом. Средняя температура воздуха января составляет -21.1° . Западные ветры приносят обильные осадки в виде снега. Однако он залегает по территории неравномерно. На вершинах гор снега мало, оттуда он сдувается и накапливается в подгольцовом поясе, где высота снежного покрова в конце зимы часто превышает 2 метра.

Весна наступает в северной половине горного района на 15 дней позднее (29 апреля), чем на равнине. В это время года в горах резко повышается солнечная радиация. Поэтому, несмотря на относительно прохладную весну (в среднем $+2.3^{\circ}$ в мае), снег на вершинах, а также на открытых лугах в подгольцовом поясе, довольно быстро исчезает. Остаются лишь снежники на теневой стороне вершин. Они полностью исчезают лишь к концу июня. В горных лесах снег стаивает в первой половине июня.

На летний период приходится всего 17% времени от всего года. Для сравнения этот период занимает на равнине 27%. Среднемесячная температура июля составляет $+14.7^{\circ}$. Сумма осадков постепенно повышается в течение лета. Если в июне в горах выпадает осадков относительно мало, то в августе дожди идут часто. В горах обычны местные ветры, происхождение которых связано с особенностями рельефа.

Осень в горах наступает быстро. Уже с середины августа по ночам здесь становится очень прохладно. На березах появляются «флаги» – отдельные ветки с желтыми листьями. В третьей декаде августа часты заморозки, из-за чего высокие травы полегают на землю. Осень – самый дождливый месяц в горном районе. За сентябрь-октябрь выпадает 25% годовой нормы осадков. Устойчивый снежный покров образуется в среднем 8 октября.

Формирование почвенного покрова в горах находится в зависимости от большего числа факторов, чем в предыдущих двух ландшафтных районах. К ним относится и литологическое строение хребтов, высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склонов, гидрологический режим, характер растительного покрова. В совокупности эти факторы создают довольно сложное многообразие горных почв (Забоева и др., 1972). Распределение типов почв в горах, как и других природных компонентов, подчиняется закону вертикальной зональности. В нижней и средней части лесного пояса развиты горно-лесные подзолистые почвы, которые выше сменяются горно-лесными торфянисто-дерновыми

типами. На высоте 550-650 м над уровнем моря в пределах подгольцового пояса формируются горно-луговые дерновые почвы, которые неширокими полосами тянутся вдоль склонов гольцов и часто разорваны «селевыми потоками» каменистых россыпей. Выше на плоских вершинах гор развиваются горно-тундровые почвы.

Характерной особенностью растительного покрова горного района является ее вертикальная (высотная) поясность. На Северном Урале четко выражены четыре высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1966).

Горно-таежные леса покрывают горы от их подножий в среднем до высоты 550 м. Однако границы высотных поясов в разных частях горного района заповедника и на разных склонах гор варьируют, поэтому высотные отметки для них, приводимые разными исследователями, могут различаться. Горными лесами покрыты также широкие седловины и долины рек, которые разделяют отдельные горные массивы друг от друга. В общей сложности лесопокрытая площадь в горах составляет 72.4%. Горные леса обладают рядом специфических черт. В них ниже сомкнутость крон и высота деревьев, выше сбежистость стволов. Они меньше замшены. В лесах уменьшается степень покрытия и мощность мохового покрова, существенно возрастает роль трав. С высотой в горах изменяется состав древостоя. Обычно нижние и средние склоны гор покрыты еловыми лесами с примесью пихты, березы и кедра. Доля ели в горном районе в целом заметно снижается по сравнению с предгорным районом. С высотой значительно увеличивается доля пихты. В верхней части горно-лесного пояса с отметки высот от 400 до 550 м над ур. м. в растительном покрове начинают господствовать пихтовые леса, которые особенно выражены в южной половине горного района (Дегтева, 1997). Ель сохраняет свои позиции лишь по ложбинам стока. Среди горных лесов явно преобладают травянистые типы, площадь которых достигает 38.3%. Чаще встречаются папоротниковые, аконитовые и вейниково-таволговые леса. На самом пределе горно-лесного пояса на высоте около 500 м над ур. м. полог лесов разреживается и в древостоях, наряду с темнохвойными породами, существенную роль начинает играть береза пушистая.

Горно-лесной пояс на высоте 500-550 м сменяется подгольцовым. Подгольцовый пояс представляет собой комплекс парковых редкостойных лесов и лугов. На большей части горного района заповедника парковые леса состоят из пушистой березы или ели и только на самом севере они замещаются лиственничниками. Граница леса в зависимости от экспозиции склонов и их крутизны существенно меняется. В южной части заповедника она проходит на высоте 650-730 м над ур. м. и отделяет подгольцовый пояс от горно-тундрового.

Над подгольцовым поясом массивными куполами возвышаются безлесные вершины гор – гольцы. Их крутые склоны покрыты морями камней, среди которых кое-где попадаются небольшие узкие луговины. Каменные россыпи занимают 12.5% площади горного района. Вершины гор и нагорные террасы покрыты горной тундрой. Ее доля составляет 11.6%.

Горно-тундровый пояс простирается на высоте от 730 до 950 м над ур. м. Горные тундры представляют собой специфические растительные сообщества, по своей структуре и внешнему облику подобные материковым тундрам. Различают несколько типов горных тундр: каменистые, лишайниковые, кустарничково-моховые, кустарничково-моховые и травяно-моховые. В зависимости от высоты над уровнем моря, экспозиции склонов преобладает тот или иной тип. Однако все они представляют собой разные сукцессионные стадии развития горно-тундровой растительности (Горчаковский, 1966).

Выше тундр обычно лежит уже пояс холодных гольцовых пустынь. В заповеднике он представлен далеко не на всех вершинах гор, сильнее выражен в северной части этого ландшафтного района и представляет собой поля каменных глыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изучение разных групп млекопитающих требует специальных методов исследований. Они определяются как размерами животных, так и образом их жизни. При этом нередко одни и те же аспекты в экологии зверей оцениваются разными способами, дающими порой повод для противоречивых заключений. В течение длительного периода исследований методики меняются, на смену им приходят новые более совершенные. Эти обстоятельства необходимо учитывать при анализе долговременных материалов. В данном разделе приводятся описания методов изучения млекопитающих, которые использовали сотрудники заповедника на протяжении длительного периода исследований.

Мелкие млекопитающие. Для оценки численности, структуры популяций и других популяционных параметров насекомоядных животных и мелких грызунов использовались два метода учетов – ловушко-линии и ловчие канавки. Метод ловушко-линий применялся с начала организации научных исследований в заповеднике и был долгое время единственным при изучении *Microtammalia*. Зверьков отлавливали в ловушки, расставленных в линию через определенное расстояние. У В.П. и Е.Н.Тепловых такие линии работали в течение 2-3 суток. С 1951 г. по инициативе О.И.Семенова-Тян-Шанского продолжительность функционирования ловушек была увеличена до 5 суток, а их число в линии возросло до 100 штук. Такая методика количественных учетов была в свое время рекомендована А.Н.Формозовым (1937) и П.Б.Юргенсоном (1939) для заповедников. При этом справедливо считалось, что увеличение времени экспонирования ловушек приводит к более полному выявлению видового состава мелких млекопитающих. Давилки расставлялись через 10 метров друг от друга. Приманкой служили корочки хлеба, смоченные в подсолнечном масле. За пятиднев-

ный учет, таким образом, отрабатывалось 500 ловушко-суток. За единицу учета принималось число зверьков, приходящихся на 100 ловушко-суток. Эта методика до сих пор применяется на стационарных линиях в окрестностях Якши. Параллельно с ней мы широко практиковали расстановку ловушек на 4 суток. Показатели относительной численности по сравнению с пятидневными учетами при этом мало различались, так как основная масса животных отлавливается обычно в течение первых двух-трех дней. На 4-5 сутки в небольшом количестве попадаются виды, плохо идущие в ловушки.

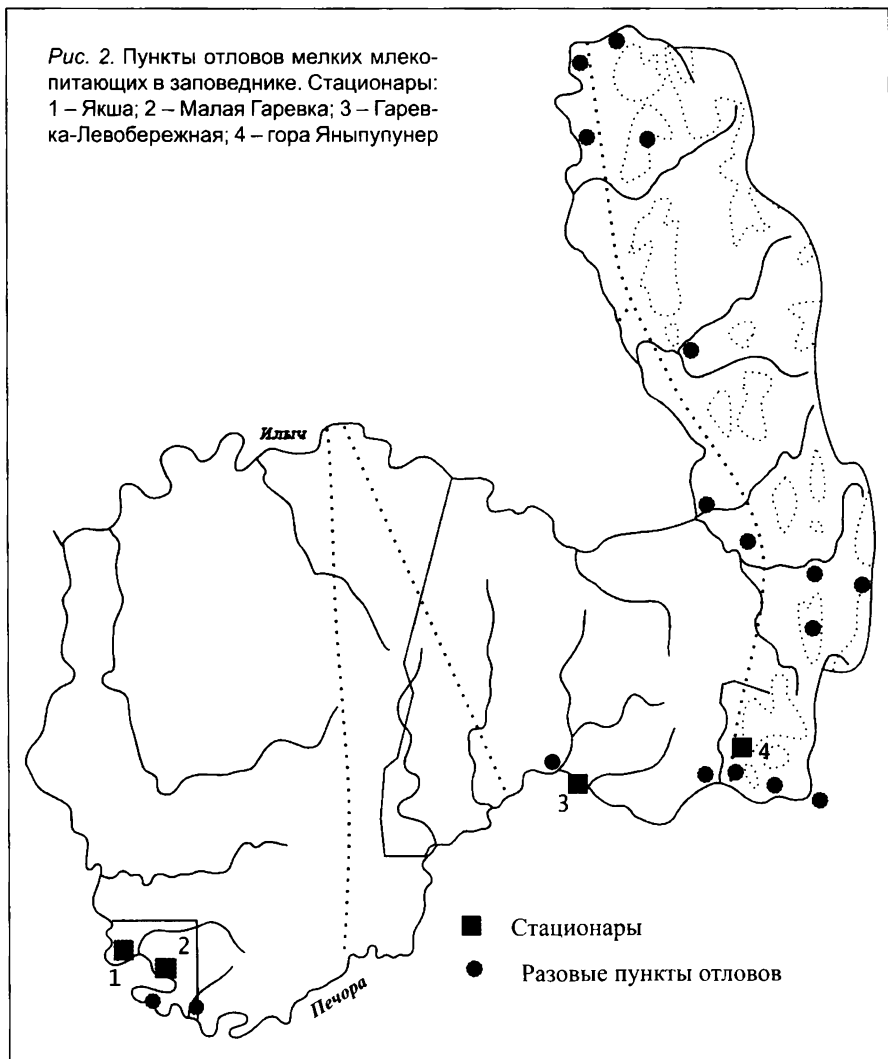
С 1987 г. в заповеднике стали широко применяться ловчие канавки. Этот метод получил в настоящее время широкое распространение, но имеет множество модификаций. Мы использовали так называемые стандартные канавки (Кучерук, 1952; Емельянова, 1988), предложенные в свое время Н.П.Наумовым (1955). Длина их составляет 50 м, ширина 20 см, а глубина до 25 см. На дно каждой канавки вкапывали 5 конусов, расположенных на расстоянии 10 м друг от друга. Высота конусов достигала 40-50 см. Они на одну треть заливались водой, что способствовало быстрой гибели зверьков и их сохранности. За единицу учета принималось число животных, отловленных за 10 суток учета в одну канавку. Этот показатель можно легко перевести в другой, также широко применявшийся в практике полевых исследований – на 100 конусо-суток. Для этого достаточно первый из них лишь удвоить.

Избирательность метода ловушко-линий отмечали многие исследователи (Кучерук, 1952, 1963; Бородин, 1966; Юдин и др., 1979; Русек, 1969; Pankakoski, 1979; William, Braun, 1983). Она заключается в том, что в ловушки отлавливаются только те виды, которые хорошо идут на приманку. К ним относятся, прежде всего, лесные полевки. В условиях Северного Предуралья и Урала более 70% отловленных в ловушки животных составили красная и рыжая полевки. В уловах в ловчие канавки их доля была существенно ниже и достигала лишь 17.7%. В то же время в канавки хорошо отлавливаются землеройки, в частности, обыкновенная бурозубка (31.2%) и лесной лемминг (11.6%). Удельный вес этих видов в отловах ловушками незначителен и составил соответственно 5.8% и 0.5%. В связи с этим для анализа численности и биотопического размещения животных в видовых очерках были использованы данные отловов в ловчие канавки и лишь для лесных полевок наряду с ними были использованы материалы учетов в ловушки.

Исследования по мелким млекопитающим были сосредоточены главным образом на стационарах, организованных во всех ландшафтных районах заповедника (рис. 2). В равнинном районе они проводятся с 1951 г. в окрестностях Якши в зеленомошном ельнике и лишайниковом сосняке были заложены постоянные линии для учета насекомоядных и

грызунов ловушками. В 1988 г. в этих биотопах были вырыты три ловчие канавки. С конца 90-х гг. количество исследуемых местообитаний было расширено. Учеты мелких млекопитающих обоими методами начали проводить в травянистом пойменном ельнике, расположенном ниже устья р. Малой Гаревки, и в зеленомошном сосняке в Желобах. В предгорном районе подобные исследования были начаты с 1984 г. на стационаре Гаревка-Левобережная, удаленном от кордона Шежым-

Рис. 2. Пункты отловов мелких млекопитающих в заповеднике. Стационары: 1 – Якша; 2 – Малая Гаревка; 3 – Гаревка-Левобережная; 4 – гора Яныпупунер



Печорский вверх по реке Печоре на 6 км. Здесь в трех основных биотопах – зеленомошном плакорном ельнике, травянистом пойменном ельнике и на лугу, были проложены постоянные учетные линии ловушек, длиной 0.5 км каждая, и вырыты ловчие канавки. С 1999 г. учетами был охвачен зеленомошно-папоротниковый ельник, расположенный на склоне гряды в урочище Кременная. Горный стационар был организован в 1989 г. в припечорской части заповедника на юго-западе горного массива Яныпупунер, наиболее доступного для посещения в летний период. Учеты проводились здесь в пяти типичных местообитаниях, расположенных в трех высотных поясах – горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом.

Как правило, стационары посещались дважды в бесснежный период – в начале сезона размножения мелких млекопитающих (конец мая – июнь) и в конце его (август – начало сентября). Периодически практиковались выезды для отлова животных в другие точки заповедника. За период исследований было поймано и обработано около 27 тыс. экземпляров 19 видов насекомоядных и грызунов (табл. 3). Из этого общего количества 92.7% животных прошло через наши руки или были собраны при нашем непосредственном участии.

У пойманных зверьков измеряли длину тела, хвоста и ступни, устанавливали массу тела. Визуально оценивали состояние генеративных органов (Тупикова, 1964). У самцов определяли размеры семенников. К размножающимся особям относили зверьков с длиной семенников более 8 мм (Воронцов, 1961) и хорошо развитыми семенными пузырьками. Плодовитость устанавливали по числу эмбрионов и плацентарных пятен. К размножавшимся животным относили также лактирующих самок.

При определении возраста мелких млекопитающих учитывалась видовая специфика разделения их на возрастные группы. Возраст лес-

Таблица 3

Количество отловленных животных разных видов мелких млекопитающих и объем учетных работ

Ландшафтный район	Отловы ловушками		Отловы канавками		Всего поймано зверьков
	Отработано ловушко-суток	Поймано зверьков	Отработано канавко-суток	Поймано зверьков	
Равнинный	112260	5136	1006	3154	8290
Предгорный	28880	3750	703	7836	11586
Горный	16660	1926	379	5035	6961
Итого:	157800	10812	2088	16025	26837

ных полевок устанавливали по степени развития корней зубов (Тупикова и др., 1970). Для определения возраста некорнезубых полевок использовали комплекс признаков: вес и размеры тела, степень развития тимуса и краниологические особенности (Башенина, 1953; Ларина, 1974; Ивантер, 1975). О возрасте лесного лемминга судили по конфигурации и пропорциям черепа (Кошкина, Халанский, 1961). Для землероек-бурозубок возрастными критериями служили особенности снашивания волосяного покрова на хвосте и лапах, степень стертости зубов, форма черепа (Дунаева, 1955; Тупикова, 1964; Ивантер, 1975, 1976), а также размеры тела. Животных всех видов разделяли на две возрастные группы – перезимовавших и сеголеток. Среди последних выделяли половозрелых и неполовозрелых зверьков.

Для характеристики биотопического размещения видов использовали количественную оценку верности биотопу (Ердаков и др., 1978).

$$X = \frac{M_1 - M_2}{\sigma}$$

где M_1 – средняя многолетняя численность вида в данном биотопе, M_2 – средняя многолетняя численность в регионе, σ – среднее квадратичное отклонение для многолетней средней в регионе.

Значения коэффициентов могут быть положительными, отрицательными или равными нулю. Максимально положительные показатели будут иметь характерные и преферентные виды, отрицательные – чуждые, а близкие к нулю – индифферентные виды. Удобство такой оценки заключается в независимости ее от численности вида. Используя коэффициенты верности биотопам в конкретном регионе, можно оценить экологическую валентность любого из сравниваемых видов.

Питание насекомоядных животных изучалось путем просмотра содержимого желудков, предварительно фиксированных в 4%-ном растворе формалина. Разбор пищевых компонентов проводился под бинокулярным микроскопом. Беспозвоночных разделяли на крупные таксономические группы. Большую помощь в их идентификации оказал А.Г.Татаринев (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН). Изучение питания лесных полевок проводили непосредственно в поле, разбирая содержимое их желудков. По комплексу признаков – цвету, структуре и запаху компоненты пищи относили к той или иной группе кормов. Встречаемость пищевых компонентов оценивалась как доля желудков, содержавших данный корм, в процентах к общему числу наполненных желудков.

Бобр. В Печоро-Илычском заповеднике с момента выпуска бобров были опробованы разные методы их количественного учета. С.С.Донауров, В.П.Теплов применяли статистический метод учета, разработанный В.К.Хлебовичем (1938), а также другие методы, практикуемые в те годы Воронежским заповедником, – учет бобров во время половодья путем непосредственного подсчета животных и ночной учет с лодки путем подсчета «ударов хвостом по воде, производимых бобром во время ныряния». Оба эти метода оказались непригодными для местных условий. Этими исследователями был предложен метод учета бобров в «белые» и лунные ночи со свободно плывущей по течению лодки. Такой учет проводят два человека – один сидит в носу и ведет наблюдения, а другой на корме бесшумно управляет лодкой. При полном безветрии и ясной погоде, а только в этих условиях и можно проводить этот учет, с лодки не только удастся увидеть бобров, плывущих по воде, но и услышать их передвижения по берегу и звуки, издаваемые при кормежке. Этот метод учета применялся в заповеднике всеми последующими исследователями. Кроме того, Ю.П.Язан пользовался методами В.К.Хлебовича (1938), Л.С.Лаврова (1952). В.С.Поярков (1953) применял разработанный им эколого-статистический метод учета. К.О.-Мегалинский использовал методики учетов В.К.Хлебовича и Л.С.Лаврова. А.Б.Бешкарев во время своих исследований пользовался методами В.К.Хлебовича и Л.С.Лаврова, В.С.Пояркова, а также методикой В.С.Кудряшова (1970). Помимо этого он предложил новый способ учета (Бешкарев, 1977). Во время исследований мы использовали в основном метод В.К.Хлебовича и А.Б.Бешкарева.

Метод В.К.Хлебовича заключается в определении числа поселений и последующего умножения их на пересчетный коэффициент. За пересчетный коэффициент принимается среднее количество бобров, живущих в одном таком поселении. В заповеднике пересчетный коэффициент был получен во время отловов бобров, а затем был проверен многократными визуальными наблюдениями в разных поселениях. Для печорской популяции бобров он оказался равен 4.0. По годам он практически не изменяется. Среднее количество бобров в поселениях в европейской части России для разных популяций одинаково. По данным В.С.Кудряшова (1975) для мещерской популяции пересчетный коэффициент равен также 4.0. Он пишет, что при проведении учетов в мещерской популяции нет надобности в ежегодном определении пересчетного коэффициента, это отнимает массу времени, а в конечном итоге дает цифру, близкую к четырем. Позднее методика В.К.Хлебовича была усовершенствована Л.С.Лавровым путем дифференцирования поселений на четыре группы: очень сильное поселение (в среднем 10 бобров), сильное поселение (в среднем 7), среднее поселение

(в среднем 4) и слабое поселение (в среднем 1.5 бобра). Для того чтобы дать более объективную оценку размера бобровой семьи В.С.Поярков разработал эколого-статистический метод количественного учета бобров. Основа этого метода заключается в определении мест обитания, т. е. поселений, и подсчете в них всех погрызов, исходя из того, что количество сгрызенных деревьев и кустарников, приведенное с помощью специальной шкалы к одному условному диаметру, пропорционально численности бобров. На одного бобра в среднем приходится 70, на двух – 70-150, на четырех – 150-300 и т.д. погрызов при условном диаметре, который равен 2-6 см. Эти способы учета различаются между собой только степенью сложности и дают практически одинаковые результаты, что подтверждается исследованиями Ю.П.Язана (1972). Осенью 1953 г., пользуясь методиками В.К.Хлебовича и Л.С. Лаврова одновременно он получил примерно равные результаты – 44 и 43 бобра. В 1956 г. Ю.П.Язан, оценивая численность бобров на р. Б. Шежим по методу В.К.Хлебовича, а В.С.Поярков – своим эколого-статистическим методом, получили близкие результаты – 36 и 31 бобр.

Ошибки в оценке численности животных чаще всего возникают во время определения границ поселений. При неправильном определении границ на территории одного поселения можно учесть два, три и более лишних поселения. В.С.Кудряшов предложил более точный и производительный метод подсчета бобровых поселений в марте-апреле. В связи с оживлением весной наземной деятельности бобров большинство поселений удастся обнаружить по следам на снегу. Звери выходят через полыньи, прогрызают отверстия во льду или пробивают своды нор на берегах водоемов. Далеко бобры не уходят, а срезают ближайшие кустарники или валят деревья. Разделанные на части ветки звери уносят в норы или поедают на месте выхода на поверхность, у самой воды. Одним и тем же вылазом (выходом) бобры пользуются неоднократно. К местам рубок ведут хорошо заметные тропы. Бобры активны поблизости от мест зимовки, поэтому в большинстве случаев легко разграничить соседние поселения. Как было отмечено выше, методика В.С.Кудряшова была опробована А.Б.Бешкаревым в Печоро-Илычском заповеднике. К сожалению, на верхней Печоре пришлось от этого способа отказаться из-за неустойчивости погоды в это время, а так же отдаленности бобровых угодий. Было также выяснено, что в части известных поселений бобры не выходят на поверхность снега. Звери режут ивняк под снегом, передвигаясь по подснежным лазам. Учтя эти факты, А.Б.Бешкарев предложил способ учета бобровых поселений по весенним погрызам в конце мая – начале июня. В этот период еще отсутствует растительность по берегам рек, поэтому белые пеньки древесной растительности, оставленные бобрами во время кормежек вес-

ной по снегу хорошо заметны. Учет проводят с моторной лодки, на небольшой скорости. В это время уровень воды в реках достаточно высок, и это позволяет обследовать бобровые угодья, не доступные в другое время года.

Белка, летяга, бурундук. Источником сведений о численности белки послужили материалы многолетних учетов с лайкой. Структура популяций анализировалась на основе промысловых проб, собранных на сопредельной территории, а также стационарных работ на площадках, на которых проводился отлов и мечение зверьков.

Отлов и мечение белок проводили в равнинном и предгорном районах. Равнинная площадка расположена в окрестностях пос. Якша. Она занимает полосу прибрежных ельников шириной до 150 м, тянущихся вдоль правого берега р. Печоры. На юге и юго-западе границей площадки служит р. Печора, на северо-востоке и севере – частью сосняки лишайниковые, частью – сфагновые болота. Это относительно изолированный участок гнездовых станций белки. Чтобы покинуть площадку или проникнуть на нее, белка должна переплыть р. Печору шириной около 160 м в межень и 200 м в половодье, либо пересечь сфагновое болото или полосу сосняков шириной 3-5 км. Зверьки могут также двигаться вдоль берега Печоры, где полоса ельников то расширяется, то сужается. В древостое на площадке доминирует ель сибирская. Сосна присутствует в виде отдельных деревьев. Осина редка. Работы на этой площадке были начаты с 1962 г. Вначале они носили эпизодический характер и только с 1972 г. проводятся регулярно. Здесь было установлено 140 ловушек. Со временем их число сократилось до 127, так как часть площадки, находившаяся в пределах поселковой зоны, была вырублена. Ловушки удалены на расстоянии 22-114 м друг от друга. Среднее расстояние между ними 38 м. Площадь отлова животных с учетом краевого эффекта составила 75 га. Большинство ловушек установлено у стволов деревьев на высоте 1-1.3 м, лишь небольшая их часть располагается на земле. Длина площадки около 3.5 км.

Вторая площадка расположена в предгорном районе заповедника в 3 км по реке выше кордона Шежым-Печорский. От равнинной площадки она удалена примерно на 100 км. Она занимает полосу ельников вдоль берегов р. Печоры. Длина ее около 3.2 км. В начале работы было установлено 278 ловушек, но со временем многие из них пришли в негодность, некоторые разрушены ветровалом. В результате число ловушек к 1990 г. сократилось до 240, а к 2000 г. до 225. Площадь отлова примерно 134 га. Состав древостоя тот же, что и на равнинной площадке, но сосна очень редка, а пихты и кедра больше. Ловушки установлены в 2-3 ряда. Тропа-путик идет вдоль центральной линии лову-

шек; вправо и влево расположены боковые ловушки и с расстояния до 80 м можно определить, сработала ловушка или настрожена. Это позволяет экономить силы и только периодически проверять наличие приманки. Ловушки установлены у деревьев, и лишь немногие – на земле. Расстояние между ловушками от 24 до 112 м, в среднем 50 м.

Равнинная площадка представляет собой относительно изолированный участок типичных гнездовых стаций белки, окруженный менее пригодными или вовсе непригодными для гнездования участками. Предгорная площадка – небольшая часть сплошного массива ельников, тянущихся на десятки километров, не ограниченного на большом протяжении естественными границами. Возможности для гнездования и расселения белки здесь гораздо выше.

Белки отлавливались в ловушку, которая представляет собой самодельную плашку-долбленку или просто деревянный ящик с толстыми – 2-3 см – стенками, приподнятый одним краем над щитом-основанием (столиком), сколоченным из толстых досок (рис. 3). Столик несколько перекрывает плашку по площади. Челачная настрожка состоит из двух выстроганных дощечек-челаков (одна с уступом) и лучинки – язычка с вырезом, который скрепляет челаки. (Сокольский, 1964). В расщепе язычка укрепляется приманка: сухой гриб (масленок, подосиновик) и 2 кедровых ореха. В течение всей работы ни ловушки, ни приманка не претерпели изменений, чтобы иметь сравнимые результаты. Зайдя под плашку и трогая приманку, белка освобождает челаки, и плашка накрывает зверька.

Увидев закрытую плашку, надо слегка приподнять ее и убедиться, что попалась белка или другое животное, которое необходимо извлечь. Для этого нужно поддеть прочный холщовый мешок под нижнюю кромку плашки и, слегка приподнимая ее над столиком, натянуть его примерно до половины длины плашки. Тщательно выбрать все складки и крепко схватить мешок одной рукой, натягивая его сколько возможно вокруг плашки. Затем сдвинуть свободной рукой плашку за край щита-столика. Обычно зверек сразу перескакивает в мешок, но попадаются особи, которые упорно сидят под плашкой. Тогда надо слегка приподнять плашку и дунуть на зверька, а если и это не поможет, просунуть под плашку хворостину и выгнать его. Таким способом можно извлечь из ловушки любого зверька размером от полевки до соболя или американской норки. Как только белка перескочит в мешок, его надо быстро перехватить свободной рукой выше зверька за горловину и снять с плашки. Для осмотра мешок со зверьком помещают на горизонтальную плоскость, обычно на ровный участок земли. Затем белку берут через мешок большим и указательным пальцем за голову, а туловище помещают в согнутой ладони. Можно также закрутить не очень туго

белку в складки мешка, предварительно развернув ее хвостом к горловине, а затем, осторожно разворачивая складки, осмотреть заднюю часть туловища зверька. При этом определяют пол, примерный возраст, окраску хвоста, состояние шерстного покрова, стадию линьки.

При мечении белку в мешке отжимают в угол и складками мешка ограничивают ей свободу движений. Головой белку направляют к специально сделанной прорези по размеру основания уха. Прорезь находится в углу мешка и сделана так, чтобы при многократном использовании она не расширялась, на манер петли для застегивания пуговицы. Затем вытаскивают правое (у самца) или левое (у самки) ухо, делают прорезь смоченным и протертым йодом скальпелем и вдевают предварительно согнутую в виде колечка стандартную метку серии Б или В, также смоченную йодом. Проправ узкий конец пластинки в отверстие на широком конце, надо сделать замочек, иначе пластинка может разогнуться и выдернется из уха. Затем метку уплощают, сдавливая с боков пинцетом так, чтобы метка не зажимала ткань уха. Проправ все операции, обильно заливают ранку спиртовым раствором йода. Пометив белку, ее взвешивают, пересадив в маленький мешок, и выпускают.

При повторных попаданиях при необходимости метку заменяют (иногда бельчата – соседи по гнезду – грызут алюминиевую пластинку на сгибе и могут перегрызть ее совсем). Доля потерянных меток составила не более 2% к числу повторно отловленных зверей.

Обычно ловушки настораживали в последней декаде марта – начале апреля и ловили с перерывами до начала октября. В годы, когда белки размножаются поздно, можно ловить весь октябрь. В апреле и октябре отлов затруднен снегопадами и необходимостью очищать ловушки от снега. Ловушки необходимо проверять дважды в сутки: в 10-11 часов и вечером – за час-полтора до захода солнца. В апреле и октябре в начале работы ловушки проверяли однократно – от полудня до 15-16 час. При однократной проверке есть риск гибели зверьков, попавшихся в ловушки после проверки. Со временем мы перешли на двукратную проверку в любое время года. Если белка пересидела в ловушке, двигается вяло, ее надо немедленно отогреть, напоить через пипетку сахарным сиропом и выпустить, когда она придет в нормальное состояние.

Преимущества плашек состоит в простоте изготовления и длительности использования (10-15 лет, иногда дольше). Недостаток ловушек заключается в том, что иногда плашка убивает зверька, если он, тронув насторожку, сильно испугается и, сделав резкое движение, попадет под кромку опадной части ловушки. С 1972 по 2002 гг. на двух площадках зарегистрировано 7364 попаданий белок. При этом 118 белок

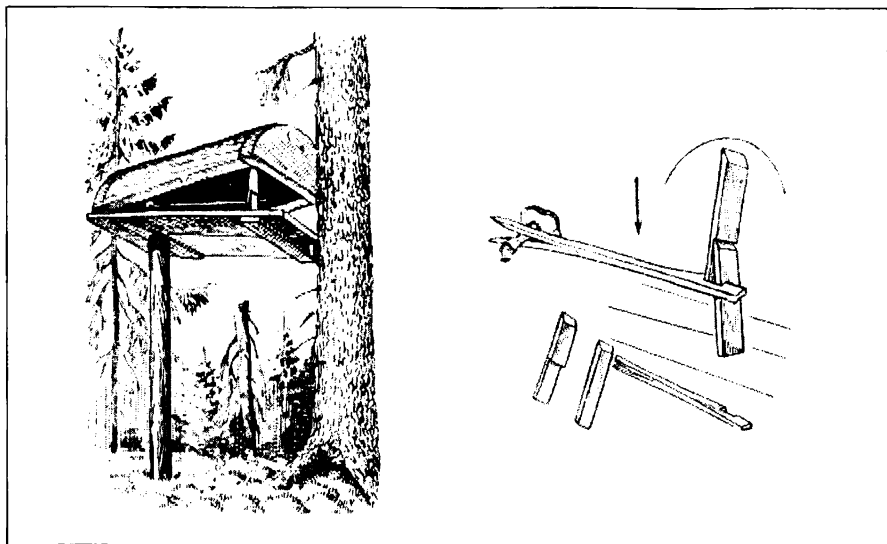


Рис. 3. Плашка-долбленка в настороженном виде (слева) и насторожка плашки (справа). Рисунок из работы С.М.Сокольского (1964)

(1.6%) были убиты, 74 (1.0%) погибли в ловушках по другим причинам, в основном от переохлаждения. Особенно уязвимы в этом отношении бельчата-гнездовики, очень любопытные и неопытные в первые дни после выхода из материнского гнезда.

Регистрировались белки, сумевшие уйти из ловушек. Чаще белка прогрызает столик или верхнюю часть плашки и успевает убежать до проверки. Чаще уходят взрослые и полувзрослые особи. Молодые бельчата слишком слабы и неопытны, чтобы прогрызть даже тонкие доски или стенки плашки. За 31 год на двух площадках из ловушек ушло 587 особей (8% к числу попаданий). По характеру погрызов, экскрементам и другим признакам можно почти безошибочно установить вид покинувшего ловушку животного.

В популяции белок есть особи, часто посещающие ловушки («ловушкофилы») и избегающие их («ловушкофобы»). Первые лезут в ловушки постоянно, используя их как кормушки. Вторые, попавшись однажды, в дальнейшем избегают их. Лишь во время гона или осенью при постройке зимнего гнезда они, обследуя свой индивидуальный участок, иногда посещают ловушки. Так, зверек, помеченный на равнинной площадке 12 сентября 1967 г. на протяжении 5 лет попадался всего 4 раза: в сентябре 1967 г., в июле 1969 г., в сентябре 1970 г. и в сентябре 1972 г.

При повторных отловах белки почти никогда не попадают в ту же самую ловушку, а обычно в соседнюю. Это помогает в некоторых случаях определить индивидуальный участок зверька.

Определение площади индивидуальных участков описано ранее (Сокольский, Кудрявцева, 1980). Крайние точки отловов одной особи соединялись прямыми линиями, а заключенную внутри площадь измеряли с помощью планиметра или накладывали полученную фигуру на сетку, площадь ячеек которой была известна. При этом крайние точки отлова переносились на половину расстояния до ближайшей внешней ловушки. Таким способом мы пытались учесть краевой эффект.

Площадь индивидуальных участков определяли для зверьков, пойманных не менее 5 раз.

Большинство белок (около 80%) попадают однократно, что свидетельствует об осторожности большинства особей и высокой подвижности беличьего населения в период отлова. Большинство зверьков посещают площадки на короткое время и не задерживаются на них, особенно в период миграций.

При определении половой и возрастной принадлежности зверьков использовались экстерьерные и интерьерные показатели. В отлове и промысловых пробах зверьки распознавались по весу, состоянию половых органов и млечных желез; толщине penis'a, весу, величине и состоянию семенников; величине матки, наличию в ней эмбрионов или плацентарных пятен, желтых тел в яичниках.

Выделялись три возрастные группы белок – перезимовавшие, полувзрослые и молодые. Взрослые животные – это особи, перезимовавшие хотя бы одну зиму. Молодые бельчата, родившиеся на территории отлова или вблизи, отличались по весу, размерам. Они связаны с материнским гнездом, их возраст не превышает 2-х месяцев, а вес – 150-160 г. Эту группу выделяли только при отлове. В промысловых пробах к третьей декаде октября большинство бельчат-сеголеток были вполне самостоятельны и переходили в группу полувзрослых. Полувзрослые белки (регистрировались и при отлове) – это особи, ушедшие от материнского гнезда. Они самостоятельны, пополняют ряды расселяющихся белок и мигрантов. При необходимости преодолевают водные преграды, пересекают открытые пространства: болота, вырубki, горные тундры. Как правило, им более 2.5 месяцев. В размножении они могут участвовать лишь на следующий год. Вес их обычно более 200 г, иногда несколько менее.

Сведения о линьке белок в заповеднике основаны на осмотре отловленных в ловушки и добытых во время промысла на сопредельной территории зверьков, а также наблюдениях при визуальных встречах и содержании и разведении белок в вольерах. Весенняя линька, как пра-

вило, при внешнем осмотре малозаметна. Заметить ее начало можно, если держишь зверька в руках. Одним из первых признаков линьки служит появление на темени и конце мордочки рыжего или коричневого пятна; шерсть вокруг ушей при легком подергивании лезет. У половозрелых самцов оголяется каудальный конец мошонки, и мездра на нем темнеет. У неполовозрелых мошонка остается покрытой белой шерстью. Шерсть на хвосте и кисточки на ушах редеют и тускнеют.

У взрослых беременных самок молочные железы увеличиваются за некоторое время до родов, шерсть вокруг сосков выпадает. У яловых самок, ранее рожавших, соски маленькие и малозаметны в густой белой шерсти. Если самка не приносила бельчат, соски вообще незаметны и появляются примерно за полмесяца до первых родов. Если самка принесла первый выводок до начала весенней линьки, то она сохраняет зимний наряд до окончания выкармливания детенышей. Линька на это время как бы затормаживается и происходит ускоренными темпами после того, как бельчата достигнут самостоятельности. У бельчат, рожденных самкой в зимнем меху, первый наряд также зимний. Впервые это явление описано Ю.А.Салминым (1938). На верхней Печоре такие случаи неоднократно наблюдались в природе и при разведении белок в вольерах.

Помимо белки в плашки попадались также летяга и бурундук. Всего было поймано 140 летяг: 68 в равнинном и 72 – в предгорном районах. У них были определены пол и возраст. Животные по возрасту подразделялись на три группы – молодые (juv), полувзрослые (subad) и взрослые (ad). При определении возраста зверьков учитывались масса тела, поведение, дата отлова, результаты осмотра. Пол зверьков при осмотре хорошо различается по наружным половым органам.

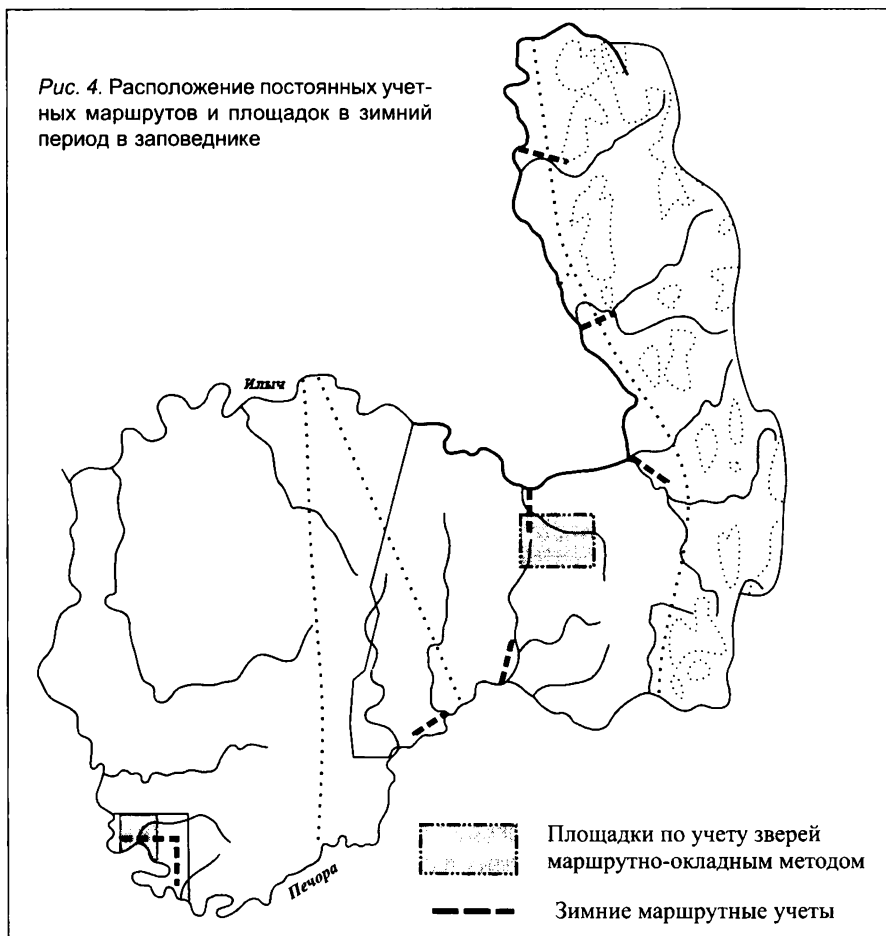
Промысловые животные. Численность большинства видов хищных животных, копытных, а также зайца-беляка оценивалась в зимний период. Для этого использовали маршрутно-окладной метод и зимний маршрутный учет (ЗМУ).

Маршрутно-окладной метод. Учет промысловых животных маршрутно-окладным методом проводился на трех постоянных площадках (рис. 4). Две из них расположены в равнинном районе недалеко от пос. Якша. Одна, площадью 5848 га, размещенная на территории заповедника, была заложена в 1973 г. Другая, площадью 6000 га, расположенная на сопредельной территории, организована в 1988 г. Аналогичная учетная площадка (10057 га) была заложена в 1979 г. в предгорном районе в бассейне реки Шежымью.

Учет на равнинных площадках проводили ежегодно во II-III декаде февраля. В нем принимали участие 13 человек. Площадку пересекали крест-накрест учетными маршрутами. Они ориентированы по просе-

кам и буссольным ходам с юга на север и с запада на восток и отстояли друг от друга примерно на 1 км. В первый день учетчики прокладывали лыжню по определенным маршрутам и затирали все следы. На следующий день они отмечали все новые следы, появившиеся на маршруте за ночь, и определяли направления хода зверя. Затем все данные по одиночным маршрутам обобщались. Для крупных животных, в том числе для соболя и куницы, рассчитывались плотностные показатели (число животных на 1000 га). Для видов с небольшим суточным наследом (ласка, горноста́й, белка, заяц-беляк) подсчитывалось число пересечений следов на всех маршрутах. В этом случае за показатель учета принималось число следов на 10 км маршрута.

Рис. 4. Расположение постоянных учетных маршрутов и площадок в зимний период в заповеднике



Учеты на площадке в предгорном районе проводились обычно во II декаде марта. В них принимало участие 16-20 человек. Учеты здесь проводили до 2001 г. Затем их прекратили из-за трудностей доставки учетчиков к площадке.

Зимний маршрутный учет (ЗМУ). Зимние маршрутные учеты охотничьих видов зверей по следам на территории Печоро-Илычского заповедника были организованы В.П.Тепловым в 1938 г. Длительное время они проводились попутно с мартовскими учетами лося на зимних стойбищах. В 1958 г. были заложены специальные маршруты в окрестностях центральной усадьбы и на отдельных кордонах в предгорной части заповедника. На них проводили двукратный учет в феврале, причем регистрировались все свежие следы без их предварительной затирки. С зимнего сезона 1983/84 гг. в равнинной части заповедника, а в предгорьях – с 1987/88 гг. учеты проводятся по стандартной методике ЗМУ (Приклонский, 1973). В каждом из 4 лесничеств заповедника заложено по одной учетной линии длиной от 9 до 16 км (см. рис. 4). Все маршруты промаркированы пикетами через 1 км. В конце каждого из них построены избушки, в которых ночуют учетчики после первого дня учета. Продолжительность учета – 2 дня. В первый ведется затирка всех следов пересекающих маршрут, фиксируются в дневнике только переходы лосей, оленей и встречи тетеревиных птиц. Во второй день учитываются все вновь появившиеся пересечения следов зверей и встречи куриных. По результатам каждого учета заполняется учетный бланк, включающий отдельные таблицы учета суточных следов, переходов мигрирующих лосей, встречи птиц. Учетные работы начинаются в ноябре после установления снежного покрова высотой 10-15 см, и продолжаются до конца февраля. Частота учетов – не реже 1 раза в декаду. Общая протяженность учетов в среднем за сезон в равнинной части – 285 км, в предгорной – 261 км. За весь период учета (до 2000 г.) она составила 8238 км, в том числе в равнинном районе – 4844 км, в предгорном – 3394 км.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ОТРЯД НАСЕКОМОЯДНЫЕ – INSECTIVORA

Семейство Кротовые – Talpidae

Европейский крот – *Talpa europaea* Linnaeus, 1758

Распространение. Встречается по всей лесной части северо-востока европейской части России. По долинам рек заходит в пределы зоны тундр (Млекопитающие ..., 1994). На Урале северная граница распространения крота проходит по северной части Приполярного Урала. В Зауралье она опускается на юг вдоль гор до Саранпауля. Здесь он был отмечен К.К.Флеровым (1933). Территория Печоро-Ильчского заповедника, таким образом, расположена в непосредственной близости от периферии ареала вида. В пределах заповедника крот обитает повсеместно в пригодных для него стациях.

Морфологическая характеристика. У данного вида отмечена высокая изменчивость экстерьерных признаков. Для животных, обитающих на территории заповедника, длина тела в целом для всех возрастных групп составляет 102-143 (126.7) мм, хвоста – 30-52 (40.4) мм, ступни – 16.2-20.1 (18.1) мм. Вес 46.4-121.1 (75.6) г. Кроты, населяющие северо-восточную часть Русской равнины и Северный Урал, по современным представлениям относятся к номинальному подвиду – *T. e. europaea* (Каталог млекопитающих ..., 1981; Юдин, 1989). По своим размерам они близки животным из западных районов европейской части и в то же время уступают зверькам со Среднего Урала (Юдин, 1989). Особенностью внешнего облика североуральских кротов является более длинный хвост. Он на 28% больше, чем у среднеуральских животных.

**Масса (г) и размеры (мм) европейского крота
в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	Самцы				Самки			
	n	M ± m	lim	CV	n	M ± m	lim	CV
Равнинный район								
Масса тела	10	77.9 ± 3.7	57.8-96.4	15.13	14	63.0 ± 1.9	46.4-75.3	11.83
Длина тела	9	122.3 ± 4.7	105-140	11.53	14	121.0 ± 1.8	110-135	5.70
Длина хвоста	10	39.1 ± 1.3	33-47	10.61	14	39.4 ± 0.8	34-46	7.28
Длина ступни	10	18.4 ± 0.4	16.9-19.9	6.30	13	17.7 ± 0.1	17.0-18.7	2.82
Предгорный район								
Масса тела	42	84.4 ± 1.9	61.6-121.1	15.17	35	70.9 ± 1.4	55.5-89.7	12.09
Длина тела	36	130.7 ± 0.8	120-140	3.66	29	122.9 ± 0.9	111-132	4.17
Длина хвоста	34	42.1 ± 0.6	37-51	8.76	28	38.4 ± 0.5	34-44	6.74
Длина ступни	35	18.5 ± 0.1	16.8-19.6	4.22	28	17.5 ± 0.1	16.7-19.3	3.43
Горный район								
Масса тела	63	86.6 ± 1.2	62-106.0	10.59	84	67.3 ± 0.9	48.5-98.9	12.97
Длина тела	58	131.0 ± 0.7	119-143	4.07	68	124.8 ± 0.6	111-136	3.96
Длина хвоста	58	43.2 ± 0.5	31-52	8.59	68	38.8 ± 0.3	31-47	6.91
Длина ступни	47	18.9 ± 0.1	17.3-20.1	3.81	51	17.6 ± 0.1	16.2-20.0	4.03

Половой диморфизм по экстерьерным признакам хорошо выражен. Самки обычно мельче самцов (табл. 4). Особенно существенны эти различия по массе тела ($t = 10.5$; $p < 0.001$).

В пределах территории заповедника отмечены явные морфологические различия между животными разных ландшафтных районов. Кроты равнинных местообитаний достоверно мельче предгорных и горных зверьков. Так, масса тела равнинных кротов составляет 68.6 г, горных – 78.2 г ($t = 3.5$; $p < 0.01$), длина тела соответственно 120.2 и 127.2 мм ($t = 1.99$; $p < 0.05$).

Окраска бархатистого меха крота очень темная и практически не отличается от типовой формы. Из просмотренных нами животных ($n = 278$) значительных отклонений от стандартной окраски отмечено не было. Из менее существенных aberrаций относительно часто встречаются желтоватые пятна на нижней части тела. Чаще всего они локализируются на подбородке, иногда тянутся в виде полосы через весь низ живота. Реже встречаются в задней части брюха. Доля таких животных в предгорном районе, где чаще всего и встречаются «пятнистые» особи, составила 29%.

Местообитания. Крот населяет разные местообитания, но очень неравномерно (рис. 5). Наиболее характерными его биотопами в равнинном и предгорном районах являются луга и травянистые пойменные ельники. Обычен он также во вторичных лесах на месте старых пожарищ. На водоразделе между реками Большой Шежым и Шежымью, занятом березняками, перемежающимися большими лесными полянами, В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) отмечали значительное количество кротовин. На сопредельной территории равнинного района в последние десятилетия плотность крота существенно возросла за счет заселения зарастающих вырубок. В небольшом числе он встречается в зеленомошных ельниках и избегает лишайниковых сосняков, а также заболоченных лесов. Крайне редок в зеленомошных борах.

В горном районе предпочитаемые кротом станции находятся в подгольцовом поясе. Здесь он наиболее плотно заселяет травянистые березняки с более влажными почвами. Обычен на подгольцовых лугах, а также в пихтово-еловых лесах верхней части горно-лесного пояса. В последних местообитаниях его численность значительно меньше, поэтому при расчетах коэффициентов верности биотопу пихтово-еловые леса попали в категорию чуждых биотопов.

Размещение крота по биотопам тесно связано с их кормовой базой (Теплов, Теплова, 1947; Строганов, 1957). Он предпочитает мягкие и относительно влажные почвы, которые, как правило, формируются на лугах, в лиственных или смешанных хвойно-лиственных насаждениях

Рис 5. Коэффициенты верности европейского крота разным местообитаниям

Местообитания: 1 – луг пойменный предгорный; 2 - ельник травянистый пойменный предгорный; 3 - ельник травянистый пойменный равнинный; 4 – ельник зеленомошный плакорный предгорный; 5 – ельник зеленомошный равнинный; 6 – березняк травянистый подгольцовый; 7 - луг подгольцовый; 8 – пихто-ельник травянистый



**Встречаемость основных групп кормов
в питании европейского крота
Печоро-Ильчского заповедника (%)**

Группы кормов	Встречаемость в желудках (n = 50)	
	абс.	%
Дождевые черви (Lumbricidae)	48	96.0
Паукообразные (Arachnida)	1	2.0
Многоножки (Myriapoda)	3	6.0
Насекомые (Insecta)	18	36.0
Имаго	2	4.0
Личинки	16	32.0
Щелкуны (Elateridae)	9	18.0
Двукрылые (Diptera)	4	8.0
Растительность	4	8.0

с травянистым покровом. Эти почвы значительно богаче беспозвоночными, чем глееподзолистые почвы зеленомошных типов леса. Так, например, анализ почвенных проб, взятых в августе 2001 г., показал, что наиболее низкие показатели биомассы почвенной мезофауны отмечены в зеленомошных плакорных ельниках (1.3 г/м²), высокие – в травянистых пойменных ельниках (20.6 г/м²). В горах биомасса почвенных беспозвоночных больше на подгольцовых лугах (22.3 г/м²) и значительно меньше – в горных лесах (2.2 г/м²). При этом, что очень существенно, в травянистых пойменных лесах и на подгольцовых лугах более 85% биомассы составляли дождевые черви, тогда как в зеленомошных ельниках их доля достигала всего лишь 2.6%.

Питание. На большей части ареала главную роль в питании вида играют дождевые черви (Строганов, 1957; Русаков, 1963; Попов и др., 1978; Соколов, 1984; Млекопитающие ..., 1994). Они составляют также основу рациона и печорских кротов (табл. 5). В три раза меньше кроты потребляли насекомых. Из этой группы чаще всего поедались личинки. Удельный вес остальных видов кормов в рационе вида был очень незначителен.

Размножение. В связи с тем, что кроты отлавливались только в июле-августе во время учетов мелких млекопитающих ловчими канавками, сведения об их размножении очень скудные. Известно, что на Европейском Севере этот вид размножается только один раз в год (Млекопитающие ..., 1994). Основная масса беременных самок по данным А.А.Войлочникова регистрируется обычно в мае. В заповеднике эти сроки, скорее всего, сдвигаются на более поздний период, так как

первые молодые животные небольших размеров отмечены только с третьей декаде июля. Две пойманные в это время самки-сеголетки имели массу тела 46.4 и 48.5 г, а длину тела – 116 и 120 мм. Если учесть, что расселение молодых кротов на Урале происходит примерно через месяц после их рождения (Павлинин, 1956), то эти прибылые самки появились на свет в первой половине июня. Во второй половине лета нами отмечено всего две взрослые самки с плацентарными пятнами. Обе пойманы в самом конце июля на подгольцовых лугах в горах. Если принять во внимание, что плацентарные пятна у этих животных рассасываются очень быстро (Соколов, 1984), то их наличие свидетельствует также о более поздних сроках размножения крота в горном районе заповедника. Это подтверждают и материалы В.Н.Павлинина (1956) по Среднему и Южному Уралу, где беременные самки регистрировались в июне и в июле. Правда, в последнем случае это было связано со второй беременностью самок. У самцов, пойманных нами во второй половине лета, половые гонады обычно находились в состоянии покоя и редко превышали 500 мг.

Структура популяции. Об особенностях возрастной структуры популяции крота в заповеднике можно судить по соотношению размерно-весовых групп (табл. 6). В данном случае зверьки весом до 79.9 г были отнесены к сеголеткам. Не исключено, что часть из них с массой тела выше 75 г является перезимовавшими животными. Однако это не меняет общей картины. В целом на территории заповедника во второй половине лета, как и в других частях ареала этого вида (Русаков, 1967; Катанова, 1972; Соколов, 1984), в уловах преобладают сеголетки

Таблица 6

**Возрастная структура обыкновенного крота
в Печоро-Илычском заповеднике
во второй половине лета
(по данным отлова в ловчие канавки)**

Район	Размерно-весовые группы (в %)								
	Число зверьков	< 50.0	50.0-59.9	60.0-69.9	70.0-79.9	80.0-89.9	90.0-99.9	100.0-109.9	> 110.0
Равнина	26	3.8	11.5	46.2	23.1	7.7	7.7	-	-
Предгорье	79	-	2.5	29.1	27.8	24.1	12.7	1.3	2.5
Горы	155	0.6	5.8	38.7	14.2	23.9	14.8	1.9	-
Всего	260	0.8	5.4	36.5	19.2	22.3	13.5	1.5	0.8

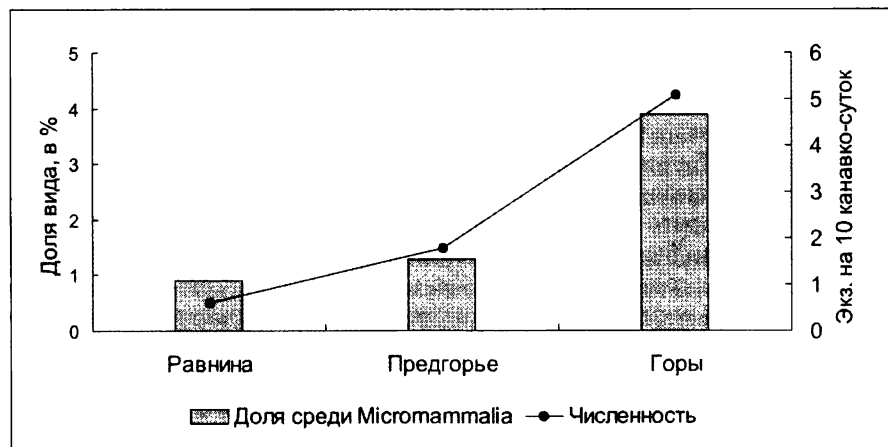
(61.9%). Это соотношение в разных ландшафтных районах существенно различается. В равнинных местообитаниях молодые животные составили 84.6%, в двух других районах – только 59.4%.

Среди прибылых зверьков многие исследователи отмечали преобладание самок (Кузякин, 1935; Депарма, 1954; Павлинин, 1956; Русаков, 1967; Соколов, 1984). Наши данные также подтверждают это положение. В среднем молодые самки составляли в уловах 78.8%. Причем в предгорье их доля составила 66.7%, а в горах была выше – 87.2%. Молодые кроты менее осторожны, чем взрослые особи, чаще попадают в конусы. Последние нередко обходили ловушки стороной, прорывая боковые ходы. Среди взрослых животных численно преобладали самцы (85.6%). Подобная закономерность была отмечена В.Н.Павлининым (1956) для Южного Урала.

Численность и ее динамика. Относительная численность кротов определялась нами на основе их уловов в ловчие канавки, что позволяет представить лишь общую картину распределения плотности данного вида по территории заповедника. В средней тайге Архангельской области и Республики Коми относительное обилие крота составляет 0.1 экз. на 10 канавко-суток, а его доля в суммарных сборах мелких млекопитающих – 0.3% (Куприянова, Наумов, 1983; Куприянова, Недосякина, 1986). На территории заповедника эти показатели выше и составляют соответственно 2.5 экз. и 2.0%. Однако разные ландшафтные районы крот заселяет неравномерно (рис. 6), что было отмечено еще в 40-х гг. В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947).

В равнинном участке заповедника, где господствуют сосновые леса

Рис. 6. Численность обыкновенного крота в разных ландшафтных районах Печоро-Ильичского заповедника и его значимость в населении мелких млекопитающих



и болота, этот вид вынужден селиться около рек. Большой частью только здесь находятся пригодные для жизни станции. Численность крота в равнинных местообитаниях незначительна и достигает лишь 0.6 экз. на 10 канавко-суток. Соответственно и доля вида в сообществах *Micro mammalia* также очень мала – 0.9%. Утверждение В.П. и Е.Н. Тепловых (1947) о концентрации больших запасов крота в равнинной части относится к заповеднику в его старых границах к участку Печоры между деревнями Пачгино и Усть-Унья, где лиственные и смешанные леса занимали большие площади. В настоящее время плотность крота увеличилась на сопредельной с заповедником территории, которая в свое время была сильно вырублена, а сейчас покрыта вторичными березово-сосновыми лесами.

В предгорной тайге значительные водораздельные пространства заняты зеленомошными лесами, которых данный вид избегает, и его ценотический ареал здесь имеет характерный ленточный рисунок, как и на равнинной территории. Однако на старых пожарищах площадь пригодных местообитаний значительно расширяется, в этих случаях они охватывают и водораздельные пространства. Средняя численность крота в предгорье составляет 1.8 экз. на 10 канавко-суток, а его значимость в уловах повышается до 1.3%. Он очень редок в сообществах таежного типа (табл. 7). В зеленомошных плакорных ельниках его относительная плотность едва достигает 0.4 экз., в травянистых пойменных ельниках она увеличивается до 2.6 экз., а на лугах – до 3.2 экз. на 10 канавко-суток. Проведенные в 1986 г. учеты кротовин в окрестностях кордона Шежим-Печорский выявили на 1 км маршрута в зеленомошных ельниках 0.3 хода, в пойменных ельниках – 2.3 хода, а во вторичных березняках и осинниках – 12.5 ходов.

В горном районе численность крота самая высокая. Средние показатели для горы Яныпупунер составили 5.1 экз. на 10 канавко-суток и 3.9% в уловах. Здесь крот более равномерно населяет территорию. Наибольшей плотности он достигает в подгольцовом поясе гор. Если в верхней части горно-лесного пояса его относительная численность достигает 2.6 экз., то в подгольцовом – 6.3 экз. на 10 канавко-суток. Наибольшее обилие животных отмечено в травянистых березняках – 7.3 экз. на 10 канавко-суток.

Плотность крота колеблется по годам в широких пределах. Еще в 30-40-е гг., когда был развит промысел этого вида на верхней Печоре, были отмечены годы полного отсутствия животных (Теплов, Теплова, 1947). По данным отлова в канавки численность зверьков в равнинном районе варьировала от 0 до 1.9 экз., в предгорье – от 0 до 9.5 экз., в горах от 1.7 до 9.8 экз. на 10 канавко-суток. Судя по всему, полной сопряженности в динамике плотности крота в разных ландшафтных районах не наблюдается. Если на равнине он был более заметен в 1993,

**Численность европейского крота в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	21	0.4	0-1.9	140.0
Ельник травянистый пойменный	60	6	1.3	0-2.5	83.8
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	11	0.4	0-2.5	175.0
Ельник травянистый пойменный	215	52	2.6	0-14.0	142.7
Ельник папоротн.-зеленомошный	21	-	-	-	-
Луг пойменный	116	35	3.2	0-12.0	125.0
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	27	2.6	0-11.4	134.2
Березняк травянистый подгольцовый	143	111	7.3	3.1-12.6	41.6
Луг подгольцовый	83	46	5.4	0-13.3	81.7

1995 и 2001 гг., то в предгорье – в 1992, 1996 и 1998 гг. В горах наибольшее обилие вида отмечено в 1992, 1995, 1998 и 2001 гг.

Одним из самых важных факторов, обуславливающих уровень численности крота в регионе, являются погодные условия, а точнее – высота снежного покрова и температурный режим в начале зимы (Кириков, 1946; Теплов, 1960). Очень низкие температуры воздуха при малой высоте снега в ноябре–декабре способствуют глубокому промерзанию почвы, что сильно затрудняет роющую деятельность животных. Они ослабевают от недостатка корма и гибнут. Детальный анализ этих причин был проведен В.П.Тепловым (1960). По его данным депрессиям численности крота предшествовали зимы со средней температурой декабря –19° и средней максимальной высотой снежного покрова в этом месяце 55 см. В предгорье, где снег выпадает раньше, чем на равнине, и его высота больше, по-видимому, роль этого фактора снижается.

Хотя и здесь экстремально холодные годы сильно влияют на плотность животных. В горах существенную роль приобретают погодные условия в весенний период. В годы с очень холодными и затяжными веснами (1990, 1999) численность крота была самой низкой. При среднем относительном обилии 5.1 экз. на 10 канавко-суток она опускалась, соответственно, до 1.7 и 2.5 экз.

Семейство Землеройковые – Soricidae

Обыкновенная бурозубка – *Sorex araneus* **Linnaeus, 1758**

Распространение. По характеру своего распространения обыкновенная бурозубка – типичный западный палеаркт (Юдин, 1971; Гуреев, 1979). На северо-востоке Русской равнины и на Урале это один из обычных видов землероек (Шарова, 1992; Млекопитающие ..., 1994). Повсеместно встречается на территории Печоро-Ильчского заповедника. По современным представлениям здесь обитает номинальный подвид *S. a. araneus* (Юдин, 1971; Каталог млекопитающих ..., 1981), который характеризуется относительно мелкими размерами тела и черепа (Строганов, 1957).

Морфологическая характеристика. Крупная бурозубка, уступающая по размерам только равнозубой бурозубке (табл. 8). Длина тела с головой у перезимовавших животных составляет 65-86 (76.6) мм, хвоста – 34-54 (44.7) мм, ступни – 11.5-13.9 (12.8) мм. Масса тела 8.5-18.8 (11.5) г. Сеголетки мельче: длина тела у них 53-75 (67.4) мм, хвоста – 35-53 (44.5) мм, ступни – 11.5-13.8 (12.7) мм. Масса тела 5.0-10.4 (7.6) г.

По экстерьерным характеристикам обыкновенные бурозубки, населяющие разные ландшафтные районы, существенно различаются. Наиболее крупные животные обитают в предгорьях и горах. Статистически достоверные различия по массе и длине тела обнаружены как среди взрослых, так и среди молодых зверьков. У взрослых самцов равнинной популяции эти морфологические признаки составляют, соответственно, 11.1 г и 74.7 мм, у самцов горных местообитаний – 11.8 г и 77.1 мм. В то же время по абсолютным размерам хвоста и ступни эти две ландшафтные группировки практически не различаются, поэтому животные гор имеют относительно более короткий хвост и более мелкие размеры задних конечностей. Землеройки равнинного района заповедника по своему экстерьеру очень схожи с животными из бассейна Средней Вычегды. Достоверные различия между равнинными и горными группировками землероек по ряду краниологических признаков были обнаружены И.Ф.Куприяновой (Млекопитающие ..., 1994).

В свое время С.И.Огнев (1935), основываясь на коллекционном материале, собранном Л.А.Портенко на Северном Урале в верхнем

**Масса тела (г) и размеры (мм) обыкновенной бурозубки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Признак	Равнинный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	208	11.1 ± 0.1	9.1-13.1	0.84	7.57
Длина тела	193	74.7 ± 0.3	66-83	3.67	4.91
Длина хвоста	196	44.4 ± 0.2	37-52	2.62	5.90
Длина ступни	195	12.8 ± 0.03	11.8-13.8	0.44	3.44
Перезимовавшие самки					
Масса тела	73	11.5 ± 0.2	8.5-16.5	1.97	17.13
Длина тела	70	75.7 ± 0.5	65-86	3.98	5.26
Длина хвоста	70	44.7 ± 0.2	38-49	2.10	4.70
Длина ступни	67	12.5 ± 0.04	11.6-13.7	0.37	2.96
Самцы-сеголетки					
Масса тела	518	7.4 ± 0.03	5.2-9.6	0.65	8.78
Длина тела	494	65.4 ± 0.1	55-73	3.44	5.26
Длина хвоста	495	44.9 ± 0.1	39-51	2.16	4.81
Длина ступни	482	12.7 ± 0.02	11.8-13.8	0.39	3.07
Самки-сеголетки					
Масса тела	490	7.4 ± 0.03	5.0-9.8	0.65	8.78
Длина тела	459	65.2 ± 0.2	53-73	3.53	5.41
Длина хвоста	458	43.8 ± 0.1	35-50	2.20	5.02
Длина ступни	443	12.5 ± 0.02	11.6-13.7	0.38	3.04

течении р. Щугор и в истоках р. Няись, обнаружил у североуральских бурозубок ряд специфических особенностей в размерах черепа. Они имели более длинный ряд верхних зубов, более узкую черепную капсулу и ряд других признаков. Это послужило основанием для выделения этих животных в особый подвид – *Sorex araneus uralensis*. С.У.Строганов (1957), а затем и Б.С.Юдин (1989), анализируя материалы большей частью со Среднего и Южного Урала, посчитали, что эти признаки целиком укладываются в пределы номинального подвида. По нашим данным, бурозубки, обитающие в горах заповедника, имеют значительно более крупные размеры, сравнимые с представителями самого крупного подвида *S. a. roboratus*, населяющего Алтае-Саянскую горную страну. Примечательно, что применение многомерного анализа позволило екатеринбургским зоологам выделить на Урале две таксономические

Таблица 8 (продолжение)

Признак	Предгорный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	404	11.7 ± 0.04	8.8-14.5	0.90	7.69
Длина тела	396	76.9 ± 0.1	69-86	2.96	3.85
Длина хвоста	394	44.6 ± 0.1	34-54	2.71	6.08
Длина ступни	398	12.9 ± 0.02	11.7-13.8	0.41	3.18
Перезимовавшие самки					
Масса тела	322	11.2 ± 0.1	8.5-17.3	1.49	13.30
Длина тела	315	77.0 ± 0.2	69-86	2.93	3.81
Длина хвоста	311	45.2 ± 0.1	37-51	2.38	5.27
Длина ступни	315	12.7 ± 0.02	11.7-13.6	0.37	2.91
Самцы-сеголетки					
Масса тела	930	7.7 ± 0.02	5.8-10.1	0.62	8.05
Длина тела	872	68.2 ± 0.1	60-75	2.27	3.33
Длина хвоста	876	45.0 ± 0.1	36-53	2.30	5.11
Длина ступни	870	12.8 ± 0.01	11.6-13.8	0.39	3.05
Самки-сеголетки					
Масса тела	911	7.8 ± 0.02	5.7-10.4	0.64	8.21
Длина тела	866	68.0 ± 0.1	54-75	2.51	3.69
Длина хвоста	866	44.1 ± 0.1	35-53	2.16	4.90
Длина ступни	854	12.7 ± 0.01	11.5-13.8	0.41	3.23

формы обыкновенной бурозубки (Васильев, Шарова, 1992). По их мнению, вполне вероятно, что уральский подвид *Sorex araneus uralensis* как таксон может быть восстановлен, а само название распространено на северные уральские популяции данного вида (Большаков и др., 1996).

Окраска тела верхнепечорских бурозубок типична для этого вида. У перезимовавших зверьков она трехцветная. Темная спина четко ограничена с боков и образует чепрак. Чепрак у североуральских землероек, по мнению С.И.Огнева (1935), несколько уже, чем у бурозубок других регионов. На более светлых боках часто выражен охристо-рыжий налет. У молодых зверьков окраска двухцветная. Спина коричневая, иногда очень светлая. Реже встречаются животные с довольно темным брюхом. Единично попадаются животные с небольшими белыми пятнами. Как правило, они локализованы на спинной части тела. Исключение составила одна бурозубка, пойманная в августе 1992 г. в предгорном районе в окрестностях Гаревки-Левобережной. У нее относитель-

Таблица 8 (окончание)

Признак	Горный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	244	11.8 ± 0.1	9.3-14.2	0.89	7.54
Длина тела	233	77.1 ± 0.2	70-85	2.88	3.74
Длина хвоста	226	44.5 ± 0.1	37-50	2.39	5.37
Длина ступни	188	13.0 ± 0.03	12.0-13.9	0.44	3.38
Перезимовавшие самки					
Масса тела	88	11.7 ± 0.2	8.9-18.8	2.04	17.4
Длина тела	84	77.3 ± 0.2	72-83	2.32	3.00
Длина хвоста	84	44.5 ± 0.2	39-50	2.20	4.94
Длина ступни	72	12.7 ± 0.05	11.5-13.6	0.41	3.23
Самцы-сеголетки					
Масса тела	445	7.8 ± 0.03	6.2-10.4	0.61	7.82
Длина тела	408	68.2 ± 0.1	60-74	2.02	4.49
Длина хвоста	408	45.0 ± 0.1	37-51	2.15	4.78
Длина ступни	275	12.7 ± 0.02	11.6-13.7	0.39	3.07
Самки-сеголетки					
Масса тела	378	7.7 ± 0.03	6.2-9.6	0.62	8.05
Длина тела	345	67.7 ± 0.1	57-75	2.04	3.01
Длина хвоста	345	44.0 ± 0.1	39-51	1.93	4.39
Длина ступни	244	12.6 ± 0.02	11.7-13.6	0.39	3.10

но большое продольное белое пятно было расположено на нижней стороне тела.

Местообитания. Многолетние данные свидетельствуют о некоторой специфике в заселении местообитаний разных ландшафтных районов. Высокие показатели коэффициентов верности биотопу у обыкновенной бурозубки (рис. 7) равнинного района свидетельствуют о явной избирательности этого вида в выборе станций. Наиболее оптимальными местообитаниями здесь являются ельники зеленомошные, тогда как сосняки разного типа относятся к разряду пессимальных. В предгорном и горном районах бурозубки почти с одинаковым успехом населяют разные станции и таким образом индифферентны к выбору биотопов. Низкие значения коэффициентов верности указывают на успешное существование вида в разных местообитаниях.

Тем не менее, прослеживается тяготение вида к травянистым станциям. Луга и ельники травянистые пойменные имеют положительные

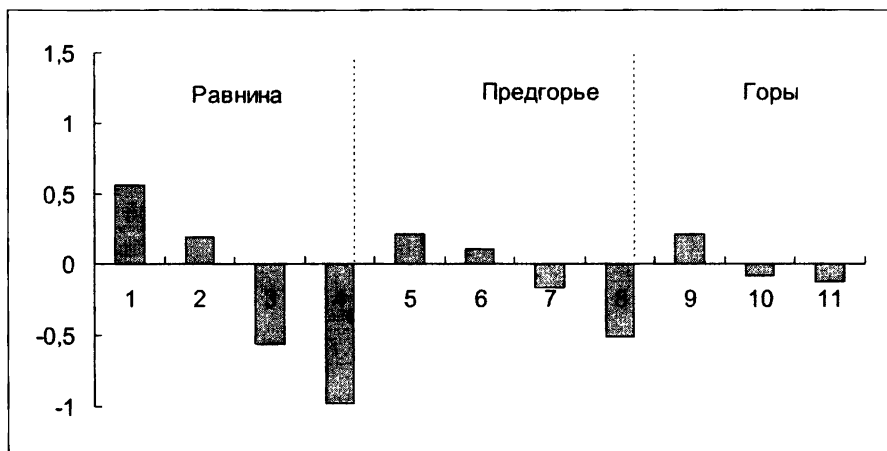


Рис. 7. Коэффициенты верности обыкновенной бурозубки разным местообитаниям.

Местообитания: 1 – ельник зеленомошный; 2 – ельник травянистый пойменный; 3 – сосняк зеленомошный; 4 – сосняк лишайниковый; 5 – луг пойменный; 6 – ельник травянистый пойменный; 7 – ельник зеленомошный плакорный; 8 – ельник папоротниково-зеленомошный; 9 – луг подгольцовый; 10 – ельник травянистый горный; 11 – березняк травянистый подгольцовый

значения коэффициентов верности биотопу. В них отмечены самые высокие показатели плотности населения обыкновенной бурозубки. На это указывают и данные В.П. и Е.Н.Тепловых (1947), по которым наибольшее количество бурозубок отлавливалось в прибрежных ивняках и сырых ельниках. Таким образом, для территории заповедника подтверждается известная закономерность в биотопическом размещении данного вида. Несмотря на общую политопность наблюдается его привязанность к более увлажненным травянистым местообитаниям (Гурев, 1963; Ивантер, 1975; Млекопитающие ..., 1994).

Питание. Обыкновенная бурозубка – типичный полифаг. Основу ее питания составляют многочисленные и доступные виды почвенных беспозвоночных животных (Юдин, 1962; Ивантер и др., 1973; Ходашева, Елисеева, 1992; Шварц и др., 1992). В первую очередь она поедает насекомых. Их значимость в питании животных во многих регионах превышает 70%. В пищевом рационе бурозубок Печоро-Илычского заповедника удельный вес насекомых существенно ниже, чем в других регионах (табл. 9). В два раза чаще поедаются взрослые формы, чем личинки. Излюбленных кормовых объектов среди насекомых выявить не удалось. Землеройки потребляют представителей многих групп. Доля жуков составляет всего лишь 3.7%. В других частях ареала они чаще поедаются обыкновенной бурозубкой, их удельный вес нередко превы-

**Встречаемость основных групп кормов
в питании обыкновенной бурозубки
Печоро-Илычского заповедника (%)**

Группы кормов	Предгорный район	Горный район	Всего
Насекомые (Insecta)	48.3	40.9	43.6
Имаго	22.7	30.2	27.4
Личинки	25.6	10.7	16.2
Жесткокрылые (Coleoptera)	3.5	3.8	3.7
Паукообразные (Arachnida)	18.0	4.8	9.7
Многоножки (Myriapoda)	14.5	10.7	12.1
Дождевые черви (Lumbricidae)	36.6	49.5	44.7
Растительные остатки	20.3	9.3	13.4
Число исследованных желудков	172	291	463

шает 50% (Юдин, 1956; Межжерин, 1958; Сергеев, 1973; Ивантер, 1975; Долгов, 1985; Ходашева, Елисеева, 1992). В предгорном и горном районах заповедника наряду с насекомыми большую роль в рационе землероек играют дождевые черви (44.7%). По-видимому, их роль в питании животных региона еще выше, так как известно, что данные анализа желудков, содержащих корма с тонкими и мягкими покровами (дождевые черви, слизи, гусеницы) занижаются. В питании обыкновенной бурозубки относительно высока для севера Русской равнины доля многоножек (12.1%). Часто в желудках обыкновенной бурозубки присутствуют также растительные остатки (13.4%).

Пищевые рационы землероек в разных ландшафтных районах заповедника несколько различаются. Так, в предгорьях Урала среди насекомых в равном соотношении потребляются имаго и личинки, тогда как в горах в 3 раза чаще поедаются взрослые формы. В горном районе в питании зверьков падает удельный вес паукообразных и растительных остатков. В то же время увеличивается потребление дождевых червей.

Питание обыкновенной бурозубки существенно различается по годам (табл. 10). В 1999 г. кормовая база землероек была довольно богатой, поэтому в желудках зверьков встречались в относительно большом количестве насекомые, паукообразные, многоножки и растительные остатки. Среди насекомых землеройки чаще всего поедали личинок. Численность паукообразных в этот год была, по-видимому, очень высокой, так как их доля в желудках млекопитающих достигала рекордных величин (34.9%). Этот показатель один из самых высоких по

**Годовые различия в питании
обыкновенной бурозубки предгорного района
Печоро-Ильчского заповедника (%)**

Группы кормов	Годы	
	1999	2000
Насекомые (Insecta)	66.6	37.6
Имаго	23.8	22.0
Личинки	42.8	15.6
Жесткокрылые (Coleoptera)	6.3	1.8
Паукообразные (Arachnida)	34.9	8.3
Многоножки (Myriapoda)	22.2	10.1
Дождевые черви (Lumbricidae)	31.7	39.4
Растительные остатки	27.0	16.5
Число исследованных желудков	63	109

ареалу. В 2000 г. значимость многих групп беспозвоночных в рационе бурозубок упала. Причем доля насекомых понизилась с 66.6% до 37.6%, а пауков до 8.3%. При этом несколько увеличилось потребление дождевых червей.

Биотопические различия в питании обыкновенной бурозубки хорошо выражены (табл. 11). В рационе землероек, населяющих зеленомошные ельники, преобладали насекомые (49.0%). В травянистых ельниках пойменных их встречаемость была в два раза ниже. На плакорах существенное значение имели паукообразные (11.3%). Основу питания млекопитающих в пойме составили дождевые черви (64.6%). Разное соотношение групп кормов в рационе обыкновенной бурозубки этих биотопов объясняется неравномерным распределением запасов почвенных беспозвоночных. В ельниках зеленомошных плакорных дождевые черви немногочисленны (0.34 г/м²), тогда как в ельниках пойменных по биомассе они составляют основу почвенной фауны (19.3 г/м²). Пауков, наоборот, несколько больше встречается в моховой подушке на плакоре (0.13 г/м²), чем в травянистом покрове в пойме (0.08 г/м²). В верхней части горно-лесного и в подгольцовом поясах, очень сходных по почвенным условиям, соотношение отдельных групп беспозвоночных в питании землероек оказалось более выравненным.

Размножение. Небольшое увеличение гонад у самцов обыкновенной бурозубки в равнинном районе заповедника наблюдается с середины марта. В третьей декаде апреля они достигают размеров 6.6-8.2 мм, а их вес – 115-182 мг. В это время становятся заметны придатки семенников и семенные пузырьки. Средняя длина семенников в лет-

**Биотопические различия в питании обыкновенной бурозубки
Печоро-Ильчского заповедника (%)**

Группы кормов	Предгорный район		Горный район		
	1	2	3	4	5
Насекомые (Insecta)	49.0	23.0	44.4	42.7	50.6
Имаго	26.4	18.8	31.1	33.7	36.1
Личинки	22.6	4.2	13.3	9.0	14.5
Жесткокрылые (Coleoptera)	3.8	-	6.7	2.2	4.8
Паукообразные (Arachnida)	11.3	4.2	2.2	6.7	-
Многоножки (Myriapoda)	3.8	14.6	17.8	11.2	4.8
Дождевые черви (Lumbricidae)	20.8	64.6	40.0	43.8	47.0
Растительные остатки	13.2	16.7	11.1	10.1	4.8
Число исследованных желудков	53	48	45	89	83

Примечание. Цифрами обозначены следующие биотопы: 1 – ельник зеленомошный плакорный; 2 – ельник травянистый пойменный; 3 – пихто-ельник травянистый; 4 – безрезняк травянистый подгольцовый; 5 – луг подгольцовый.

ний период составляет 7.8 ± 0.1 (9.9-9.0) мм, а вес двух гонад – 216 ± 5.01 (162-257) мг. Заметные изменения половых органов самок происходят только в середине апреля. К концу этого месяца матка достигает крупных размеров. Суммарная длина рогов матки становится равной 7.0-8.4 мм, тела – 10.2-13.4 мм.

Первые беременные самки начинают встречаться в уловах в некоторые годы уже в первой декаде мая. Так, в 1995 г. с 7 по 12 мая в разных пунктах предгорного района (Манские Луки, остров на Кедровой яме, Строганая доска) было поймано 5 беременных самок. Масса тела их колебалась от 11.0 до 13.1 г, а число эмбрионов от 4 до 10. 7 мая 1997 г. одна самка с 8 зародышами была отловлена в окрестностях Якши. Обычно же первые беременные бурозубки чаще всего отмечаются с третьей декады мая. Малая изменчивость сроков начала размножения характерна для обыкновенной бурозубки в целом по ареалу (Куприянова, Наумов, 1986). Сроки окончания репродукции варьируют сильнее и зависят от состояния популяции. В годы интенсивного размножения (1992 г.) последняя беременная самка отмечена 11 сентября. В обычные годы этот процесс заканчивается уже в третьей декаде августа.

Интенсивность размножения землероек в течение бесснежного периода закономерно изменяется. В мае за все годы исследований доля беременных самок составила 55%. Это связано с тем, что в первой

**Сезонная динамика величины выводка у обыкновенной
бурозубки Печоро-Илычского заповедника**

Ме- сяц	n	Количество самок с числом эмбрионов											M ± m		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12	13
Май	11	-	-	-	1	-	1	1	6	4	1	-	-	1	8.3 ± 0.5
Июнь	8	-	-	-	-	1	1	-	3	1	2	-	-	-	8.0 ± 0.6
Июль	26	-	-	-	-	1	4	7	9	2	2	1	-	-	7.6 ± 0.3
Август	129	1	2	4	4	13	22	40	28	12	2	1	-	-	6.8 ± 0.1
Сен- тябрь	4	-	-	1	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	6.2 ± 1.1
Всего	182	1	2	5	5	15	28	50	47	19	7	2	-	1	7.1 ± 0.1

половине этого месяца не все животные размножаются, часть зверьков только еще готовится к спариванию. На июнь приходится пик размножения. В этот период доля самок с эмбрионами достигает 75%. В последующие месяцы наблюдается снижение интенсивности размножения. В июле количество беременных землероек составило 40.6%, в августе – 32.7%, в сентябре – 26.6%.

Величина выводка у обыкновенной бурозубки в целом по заповеднику колеблется от 1 до 13 эмбрионов и составляет 7.1 ± 0.1 (табл. 12). Средний показатель плодовитости как и в других частях ареала уменьшается от весны к осени. Если в мае на одну самку в среднем приходится 8.3 ± 0.5 эмбрионов, то в августе – 6.8 ± 0.2 , а в сентябре – 6.2 ± 1.1 . Причиной такого снижения некоторые авторы считают истощение самок, успевающих за лето принести несколько пометов (Дунаева, 1955; Ивантер, Ивантер, 1984; Докучаев, 1990).

Размер выводка существенно различается по разным ландшафтным районам (табл. 13). В предгорьях он составляет 6.7 ± 0.2 и мало чем отличается от аналогичных показателей соседних регионов. Так, в средней тайге Архангельской области он равен 6.8 (Куприянова, Наумов, 1984), в бассейне средней Вычегды – 6.7 (Куприянова, 1990), в среднетаежном Зауралье – 7.0 (Буйдалина, 1986). Следует отметить, что только в предгорье отмечены самки с 1-2 эмбрионами. Несколько выше величина выводка в равнинном районе. Самая высокая плодовитость характерна для бурозубок горного района (7.7 ± 0.2). Средний размер выводка здесь близок к максимальному видовому показателю.

Годовые различия в плодовитости обычно рассматривают как один из факторов популяционной регуляции численности. Связь между этими параметрами отрицательная: в годы высокой плотности размер выводков, как правило, ниже, а в периоды депрессий и низкой чис-

**Величина выводка у обыкновенной бурозубки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Район	n	Количество самок с числом эмбрионов											M ± m		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12	13
Равнина	34	-	-	1	1	2	6	8	9	5	1	-	-	1	7.3 ± 0.3
Предгорье	105	1	2	4	3	11	19	28	27	6	3	1	-	-	6.7 ± 0.2
Горы	43	-	-	-	1	2	3	14	11	8	3	1	-	-	7.7 ± 0.2

ленности – выше (Снегиревская, 1947; Куприянова, 1978; Новиков и др., 1970; Ивантер, 1975). Наши данные по горному району, где роль факторов среды в динамике популяции данного вида значительна, показывают наличие положительной связи. Во время пиков численности средняя величина выводка равнялась 7.8, в период низкой плотности – 7.3. В двух других районах связь между этими двумя параметрами отсутствовала.

Эмбриональная смертность у обыкновенной бурозубки на территории заповедника незначительна и составляет всего лишь 3.5%. Общая доля рассасывающихся зародышей достигает 0.8%. Отмечено увеличение доли резорбирующихся эмбрионов в равнинном районе (6.7%) по сравнению с предгорным районом (2.1%). Сравнительно высокие показатели эмбриональной смертности (более 11%) у данного вида наблюдаются в равнинных ландшафтах Русской равнины – в Карелии (Ивантер, 1975), на средней Вычегде (Млекопитающие ..., 1994).

Структура популяции. Возрастной состав популяции обыкновенной бурозубки закономерно изменяется от весны к осени (рис. 8). В мае в уловах регистрируются исключительно перезимовавшие особи, доля которых значительна и в июне (73.0%). Однако число молодых животных, появляющихся обычно в третьей декаде июня, быстро растет. В июле они составляют уже 72.6%. Одновременно идет процесс вымирания взрослых землероек. В августе их доля уменьшается до 23.7%, а в первой половине сентября – до 13.8%.

Различия в интенсивности размножения и темпах обновления популяции в разных ландшафтных частях заповедника приводят к существенным различиям в возрастной структуре вида. По направлению от равнины к горам наблюдается явное «старение» популяции. Относительное число перезимовавших особей во второй половине лета в равнинном районе в среднем за все годы наблюдений составило 21.4%, в

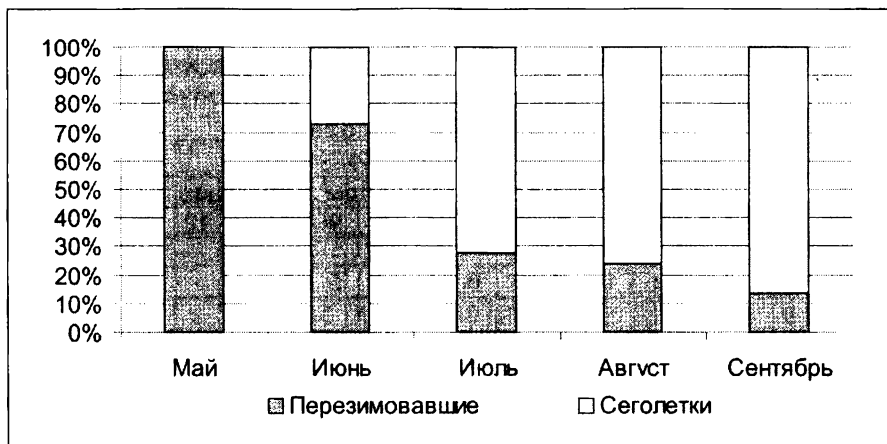


Рис. 8. Сезонная динамика возрастной структуры популяции обыкновенной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике

предгорном – 30.7%, в горном районе – 46.6%. В некоторые годы эти различия были еще значительнее. Так, в 1990 г. доля перезимовавших на равнине достигала 20.7%, в предгорьях – 34.9%, в горах – 92.3%. В 1999 г. в уловах животных в равнинном районе присутствовало только 11.8% «стариков», тогда как в горном районе – 87.5%. Особенно значительная доля перезимовавших особей в горах приходилась на годы депрессий. Таким образом, в горном районе четко проявляется связь вариабельности возрастной структуры с плотностью популяции ($r = -0.83$; $p < 0.05$), отмеченная и в других частях ареала (Ивантер, 1975; Куприянова, 1994). Вместе с тем, в двух других районах такой достоверной связи выявить не удалось, ранговый коэффициент корреляции здесь был не выше -0.50 ($p > 0.05$). Хотя и там, в годы высокой численности (1992, 2001) доля перезимовавших особей не превышала 20%, а в годы самой низкой численности она была максимальной.

Во многих частях ареала неоднократно отмечалось преобладание самцов в популяциях обыкновенной бурозубки (Снегиревская, 1947; Дунаева, 1955; Шварц, 1955; Ивантер и др., 1974; Большаков и Кубанцев, 1984). Наши данные в целом подтверждают этот вывод (табл. 14). Среди перезимовавших животных самцы были наиболее многочисленны на равнине (73.0%) и в горах (73.6%), где условия обитания являются более суровыми. Значительное преобладание половозрелых самцов было отмечено и на Южном Урале (Садыков, 1981; Тюрина, Габитова, 1992). В относительно благоприятных условиях предгорной тайги соотношение половых групп более выравнено.

В течение сезона соотношение самцов и самок в уловах существен-

**Половозрастная структура популяции
обыкновенной бурозубки в разных
ландшафтных районах заповедника**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перези- мовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	1339	21.9	293	73.0	1046	51.5
Предгорье	2787	26.6	742	55.4	2045	51.7
Горы	1231	27.4	337	73.6	894	53.5
Всего	5357	25.6	1372	67.3	3985	52.2

но меняется. Если с июня по июль включительно первая группа составляла от 78.4 до 83.7%, то в августе доля ее уменьшалась до 54.5%, а в сентябре – до 28.6%. Э.В.Ивантер (1975) называет несколько причин этого явления, которые сводятся к большей смертности самцов во второй половине лета. Половой состав перезимовавшей части популяции значительно меняется по годам. Такие различия отмечены для предгорного района, где доля самцов колебалась от 16.5 до 93.8%. Этот показатель отчетливо коррелировал с индексом обилия вида во второй половине лета и изменялся противоположно его плотности. Изменения полового соотношения среди взрослых животных в разных ландшафтных районах чаще не совпадали. Во второй половине лета 1992 г. на равнине и в горах в уловах преобладали самцы, которые составляли в населении, соответственно, 72.2 и 60.3%. В это же время в предгорной тайге их доля (16.5%) была значительно ниже, чем самок. Преобладание самок наблюдалось здесь и в другие годы (1988-1989, 1995, 1996, 2001). Подобные изменения половой структуры у взрослых животных, но не в таком масштабе, описаны также для средней тайги Архангельской области (Куприянова, 1978; Куприянова, Калинин, 1986). В двух других районах во все годы всегда было больше самцов.

Соотношение полов среди молодых зверьков за весь период наблюдений было близко 1:1 при незначительном преобладании самцов. В годы низкой численности в популяции резко возрастало число самцов, а в годы высокой плотности это соотношение выравнивалось или же незначительно уклонялось в сторону самок. Например, в 1991 г. во время депрессии вида (9.3 экз.) в предгорье доля самцов составляла 63.9%, на следующий год при уровне численности 112.3 экз. на 10 канавко-суток она снизилась до 49.5%.

Суточная и сезонная активность. Для бурозубок характерна полифазная круглосуточная активность (Формозов, 1948; Тупикова, 1949; Карулин и др., 1974). По данным Л.А.Хляп (1980) она составляет более 10 часов в сутки. Самые длинные фазы активности приходятся на темное время суток, во время которых скорость передвижения зверьков почти вдвое выше, чем днем. Летом в дневное время нам неоднократно приходилось наблюдать животных, кормящихся в подстилке и перемещающихся из одного укрытия в другое. Однако в дневные часы, за редким исключением, они привязаны к определенным небольшим участкам и кормятся вблизи убежищ, не отходя далеко от них. На это обстоятельство указывают и данные отлова животных ловчими канавками. В августе 1998 г. в предгорном районе в канавки за ночь было поймано 80.0%, а за день – только 5.0% всех зверьков. Остальной улов пришелся на вечерние часы. В горном районе основная масса бурозубок была также отловлена в ночное время (59.1%). Однако здесь дневная суточная активность животных явно увеличивается (36.4%).

Перемещения и миграции. У обыкновенной бурозубки отмечено три типа перемещений: кормовые, смена мест кормежки и обследование территории (Хляп и др., 1977). Во всех случаях, несмотря на значительные величины суточного пробега от 1.5 до 2.5 км (Карулин и др., 1974; Хляп, 1983), передвижения животных ограничены их индивидуальными участками. В Северном Предуралье в годы высокой плотности бурозубки часто покидают свои индивидуальные участки и выселяются за их пределы. Косвенным показателем этого служат переправы животных через реки, во время которых они нередко становятся жертвами хищных рыб. По данным В.П.Теплова (1943), в желудках 10.5% хариуса ($n = 262$), пойманных на реке Илыч в 1940-1942 гг., были обнаружены останки мелких млекопитающих. Из них 98.2% составляла обыкновенная бурозубка. Частота встреч возрастала с июля по сентябрь и коррелировала с увеличением плотности и активности животных, показатели которых увеличивались к концу сезона. Так, в сентябре доля землероек в рационе хариуса увеличивалась до 22%. Подобную картину нам неоднократно приходилось наблюдать в разные годы и на верхней Печоре, хотя удельный вес обыкновенной бурозубки среди других видов мелких млекопитающих в питании рыб был здесь менее значителен. Нередко в желудках крупных рыб встречалось до трех зверьков. Так, 11 августа 1988 г. на Печоре у Строганой доски было поймано два крупных хариуса, в желудках у которых находилось две и три бурозубки. Плынут землеройки чаще всего в ночное время, реже днем. 15 июля 1995 г. одну из таких плывущих бурозубок мы наблюдали в 8 час. 15 мин. в окрестностях Гаревки-Левобережной, где река имеет ширину около 40 м. Это был перезимовавший самец, который благополучно

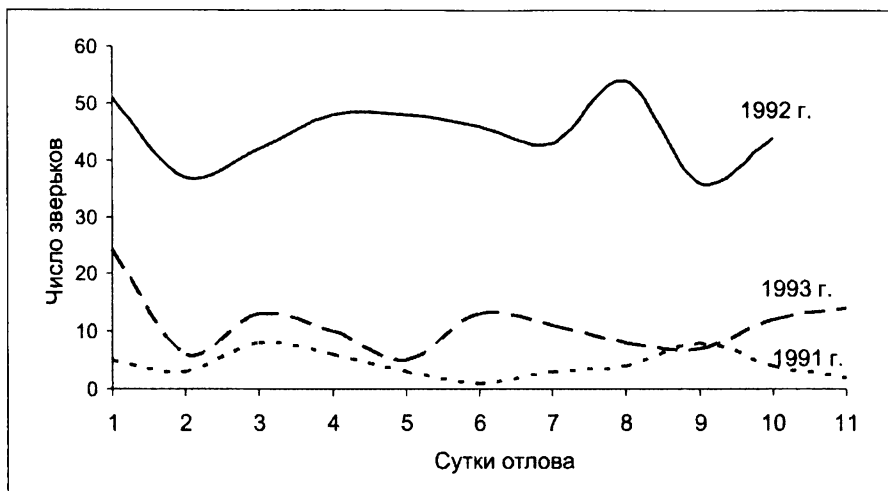


Рис. 9. Кривые вылова обыкновенной бурозубки ловчими канавками в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника

достиг противоположного берега. Эти перемещения можно квалифицировать как миграции.

Уровень асимптоты кривых вылова в ловчие канавки может также служить показателем интенсивности миграционных процессов в популяции (Наумов, 1955; Щипанов, Куприянова, 1981; Лукьянов, 1997). Основное число зверьков обычно вылавливается в первые 4-5 суток. Они представлены большей частью оседлыми животными. Затем кривая вылова резко падает и колеблется на определенном сравнительно низком уровне. Предполагается, что в это время ловятся мигранты. Анализ кривых вылова обыкновенной бурозубки в предгорном районе заповедника показывает, что миграционная активность животных наблюдается при разной плотности населения, но наиболее выражена в годы высокой численности (рис. 9). Об этом свидетельствуют также материалы по другим частям ареала данного вида (Моралева, 1988; Ивантер, Макаров, 1994). Именно в такие годы в заповеднике бурозубки чаще всего плывут через реки. Резкое увеличение попадаемости животных в отдельные сутки объясняются зависимостью их активности от погодных условий. Как известно, активность землероек в дождливую погоду резко повышается.

В зимний период бурозубки оседлы. В малокормных местообитаниях, какими являются сосновые леса, они постоянно испытывают дефицит кормов. Здесь во время перемещений землеройки сравнительно часто выходят на поверхность снега. В некоторые дни нам неоднократно приходилось наблюдать массовое появление следов животных за

ночное время. Температура воздуха в такие дни колебалась от -8° до -32° . Средняя протяженность следового наброда обыкновенной бурозубки в лишайниковых и долгомошных сосняках равнинного района составила 52 м (от 1 до 275 м), в ельниках зеленомошных – 4 м (0.3-15 м). Если в ельниках перемещения животных носили характер коротких перебежек от одного укрытия к другому, которыми изобилуют данные биотопы, то в сосняках они нередко переселялись на новые места.

В сильные морозы землеройки, оказавшиеся на снегу, быстро погибают. Замерзших животных, которые не смогли вовремя закопаться в снег, неоднократно находили в лесу. Иногда бурозубки могут перемещаться на поверхности снега при очень низких температурах воздуха. Так, 20 декабря 1995 г. обыкновенная бурозубка прошла по снегу 247 м. Температура воздуха ночью опускалась при этом до -40.8° . Животное вышло на поверхность снега у комля сосны. Сделало три больших круга и снова зарылось в снег у комля березы, растущей в 10 м от начала выхода на снежную поверхность.

Численность и ее динамика. Обыкновенная бурозубка – самый многочисленный вид среди мелких млекопитающих заповедника (Бобрецов, 1992б). В уловах она повсеместно занимала первое место за исключением ряда лет в предгорном и горном районах. Ее доля в сообществах *Micro mammalia* в среднем по заповеднику составляет 29.1%, а среди землероек – 54.5%. В пределах данной территории отмечено понижение показателя доминирования вида в суммарных уловах мелких млекопитающих в направлении с запада на восток (рис. 10). Если в равнинном районе ее доля достигает 36.2%, в предгорном районе – 31.5%, то в горном районе – всего 24.3%.

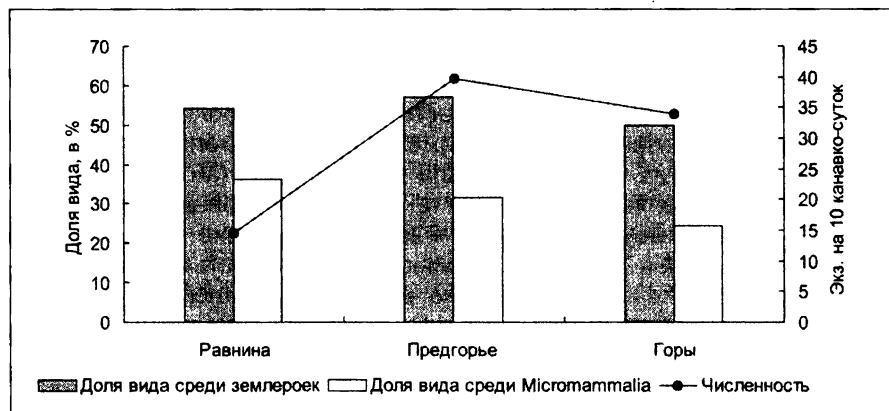


Рис. 10. Численность обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника и ее значимость в населении мелких млекопитающих

**Численность обыкновенной бурозубки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	931	17.7	7.2-41.0	54.3
Ельник травянистый пойменный	60	74	13.8	6.4-28.3	72.3
Сосняк зеленомошный	122	47	6.2	1.6-13.3	77.3
Сосняк лишайниковый	180	37	2.1	0-8.1	149.1
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	970	33.6	3.8-99.0	85.9
Ельник травянистый пойменный	215	833	42.6	11.4-130.0	86.3
Ельник папоротн.-зеленомошный	21	38	22.3	5.0-52.0	-
Луг пойменный	116	512	45.6	8.0-121.0	73.7
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	306	31.7	2.9-68.0	82.7
Березняк травянистый подгольцовый	143	496	30.5	2.0-67.9	86.6
Луг подгольцовый	83	348	39.9	0-97.0	87.0

Численность обыкновенной бурозубки на западном макросклоне Северного Урала оказалась примерно в 2.5 раза выше, чем на соседних территориях Русской равнины. В предгорном районе индекс обилия составил в среднем за все годы наблюдений 39.8 экз., в горном районе – 34.0 экз. на 10 канавко-суток. В равнинном районе, где господствуют сосняки и болота и вследствие этого формируются малоблагоприятные условия существования (отсутствие убежищ, скудный и однообразный запас кормов), численность вида понижается до 14.5 экз. на 10 канавко-суток. Близкие цифры (10.6 экз.) приводит И.Ф.Куприянова (1990) для равнинных районов Республики Коми. Интересно, что на восточных склонах Северного Урала по сравнению с западными склонами обилие бурозубок существенно понижается и достигает всего лишь 18.9 экз. на 10 канавко-суток (Большаков и др., 1996).

Максимальная численность зарегистрирована на лугах и в ельниках травянистых пойменных предгорного района (табл. 15), соответственно, 121.0 экз. и 130.0 экз. на 10 канавко-суток. Это самые высокие показатели, отмеченные для данного вида в целом по ареалу. Этот факт объясняется, видимо, тем, что уловы ловчими канавками слагаются из двух составляющих – уровня численности и миграционной активности и подвижности животных. Как было отмечено выше, миграционная активность бурозубок в регионе значительна. Даже в таких пессимальных местообитаниях, как сосняки лишайниковые, численность вида колебалась от 0 до 8.1 экз. на 10 канавко-суток.

В горном районе плотность бурозубок несколько выше в подгольцовом поясе. Здесь она достигает 35.2 экз., тогда как в горно-лесном поясе – 31.7 экз. на 10 канавко-суток. В годы высокой плотности обыкновенная бурозубка обычна и в горно-тундровом поясе. При этом численность землероек мало изменяется по высотным поясам. Так, например, в 2001 г. относительное обилие вида составило в горных лесах 58.0 экз., в подгольцовых биотопах – 74.3 экз., в горной тундре – 67.5 экз. на 10 канавко-суток. Другое распределение по высотным поясам отмечено В.Н.Большаковым с соавторами (1996) для землероек восточного макросклона Северного Урала, где относительная численность вида снижается от горно-лесного к горно-тундровому поясу.

Численность обыкновенной бурозубки значительно меняется по годам. В равнинном районе этот показатель изменялся от 3.2 до 35.0 экз., в предгорном районе – от 9.2 до 116.7 экз., в горном районе – от 2.3 до 73.3 экз. на 10 канавко-суток. Амплитуда колебаний плотности

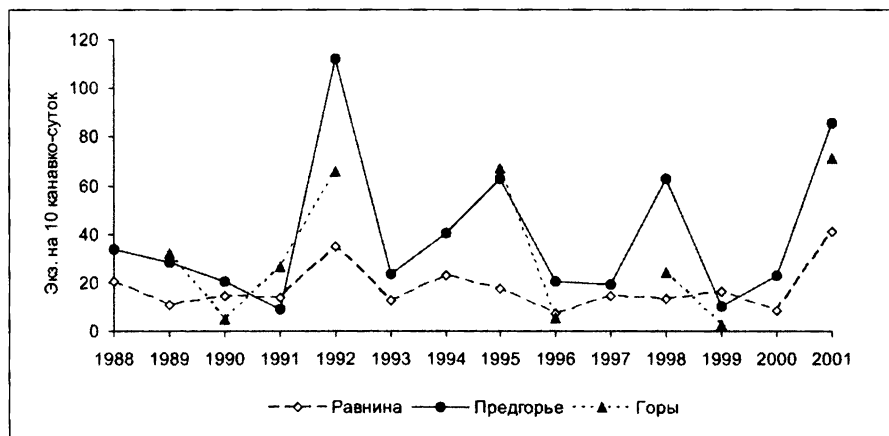


Рис. 11. Динамика численности обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки)

животных значительно повышалась от равнины к горам. Если на равнине средние индексы обилия изменялись в 10.9 раз, в предгорье – 12.7 раз, то в горах – в 31.9 раз.

Изменения плотности вида в разных ландшафтных районах довольно синхронны (рис. 11). Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между обилием животных равнинного и предгорного районов составляет +0.53 ($p < 0.5$). Пики численности зарегистрированы в 1992, 1995, 1998 и в 2001 г. Во всех районах они, как правило, совпадают. Подъемы численности обыкновенной бурозубки повторяются на территории заповедника через каждые 3-4 года.

Плотность землероек и ее колебания очень тесно связаны с запасами почвенных беспозвоночных и их доступностью (Юдин, 1962; Демин, Глазов, 1990; Шварц и др., 1990; Ходашева, Елисеева, 1992). В свою очередь уровень кормовых ресурсов, их доступность во многом определяются погодными условиями, которые и выступают в качестве основных факторов динамики численности бурозубок. На большей части ареала вида решающее значение имеет глубина снежного покрова в зимний период (Формозов, 1948; Попов, 1960; Викторов, 1964; Ивантер, 1975). В морозные и малоснежные зимы почва промерзает на большую глубину, что приводит к недоступности кормовых ресурсов и, вследствие этого, к массовой гибели землероек. Однако, как справедливо отметил в свое время В.П.Теплов (1960), в нашем многоснежном районе зимовки для этих животных протекают вполне удовлетворительно. Наибольшее значение для насекомоядных млекопитающих пещорской тайги имеют погодные условия в весенний период и в предзимье. В годы с очень холодными и затяжными веснами особенно неблагоприятная ситуация складывается для животных в горном районе. В такие годы (1990, 1999) еще в третьей декаде июня снег большими пятнами лежал в горно-лесном и подгольцовом поясах. В первой половине июня были обычны заморозки. Плотность землероек в эти годы резко уменьшалась. Если в равнинном районе в 1990 г. показатель численности составил в августе 14.5 экз., в предгорном районе – 18.1 экз., то в горном районе – всего лишь 4.7 экз. на 10 канавко-суток. После особо холодной весны 1999 г. обилие бурозубок в горах опустилось в конце лета до минимального уровня – 2.3 экз. на 10 канавко-суток. Длительные холода резко ограничили доступность к кормовым ресурсам, вследствие чего животные в летний период практически не размножались. В августе 1999 г. в популяции обыкновенной бурозубки ($n = 8$) горного района 87.5% отловленных землероек составили «старики», причем все они были самцы.

В предгорном районе, где уровень численности обыкновенной бурозубки относительно высок, а условия среды не так суровы, большую роль в регуляции численности вида приобретают внутривидовые

ные факторы. В пользу этого предположения свидетельствует закономерное изменение ряда важных демографических параметров в зависимости от уровня численности. В годы наибольшей плотности зверьков соотношение полов резко уклонялось в сторону самок. Например, в 1992 и 1995 гг. они составили в уловах, соответственно, 82.2 и 80.5%. Доля самцов, наоборот, была в среднем выше в годы депрессий. В 1991 и 1997 гг. при уровне численности менее 20 экз. на 10 канавко-суток их доля в старшей возрастной группе достигала, соответственно, 84.4 и 99.5%. Одновременно наблюдалась некоторая тенденция к росту средней плодовитости в период высокой плотности бурозубок (6.9 против 6.6 в периоды низкой численности). Даже такое незначительное увеличение при высоком обилии перезимовавших самок может дать существенный прирост популяции.

Тундрная бурозубка – *Sorex tundrensis* Merriam, 1900

Распространение. Типичный сибирский вид, ареал которого занимает практически всю азиатскую территорию России (Долгов, 1985). В европейскую часть он выклинивается по материковым тундрам, достигая низовий Печоры (Строганов, 1957; Петров, 1992). По Уральскому хребту тундрная бурозубка продвигается далеко на юг (Большаков и др., 1996). На Северном Урале до недавнего времени были известны лишь ее единичные находки. Она была отмечена только на Косвинском Камне, отсутствовала в сборах землероек на горе Чистоп (Шарова, 1992). Севернее в Печоро-Ильчском заповеднике – сравнительно обычный вид (Бобрецов, 1992а). Здесь она обитает не только в горах, но и в предгорье и на равнине. В равнинной таежной части Республики Коми территория заповедника является пока единственным местом находок вида. По-видимому, она имеет более широкое распространение в Предуралье. Так, тундрная бурозубка была указана В.А.Долговым (Долгов и др., 1968) для Среднего Предуралья Пермской области.

Основной материал по данному виду в горном районе заповедника собран на горе Яныпупунер. В предгорьях заповедника отлавливалась на Печоре у Гаревки-Левобережной, на Ильче – у кордона Усть-Ляга. В равнинном районе она отмечена в окрестностях Якши и у Малой Гаревки. Распространение вида здесь имеет явно ленточный характер.

Морфологическая характеристика. Бурозубка средних размеров (табл. 16). Длина тела у перезимовавших животных составляет 62-79 (72.2) мм, хвоста – 39-50 (44.2) мм, ступни – 12.1-13.5 (12.7) мм. Вес 7.8-14.6 (9.7) г. Сеголетки меньше: длина тела у них 58-70 (63.8) мм, хвоста – 38-55 (43.5) мм, ступни – 11.6-13.5 (12.7) мм. Вес 5.3-7.9 (6.5) г.

**Масса тела (г) и размеры (мм) тундряной бурозубки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Ильчского заповедника**

Признаки	Предгорный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	8	9.4 ± 0.3	8.3-10.9	8.94
Длина тела	8	72.5 ± 1.5	67-79	5.94
Длина хвоста	8	45.5 ± 0.9	42-49	5.76
Длина ступни	8	13.1 ± 0.1	12.5-13.4	2.44
Перезимовавшие самки				
Масса тела	6	9.5 ± 0.4	7.8-10.7	11.68
Длина тела	6	74.1 ± 1.7	69-79	5.67
Длина хвоста	6	44.3 ± 1.5	39-49	8.28
Длина ступни	6	12.7 ± 0.1	12.1-13.1	2.60
Самцы-сеголетки				
Масса тела	27	6.3 ± 0.1	5.3-7.4	9.51
Длина тела	26	63.9 ± 0.4	61-69	3.47
Длина хвоста	26	43.1 ± 0.4	38-46	4.94
Длина ступни	25	12.6 ± 0.1	11.6-13.4	3.17
Самки-сеголетки				
Масса тела	20	6.7 ± 0.1	5.6-7.6	8.95
Длина тела	19	64.0 ± 0.5	60-70	3.64
Длина хвоста	19	45.4 ± 0.6	42-55	6.19
Длина ступни	19	12.8 ± 0.1	12.1-13.5	2.65

Тундряная бурозубка по сравнению с другими видами рода *Sorex* характеризуется ярко выраженной географической изменчивостью (Юдин, 1971; Долгов, 1985). В пределах ее ареала известно восемь подвидов (Строганов, 1957; Юдин, 1989). По экстерьерным признакам печорские землеройки близки к западносибирскому подвиду – *S. t. sibiriensis* Ognev, 1921. По словам С.У.Строганова (1957), это одна из самых крупных, длиннохвостых и темноокрашенных форм. Рассчитанный нами по материалам Б.С.Юдина (1989) индекс хвоста (отношение длины хвоста к длине тела) для западносибирского подвида составил 59.8%. У землероек заповедника эти показатели несколько выше: у перезимовавших он достигает в среднем 60.5-62.8%, у молодых зверьков – 66.1-67.5%.

Таблица 16 (продолжение)

Признаки	Горный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	11	9.4 ± 0.2	8.2-10.5	7.34
Длина тела	11	70.9 ± 0.7	67-75	3.54
Длина хвоста	11	42.9 ± 0.6	39-46	4.71
Длина ступни	8	12.9 ± 0.1	12.4-13.5	2.48
Перезимовавшие самки				
Масса тела	11	10.3 ± 0.5	8.6-14.6	17.86
Длина тела	10	73.1 ± 1.0	69-79	4.19
Длина хвоста	10	44.0 ± 0.6	41-46	4.14
Длина ступни	9	12.5 ± 0.1	12.2-13.0	2.08
Самцы-сеголетки				
Масса тела	33	6.4 ± 0.1	5.5-7.3	8.15
Длина тела	33	63.7 ± 0.3	60-70	3.09
Длина хвоста	33	42.1 ± 0.3	38-45	4.23
Длина ступни	31	12.7 ± 0.05	12.2-13.4	2.44
Самки-сеголетки				
Масса тела	27	6.8 ± 0.1	6.0-7.9	7.05
Длина тела	27	64.6 ± 0.3	61-68	2.32
Длина хвоста	27	43.6 ± 0.3	40-46	3.48
Длина ступни	19	12.6 ± 0.1	11.7-13.2	2.69

Сильно варьирует и окраска меха животных. Типичная для вида чепрачная окраска характерна для тундровых и лесостепных популяций (Юдин, 1989). У популяций, населяющих лесную зону, чепрачность не выражена, но брюхо при этом гораздо светлее спины. Тундряная бурозубка Северного Предуралья характеризуется очень темной и однотонной окраской всего тела. По окраске она похожа на равнозубую бурозубку, отличаясь от нее более мелкими размерами. Характерной чертой внешнего облика вида является также одноцветный «шоколадного» цвета хвост.

Перезимовавшие животные крупнее сеголеток. Крайние показатели по массе тела у этих возрастных групп практически не перекрываются, по другим признакам существует трансгрессия. Половой диморфизм выражен нечетко. По средним показателям длины и массы тела самки

несколько крупнее самцов, но из-за малого объема выборки эти различия статистически незначимы.

Биотопическое размещение. Считается, что тундряная бурозубка – один из самых эвритопных видов землероек (Долгов, 1985). При этом многие исследователи отмечают явную привязанность ее в лесной зоне к открытым местообитаниям (Юдин, 1971; Сообщества мелких млекопитающих ..., 1978; Швецов и др., 1984; Воронов, 1993). На Урале по данным Л.П. Шаровой (1992) она также приурочена к разреженным биотопам. На западном макросклоне Северного Урала данный вид такой избирательности не проявляет. Здесь она с равным успехом населяет как открытые, так и лесные станции. Ввиду низкой численности вида в заповеднике показатели коэффициента верности биотопу были рассчитаны сразу для всех исследованных местообитаний не разделяя их по ландшафтным районам (рис. 12). Они оказались максимальными для облесенных станций горного района. В предгорной тайге тундряная бурозубка наиболее плотно заселяет травянистые пойменные ельники – наиболее захламленные местообитания. В этих биотопах она отлавливалась за редким исключением ежегодно, тогда как на лугах в течение одиннадцати лет наблюдений регистрировалась в шести случаях.

В равнинном районе тундряная бурозубка была относительно обычной в травянистых ельниках. Отсутствовала в сосновых лесах. Цено-

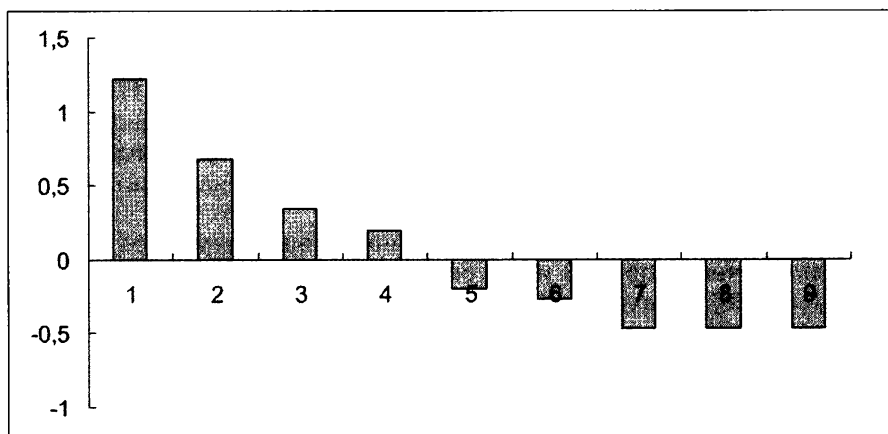


Рис. 12. Коэффициенты верности тундряной бурозубки разным местообитаниям.

Местообитания: горные (1 – березняк травянистый подгольцовый, 2 – пихто-ельник травянистый, 4 – луг подгольцовый); предгорные (3 – ельник травянистый пойменный; 5 – луг пойменный, 7 – ельник зеленомошный плакорный, 8 – ельник папоротниково-зеленомошный); равнинные (6 – ельник травянистый пойменный, 9 – ельник зеленомошный)

тический ареал ее в равнинном и предгорном районах заповедника по сравнению с другими видами этого рода, исключая равнозубую бурозубку, существенно ограничен.

В горном районе тундряная бурозубка более обычна и населяет все высотные пояса, за исключением гольцового пояса. В горных тундрах она очень редка. Самый высокий коэффициент верности биотопу отмечен для травянистых березняков подгольцовых. Распределение тундряной бурозубки в горах Северного Урала несколько напоминает схему ее распределения по высотным поясам гор юга Западной Сибири. Там она также доминирует в подгольцовом поясе, но вместе с тем обычна на границе леса и в горных тундрах, избегая при этом темнохвойных горных лесов (Юдин, 1988).

Питание. Материалы по питанию вида ограничиваются анализом содержимого 14 желудков зверьков, добытых в горном районе заповедника во второй половине лета. Большинство из них принадлежит молодым животным. В желудках бурозубок преобладали насекомые (50.0%) и дождевые черви (28.6%). Среди насекомых чаще всего встречались имаго (35.7%). Жесткокрылые, составляющие в рационе данного вида основную долю насекомых в других регионах (Юдин, 1962; Вольперт, Аверинский, 1983; Ревин, 1989), у землероек Печоро-Илычского заповедника отмечены не были. Довольно часто встречались в питании зверьков многоножки и паукообразные (по 14.3%). Растительные остатки в желудках отсутствовали.

Размножение. Сведения о размножении вида фрагментарны. У трех перезимовавших самок, отловленных в июле–начале августа в горном районе, отмечены 5, 6 и 8 эмбрионов. У одной из них 4 эмбриона резорбировались. Последняя кормящая самка зафиксирована 17 августа (1993 г.) в равнинном районе. В это же время в горно-лесном поясе Яныпупунер отлавливали перезимовавших самцов с крупными семенниками (7.0×4.6 мм). Первые сеголетки в уловах появились 30 июня (1992 г.).

Структура популяции. Число перезимовавших землероек уменьшается в течение лета. В июне они составляли в выборке 66.7%, в июле – 31.1%, в августе – 18.9% всех отловленных животных. В сентябрьских отловах они не отмечены. Относительно высокая доля взрослых землероек в середине лета свидетельствует о низкой интенсивности размножения вида. Обращает внимание довольно низкое число взрослых животных на равнине по сравнению с двумя другими районами (табл. 17).

Соотношение полов среди обеих возрастных групп в целом по заповеднику уклоняется в сторону самцов. Однако эта диспропорция была выражена меньше, чем у обыкновенной бурозубки. В горном районе она ближе всего 1:1.

Половозрастная структура популяции тундряной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перезимовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	34	14.7	5	80.0	29	55.2
Предгорье	62	22.3	14	57.1	48	56.2
Горы	85	25.9	22	50.0	63	55.6
Всего	181	22.6	41	56.1	140	55.7

Численность и ее динамика. Относительно редкий вид. В некоторые годы отсутствовал в уловах. Средняя численность в целом для заповедника составила 1.2 экз. на 10 канавко-суток, а удельный вес в суммарных сборах мелких млекопитающих – 1.1%, землероек – 2.0%.

Показатели обилия тундряной бурозубки и ее долевого участия в населении мелких млекопитающих увеличивается от равнинного к горному району (рис. 13). На равнине они составляли 0.5 экз. на 10 канавко-суток и 1.2% в сообществах насекомоядных, в предгорье, соответственно, – 0.9 экз. и 1.3%, в горах – 2.1 экз. и 3.6%. Судя по материалам Л.П.Шаровой (1992) численность тундряной бурозубки на Урале понижается с севера на юг. Наши данные подтверждают эту закономерность.

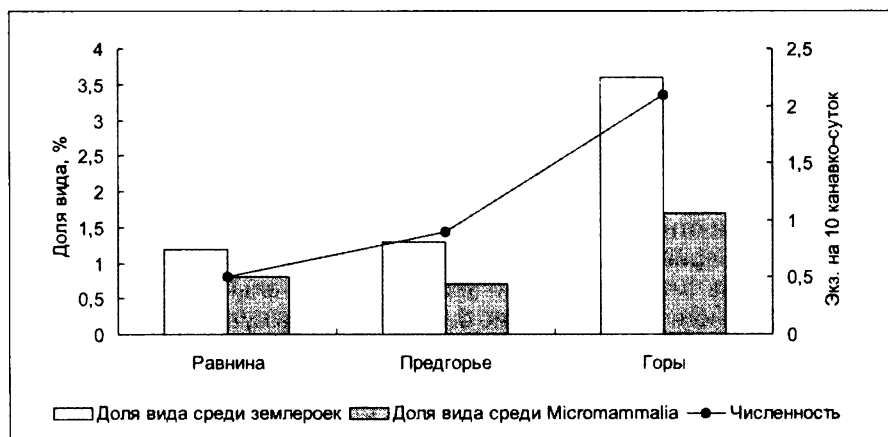


Рис. 13. Численность тундряной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника и ее значимость в населении мелких млекопитающих

**Численность тундряной бурозубки в различных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	21	0.4	0-1.3	127.5
Ельник травянистый пойменный	60	4	0.7	0.4-0.9	32.8
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	11	0.4	0-3.5	235.0
Ельник травянистый пойменный	215	32	1.6	0-5.3	105.6
Ельник папоротн.-зеленомошный	21	1	0.4	0-1.2	-
Луг пойменный	116	10	0.8	0-3.0	121.2
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	22	2.1	0-7.1	114.7
Березняк травянистый подгольцовый	143	49	2.9	0-11.2	136.9
Луг подгольцовый	83	12	1.4	0-5.0	120.7

Если в горной части заповедника (гора Яныпупунер) этот вид довольно обычен, то в южной части Северного Урала (Косьвинский Камень, Чистоп) становится очень редким (0.5% среди землероек).

Показатели относительной численности тундряной бурозубки в разных биотопах приведены в табл. 18. В равнинном районе она единично отлавливалась в травянистом и зеленомошном ельниках. При этом в первом местообитании ее обилие было постоянным, во втором же сильно варьировало по годам.

В предгорном районе показатели численности тундряной бурозубки были несколько выше в травянистых стациях, особенно в ельнике пойменном, где ее обилие увеличивалось до 1.6 экз. на 10 канавко-суток. В зеленомошных ельниках численность землероек была низкой и нестабильной.

В горных местообитаниях относительная численность вида колебалась от 1.4 до 2.9 экз. на 10 канавко-суток. В подгольцовых березняках в 1991 г. было зафиксировано самое высокое обилие землероек в заповеднике – 11.2 экз. на 10 канавко-суток.

В связи с невысокой плотностью вида изменения численности по годам выражены довольно слабо. В некоторые годы тундряная бурозубка не отлавливалась. В равнинном районе она отсутствовала 4 года из 14 лет наблюдений. Некоторое повышение обилия землероек регистрировалось лишь в 1991 и 1998 гг. В предгорной тайге оно пришлось на 1992 г. (3.8 экз.) и 1994 г. (2.1 экз.). В горах относительно высокой численность была в течение двух лет – в 1991 г. (5.4 экз.) и в 1992 г. (6.1 экз.). Таким образом, синхронность в изменениях обилия животных в разных ландшафтных районах у этого вида отсутствует.

Средняя бурозубка – *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788

Распространение. Средняя бурозубка – транспалеарктический вид (Юдин, 1971; Гуреев, 1979; Долгов, 1985), повсеместно распространена на северо-востоке европейской части России. Широко населяет Уральскую горную страну (Большаков и др., 1996). Встречается по всей территории Печоро-Ильчского заповедника. В горном районе нами отлавливалась на склонах гор Кожымиз, Косиз, Медвежьем Камне и Яныпунер. Была обычной в верховьях р. Кожымью, среднего течения Ыджыд-Ляги и Манской Волосницы.

Морфологическая характеристика. Бурозубка средних размеров (табл. 19). Длина тела у перезимовавших животных составляет 58-74 (66.7), хвоста – 32-45 (39.4), ступни – 10.8-12.6 (11.9) мм. Масса тела 5.7-12.6 (7.2) г. Сеголетки меньше: длина тела у них 50-67 (57.4), хвоста – 32-50 (39.1), ступни – 10.5-12.6 (11.8) мм. Масса тела 3.0-6.0 (4.5) г.

Бурозубки с территории заповедника относятся к номинальному подвиду – *S. s. pleskei* Ognev, 1921 (западной средней бурозубки), отличающегося от других форм средними размерами и относительно темной окраской (Строганов, 1957; Юдин, 1989). Географическая изменчивость размеров тела средней бурозубки проявляется в увеличении длины тела с запада на восток и северо-восток (Юдин, 1989). По нашим материалам предгорные и горные животные из заповедника крупнее бурозубок с Русской равнины, но мельче землероек с равнинной части Западной Сибири. Так, длина тела у западносибирских животных в среднем составляет 59.9 ± 0.5 мм, тогда как у животных Северного Предуралья и Северного Урала – 58.9 ± 0.1 мм. Относительная длина хвоста печорских землероек в среднем достигает 65%, в других частях ареала она не превышает 62%.

**Масса тела (г) и размеры (мм) средней бурозубки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Признаки	Равнинный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	42	7.3 ± 0.1	6.2-8.7	0.52	7.12
Длина тела	41	66.3 ± 0.4	61-71	2.59	3.89
Длина хвоста	42	39.2 ± 0.4	32-43	2.84	7.24
Длина ступни	39	11.9 ± 0.05	11.2-12.6	0.35	2.94
Перезимовавшие самки					
Масса тела	20	7.5 ± 0.3	5.9-11.1	1.43	19.01
Длина тела	20	66.4 ± 0.7	61-71	3.27	4.92
Длина хвоста	20	40.1 ± 0.6	35-45	2.63	6.56
Длина ступни	20	11.8 ± 0.1	11.1-12.5	0.38	3.22
Самцы-сеголетки					
Масса тела	304	4.4 ± 0.02	3.6-5.8	0.37	8.41
Длина тела	288	56.7 ± 0.1	50-67	2.58	4.55
Длина хвоста	290	38.8 ± 0.1	34-44	1.82	4.67
Длина ступни	279	11.7 ± 0.02	10.5-12.5	0.35	2.99
Самки-сеголетки					
Масса тела	268	4.3 ± 0.02	3.2-5.8	0.38	8.84
Длина тела	253	56.6 ± 0.2	50-67	2.65	4.68
Длина хвоста	257	38.7 ± 0.1	34-44	1.67	4.31
Длина ступни	252	11.7 ± 0.02	10.5-12.4	0.35	2.99

Половой диморфизм в морфологических признаках практически не выражен. Лишь по длине хвоста перезимовавшие бурозубки из предгорного района достоверно различаются между собой ($t = 2.5$; $p < 0.05$). Самки имеют более длинный хвост.

Местообитания. Средняя бурозубка в пределах своего обширного ареала населяет разнообразные местообитания (Строганов, 1957; Гуреев, 1963; Юдин, 1962; Юдин и др., 1979; Ивантер, 1975; Швецов, 1977; Докучаев, 1990). При этом повсеместно отмечается тесная связь вида с лесными сообществами, в напочвенном покрове которых доминируют зеленые и сфагновые мхи. Эта связь хорошо прослеживается и в Печоро-Илычском заповеднике. Здесь средняя бурозубка явно тяготеет к зеленомошным ельникам. Коэффициенты верности вида данным биотопам имеют самые высокие показатели (рис. 14).

Таблица 19 (продолжение)

Признаки	Предгорный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	95	7.5 ± 0.1	5.8-9.2	0.59	7.87
Длина тела	94	66.8 ± 0.3	60-73	2.52	3.77
Длина хвоста	94	39.0 ± 0.2	32-45	2.02	5.18
Длина ступни	94	12.0 ± 0.04	10.8-12.6	0.37	3.08
Перезимовавшие самки					
Масса тела	98	6.8 ± 0.1	5.7-9.7	0.96	14.1
Длина тела	95	66.9 ± 0.3	58-74	2.55	3.81
Длина хвоста	94	39.7 ± 0.2	35-44	1.85	4.66
Длина ступни	95	11.9 ± 0.03	11.0-12.6	0.36	3.02
Самцы-сеголетки					
Масса тела	611	4.5 ± 0.01	3.0-5.9	0.32	6.96
Длина тела	574	57.7 ± 0.1	50-64	1.95	3.37
Длина хвоста	577	39.4 ± 0.1	32-47	1.86	4.72
Длина ступни	563	11.9 ± 0.02	10.7-12.6	0.35	2.94
Самки-сеголетки					
Масса тела	572	4.5 ± 0.01	3.3-6.0	0.34	7.56
Длина тела	543	57.9 ± 0.1	52-66	2.11	3.64
Длина хвоста	540	39.1 ± 0.1	33-48	1.86	4.75
Длина ступни	540	11.8 ± 0.02	10.7-12.5	0.34	2.88

В предгорном районе на папоротниково-зеленомошные и зеленомошные ельники пришлось 78.7% всех уловов, тогда как в травянистых лесных местообитаниях было поймано 15.4% животных. Еще меньше было их на лугах – 5.5%. На равнине этот вид был обычен в зеленомошных ельниках (28.3%), относительно плотно населял травянистые пойменные еловые леса (40.5%). Единичные экземпляры отлавливались на верховых болотах. В горном районе основное количество зверьков было добыто в травянистых пихто-ельниках (51.0%). Средняя бурозубка была обычна в различных биотопах подгольцового пояса. В небольшом количестве она отлавливалась на склонах гольцов на небольших луговых полянках среди каменистых россыпей, а также в горной тундре.

Данный вид является более стенотопным по сравнению с обыкновенной бурозубкой и характеризуется специфическим распределением по территории. К такому же выводу пришли Э.В.Ивантер и А.М.Макаров (2001), анализируя распространение данного вида в Карелии. Средняя бурозубка явно приурочена к зональным типам сообществ.

Таблица 19 (окончание)

Признаки	Горный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	24	7.7 ± 0.1	6.7-8.7	0.59	7.66
Длина тела	21	66.4 ± 0.4	61-69	1.96	2.95
Длина хвоста	20	39.3 ± 0.3	37-42	1.42	3.61
Длина ступни	18	12.0 ± 0.1	11.2-12.6	0.36	3.00
Перезимовавшие самки					
Масса тела	19	7.3 ± 0.3	5.7-10.1	1.25	17.1
Длина тела	17	66.9 ± 0.4	64-70	1.82	2.72
Длина хвоста	17	39.2 ± 0.5	35-43	2.14	5.49
Длина ступни	13	11.7 ± 0.1	11.1-12.2	0.30	2.56
Самцы-сеголетки					
Масса тела	158	4.6 ± 0.03	3.5-5.2	0.34	7.39
Длина тела	135	57.6 ± 0.1	53-61	1.66	2.88
Длина хвоста	135	39.5 ± 0.1	35-49	1.72	4.35
Длина ступни	97	11.8 ± 0.03	11.1-12.6	0.35	2.97
Самки-сеголетки					
Масса тела	150	4.4 ± 0.02	3.7-5.2	0.30	6.81
Длина тела	133	57.5 ± 0.1	52-62	1.69	2.94
Длина хвоста	133	38.9 ± 0.2	35-50	2.29	5.89
Длина ступни	108	11.7 ± 0.03	11.2-12.3	0.28	2.39

Данный вывод подтверждается также материалами И.Ф.Куприяновой (Куприянова, Недосекина, 1986; Куприянова, Ануфриев, 1992) по средней тайге Европейского Севера.

Питание. В летнем питании средней бурозубки Печоро-Илычского заповедника главную роль играют насекомые (табл. 20). Они обнаружены в 78.4% желудков. Насекомые поедаются бурозубками на всех стадиях развития. Однако имаго отмечается в 2 раза чаще, чем личинки. В питании средней бурозубки несколько больше, чем у других видов бурозубок, встречаются жуки (Coleoptera). Средняя бурозубка практически не потребляет дождевых червей. Эта особенность в питании вида отмечена во многих частях его ареала (Юдин, 1956; Ивантер, 1975; Докучаев, 1981; Ревин, 1989; Макаров, 1991). В Печоро-Илычском заповеднике дождевые черви в желудках землероек составили в среднем 3.1%. Это обусловлено тем, что средняя бурозубка плохо приспособлена к раскапыванию почвы и поэтому собирает корм на ее поверхности и в подстилке (Строганов, 1957; Охотина, 1974; Churchfield, Sheftel, 1994). В ее рационе по сравнению с обыкновенной бурозубкой

**Встречаемость основных групп кормов в летнем
питании средней бурозубки
Печоро-Ильчского заповедника (%)**

Группы кормов	Предгорный район	Горный район	Всего
Насекомые (Insecta)	79.5	75.8	78.4
Имаго	43.5	66.7	50.2
Личинки	36.0	9.1	28.2
Жесткокрылые (Coleoptera)	9.3	18.2	11.9
Паукообразные (Arachnida)	29.8	9.1	23.8
Многоножки (Myriapoda)	26.1	10.6	21.6
Дождевые черви (Lumbricidae)	1.9	6.1	3.1
Растительные остатки	1.9	1.5	1.8
Число исследованных желудков	161	66	227

увеличивается удельный вес паукообразных (23.8%) и многоножек (21.6%). Остатки растительной пищи обнаружены лишь в 1.8% желудков.

Ландшафтные особенности в потреблении кормов заключаются в

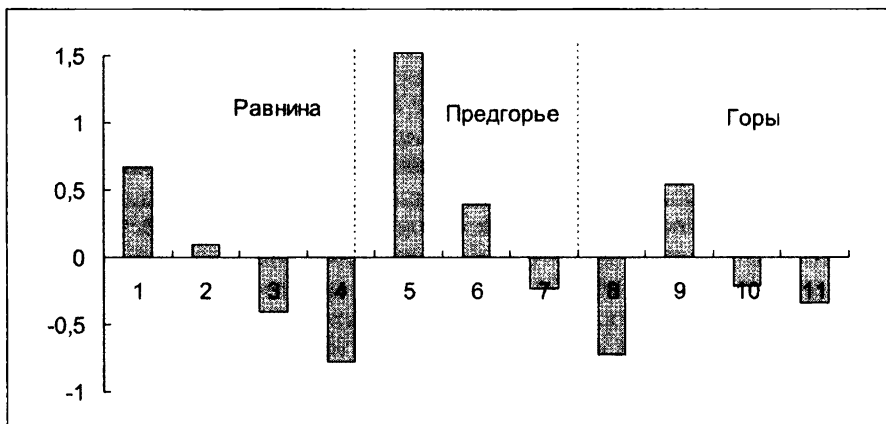


Рис. 14. Коэффициенты верности средней бурозубки разным местообитаниям.

Местообитания: 1 – ельник травянистый пойменный, 2 – ельник зеленомошный, 3 – сосняк зеленомошный, 4 – сосняк лишайниковый, 5 – ельник папоротниково-зеленомошный, 6 – ельник зеленомошный плакорный, 7 – ельник травянистый пойменный, 8 – луг, 9 – пихто-ельник травянистый, 10 – луг подгольцовый, 11 – березняк травянистый подгольцовый

**Биотопические различия в летнем рационе
средней бурозубки заповедника (%)**

Группы кормов	Предгорный район		Горный район			
	1	2	3	4	5	6
Насекомые (Insecta)	83.4	69.7	68.8	78.2	69.2	92.3
Имаго	41.7	46.5	56.3	73.9	69.2	69.2
Личинки	41.7	23.2	12.5	4.3	-	23.1
Жесткокрылые (Coleoptera)	12.0	4.6	6.3	4.3	38.5	38.5
Паукообразные (Arachnida)	29.6	32.6	6.3	4.3	30.8	-
Многоножки (Myriapoda)	23.1	37.2	18.8	13.0	-	7.7
Дождевые черви (Lumbricidae)	0.9	2.3	12.5	4.3	7.7	-
Растительные остатки	2.8	-	-	4.3	-	-
Число исследованных желудков	108	43	16	23	13	13

Примечание. Цифрами обозначены следующие биотопы: 1 – ельник зеленомошный плакорный; 2 – ельник травянистый пойменный; 3 – пихто-ельник травянистый; 4 – березняк травянистый подгольцовый; 5 – луг подгольцовый; 6 – травяно-моховая тундра.

количественных различиях некоторых групп беспозвоночных животных. В предгорьях Урала средняя бурозубка чаще, чем в горах, поедает личинок насекомых, паукообразных и многоножек. В горах в рационе землероек явно увеличивается доля жуков и дождевых червей.

Можно отметить и значительные биотопические различия в питании средней бурозубки (табл. 21). В рационах животных из разных местообитаний менялось соотношение насекомых на разных стадиях развития. В зеленомошных ельниках личинки и имаго поедались в равном количестве, в травянистых стациях в рационе землероек преобладали имаго. Взрослые формы насекомых доминировали в питании средней бурозубки во всех биотопах подгольцового пояса. Особенно значительно варьировало потребление паукообразных, которые часто встречались в желудках бурозубок из предгорных ельников и подгольцовых лугов. В лесных местообитаниях горного района животные поедали лугов в очень небольшом числе. Высокая доля многоножек была характерна для землероек из ельников пойменных предгорного района, и в то же

время этот корм отсутствовал в рационе бурозубок горных лугов. В горных лесах поедалось относительно много дождевых червей.

Размножение. Небольшое увеличение семенников у самцов фиксируется с первой декады апреля. В середине апреля часть зверьков уже готова к размножению. В это время размеры гонад увеличиваются до 7.5 мм, а их вес до 162 мг. В конце апреля достигают половой зрелости и самки. Суммарная длина рогов матки составляет 8.4-8.5 мм. Гон, таким образом, приходится на конец апреля – начало мая.

Первые беременные самки в обычные годы в уловах появляются в третьей декаде мая: 1996 г. – 21 мая, 1998 г. – 27 мая, 1992 г. – 27 мая, 1991 г. – 31 мая. Очень раннее размножение животных было отмечено только в 1995 г., когда на устье Большой Порожной 9 мая была поймана беременная самка весом 7.4 г с шестью эмбрионами. Сроки окончания репродукции, видимо, мало варьируют по годам. Даты отлова последних беременных самок обычно приходится на третью декаду августа. Самый крайний срок для равнинного района – 28 августа (1999 г.). Перезимовавшие самцы, по крайней мере, часть из них сохраняют половую активность до начала сентября. Весь период размножения, таким образом, продолжается пять месяцев, что характерно для вида в разных частях ареала.

Размер выводка средней бурозубки на территории заповедника равен 6.6 ± 0.3 с колебаниями от 2 до 10 эмбрионов. Некоторое варьирование его отмечено по ландшафтным районам (табл. 22). Этот показатель является средним по ареалу и близок к таковому соседних регионов. Так, например, в средней тайге Зауралья он составляет 6.3 (Буйдалина, 1992), на средней Вычегде – 7.0 (Куприянова, 1990), на юге Архангельской области – 7.1 (Куприянова, Наумов, 1986). На восточном макросклоне Северного Урала (Косьвинский Камень) величина выводка средней бурозубки существенно ниже – 5.0 ± 0.21 (Большаков и др., 1996). Резорбция эмбрионов наблюдается редко. Из 36 просмотренных самок отмечена только у одной (2.6%).

Таблица 22

Величина выводка у средней бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

Район	n	Количество самок с числом эмбрионов										M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Равнина	9	-	-	-	2	1	2	3	-	1	7.1 ± 0.5	
Предгорье	22	1	-	1	3	8	4	4	1	-	6.3 ± 0.3	
Горы	5	-	-	-	-	2	1	1	1	-	7.2 ± 0.6	

В течение лета перезимовавшие животные приносят не менее двух пометов. Сеголетки первых выводков появляются в уловах в конце июня – начале июля. Появление первых прибылых в уловах фиксируется в разные годы в очень близкие сроки: в 1991 г. – 26 июня, в 1992 г. – 26 июня, в 1998 г. – 27 июня, в 2001 г. – 27 июня. Рождение молодых второго выводка приходится на август. Видимо, небольшая часть перезимовавших самок может давать третий помет. Так, у пойманной во второй половине августа самки беременность была совмещена с лактацией.

Сеголетки практически не принимают участие в воспроизводстве популяции. За весь период исследований было отмечено только 8 половозрелых прибылых зверьков, что составило 0.4% от общего числа сеголеток ($n = 2212$). Видимо, это общая закономерность, характерная для данного вида прилегающих равнин и Северного Урала. Так, например, в средней тайге Европейского Севера и Зауралья этот показатель также невысок и колеблется в пределах 1.2 – 1.8% (Рамазанова, 1983; Куприянова, Наумов, 1986).

Структура популяции. Возрастная структура популяции у средней бурозубки, как и у других видов землероек, меняется в течение лета, что обусловлено размножением и элиминацией животных старших возрастных групп (рис. 15). Она очень схожа с таковой у обыкновенной бурозубки, отличается лишь большей долей сеголеток в середине лета. Молодые животные появляются в уловах в июне (26.4%), в июле они уже преобладают в них (84.5%), а в августе составляют 90.4%.

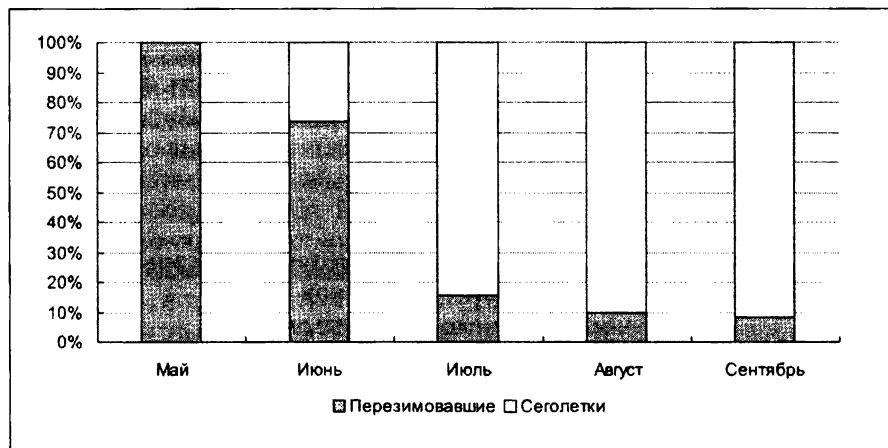


Рис. 15. Сезонная динамика возрастной структуры популяции средней бурозубки в заповеднике

**Половозрастная структура популяции
средней бурозубки
в разных ландшафтных районах заповедника**

Район	n	Количество самок с числом эмбрионов								M ± m	
		2	3	4	5	6	7	8	9		10
Равнина	9	-	-	-	2	1	2	3	-	1	7.1 ± 0.5
Предгорье	22	1	-	1	3	8	4	4	1	-	6.3 ± 0.3
Горы	5	-	-	-	-	2	1	1	1	-	7.2 ± 0.6

В разные годы возрастной состав популяции может существенно различаться. Число перезимовавших особей во второй половине лета в предгорной тайге колебалось от 6.8% (2001 г.) до 35.7% (1996 г.). Оно находилось в тесной связи с численностью популяции ($r_s = -0.60$; $p < 0.05$). В годы высокой численности удельный вес взрослых животных был минимальным (в среднем 13.4%), а в годы низкой численности возрастал (в среднем 23.1%). Такая же достоверная отрицательная связь возрастной структуры с плотностью популяции отмечена и для землероек равнинного района ($r_s = -0.69$; $p < 0.01$). Здесь изменения доли старшей возрастной группы животных были выражены сильнее, чем в предгорьях (от 0 до 50%). В горном районе корреляция между данными популяционными параметрами отсутствовала.

Соотношение полов среди взрослой части популяции на равнине и в горах достоверно уклонялось в сторону самцов (табл. 23), что характерно для многих районов Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, Калинин, 1986). В предгорье в целом за все годы выявлено преобладание самок. В некоторые годы (1989-90, 1992, 1995, 2001) они доминировали в уловах. Их удельный вес при этом среди перезимовавших животных колебался от 60% до 82.4%. Для данного района отмечена положительная связь числа самок с плотностью популяции ($r_s = 0.58$; $p < 0.05$). Среди сеголеток во всех ландшафтных районах незначительно преобладали самцы.

Численность и ее динамика. Средняя бурозубка – один из фоновых видов мелких млекопитающих заповедника, по численности уступающая лишь обыкновенной бурозубке (Бобрецов, 1992а). В равнинном и предгорном районах этот вид занимает второе место в суммарных уловах. Его доля составляет в них, соответственно, 19.1% и 16.6%, а в сборах насекомоядных животных – 28.6% и 30.1% (рис. 16). В горном районе (гора Яныпупунер) удельный вес средней бурозубки среди *Microgamalia* уменьшается до 7.2%, а среди землероек – до 14.8%. Здесь она уступает по своей значимости как обыкновенной бурозубке,

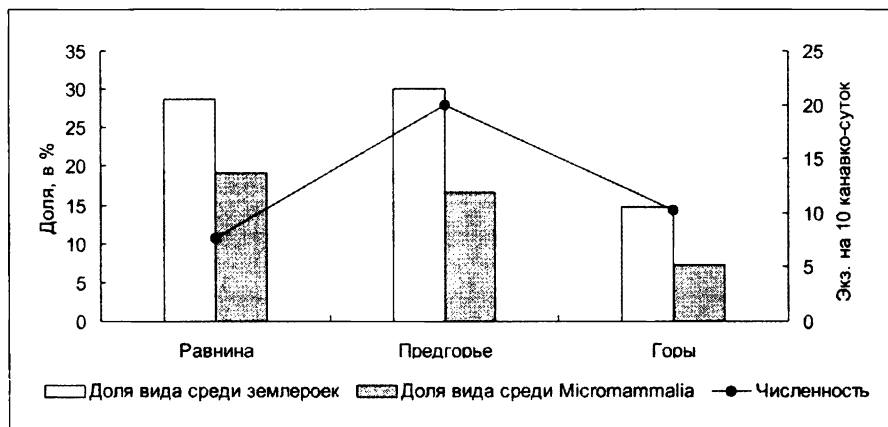


Рис. 16. Численность средней бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника и ее значимость в населении мелких млекопитающих

так и равнозубой бурозубке. Вместе с тем на восточном макросклоне Северного Урала (Косьвинский Камень, Чистоп) данный вид занимает второе место в сообществах землероек (Шарова, 1992).

В горах средняя бурозубка населяет все высотные пояса, но ее плотность уменьшается от горно-лесного пояса к горно-тундровому. На Косьвинском Камне относительное значение вида в сборах насекомоядных в горных лесах составляло 10.4%, в подгольцовом поясе – 8.9% (Шарова, 1979). На горе Яныпупунер эти различия были более отчетливыми, соответственно, 25.4% и 8.5%.

Средняя численность вида в целом по заповеднику достигает 12.9 экз. на 10 канавко-суток. Однако в разных ландшафтных районах она различается. На равнине она составила за все годы 7.6 экз., в предгорье – 19.9 экз., в горах – 10.3 экз. на 10 канавко-суток. По уровню численности равнинный район заповедника мало отличается от равнинных территорий севера Русской равнины. Так, в бассейне средней Вычегды обилие землероек не превышало 7.9 экз. (Куприянова, 1990), в Пинежском заповеднике – 5.3 экз. на 10 канавко-суток (Куприянова, Сивков, 2000). Высокая плотность средней бурозубки в предгорье Урала обусловлена, прежде всего, широким распространением зеленомошных темнохвойных лесов – наиболее оптимальных местообитаний этого вида. В горах, где площадь их значительно сокращается, численность вида понижается. Интересно отметить, что на восточном макросклоне Северного Урала (Косьвинский Камень) относительная плотность животных в два раза меньше – 5.0 экз. на 10 канавко-суток (Большаков и др., 1996). На Яныпупунер в горно-лесном поясе среднее оби-

**Численность средней бурозубки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.- суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	420	7.9	1.3-17.2	67.6
Ельник травянистый пойменный	60	60	11.2	1.7-19.2	78.2
Сосняк зеленомошный	122	37	5.3	0.8-14.2	107.3
Сосняк лишайниковый	180	58	3.3	0-12.8	150.3
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	723	27.7	5.7-90.0	91.7
Ельник травянистый пойменный	215	295	15.2	2.9-40.0	82.2
Ельник папоротн.- зеленомошный	21	90	50.2	15.0-102.0	-
Луг пойменный	116	60	5.4	0-33.0	176.3
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	157	15.7	1.4-42.8	81.5
Березняк травянистый подгольцовый	143	113	6.9	0-22.0	99.7
Луг подгольцовый	83	72	8.2	0-35.0	131.7

лие средней бурозубки составило за все годы 15.7 экз., в подгольцовом поясе – 7.6 экз. на 10 канавко-суток.

Наиболее высокое обилие землероек отмечено в предгорных папоротниково-зеленомошных лесах – 50.2 экз. на 10 канавко-суток (табл. 24). В этом типе местообитаний зарегистрирована в 2001 г. и максимальная численность вида в заповеднике – 102.0 экз. на 10 канавко-суток. Близкий уровень обилия был отмечен в 1992 г. в зеленомошных ельниках – 90 экз. на 10 канавко-суток. В пессимальных биотопах плотность землероек сильно варьировала по годам. В них коэффициент вариации, как правило, превышал 100%. Особенно высок он был на лугах и в сосняках лишайниковых. В этих местообитаниях зверьки регистрировались не каждый год.

Численность средней бурозубки подвержена сильным годовым из-

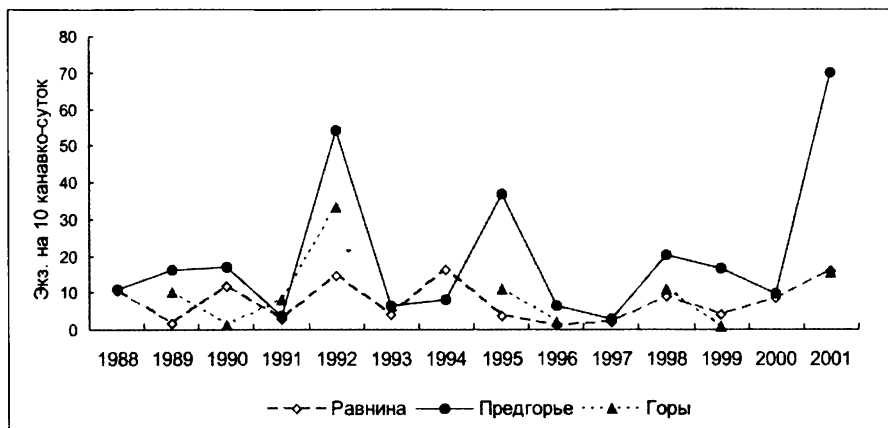


Рис. 17. Динамика численности средней бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки)

менениям. Показатели обилия вида в равнинном районе колебались от 1.4 до 16.3 экз., в предгорном районе – от 3.0 до 69.7 экз., в горном районе – от 0.7 до 33.3 экз. на 10 канавко-суток. Амплитуда колебаний численности животных существенно повышалась от равнины к горам. Если на равнине обилие землероек изменялись в 11.6 раз, в предгорье – в 23.2 раза, то в горах – в 47.6 раз. По сравнению с обыкновенной бурозубкой эти изменения были более значительными.

Обилие животных в предгорье и в горах изменялось синхронно ($r_s = 0.70$; $p < 0.05$). Высокая численность землероек чаще всего наблюдалась через каждые два года и пришлась на 1989, 1992, 1995, 1998 и 2001 г. Она совпадала с пиками численности обыкновенной бурозубки. В эти годы относительные показатели обилия обычно превышали 10.5 экз. на 10 канавко-суток (рис. 17). Несколько иначе изменялась численность в равнинном районе. Хотя и здесь пики обилия приходились на те же годы, но в 1989 г. на фоне довольно высокой плотности животных в других ландшафтных районах на равнине наблюдалась депрессия землероек. Синхронное изменение численности средней бурозубки с обыкновенной бурозубкой предполагает влияние общих факторов на динамику популяций обоих видов.

Малая бурозубка – *Sorex minutus* Linnaeus, 1766

Распространение. Малая бурозубка по характеру распространения, как и обыкновенная бурозубка – типичный западный палеаркт (Гуреев, 1979; Юдин, 1989). На северо-востоке европейской части России и на Урале в пределах лесной зоны встречается повсеместно (Шарова, 1992;

Млекопитающие ..., 1994). Обычна на территории Печоро-Ильчского заповедника.

Морфологическая характеристика. Мелкая по размерам бурозубка (табл. 25). Длина тела у перезимовавших животных составляет 49-63 (57.2) мм, хвоста – 29-45 (39.0) мм, ступни – 9.7-11.5 (10.7) мм. Масса тела 3.6-6.6 (4.7) г. Сеголетки достоверно меньше: длина тела у них 42-57 (49.9) мм, хвоста – 28-49 (39.6) мм, ступни – 9.5-11.5 (10.5) мм. Масса тела 2.0-4.0 (2.9) г.

Судя по литературным данным, территорию заповедника населяет подвид обыкновенная малая бурозубка – *S. m. minutus* (Строганов, 1957; Гуреев, 1979). Она характеризуется самыми мелкими размерами и наиболее темной окраской. В пределах этой номинальной формы наблю-

Таблица 25 (начало)

**Масса тела (г) и размеры (мм) малой бурозубки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Ильчского заповедника**

Признаки	Равнинный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	27	4.4 ± 0.1	3.8-5.0	0.31	7.04
Длина тела	27	56.0 ± 0.6	49-62	3.15	5.62
Длина хвоста	27	38.4 ± 0.6	31-45	2.89	7.53
Длина ступни	27	10.6 ± 0.1	9.7-11.5	0.51	4.81
Перезимовавшие самки					
Масса тела	5	4.5 ± 0.4	3.6-6.0	0.90	20.0
Длина тела	5	56.8 ± 0.6	55-58	1.30	2.28
Длина хвоста	5	38.8 ± 0.9	37-42	2.17	5.59
Длина ступни	5	10.7 ± 0.1	10.2-11.0	0.31	11.0
Самцы-сеголетки					
Масса тела	132	2.9 ± 0.02	2.0-3.9	0.26	8.91
Длина тела	128	49.1 ± 0.2	44-56	2.77	5.64
Длина хвоста	128	39.2 ± 0.2	34-44	1.79	4.56
Длина ступни	126	10.5 ± 0.04	9.5-11.5	0.47	4.48
Самки-сеголетки					
Масса тела	110	2.9 ± 0.02	2.3-4.0	0.26	8.95
Длина тела	104	49.3 ± 0.2	43-55	2.58	5.23
Длина хвоста	104	39.1 ± 0.2	28-43	2.26	5.78
Длина ступни	99	10.5 ± 0.04	9.5-11.3	0.39	3.71

Таблица 25 (продолжение)

Признаки	Предгорный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	33	4.7 ± 0.05	4.2-5.3	0.27	5.74
Длина тела	33	57.3 ± 0.4	52-62	2.40	4.19
Длина хвоста	33	38.3 ± 0.5	29-44	2.70	7.05
Длина ступни	32	10.8 ± 0.1	10.0-11.4	0.34	3.15
Перезимовавшие самки					
Масса тела	18	5.1 ± 0.2	4.0-6.6	0.87	17.0
Длина тела	17	58.3 ± 0.6	53-63	2.28	3.91
Длина хвоста	17	40.2 ± 0.6	34-45	2.67	6.64
Длина ступни	17	10.6 ± 0.1	10.3-11.3	0.24	2.24
Самцы-сеголетки					
Масса тела	81	3.0 ± 0.02	2.5-3.8	0.20	6.67
Длина тела	79	50.5 ± 0.2	44-54	1.80	3.56
Длина хвоста	79	40.0 ± 0.2	36-44	1.61	4.02
Длина ступни	79	10.6 ± 0.04	9.5-11.4	0.36	3.39
Самки-сеголетки					
Масса тела	51	2.9 ± 0.04	2.3-3.9	0.26	8.96
Длина тела	51	50.7 ± 0.3	42-57	2.35	4.63
Длина хвоста	51	39.7 ± 0.3	31-49	2.36	5.94
Длина ступни	51	10.5 ± 0.05	9.5-11.3	0.36	3.42

дается отчетливая изменчивость по длине хвоста. Она увеличивается в широтном направлении с запада на восток. Средние размеры хвоста у животных Карелии составляют 37.3 мм (Ивантер, Ивантер, 1981; расчеты наши), средней Вычегды – 37.7 мм (Млекопитающие ..., 1994), Северного Урала – 39.4 мм. По этому признаку печорские землеройки явно превосходят многие популяции данного вида севера Русской равнины. По другим экстерьерным признакам такая направленная изменчивость выражена слабо.

В пределах заповедника наиболее крупные животные обитают в предгорном и горном районах. Длина тела (по всем возрастным группам) малых бурозубок на равнине достигает 50.0 мм, в предгорье – 52.5 мм, в горах – 52.3 мм. Абсолютная длина хвоста также увеличивается по направлению к горам и составляет, соответственно, 39.1 мм, 39.6 мм и 40.2 мм. Размеры ступни у всех ландшафтных группировок животных остаются одинаковыми.

Половой диморфизм по экстерьерным признакам четко выражен

Таблица 25 (окончание)

Признаки	Горный район				
	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	18	4.5 ± 0.1	4.0-4.9	0.29	6.44
Длина тела	16	57.5 ± 0.4	55-60	1.46	2.54
Длина хвоста	16	38.7 ± 0.3	36-40	1.39	3.59
Длина ступни	11	10.6 ± 0.1	10.0-11.4	0.37	3.49
Перезимовавшие самки					
Масса тела	6	5.7 ± 0.3	4.5-6.6	0.74	12.9
Длина тела	6	58.8 ± 0.8	57-62	1.94	3.30
Длина хвоста	6	41.8 ± 0.5	40-44	1.33	3.18
Длина ступни	5	10.6 ± 0.1	10.2-10.9	0.31	2.94
Самцы-сеголетки					
Масса тела	44	3.1 ± 0.03	2.6-3.5	0.22	7.09
Длина тела	44	50.8 ± 0.2	49-54	1.25	2.46
Длина хвоста	44	40.4 ± 0.2	37-44	1.48	3.66
Длина ступни	34	10.5 ± 0.04	9.8-11.1	0.26	2.47
Самки-сеголетки					
Масса тела	34	3.0 ± 0.03	2.7-3.4	0.17	5.67
Длина тела	33	50.5 ± 0.2	47-53	1.23	2.43
Длина хвоста	33	40.3 ± 0.3	36-44	1.64	4.06
Длина ступни	28	10.3 ± 0.1	9.6-10.8	0.34	3.30

только среди перезимовавших животных. Самки явно тяжелее ($t = 5.0$; $p < 0.001$) самцов, имеют более крупные размеры ($t = 2.1$; $p < 0.05$) и длинный хвост ($t = 3.3$; $p < 0.01$). По длине ступни половые различия отсутствуют.

Местообитания. Многие исследователи отмечали эвритопность данного вида и большое сходство в биотопическом размещении с обыкновенной бурозубкой (Строганов, 1957; Юдин, 1962; Пучковский, 1973; Куприянова, 1978; Долгов, 1985; Шварц и др., 1992; Ивантер, Макаров, 2001; Michielsen, 1966). Результаты кластерного анализа стациального распределения шести видов бурозубок на Урале также показали близость этих двух видов в выборе битопов (Большаков и др., 1996). По данным Б.И.Шефтеля (1990) центры пространственных ниш обыкновенной и малой бурозубок в Сибири частично перекрываются. В Карелии малая бурозубка по характеру биотопического размещения занимает также промежуточное положение между обыкновенной и средней бурозубками (Ивантер, 1981). В Печоро-Илычском заповеднике эколо-

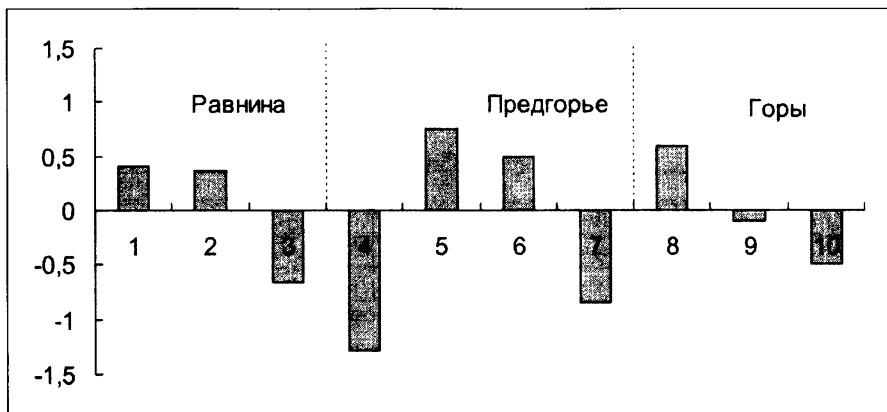


Рис. 18. Коэффициенты верности малой бурозубки разным местообитаниям.

Местообитания: 1 – ельник травянистый пойменный; 2 – ельник зеленомошный; 3 – сосняк зеленомошный; 4 – сосняк лишайниковый; 5 – ельник травянистый пойменный; 6 – луг пойменный; 7 – ельник зеленомошный плакорный; 8 – луг подгольцовый; 9 – березняк травянистый подгольцовый; 10 – ельник травянистый горный

гический оптимум этого вида расположен в травянистых пойменных лесах и на лугах (рис. 18), что сближает малую бурозубку с равнозубой бурозубкой. По характеру использования биотопов ее можно отнести к числу индифферентных видов, о чем свидетельствуют незначительные значения коэффициентов верности.

В равнинном районе малая бурозубка с равным успехом обитает в разных типах ельников (коэффициенты верности меньше 0.5), но явно избегает сухих местообитаний. В еловых лесах поймано 83% всех животных, тогда как в зеленомошных сосняках – 16%, а в лишайниковых сосняках – всего лишь 1%. В единичном количестве отлавливалась на верховых болотах.

В предгорном районе отмечено тяготение вида к травянистым биотопам. В них поймано большинство животных: в травянистых пойменных ельниках (46.7%) и на луга (41.3%). В зеленомошных ельниках этот вид был относительно редок (12.0%).

В горном районе наиболее оптимальными станциями являются местообитания подгольцового пояса. Здесь на лугах было поймано 52.7% всех животных, в травянистых парковых березняках – 29.1%. В горнолесном поясе встречается реже – 17.3%. Горных тундр, по-видимому, избегает, так как здесь были отловлены лишь единичные зверьки.

Питание. Изучено содержимое 29 желудков малых бурозубок, добытых в 2000 г. в предгорном и горном районах заповедника. В 75.9% из них присутствовали насекомые, главным образом на стадии имаго.

Какого-то определенного предпочтения в выборе тех или иных таксономических групп насекомых выявить не удалось. Объекты этих групп были представлены в небольшом количестве экземпляров. В питании бурозубок заповедника отмечено больше пауков (17.2%) и многоножек (17.2%), чем в Сибири (Юдин, 1962) и Карелии (Ивантер, 1975). Отсутствовали в рационе дождевые черви и растительные остатки.

Размножение. Материалы по размножению малой бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике фрагментарны. Первые сеголетки отмечены в уловах в первой декаде июля, что подтверждает мнение о более позднем начале размножения у вида (Снегиревская, 1947; Юдин, 1962; Ивантер и др., 1974; Куприянова, Наумов, 1986). В близкие сроки наблюдала выход молодых в более южных районах Северного Урала Л.П.Шарова (1985). Все перезимовавшие беременные самки ($n = 12$) были пойманы с 6 по 20 августа. Количество эмбрионов колебалось у них от 4 до 9 штук и составило в среднем 6.6 ± 0.5 . Этот показатель ниже, чем в равнинной средней тайге Республики Коми и Архангельской области, где он достигает, соответственно, 7.0 и 7.7 (Куприянова, 1992) и в горной тайге Южного Урала – 10.1 (Большаков и др., 1996). Молодые животные практически не участвуют в размножении. За годы наблюдений было отмечено 4 половозрелых самки, что составило лишь 0.6% от общего числа сеголеток. Одна из них с отсосанными сосками была поймана в окрестностях Якши 2 сентября (1996 г.). Резорбция эмбрионов у просмотренных беременных самок не отмечена.

Структура популяции. Основная часть бурозубок была поймана в ловчие канавки во второй половине лета. В сборах доля перезимовавших животных в июле составила 25.3%, в августе – 18.5%. Их число было более чем в два раза ниже на равнине (11.4%), чем в других районах (27.2-28.6%), что свидетельствует, по-видимому, о большей интенсивности размножения бурозубок в равнинном районе заповедника. В июле число молодых в уловах составило здесь в среднем за все годы 85.2%, тогда как в других районах оно едва достигало 60%.

В обеих возрастных группах преобладали самцы (табл. 26). Особенно много их было среди перезимовавших животных. В равнинном районе доля самцов в уловах достигала 84.4%. Значительное преобладание самцов у взрослых животных, по сравнению с другими видами землероек, отмечено также в Карелии (Ивантер, 1975). Среди сеголеток в целом также преобладали самцы (55.8%). Наибольшее их число отмечено в предгорье (60.4%), а наименьшее – на равнине (53.4). В последнем районе в некоторые годы в популяции численно преобладали самки (1994, 1995, 1999). Однако какой-либо связи с уровнем численности выявить не удалось.

Численность и ее динамика. Численность малой бурозубки на территории заповедника, как и во многих частях ареала, незначительна.

**Половозрастная структура популяции
малой бурозубки в разных ландшафтных районах
заповедника**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перези- мовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	279	11.4	32	84.4	247	53.4
Предгорье	191	27.2	52	65.4	139	60.4
Горы	112	28.6	32	71.8	80	55.0
Всего	582	19.9	116	72.4	466	55.8

А.А.Максимов с соавторами (1981) считают такой уровень плотности видовой нормой существования вида. Его среднее обилие в целом по заповеднику составило 2.8 экз. на 10 канавко-суток. При этом доля малой бурозубки в суммарных сборах мелких млекопитающих едва достигала 3.1%, а среди землероек – 8.5%. Ее значимость в уловах землероек явно уменьшалась от равнинного к горному району (рис. 19).

Средняя численность малой бурозубки в равнинном районе составляет 2.9 экз. на 10 канавко-суток. Доля вида в уловах землероек здесь самая высокая – 13.3%. Она обусловлена тем, что при близких оценках численности малой бурозубки в разных ландшафтных районах, суммарное обилие насекомыхядных на равнине относительно невелико. В сообществах Soricidae этого района малая бурозубка, как и в других регионах Европейского Севера, занимает третье место после обыкновенной и средней бурозубок.

В предгорной тайге средняя численность вида достигает 2.8 экз. на 10 канавко-суток, а удельный вес в суммарных сборах мелких млекопитающих – 2.3%, землероек – 8.9%. В горном районе (Яныпупунер) общий уровень численности увеличивается и даже несколько превышает показатель равнинного района (3.6 экз. на 10 канавко-суток). Значимость вида в сообществах Micromammalia при этом не возрастает (2.4% и 3.2%). В обоих районах он занимает уже четвертое место в уловах, уступая по численности еще и равнозубой бурозубке. Южнее заповедника на Косьвинском Камне и Чистопе удельный вес малой бурозубки в уловах землероек меньше почти в два раза (Шарова, 1992). На горе Чистоп прослеживается уменьшение доли вида от среднего к верхнему и нижнему поясам. Такая же тенденция нами отмечена для горы Яныпупунер. Численность малой бурозубки достигала здесь мак-

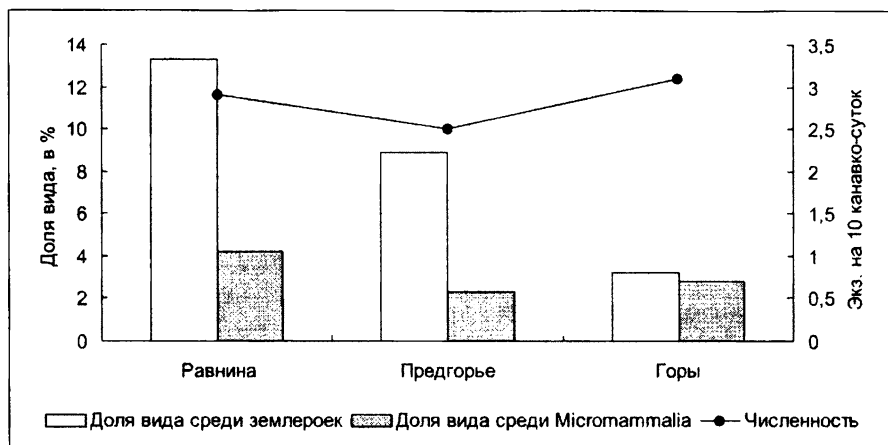


Рис. 19. Численность малой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника и ее значимость в населении мелких млекопитающих

симума в подгольцовом поясе – 4.5 экз. на 10 канавко-суток, при этом доля ее среди насекомоядных животных составляла 5.6%. В горно-лесном поясе эти показатели достоверно меньше (соответственно, 1.9 экз. и 2.9%). В горных тундрах, как уже отмечалось выше, малая бурозубка была очень редка.

Численность вида варьирует по биотопам (табл. 27). На равнине высокие показатели ее характерны для ельников (чуть более 4 экз. на 10 канавко-суток). В сосновых лесах малая бурозубка более обычна в зеленомошных типах (1.6 экз. на 10 канавко-суток), тогда как в лишайниковых борах встречалась в небольшом количестве только в годы пиков.

В предгорном районе наиболее плотно заселяет травянистые ельники в поймах рек и луга (соответственно, 4.3 и 3.8 экз. на 10 канавко-суток). Коэффициент вариации численности в первом биотопе составляет 77.7%, во втором – 100%. Эти различия в изменчивости обилия обусловлены тем, что в ельниках пойменных условия обитания для землероек более стабильны, чем на лугах, которые периодически сильно подтопляются во время весеннего половодья. Низкая численность и ее высокая изменчивость (108.2%) характерна для зеленомошных ельников, расположенных на плакорах. Здесь малая бурозубка ловилась далеко не каждый год.

В горах относительно высокая плотность малой бурозубки отмечена на подгольцовых лугах (5.8 экз. на 10 канавко-суток). В 1991 г. здесь зафиксирована максимальная численность вида в заповеднике – 22.5 экз. на 10 канавко-суток. В более влажных местообитаниях, таких как

**Численность малой бурозубки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	214	4.1	0.3-12.1	76.8
Ельник травянистый пойменный	60	31	4.2	0.8-8.8	83.6
Сосняк зеленомошный	122	18	1.6	0.8-3.3	64.4
Сосняк лишайниковый	180	4	0.1	0-0.8	246.1
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	32	1.1	0-3.7	108.2
Ельник травянистый пойменный	215	98	4.3	0-12.5	77.7
Ельник папоротн.-зеленомошный	21	-	-	-	-
Луг пойменный	116	43	3.8	0-13.0	100.0
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	19	1.9	0-4.2	76.3
Березняк травянистый подгольцовый	143	49	3.2	0-7.6	75.6
Луг подгольцовый	83	47	5.8	0-22.5	136.4

травянистые березняки и травянистые пихто-ельники, обилие вида несколько ниже. В целом здесь оно более стабильно, чем на лугах.

Динамика популяций малой бурозубки в разных ландшафтных районах на протяжении первого периода наблюдений характеризовалась значительной асинхронностью (рис. 20). В последние годы подъемы и спады численности на равнине и в предгорье совпадали. Средние индексы обилия в равнинном районе изменялась от 0.3 до 8.8 экз., в предгорном районе – от 0 до 7.5 экз., в горном районе – от 0.5 до 11.4 экз. на 10 канавко-суток. На равнине плотность животных изменялась в 29 раз, в горах – в 23 раза.

Наиболее высокие подъемы численности в равнинном районе пришли на 1994 и 1997 гг., в предгорной тайге – на 1992 и 2001 гг., а в горах – на 1991 и 2001 гг. В такие годы удельный вес вида в сборах

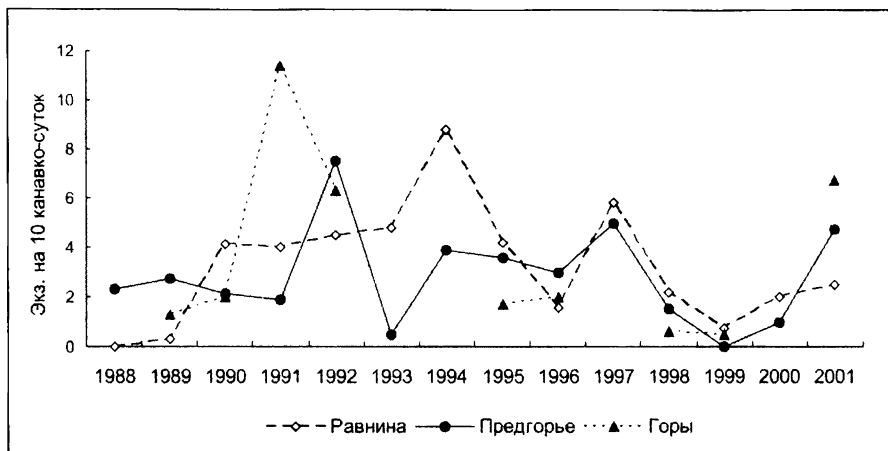


Рис. 20. Динамика численности малой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки)

землероек повышался. Так, в 1994 г. на равнине при уровне обилия в 8.8 экз. на 10 канавко-суток доля малой бурозубки составила 17.8%. В 1991 г. в горном районе она заняла второе место после обыкновенной бурозубки (16.5%). Наиболее глубокая депрессия численности малой бурозубки отмечена во всех районах одновременно в 1999 г. Она совпала с аналогичной фазой цикла у обыкновенной бурозубки.

Крошечная бурозубка – *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780

Распространение. Занимает обширный ареал, является одним из самых малоизученных видов землероек (Юдин, 1971, 1989; Долгов, 1967; Гуреев, 1979). До недавнего времени северным пределом ее распространения на Урале считали гору Чистоп (Шарова, 1992). Нами этот вид найден на горе Яныпунер, расположенной севернее Чистоба на 80 км. Крошечная бурозубка отлавливалась исключительно в канавки. В предгорном районе заповедника была отмечена на Печоре у Гаревки-Левобережной. В равнинном районе найдена в урочищах Желоба и Малая Гаревка, в окрестностях Якши и в четырех километрах севернее этого поселка. Здесь поймано больше половины всех животных. Единственный экземпляр крошечной бурозубки, отмеченный в свое время В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947), также отловлен в равнинной части заповедника.

Морфологическая характеристика. Самая мелкая бурозубка (табл. 28). Длина тела у перезимовавших животных составляет 47-55

**Масса тела (г) и размеры (мм) крошечной бурозубки
в Печоро-Илычском заповеднике**

Признаки	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	11	2.8 ± 0.1	2.4-3.3	0.35	12.5
Длина тела	11	50.1 ± 0.7	47-54	2.26	4.51
Длина хвоста	11	29.2 ± 0.8	26-34	2.60	8.90
Длина ступни	11	9.0 ± 0.1	8.2-9.8	0.52	5.78
Самцы-сеголетки					
Масса тела	13	2.3 ± 0.1	1.9-2.7	0.23	10.0
Длина тела	12	47.6 ± 0.4	45-50	1.44	3.02
Длина хвоста	13	28.0 ± 0.6	24-31	2.08	7.43
Длина ступни	12	8.9 ± 0.1	8.3-9.3	0.34	3.82
Перезимовавшие самки					
Масса тела	8	3.1 ± 0.2	2.5-4.1	0.71	22.9
Длина тела	8	51.2 ± 0.7	48-55	2.05	4.00
Длина хвоста	8	29.6 ± 1.1	27-35	3.02	10.2
Длина ступни	7	8.9 ± 0.2	8.0-9.7	0.61	6.85
Самки-сеголетки					
Масса тела	11	2.3 ± 0.1	2.0-3.0	0.28	12.2
Длина тела	11	48.0 ± 0.7	43-51	2.28	4.75
Длина хвоста	11	28.1 ± 0.8	25-32	2.56	9.10
Длина ступни	11	9.0 ± 0.1	8.2-9.6	0.46	5.11

(50.8) мм, хвоста – 26-35 (29.4) мм, ступни – 8.0-9.8 (9.0) мм. Масса тела 2.4-4.7 (2.9) г. Различия сеголеток по размерам тела от взрослых бурозубок выражены не так четко, как у других видов. Длина тела у них достигает 43-51 (47.8) мм, хвоста – 24-32 (28.1) мм, ступни – 8.2-9.6 (8.9) мм. Масса тела 1.9-3.0 (2.3) г.

Крошечная бурозубка является одним из самых полиморфных палеарктических видов землероек (Строганов, 1957; Юдин, 1989). В пределах ее обширного ареала Б.С.Юдин (1989) выделил девять подвигов. Из них бурозубки, населяющие центральные и восточные районы европейской части России были отнесены к номинальному подвиду – *S. m. minutissimus* Zimm., 1780. Он характеризуется средними размерами и относительно светлой окраской меха. Бурозубки с Северного Урала отличаются от этой формы. Их средняя длина тела (по всем возрастным группам) составила 48.8 мм, что значительно превышает размеры номинального подвида (46.1 мм) и близко к характеристике живот-

ных с Алтая (49.2 мм). В этой связи интересно отметить, что бурозубки, населяющие западные равнинные районы Республики Коми (Млекопитающие ..., 1994), имеют среднюю длину тела 46.3 мм, что вполне укладывается в пределы номинальной формы. Морфометрические отличия печорских животных наблюдаются и по длине хвоста, который достигает 29.0 мм. У животных средней Вычегды он составляет 26.2 мм (Млекопитающие ..., 1994), а Северного Зауралья – 25.3 мм (Юдин, 1989). Таким образом, землеройки западных склонов Северного Урала характеризуются довольно крупными размерами тела и более длинным хвостом.

Местообитания. Крошечная бурозубка заселяет самые разнообразные биотопы и считается одним из самых политопных видов землероек (Юдин и др., 1979; Долгов, 1985). Однако, как заметил Ю.В.Ревин (1989), из-за редкости этого вида стациальное распределение его носит «смазанный» характер, что очевидно и послужило основанием для подобного вывода. В Печоро-Илычском заповеднике спектр биотопических связей крошечной бурозубки очень схож с рядом других видов землероек.

В равнинном районе крошечная бурозубка явно тяготеет к зеленомошным ельникам. В них поймано 50% всех животных. Сравнительно обычна она была в зеленомошных сосняках (30%). Реже встречалась в травянистых еловых лесах и заболоченных сосняках и совсем отсутствовала в лишайниковых борах. В предгорной тайге за все годы исследований было поймано всего 6 экземпляров. Из них 4 бурозубки отловлено в зеленомошных еловых лесах. По одному зверьку зарегистрировано в травянистом ельнике и на лугу. В горном районе крошечная бурозубка сравнительно равномерно заселяет травянистые стации в верхней части горно-лесного и подгольцового поясов. Таким образом, на равнине и в предгорье ценотический ареал крошечной бурозубки ограничен в основном таежными типами лесов, в горах помимо них она встречается и в сообществах «неморального» типа.

Размножение. Две беременные самки были пойманы в конце июля в горном районе и имели по 9 эмбрионов. Кроме того, 18 августа 1990 г. была добыта кормящая самка. Единственный взрослый самец, пойманный в конце августа, имел хорошо развитые семенники (4.4x3.1 мм). Первые сеголетки отмечены в уловах 12 июля (1990 г.). Все отловленные прибылые животные были неполовозрелыми.

Структура популяции. За годы исследований перезимовавшие особи составили в уловах 43.2%. Особенно много было их в горном районе – 69.2%. Для второй половины июля – августа этот показатель очень высок по сравнению с другими видами бурозубок. Он может означать очень низкие темпы воспроизводства крошечной бурозубки.

**Численность крошечной бурозубки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.- суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	22	0.5	0-2.0	108.0
Ельник травянистый пойменный	60	1	0.2	0-0.9	225.0
Сосняк зеленомошный	122	3	0.3	0-0.8	113.3
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	4	0.2	0-1.0	180.0
Ельник травянистый пойменный	215	1	0.04	0-0.6	425.0
Ельник папоротн.- зеленомошный	21	-	-	-	-
Луг пойменный	116	1	0.06	0-0.6	300.0
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	3	0.3	0-1.1	152.9
Березняк травянистый подгольцовый	143	5	0.3	0-1.0	160.7
Луг подгольцовый	83	3	0.4	0-1.0	150.0

В имеющейся выборке среди перезимовавших животных и среди сеголеток преобладали самцы, которые составили, соответственно, 57.9 и 52.0%. На равнине их число среди перезимовавших зверьков ($n = 8$) было незначительным ($n = 3$).

Численность и ее динамика. На большей части ареала, в том числе и на Европейском Севере и на Урале, крошечная бурозубка – один из самых малочисленных видов насекомоядных животных. В заповеднике его средняя численность составила 0.3 экз. на 10 канавко-суток. Близкие показатели приводят и другие исследователи: в Карелии – 0.05 экз. (Ивантер, 1975), в средней тайге Архангельской области – 0.4 экз. (Куприянова, Наумов, 1983), в Пинежском заповеднике – 0.3 экз. (Куприянова, Сивков, 2000), на средней Вычегде – 0.6 экз. на 10 канавко-суток (Куприянова, 1990). Доля вида в населении мелких млекопитаю-

щих в целом по заповеднику равна 0.3%, среди землероек – 0.5%. Его удельный вес также мал в сообществах землероек и южной части Северного Урала – 0.9% (Куликова, Шарова, 1986; Шарова, 1992).

На равнине и в горах численность крошечной бурозубки составляет 0.3 экз., в предгорье – 0.08 экз. на 10 канавко-суток. Ее доля в суммарных уловах в равнинном районе достигает 0.9%, в уловах насекомоядных – 1.3%, в предгорном – соответственно, 0.08 и 0.2%, в горах – 0.2 и 0.5%. Данные по заселенности землеройками отдельных биотопов представлены в табл. 29. Несколько более высокой плотностью населения бурозубок отличаются равнинные зеленомошные ельники. Максимальная численность здесь – 2.0 экз. на 10 канавко-суток отмечена в 1991 г.

Равнозубая бурозубка – *Sorex isodon* **Turov, 1924**

Распространение. Равнозубая бурозубка – типичный восточный палеаркт, ареал которой простирается от Финляндии до Камчатки. В отличие от других видов землероек более строго придерживается таежной зоны (Долгов, 1985). Несмотря на то, что большая часть Республики Коми лежит в пределах области распространения данного вида, равнозубая бурозубка в обобщающих сводках по этому региону не приводилась (Остроумов, 1972; Марвин, Турьева, 1979), так как долгое время отождествлялась с обыкновенной бурозубкой. Лишь в последнее время стала в общих чертах известна конфигурация ареала этого вида на северо-востоке европейской части России (Млекопитающие ..., 1994; Бобрецов, 1996). В Уральской горной стране северная граница проходит на Приполярном Урале (Шарова, 1981). Однако распространение вида здесь носит мозаичный характер (Шарова, 1992). Так, на Северном Урале она отсутствовала в сборах бурозубок с Косвинского Камня и Чистоба. Вместе с тем, севернее на территории горной части Печоро-Ильчского заповедника это обычный вид.

Здесь равнозубая бурозубка отлавливалась как на западном (Яныпунер, Медвежий Камень), так и на восточном макросклонах (Маньятальяхтумп) Уральского хребта. В 1984 г. два зверька были пойманы в горном ельнике на Косиз. В предгорном районе она отмечена в нижнем течении реки Ыджыд-Ляга, на Илыче – в окрестностях кордона Усть-Ляга. На Печоре добывали у Гаревки-Левобережной и Большой Порожной. На равнине все находки приурочены к долине Печоры: окрестности пос. Якши, устье р. Малая Гаревка, Волосницкая Старица.

Морфологическая характеристика. Бурозубка крупных размеров (табл. 30). Длина тела у перезимовавших животных составляет 70-87 (80.3) мм, хвоста – 40-54 (48.7) мм, ступни – 13.4-14.9 (14.2) мм. Масса тела 11.8-20.3 (14.5) г. Сеголетки меньше: длина тела у них 61-78

**Масса тела (г) и размеры (мм) равнозубой бурозубки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Признаки	Предгорный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	14	13.7 ± 0.1	13.0-14.6	3.87
Длина тела	14	80.4 ± 0.6	74-84	2.82
Длина хвоста	13	48.2 ± 0.6	45-51	4.42
Длина ступни	14	14.4 ± 0.1	13.9-14.8	1.88
Перезимовавшие самки				
Масса тела	14	14.5 ± 0.6	12.6-20.3	14.62
Длина тела	14	80.8 ± 0.8	73-84	3.50
Длина хвоста	14	48.5 ± 0.8	40-52	6.55
Длина ступни	14	14.1 ± 0.1	13.5-14.6	2.70
Самцы-сеголетки				
Масса тела	126	9.2 ± 0.05	7.6-10.8	6.74
Длина тела	118	69.4 ± 0.2	61-77	3.07
Длина хвоста	118	49.0 ± 0.2	42-53	4.37
Длина ступни	118	14.2 ± 0.03	13.2-15.1	2.39
Самки-сеголетки				
Масса тела	135	9.0 ± 0.05	7.5-10.9	6.33
Длина тела	131	69.7 ± 0.2	64-78	2.63
Длина хвоста	131	48.5 ± 0.2	44-53	3.67
Длина ступни	130	14.1 ± 0.03	13.3-14.9	2.48

(69.2) мм, хвоста – 40-54 (48.6) мм, ступни – 13.2-15.1 (14.0) мм. Масса тела 7.1-11.9 (9.1) г.

Внутривидовая систематика вида не разработана. В европейской части России описан лишь один подвид (с Валдайской возвышенности) – *S. isodon rutenus* Strog., 1936 (Юдин, 1989). Данные ряда исследователей свидетельствуют о незначительной морфологической изменчивости вида в целом по ареалу (Долгов, 1985; Юдин, 1989). Однако по данным И.Ф. Куприяновой (Млекопитающие ..., 1994) животные из восточных районов Республики Коми достоверно крупнее бурозубок из других районов европейской части России. По ряду признаков (масса

Признаки	Горный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	30	14.1 ± 0.2	12.3-16.1	6.24
Длина тела	29	80.3 ± 0.3	77-84	2.20
Длина хвоста	29	48.7 ± 0.4	45-54	4.97
Длина ступни	23	14.4 ± 0.1	13.9-14.9	2.15
Перезимовавшие самки				
Масса тела	24	15.6 ± 0.5	12.2-20.2	14.52
Длина тела	23	80.0 ± 0.6	70-85	3.84
Длина хвоста	23	49.2 ± 0.3	46-52	3.05
Длина ступни	23	14.0 ± 0.1	13.5-14.7	3.00
Самцы-сеголетки				
Масса тела	241	9.2 ± 0.04	7.7-11.9	7.28
Длина тела	208	68.9 ± 0.1	63-74	2.67
Длина хвоста	208	48.9 ± 0.1	44-54	3.80
Длина ступни	154	14.0 ± 0.03	13.0-14.8	2.43
Самки-сеголетки				
Масса тела	226	9.0 ± 0.05	7.1-10.7	7.67
Длина тела	199	69.1 ± 0.2	64-91	3.43
Длина хвоста	200	48.2 ± 0.1	40-53	3.98
Длина ступни	142	13.9 ± 0.03	13.0-14.7	2.23

тела, длина тела, длина ступни) бурозубки с верхней Печоры мало отличаются от землероек Средней Вычегды. Существенные различия обнаружены по размерам хвоста: печорские животные более длиннохвостые ($t = 8.1$; $p < 0.001$). Средняя длина хвоста у них равнялась 48.7 мм, тогда как у животных из бассейна средней Вычегды – 45.3 мм.

Половой диморфизм проявляется лишь по массе тела среди перезимовавших землероек ($t = 2.9$; $p < 0.01$). По другим признакам различия незначимы.

Окраска меха очень темная и почти одноцветная по всему телу. Индивидуальных различий не отмечено. Молодые зверьки более светлые. На брюшной стороне у них хорошо выражен палевый оттенок.

Местообитания. Равнозубая бурозубка в Печоро-Ильчском заповеднике довольно стенотопный вид (Бобрецов, 1996). По сравнению с

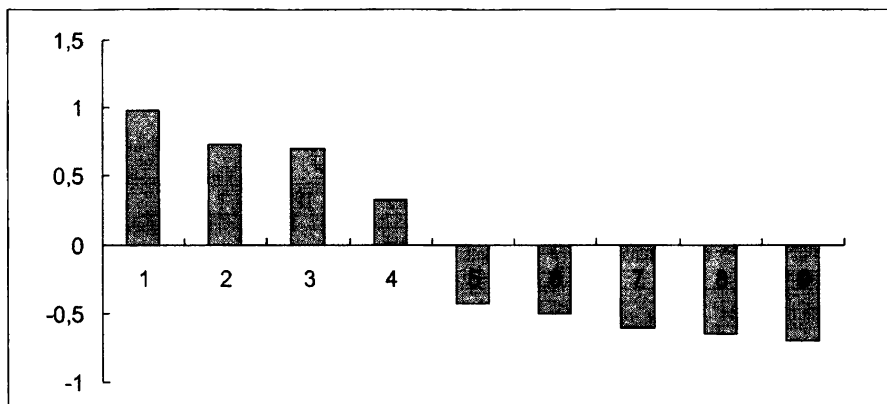


Рис. 21. Коэффициенты верности равнозубой бурозубки разным местообитаниям. Местообитания: горные (1 – березняк травянистый подгольцовый, 2 – пихто-ельник травянистый, 3 – луг подгольцовый); предгорные (4 – ельник травянистый пойменный; 6 – луг пойменный, 7 – ельник зеленомошный плакорный, 8 – ельник папоротниково-зеленомошный); равнинные (5 – ельник травянистый пойменный, 9 – ельник зеленомошный)

другими видами землероек она населяет сравнительно узкий спектр местообитаний, главным образом лесные травянистые станции (рис. 21). Так, 75 % от общего числа ($n = 28$) отловленных на равнине животных, пришлось на ельники травянистые пойменные. В предгорье в этих станциях поймано 76.2% (из 302 экз.), тогда как в ельниках зеленомошных – всего 12.2%. Аналогичные цифры приводит И.Ф. Куприянова (1990) для соседнего с заповедником Корткеросского района Республики Коми, где в ельниках крупнотравных приручьевых было добыто 77.8% всех животных. Приуроченность к травянистым темнохвойным лесам – характерная особенность данного вида на большей части ареала (Юдин, 1971; Перминов, 1973; Куприянова, 1978; Ивантер, Ивантер, 1988; Лукьянова, 1992; Докучаев, 1994 и др.). В заповеднике равнозубая бурозубка, кроме того, с успехом населяет открытые травянистые биотопы – пойменные и суходольные луга. Она избегает самых сухих (сосняки лишайниковые и зеленомошные) и самых сырых (болота, заболоченные леса) местообитаний, в которых ни разу не отлавливалась. В горах наиболее плотно заселяет верхнюю часть горно-лесного и подгольцовый пояса, где складываются наиболее оптимальные для вида условия существования. Коэффициенты верности травянистым горным местообитаниям максимальные, превышают величину +0.70.

Питание. Материалы по питанию равнозубой бурозубки ограничены только одним годом. В 1999 г. у 145 зверьков из горного района

**Встречаемость основных групп кормов в питании
равнозубой бурозубки горного района
Печоро-Ильчского заповедника (%)**

Группы кормов	Пихтарник травянистый	Березняк травянистый	Луг подгольцовый	Всего
Насекомые (Insecta)	44.4	50.7	37.2	45.5
Имаго	40.7	42.5	28.6	37.9
Личинки	3.7	8.2	8.6	7.6
Жесткокрылые (Coleoptera)	3.7	5.5	-	3.4
Паукообразные (Arachnida)	11.1	4.1	5.7	5.5
Многоножки (Myriapoda)	11.1	9.6	5.7	10.3
Дождевые черви (Lumbricidae)	66.7	39.7	51.4	48.3
Растительные остатки	-	11.0	11.4	8.3
Число исследованных желудков	27	73	35	145

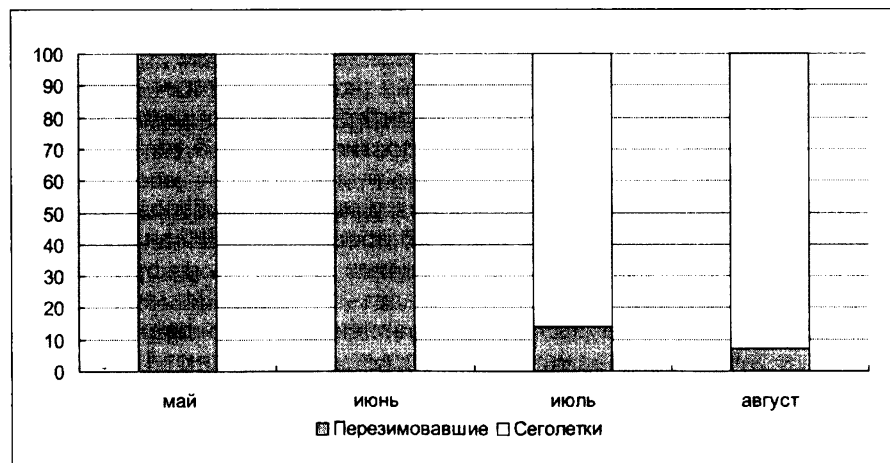
заповедника было проанализировано содержимое желудочно-кишечных трактов (табл. 31). Основу рациона этого вида составили дождевые черви (48.3%) и насекомые (45.5%). Среди насекомых преобладали взрослые формы (37.9%). Остальные группы кормов встречались реже: многоножки в 10.3% желудков, пауки – в 5.5%. Пищевой спектр равнозубой бурозубки в заповеднике во многом совпадает с таковым обыкновенной бурозубки. В их рационе практически отсутствуют жесткокрылые. В Карелии (Ивантер, 1975), например, удельный вес жуков в питании бурозубок достигает 70%, а на Северном Урале всего лишь 3.4%.

Размножение. Начало размножения у равнозубой бурозубки в заповеднике, как и в западных районах ареала вида (Ивантер, 1975; Skarep, 1979), приходится на более поздние сроки, чем у других видов бурозубок. Первая беременная самка здесь отмечена 24 мая (1989 г.), последняя – 15 августа (1993 г.). По сравнению с обыкновенной бурозубкой различия в сроках начала репродукции составляют 15-20 дней. При этом равнозубая бурозубка раньше других землероек заканчивает размножаться. Продолжительность репродуктивного периода у нее составляет в печорской тайге чуть более 3 месяцев.

Взрослые самки приносят за сезон два выводка. Самки с первой беременностью встречаются с конца мая по конец июня, со второй – со второй половины июля по середину августа. Первые сеголетки отмечены в уловах со 2 июля (1992 г.). Молодые зверьки практически не участвуют в размножении. За все годы отловлена всего лишь одна половозрелая самка (0.1%). Этот показатель будет несколько выше, если допустить, что часть молодых самок с увеличенными матками, встречающаяся в некоторые годы, принимает участие в репродукции. Однако и в этом случае участие сеголеток в размножении не превышает 1.4%. Число эмбрионов у перезимовавших самок колеблется от 6 до 11 и составляет в среднем 7.6 ± 0.34 ($n = 14$). Такой высокий показатель плодовитости приводится в литературе только для гор Южной Сибири и Приохотья (Юдин и др., 1979; Докучаев, 1990), где равнозубая бурозубка многочисленна. Видимо, размеры выводка в данном случае определяют уровень обилия животных. В районах с низкой численностью, например в Карелии, средняя плодовитость вида достигает лишь 5.1 эмбрионов (Ивантер, Ивантер, 1988), в бассейне Средней Вычегды – 6.1 эмбрионов (Куприянова, 1990). Эмбриональная смертность у бурозубок Северного Урала довольно значительна. Резорбция эмбрионов отмечена у 2 из 14 самок (14.3%).

Структура популяции. Соотношение возрастных групп в популяции равнозубой бурозубки, в отличие от других видов землероек, очень сильно изменяется от весны к осени (рис. 22). Если в мае и в июне перезимовавшие животные в уловах абсолютно доминировали, то уже

Рис. 22. Сезонная динамика возрастной структуры популяции равнозубой бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике



**Половозрастная структура популяции
равнозубой бурозубки
в разных ландшафтных районах заповедника**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перези- мовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	28	17.9	5	20.0	23	56.5
Предгорье	297	9.4	28	50.0	269	48.7
Горы	595	9.1	54	55.6	541	51.0
Всего	920	9.5	87	51.7	833	50.4

в июле их доля резко падает до 14.1%. В августе взрослых животных остается очень мало (7.0%). Быстрая смена поколений в середине лета свидетельствует, по-видимому, о высокой интенсивности размножения вида в регионе.

Возрастной состав популяции по годам сильно варьирует. Отмечена тесная отрицательная связь его с динамикой численности популяции ($r_s = -0.95$; $p < 0.001$). В годы высокой плотности бурозубок доля взрослых животных была очень низкой (5.7-9.0%), а в годы низкой численности – высокой (25.0-100%).

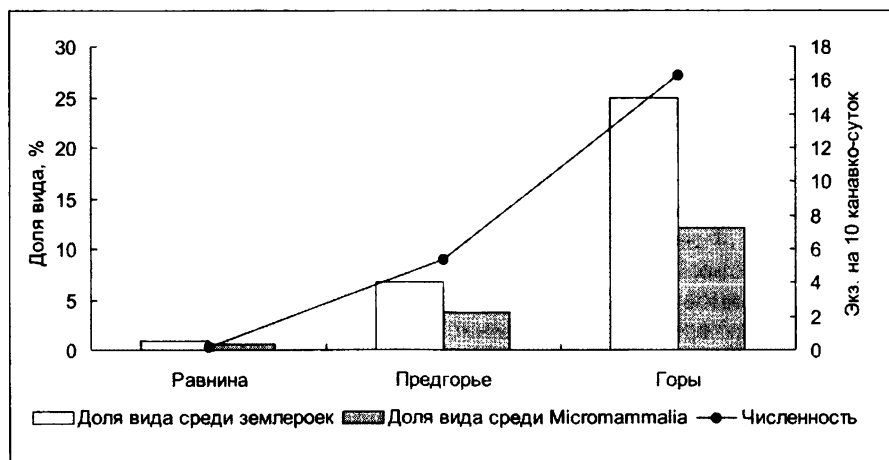
Соотношение полов за все годы исследований в целом по заповеднику среди обеих возрастных групп было близко 1:1. Среди перезимовавших животных самцы составляли 51.7%, среди сеголеток – 50.4%. Некоторые различия наблюдались по ландшафтным районам (табл. 32). Число самцов среди взрослой части популяции уменьшалось от гор к равнине. В последнем районе в уловах преобладают самки. Среди сеголеток на равнине соотношение уклонялось в сторону самцов, в горном районе оно приближалось 1:1, а в предгорье повышалась роль самок.

Численность и ее динамика. На Европейском Севере равнозубая бурозубка – редкий вид. Ее численность изменялась в разных районах от 0.7 до 1.4 экз. на 10 канавко-суток, а доля в уловах мелких млекопитающих – от 0.5 до 3.6% (Пучковский, 1969; Куприянова, Наумов, 1983; Куприянова, Недосекина, 1983; Ивантер, 1988). Такой уровень обилия характерен и для равнинного района заповедника (0.2 экз. на 10 канавко-суток и 0.6% в суммарных уловах). В предгорьях Урала плотность землероек повышается до 5.4 экз. на 10 канавко-суток, а доля вида среди мелких млекопитающих возрастает до 3.7%, среди землероек до 6.7% (рис. 23).

В горном районе численность равнозубой бурозубки достигает максимального уровня в регионе. На западном склоне горы Яныпунер средний показатель обилия составил 18.0 (0.2-41.3) экз. на 10 канавко-суток, а доля вида в уловах землероек – 24.9%, в уловах мелких млекопитающих – 12.1%. Здесь она занимала второе место в сборах землероек, а в некоторые годы (1989) даже доминировала среди них (48.4%). Она была относительно редкой в нижней части горно-лесного пояса, где преобладают ельники зеленомошные, и обычной, а в некоторые годы и многочисленной, в верхней части горных лесов. Наиболее плотно этот вид заселяет подгольцовый пояс (18.8 экз. на 10 канавко-суток). Выше, в горных тундрах ее численность значительно уменьшается. Так, в 2001 г. в верхней части горно-лесного пояса обилие бурозубок составило 34.0 экз., в подгольцовом поясе – 43.0 экз., в горно-тундровом поясе – только 10.0 экз. на 10 канавко-суток.

Высокое обилие равнозубой бурозубки в Печоро-Ильчском заповеднике (по крайней мере, в южной части горного района) – явление уникальное как для севера европейской части России, так и для Уральского региона. Высокая значимость ее в уловах землероек, но при меньшем уровне численности, отмечена только для горы Иремель на Южном Урале (Мелкие млекопитающие..., 1986). По-видимому, условия среды западных склонов Северного Урала соответствуют оптимальным требованиям этого вида. Травянистые пихтово-еловые леса, формирующиеся в верхней части горно-лесного пояса, подходят на черневую тайгу наветренных склонов Алтая и Саян (Оленев, 1965), где зарегистри-

Рис. 23. Численность равнозубой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника и ее значимость в населении мелких млекопитающих



Численность равнозубой бурозубки в различных местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	8	0.2	0-0.5	126.7
Ельник травянистый пойменный	60	11	2.3	0-6.7	137.1
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	32	1.2	0-5.0	152.2
Ельник травянистый пойменный	215	210	11.2	0-58.0	142.5
Ельник папоротн.-зеленомошный	21	1	0.7	0-2.0	-
Луг пойменный	116	34	3.1	0-29.0	279.0
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	149	15.5	0-47.0	119.3
Березняк травянистый подгольцовый	143	290	18.2	0-52.5	111.6
Луг подгольцовый	83	134	15.2	0-48.0	119.2

рованы одни из самых высоких показателей обилия равнозубой бурозубки в ареале (Юдин и др., 1979). В этой связи следует отметить, что отнесение этого вида Е.А.Шварцем (1989) к алтайскому, а не к восточно-сибирскому фауногенетическому комплексу кажется нам оправданным с точки зрения современной географии вида. Тогда высокую численность на Северном Урале можно объяснить ее тесными связями с древними типами биотопов. Там, где имеются подобные рефугиумы, плотность вида возрастает.

Средняя численность равнозубой бурозубки в разных биотопах варьировала от 0.2 до 18.0 экз. на 10 канавко-суток (табл. 33). В равнинном районе она была редкой в зеленомошных ельниках (0.3 экз.) и более обычной в травянистых ельниках (2.3 экз.). В предгорье в облесенной пойме Печоры ее численность составила 11.2 экз. на 10 канавко-суток. Здесь в 1989 г. была отмечена самая высокая плотность вида в

заповеднике (58 экз.). Меньше ее отлавливалось на лугах (3.1 экз.) и совсем мало в плакорных ельниках (1.2 экз.). В последних местообитаниях за 14 лет наблюдений она была отмечена только в 7 случаях. В горах численность во всех исследованных биотопах превышала 15 экз. на 10 канавко-суток.

Численность равнозубой бурозубки по сравнению с другими видами землероек подвержена значительным колебаниям по годам. Коэффициенты вариации обилия у нее превышают 112%, тогда как у обыкновенной бурозубки они ниже 90%. В пойменных ельниках, где обитают оба вида, эти различия еще существеннее. Вариабельность численности у равнозубой бурозубки составила 148.5%, у обыкновенной бурозубки – только 78.6%. Депрессии численности первого вида значительно глубже, вплоть до исчезновения его в уловах. При этом в условиях более низкой плотности, например, в среднем течении Вычегды зверьки фиксировались в отловах ежегодно (Куприянова, 1990).

Плотность равнозубой бурозубки в разных ландшафтных районах изменялась синхронно (рис. 24). Ранговый коэффициент корреляции между численностью вида в равнинном и предгорном районах составил +0.57 ($p < 0.05$), между предгорным и горным районами – +0.80 ($p < 0.01$), между равнинным и горным районами – +0.82 ($p < 0.01$). Лишь в 2001 г. на фоне высокой плотности животных в горах (40.4 экз.) в предгорье отмечено было небольшое повышение (2.6 экз. на 10 канавко-суток). Пики обилия вида пришлись в горах на 1989, 1992, 1995 и 2001 гг. и они совпали с таковыми у обыкновенной бурозубки. Средняя численность в эти годы на равнине составила 0.4 экз., в предгорной

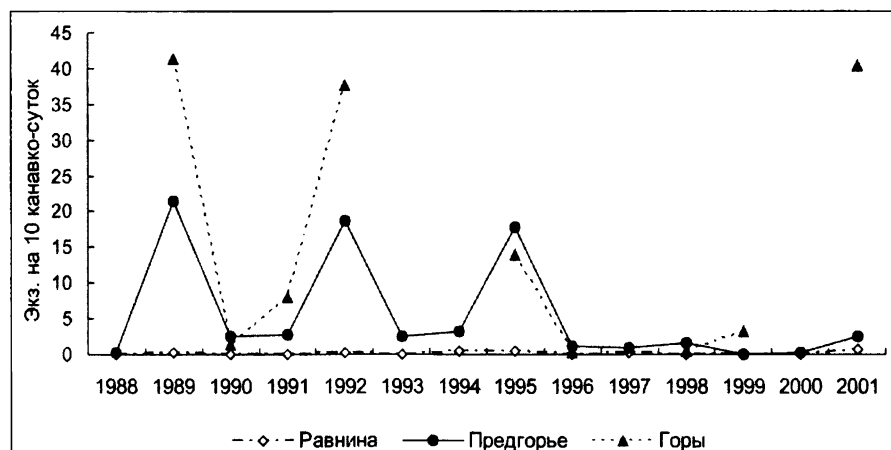


Рис. 24. Динамика численности равнозубой бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

тайге – 19.3 экз., в горах – 34.4 экз. на 10 канавко-суток. В последнем районе максимальный уровень обилия животных был отмечен в 1989 г. В среднем по всем биотопам он достигал 41.3 экз. на 10 канавко-суток. В том же году была отмечена и самая высокая плотность животных в предгорье (21.4 экз. на 10 канавко-суток). Депрессии численности вида отмечены в 1990, 1993, 1996 и 1998 гг. В эти годы в предгорном районе индекс обилия составил 1.1 экз., в горах – 0.6 экз. на 10 канавко-суток. В части биотопов зверьки, как уже отмечалось выше, совсем не ловились.

Обыкновенная кутора – *Neomys fodiens* Pennant, 1771

Распространение и численность. Один из самых широко распространенных видов землероек. Населяет практически всю территорию Европейского Северо-Востока и Урала (Млекопитающие ..., 1994; Большаков и др., 1996). Однако специфический образ жизни, четкая привязанность к определенным местообитаниям делают кутору довольно неприметным животным. Она регистрируется гораздо реже других мелких млекопитающих, хотя во многих местах является относительно обычным видом. Уловы в ловчие канавки, которые, как правило, располагаются вне типичных станций ее обитания, далеко не всегда могут быть мерилем относительного обилия этого вида (Ивантер, 1975). В Печоро-Илычском заповеднике она встречается по всей территории. В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) отмечали в свое время, что кутора на верхней Печоре не редкий вид и ее хорошо знают местные жители. На языке коми она даже имеет специальное название «вашир». Кутора распространена во всех ландшафтных районах заповедника.

Морфологическая характеристика. Самая крупная землеройка (табл. 34). Длина тела у перезимовавших животных составляет 78-90 (82.7) мм, хвоста – 62-79 (70.3) мм, ступни – 17.8-19.6 (18.8) мм. Масса тела 13.1-17.4 (15.3) г. Длина тела у сеголеток достигает 70-81 (76.1) мм, хвоста – 60-79 (71.7) мм, ступни – 17.6-19.8 (18.9) мм. Масса тела 7.0-13.5 (11.1) г.

Морфологическая изменчивость у этого вида, не смотря на его обширный ареал, выражена довольно слабо (Юдин, 1971). Европейскую часть и Урал населяет номинальная форма – западная кутора (*N. f. fodiens* Penn. 1771). Она характеризуется средними размерами, крупными ушами и относительно короткой ступней (Строганов, 1957; Гуреев, 1979).

Куторы, населяющие Печоро-Илычский заповедник, несколько крупнее животных Русской равнины. Так, например, длина тела у животных бассейна средней Вычегды составляет 78.1 мм, тогда как у животных

**Масса тела (г) и размеры (мм) обыкновенной кутуры
в Печоро-Ильчском заповеднике**

Признаки	Самцы				Самки			
	n	M ± m	lim	CV	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие								
Масса тела	13	15.2 ± 0.4	13.1-17.4	9.34	9	15.4 ± 0.3	13.4-17.1	6.43
Длина тела	11	81.3 ± 0.7	78-87	2.85	8	84.7 ± 0.9	81-90	3.19
Длина хвоста	11	69.4 ± 1.3	63-76	6.08	8	71.5 ± 1.8	62-79	7.12
Длина ступни	10	18.9 ± 0.2	17.8-19.6	3.49	8	18.7 ± 0.2	18.0-19.5	3.10
Сеголетки								
Масса тела	11	10.9 ± 0.5	7.0-12.4	14.4	13	11.2 ± 0.4	9.0-13.5	12.5
Длина тела	10	76.1 ± 1.0	71-81	4.09	11	76.1 ± 1.0	70-80	4.26
Длина хвоста	10	70.9 ± 1.1	66-79	4.91	11	72.4 ± 1.4	60-77	6.63
Длина ступни	10	18.9 ± 0.1	18.4-19.5	1.85	11	18.9 ± 0.2	17.6-19.8	2.91

верхней Печоры она увеличивается до 79.2 мм. Наиболее существенные различия выявлены по длине хвоста: соответственно, 67.3 и 71.0 мм ($t = 3.3$; $p < 0.01$). В то же время масса тела у землероек верхнепечорской популяции (13.1 г) оказалась несколько меньше, чем у животных со средней Вычегды (14.0 г).

Окраска меха не отличается от типичной для данного вида. Спинальная сторона черная, брюхо – серебристо-белое. Граница между ними на боках очень резкая. Ржавый налет на горле и груди, отмеченный И.Ф.Куприяновой для некоторых особей равнинной популяции Республики Коми (Млекопитающие ..., 1994), у животных заповедника нами не отмечен. На двухцветном хвосте хорошо развит киль.

Местообитания. Водяная кутора – типичный стенотоп (Строганов, 1957; Юдин, 1971). Она тесно связана с водоемами, примыкающая территория к которым и является ее основным местом обитания. Наибольшее предпочтение она отдает пойменным стациям, изобилующим небольшими старицами. Так, в предгорном районе 10 особей (83.3%) из 12 отловленных животных были отмечены в травянистых пойменных

ельниках и на лугах и только 2 зверька пойманы в зеленомошных плакорных ельниках в непосредственной близости от реки.

В горном районе (гора Яныпупунер) биотопическое размещение вида совсем иное. Здесь она в меньшей степени связана с водотоками из-за широкого распространения относительно влажных травянистых лесов и парковых подгольцовых травянистых редколесий и более равномерно встречается по территории. Наиболее излюбленные ее местообитания в этом районе – травянистые станции в подгольцовом поясе (79.2% всех встреч). В смешанных пихтово-еловых лесах верхней части горно-лесного пояса встречается реже (20.8%).

Питание. Данные по питанию вида в заповеднике довольно отрывочны. В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) находили в желудках у кутор, добытых в равнинной и предгорной части заповедника, мелкую рыбу и водных насекомых. По-видимому, у животных, тесно связанных с водоемами, эти объекты составляют основу пищевого рациона (Формозов, 1948; Тупикова, 1949; Строганов, 1957; Попов, 1960). Очевидно, что жертвами этой крупной землеройки в некоторых случаях становятся также полевки и более мелкие землеройки. На это указывают некоторые полевые наблюдения. Зоологи заповедника описали один из таких случаев, свидетелями которого они стали 30 июля 1938 г. «На одной из многочисленных протоптанных полевками тропинок послышался отчаянный писк, и тотчас же показалась полевка, держась за хвост которой буквально «ехала» кутора» (Теплов, Теплова, 1947).

Размножение и структура популяции. Известно, что у этого вида сроки начала репродуктивного сезона сдвигаются, а его продолжительность уменьшается с запада на восток и с юга на север (Сообщества мелких млекопитающих ..., 1978). Если на Среднем Урале период размножения длится с конца апреля до сентября (Эфрон, 1962), то на Северном Урале в пределах Печоро-Илычского заповедника, вероятнее всего, с середины мая до начала третьей декады августа. Взрослые самки приносят за лето два выводка. Первые появляются в июле, вторые – в августе. В августе было поймано две прибылых самки с минимальной массой тела – 7.0 г (5 августа 1995 г.) и 9.0 г (18 августа 1998 г.). На этот же период (15 августа 1989 г.) пришлось поимка единственной беременной самки, которая имела 6 эмбрионов. Можно предположить также, что не все взрослые самки приносят второй помет.

В западной части ареала молодые животные, как правило, достигают половой зрелости и участвуют в размножении (Borowski, Dehnel, 1952). На Европейском Севере доля таких животных значительно уменьшается. В Карелии она составляет 28% (Ивантер, 1975), на средней Вычегде – 24.9% (Млекопитающие ..., 1994). На территории заповедника из 38 прибылых особей только 2 (5.3%) были половозрелыми.

О сравнительно низких темпах воспроизводства популяции свидетельствует и большое число перезимовавших особей во второй половине лета (44.9%). В июле они составляли в уловах 61.1%, в августе – 40.4%. В южной части Северного Урала доля взрослых землероек была почти в два раза ниже (Шарова, 1990), а на средней Вычегде достигала 24.3% (Млекопитающие ..., 1994).

Половая структура популяции куторы на верхней Печоре довольно специфична и характеризуется явным преобладанием самок среди обеих возрастных групп. В старшей возрастной группе ($n = 22$) они составили 58.1%, а среди сеголеток ($n = 25$) – 68.4%. В какой-то мере она может быть связана с повышением активности самок во второй половине лета (Ивантер, 1975). На восточных склонах Северного Урала, наоборот, отмечено явное преобладание в старшей возрастной группе самцов (Шарова, 1990).

Численность. Средняя численность куторы в заповеднике мало отличается от аналогичных показателей в других регионах Европейского Севера. Индекс обилия для верхней Печоры составил 0.4 экз. на 10 канавко-суток. Доля ее в общих уловах мелких млекопитающих довольно незначительна – 0.4%, а среди *Soricidae* – 0.7%. По этим показателям она занимает последнее место среди насекомоядных животных. В равнинной части Республики Коми относительная плотность животных достигает 0.6 экз. на 10 канавко-суток, а их значимость в суммарных сборах – 1.7%, в средней тайге Архангельской области – соответственно, 0.5 экз. и 1.7% (Куприянова, Наумов, 1983), в северной тайге Архангельской области – 0.1 экз. и 0.5% (Куприянова, Сивков, 2000).

В равнинном и предгорном районах заповедника численность вида низкая. Она составляет 0.2-0.3 экз. на 10 канавко-суток. В горах, где спектр оптимальных стадий для куторы расширяется, индекс обилия увеличивается до 0.8 экз. на 10 канавко-суток. Здесь она занимает в уловах землероек 1.2%. На горе Яныпупунер численность куторы составила в подгольцовом поясе 0.9 экз., а в верхней части горно-лесного пояса – 0.5 экз. на 10 канавко-суток. В этой связи интересно отметить, что на восточном макросклоне Северного Урала (Косьвинский Камень), кутора в небольшом числе встречалась только в горных лесах и отсутствовала в подгольцовом поясе (Большаков и др., 1996).

Средняя численность в травянистых равнинных и предгорных местообитаниях была очень близкой (0.3-0.4 экз. на 10 канавко-суток). В зеленомошных лесах, особенно удаленных от реки, она уменьшалась до 0.08 экз. на 10 канавко-суток. Наибольшие показатели относительной плотности достигали в горных стадиях (табл. 35). Здесь в подгольцовых лугах зафиксировано максимальное для заповедника обилие – 4.0 экз. на 10 канавко-суток (1995 г.). Несмотря на значительные различия во влажности низкотравных лугов и высокотравных березняков подгольцового пояса численность куторы в этих местообитаниях

**Численность обыкновенной кутуры в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.- суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	8	0.2	0-2.0	270.0
Ельник травянистый пойменный	60	3	0.4	0-0.8	117.5
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	2	0.08	0-0.7	262.5
Ельник травянистый пойменный	215	9	0.4	0-2.0	160.0
Ельник папоротн.- зеленомошный	21	-	-	-	-
Луг пойменный	116	3	0.3	0-1.1	156.6
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	5	0.5	0-2.0	176.0
Березняк травянистый подгольцовый	143	14	0.9	0-2.5	92.2
Луг подгольцовый	83	9	1.0	0-4.0	145.0

была практически равной, что объясняется значительной подвижностью данного вида. В других частях ареала она нередко встречается вдали от реки в довольно сухих стациях, как, например, сосняки (Ивантер, 1975; Млекопитающие ..., 1994).

Закономерности в колебаниях численности этого вида, в связи с его низкой плотностью, выявить сложно. Можно лишь отметить повышение обилия животных во всех ландшафтных районах в 1995 г. В горах в этот год на 10 канавко-суток было отловлено 1.7 экз., в двух других районах – по 0.7 экземпляров. На равнине за 14 лет наблюдений кутура регистрировалась в уловах только 5 лет (1991, 1995, 1997-98, 2001), в предгорьях она была более постоянна (8 лет из 14). В горах она отмечалась 7 лет из 9. Явное увеличение плотности наблюдалось здесь также в 1998 г. – 1.8 экз. на 10 канавко-суток.

ОТРЯД РУКОКРЫЛЫЕ – CHIROPTERA

Семейство Обыкновенные, или Гладконосые летучие мыши – *Vespertilionidae*

Ночница Брандта – *Myotis brandti* Eversmann, 1845

До недавнего времени эта форма рассматривалась как подвид усатой ночницы – *Myotis mystacinus* (Огнев, 1928; Млекопитающие фауны СССР, 1963) или просто сводилась в синоним данного вида (Кузьякин, 1950). Однако в начале 80-х гг. прошлого столетия на основе тонких, но устойчивых краниометрических признаков она была выделена в самостоятельный вид (Стрелков, Бунтова, 1982; Стрелков, 1983а). Ареалы ночницы Брандта и усатой ночницы сильно перекрываются. По мнению П.П.Стрелкова (1983а), первый из них следует рассматривать как лесной бореальный вид, в то время как второй вид имеет в целом более южное распространение. На Урале отмечен изолированный участок ареала усатой ночницы (Стрелков, Бунтова, 1982), здесь оба вида обитают совместно. Обычным в северной части Урала и Предуралья является ночница Брандта, усатая ночница встречается значительно реже и в основном в южной части Северного Предуралья (Орлов, 2002).

Из 28 летучих мышей, пойманных на территории заповедника, 18 (64.3%) экземпляров были отнесены к ночницам. Среди них мы имели возможность просмотреть только 8 черепов животных. Все они были определены как ночницы Брандта*. На основании этих данных можно констатировать, что на территории заповедника этот вид является одним из самых обычных. Чаще всего ночницу Брандта регистрировали в населенных пунктах. Ее отмечали на кордоне Усть-Ляга, в дер. Пачгино, в пос. Якша, на корд. Шежим-Печорский. В.П.Тепловым одиночный экземпляр этого вида был добыт 23 июня 1939 г. в нижнем течении реки Пожег. 25 сентября 1988 г. В.В.Теплов обнаружил одиночную ночницу в Трудницкой пещере. Летучие мыши локально встречаются на всем протяжении Печоры и Илыча, а также по их притокам. Так, 25 июля 1988 г. инспектор Г.П.Лызлов в ночное время по реке Печоре на маршруте от Усть-Уньи до корд. Шежим-Печорский (80 км) насчитал более 10 животных. В удалении от рек они встречаются довольно редко. Одна из таких ночниц была найдена Н.Д.Нейфельдом 4 августа 2000 г. в лесной избе,

* Авторы благодарны О.Л.Орлову (Институт экологии животных и растений УрО РАН) и В.П. Снитко (Ильменский заповедник) за помощь в определении ночниц с территории заповедника

**Размеры тела (мм) ночницы Брандта
в Печоро-Илычском заповеднике**

№ экзем-пляра	Масса тела г	Длина тела	Длина хвоста	Длина пред-плечья	Высота уха	Длина ступни	Пол
1.	8.5	49	35.2	33.3	13.5	7.4	Самка
2.	-	56	39.0	-	14.1	7.0	Самец
3.	6.5	43	35.2	34.5	12.1	7.2	Самец
4.	6.6	45	39.0	36.0	12.0	6.3	Самка

расположенной в верхней части горно-лесного пояса горы Яныпу-пунер.

По размерам и окраске усатая ночница и ночница Брандта мало отличаются друг от друга. Окраска спины у животных, обитающих в заповеднике, варьирует от темной буро-коричневой до светло-буроватой. Брюхо серовато-буроватое. Данные о размерах животных сведены в табл. 36.

Весной одиночные особи появляются довольно рано. Самая ранняя дата встречи прилась на 18-19 апреля 1997 г. В течение этих двух дней одиночную летучую мышь наблюдали днем на кордоне Шежим-Печорский. Ее появлению предшествовала теплая погода, когда температура воздуха днем поднималась до $+10^{\circ}$. Несколько раз зверьков отмечали в первых числах мая (1938, 1950, 1951 гг.). Однако наибольшее число наблюдений весной пришлось на вторую половину мая, особенно на 20-е числа (рис. 25). С наступлением белых ночей количество

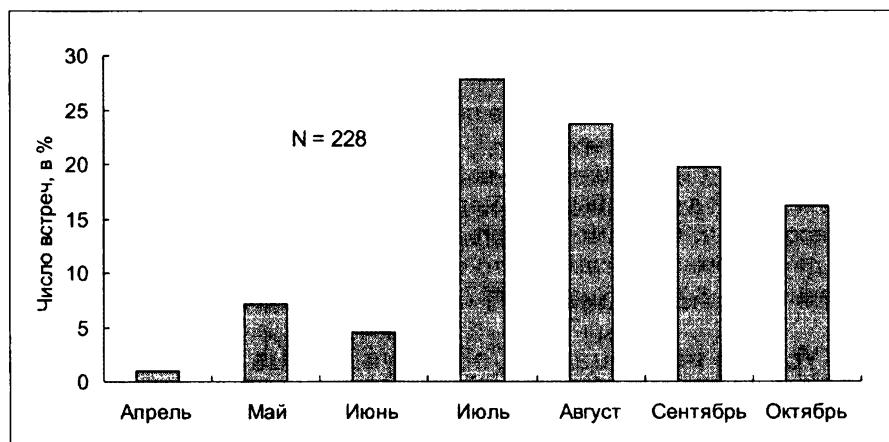


Рис. 25. Встречаемость летучих мышей на верхней Печоре с апреля по октябрь

их встреч сокращается, но летучие мыши не прекращают своего лета. В этот период они вылетают ближе к ночи и чаще поодиночке. В июне зарегистрировано 4.5% всех встреч. С наступлением темных ночей животные активизируются. На июль, главным образом на его вторую половину, приходится самое большое число регистраций (27.8%). В этот период часто наблюдали одновременно по два, реже по три зверька, что, вероятно, связано с вылетом молодых животных. В августе число встреч летучих мышей несколько сокращается (23.8%). Однако в начале этого месяца в 1987 г. мы наблюдали четырех зверьков, охотящихся в вечернее время на Гаревке-Левобережной, – максимальное число отмеченных одновременно животных.

В сентябре–октябре происходит дальнейшее уменьшение активности ночниц. Обычно последние встречи приходятся на первую половину октября. В некоторые годы они регистрировались уже в период установления постоянного снежного покрова во время кратковременных оттепелей. Так, в 1986 г. летающую мышь наблюдали в Якше 24 октября. Среднесуточная температура воздуха в этот день была отсительно высокой – +5.8°.

Большинство находок спящих летучих мышей в северных широтах были сделаны в пещерах (Стрелков, 1970). В заповеднике, где пещер мало, животные используют различные укрытия. Поздней осенью и в зимний период их нередко находили в поленищах дров, в жилых и нежилых домах. В середине сентября 2001 г. в одной из полениц дров на корд. Шежым-Печорский были найдены две ночницы. В пещерах верхней Печоры летучие мыши, по-видимому, устраиваются на зимовку крайне редко. За все время существования заповедника отмечены ночница в Трудницкой пещере и северный кожанок в пещере по реке Шайтановке. При детальном обследовании в конце сентября 2001 г. Трудницкой и Канинской пещер по реке Печоре и Талой по Большому Шежыму мышей не было обнаружено. Вероятно, летучие мыши зимуют в дуплах деревьев, которых в перестойных лесах заповедника имеется большое количество.

Данные по размножению этих животных единичны. В.П.Тепловым 23 июля 1939 г. в Якше была добыта беременная самка ночницы Брандта весом 8.5 г. Она имела всего один эмбрион размером 20.0×14.3 мм. У двух пойманных самцов этого вида в том же году длина семенников равнялась 8 мм (26 июня) и 17 мм (23 июля).

Усатая ночница – *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819

Все экземпляры летучих мышей, определенные ранее как усатая ночница, отнесены сейчас к ночнице Брандта. К настоящему времени достоверно известен только один случай регистрации усатой ночницы

на верхней Печоре. Она была обнаружена в 50-е гг. прошлого века у бывшей дер. Пороги, в настоящее время этот экземпляр хранится в Зоологическом музее МГУ (Стрелков, 1983б). Добытая в конце августа 1938 г. на кордоне Усть-Ляга летучая мышь и определенная С.И.Огневым как усатая ночница (Теплов, Теплова, 1947) с большей долей вероятности может быть отнесена к ночнице Брандта. Таким образом, на территории заповедника усатая ночница является редким видом. Южнее заповедника в Пермской области она уже становится обычным видом (Стрелков, Бунтова, 1982).

Водяная ночница – *Myotis daubentoni* Kuhl, 1819

В заповеднике известна одна достоверная находка водяной ночницы. Она была поймана А.В.Самородовым 2 сентября 1936 г. в нижнем течении реки Шайтановка (Теплов, Теплова, 1947).

Бурый ушан – *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758

Редкий вид. В настоящее время известно три его находки на северо-востоке европейской части России, две из них – в заповеднике. Бурый ушан впервые был отмечен здесь 24 сентября 1950 г. в деревне Пачгино, которая входила тогда в состав заповедника (Теплова, 1953), а сейчас является сопредельной территорией. Он был пойман в жилом доме, в который залетел через окно. Значительно позднее В.А.Соловьев (1973) обнаружил двух спящих особей в подвале одного из домов в деревне Канава Усть-Куломского района, расположенной в 120 км западнее Якши. В 1997 г. 20 января на центральной усадьбе заповедника в одном из жилых домов был пойман ушан, залетевший в дом еще осенью. Здесь впал в спячку, но затем проснулся в середине зимы, когда и был обнаружен. Эти находки свидетельствуют о зимовках вида на данной территории.

Окраска верхней стороны тела у двух осмотренных экземпляров была серовато-палевой, брюшко светло-серое. Длина тела одного животного равнялось 44 мм, длина хвоста – 44 мм, высота уха – 35 мм, длина предплечья – 40 мм. Масса тела 5.2 г.

Северный кожанок – *Eptesicus nilssoni* Keyserling et Blasius, 1839

Сравнительно обычный вид, хотя и уступает по численности ночнице Брандта. Определено 7 экземпляров из общего числа добытых летучих мышей (25.0%). Самые ранние находки северного кожанка описаны еще В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947). Он был добыт 19 сентября

1936 г. на реке Шержымью, 9 мая 1937 г. – в пещере по реке Шайтановке. Самая северная точка поимки этого вида – кордон Ваджега по Илычу. Здесь он был отловлен 20 октября 1939 г. Еще один экземпляр был добыт 24 декабря 1949 г. в деревне Усть-Унья, а в 1991 г. – в деревне Курья. Интересна находка северного кожанка на горе Яныпупунер. Здесь 29 июля 1995 г. на склоне гольца среди каменистых россыпей летучая мышь была поймана в одну из ловушек для отлова полевок. 22 августа 1999 г. северный кожанок был обнаружен в поленнице дров в пос. Якша.

Окраска нескольких просмотренных экземпляров не отличалась от типовой формы. Спина темно-коричневая с желтыми пятнами в ее средней и нижней части. Нижняя сторона тела светлее – буровато-желтоватая. Уши и мордочка черного цвета. Один из зверьков имел следующие размеры: длина тела 55 мм, длина хвоста 36 мм, длина предплечья 41 мм, высота уха 10 мм, масса тела 6.0 г. Другой, пойманный в горах, весил 9.9 г. Длина его тела достигала 51 мм, высота уха 15 мм. Это был самец, длина семенников которого была относительно небольшой – 5.1х3.0 мм.

ОТРЯД ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ – LAGOMORPHA

Семейство Зайцевые – Leporidae

Заяц-беляк – *Lepus timidus* Linnaeus, 1758

Заяц-беляк – один из самых обычных представителей аборигенной фауны верхнепечорской тайги. Вымершие предки современного беляка обитали здесь уже в эпоху позднего плейстоцена и составляли весьма значительную долю в составе типичного комплекса «мамонтовой» фауны (Гуслицер, Канивец, 1965). Возраст костных останков зайцев, найденных в местах пещерных стоянок древнего человека, по данным радиоуглеродного анализа, составляет около 19 тыс. лет (Археология ..., 1997).

Распространение. Заяц-беляк на Европейском Северо-Востоке населяет все подзоны тайги, а также тундру вплоть до ее северных границ. На Урале встречается во всех вертикальных поясах растительности от горно-лесного до горно-тундрового.

В пределах заповедника беляк обитает во всех ландшафтных районах. Распределение вида по территории определяется сезонными и ландшафтными особенностями местообитаний. В бесснежный период, когда основу питания составляет травянистая растительность, зверьки размещаются наиболее широко и равномерно и осваивают практически все станции с достаточными кормовыми ресурсами и защитными условиями. Зимой, особенно в период глубокоснежья, распределение принимает ленточный и очаговый характер. Большинство зверьков к

этому времени сосредотачиваются в местах с максимальным обилием доступных веточных кормов. На равнине и в предгорьях основными районами зимних концентраций зайцев служат старые гари, возобновившиеся хвойно-лиственными молодняками, приречные леса с сильно расчлененным пологом, а также пойменные участки с достаточно обширными зарослями ивняков. В горном районе основные очаги зимнего обитания приурочены к поясу подгольцовых криволесий.

Морфологическая характеристика. Согласно современной внутривидовой систематике на территории заповедника обитает номинальная форма беляка *L. t. timidus* Linnaeus, 1758 (Каталог ..., 1981).

Основные экстерьерные показатели верхнепечорских беляков (масса, длина туловища, ступни и уха) близки к таковым для таежной зоны Европейского Северо-Востока (Млекопитающие ..., 1994). Зверьки, добытые поздней осенью и в начале зимнего сезона в ближайших окрестностях равнинного участка заповедника, имели массу до 4.3 кг, в среднем – 3.3 кг. Существенные половые отличия морфологических признаков не выявлены.

По многолетним наблюдениям, первые, заметные на расстоянии, признаки начала весенней линьки в равнинном районе отмечаются обычно в третьей декаде апреля. Наиболее активно процесс смены



Зяец-беляк. В разгар лета зайцы-беляки наиболее активны в ранние утренние часы и вечером после захода солнца. Фото Н. Нейфельда

меха протекает в первой половине мая и завершается у большинства особей в третьей декаде этого месяца. Однако отдельные зверьки с остатками белых волос встречаются до середины июня. Осенью смена летнего волосяного покрова на зимний происходит в более сжатые сроки. В норме она начинается в середине сентября и уже к концу второй декады октября основная масса встреченных зайцев имеет белый наряд. В то же время некоторые зверьки, возможно, молодые поздних пометов, со следами линьки на спине и ушах отмечаются вплоть до середины ноября. В предгорье и в горной части заповедника весенняя линька беляков сдвигается на более поздние сроки, осенняя, наоборот, начинается и завершается раньше чем в равнинном районе. Величина сдвига этих дат в разные годы колеблется по районам от одной до 2.5 недель.

Местообитания. В условиях заповедника беляк населяет как территории покрытые лесной растительностью, так и безлесные пространства.

Группа открытых местообитаний включает приречные и подгольцовые луга, различные типы болот и горных тундр. Обширных открытых пространств зайцы избегают. Обычно они используют в качестве жировочных станций лишь опушечные части этих местообитаний, граничащие с лесом или зарослями кустарников. Приречные луга охотно посещаются во второй половине весны, когда здесь начинается массовая вегетация трав. Краины болот привлекают беляка осенью после усыхания лесных трав, здесь они кормятся преимущественно осоками. В открытой горной тундре зайцев отмечали во все периоды года. В бесснежное время они не только кормятся здесь, но и находят спасение от кровососов, устраивая лежки в хорошо продуваемых местах. Зимой, даже в период глубокоснежья, следы и экскременты зверьков встречаются на самых верхних плато, где из-за постоянного сдувания снега становятся доступными кормовые растения кустарничкового яруса, скрытые снежной толщей в лесном поясе.

В равнинных, предгорных и горных лесах заповедника зайцы предпочитают участки с хорошо выраженной мозаичностью биотопов. К категории лучших местообитаний во всех ландшафтных районах относятся приречные комплексы древесно-кустарниковой растительности. Они чаще всего представлены сочетанием обширных зарослей пойменных ивняков на приустьевых и сильно меандрирующих участках рек с прилегающими к ним приречными темнохвойными и смешанными старовозрастными насаждениями. Подобные местообитания более типичны для темнохвойной тайги Уральского участка заповедника. На водоразделах, занятых коренными, часто заболоченными лесами, оптимальными местообитаниями беляка являются участки старых гарей со средне и высоко сомкнутыми хвойно-лиственными молодняками на ранних стадиях сукцессии, когда их высота не превышает 3 м.

В верхних частях облесенных горных склонов Северного Урала предпочтительные местообитания зайцев приурочены к полосе контакта пояса сплошной лесной растительности и подгольцовых криволесий с участками сильно закустаренных ивняками субальпийских лугов.

Убежища. Для отдыха на дневках и в перерывах между жировками беляк использует как естественные, так и искусственные укрытия, а также открытые лежки. Зимняя покровительственная окраска меха хорошо маскирует его на фоне снега. Поэтому при отсутствии сильного ветра, в теплую или умеренно морозную погоду зайцы обычно ложатся открыто в местах с хорошим обзором окружающей местности. При очень низких температурах или сильном ветре зверьки нередко используют различные естественные укрытия или самостоятельно копают снежные норы. Последние чаще отмечались в горном районе у верхней границы леса, где беляки особенно нуждаются в защите от частых ветров. Длина обследованных нор достигала 1 м, а глубина от поверхности снега – 0.5 м. Устраивать такие убежища в сильно уплотненном постоянно дующими ветрами снегу непросто, поэтому они используются здесь многократно. Зайцы, устроившиеся на отдых в снежных норах, лежат обычно очень плотно. Так, 27 марта 1982 г. был поднят с лежки заяц на границе березового криволесья с горной тундрой на западном склоне г. Маньквотнер. Зверек выскочил из снежной норы буквально из-под лыж и, отбежав вдоль склона метров на 200, залег в другой норе. Судя по следам, он обитал здесь уже довольно длительное время и использовал обе норы в качестве постоянных убежищ. В равнинных и предгорных лесах также регистрировали лежки в снежных норах, однако повторного их использования здесь не отмечали.

Из 93 зимних лежек зайцев, обнаруженных в разных ландшафтных районах заповедника, большинство лежек (57%) располагались открыто на каком-либо микроповышении – занесенных снегом кочках, пнях, валежинах; в прогалинах среди кустарниковых зарослей или у стволов крупных деревьев. Реже использовались естественные убежища (33%), которыми служили ниши, образующиеся под заснеженными кронами растущих елей, снеговальных и ветровальных деревьев. Иногда лежки располагались в снежных норах (10%).

Летние лежки зайцев в лесных стациях обычно располагаются в наиболее захламленных местах суточного участка обитания. В долинах рек предгорного района беляки нередко ложатся на опушках прибрежных зарослей ивняков и ольховников. В период массового лета кровососов зверьков поднимали с лежек как в сильно затененных местах, так и на открытых, хорошо продуваемых ветром песчаных и галечниковых косах, на обрывистых берегах рек. В горном районе отмечали дневные лежки в ерничково-моховой тундре, на склоне каменистой рос-

**Состав зимних кормов зайца-беляка
в Печоро-Ильчском заповеднике**

Кормовые объекты	Поедаемые части	Частота поедания, %
Березы	Побеги, кора	23.4
Ивы	Побеги, кора	22.8
Осина	Побеги, кора	1.1
Рябина	Побеги, кора, плоды	4.8
Ольха серая	Побеги	0.2
Сосна обыкновенная	Побеги, кора, хвоя	1.9
Ель сибирская	Побеги, хвоя	3.6
Пихта сибирская	Побеги, хвоя	0.3
Кедр	Плоды	0.8
Жимолость	Побеги	8.2
Шиповник	Побеги	12.6
Малина	Побеги	0.8
Можжевельник	Побеги, хвоя	0.1
Береза карликовая	Побеги	0.4
Черника	Побеги	4.9
Голубика	Побеги	0.2
Багульник	Побеги, листья	0.7
Кассандра болотная	Побеги	0.9
Подбел узколистный	Побеги, листья	3.5
Лишайники эпифитные	Слоевидные	5.5
Травянистая растительность	Стебли, листья	3.3

сыпи выше границы леса, а также в куртинах ивняковых зарослей на подгольцовых высокотравных лугах.

Питание. Сведения о питании беляка в районе заповедника в бесснежное время получены путем регистрации всех кормовых объектов, обнаруженных на местах свежих жировок зверьков.

Данные о зимних кормах собраны, главным образом, во время тропления суточных ходов (табл. 37). Как и в других таежных районах Европейского Северо-Востока (Млекопитающие ..., 1994), основу рациона составляют побеги древесных и кустарниковых растений, на долю которых приходится 58.9% от всех поедов ($n = 1219$), учтенных на зимних жировочных следах. Ведущее место среди них занимают березы – пушистая (*Betula pubescens*) и повислая (*B. pendula*), а также наиболее распространенные виды кустарниковых ив: козья (*Salix. caprea*), шерстистопобеговая (*S. dasyclados*), копьевидная (*S. hastata*), лап-

ландская (*S. lapponum*), черничная (*S. myrtilloides*), филиколистная (*S. phyllicifolia*), корзиночная (*S. viminalis*). В группу охотно поедаемых веточных кормов входит также осина (*Populus tremula*). Однако доля ее в рационе незначительна, что обусловлено малым обилием этой породы в составе насаждений. Из двух видов рябин, встречающихся в заповеднике, чаще поедается широко распространенная в предгорных и горных лесах рябина сибирская (*Sorbus sibirica*). Обычная в подлеске сосновых и еловых насаждений равнинной части рябина обыкновенная (*S. aucuparia*) поедается зайцами лишь изредка. Значительную долю зимнего корма составляют побеги иглистого (*Rosa acicularis*) и майского (*R. majalis*) шиповников, а также жимолость Палласа (*Lonicera pallasii*) которые охотно поедаются зверьками во всех ландшафтных районах заповедника.

Питание хвойными деревьями и кустарниками наблюдали преимущественно во второй половине зимы. Побеги ели встречены в рационе беляка как в равнинных, так и в предгорных и горных лесах. Сосна регистрировалась среди кормов лишь в равнинном районе, пихта и кедр – только в горном. Последние две породы в питании вида в других районах его обширного таежного ареала не встречены. Поеди побегов пихты были отмечены в марте 1987 г. в верхней части горно-лесного пояса на западном склоне горы Оульнер. Здесь же наблюдались погрызы зайцами кедровых шишек осеннего урожая, значительная часть которого сохранилась на кронах до конца второй декады марта. Последнее явление случается в верхнепечорской тайге крайне редко, по-видимому, лишь в годы, когда хорошее плодоношение кедра охватывает обширные территории. Обычно такие обильные урожаи бывают локальными и многочисленными потребителями кедровых семян, в первую очередь – кедровки, успевают снять все шишки до начала зимнего сезона. По следам на снегу было хорошо видно, как зайцы топтались под кронами кедров, подбирали с поверхности или выкапывали из снега шишки с остатками семян, оброненные кедровками, и съедали их полностью или частично. Такое необычное трофическое поведение было отмечено здесь у разных особей. Подобный факт был отмечен на севере Западной Сибири, где в начале осени на песчаных берегах рек часто находили шишки кедра, погрызенные зайцами (Павлинин, 1971).

Специфической чертой зимнего питания беляка в темнохвойных предгорных и горных лесах заповедника является весьма заметная доля в рационе эпифитных лишайников, растущих на коре стволов и ветвей хвойных и лиственных деревьев. Наиболее охотно, особенно во второй половине зимы, поедаются кустистые лишайники из родов *Usnea* и *Alectoria*, реже – накипные и листоватые лишайники. В других таежных районах ареала этот корм в питании вида не отмечен.

Кустарничковые и травянистые растения играют заметную роль в зимнем рационе беляка лишь в начале сезона. При троплении зайцев в окрестностях Якши в конце октября – первой половине ноября, когда высота снега не превышала 20 см, чаще регистрируются поеди побегов черники. В это время следы жировок зверьков нередко встречаются на окраинах лесных болот, где они кормятся различными видами осок и болотными кустарничками. Из них предпочитается подбел узколистный. В течение всей зимы зайцы едят ветошь – сухие стебли зонтичных, лианы княжика сибирского (*Atragene sibirica*) и некоторых других высоких трав. Вблизи кордонов заповедника и припечорских деревень они регулярно подбирают клочки сена у дорог и поедают его в стогах, оставленных на лугах.

Во второй половине зимы, видимо, в связи с дефицитом минеральных веществ в корме, зайцы нередко грызут землю на обнажениях коренных берегов рек и выворотах корней деревьев. Зверьки с жадностью поедают снег, пропитанный мочой, выгрызая порой глубокие ямы. В горном районе особенно заметно тяготение беляков к незамерзающим участкам рек и ручьев, где они пьют воду.

Ранней весной с появлением больших проталин беляки начинают активно кормиться первой зеленью, собираясь иногда группами из 5-6 особей на прибрежных «ластах» – небольших лугах, заливаемых в половодье. В этот же период в равнинном районе на южных склонах боровых террас в зеленомошных и беломошных сосняках появляются свежие заячьи поковки, которые зверьки делают, разыскивая плодовые тела земляного гриба – оленьего трюфеля (*Elaphomyces cervinus*). Поеди этого гриба отмечали в районе Якши с конца апреля до последних чисел июля. Здесь же в мае неоднократно регистрировали поедание беляками корневищ белокопытника войлочного (*Petasites spurius*) на песчаных наносах по берегам Печоры.

С началом массовой вегетации и до ее завершения ведущую роль в питании приобретают надземные части цветковых растений, а также листья и не одревесневшие побеги ивы, березы, осины, рябины, малины. На местах свежих летних жировок зайцев в приречных биотопах среди поедаемых растений зарегистрированы различные виды злаков, осок и звездчаток, лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), кипрей узколистный (*Chamerion angustifolium*), василистник малый (*Thalictrum minus*), борец северный (*Aconitum septentrionale*). На суходольных лугах в верховьях Печоры беляки охотнее поедают клевер луговой (*Trifolium pratense*), дягиль лесной (*Angelica sylvestris*), чину луговую (*Lathyrus pratensis*), горошек заборный (*Vicia sepium*), короставник полевой (*Knautia arvensis*), ястребинку зонтичную (*Hieracium umbellatum*). В списке кормовых растений здесь также отмечены: герань лесная (*Geranium sylvaticum*), василек шероховатый (*Centaurea scabiosa*) и по-

гремок весенний (*Rhinanthus vernalis*). В равнинном районе заповедника известны случаи поедания зайцами спелых ягод черники, брусники и клюквы в августе-октябре.

Размножение. Первые признаки начала весеннего гона – парные следы на снегу – как правило появляются в районе заповедника во второй половине марта. В равнинной части обычно их отмечают во второй декаде, в предгорной и горной – в начале или середине третьей декады марта. Наиболее ранняя встреча парных следов зарегистрирована в районе Якши – 21 февраля 1987 г.; самая поздняя – на р. Илыч у кордона Изпыред – 16 апреля 1983 г. Следы массового гона и спаривания зверьков наблюдаются в конце марта – начале апреля. У самки, пойманной лисицей в окрестностях Якши 9 апреля 1988 г., в рогах матки было 3 эмбриона, диаметр плодных вздутий не превышал 10 мм.

Новорожденные и совсем еще маленькие зайчата первого помета попадались в период с начала второй декады мая до конца первой декады июня. К этим же срокам приурочен и второй гон, который проходит сразу после рождения молодых. В равнинном районе гонящихся вторично беляков чаще встречали в последней декаде мая, в предгорьях – в конце первой – начале второй декады июня. У самки, добытой беркутом в равнинном участке заповедника 15 июня 1980 г., в матке было два эмбриона размером с горошину. Находки новорожденных молодых второго помета приходится на конец июля – начало августа. Известен один случай гибели второпометников: 7 августа 1989 г. на 20 км р. Пырсью в прибрежных кустах ивняка обнаружили выводок из 4 мертвых зайчат в возрасте не более 2-3 дней. Причина гибели осталась не выясненной, возможно, их мать была поймана гнездившимся неподалеку орланом-белохвостом, и детеныши погибли от голода. По предположению В.П.Теплова, (1960) в районе заповедника возможен также третий позднеосенний помет. Однако все собранные к настоящему времени данные по размножению свидетельствуют о наличии у беляка в районе заповедника не более двух пометов в год. Количество молодых в выводке, как было установлено ранее, не превышает четырех (Теплов, Теплова, 1947), что подтверждается и современными данными.

Перемещения и миграции. Как и в других таежных частях ареала, заяц-беляк в печорской тайге ведет оседлый образ жизни. Перемещения зверьков носят локальный характер и обусловлены сменой сезонных местобитаний. В начальный период зимы они совершают переход из летних стадий в зимние. Переходы в обратном направлении отмечаются в последней четверти зимы. По данным троплений в равнинном участке заповедника, такие перемещения осуществляются зверьками за один суточный ход, а их дальность не превышает 7.4 км.

Численность и ее динамика. Как известно, численность беляка во всех районах его обитания крайне нестабильна. По исследованиям С.П.Наумова (1947), для таежных популяций беляка характерны колебания численности с длительностью цикла от 8 до 12 лет. Согласно данным В.П.Теплова (1960) за 1937-1949 гг., интервалы между подъемами численности составляли от 3 до 6 лет.

По материалам Летописи природы за последние четыре десятилетия, пики численности беляка в равнинной части заповедника наблюдались в 1970, 1981, 1990 и 1999 гг. а в предгорной – в 1968, 1981, 1989, 1999 гг. Таким образом, длительность циклов на равнине составляла 9-11, в среднем 9.7 лет. В предгорьях она варьировала от 8 до 13 лет при средней – 10.3.

Изменения численности беляка в различных ландшафтных районах заповедника в последние два десятилетия протекали синхронно (рис. 26). Общие тенденции динамики численности зайцев отчетливо выражены в периоды 1987-1994 и 1995-2000 гг., которые соответствуют фазам сокращения и подъема популяции беляка в верхнепечорской тайге.

Показатели уровня численности беляка в эти периоды, и амплитуда их колебаний в разных районах существенно различались (табл. 38). В годы депрессии более высокая и стабильная численность зайцев

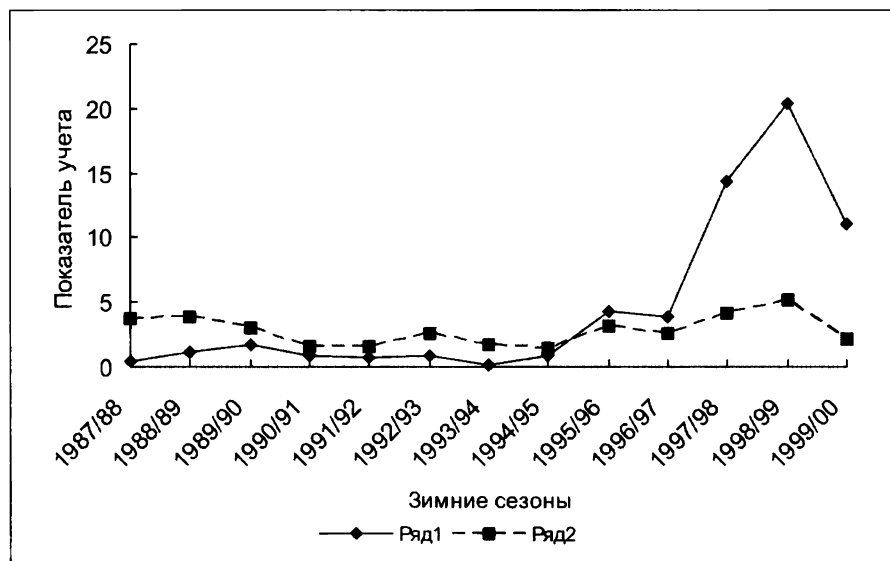


Рис. 26. Динамика численности зайца-беляка в равнинном (1) и предгорном (2) ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника в 1987-2000 гг.

**Показатели учета зайца-беляка
в Печоро-Ильчском заповеднике
на разных фазах популяционного цикла**

Показатель учета	Падение численности (1987-1994)		Подъем численности (1995-2000)	
	Равнина	Предгорья	Равнина	Предгорья
Средний	0.81	2.57	9.12	3.15
Максимальный	1.70	3.93	20.36	5.22
Минимальный	0.16	1.53	0.92	1.49

сохранялась в предгорном районе. Средний многолетний показатель учета здесь был в 3.2 раза выше, а амплитуда колебаний в 4 раза меньше, чем на равнине. В период подъема численности значительно вырос средний показатель учета в равнинном районе, где он втрое превысил показатель предгорного района. В то же время в последнем численность по-прежнему оставалась более стабильной. Если максимальные показатели превышали минимальные в предгорьях в 3.5 раза, то на равнине они были 22-кратными.

Средний за весь период наблюдений показатель учета зайца-беляка в равнинных борových лесах заповедника составил 4.65, а в темнохвойных предгорьях – 2.84 следа на 10 км. Полученные данные свидетельствуют о сравнительно низкой плотности населения беляка в верхнепечорской тайге. Известные для других таежных районов показатели многократно выше. К примеру, в южной тайге Кировской области показатель учета был равен 44.5 (Томилова, 1972) а в среднетаежных лесах заповедника «Кивач» – 14.02 (Щербаков, 1998).

По мнению В.П.Теплова (1960), непосредственной причиной изменений численности беляка в заповеднике, как и в других районах таежного севера, являются гельминтозные заболевания. Интенсивность последних определяется, главным образом, погодными факторами, среди которых максимальное лимитирующее воздействие оказывает количество июньских и июльских осадков. Установлено, что численность беляка повышалась после засушливых летних сезонов, когда сумма осадков за первую половину лета не превышала 60% от многолетней средней за эти месяцы. После влажных сезонов, когда этот показатель превышал 120%, население вида сокращалось. Продолжительность периодов подъема или спада численности зайцев определяется длительностью промежутков между засушливыми и дождливыми годами. При соответствующих условиях погоды гельминтозные инвазии возникают при любой плотности популяции беляка.

По данным В.Ф.Юшкова (1991), у верхнепечорского беляка выявлено три специфичных вида гельминтов: *Protostrongylus kamensky*, *Protostrongylus terminalis*, *Trichostrongylus retortaeformis*.

В условиях экстремальной многоснежности печорской тайги важнейшее лимитирующее значение для зайцев приобретает нивальный фактор. Длительный период залегания снега, особенно в горном районе и в предгорьях, значительно сокращает продолжительность питания наиболее полноценными зелеными кормами, что уменьшает эффективность размножения и устойчивость к эпизоотиям. При поздних сроках схода снежного покрова долго сохраняется повышенная влажность почвы, что способствует развитию гельминтозов. Особенно пагубным для популяции оказывается совпадение поздних сроков схода снега с последующим дождливым летом. После таких сезонов беляк во всех ландшафтных районах заповедника становится крайне редким.

Популяция зайца испытывает постоянный пресс со стороны наземных и пернатых хищников. Список потенциальных врагов беляка в печорской тайге включает около 20 видов млекопитающих и птиц.

Практически все плотоядные звери, обитающие в заповеднике, при случае нападают на молодняк и взрослых зайцев. Но лишь немногие из них специально охотятся на этот вид. К специализированным врагам верхнепечорского беляка относятся, прежде всего, лисица и рысь, для которых заяц служит одним из основных источников зимнего корма. В зимнем рационе этих хищников встречаемость беляка достигает соответственно 36 и 90% (Теплов, 1960). Известны случаи активного преследования и успешной добычи зайцев в снежный период росомахой, соболем и лесной куницей, однако в их питании этот вид занимает второстепенное место. В качестве случайной добычи беляк отмечен среди жертв таких хищников как медведь, волк, песец, выдра, американская норка, горноста́й.

Среди пернатых хищников наиболее ощутимый урон популяции зайцев наносят лишь филин и беркут. Так на фазе пика численности беляка в заповеднике встречаемость его в питании филина достигала 37.8% (Теплов, 1948б), в рационе беркута – 36.4% (Донауров, 1948).

Семейство Пищуховые – *Lagomyidae*

Северная пищуха – *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811

Основной ареал северной пищухи лежит восточнее Енисея и занимает обширную область Восточной Сибири и Дальнего Востока. На Урале обитает изолированная географическая форма, которая впервые была описана К.К.Флеровым (1927). В 60-х гг. прошлого века эко-

логия уральского подвида северной пищухи специально изучалась Н.С.Гашевым (1968, 1971). В этот же период появляется небольшая работа В.В.Турьевой и Н.М.Полежаева (1969), описывающая находки этого вида на западном склоне Приполярного Урала. Этими работами в основном и ограничивается сведения о распространении и экологии уральской формы пищухи.

В настоящее время считается, что северная пищуха спорадически населяет Полярный, Приполярный и часть Северного Урала (Гашев, 1971; Млекопитающие ..., 1994). Однако южная граница вида оставалась невыясненной. Самое южное поселение Н.С.Гашевым (1968) было обнаружено в бассейне реки Торговой в пределах Приполярного Урала. Тем не менее, ссылаясь на устные сообщения корреспондентов, он ограничивал распространение пищухи на юге территории Печоро-Илычского заповедника – склонами гор Сотчемъльиз и Щукаельиз.

На Северном Урале северная пищуха впервые была отмечена в 1938 г. В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947). Одна колония животных была найдена ими на северо-восточном склоне горы Кычилиз, вторая – на восточном склоне Кожымиз. В последние два десятилетия в этой части заповедника были сделаны новые находки (рис. 27). Следы обитания пищух, главным образом экскременты, были обнаружены на западном склоне горы Макариз (1981 г.), на юго-западном склоне Кожымиз (1984 и 1987 гг.), на восточном склоне Кычилиз (1987 г.), в южной части Парусиз (1983 г.), а также в истоках ручья Кожымъель (1987 г.). Дважды в эти годы одиночных зверьков отлавливал Б.В.Тестов в горных лесах в верховьях реки Укью. В 1989 г. найдена колония пищух на северном склоне Кожымиз в истоках ручья Иванъель. На основании этих наблюдений южную границу распространения северной пищухи на Урале следует ограничить рекой Укью. Южнее она не найдена, хотя были обследованы многие вершины, в том числе и упоминавшийся выше Сотчемъльиз.

Основные места обитания данного вида на Урале – крупнокаменные россыпи в нижней части гольцов (Флеров, 1927; Гашев, 1971). Большинство находок поселений пищух в заповеднике приурочено к россыпям, расположенным в переходной зоне между подгольцовым и горно-тундровым поясами. И только дважды одиночные зверьки были отмечены в верхней части горно-лесного пояса.

Данные по численности, размножению и питанию этого вида в заповеднике очень немногочисленны. В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) на основе визуальных наблюдений отметили, что одна из найденных ими жилых колоний занимала площадь около 2 га. На ней обитало не менее 2-3 десятков зверьков. Поселение в истоках ручья Иванъель, обнаруженное в последнее время, насчитывает также несколько десят-

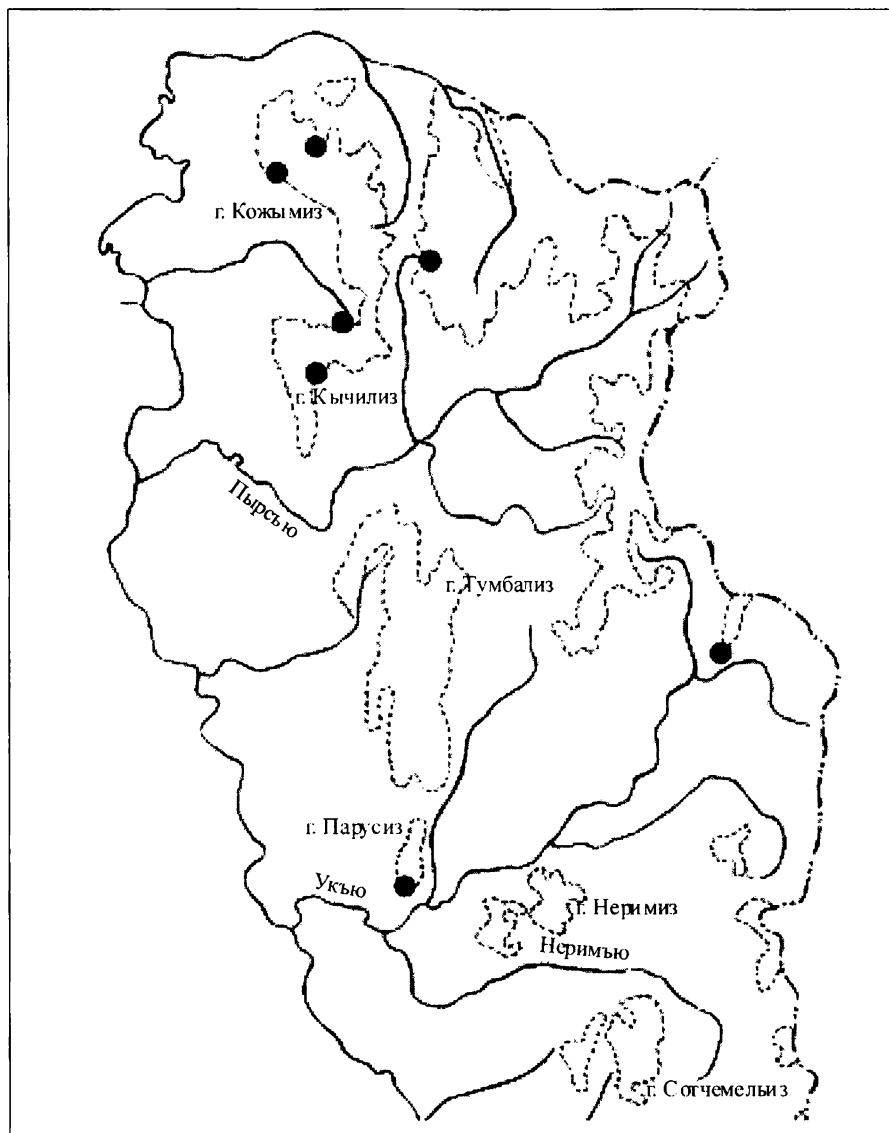


Рис. 27. Пункты находок северной пищухи в Печоро-Илычском заповеднике

ков животных. Оно известно уже в течение 14 лет. В конце июня – первой половине июля пищухи активны ночью, а также в вечерние и утренние часы. В это время слышен их своеобразный свист.

Основу питания северной пищухи повсеместно составляет травянистая растительность, произрастающая вблизи поселений (Кишинский, 1969; Гашев, 1971; Млекопитающие Якутии, 1971; Ревин, 1989). Одним из авторов очерка в начале августа было отмечено интенсивное поедание животными побегов и ягод голубики. Во второй половине лета животные приступают к заготовкам травянистых растений на зиму. Сроки появления первых стожков с сеном в разных географических регионах варьируют. На Полярном Урале они появляются уже в первой половине июля (Гашев, 1971). В Печоро-Илычском заповеднике это происходит позже (вероятно в первой половине августа), так как в период обследований колоний (14-16 июля, 2 августа) стожков не обнаружено.

В течение лета северная пищуха на Урале приносит только один выводок (Гашев, 1971). Единственная самка, отловленная в Печоро-Илычском заповеднике 15 июля 1938 г. (Теплов, Теплова, 1947), имела плацентарные пятна, судя по которым она недавно родила трех детенышей. Масса ее тела составляла 108 г, длина тела – 165 мм, длина ступни – 23.8 мм.

ОТРЯД ГРЫЗУНЫ – RODENTIA

Семейство Летяговые – Pteromyidae

Летяга – *Pteromys volans* Linnaeus, 1758

Распространение. Северная граница распространения летяги с юга «огихает северные архангельские тундры и тянется к рекам Мезени и Кулою. Восточная граница пересекает р. Печору по 66° с.ш. и тянется к Уралу» (Огнев, 1940). Летяга распространена на всей территории заповедника, где есть пригодные для нее станции: высокоствольные еловые и сосновые леса с примесью березы, осины, ольхи, лиственницы и наличием дуплистых деревьев. Самое северное место встречи летяги на территории заповедника – долина р. Укью, 4 км ниже устья притока Парусь-ель. По Илычу самые восточные встречи – по р. Ыджыд-Ляга, в верховьях Печоры – в районе устья р. Большая Порожная.

Морфологическая характеристика. Небольшой зверек, похожий на белку светло-серой окраски со складкой по бокам тела, взрослые зверьки весом около 130 г. Подробное описание экстерьерных особенностей летяги, живущей в заповеднике, приведено Э.Н.Кудрявцевой (Млекопитающие ..., 1994). Там же описаны находки зверьков аномальной окраски. Встречена самка летяги светло-кремового цвета с небольшими участками светло-серых волос и добыт частичный альбинос летяги с белым пятном в середине хвоста. К этому добавим, что нами в

**Размеры тела летяги
в Печоро-Илычском заповеднике, мм
(1984-2001 гг.)**

Признаки	n	M ± m	lim
Самцы			
Длина тела	15	160 ± 4	130-180
Длина хвоста	15	113 ± 1.4	105-109
Длина задней ступни	14	36 ± 0.8	32-42
Высота уха	13	16 ± 0.6	13-21
Общая длина черепа	7	39.3 ± 1.0	33.9-41.7
Кондилобазальная длина	7	34.0 ± 0.3	32.6-35.24
Скуловая ширина	6	24.3 ± 0.3	23.4-25.8
Межглазничная ширина	7	9.6 ± 0.3	8.16-9.69
Длина верхней диастемы	6	7.3 ± 0.5	6.62-9.6
Длина верхнего зубного ряда	7	7.3 ± 0.1	7.0-7.8
Затылочная ширина	6	19.1 ± 0.3	17.7-20.26
Затылочная высота	7	14.3 ± 0.2	13.22-14.8
Самки			
Длина тела	11	145 ± 3.6	120-164
Длина хвоста	11	113 ± 2.2	100-125
Длина задней ступни	10	35 ± 0.9	31-40
Высота уха	8	17 ± 1	12-21
Общая длина черепа	3	39.8 ± 0.9	38.8-41.6
Кондилобазальная длина	3	34.7 ± 1.0	32.8-35.9
Скуловая ширина	3	23.5 ± 0.4	23.0-24.3
Межглазничная ширина	3	9.2 ± 0.4	8.6-9.9
Длина верхней диастемы	3	8.0 ± 0.4	7.6-9.8
Длина верхнего зубного ряда	3	7.4 ± 0.15	7.3-7.8
Затылочная ширина	3	17.2 ± 0.4	16.6-18.0
Затылочная высота	3	15.3 ± 0.4	14.7-16.2

Примечание. В выборке присутствует одна взрослая самка и два взрослых самца

1983 г. отловлена взрослая самка с очень редкой шерстью, плешиной на спине и участком размером 5x4 см с очень короткой подпушью.

Морфометрические характеристики летяг, отловленных на стационарных площадках в равнинном и предгорном районах заповедника, объединенные с опубликованными данными Э.Н.Кудрявцевой (Млекопитающие ..., 1994), свидетельствуют об отсутствии у летяг полового диморфизма (табл. 39-40).

**Масса тела летяг
района Печоро-Ильчского заповедника, г
(1973-2001 гг.)**

Месяц	n	M ± m	lim	n	M ± m	lim
	Самцы молодые			Самки молодые		
Июнь-июль	10	64 ± 3.6	46-80	18	72 ± 4.6	49-125
Август	14	92 ± 4.8	67-126	16	95 ± 3.5	72-118
Осень	19	112 ± 4.4	78-145	26	109 ± 3.6	73-135
	Самцы взрослые			Самки взрослые		
За год	22	119 ± 3.4	100-153	15	132 ± 4.1	115-177

Как уже отмечалось (Млекопитающие ..., 1994), летяги, обработанные Е.Н.Тепловой в 40-е гг., имеют те же параметры, что приведены в табл. 39-40. За эти пределы выходят лишь максимальные размеры длины тела, которые у самцов достигают 185 мм, а у самок – 180 мм. В таблицу также не включены характеристики самки летяги, зарегистрированной в декабре 1984 г. и попавшейся в капкан у р. Березовки, имеющей массу тела 233 г.

Линяет летяга дважды в год. Весенняя линька в основном протекает в апреле-июне, но может быть и растянутой. Самая ранняя дата начала весенней линьки отмечена у вольерного самца – 3 апреля, самое позднее ее окончание – также у вольерного самца – 7 июля. Взрослые самцы с первыми признаками линьки попадались в живоловки 5, 6 и 14 апреля, но 3 июня был пойман взрослый самец еще в зимнем меху. У самки, попавшейся в ловушку 24 мая, вылинял кончик морды и участки вокруг глаз. Осенняя линька у летяги начинается с головы, спускается на плечи и продолжается вниз по направлению к хвосту. Первая особь с признаками осенней линьки отловлена близ Якши 18 августа. У взрослой самки, пойманной 6 сентября, линял хвост. У 6 зверьков в период с 19 сентября по 1 октября отмечена интенсивная линька. Полностью в зимнем меху летяги были зарегистрированы 21 и 28 сентября и 16 октября. У взрослого самца в вольере первые признаки начала линьки отмечены 20 августа, 13 сентября у него начал линять хвост, а 14 октября линька закончилась. Другой самец, убитый совой через сетку вольеры, 10 сентября имел синюю мездру на спине и голове, вероятно, линька началась недавно.

Местообитания. Убежища. Места поселений летяги в районе Печоро-Ильчского заповедника по данным Э.Н.Кудрявцевой (Млекопитающие ..., 1994) приурочены чаще к приручьевым и приречным ельникам (56% из 43 встреч), реже летяга встречается в сосновых борах

(26%), в смешанном лесу (12%). В заболоченном бору, на зарастающей гари и горном ельнике зарегистрировано лишь по 2% встреч. Эти показатели, дополненные данными за 1990-2001 гг. по встречам животных вне постоянных площадок, изменились незначительно. Так, в приручьевых и приречных ельниках летяги встречены в 51% случаев из 67 встреч, в сосновом бору – в 33%, в смешанном лесу – 13%, в заболоченном бору, на зарастающей гари и в горном ельнике – по 1%.

В 1988 г. в равнинном районе заповедника при обследовании р. Б. Гаревка в приречном ельнике обнаружено 3 поселения летяг на 10 км, а в сосняках – в 2 раза меньше. Расстояние между поселениями в ельниках 0.7-2.4 км, в бору – 3 км и более (Млекопитающие ..., 1994).

Летяга ведет оседлый образ жизни. Для убежищ зверьки используют естественные и выдолбленные большим пестрым дятлом дупла, гайна белок, иногда дуплянки для птиц. По данным В.П. и Е.Н.Тепловых (1947) на каждые двадцать-тридцать гнезд, заселенных белками, приходится одно, занятое летягой. Гнездо летяги в виде шара, без твердого каркаса, состоит из лишайника и мха. Входное отверстие зверек, находящийся в гнезде, обычно затыкает пробкой, сделанной из того же материала, что и гнездо.

Обнаружить присутствие летяги можно по замерзшим следам мочи и продолговатому желтоватому помету у корней деревьев или в развилке толстых ветвей недалеко от дерева с гнездом. Обычно имеется одна основная и несколько дополнительных уборных. В марте 1987 г. были обнаружены свежие кучки экскрементов под крышей лесной избушки и на ее наружной стене.

Между летягой и белкой конкуренции из-за убежищ при проживании в одной вольере не отмечено (Млекопитающие ..., 1994). Более того, Э.Н.Кудрявцева наблюдала в вольере, как взрослая самка летяги поселилась вместе с белкой в ее гнезде, занимая его только днем. В условиях вольеры белка-самка и летяга-самец жили вместе в одной дуплянке, разделив гнездо на два этажа с двумя выходами наружу, хотя в вольере было две дуплянки. Летяга занимала нижний этаж (Млекопитающие ..., 1994).

Питание. Пищевой рацион летяги в значительной мере представлен зелеными кормами. На основании учетов поедей, визуальных наблюдений, анализа содержимого желудков зверьков были выявлены основные их виды (табл. 41).

Зимой летяга питается в основном еловыми семенами и почками ели, пихты, лиственницы, сосны, березы и ольхи, а также сережками березы и ольхи. Объедая почки, зверек срезает концевые побеги лиственницы и ели. У сосны летяга также обгрызает кору с верхушек веточек. В марте-апреле она поедает также генеративные почки ели, хотя, возможно, они не являются ее излюбленным кормом. Так, в марте

**Встречаемость кормов в рационе летяг
района Печоро-Илычского заповедника
(1969-2001 гг.)**

Вид корма	Поедаемые части	Число встреч	% от общего количества
Ель	Вегетативные, генеративные почки, побеги, семена	9	14.8
Лиственница	Почки	6	9.8
	Побеги	1	1.6
Пихта	Почки	2	3.3
Сосна	Почки	10	16.5
	Семена	1	1.6
Кедр	Молодая хвоя с побега	1	1.6
Берёза	Почки, лист, кора с верхушек веточек	14	23.1
	Кора со ствола на мочевой точке	1	1.6
Ольха	Почки, сережки, лист	8	13.1
Рябина	Лист, ягоды	2	3.3
	Побеги	1	1.6
Черника	Ягоды	1	1.6
Морошка	Листья	1	1.6
Грибы не опр.		2	3.3
Трутовик		1	1.6

Примечание. В таблицу вошли и опубликованные ранее материалы (Млекопитающие ..., 1994)

1987 г. в течение 11 дней наблюдали за питанием летяги в пойменном ельнике на р. Ыджид-Ляга, но только трижды было отмечено поедание еловых почек. За ночь с одной ели зверек срезал от 40 до 167 побегов длиной от 15 до 58 см. В феврале 1988 г. близ пос. Якша на столике старой беличьей ловушки был найден запас корма в виде шара диаметром 17 см, состоящий из побегов ольхи с 740 сережками массой 155 г. В марте этого же года на сопредельной территории близ пос. Якша (ручей Палехов Лог) в дуплах ели обнаружены 2 кладовые, в которых находилось 45 и 57 г ольховых веточек с сережками. На следующий год в этом районе найдена кладовая в дупле, выдолбленном желной, в которой было 149 г ольховых веточек с сережками весом

104 г. Иногда масса запасенных кормов бывает небольшой – 15 г (Млекопитающие ..., 1994).

В середине мая 1991 г. в равнинном районе (недалеко от Гусиного болота) после зимы проведен сбор остатков кормов летяги, которыми она пользовалась длительное время. Они находились под листовыми ветками и относились к трем разным поедям. Количество срезанных веточек было от 202 до 903 шт. (в среднем 546). На ветке находилось в среднем по 24 почки, из них доля объединенных составила в среднем 80%. Сухая масса съеденных почек в среднем равнялась 133 г. В этом же году в середине апреля была найдена кладовая в окрестностях пос. Якша, в которой было 86 г березовых сережек. 15 февраля 1996 г. на 23-километровом маршруте по соснякам и вырубкам левого берега Печоры в окрестностях Якши найдены остатки не менее чем 250 съеденных сосновых почек. 20 февраля 1996 г. в кв.103 Верхне-Ильчского лесничества на маршруте в 25 км в двух местах встречена поедь сосновых почек (не менее 200).

Летяги в вольерах с середины весны охотно начинали поедать почки берез и тонкие концы веточек. В мае летяга-самец потребляла 50-70 г березовых сережек, ростовые почки ели и пихты, съедая за сутки до 90 г растительного корма. В июне важное значение в питании летяг приобретают свежие листья березы и ольхи, в июле зверьки переключаются на еловые семена (до 11 шишек в сутки). В сентябре они охотно поедают листья и плоды рябины. В вольерах летяги также поедали семена подсолнечника. (Млекопитающие ..., 1994).

При передержке дома летяги поедали компот из сухофруктов, яблоки, ягоды клубники. Молодая летяга за ночь съела 4 ягоды клубники, по 10-20 ягод черники, малины, брусники, объела верхушечные побеги с нескольких веточек черники, распотрошила три еловых и одну пихтовую шишки. Принесенному для отогрева зверьку были предложены ягоды рябины, брусники, арбуз, яблоко, арахис без скорлупы. Летяга выбрала только орехи.

Не замечено, чтобы летяги доставали корм, спрятанный под снегом. На сопредельной территории в охотничий сезон почти ежегодно летяги попадают в капканы на приманку из мяса, рыбьих кишочек, хотя достоверная информация о поедании летягой в природе животных кормов нам не известна. (Млекопитающие ..., 1994).

Размножение. Спаривание у летяг проходит примерно в то же время, что и у белки обыкновенной (в среднем в марте), но сроки могут существенно различаться в разных районах заповедника и в разные годы. Так, в 1987 г. гон у летяги в районе пос. Якша отмечен 19 марта, в предгорном районе – 24 марта. В 1989 г. гон у летяг проходил с 3 марта. Во время гона летяга часто спускается на снег и натаптывает целые тропы (Млекопитающие ..., 1994).

По нашим данным, 2 взрослые самки, попавшиеся в живоловки 8 и 11 апреля (1986 и 1991 гг.), по состоянию половых органов не были готовы к гону. В 1990 г. 14 апреля была поймана уже беременная самка, которая при повторном отлове 24 мая оказалась кормящей. Кормящие самки попадались в разные годы 18, 29 июня и 6 сентября. Первая из них поймана повторно 5 июля без следов кормления.

О величине выводка можно судить по единичным вскрытиям погибших зверьков. Так, в сентябре 1983 г. в рогах матки погибшей самки было 4 плацентарных пятна, а в 1984 г. у попавшейся в капкан очень крупной самки (масса 233 г) в рогах матки обнаружено 5 плацентарных пятен и 5 желтых тел в яичниках. В августе 1987 г. у погибшей от разрыва аорты самки в правом роге обнаружены 2 плацентарных пятна.

Детеныши рождаются голыми и слепыми, но с хорошо развитой складкой. Развиваются они медленно. Глаза открываются примерно через месяц, после чего детеныши начинают лазить внутри гнездового дупла. Наружу выходят лишь через полтора месяца после рождения. В этот период окончательно формируется их летательный аппарат. Благодаря длительному развитию детеныши за время пребывания в гнездовом дупле достигают 2/3 веса взрослых. Выйдя из гнездового дупла, молодые первые пять дней почти не кормятся вне гнезда, а лишь изучают окрестности и учатся лазать и прыгать. Мать кормит их молоком еще около 10 дней (Смирин, Попова-Бондаренко, 1977). Самые ранние отловы молодых летяг в ловушки отмечены: в равнинном районе 20 июня 1989 г (самка 52 г), в предгорном – 8 июля 1991 г. (самец 55 г). В 1988 г. в районе избы на Гаревке-Левобережной молодые начали активно покидать гнездо с 12 июля. В последние 10 лет на равнинной площадке (75 га) ежегодно отмечали от 1 до 3 выводков летяг, на предгорной площадке (около 130 га) – от 1 до 4 выводков. У молодой самки весом 49 г, погибшей 3 июля 1989 г. на равнинной площадке, предкоренные зубы еще не выросли. 13 июля 1989 г. здесь был пойман молодой самец весом всего 46 г.

Структура популяции. Материалы по половозрастной структуре популяции летяги в заповеднике получены путем отлова в живоловки. У 140 летяг, пойманных в ловушки на обеих площадках (68 на равнинной и 72 на предгорной), были определены пол и возраст. Пол зверьков при осмотре различается хорошо по наружным половым органам. При определении возраста зверьков учитывались их поведение, масса тела, дата отлова. На равнинной площадке из 68 зверьков незначительно преобладали самцы (51.5%). Среди них взрослых было 42.9%, среди самок взрослые составили всего 15.2%. На предгорной площадке из 72 отловленных зверьков преобладали самки (55.6%), доля взрослых среди них составила 25%. Среди самцов взрослых было 12.5%. На предгорной площадке доля молодых зверьков в имеющейся пробе составляет

80.6% и превышает таковую на равнинной площадке – 71.6%, но эти различия статистически недостоверны.¹

Сезонная и суточная активность. Поведение. Летяга активна круглый год и ведет в основном сумеречный образ жизни. Данные о сезонной и суточной активности летяг получены по наблюдениям за зверьками в условиях вольеры (Млекопитающие ..., 1994). Зверьки даже в тридцатиградусные морозы выходят из гнезд, активно кормятся и тратят на это до 4 часов в сутки, как и при температуре -10 – -15°C. При температуре воздуха ниже -30°C летяги могут не выходить из гнезда. Зимой взрослый самец был наиболее активен при температуре -13 – -18°C. В летние месяцы температура воздуха для него большого значения не имела. С помощью самописца установлено, что в январе летяга выходила из гнезда в 16 часов, а окончательно в него заходила после нескольких выходов и возвращений в 19 часов, в среднем находясь вне гнезда 2 час. 40 мин. В феврале зверек выходил в 17 час. 40 мин., отсутствуя в гнезде на час больше. В течение последующих месяцев летяга покидала гнездо все позднее, в мае-июне время выхода приходилось на 21 час, а максимальная активность достигла 5-6 часов в сутки. С уменьшением светового периода в июле-августе зверек стал выходить из гнезда на полчаса раньше, а возвращаться на 2 часа позднее. В сентябре при выходе из гнезда в 19 час. 30 мин. активность летяги достигала 7 час. 30 мин. Если в апреле с увеличением активности зверек выходил и в дневные часы (в 10-12 часов), проводя вне гнезда от нескольких минут до 3 часов, то в сентябре дневное пребывание вне гнезда не превышало одного часа. Время бодрствования летяги в течение суток разделялось на три периода: с 16 до 3 часов (68% от общего времени бодрствования), с 4 до 11 часов (20%) и с 12 до 15 часов (12%) (Млекопитающие ..., 1994).

Ритуал выхода из гнезда у взрослых и молодых очень похож: сначала зверьки длительное время выглядывают из гнезда, затем неподвижно сидят возле него на ветке и только потом перебегают или перелетают на соседнее дерево или ветку на кормежку. Летяга, живущая в квартире Э.Н.Кудрявцевой и хорошо отличавшая членов семьи от чужого человека, до получаса могла разглядывать посетителей. (Млекопитающие ..., 1994).

Пойманные в живоловку и отпущенные после осмотра зверьки вели себя по-разному. Не все зверьки убежали сразу, а могли с любопытством разглядывать человека, бегая по стволу дерева у ловушки. Так, одна из пойманных летяг брала из рук кедровые орешки. Другой зверек, помещенный в карман, охотно вылезал за орехами на руки, кор-

¹ В описание половозрастной структуры включены ранее опубликованные данные (Теплова, Сокольский, 2000).

мился и снова прятался. Один из взрослых зверьков с первого часа нахождения в клетке начал пить с ложечки подслащенную воду, а выпущенный в помещение подходил к рукам за яблоками. В июле 1999 г. молодого самца дважды приносили чуть живого домой. Сначала приходилось насильно поить его с ложки, затем зверек начал пить самостоятельно, грыз яблоко, веточки, пробовал кусаться и пытался убежать. За полмесяца он трижды попадался в ловушки, из-за чего пришлось на время закрыть некоторые из них.

Часто вновь отловленные летяги в клетке начинают кормиться, чиститься, не обращая внимания на стоящих рядом людей и кошку. Только через некоторое время, признав в кошке врага, начинают на нее реагировать. Человека летяга почти не опасается (Млекопитающие ..., 1994). В 1954 г. близ пос. Якша в уже распиленной на чурки дуплистой осине обнаружили гнездо с летягой, которая во время рубки дерева так и не покинула гнезда.

Звуковые сигналы, которые издают летяги, довольно разнообразны. Это могут быть визжащие звуки, когда зверька потревожат в гнезде, или приглушенные стрекочущие звуки на кормежке, а иногда и около гнезда. Выпущенная после отлова и осмотра летяга, удалившись от человека на безопасное расстояние, издает приглушенное «кха», а при очень сильной тревоге (например, появление совы) – высокий булькающий звук (Млекопитающие ..., 1994).

Миграции и кочевки. Кочевки и миграции у летяг, по всей вероятности, отсутствуют или совершаются довольно редко. В районе заповедника зарегистрированы две встречи плывущих летяг. 2 октября 1937 г. на р. Печоре ниже устья р. Боровка в 17 часов была поймана сильно ослабевшая летяга, переплывавшая на правый берег. 3 июля 1939 г. на р. Илыч в 10 км ниже Сарьюдина рано утром встречена летяга, переплывавшая на правый берег (ширина реки в этом месте около 150 м).

Редкие встречи переплывающих реку летяг, возможно, связаны с их способностью к полету. Что взрослая летяга может перелететь реку (около 100 м) – достоверный факт. 28 июня 1989 г. в районе устья р. Гаревки Левобережной в 22 ч. 15 мин. наблюдали зверька, перелетавшего с правого берега Печоры на левый. Зверек приземлился на камень, затем поднялся на ель и улетел вдоль Гаревки в лес. 13 декабря 1941 г. в устье р. Пихтовки по следам определили, что летяга летела с лесного берега через реку, упала на лед на ее середине и по льду убежала на заповедный берег. 22 марта 1994 г. выше 1 км р. Кременная также по следам установили, что зверек перелетел с правого на левый берег Печоры шириной около 50 м.

О перемещениях летяг свидетельствуют повторные отловы в живоловки. Молодой и взрослый самцы, а также молодая самка через 7, 13 и 23 дня, соответственно, попались в те же ловушки, что и первый раз.

Три молодых самца через 4, 354 и 191 день пойманы в 240, 50 и 415 метрах от места первой поимки соответственно. Молодые самец и самка через 348 и 313 дней отловлены соответственно в 1200 и 880 метрах, где они обосновались после первого отлова. Пять молодых самок через 4, 7, 47, 289, и 419 дней пойманы соответственно в 370, 40, 320, 240, и 220 метрах от места первого отлова. Взрослая самка через 970 и 1010 дней (почти через три года) поймана в 380 метрах от места первой поимки в одну и ту же ловушку (Теплова, Сокольский, 2000).

Численность. Материал по численности летяги получен по результатам отлова в беличьи живоловушки в равнинном и предгорном районах заповедника и представлен в виде количества зверьков на 100 ловушко-суток² (табл. 42). За период отлова ловушки посетило 150 летяг. Средняя попадаемость зверьков на 100 л/с на обеих площадках одинакова (по 0.025). На равнинной площадке этот показатель изменялся от 0 в годы глубокой депрессии (1979-1981 гг.) до 0.08 (1989 г.), на предгорной – от 0 (1979, 1987) также до 0.08 (1994). В табл. 43 представлены данные по встречаемости летяги на 10 км во время зимних маршрутных учетов в равнинном и предгорном районах в сезоны 1993-94 и 2000-2001 гг., обработанные Н.Д.Нейфельдом. Необходимо заметить, что этот учет ни в коей мере не отражает численность вида, а лишь указывает на его наличие.

Динамика численности в обоих районах заповедника имеет слабую корреляцию ($r = 0.30$), возможно, это говорит об автономном развитии равнинной и предгорной популяций летяг.

В равнинном районе количество попаданий летяг в живоловки положительно коррелирует с численностью бурундука ($r = 0.59$) и ласки ($r = 0.48$), в предгорном районе – бурундука ($r = 0.42$). Отрицательной корреляцией в равнинном районе связаны частота попаданий летяги в живоловки с количеством белок, повторно пойманных в последующие годы ($r = -0.53$).

Обнаружена положительная связь численности летяги (по результатам отлова) в равнинном районе со среднемесячной температурой воздуха в феврале, марте и июне (соответственно 0.38, 0.34, 0.4). В предгорном районе заметна положительная связь с температурой апреля (0.37) (Теплова, Сокольский, 2000).

Враги, паразиты, случаи гибели и причины. По материалам В.П.Теплова и Е.Н.Тепловой (1947) летяга отмечена в питании филина в 2.3 % случаев. Взрослый самец летяги умерщвлен ястребиной совой в вольере сквозь сетку: сова ударила когтями, когда летяга лезла по сетке. В осенне-зимнем питании куниц, соболей и кидасов летяга была встречена в 0.28% желудков и кишечника, в рационе куни-

² Без учета повторно отлавливаемых зверьков.

**Численность лютяги в районе заповедника
по результатам отлова в 1971-2001 гг.
(особей на 100 л/с)**

Год	Равнинный район	Предгорный район
1971	0.04	-
1972	0.04	0.03
1973	0.02	0.03
1974	0.01	0.01
1975	0.02	0.01
1976	0.01	0.02
1977	0.02	0.01
1978	0.01	0.02
1979	0	0
1980	0	0.01
1981	0	0.01
1982	0.01	0.04
1983	0.02	0.03
1984	0.03	0.02
1985	0.01	0.01
1986	0.01	0.02
1987	0.03	0
1988	0.04	0.01
1989	0.08	0.03
1990	0.04	0.01
1991	0.04	0.03
1992	0.05	0.05
1993	0.02	0.02
1994	0.03	0.08
1995	0.03	0.07
1996	0.01	0.04
1997	0.02	0.02
1998	0.03	0.01
1999	0.04	0.03
2000	0.05	0.03
2001	0.03	0.04
	0.02 5± 0.003	0.025 ± 0.003

цы она встречалась реже, чем у соболя (0.3% против 0.4%). В экскрементах куниц и соболей, собранных в основном в бесснежный период, лютяга встречена в 0.69% (Сокольский и др., 2001).

Встречаемость летяги по результатам зимних маршрутных учетов в равнинном и предгорном районах заповедника (след/10 км)

Сезон	Якшинское лесничество	Верхне-Печорское лесничество	Верхне-Ильчское лесничество	Нижне-Ильчское лесничество
1993/94	0.05	0	0	0
1994/95	0.08	0	0	0.79
1995/96	0	0	0	0.1
1996/97	0	0	0	1.66
1997/98	0	0	0	1.0
1998/99	0	0	0	1.65
1999/2000	0	0	0	0
2000/2001	0	0	0	0

За время отлова на обеих площадках в ловушках погибли 27 летяг: взрослая самка погибла от разрыва аорты, молодая – от вздутия кишечника, взрослый самец добыт мохноногим сычом, один молодой самец был взят для съежек и, предположительно, объелся мороженого яблока. Остальные зверьки погибли в основном от переохлаждения осенью. Вне ловушек из 8 зафиксированных случаев 7 летяг погибли от пернатых хищников (мохноногий сыч, филин, длиннохвостая неясыть) и 1 от кошки.

По сообщениям охотников, летяги почти ежегодно попадают в капканы на сопредельной территории как по Ильчу, так и по Печоре. По

Таблица 44

**Сравнение размеров белок
Верхней Печоры и Кольского полуострова
(в скобках количество измерений)**

Пол	Длина тела, мм	Длина хвоста, мм	Длина задней ступни, мм	Высота уха, мм
Верхняя Печора				
Самцы	212 ± 2.5 (18)	171 ± 2.2 (18)	57 ± 0.9(16)	27.3 ± 1 (14)
Самки	214 ± 2.6 (27)	176.7 ± 1.8 (27)	57.6 ± 0.5 (25)	28.2 ± 0.6 (22)
Кольский полуостров (Владимирская, 1948)				
Самцы	218.2 ± 1.2 (83)	176.7 ± 0.8 (92)	58.3 ± 0.2 (76)	32.2 ± 0.7 (71)
Самки	217.2 ± 1.1 (77)	177.7 ± 1.3 (78)	57.2 ± 0.4 (68)	31.6 ± 0.2 (59)

сообщению В.Лагутина в сезон 1995-96 гг. на охотничьем маршруте в 3 км в районе корд. Шежымдикост (6 капканов) попало 8 летяг. В районе корд. Укью в 1998 г. в капканах погибло 7 зверьков.

Семейство Беличьи – Sciuridae

Обыкновенная белка – *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758

Распространение. Обыкновенная белка в пределах России населяет всю лесную зону. В заповеднике встречается на всей лесопокрытой площади.

Морфологическая характеристика. Белка, обитающая в верховьях Печоры, относится к подвиду, названному С.И.Огневым (1940) северной белкой, или белкой Формозова. По размерам она наиболее близка к горноуральской, западносибирской и кольской белкам (Огнев, 1940; Владимирская, 1948; Цецевинский, 1959).

Верхнепечорские белки несколько меньше в длину, чем белки кольского подвида (табл. 44). Линейные размеры самцов и самок верхнепечорских белок, как и кольских, между собой не различаются.

Сезонные характеристики массы тела белок в возрасте 1 год и старше показывают, что самки весят в среднем больше, чем самцы в марте, апреле, мае, июле и августе (табл. 45). В остальные месяцы эти

Таблица 45

Масса тела взрослых верхнепечорских белок в разные месяцы

Месяц	Самцы		Самки	
	n	M ± m	n	M ± m
I	4	270 ± 7	2	266 ± 3
II	4	262 ± 7	-	-
III	51	268 ± 4	40	282 ± 5
IV	166	271 ± 2	92	278 ± 3
V	62	276 ± 3	53	291 ± 5
VI	62	282 ± 3	43	288 ± 3
VII	161	279 ± 2	80	294 ± 3
VIII	53	286 ± 3	39	302 ± 5
IX	28	291 ± 5	39	301 ± 5
X	9	305 ± 10	16	298 ± 4
XI	28	281 ± 4	28	284 ± 5
XII	15	280 ± 4	7	275 ± 16

показатели не отличаются или отличаются незначительно. Безусловно, большая масса тела самок связана с беременностью и выкармливанием молодняка.

Масса тела бельчат при рождении колеблется от 6.5 до 14 г в разных по величине выводках. В разные годы средняя масса тела бельчат изменялась от 10.3 до 12.5 г ($n = 56$). Одномесячные бельчата весили в среднем 92 г (53-119), двухмесячные – 176 г (168 -232), в возрасте 66-74 дня – около 200 г, 75-80 дневные – в среднем 228 г. В этом возрасте они покидают гнездо и начинают самостоятельную жизнь.

Большинство пещорских белок летом имеет рыжую окраску туловища (от светлых до темных тонов). Зимой мех туловища светло-серый с голубоватым оттенком. Брюхо, нижняя часть шеи и подбородок всегда белые. У белок северо-востока европейской части России мех светлеет в направлении с запада на восток (Млекопитающие..., 1994). Белки, обитающие в Республике Коми, по высоте остевых и пуховых волос превосходят белок типичного североευропейского кряжа. По этому признаку они ближе к центральному и якутскому кряжам. У некоторых белок в зимнем меху на спине отчетливо выражена рыжеватая полоса, образованная вкраплениями в серый мех рыжих и коричневатых волос. Это так называемая горболысость, в значительной мере свойственная горноуральским белкам. В коллекции заповедника, собранной В.П.Тепловым, находится зимняя шкурка белки темно-бурой окраски. Такая окраска свойственна белкам Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Окраска хвоста более разнообразная. Чаще встречаются зверьки, объединяемые в группу бурохвосток, основным признаком которых является наличие в хвосте темных или светло-коричневых, оранжевых или рыжих волос, иногда – черных (табл. 46). Встречаются также серохвостки, у которых основной тон хвоста серый, направляющие и остевые волосы черные. Обычно их также относят к бурохвосткам. Выделяются также чернохвостки (волосы хвоста черные, без примеси бурых или более светлых тонов) и краснохвостки или рыжехвостки. У последних окраска хвоста желтая, или оранжевая, иногда рыжеватая, без примеси темно-бурых или черных волос.

В пробе из 3510 белок обнаружено всего 5 рыжехвостых или краснохвостых белок и 1 частичный альбинос: конец хвоста был белый.

По данным М.И.Смышляева и Г.М.Агафонова (1986) доля краснохвосток в двух из трех изученных ими беличьих популяций Восточной Сибири колебалась от 6 до 13%. В третьей популяции одна краснохвостка встречалась примерно на 1000 белок, приблизительно с такой же частотой, как в верховьях Печоры.

В период с 1975 по 2001 г. доля чернохвосток и темнохвосток несколько повышалась ($r = 0.52$ для равнинного и 0.47 для предгорного

**Встречаемость разных вариантов окраски хвоста
у белок в районе заповедника**
(% от числа исследованных особей)

Цветовые вариации	Равнинный район (19 лет)		Предгорный район (27 лет)	
	lim	M ± m	lim	M ± m
Чернохвостки и темнохвостки	0 – 39.4	15.6 ± 1.94	5.7 – 3.9	17.5 ± 1.58
Светлобурохвостки	0 – 10.3	2.8 ± 0.9	0 – 19.8	4.9 ± 1.06
Краснохвостки	0 – 1.6	0.11 ± 0.08	0 – 1.4	0.12 ± 0.06
Всего особей	1401		2109	

районов). Увеличивалась и доля светлобурохвосток ($r = +0.34$ и 0.64 соответственно). При этом доля светлобурохвосток положительно связана с уловистостью белки в предгорном районе: $r = +0.51$ для равнинного и $+0.64$ для предгорного района ($n = 19$ и 27 лет соответственно). Изменения доли этих цветовых морф в равнинном и предгорном районе не были синхронными.

Как очень редкий случай следует отметить добычу в марте 1962 г. наблюдателем охраны заповедника И.М.Пашиным белки с частичной редукцией волосяного покрова: остевые и направляющие волосы на туловище, голове и хвосте отсутствовали. Редкие рыжевато-черные волосы росли на концах ушей и хвосте. Густые кисточки, обычные у нормально опушенных белок, отсутствовали. Туловище было покрыто нежным шелковистым сероватым пухом (подпушью) высотой 2-3 мм. Размерами эта белка не отличалась от обычной, но весила 231 г – несколько меньше, чем обычно в это время года.

Среди краниологических признаков, присущих обыкновенной белке, следует отметить наличие у некоторых особей межтеменной косточки. Она (далее в тексте МТК) находится на вершине мозговой капсулы, на месте сращения теменных костей и обычно имеет ромбовидную форму. Величина ее варьирует. Один раз встречена удлинённая МТК, разделённая поперечным востом на переднюю и заднюю половины.

Исследователи белок Восточной Сибири М.И.Смышляев и Г.М.Агафонов (1986) относят МТК к генетическим маркерам. По количеству особей с данным признаком в промысловых пробах можно судить о состоянии численности и фазе динамики популяции. В Печоро-Ильчском заповеднике встречаемость МТК у белок регистрировали в течение 32 лет, начиная с 1970 г. Исследовано на наличие МТК 3007 особей.

Белки, имеющие МТК, по-видимому, обладают разной жизнестой-

**Наличие межтеменной косточки
у верхнепечорских белок (%)**

Сезон	%	n	Сезон	%	n	Сезон	%	n
1970/71	19.6	143	1981/82	5.0	159	1992/93	11.1	54
1971/72	13.2	378	1982/83	8.9	180	1993/94	16.0	25
1972/73	4.3	116	1983/84	9.9	263	1994/95	13.1	38
1973/74	12.3	130	1984/85	10.0	70	1995/96	12.5	64
1974/75	10.6	188	1985/86	19.6	102	1996/97	28.6	14
1975/76	7.2	152	1986/87	20.0	5	1997/98	8.0	51
1976/77	9.2	152	1987/88	9.4	32	1998/99	17.1	41
1977/78	3.5	57	1988/89	13.5	37	1999/2000	10.0	10
1978/79	4.9	61	1989/90	14.1	78	2000/01	14.8	61
1979/80	7.7	117	1990/91	13.3	45	2001/02	17.5	63
1980/81	14.4	104	1991/92	8.7	46			

костью на разных фазах динамики численности и при различном состоянии кормовой базы. В среднем за 32 года частота встреч таких белок составила $12.0 \pm 0.94\%$ (3.5-28.6%) (табл. 47).

Причины колебаний частоты встреч этого признака неясны. Некоторые наблюдения позволяют предполагать, что частота встречаемости МТК имеет связь с интенсивностью миграций. За период с 1971 по 2001 г. просмотрено 16 белок, погибших во время миграции (в основном утонувших), и у 8 из них (50%) присутствовала МТК. Возможно, особи, имеющие МТК, менее жизнестойки и гибнут чаще, или они сравнительно чаще принимают участие в миграциях. Первое предположение нам представляется более правильным.

Установлено некоторое увеличение доли белок, имеющих МТК, в промысловых пробах в год урожая еловых семян (Сокольский и др., 2000). Климатические условия также оказывают некоторое влияние на частоту встречаемости этого признака. Можно утверждать, что особи, имеющие МТК, в определенных условиях обладают преимуществом.

Линька белки подробно описана Н.П.Наумовым (1934). Весенняя линька белки в заповеднике начинается в конце марта – начале апреля. Серую шерсть на большей части туловища белки могут сохранять до середины-конца мая. В последнюю очередь линяет задняя часть спины и хвост. Туловище окончательно может вылинять в период от середины июня до середины июля. Хвост приобретает «зимний» вид в середине августа и позже. У взрослых самцов каудальный конец мошонки остается голым до начала осенней линьки, но мездра на нем светлеет и голый участок приобретает розовый цвет.

Осенняя линька проходит в более сжатые сроки и более дружно. При внимательном рассмотрении видно, что из-под рыжей летней шерсти пробивается густая зимняя шерсть. Летние волосы выпадают постепенно, вытесняемые растущей зимней остью и подпушью. Взрослые самки, приносящие поздние выводки, в отличие от взрослых самцов и молодых белок линяют позже. Их бельчата также линяют позже. В годы позднего размножения (обычно при хорошем урожае еловых семян) можно встретить взрослых самок, линяющих в ноябре, а бельчат из поздних выводков в рыжей шерсти – даже в декабре.

Таблица 48

Сроки линьки белок в районе заповедника
(месяц, в скобках – декада)

Год	Весенняя			Осенняя		
	Начало	Интенсивная	Окончание	Начало	Интенсивная	Окончание
1979	IV(2-3)	V(1-3)	VI(2)	IX(1)		X(3)
1980	IV(1-3)	V(1-3)	VI(3)	IX(1-3)	X(1-3)	XI(1-2)
1981	IV(1-3)	V(1-3)	V (3)-VII(2)	IX(1-3)	IX(2)-X(1)	X(2)
1982	V(1)	VI(1-2)	VII(1)	IX(1-2)		XI(1)
1983	IV(1-3)	V(1)-VI(2)	VI(2-3)	IX(1)	IX(2-3)	X(2)
1984 *	IV(1-2)	IV(2)-V(3)	VI(3)-VII(1)	IX(1-2)	IX(2-3)	X(3)-XI(1)
1985	IV(1)-V(2)	V(1-3)	V(1)-VI(1)	IX(1-3)	X(1)	X(2-3)
1986	III(3)	V(1)-VI(2)	VI(2-3)	-	X(1-2)	X(3)-XI(1)
1987	-	IV(3)-VI(3)	-	IX(3)	X(1-3)	X(3)-XI(1)
1988	IV(2-3)	-	-	-	IX(2)	-
1989	III(3)-I (3)	-	VI(2)-VII(2)	-	IX(1-3)	X(2-3)
1990	IV(2)	-	VI(3)-VII(3)	IX(2)	IX(3)	X(1-3)
1991	IV(3)	-	VII(1-3)	IX(2)	X(1-3)	XI(1-2)
1992	IV(1-3)	-	VI(3)-VIII(2)	VIII(3)-IX(1)	IX(3)	X(3)-XI(3)
1993	IV(3)	-	VI(3)-VIII(1)	VIII(1)-IX(2)	IX(3)-X(1)	IX(3)-X(3)
1994	IV(1)	VI (1-3)	VII(3)-VIII(1)	IX(3)-X(2)	IX(3)-X(3)	X(3)
1995	IV(1)	V(1)	V(2)-VII(3)	VIII(3)-IX(3)	IX(1-3)	X(2-3)
1996	V(1)	V(3)-VI(1)	VII(1)-VIII(2)	IX(1)-X(1)	IX(2)-X(1)	X(1-3)
1997	IV(2)	-	V(3)-VII(1)	IX(2-3)	IX(2)-X(1)	X(2-3)
1998	V(1)-VI(1)	V-VI	VI(2)-VII(1)	IX(1-3)	X(1-2)	X(2)-XI(1)
1999	IV-V	IV-VI	VI-VII	IX(1-3)	IX(1-3)	X(1) –XI(2)
2000	-	VI(2-3)	-	IX(1)-X(1)	IX-X	X(2)-XI(2)
2001	IV(1-2)	IV(2)-VI(1)	V(3)-VI(3)	IX(2-3)	IX(2)-X(3)	X(3)-XI(1)

* Невылинявшие бельчата поздних выводков встречались в середине ноября.

Линять зверьки осенью начинают с огузка. В последнюю очередь линяют передние лапки и голова. В табл. 48 представлены даты начала и окончания весенней и осенней линьки белок в районе заповедника с 1979 по 2001 гг.

Местообитания. Угодьями, предпочитаемыми белкой, являются ельники. Временными станциями, где белка обычно не строит гнезд, являются чистые березняки и сфагновые сосняки. В этих станциях ее можно встретить в период расселения и миграций или на кормежке в годы хороших урожаев кормов (грибов, сосновых семян). Основное условие для благополучия вида – обильные, более или менее часто повторяющиеся урожаи семян хвойных пород, в первую очередь ели сибирской, сосны сибирской или кедра, сосны обыкновенной и пихты.

Среди еловых насаждений белка предпочитает высокобонитетные участки, обычно хорошо плодоносящие. Они располагаются большей частью по берегам рек, кромкам болот, на склонах увалов. В равнинных угнетенных ельниках, иногда заболачивающихся, белка встречается в меньшем числе.

Установлено, что наилучшие урожаи семян ели сибирской на верхней Печоре наблюдаются в ельнике-черничнике. Заболоченные ельники плодоносили в 23 раза хуже, чем зеленомошные и папоротниковые ельники (Леонтьев, 1963).

В сосняках белка встречается преимущественно в годы неурожая еловых и урожая сосновых семян. Если сосняки расположены по соседству с темнохвойными насаждениями, то белка выходит кормиться в сосняк из ельника утром и возвращается туда обычно во второй половине дня по окончании кормежки. Связано это с худшими защитными условиями хорошо просматриваемых сосняков. На больших площадях, занятых насаждениями сосны, белка вынуждена строить гайна на соснах. Часто она селится в дуплах. Такую картину наблюдали в 1962, 1983, 1995 гг., когда урожая еловых семян не было, а сосна плодоносила хорошо, и плотность населения белки была высокой.

Чистых кедровников на территории заповедника мало, и их площадь невелика. В качестве примеси кедр часто встречается в ельниках, пихтарниках. Насаждения с примесью кедра располагаются на богатых почвах и скалах по берегам крупных рек и их притоков, на склонах увалов. Обычен кедр в темнохвойных насаждениях, расположенных по окраинам болот (так называемые согры). Леса с участием кедра белка заселяет охотно, находя здесь отличные защитные и кормовые условия.

В березняках белка поселяется, если в составе древостоя присутствуют хвойные породы, обычно ель или сосна. Наиболее охотно посещаются березняки зеленомошные, черничные, брусничные, долгомошные, как правило, расположенные на возвышенных участках, а также

приручевые. Менее предпочтительны осоково-хвощевые, осоково-сфагновые и травяные березняки.

Ивняки и черемушники, расположенные по берегам рек, обычно посещаются белкой во время расселения и миграций, во время гона, а также при бескормице. В этих насаждениях белка отыскивает в основном древесные грибы, особенно на старых ивах. Как правило, эти насаждения соседствуют с приречными ельниками, где белка строит гайна.

В предгорном и горном районе белка более охотно заселяет склоны увалов в их средней и нижней части. Верхние участки увалов на границе сплошного леса и криволесья заселяются значительно хуже, может быть не столько из-за более низкого плодоношения, сколько из-за мощного слоя кучты – налипшего на кроны и спрессованного ветром снега, отчего ели превращаются иногда в подобие снеговых колонн.

Убежища. Гнездо, или гайно, белка делает преимущественно на ели, кедре; реже на сосне и еще реже на пихте, при этом она предпочитает сомкнутые насаждения. Иногда зверек поселяется в дуплах или искусственных дуплянках. Гнездо располагается обычно у самого ствола в верхней его трети. Для устройства гнезда белка, кроме сучьев, составляющих каркас, использует всякие древесные лишайники. В вольерах на открытом воздухе мы наблюдали процесс утепления гнезда. Взяв в рот прядь лишайника, белка быстрыми круговыми движениями головы сверху вниз с помощью передних лапок скручивает ее в подобие веретена и укрепляет в стенке гнезда. Встречи белок, несущих во рту пряди лишайников (обычно ближе к осени), – верный признак того, что зверек строит и утепляет гнездо. У зимних гнезд очень толстые стенки и более тонкое дно. Гнездовая камера иногда выстилается перьями птиц, шерстью млекопитающих, но основной строительный материал в районе исследований – бородачатые древесные лишайники. Белка входит в гнездо и покидает его незаметно и тихо, как бы скользя по ветвям. В спокойной ситуации, покидая гнездо и возвращаясь в него, белка аккуратно затыкает выход. В вольере наблюдали, как белка, войдя в дуплянку, повернулась головой к входу и аккуратно передними лапками завесила его изнутри плоским куском ваты.

В сосняке гайна обычно делают молодые белки, застигнутые холодами во время миграций или расселения. Обязательное условие при этом наличие хорошего или хотя бы среднего урожая сосновых семян (в годы урожая сосновых семян и высокой численности белки в 1962 г. в сосняках отдельные охотники добывали более 200 белок). Гнездо в сосняке хорошо просматривается, а сам зверек более заметен и уязвим для хищников, особенно пернатых. С началом весенних перемещений белки из сосняков обычно переходят в ельники.

Кроме постоянных зимних гнезд (в оседлый период жизни зверька) и гнезд, где самка выкармливает потомство, у белки бывают временные убежища, которые обычно используются во время миграций и расселения. Летом в жаркую погоду, если нет дождя, зверек любит отдыхать на старых березовых пнях высотой 3-5 м. Обычно такой пень оканчивается сверху берестяной трубой, а сгнившая древесина несколько проседает, и образуется углубление – подобие открытого гнезда. Эти убежища легко обнаруживаются по сильному шуму, который издает потревоженная белка, выскакивая оттуда.

В дождливую погоду мигрирующая белка может выбирать место, совсем, на первый взгляд, не подходящее для ночлега. 10 августа 1983 г. во время интенсивной миграции белок на столике, над которым приподнимается плашка-долбленка, были обнаружены темные комки. Это оказалось временное гнездо белки и ее экскременты. Приподнятая верхняя часть ловушки была использована зверьком как защита от дождя. «Гнездо» состояло из нескольких комков древесных лишайников, расположенных по небольшому кругу, в центре коего отдыхал зверек. Белка ухитрилась не задеть насторожку, где была укреплена приманка, хотя та находилась не далее чем в 3-5 см от нее. Во время предыдущей проверки вечером 9 августа столик был чист. Он был укреплен у ствола небольшой ели на высоте 1.5 м от земли.

Питание. Белка – узкоспециализированный вид и питается, в основном, семенами хвойных пород и грибами. При недостатке этих кормов поедает древесные грибы и лишайники (табл. 49).

Семена ели и кедра – предпочитаемый корм. Еловые семена занимают первое место там, где нет кедра. При обильном урожае кормов хватает до середины следующего лета, иногда до осени. Белка собирает и прячет еловые и кедровые шишки. Молодые кедровые шишки она прячет в подстилку, очистив от чешуй. Зрелые орехи зверек переносит во рту и затем закапывает. Такое поведение отмечено в Восточной Сибири (Тимофеев, 1947). По наблюдениям за белками в вольерах заповедника корм запасают не все зверьки (Жудрявцева, 1982).

Кедровые орехи белка начинает потреблять почти одновременно с кедровкой с 27 мая (ранний срок). Сроки массового поедания – 21 июня-29 июля. Семена ели используются белкой с начала июня, интенсивное поедание – с 25 июня. Позже всего зверек начинает поедать семена сосны (с 8-30 июля, обычно – с 20 июля) и пихты – с 10 июля по 25 августа (массовое использование – с 6 августа по 17 сентября).

Благополучие популяции белки (успешное размножение в год урожая и в год, следующий за ним) зависит от обилия еловых семян. Сосновые семена в условиях заповедника являются поддерживающим кормом.

Корма белки в районе Печоро-Илычского заповедника

Вид корма	Поедаемые части, характер использования
Ель сибирская (<i>Picea obovata</i>)	Семена, генеративные почки - за 9 месяцев до начала «цветения», семена - с конца июня до середины следующего лета и позже.
Сосна сибирская (кедр) (<i>Pinus sibirica</i>)	Семена по мере достижения ими молочно-восковой спелости, обычно с середины-конца июня
Сосна (<i>Pinus silvestris</i>)	Семена, молодые побеги (реже)
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i>)	Семена, генеративные почки (менее охотно, чем еловые)
Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i>)	Семена
Берёза (<i>Betula pubescens</i>)	Молодые листья (очень редко)
Черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	Ягоды (редко)
Красная смородина (<i>Ribes hispidulum</i>)	Ягоды (редко)
Морошка (<i>Rubus chamaemorus</i>)	Ягоды (редко)
Голубика (<i>Vaccinium uliginosum</i>)	Ягоды (редко)
Грибы: белые (<i>Boletus edulis</i>) подосиновики (<i>B. versipellis</i>) подберёзовики (<i>B. scaber</i>) маслёнки (<i>B. sp.</i>) сыроежки (<i>Russula sp.</i>) древесные грибы	Плодовое тело (охотно) То же То же То же То же То же (при бескормице)
Минеральные корма: рога лося рога северного оленя кости	Грызет костную ткань рога То же То же
Случайные корма: мясо млекопитающих и птиц	Поедается охотно (часто попадают в капканы на мясную приманку)

В Печоро-Илычском заповеднике у ели сибирской чередование урожайных и неурожайных лет на всех пробных площадках, расположенных в разных ландшафтных районах, происходило синхронно. Временная изменчивость в 3 раза превышает пространственную и является

самым существенным фактором для прогнозирования урожаев. Средний многолетний урожай еловых семян в равнинном районе 11.3 ± 4.5 кг, в предгорном – 11.8 ± 2.1 , в горном – 7.5 ± 2.4 кг/га. Максимальный – соответственно 76.0, 56.1 и 47.3 кг/га (Турмасова, 1991).

Средний за 63 года балл урожайности у сосны – 2.6 по шкале Каппера. Практически она плодоносит ежегодно, и полное отсутствие урожая семян наблюдалось за этот период всего 5 раз. Строгая периодичность урожаев отсутствует (Басов, 2000).

Средний балл урожайности кедра за 64 года по шкале Каппера 1.46. За этот период 13 раз отмечено полное отсутствие урожаев. До 70-х гг. 20 века средние урожаи кедра повторялись через 3-5 лет. Затем средние урожаи стали повторяться в течение ряда последовательных лет. С 1990 по 1995 гг. кедр плодоносил постоянно, но урожаи были незначительны и составляли 1 балл (Басов, 2000).

Средний урожай ели 1.59 балла (за 63 года). В течение 63-летнего периода наблюдений зарегистрировано 20 случаев почти полного отсутствия семян ели. Наиболее обильное плодоношение отмечено в 1952, 1955, 1961, 1964, 1966, 1973, 1980, 1984, 1989 и 1996 гг.

Пихта сибирская – одна из самых слабо плодоносящих хвойных пород заповедника. Средний урожай у нее составляет 1.43. Ее урожайность наиболее изменчива во времени, периодичность урожаев хорошо совпадает с таковой у ели (Басов, 2000).

На этом фоне объяснимы резкие колебания численности основных потребителей семян хвойных, в том числе белки. Периодические маятниковые миграции белки из предгорного района в равнинный и обратно позволяют многим особям пережить бескормный период в сосняках, где урожаи семян более стабильны.

Семена лиственницы белка поедает охотно. Осенью-зимой 2001-2002 гг. на лиственницы, посаженные в начале 50-х гг. XX века в пос. Якша вдоль берега Печоры, стали приходиться на кормежку до 4 белок одновременно из ельника, расположенного выше по течению Печоры. Не обращая внимания на лай собак, привязанных под деревьями, белки спокойно кормились. Со временем они обработали все деревья, и к марту 2002 г., по-видимому, использовали весь урожай. До 2001 г. такого заметного «нашествия» белок на лиственничную аллею не наблюдали, хотя урожаи семян бывали. В окрестных лесах ель и кедр в 2001 г. плодоносили слабо, и белки переключились на питание лиственничными семенами. Значение этой породы в районе заповедника незначительно, так как лиственница нигде не образует сколько-нибудь значительных по площади насаждений и встречается спорадически.

Размножение. Гон у верхнепечорской белки наблюдается в феврале-марте. В заповеднике по данным В.П.Теплова (1960) в период 1938-1949 гг. самый ранний гон отмечался 2 февраля, самый поздний – 20-

**Начало гона у обыкновенной белки
в различных широтах**

Район	Северная широта	Время начала гона	Автор
Кавказский заповедник	44°	I половина февраля	Котов, 1958
Сихотэ-Алинский заповедник	47°	январь	Салмин, 1938
Московская область	56°	январь- I половина февраля	Стахровский, 1932
Прибайкалье	53°	февраль	Карпухин, 1961
Ильменский заповедник	55°	февраль	Цецевинский, 1959
Верхняя Вычегда	61°	I половина февраля	Лобачев, 1932
Печоро-Илычский заповедник	62°	февраль начало февраля	Теплов, 1960 автор
Якутия	62°-66°	конец февраля- начало марта	Егоров, 1961
Лапландский заповедник	67°	конец февраля- начало марта	Владимирская, 1948

21 марта. Начало гона в период наших исследований изменялось в пределах 3-х месяцев (с 5 февраля по 2 мая).

Сравнение сроков начала гона верхнепечорской белки с данными из других частей ее ареала показало, что при сильном различии природных условий (от 44° с.ш. до 67° с.ш.) сроки начала гона в благоприятные годы различаются всего на 15-25 дней (табл. 50).

На сроки гона в первую очередь влияют кормовые условия года, что отмечено многими исследователями (Наумов, 1934; Салмин, 1938; Теплов, 1960). Гон в феврале начинается только в годы, когда белка питалась зимой еловыми семенами (1961, 1962, 1965 гг.). Как отмечает В.П.Теплов (1960), охотники верхней Печоры и Илыча издавна подметили эту закономерность, ожидая на следующий год после урожая еловых семян ранний гон и увеличение численности белки. В годы, когда белка вынуждена питаться семенами сосны, генеративными почками хвойных, древесными грибами, гон начинается в апреле и позже.

Второй гон происходит во второй половине мая – начале июня, а в

**Плодовитость белки по количеству эмбрионов
и плацентарных пятен**

Кол-во эмбрионов, плацентарных пятен и желтых тел	Число самок с эмбрионами		Число самок с плацентарными пятнами		Число самок с жёлтыми телами	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	-	-	1	0.3	-	-
2	-	-	1	0.3	-	-
3	-	-	14	4.0	1	0.8
4	4	8.5	56	16.1	12	9.3
5	14	29.8	76	21.8	13	10.1
6	17	36.2	70	20.1	25	19.4
7	10	21.3	56	16.1	10	7.7
8	2	4.2	33	9.5	21	16.3
9	-	-	19	5.5	15	11.6
10	-	-	11	3.1	16	12.4
11	-	-	7	2.0	11	8.5
12	-	-	3	0.9	2	1.5
13	-	-	1	0.3	1	0.8
14	-	-	-	-	1	0.8
15	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	1	0.8
M ± m	5.8 ± 0.14	100	6.1 ± 0.1	100	7.7 ± 0.21	100
Всего самок	47		348		129	

годы неблагоприятные по кормовым условиям – в конце июня-июле. Так, летом 1960 г. добыты две беременные самки (1 июля – самка с 4 эмбрионами, еще кормившая первый выводок, 13 июля – самка с 4 эмбрионами). 13 июля 1961 г. найдено гнездо с 6 бельчатами в возрасте менее 30 дней. 6 января 1964 г. добыта молодая белка, весившая 210 г, в возрасте около 3 месяцев (данные Э.Н.Кудрявцевой). 15 октября 1965 г. отловлена молодая самка весом 160 г. с молочными предкоренными зубами. Последние два случая – свидетельства того, что гон у белок происходил в июле. Фактором, стимулирующим позднее размножение белки, является урожай семян ели в текущем году (Строганова, 1941; Наумов, 1934).

По нашим данным, в среднем на белку приходится 5.8 ± 0.14 эмбриона (табл. 51). Рассасывание зародышей встречено у 1 самки из 47 исследованных.

Плодовитость белок по годам
(в скобках число исследованных самок)

Годы	По числу эмбрионов	По числу плацентарных пятен	Годы	По числу эмбрионов	По числу плацентарных пятен
1960	5.2 ± 0.58 (5)	-	1982	-	6.5 ± 0.75 (10)
1961	5.9 ± 0.18 (15)	5.4 ± 0.68 (5)	1983	-	6.4 ± 0.36 (40)
1962	5.4 ± 0.24 (9)	-	1984	-	6 ± 0.3 (7)
1963	-	4.5 ± 0.19 (15)	1985	-	5.9 ± 0.56 (15)
1965	6.2 ± 1.5 (4)	-	1987	-	6.3 ± 0.67 (3)
1967	-	6.2 ± 1.0 (5)	1989	7.0 (2)	6.8 ± 0.5 (7)
1968	6.5 ± 1.5 (2)	5.9 ± 0.4 (17)	1990	6.0 ± 1 (2)	5.3 ± 0.3 (3)
1969	-	5.8 ± 0.7 (5)	1991	-	5.0 (1)
1970	-	7.9 ± 0.59 (12)	1992	5.0 (1)	5.8 ± 0.37 (5)
1971	-	8.4 ± 0.62 (14)	1993	-	4.5 ± 0.5 (3)
1972	-	5.6 ± 0.48 (15)	1994	-	5.3 ± 0.66 (3)
1973	5.9 ± 0.39 (8)	6.4 ± 0.83 (11)	1995	-	4.5 ± 1.5 (2)
1974	-	6.6 ± 0.5 (16)	1996	-	6.0 (1)
1975	6.3 ± 0.89 (3)	5.2 ± 0.34 (18)	1997	-	6.4 ± 0.43 (7)
1976	-	5.2 ± 0.29 (30)	1998	-	5.3 ± 0.57 (9)
1977	-	6.6 ± 0.68 (5)	1999	-	4.0 (2)
1978	-	6.5 ± 0.5 (4)	2000	-	9.0 (1)
1979	-	6.2 ± 0.38 (14)	2001	-	6.5 ± 0.4 (6)
1980	-	8.0 ± 0.4 (9)			
1981	-	6.1 ± 0.27 (23)		5.2-6.3	4.5-8.4

По данным Л.М.Цецевинского (1959) на одну размножавшуюся самку в условиях Среднего Урала приходилось 5.3 бельчонка.

По данным И.Д.Кириса (1973), коэффициент плодовитости по числу желтых тел в исследованных им популяциях белки колебался от 1 до 22 и в среднем составлял 8.3.

Точные данные о размерах выводка получены при разведении белок в вольерах. Количество бельчат в выводках колебалось от 1 до 7. В среднем по 42 пометам на самку приходилось 4.6 бельчонка. Следует заметить, что белкам давали не только природные корма, но и семена подсолнечника, а самки жили до 11 лет (до естественной смерти). В 8-летнем возрасте у самок наблюдали сокращение числа бельчат в выводке в среднем до 2.5. В 9-11-летнем возрасте самки не размножались (Кудрявцева, 1991).

**Плодовитость белок разного возраста
в районе Печоро-Ильчского заповедника**

Возраст	По числу плацентарных пятен			По числу жёлтых тел		
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m
1+	91	3-13	6.05 ± 0.18	100	4-13	7.36 ± 0.23
2+	15	3-9	6.5 ± 0.36	15	3-17	8.53 ± 0.84
3+	7	5-9	6.86 ± 0.5	7	6-11	7.7 ± 0.78
Свыше 4+	6	6-9	7.5 ± 0.4	7	8-14	10 ± 0.79

В табл. 52 представлены данные об изменчивости по годам средних размеров выводка, рассчитанных по числу эмбрионов и плацентарных пятен. Наивысшая плодовитость белок в районе заповедника отмечена в годы урожая ели при невысокой плотности населения белки. Корреляция между плодовитостью по числу плацентарных пятен и урожаем ели в период с 1962 по 2001 г. равна +0.32 в равнинном и +0.31 в предгорном районе ($p = 0.05$). Между урожаем кедровых орехов и плодовитостью белки связи нет или она незначительна. Отсутствует связь между плодовитостью белки и урожаем пихтовых и сосновых семян.

Наименее плодовиты самки белок в возрасте 1–2 лет, наиболее – самки старшей возрастной группы – от 4 лет и старше (табл. 53). У самок якутской белки наименьшее количество эмбрионов и плацентарных пятен отмечено в возрасте 1+ (5.06), наибольшее – в возрасте 5-6 лет (6.15) (Егоров, 1961).

По данным Э.Н.Кудрявцевой (1991), при разведении белок в вольерах наиболее плодовиты самки в возрасте 6+-7+ лет (в выводке в среднем 5.3–5.7 бельчат); в возрасте 1+-3+ плодовитость составляла в среднем 4.2–4.5 бельчат в выводке. Плодовитость самых молодых самок достоверно отличается от плодовитости самых старых самок.

Беременность у белки продолжается 35-40 дней (Огнев, 1940). В заповеднике, по наблюдениям Э.Н.Кудрявцевой за белками в вольерах, от момента спаривания до рождения детенышей проходило от 38 до 42 дней, в среднем 39. Колебания продолжительности этого срока у одной и той же самки могли составлять 3-4 дня. Повторное оплодотворение, по ее данным, могло наступить на 11 день после рождения бельчат.

Самки верхнепечорских белок способны вступать в размножение по достижении веса 260-265 г. Средний вес 19 самок в состоянии течки и при беременности составил 289 г (258-370 г без веса содержимого желудка). Однако достижение необходимого веса не всегда приводит к

созреванию белок. Например, в марте-июне 1963 г. было добыто несколько неполовозрелых самцов и самок, вес которых был выше указанного нижнего предела. Затухание воспроизводительной функции, видимо, было вызвано высокой плотностью населения и недостатком полноценных кормов.

Как правило, самки способны приносить потомство в годовалом возрасте. Случаи размножения самок-сеголеток единичны и встречаются при низкой плотности популяции и хорошем урожае еловых семян в предыдущем году. Так, в ноябре 1965 г. были добыты 14 самок-сеголеток из ранних выводков, и 3 из них приносили потомство. У одной самки было 3, у другой 5 плацентарных пятен, у третьей число плацентарных пятен не удалось подсчитать, т.к. матка была повреждена. И.Д.Кирис (1973) считал размножение самок-сеголеток редким явлением.

О возрасте вступления в размножение самцов наиболее достоверные сведения получены при разведении белок в вольерах, расположенных на открытом воздухе. Э.Н. Кудрявцева (1991) отмечает, что возраст самого молодого самца, от которого было получено потомство – 1 год. Во время гона у самок наблюдается избирательность по отношению к партнерам. В группе самцов всегда оказывается доминант, спаривающийся с подавляющим большинством самок. Такие самцы весьма активны и устойчивы к стрессам. Доминирование во время гона проявляется с 1-2-летнего возраста и сохраняется в течение всей жизни. Из 11 самцов, участвующих в гоне в вольерах, 3 были доминантами. От одного самца за 7 лет получено потомство от 14 самок. В возрасте 5 лет он успешно покрыл 5 самок (у одной из них в выводке было 7 бельчат). Два других самца за 6 лет успешно покрыли 7 и 14 самок. Отмечены случаи спаривания с 8-летним (2 самки) и 9-летним самцом. В последнем случае в помете оказалось 6 бельчат.

Так называемые «игрища», наблюдаемые у белок во время гона, когда вокруг одной самки собираются несколько самцов, видимо, можно расценить как проявление полового отбора, когда определяется доминант. По наблюдениям за мечеными белками в провинции Антверпен (северная Бельгия) в лиственных и смешанных лесах с участием сосны и ели установлено, что во время гона из 26 спариваний один самец покрывал самку в 23 случаях, и лишь в трех случаях самку покрывали 2 другие самца. Случаи множественных спариваний, когда одну самку покрывали несколько самцов, происходили всего в 12% всех наблюдавшихся случаев спариваний. В 3 случаях множественных спариваний с самкой спаривались лидер и его соперники. В среднем в гоньбе вокруг одной самки участвовали 3.19 взрослых самцов, один из которых был лидирующим и оберегал самку, пришедшую в состояние течки. В среднем с одной самкой спаривались 1.12 самца. В ито-

Результаты отлова белок на равнинной площадке

(в скобках – в том числе количество повторно отловленных белок, окольцованных в предшествующие годы и отловленных в данном году)

Год	Количество, пол и возраст отловленных белок						Особей на 100 л.-с	
	ad		subad		juv			Всего
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки		
1972	40 (6)	32 (5)	48	62	7	9	198	1.09
1973	25 (3)	10 (6)	21	21	14	13	104	0.42
1974	10 (6)	12 (7)	50	48	14	17	151	0.58
1975	18 (5)	13 (3)	13	10	15	10	79	0.34
1976	30 (7)	25 (7)	56	79	9	9	208	0.87
1977	13 (5)	5 (3)	11	11	7	16	63	0.29
1978	10 (6)	6 (4)	18	10	23	18	85	0.41
1979	10 (5)	5 (2)	24	15	13	10	77	0.37
1980	10 (4)	6 (2)	21	22	16	12	87	0.39
1981	15 (9)	7 (3)	25	39	10	8	104	0.57
1982	14 (3)	4 (4)	12	14	19	8	71	0.39
1983	34 (9)	26 (6)	77	93	18	17	265	1.44
1984	16 (7)	15 (6)	8	16	8	6	69	0.33
1985	7 (3)	11 (4)	49	66	24	30	187	0.91
1986	19 (7)	5 (4)	0	3	11	9	47	0.24
1987	5	1	6	4	13	8	37	0.19
1988	1 (1)	1	0	2	6	1	11	0.07
1989	5 (1)	2 (2)	17	26	7	11	68	0.35
1990	8 (3)	2	14	28	0	8	60	0.41
1991	5 (1)	3 (2)	6	2	4	6	26	0.18
1992	3 (1)	2 (1)	15	6	8	8	42	0.42
1993	3 (3)	2	0	5	1	1	12	0.14
1994	2	2 (1)	1	1	2	3	11	0.11
1995	0	4 (2)	36	28	12	4	84	0.79
1996	2 (1)	0	4	5	6	4	21	0.28
1997	6 (2)	6 (3)	30	23	22	23	110	0.93
1998	6 (2)	3	31	29	2	2	73	0.91
1999	2 (1)	5	8	12	5	7	39	0.48
2000	1	2	7	3	3	2	18	0.24
2001	5 (2)	4 (1)	12	23	4	6	54	0.77
2002	6 (1)	4	3	2	2	3	20	0.26
Итого	331(104)	225(78)	623	708	305	289	2481	
Без (n)	222	143	623	708	305	289	2299	
lim							11-265	0.07-1.44
M ± m							80 ± 11	0.49 ± 0.06

ге 24 из 29 наблюдавшихся спариваний было осуществлено доминирующим самцом (Wauters et al., 1990). Эти наблюдения вполне согласуются с данными, полученными в заповеднике при разведении белок в вольерах.

Структура популяции. Анализ данных за 31 год показал, что структура популяции белок на равнине и в предгорьях весьма динамична, и доля отдельных половых и возрастных групп изменялась от года к году (Сокольский, 1991). Несмотря на то, что общее число отловленных белок на каждой из площадок в разные годы изменялось синхронно ($r = 0.58$; $p < 0.001$), возрастной и половой состав группировок белок на каждой площадке изменялся по-своему (коэффициент корреляции не превышал 0.16, т.е. связь отсутствовала или была пренебрежимо мала).

Взрослые особи составляли в разные годы от 4.8% до 51.1% помеченных зверьков, в среднем $23.6 \pm 2.3\%$ на равнинной площадке и от 6.9% до 50.7%, в среднем $20.6 \pm 2.2\%$ на предгорной.

Среди перезимовавших белок на равнинной площадке 23 года (из 31) преобладали самцы, 5 лет – самки, 3 года соотношение полов было равным (табл. 54). Трем годам, когда в беличьей группировке преобладали самки, предшествовали годы с хорошим урожаем еловых семян (от 3.5 до 4.5 баллов по шкале Каппера).

На предгорной площадке 21 год преобладали самцы, 5 лет – самки, 5 лет соотношение полов было равным (табл. 55).

В сумме за 31 год на равнинной площадке отловлено 227 взрослых самцов и 147 самок; самцы составляли $60.7 \pm 2.5\%$ ($p = 0.001$). На предгорной площадке отловлен 241 самец ($56.8 \pm 2.4\%$) и 183 самки – вероятность неслучайного отклонения от соотношения 1:1 равна 0.99 ($p = 0.01$).

Преобладание самцов при отлове живоловушками – следствие не только численного преобладания, но и повышенной активности в период размножения. Их индивидуальные участки гораздо больше, чем у самок, что повышает вероятность попадания в ловушки.³ В весенних потоках мигрантов самцы также обычно преобладают.

Судя по составу промысловых проб, в группировках взрослых белок в осенне-зимний период (табл. 56), когда они осели на зимних участках и их передвижения в основном закончились, преобладают самки: в равнинном районе 19 лет (из 31), в предгорном – 11 лет. При этом, если в равнинном районе отклонение в пользу самок статистически недостоверно, то в предгорном районе преобладание самок более убедитель-

³ Таким образом, материал отлова в живоловушки отражает не только соотношение полов локальной популяции, но и разную степень подвижности тех или иных половых и возрастных групп белок.

Результаты отлова белок на предгорной площадке

(в скобках – в том числе количество повторно отловленных белок, окольцованных в предшествующие годы и отловленных в данном году)

Год	Количество, пол и возраст отловленных белок						Всего	Особей на 100 л.-с
	ad		subad		juv			
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки		
1972	38	32	22	31	8	7	138	1.18
1973	13 (1)	5	16	16	5	4	59	0.28
1974	12 (5)	11 (4)	43	62	10	7	145	0.57
1975	13 (3)	6 (1)	24	44	11	11	109	0.44
1976	28 (6)	21 (3)	28	28	4	5	114	0.47
1977	9	3	21	11	3	6	53	0.20
1978	9 (2)	2 (2)	22	17	1	1	52	0.17
1979	4 (1)	4 (2)	10	9	1	5	33	0.11
1980	4	2	22	23	10	4	65	0.24
1981	10 (3)	17 (7)	54	48	11	12	152	0.51
1982	10 (2)	6	21	23	10	6	76	0.30
1983	21 (9)	14 (1)	31	43	9	15	133	0.55
1984	9	7	15	27	6	8	72	0.27
1985	7 (1)	13 (4)	18	26	6	8	78	0.32
1986	1	1 (1)	3	3	8	7	23	0.11
1987	2 (1)	2 (1)	10	15	8	16	53	0.21
1988	6	1 (1)	15	13	10	9	54	0.19
1989	5 (2)	5 (3)	40	41	14	22	127	0.47
1990	14 (6)	16 (6)	2	4	13	12	61	0.30
1991	13	1	15	9	0	1	39	0.19
1992	9 (7)	3 (2)	30	23	11	9	85	0.51
1993	3	1	18	25	0	0	47	0.23
1994	6 (4)	1 (1)	16	25	6	6	60	0.39
1995	5 (2)	9 (4)	33	32	7	4	90	0.57
1996	6 (2)	3	14	17	1	6	47	0.27
1997	7 (4)	2 (1)	49	51	8	8	125	0.74
1998	12 (5)	13 (4)	34	83	7	6	155	0.97
1999	22 (5)	22 (3)	22	31	4	6	107	0.61
2000	8 (4)	0	32	50	9	16	115	0.82
2001	16 (10)	14 (4)	62	98	28	15	233	1.51
2002	4	1	8	19	0	2	34	0.27
Итого	326 (85)	238 (55)	750	947	229	244	2734	
Без (n)	241	183	750	947	229	244	2594	
lim							23-233	0.11-1.51
M ± m							88 ± 8.5	0.45 ± 0.06

Половозрастная структура промысловых проб

Сезон	Равнинный район				Предгорный район			
	Взрослые		Сеголетки		Взрослые		Сеголетки	
	всего	самцов, %	всего	самцов, %	всего	самцов, %	всего	самцов, %
1971/72	42	54.8	49	53.1	66	42.4	266	54.9
1972/73	21	66.7	69	50.7	23	34.8	34	47.1
1973/74	18	72.2	51	47.1	13	46.2	62	53.2
1974/75	47	57.4	124	49.2	12	25.0	46	50.0
1975/76	14	50.0	66	40.9	8	50.0	49	55.1
1976/77	19	36.8	121	51.2	34	38.2	12	66.7
1977/78	6	33.3	17	58.8	14	71.4	26	46.2
1978/79	5	20.0	30	40.0	6	50.0	31	45.2
1979/80	17	47.1	97	56.7	14	50.0	4	25.0
1980/81	18	38.9	64	54.7	5	40.0	31	51.6
1981/82	39	51.3	94	55.3	11	45.5	48	39.6
1982/83	11	45.5	44	40.9	20	55.0	138	58.7
1983/84	33	33.3	215	46.5	46	45.7	21	57.1
1984/85	14	57.1	49	73.5	3	66.7	10	50.0
1985/86	15	40.0	103	52.4	13	46.2	-	-
1986/87	-	-	5	80.0	-	-	-	-
1987/88	5	40.0	22	40.9	1	-	7	42.9
1988/89	2	50.0	6	66.7	4	25.0	25	44.0
1989/90	9	33.3	27	55.6	2	0	44	36.4
1990/91	5	60.0	41	48.8	2	50.0	-	-
1991/92	2	50.0	8	62.5	2	100.0	35	65.7
1992/93	1	45.5	41	70.7	1	-	1	0
1993/94	3	33.3	12	75.0	1	0	11	72.7
1994/95	1	0	5	80.0	5	40.0	31	77.4
1995/96	3	33.3	62	53.2	4	50.0	-	-
1996/97	1	-	7	42.9	-	-	6	66.7
1997/98	8	12.5	49	59.2	3	66.7	20	60.0
1998/99	6	16.7	5	40.0	7	42.9	24	45.8
1999/00	3	33.3	4	50.0	2	0	1	0
2000/01	5	80.0	18	27.8	-	-	39	48.7
2001/02	12	41.7	12	50.0	7	42.9	24	50.0
Всего	395		1517		329		1046	

но: среди 329 особей 146 самцов или $44.4 \pm 2.7\%$ (вероятность отклонения $p = 0.05$).

Преобладание взрослых самок в промысловых пробах (среди взрослых особей) может быть вызвано повышенной смертностью взрослых самцов как более активной части популяции. По мнению Т.Лампио (Lampio, 1967), хищники изымают из популяции белок больше самцов, особенно в период размножения. Промысел же изымает самцов и самок с той частотой, с какой они присутствуют в популяции. При этом промысел сокращает смертность от естественных причин (в том числе от хищников), влияющих больше на самцов, и тем самым поддерживает долю самцов в популяции на более высоком уровне, чем в охраняемых популяциях.

По-видимому, эти выводы справедливы и для условий заповедника. В равнинном районе промысел белки ведется достаточно интенсивно, в предгорном районе он в настоящее время практически отсутствует. Численность хищников в предгорном районе гораздо выше, чем в равнинном. Преобладание здесь самок в промысловый сезон можно, отчасти, объяснить, опираясь на доводы, приведенные Лампио.

Среди молодых белок, которые начинают покидать гнездо, в отлове на равнинной площадке 15 лет преобладали самцы (в 7 из них значительно), 12 лет – самки (в 4 из них – значительно), 4 года соотношение было равным. В сумме за 31 год доля самцов составила $51.3 \pm 2\%$. Замечено, что на следующий год после хорошего урожая еловых семян доля самцов в этой группе снижалась ($r = -0.40$; $p = 0.04$).

На предгорной площадке среди молодых белок (весом около 160 г и менее) самцы преобладали 11 лет (в 5 из них сильно), самки – 15 лет (в 7 – сильно), 4 года соотношение было равным. В сумме за 31 год самцы составляли $48.4 \pm 2\%$. Таким образом, среди белок, родившихся на площадках или вблизи них, соотношение полов не отличалось достоверно от 1:1.

Полувзрослые расселяющиеся белки (вес около 200 г и более) обычно составляли половину или более общего числа отловленных зверьков. Эта группа была особенно многочисленна во время массовых миграций. На равнинной площадке в этой группе 12 лет преобладали самцы (в 7 из них – значительно), 16 лет – самки (в 11 из них значительно), 3 года соотношение полов было равным.

На предгорной площадке среди полувзрослых белок 8 лет преобладали самцы (в 5 из них – сильно), 20 лет – самки (в 14 случаях – сильно), 3 года соотношение было равным.

В сумме за 31 год на равнинной площадке отловлена 1331 полувзрослая белка; самцы среди них составляли $46.8 \pm 1.3\%$, преобладание самок достоверно с вероятностью 0.98. На предгорной площадке преобладание самок в этой возрастной группе еще более убедитель-

но. Среди 1697 зверьков всего 750 самцов или $44.2 \pm 1.2\%$, вероятность неслучайного отклонения от соотношения 1:1 ($p = 0.001$).

Таким образом, среди полувзрослых расселяющихся белок, в большинстве случаев, преобладали самки. Это особенно проявилось в предгорном районе, где площадь оптимальных для белки местообитаний значительно больше, чем в равнинном. Самки, по нашим наблюдениям, более охотно расселяются с мест рождения, они более чувствительны к повышенной плотности населения и, особенно, к истощению кормовой базы.

Молодые и полувзрослые самцы, по данным повторных отловов, чаще задерживаются на площадках мечения до следующего года, чем самки. Сравнительно большое число молодых самцов остается зимовать недалеко от мест рождения, и многие зверьки начинают расселение лишь весной.

В промысловых пробах среди сеголеток доля самцов от года к году менялась. В целом, самцы преобладали и в равнинном и в предгорном районе. В равнинном районе доля самцов составила $51.8 \pm 1.2\%$ (отклонение от соотношения 1:1 недостоверно), в предгорном – $53.6 \pm 1.5\%$ ($p = 0.02$). Большая доля самцов среди отстрелянных зверьков по сравнению с таковой в отлове связана, видимо, с тем, что самки, более подвижные в этом возрасте, понесли больший урон при миграции (от хищников, при форсировании водных преград и т.п.), и их доля в популяции сократилась.

Среди 1912 зверьков всех возрастов, отстрелянных в равнинном районе, самцов было $50.9 \pm 1\%$, в предгорном среди 1366 – $51.4 \pm 1.3\%$. Отклонение от соотношения 1:1 недостоверно. Таким образом, к моменту, когда в популяции миграционные процессы и расселение закончились, соотношение полов более сбалансировано, чем в период, когда велся отлов.

Среди 2299 белок, отловленных на равнинной площадке, было $50.2 \pm 1\%$ самцов, а на предгорной среди 2594 белок – $47.0 \pm 1\%$ ($p = 0.01$).

Продолжительность жизни. Продолжительность жизни белок в природе определяли в ходе мечения зверьков на площадках по самому длинному отрезку времени между первым и последним отловом особи плюс примерный возраст при первом отлове. Определенная таким путем продолжительность жизни белки на равнинном участке не превышала 5.3 лет, в предгорьях она составила всего 4.5 года (табл. 57). Это, видимо, близкая к реальной продолжительность жизни оседлых белок в условиях заповедника.

На равнинной площадке продолжительность жизни белок больше, чем на предгорной. Меньшая продолжительность жизни зверьков на предгорной площадке связана с высоким прессом хищников и уме-

**Возраст оседлых меченых белок,
отлавливаемых на площадках**

Возраст- ной интервал, лет	Равнинная площадка				Предгорная площадка			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	абс.	в %	абс.	в %	абс.	в %	абс.	в %
0.6 - 1.0	16	24.2	20	29.8	25	38.5	17	34.7
1.1 - 1.5	16	24.2	14	20.9	17	26.2	19	38.8
1.6 - 2.0	15	22.7	10	14.9	8	12.3	6	12.2
2.1 - 2.5	6	9.1	13	19.4	9	13.8	2	4.1
3.1 - 3.5	3	4.6	5	7.5	2	3.1	4	8.2
3.6 - 4.0	3	4.6	1	1.5	2	3.1	1	2.0
4.1 - 4.5	3	4.6	1	1.5	1	1.5	-	-
4.6 - 5.0	2	3.0	1	1.5	1	1.5	-	-
5.1 - 5.5	2	3.0	2	3.0	-	-	-	-
Итого	66	100.0	67	100.0	65	100.0	49	100.0

ренным промыслом, захватывающим половину предгорной площадки, находящейся вне заповедника.

Максимальный возраст белок, ушедших за пределы обеих площадей и впоследствии добытых, не превышал 3.3 года.

Белки, покинувшие равнинную площадку, жили в среднем на 55% меньше, чем те, что оставались на ней. Средняя продолжительность жизни меченых зверьков, добытых за пределами предгорной площадки, была короче на 35%. Эти данные позволяют хотя бы приблизительно оценить влияние промысла на продолжительность жизни зверьков.

Безусловно, в природе до предельного возраста белки доживают очень редко. Нам известен один случай находки в природе девятилетней белки, погибшей от старости и истощения.

Максимальная продолжительность жизни белок в неволе – 12 лет (Огнев, 1940; Лампио, 1967). Э.Н. Кудрявцева (1991) определяет ее в 9-11 лет (при содержании в вольерах на открытом воздухе).

Смертность. Средний показатель смертности среди белок, составляющих основную часть популяции, в период от массового выхода из гнезд до достижения ими возраста 6–9 месяцев, рассчитан по данным мечения и промысловых проб за 31 год исследований. Разница в количестве сеголеток, приходящихся на одну взрослую самку, в период работы на площадках и в промысловой пробе служит интегрированным показателем смертности в этой возрастной группе. Расчеты провели отдельно для равнины и предгорий, а также для объединенных данных по площадкам и промысловым пробам с равнины и предгорий.

**Расчетные показатели смертности белок
в возрасте до 6-9 месяцев за период
между отловом и гибелью во время промысла
(1972–2002 гг.)**

Параметры	Данные отлова	Данные промысловой пробы	Потери среди молодых	Показатель смертности молодняка к 6-9 месяцам (%)
Равнина				
Сеголетки/ взр. самки	1925/225*	1517/207	-	-
Ср. число сеголеток на одну взрослую самку	8.56	7.33	1.23	14.4
Предгорья				
Сеголетки/взр. самки	2170/238	1037/183	-	-
Ср. число сеголеток на одну взрослую самку	9.12	5.67	3.45	37.8
Равнина и предгорья				
Сеголетки/взр. самки	4095/463	2554/390	-	-
Ср. число сеголеток на одну взрослую самку	8.84	6.55	2.29	25.9

* В числителе – количество белок-сеголеток, в знаменателе – количество взрослых самок в пробах

Результаты расчетов представлены в табл. 58. Полученные показатели относятся к периоду с июня до конца сентября.

Производя эти расчеты, мы отдавали себе отчет в том, что среди сеголеток была определенная доля мигрантов, не являющихся прямыми потомками взрослых самок на площадках. Поэтому количество молодых белок, приходящихся на одну взрослую самку (и среди отловленных и в промысловой пробе), в равнинном районе могло быть больше за счет иммиграции.

На площадке в предгорном районе также наблюдали сильные потоки мигрантов. Здесь количество молодых белок, приходящихся на одну взрослую самку, среди отловленных животных оказалось наибольшим – 9.12, а среди отстрелянных – наименьшим – 5.67. Это, видимо, вызвано не только гибелью от естественных причин, но и откочевкой многих молодых зверьков из предгорного района, где обычно происходит массовое размножение.

Смертность взрослых белок (определена по повторным попаданиям оседлых белок) за этот же период была, по нашим наблюдениям, невелика, во всяком случае, она заметно ниже, чем смертность сеголеток. На это указывал И.Д. Кирис (1973) для обследованных им популяций. Взрослые самки в значительно меньшей степени склонны к дальним миграциям. Кроме того, взрослые самки более осторожны и менее охотно идут в ловушки, чем молодые зверьки. Иногда мы отлавливали выводок бельчат – гнездовиков, а самка так и оставалась непойманной.

Чтобы получить более реальный показатель смертности, мы объединили данные по двум природным районам заповедника, чем мы надеялись сгладить отклонения в соотношении количества взрослых самок и сеголеток, вызванные эмиграцией и иммиграцией. Полученный таким образом средний многолетний показатель смертности в указанной возрастной группе белок в районе заповедника равен приблизительно 26% и, на наш взгляд, близок к действительности. По Н.П. Наумову (1934), «отход молодых от самостоятельного выхода из гнезд до промысла (осень – зима) предположительно 10-20%». По И.Д. Кирису (1973), самая высокая смертность у белок приходится на первый год жизни, в течение которого элиминирует 70 – 85% зверьков. Средняя продолжительность жизни, по его данным, равна 0.9-1.3 года. Полная смена поколения происходит в течение 6-7 лет.

Встречаемость белки в питании хищников и основные причины гибели зверьков представлены в книге «Млекопитающие..., 1994». Здесь мы несколько дополняем прежние данные.

В период с 1935 по 2001 гг. персоналом заповедника зарегистрировано 310 случаев гибели белок в природе. Наиболее часто белки гибли во время миграций, переплывая реки. 141 белка утонула (45.5%), 27 (8.7%) погибли от холода и бескормицы (некоторые замерзли в гайнах), 1 белка погибла от старости и истощения в возрасте около 9 лет (0.3%), 82 зверька (26.5%) погибли от пернатых хищников (в основном от ястреба-тетеревятника, филина, орлана-белохвоста, уральской и бородатой неясытей), 3 (1.0%) от болезней желудочно-кишечного тракта, 17 (5.5%) – от куницы, лисицы, домашней кошки; 6 (1.9%) – от других неустановленных хищников, 33 (10.6%) – по неустановленным причинам.

Безусловно, главным врагом белки среди млекопитающих является куница. Этот зверь, как и белка, очень ловок в верхнем ярусе леса и

при необходимости может передвигаться грядой, не спускаясь на землю. В 1960-2002 гг. встречаемость белки в желудках и кишечниках куницы (осенне-зимний период, сопредельная территория) составила 16.2% (n = 550). В питании соболя (n = 328) встречаемость белки примерно в 2 раза ниже (7.0%). В питании кидаса белка также встречается в 5.7% данных (n=175). За счет высокой плотности населения соболя и кидаса на охраняемой территории влияние этих видов на популяцию белки весьма заметно.

В 30-40-е гг. прошлого века, по данным В.П.Теплова (1960), белка встречалась в питании куницы примерно в 2 раза чаще (в 30% данных). Сокращение доли белки в питании куницы во 2-й половине 20 столетия, скорее всего, вызвано сокращением численности жертвы.

Отмечены случаи умерщвления бельчат в природе, по-видимому, взрослыми белками. Тела бельчат были покусаны острыми резцами взрослых белок и не поедены.

Поведение, суточная, сезонная активность. Белка – дневной зверек. Она выходит на кормежку с рассветом. По данным Н.М.Полежаева (Млекопитающие..., 1994), белка активно кормится первую половину дня. После продолжительного ненастья животные выходят кормиться еще в сумерках.

Кормовая активность зверьков в течение дня хорошо прослеживается по наполнению желудков. Масса их содержимого к 7 час. утра составляет 7.8 г, к 8 час. – 9.8 г, к 10 час. масса возрастает до 12.1 г, к 11 час. – до 17.7 г.

Предчувствуя перемену погоды (перед ненастьем), белки способны кормиться допоздна.

Суточную и сезонную активность белки в Печоро-Илычском заповеднике изучали в 1976-1985 гг. при содержании белок в вольерах на открытом воздухе. Самый короткий период активности приходится на январь – 1 час 45 мин., а самый длинный на июль – 11 часов 27 мин. Частота выхода из гнезда увеличивалась от зимы (1-2 раза в сутки) к весне и лету (до 6 раз). Зимой активность белок снижалась при температуре –28°С и ниже и совершенно прекращалась при –50°С. Во время длительных похолоданий белки способны не покидать гнезд до 6 суток.

По данным Лампио (Lampio, 1967), зимой белки снижают активность при ясной погоде и очень сильном освещении. Сильный снегопад также сокращает подвижность зверьков. При тихой погоде белки более активны, чем при ветреной. Изменение атмосферного давления влияет на активность сильнее, чем другие факторы. В большинстве случаев активность зверьков определяется сочетанием положительных и отрицательных погодных факторов, а не каким-нибудь одним.

Миграции, расселение. По данным В.П. и Е.Н.Тепловых (1947), миграции белки в районе заповедника происходят ежегодно. Большинство

миграций несомненно связано с размещением урожая основных кормов белки. Интенсивность миграций сильно варьирует из года в год. Отмеченные Мензбиром, Кушелевским и Сабанеевым еще в XIX веке переходы белок в обоих направлениях через Урал между 62 и 65° с.ш. наблюдались в 1934–38 гг. Белка в большинстве случаев мигрировала на восточные склоны Урала. Миграция в обратном направлении наблюдалась в 1934 г. Как и в других районах Союза, в районе Печоро-Илычского заповедника большинство миграций белок наблюдалось осенью в сентябре–октябре. Наблюдения В.П. и Е.Н.Тепловых (1947) расходятся с утверждением С.Г.Ната (1922) (цит. по Формозову, 1936), указывающем, что в печорских лесах кочевание белки происходит 1 раз в 6–8 лет, причем направление хода бывает на запад и северо-запад. Это расхождение объясняется тем, что Нат учитывал только массовые миграции, захватывающие значительные районы.

Дальнейшее изучение биологии вида (1962–2002 гг.) показало, что миграции белки возникают как следствие повышения плотности населения белки в гнездовых стациях, особенно при благоприятных кормовых условиях. Бельчата первого выводка становятся самостоятельными в возрасте около двух месяцев и начинают поиски собственного участка. Около 90% их покидают места рождения. Многие самки – их матери – уже носят бельчат второго выводка. Способность белки приносить два выводка за сезон является предпосылкой для миграций. У видов, приносящих один выводок (летяга, бурундук) миграции отсутствуют.

Масштабы миграций зависят от площади гнездовых стаций. Чем они обширнее, тем вероятнее возникновение массовых миграций. В Печоро-Илычском заповеднике этим условиям отвечают темнохвойные леса в предгорном районе.

При весьма изменчивой кормовой базе в районе заповедника после массового размножения белки может наступить бескормица, побуждающая зверьков искать более кормные места. Часто при неурожае еловых семян в предгорьях, в сосняках равнинного района наблюдается средний или хороший урожай семян сосны, и белки, переселившись сюда, могут пережить осень и зиму, питаясь сосновыми семенами. Весной-летом следующего года может происходить движение перезимовавших белок в обратном направлении – на восток. Вероятно, такие маятниковые миграции возникли в популяции белки очень давно.

Кроме летне-осенних миграций могут происходить весенние миграции. Обычно они начинаются в марте по снегу. Обязательное условие массовых весенних миграций – хороший урожай еловых семян в предшествующем году. Весенние миграции мы наблюдали в 1972, 1976, 1983, 1990 и 1999 гг.

Самой интенсивной была весенняя миграция белок в 1972 г. (Сольский, 1974). Она началась в марте в предгорном районе. В день в

ловушки на предгорной площадке попало до 10 мигрантов. В конце апреля волна мигрантов, двигаясь на запад, достигла равнинной площадки. Мигранты ловились весь май, и их заметные передвижения прекратились лишь в 20-х числах июня, однако отдельные особи ловились в июле. Примечательно, что в весенних передвижениях участвуют взрослые половозрелые белки, а не только прошлогодние бельчата поздних выводков. Вероятно, весенние миграции связаны с высокой плотностью населения, поиском нового индивидуального участка и истощением кормовых ресурсов.

За 62-летний период наблюдений в заповеднике наиболее часто миграции происходили через 2.4 и 10.3 года. За это же время выявлены 2.3-летние периоды урожайности семян ели и сосны.

В некоторые годы происходит смена направления движения основного потока мигрантов. Так, в 1971 г. мигранты двигались в основном на север; в 1972 г. – на юг, юго-восток, запад; в 1974 г. – на север, северо-восток; в 1975 г. – на юг; в 1976 г. – на юг, юго-запад и запад; в 1977 г. – на север, северо-восток, северо-запад; в 1983 г. на север, в 1984 г. – на юг.

Смену направления движения мигрантов наблюдал Лампио (1965, 1967) в Финляндии. Он предполагал, что она была вызвана возвращением некоторых зверьков весной следующего года к местам рождения.

Во 2-й половине XX в. до начала XXI в. мигрирующие белки перемещались на обширной территории к западу от Уральского хребта. Переходы через Урал не носили массового характера. В последние 15 лет потоки мигрантов из предгорного района в равнинный заметно ослабли в связи с тем, что обширная территория между равнинным и предгорным участками заповедника сильно вырублена. На пути мигрантов возникли открытые пространства, ставшие для некоторых зверьков серьезным препятствием. К тому же вырубка лесов сократила площадь гнездовых стаций вида, и его численность здесь сильно сократилась. Все это привело к тому, что поток мигрантов в направлении восток-запад заметно ослаб.

Вместе с тем усилились миграционные потоки в меридиональном направлении, поскольку в предгорном районе огромные массивы темной хвойных насаждений стоят пока нетронутыми, и там количество мигрантов при благоприятных условиях не снижается.

По устному сообщению Хенрика Андрена (H.Andren), сотрудника Шведской научно-исследовательской станции дикой природы в Гримсе, в 80-90 гг. 20 столетия в Швеции массовые миграции белки отсутствовали, вероятно потому, что не осталось крупных массивов еловых лесов, а оставшиеся лесные насаждения фрагментированы.

На интенсивность и дальность миграций влияют два основных фактора: плотность населения белок летом и осенью во время и после

массового выхода молодых из гнезд и обеспеченность кормом. Корреляция между числом наблюдаемых мигрантов и абсолютным числом отловленных белок на равнинной площадке равна 0.83 ($p = 0.001$), на предгорной площадке – +0.44 ($p = 0.12$).

Корреляция между средним удалением меченых белок от пункта мечения (вычислена по возвратам меток) и числом визуально наблюдаемых мигрантов равна +0.52 ($p = 0.02$) на равнинной площадке, а между числом отловленных белок и средним удалением от места мечения – +0.36 ($p = 0.1$). На предгорной площадке корреляция между числом отловленных белок и средним удалением меченых белок +0.52 ($p = 0.05$).

Связь миграций с обеспеченностью кормом подтверждается корреляцией между числом наблюдаемых мигрантов и суммарной урожайностью еловых и кедровых семян по шкале Каппера $r = -0.45$ ($p = 0.05$) на равнинной площадке и -0.65 ($p = 0.01$) на предгорной площадке. Среднее удаление меченых белок от пункта мечения также отрицательно связано с суммарным урожаем ели и кедра ($r = -0.5$; $p = 0.05$). Указанные зависимости давно известны охотникам и статистические оценки только подтверждают их.

Средняя скорость миграции белок не превышает в среднем 3 км в сутки. Полузрелая самка, помеченная 3 сентября 1981 г. на предгорной площадке, через 27 дней попала в силоч на боровую дичь примерно в 80 км к северо-западу от пункта мечения. 10 других меченых белок передвигались со средней скоростью от 1.2 до 3 км в сутки. Между мечением зверьков и их отстрелом прошло от 38 до 130 дней, а переместились они на расстояния от 90 до 340 км.

Подавляющее число летне-осенних мигрантов (табл. 59) составляют зверьки рождения текущего года. Среди 150 белок, отловленных на воде во время миграции в июле – октябре, было лишь 2 взрослых

Таблица 59

**Число пойманных на воде белок
в разные месяцы 1961-2001 гг.**

(в таблицу включены 7 белок, утонувших во время миграции)

Месяц	Число животных			%
	самцы	самки	самцы + самки	
Июль	13	14	27	18
Август	25	35	60	40
Сентябрь	27	31	58	38.7
Октябрь	1	4	5	3.3
Итого	66	84	150	100

**Масса тела белок-сеголеток, отловленных на воде
в 1966–2001 гг. (г)**

Месяцы	Пол	n	lim	M ± m
Июль	самцы	4	224-247	240 ± 5
	самки	4	206-247	230 ± 10
Август	самцы	19	179-277	233 ± 6
	самки	22	189-312	240 ± 6
Сентябрь	самцы	20	170-270	221 ± 7
	самки	22	182-254	224 ± 4
Октябрь	самцы	1	310	310
	самки	2	127-240	183.5 ± 57

(1.3%), (самец, вес 317 г, отловлен в июле, и самка весом 350 г, пойманная в октябре).

Среди 94 взвешенных белок-сеголеток (табл. 60), 10 имели массу тела менее 200 г. Это позволяет предполагать, что некоторые особи, массой тела 175-180 г, вполне самостоятельны, поскольку ушли от материнского гнезда.

Среди отловленных на воде белок-сеголеток самцы составляли 43.09±4%, но отклонение статистически недостоверно.⁴

Обычно во время миграций белки передвигаются в светлое время суток, чаще днем. Однако 14 и 17 сентября 1983 г. Н.Нейфельд и О.Буков встретили плывущих через Печору белок в предгорном районе в 20 часов, в глубоких сумерках. В июле и начале августа белки переплывают реки и ночью, поскольку в это время еще достаточно светло.

О дальности перемещения меченых зверьков за пределы площадок свидетельствуют возвраты меток, полученные нами от охотников или через Центр кольцевания АН СССР. (табл. 61). На удалении 0,5-15 км добыта 51 белка (68% от общего числа добытых меченых зверьков с равнинной площади. 24 меченых зверька (32%) добыты на удалении 20-340 км.

Преимущественное направление движения мигрантов, определенное визуально и по возвратам меток от охотников, отличалось не очень сильно (табл. 62). На север и северо-запад по визуальным наблюдениям двигались 34.5% мигрантов, по возвратам – 27%; на юг и юго-восток по наблюдениям 26.1% зверьков, по возвратам – 35%.

С равнинной площадки зверьки дальше уходили на юго-восток, юго-

⁴ Такое же или близкое соотношение полов наблюдали среди полузрелых белок при отлове на обеих площадках. Однако за счет большого объема выборки преобладание самок при отлове статистически достоверно с высокой степенью вероятности.

**Перемещение белок за пределы площадок мечения
(по возвратам меток)**

Группы	Расстояние, км				
	0.5-3.5	4.5-15	20-60	70-150	свыше 180
Равнинная площадка					
Самцы (ad)	3	-	-	1	2
Самки (ad)	1	-	-	1	-
Самцы (juv)	6	2	-	-	3
Самки (juv)	10	3	-	1	-
Самцы (sub)	13	2	3	3	-
Самки (sub)	7	4	2	3	5
п = 75	40	11	5	9	10
Доля, в % к п	53.3*	14.7	6.7	12.0	13.3
Предгорная площадка					
Самцы (ad)	-	-	-	-	-
Самки (ad)	3	-	-	-	-
Самцы (juv)	1	-	-	-	-
Самки (juv)	2	-	-	-	1
Самцы (sub)	3	-	1	-	-
Самки (sub)	7	1	1	3	2
п = 25	16	1	2	3	3
Доля, в % к п	64.0	4.0	8.0	12.0	12.0

* % вычислены по отношению к сумме возвратов

Таблица 62

**Направление движения белок-мигрантов
по визуальным наблюдениям и возвратам меток
(1962–2001 гг.)**

Способ оценки направления	п	Направление движения мигрантов								Итого
		С	С-В	В	Ю-В	Ю	Ю-З	З	С-З	
Визуально	2107	28.9	6.8	8.0	3.2	22.9	9.4	15.2	5.6	100.0
По возвратам меток	100	10.0	4.0	7.0	24.0	11.0	13.0	14.0	17.0	100.0

запад и северо-запад; с предгорной площадки – на юго-запад, запад и северо-запад (табл. 63). Самые дальние возвраты меток получены с северо-западного направления. Одна белка ушла за железную дорогу Котлас–Воркута на 340 км от места мечения, вторая – на северо-восток за Уральский хребет, и добыта близ пос. Хурумпауль в 340 км. По

Направление перемещения меченых белок
(по данным возвратов меток)

Параметры	Направление движения белок								Все-го
	С	С-В	В	Ю-В	Ю	Ю-З	З	С-З	
Равнинная площадка, 1965 - 2001 гг. (n = 75)									
Кол-во белок, переместившихся в данном направлении	8	4	5	22	10	10	7	9	75
В % к п	10.7	5.3	6.7	29.4	13.3	13.3	9.3	12.0	100.0
Сумма расстояний, на которые переместились зверьки в данном направлении км	31	431	69.5	585.8	299.7	695.5	372.5	1327	3812
В % к общей сумме расстояний (в км)	0.8	11.3	1.8	15.4	7.9	18.2	9.8	34.8	100.0
Предгорная площадка, 1972 - 2001 гг. (n = 25)									
Кол-во белок, переместившихся в данном направлении	2		2	2	1	3	7	8	25
В % к п	8.0		8.0	8.0	4.0	12.0	28.0	32	100.0
Сумма расстояний, на которые переместились зверьки в данном направлении км	42.4		5.0	4.5	1.0	218.5	443	346.7	1061.1
В % к общей сумме расстояний (в км)	4.0		0.5	0.4	0.1	20.6	41.7	32.7	100.0

дальности перемещений с равнинной площадки молодые и полувзрослые самцы и самки не различались.

С площадки в предгорьях белки уходили преимущественно на запад, северо-запад и юго-запад. Не получено ни одного возврата метки с востока из-за Урала. Это может объясняться не только слабым развитием там промысла, но и незначительным потоком мигрантов в этом направлении в предгорном районе. Между тем с площадки на равнине в этом направлении белки уходили, хотя и нечасто.

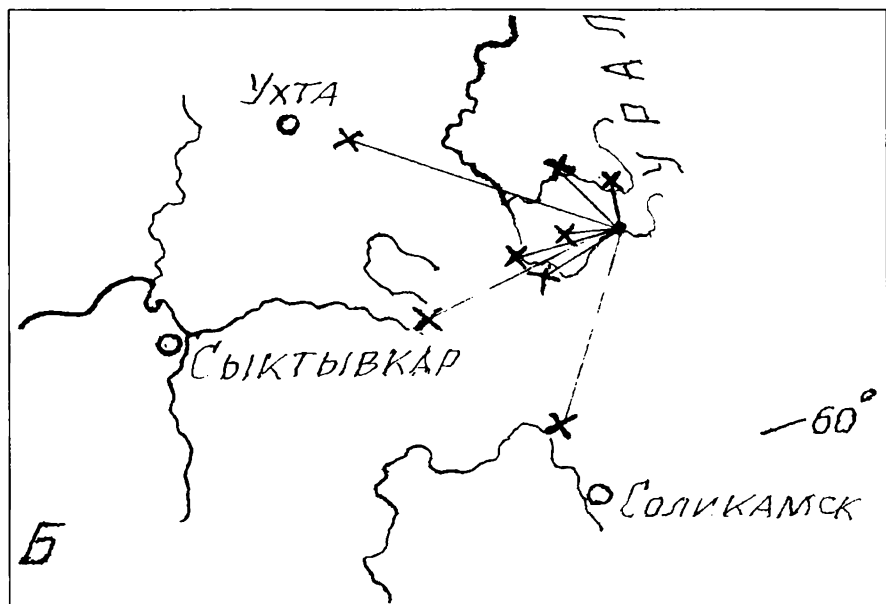
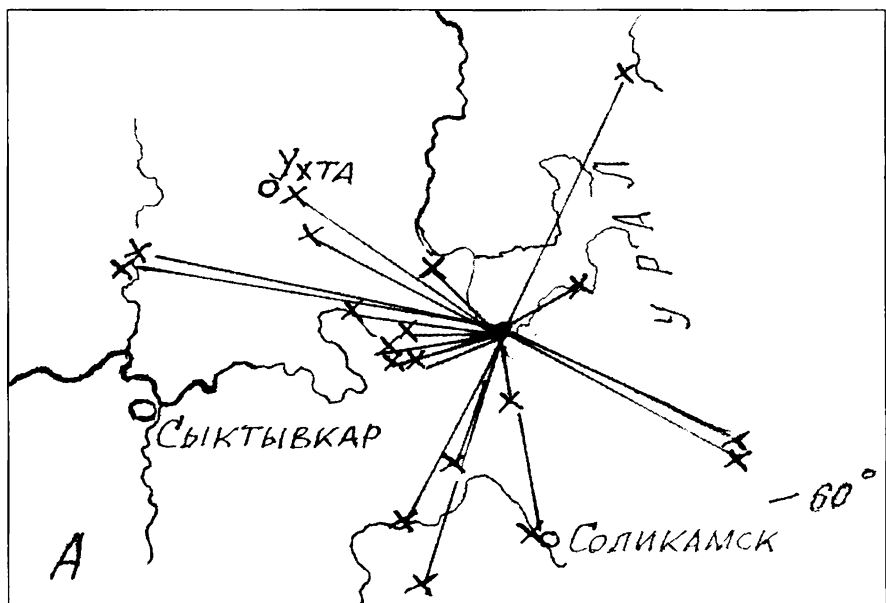


Рис. 28. Схема дальних перемещений меченых белок. А – с равнинной площадки, Б – с предгорной площадки

Таким образом, белки верхнепечорской популяции во время миграций перемещаются на обширной территории к западу от Уральского хребта (рис. 28). Зверьки от места своего рождения или отлова уходили максимум на 340 км. Учитывая, что в один и тот же год белки могли двигаться в разных, иногда противоположных направлениях, можно полагать, что зверьки, отловленные на небольшом участке леса, по окончании миграции могли включаться в популяции, удаленные на 500 и более км.

Оседлость. Несмотря на высокую миграционную активность белки, некоторые зверьки ведут оседлый образ жизни. Наиболее оседлая группа – взрослые самцы и самки, то есть особи, отловленные первый раз уже взрослыми. На равнинной и предгорной площадках доля задержавшихся взрослых самцов была почти одинаковой, соответственно 5.6 и 6.2%. Взрослые самки на равнинной площадке задерживались чаще, чем на предгорной: 8.2 и 2.7% соответственно. Молодые самцы на обеих площадках задерживались достоверно чаще, чем самки. В самой многочисленной группе – полувзрослых белок на равнинной площадке самцы и самки задерживались с равной частотой, на предгорной – самцы достоверно чаще. Это вполне согласуется с наблюдениями о преимущественном выселении самок из предгорного района.

Замечено, что бельчата поздних выводков обнаруживаются на следующий год на площадках чаще, чем зверьки из ранних выводков. Так, на равнинной площадке на следующий год обнаружено 4.3% самцов из ранних выводков и 7.4% – из поздних; самок – соответственно 1.7 и 7.7%. На предгорной площадке оседлость самцов ранних выводков 1.6%, поздних – 8.1%, самок, соответственно, 0.9% и 5.7%.

Данные показывают, насколько подвижно беличье население в изучаемом районе. Оседлые, более или менее стабильные группировки обитают в лучших угодьях и могут существовать некоторое время, но при ухудшении кормовых условий могут в короткое время исчезнуть. Восстановление начнется лишь следующей весной – летом за счет пришедших особей, которые, как мы видели выше, составляют значительную часть популяции.

Динамика численности. Колебания численности вида по результатам осенних учетов белки с лайкой, введенных в программу Летописи природы В.П.Тепловым (табл. 64), достигают 100 и более раз. В равнинном и предгорном районах численность изменялась синхронно ($r = 0.71$; $p < 0.0001$). Согласованность изменения численности белки в районах (рис. 29), удаленных один от другого, приблизительно, на 100 км, видимо, связана не только с синхронностью урожаев хвойных, но и с миграциями, максимальная протяженность которых в 3 раза превышает расстояние между районами (Сокольский и др., 2000).

В обоих районах наблюдается тенденция снижения численности вида, причем в равнинном районе она выражена сильнее ($r = -0.40$; $p < 0.001$), чем в предгорном ($r = -0.27$; $p < 0.03$).

Результаты осеннего учета белки с лайкой
(особей на 100 км)

Год	Равнинный район	Предгорный район	Год	Равнинный район	Предгорный район
1937	30	-	1970	9.7	33.3
1938	128	52	1971	8	32.6
1939	24	19	1972	13	25.5
1940	24	19	1973	5.2	21.2
1941	53	38	1974	27.4	26.3
1942	123	62	1975	11.6	22.4
1943	85	50	1976	5	22.6
1944	118	50	1977	13.8	17.7
1945	31	22	1978	3.3	19.2
1946	20	22	1979	14.5	11.8
1947	22	22	1980	16.6	10.8
1948	43	36	1981	13	26.4
1949	17	18	1982	10	30.3
1950	7	6	1983	52	34
1951	17	18	1984	1.7	30.9
1952	23	34	1985	32.7	28.7
1953	77	77	1986	1	4.0
1954	17	16	1987	12	8.0
1955	8	12	1988	2	9.0
1956	23	11	1989	20	36.0
1957	0	11	1990	7	24.3
1958	13	16	1991	8	18.0
1959	8	20	1992	9	15.0
1960	3.3	11	1993	15	6.0
1961	17	71	1994	2	15.0
1962	109	55	1995	41	23.0
1963	9.7	13	1996	21	15.6
1964	0	0	1997	30	26.2
1965	10.3	6	1998	20	27.0
1966	6.4	9.4	1999	6.8	16.3
1967	4.8	28.8	2000	20	18.0
1968	0	29.5	2001	27	36.0
1969	3.2	21.8			

В период с 1937 по 1969 гг. численность белки по результатам учета с лайкой колебалась в равнинном районе от 0 до 128 особей на 100 км и в среднем составляла 32.6 ± 6.7 , с 1970 по 2001 гг. – от 1 до 52 особей на 100 км, в среднем 15 ± 2 особи. В предгорном районе с 1938 по 1969 гг. численность изменялась от 0 до 77 особей на 100 км, в среднем 27.4 ± 3.5 особей, в 1970-2001 гг. – от 4 до 36, в среднем 21.6 ± 1.6 . Таким образом, показатели численности белки сократились на 21%, в то время как численность белки в равнинном районе сократилась в два раза. Предгорный район являлся основным источником пополнения популяции белки в равнинном районе.

Одна из причин сокращения численности вида в предгорном районе – высокая плотность хищников, пернатых и четвероногих. Хищников здесь привлекает обилие мелких млекопитающих, численность которых здесь гораздо выше, чем в сосняках равнинного района.

Среди четвероногих хищников особенно важную роль в сокращении численности белки играют куница и соболь, плотность населения которых, видимо, достигла предела. По самым умеренным оценкам в предгорной и горной части заповедника число соболей, кидасов и куниц может достигать 1000, а в особенно благоприятные годы – 1500 особей. Особенно повышается численность соболей во время периодических подкочевок их с востока из-за Урала (Сокольский, 1979). Безусловно, круглогодичное давление такого количества хищников не может не сказаться на популяции жертв. По данным В.Ф.Гаврина (1967), при соотношении куницы и белки 1:10 и ястреба-тетеревятника и белки 1:30 в Беловежской Пуще происходило устойчивое сокращение численности белки. В настоящее время на граничащей с нашим заповедни-

Рис. 29. Изменение численности белки в равнинном и предгорном районах по результатам учета с лайкой



ком территории, при промысле на 1 добытого хищника (куница, соболь, кидус) приходится 12-17 белок. В 1927-1929 гг., по данным С.В.Лобачева (1932), в Верхневыхегодском районе на 1 добытую куницу приходилось 1247 белок, примерно в 100 раз больше, чем в настоящее время.

Влияние климатических факторов на численность белки менее ясно. Есть данные, что на плотность популяции влияют среднемесячные температуры февраля и мая, однако связь эта незначительна. Более отчетлива отрицательная связь численности с суммой осадков в июле и сентябре. В это время происходит массовый выход молодых белок раннего и позднего выводков из гнезд, и смертность их в условиях дождливой погоды увеличивается. Возможно, повышенная влажность способствует развитию кишечных заболеваний.

Климат является одним из определяющих факторов в урожайности семян хвойных пород, от которых зависит благополучие популяций белки. По данным А.В.Бобрецова и В.П.Тепловой (2000), среднегодовая температура воздуха в Северном Предуралье колеблется с периодами 2-3.3 и 10.3 года, а суммарное количество осадков изменяется с периодичностью 2.9, 4 и 12.4 года.

В динамике численности белки с помощью спектрального анализа выявлены периоды 2.4 года (по данным отловов на площадках и по количеству зарегистрированных мигрантов). По результатам учета белки с лайкой выявлены периоды 5 и 10 лет. Интенсивные миграции отмечены с 10-летней периодичностью. По данным заготовок также прослеживается десятилетняя цикличность.

Плотность популяции. Плотность населения белки в течение года заметно колеблется (Сокольский, Кудрявцева 1980). Наиболее высокая плотность населения к началу сезона размножения наблюдается на следующий год после хорошего урожая еловых семян. Об этом можно судить по большому числу повторно отловленных особей, окольцованных в предыдущие годы. Количество таких зверьков на равнинной площадке колебалось от года к году от 0 до 15, в среднем 6 ± 0.8 . На предгорной площадке эти показатели были несколько ниже – от 0 до 14, в среднем 4.7 ± 0.7 . В пересчете на 100 га весенняя плотность населения белок на равнинной площадке изменялась от 0 до 20 особей, в среднем 8 на 100 га. На предгорной площадке – от 0 до 10, в среднем 4 на 100 га. Меньшая плотность взрослых зверьков на предгорной площадке обусловлена сильным прессом хищников и огромной площадью гнездовых стаций.

За 31 год наблюдений плотность населения взрослых белок не ниже 8-10 особей на 100 га в начале сезона размножения на равнинной площадке отмечали 15 раз, на предгорной площадке – 12 раз.

В годы с интенсивной весенней миграцией плотность населения белки поднимается гораздо выше. Точно оценить ее весьма трудно, т.к.

десятки весенних мигрантов не задерживаются на площадке более чем на 1-3 суток. Лишь немногие зверьки могут найти здесь свободный участок и закрепиться до осени или дольше.

Н.М.Полежаев оценивал весеннюю численность белки в верховьях Мезени в приручьевых и припойменных ельниках в 2.6-12.5 зверьков на 100 га, а на Приполярном Урале в разные годы плотность населения белки колебалась от 0.24 до 8.5 на 100 га (Млекопитающие ..., 1994).

Предельная плотность населения белки в лучших угодьях достигается к середине лета и ближе к осени. В оптимальных станциях (ельники приречные) она может составить 30-50 белок на 100 га и, по-видимому, достигает большего значения редко, например, во время массового выхода молодых из гайн и при миграциях.

Плотность белки в еловых лесах верхней Вычегды составляет от 10 до 35 белок на 100 га, в сибирской тайге Нарымского края – 2.5-39 зверьков на 100 га (Лобачев, 1934). В Таборинском районе Свердловской области добывали от 1.2 до 17.3 белок со 100 га лесной площади, в среднем 10.3 (Цецевинский, 1959). Здесь средняя плотность населения белки в 1937 г., по его данным, была не менее 20 белок на 100 га. В лесах Кавказского заповедника средняя плотность белки на 100 га составляет 7-16 белок и не превышает 35 зверьков (Котов, 1958). В Чунском районе Иркутской области в 1954 г. со 100 га добывалось от 1.4 зверька в сосняках до 33 в темнохвойной тайге (Данилов, 1956). Д.Н.Данилов считал 35 зверьков со 100 га площади ельников предельной добычей (для 1954 г.). В двух районах Бурятской АССР средняя плотность населения белки составляла от 6 до 17 белок на 100 га (Русанов, 1961). В Олекминском районе Якутии плотность от 3 до 7.5 зверьков на 100 га отмечена как наиболее высокая (Егоров, 1961). В лесах Мурманской области со 100 га лесопокрытой площади добывали от 0.17 до 0.28 белок (Владимирская, 1948).

Таким образом, предельные плотности белки редко превышают 35-50 особей на 100 га, хотя урожаи кормов в разных частях ее ареала различаются сильно. Так, урожаи семян ели под Ленинградом и в Брянской области примерно в 3 раза превышают таковые на верхней Печоре, в Финляндии – в 5 раз (Леонтьев, 1963). При хорошем урожае семян пихты в Кавказском заповеднике осыпается до 238 кг семян на гектар (Соснин, 1939), на верхней Печоре максимальные урожаи еловых семян в наиболее продуктивных ельниках достигают 47-76 кг/га (Турмасова, 1991). Между тем плотность населения белки в Кавказском заповеднике (в лучших угодьях) и на верхней Печоре в наиболее благоприятные годы примерно одинакова. По всей вероятности, плотность населения белки определяется не только количеством корма, но и размерами индивидуальных участков отдельных зверьков. При изве-

Перемещения белок в пределах площадок

Пол и возраст	n	Перемещение, м	
		lim	M ± m
Равнинная площадка			
Самцы, ad	19	40-1650	550 ± 100
Самки, ad	15	30-990	342 ± 74
Самцы, juv	19	90-2500	778 ± 136
Самки, juv	9	120-1750	1006 ± 222
Самцы, sub	42	60-1875	566 ± 75
Самки, sub	45	60-1625	448 ± 54
Предгорная площадка			
Самцы, ad	16	230-1790	560 ± 110
Самки, ad	5	50-1090	364 ± 199
Самцы, juv	8	108-1760	548 ± 190
Самки, juv	3	976-2500	1945 ± 487
Самцы, sub	45	36-2380	658 ± 84
Самки, sub	41	35-2360453	453 ± 70

стном повышении плотности начинается расселение белки даже при наличии корма, что заметил еще в 1935 г. Ю.А.Салмин (1938).

Индивидуальные участки. По нашим наблюдениям, максимальные перемещения в пределах площадок наблюдали у молодых самок, взрослых самцов и полувзрослых зверьков обоего пола (табл. 65). Наименьшие перемещения отмечены у взрослых самок. Максимальные перемещения молодых самок в пределах площадок связаны со стремлением найти свой индивидуальный участок в год рождения. Зверьки этой группы наиболее часто покидали площадки.

Наибольшие индивидуальные участки на равнинной площадке отмечены у взрослых самцов, затем у молодых и полувзрослых животных. Взрослые самки имели индивидуальные участки в среднем достоверно меньше, чем у взрослых самцов ($p < 0.05$). У молодых и полувзрослых зверьков обоего пола разница в величине участков не так заметна, поскольку в поисках собственного участка они передвигались по площадкам на более далекие расстояния (табл. 66).

Индивидуальные участки на предгорной площадке были заметно больше. Это связано с наличием огромных по площади темнохвойных насаждений, среди которых находится площадка.

На равнинной площадке гнездовые станции граничат с болотами или чистыми сосняками. Площадь участков здесь временами несколько уве-

**Примерная площадь индивидуальных участков белок,
попавшихся в ловушки 5 и более раз**

Пол и возраст	n	Число попаданий		Интервал:1-й - последний отлов, суток		Площадь индивидуального участка, га	
		lim	M ± m	lim	M ± m	lim	M ± m
Равнинная площадка							
Самцы ad	9	5-11	6.5 ± 0.9	360-1237	654 ± 124	6.8-23,0	13.5 ± 2
Самки ad	5	5-8	6 ± 0.5	371-1514	709 ± 219	2,5-15.8	6.3 ± 2.4
Самцы juv	10	5-8	6.8 ± 0.3	251-1328	628 ± 113	5.7-15.0	10.9 ± 1.1
Самки juv	2	5	5	252-701	476 ± 225	0.8-8.6	4.7 ± 3.9
Самцы sub	18	5-12	7.3 ± 0.5	188-1803	631 ± 123	2.5-21.0	9.0 ± 1.3
Самки sub	14	6-11	6.4 ± 0.5	283-1384	651 ± 86	1.7-18.9	6.5 ± 1.2
Предгорная площадка							
Самцы ad	3	5-8	6.5 ± 0.9	335-1214	740 ± 250	20-25	22.8 ± 1.5
Самки ad	-	-	-	-	-	-	-
Самцы juv	-	-	-	-	-	-	-
Самки juv	1	6	6	980	980	2	2
Самцы sub	8	5-11	7.8 ± 0.7	250-1127	663 ± 127	3.5-30	16.7 ± 3.8
Самки sub	3	5-8	6.3 ± 0.9	235-993	519 ± 239	3.1-19	8.4 ± 5.3

личивалась, так как при урожае сосновых семян зверьки могли выходить и кормиться в сфагновых сосняках. Зимой такие заходы наблюдали по следам. Отмечена положительная связь между длительностью пребывания зверька на индивидуальном участке и его площадью ($r = +0.65$; $p < 0.05$; $n = 9$). Для полувзрослых самцов эта связь менее отчетлива ($r = 0.41$; $p < 0.1$; $n = 18$). Для молодых самцов она отсутствует. Корреляции между весом самцов и размерами индивидуального участка не выявлено.

У самок связь между весом, размерами индивидуальных участков и длительностью пребывания на площадках не установлена, возможно, из-за небольшого материала.

На предгорной площадке возможности для расселения гораздо выше, и конкурентные отношения не так обострены. Доля бродячих особей с высоким потенциалом размножения, заселяющих площадку во время улучшения кормовой базы и легко покидающих ее при ухудшении ситуации, здесь велика.

Увеличение размеров участков с возрастом можно объяснить тем, что отдельные белки со временем могли занять освободившиеся соседние территории, поскольку величина участков оценивалась в течение всей жизни белок на площадках, иногда в течение 3-5 лет.

Изменение плотности популяции также могло побудить отдельных зверьков, особенно самцов в период гона, передвигаться на большее расстояние в поисках самки.

В Бельгии (Wauters & Dhondt, 1985), в сосновых лесах с примесью дуба и бука, индивидуальные участки годовалых самцов белок составляли 2.72 га, двухлетних – 3.55 га. У молодых самцов участки в среднем занимали 1.87 га, у взрослых самок – 1.96–2.58 га. По данным этих авторов индивидуальные участки самок изолированы друг от друга и не перекрываются между собой. В широколиственных лесах Западной Европы индивидуальные участки самцов равны 13.7 га, самок – 9.5 га. (Tonkin, 1983; по Wauters & Dhondt, 1985). Эти цифры близки к полученным нами, хотя климатические условия, состав древостоя и семенная

Таблица 67

**Заготовки шкурок белки
Ильчским коопзверопромхозом, шт.**

Сезон	Заготовки	Сезон	Заготовки	Сезон	Заготовки	Сезон	Заготовки
1961/62	5978	1972/73	2996	1983/84	9126	1994/95	1654
1962/63	16979	1973/74	3349	1984/85	4561	1995/96	3600
1963/64	1179	1974/75	2971	1985/86	5106	1996/97	1553
1964/65	171	1975/76	4691	1986/87	202	1997/98	1999
1965/66	1211	1976/77	3467	1987/88	857	1998/99	2953
1966/67	1556	1977/78	1351	1988/89	1006	1999/00	1231
1967/68	2845	1978/79	1369	1989/90	2740	2000/01	2149
1968/69	3108	1979/80	1842	1990/91	2668	2001/02	1353
1969/70	2300	1980/81	2374	1991/92	2484	n	41
1970/71	1291	1981/82	3126	1992/93	2519	M ± m	3044 ± 461
1971/72	8870	1982/83	3552	1993/94	480	lim	171-16979

продуктивность лесов Западной Европы и северо-востока европейской части России отличаются.

Промысел белок на сопредельной территории (табл. 67) в связи с изменением экономической ситуации в регионе и в целом в стране в последние два десятилетия сократился, в настоящее время отменена монополия государства на закупку пушнины.

Сплошные рубки на неохраемых территориях Европейского Севера сокращают площадь обитания вида и способствуют закреплению в популяции оседлых генотипов. Безусловно, положительную роль в сохранении вида играют водоохранные зоны по берегам водоемов, где рубки главного пользования запрещены. Обычно водоохранные зоны вдоль ручьев и рек представляют собой ельники – наиболее оптимальные беличьи станции.

Азиатский бурундук – *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769

Распространение. Один из широко распространенных грызунов лесной зоны. Встречается по всей территории заповедника, но нигде не многочисленен.

Морфологическая характеристика. Бурундук, обитающий в заповеднике, относится к подвиду *Tamias sibiricus asiaticus* Gmelin, 1788 (Бобринский и др., 1965).

Бурундук – небольшой зверек серовато-бурой окраски с массой тела 42-100 г (табл. 68). Окраска молодых особей несколько ярче, чем взрослых, но волосы у них менее густые, короче и мягче. Самцы и самки окрашены одинаково. Сезонные различия практически не выражены.

Морфометрические характеристики бурундуков (среди самцов 6 взрослых особей), представленные в табл. 69, получены в результате

Таблица 68

**Масса тела бурундуков
района Печоро-Ильчского заповедника
(1987–2001 гг.)**

Месяц	n	M ± m	lim	n	M ± m	lim
Самцы молодые			Самки молодые			
Июнь-июль	57	61 ± 1.04	44-78	37	62 ± 1.26	42-78
Август	60	69 ± 1.2	40-99	49	68 ± 1.18	45-80
Осень	2	71 ± 1.0	70-72	3	67 ± 0.88	65-68
Самцы взрослые			Самки взрослые			
За год	52	77.0 ± 1.01	60-91	16	81 ± 1.88	68-100

**Морфометрические показатели бурундуков
района Печоро-Илычского заповедника, мм
(1987–2001 гг.)**

Признаки	n	M ± m	lim
Самцы			
Длина тела	24	131.6 ± 1.5	113-145
Длина хвоста	17	106 ± 1.5	93-117
Длина задней ступни	21	35 ± 0.5	32-41
Высота уха	16	12.5 ± 0.4	10-15
Общая длина черепа	7	37.3 ± 0.4	34.9-38.4
Кондилобазальная длина	7	33.7 ± 0.6	30.2-35.2
Скуловая ширина	7	19.6 ± 0.6	17.0-21.3
Межглазничная ширина	7	9.6 ± 0.1	9.1-10.0
Длина верхней диастемы	7	9.6 ± 0.4	7.7-10,4
Длина верхнего зубного ряда	7	6.1 ± 0.1	5.8-6.5
Затылочная ширина	6	15.9 ± 0.2	15.6-16.5
Затылочная высота	7	14.1 ± 0.2	13.2-15.3
Самки			
Длина тела	6	136 ± 2.1	130-145
Длина хвоста	4	120.5 ± 5.4	108-131
Длина задней ступни	6	34.3 ± 1,1	30-37
Высота уха	6	11.5 ± 0.7	10-14
Общая длина черепа	4	37.9 ± 0.5	37.0-39.4
Кондилобазальная длина	4	35.1 ± 0.3	34.2-35.5
Скуловая ширина	4	20.6 ± 0.7	19.0-22.2
Межглазничная ширина	4	9.9 ± 0.2	9.6-10.5
Длина верхней диастемы	4	9.6 ± 0,2	9.1-10,0
Длина верхнего зубного ряда	4	5.9 ± 0.3	5.1-6.6
Затылочная ширина	4	16.6 ± 0.5	15.5-18.0
Затылочная высота	4	14.0 ± 0.2	13.5-14.5

отлова на стационарных площадках мечения. Сюда же вошли данные, опубликованные Э.Н.Кудрявцевой (Млекопитающие ..., 1994).

Линяет бурундук один раз в году. Линька сильно растянута и начинается у разных половозрастных групп в разные сроки. Взрослые самцы, как правило, начинают линять в середине апреля, но линька может

сильно запаздывать. Так, 26 июня 1986 г. отловлен взрослый самец в зимнем меху; 3 июня 1989 г. у взрослого самца вылиняла только голова; 10 мая 1984 г. отловлена взрослая беременная самка без признаков линьки (Млекопитающие ..., 1994). У молодых зверьков линька начинается в начале августа и продолжается до сентября включительно. Однако некоторые особи к середине августа линьку уже заканчивают.

Местообитания, убежища. Встречаясь почти во всех лесных стациях, бурундук отдает предпочтение сухим возвышенным местам, богатым валежником.

В равнинном районе заповедника по нашим данным за 1990-2000 гг. чаще встречается в сосняках лишайниковых и зеленомошных (55.7%) и в сухом прибрежном ельнике (34.6%), реже – в смешанном лесу (2.9%), по краю болот (2.9%), опушкам вдоль дорог (2.9%), в зарослях по берегам рек (1%). Очень редко можно встретить зверька на зарастающих гарях и вырубках, на полянах и лугах, в сосняке заболоченном и в лиственничном мелколесье (Млекопитающие ..., 1994). В горной части заповедника бурундук населяет горно-лесной пояс.

Площадь участка обитания в равнинном районе заповедника (окрестности пос. Якша) колеблется от 0.2 до 13.1 га (Млекопитающие..., 1994). В Западных Саянах участок обитания бурундука от 0.2 до 4-9 га (чаще 1-2 га) (Штильмарк, 1967; Никитина, 1972).

Зимнюю спячку бурундуки проводят в гнездах, которые чаще устраивают в норах и редко в дуплах (Телегин, 1980). Гнезда устроены просто: ход до 1.5 м, диаметром 7-10 см заканчивается шарообразной гнездовой камерой диаметром 20-25 см, в которой находятся запасы и гнездо из сухих листьев и зеленого мха. Глубина залегания гнездовой камеры не превышает 70 см. В слепых отнорках устраиваются уборные. Вход в нору располагается под корнями деревьев или валежником, либо на открытом месте. Вход заметить трудно, так как при рытье большая часть земли широко разбрасывается вокруг. Иногда могут занимать старые норы. Бурундуки устраивают и временные убежища, делая в них подстилку, например, из ягеля и древесной трухи. Здесь же обнаруживаются экскременты зверька (Млекопитающие, 1994). (Теплов, Теплова, 1947).

Питание. Материалы по питанию бурундука в Печоро-Ильчском заповеднике опубликованы В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947) и Э.Н.Кудрявцевой (Млекопитающие ..., 1994). Рацион бурундука в заповеднике состоит из растительных и животных кормов. Анализ содержимого защитных мешков, желудков и визуальные наблюдения за кормящимися зверьками в природе и в неволе дают количественные оценки разных компонентов питания бурундука (табл. 70). Список животных кормов дополняется данными В.П. и Е.Н.Тепловых (табл. 71).

Бурундук поедает также лишайники, сережки березы, ивы, ольхи, весной слизывает березовый сок, вытекающий из поврежденных мест

**Состав кормов бурундука
в Печоро-Ильчском заповеднике**
(Млекопитающие ..., 1994; наши данные)

Вид корма	Кормовые пробы из защёчных мешков (n = 22)		Содержимое желудков (n = 16)		Визуальные наблюдения (n = 16)	
	Кол-во проб с данным кормом	Встречаемость (%)	Кол-во проб с данным кормом	Встречаемость (%)	Кол-во наблюдений	Встречаемость (%)
Пустые	-	-	8	50.0	-	-
Содержимое не опр.	-	-	1	6.3	-	-
Шиповник	8	36.4	1	6.3	1	6.25
Малина	6	27.3	2	12.5		
Черника	3	13.6	2	12.5	2	12.5
Клюква	2	9.1	-	-	-	-
Вороника	1	4.5	-	-	-	-
Голубика	1	4.5	-	-	-	-
Брусника	-	-	1 (5 г)	6.3	1	6.25
Морошка	-	-	-	-	4	25.0
Черёмуха	1	4.5	-	-	-	-
Рябина	-	-	-	-	2	12.5
Марьянник	2	9.1	-	-	-	-
Ожика	1	4.5	-	-	-	-
Кислица	1	4.5	-	-	-	-
Лютик ползучий	1	4.5	-	-	-	-
Пушица	-	-	1	6.3	-	-
Грибы	-	-	2	12.5	4	25.0
Хвойных не опр.	-	-	1	6.3	-	-
Кедровый орех	4	18.2	1	6.3	-	-
Ящерица	-	-	-	-	1	6.25
Жир с рыбьих кишок	-	-	-	-	1	6.25

в бересте; яйца мелких птиц, полевок. Мхи поедаются крайне редко. Визуально наблюдали поедание жира с рыбьих кишок. 1 августа 1990 г. на краю болота бурундуком была выедена площадка морошки 1x1.5 м (съедено 2/3 ягод). В неволе бурундуки ели ягоды клубники, малины, кедровые орехи.

**Животные корма бурундука
в Печоро-Илычском заповеднике (n = 20)
(по: Теплов, Теплова, 1947)**

Вид корма	Число встреч, абс.	Вид корма	Число встреч, абс.
Ящерица	3	Саранчовые	3
Мелкие птицы	1	Муравьи и их куколки	2
Гусеницы бабочек	12	Пауки	1
Жуки	6		

У бурундука сильно развит инстинкт запасаения корма, который зверек переносит в нору в защечных мешках. В них помещается до 10 г семян. К осени он собирает в своих жилищах большие запасы семян трав и древесных пород, особенно кедровые орехи (табл. 72)

Размножение. Гон у бурундуков тесно связан с погодными условиями и начинается вскоре после выхода из нор. Так, в районе пос. Якша выход из нор после спячки в разные годы (n = 5) наблюдался 9-26 апреля, а гон отмечался 25 апреля – 20 мая. В предгорном районе 14-18 апреля 1994-95 гг. было поймано 3 половозрелых самца, готовых к размножению. Самцы первыми покидают норы и для поиска самок отходят от норы до 1500 м. В период гона кричат и самцы и самки,

Таблица 72

**Содержимое запасов из одной кладовой бурундука,
найденной 18 сентября 1938 г. в окрестностях Якши
(по: Теплов, Теплова, 1947)**

Названия растений	Количество семян (шт.)	Вес семян (г)	% от общего веса запаса
Малина	212400	354.9	40.1
Брусника	199100	78.8	8.9
Осоки	300900	398.2	45.0
Марьянник	4400	26.6	3.0
Седмичник европейский	2800	15.0	1.7
Ель	900	11.5	1.3
Всего	720500	885	100
Объем запасов	1800 куб. см		

последние на крик не идут, а только откликаются. На крик самки иногда собирается несколько самцов, бывают драки. Первыми спариваются старые самки. При дружной, теплой весне гон проходит в сжатые сроки. Беременность длится примерно месяц (Телегин, 1980). Наиболее ранний срок встречи родившей самки в заповеднике, отмеченный В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947), – 3 июня 1938 г. По нашим данным, у 2-х самок, пойманных 31 мая и 1 июня, были хорошо заметны соски. У одной из них были увеличены молочные железы, что свидетельствует о конце беременности или о начале кормления. В июле значительная часть самок еще кормит потомство (42.1%), часть – уже закончила кормление (36.9%). Часто встречаются яловые взрослые самки (21%). Вероятно, в условиях региона, как и в других частях ареала (Телегин, 1980), бурундуки приносят один приплод. Детеныши, не более 6, рождаются голыми, их вес при рождении около 3 г, полностью шерстью покрываются на 21-й день. Терморегуляция у новорожденных «включается» в возрасте 10 дней. Лактационный период длится около 40 дней. Бурундучата начинают поедать приносимый самкой или имеющийся в гнезде корм с 21 дня жизни, когда они еще слепые. Глаза открываются примерно в месячном возрасте. Нижние резцы появляются в 2-недельном возрасте, верхние – на неделю позднее. Молодые выходят из нор в начале июля и во главе с самкой кормятся в окрестностях всем выводком (Телегин, 1980). Первые молодые зверьки в окрестностях Якши встречены 4 июля (выводок не менее двух молодых, не очень уверенно лазили по деревьям) и 5 июля 1995 г. (на маршруте в 10 км в пяти местах наблюдали молодых бурундуков). Первые молодые зверьки, попавшиеся в живоловки, зарегистрированы на равнинной площадке 3 июля 1998 г. и 9 июля 1995 г., на предгорной – 6 июля 1995 г. и 10 июля 1994 и 1995 гг.

Примерно через 2 месяца после рождения выводки распадаются. К осени бурундучата достигают размеров взрослых. Половозрелыми становятся на 10-11 месяц жизни. По литературным данным, предположительная максимальная продолжительность жизни до 8 лет (Лэк, 1957; Телегин, 1980). По нашим данным, в природе бурундуки вряд ли часто живут дольше 2.5-3 лет. Предельный срок наблюдения за одной и той же помеченной особью, отмеченный нами, не превышает 2-х лет. На площадке в равнинном участке заповедника молодая самка первый раз попала 5 сентября 1993 г., последний – 5 июля 1995 г. (всего 18 отловов, в 1994 и 1995 гг. размножалась). В предгорном районе на площадке мечения молодая самка впервые попала в ловушку 11 июля 1995 г., последний – 22 июля 1997 г. (5 отловов, в 1996 и 1997 гг. размножалась). Всего отмечено 36 бурундуков, попадавших повторно в последующие годы: 14 на равнинной (71.4% – самцы) и 22 на предгорной площадках мечения (72.7% – самцы).

Структура популяции. У 293 бурундуков, попавшихся в ловушки на площадках в 1972-2001 гг. (135 особей на равнинной и 158 на предгорной), были определены пол и возраст. На равнинной площадке самцы преобладали более чем в 2 раза (68.2%). Среди них взрослых было 26.1%. Среди самок взрослые составили 11.6%. На предгорной площадке тоже преобладали самцы (57.6%), среди которых доля взрослых составила 29.7%. Среди самок взрослых было 21%. По данным В.П.Теплова (1954), из 176 обследованных взрослых бурундуков в районе заповедника самцы составили 43%, а среди молодых неполовозрелых – 60%. Преобладание самцов в популяциях бурундука из других регионов отмечено Н.Г.Шубиным (1964) и О.Н.Шубниковой (1962).

Сезонная и суточная активность. Бурундуки залегают в спячку в сентябре-октябре. Средний срок последней встречи зверька осенью в равнинном районе заповедника (n = 31) – 1 октября (крайние даты: 9 сентября 1993 – 7 октября 1988). Обычно бурундук уходит в нору за 5-10 дней до выпадения снега. Если снег выпадает поздно, то залегают при наступлении дней с отрицательной температурой воздуха. Первыми залегают взрослые упитанные бурундуки, позднее молодые. В районе заповедника пребывание в норе составляет в среднем 199 дней (150-245 дней при n = 30). В Западной Сибири, по данным В.И.Телегина (1962), – 135-185 дней, из них в состоянии спячки-оцепенения – 110-145 дней.

Пробуждается в марте–мае. В равнинном районе заповедника средняя дата выхода бурундука за 59 лет – 19 апреля (ранняя – 25 марта 1947 г., поздняя – 25 мая 1975 г.) В предгорном районе за 25 лет наблюдений средняя дата выхода 23 апреля (ранняя – 28 марта 1996 г., поздняя – 27 мая 1969 г.). Активный период в районе заповедника составляет в среднем 169 дней (135-209, n = 31).

Активность, в значительной степени, зависит от погодных условий. Так, в сентябре 1987 г. бурундуки были активны при теплой погоде, держались в гнездах при понижении температуры до -2° , с дождем, снегом и северным ветром, и вновь выходили на поверхность после потепления (Млекопитающие ..., 1994).

Бурундуки очень чувствительны к солнечной радиации и жаре. Достаточно зверьку побыть 25-40 минут на солнце, как наступает тепловой удар, нередко заканчивающийся смертью. Бурундуки реагируют на предстоящую смену погоды (Телегин, 1980). По приметам, если бурундук кричит вечером, то утром изменится погода. Считают также, что бурундуки кричат за 20-30 минут до большого дождя. Последнее подтвердилось и нашими наблюдениями.

Бурундук – зверек очень любопытный, но пугливый. Звуковая сигнализация при опасности – булькающие звуки и реже свист. Хорошо лазает по наклонным деревьям вверх и вниз головой, но неохотно прыга-

ет с ветки на ветку и с дерева на землю (Млекопитающие ..., 1994). Некоторые встречи с бурундуком в природе ставят под сомнение его пугливость. Так, 26 сентября 1995 г. в районе избы Строганая доска два зверька совершенно безбоязненно, не обращая внимания на двух человек, стоящих неподалеку, объедали жир с рыбьих кишков. В лагере сенокосчиков с 20 июля по 3 августа 2001 г. жил бурундук, который быстро освоился, собирал остатки пищи со стола, грыз морковь, свеклу, картофель, устроил гнездо под палаткой из рулона туалетной бумаги.

Миграции, кочевки. Расселение молодых бурундуков происходит, в основном, во второй половине августа – сентябре. На площадках мечения в равнинном и предгорном районах заповедника естественное расселение наблюдали неоднократно в 1 и 2 декаде августа. Так, самец 1991 года рождения в период с 27 июля по 15 августа прошел расстояние в 1400 м, потом был изъят; другой самец 1993 года рождения с 8 по 20 августа прошел расстояние в 2.5 км, прочно обосновался на новом месте, и неоднократно попадался здесь на следующий год.

На площадках мечения проведен ряд опытов по изучению хоминга бурундука. Зверьков перемещали внутри площадок и за их пределами (Млекопитающие ..., 1994; Теплова, Сокольский, 1997; Теплова, Сокольский, 2000). На обеих площадках в 1989-2001 гг. были перемещены 62 зверька. Результаты опытов представлены в табл. 73.

Численность. О численности бурундука в заповеднике можно судить по результатам отлова зверьков в беличьи живоловки в 1971-2001 гг. (табл. 74). В 1986 и 1987 гг. в предгорном районе заповедника отмечена глубокая депрессия численности бурундука: в живоловки не попало ни одного зверька. В остальные 28 лет средняя попадаемость зверьков⁵ на 100 ловушко-суток составила 0.08 особей (от 0.01 до 0.25). В равнинном районе заповедника за 31 год отлова средняя попадаемость составила 0.05 особей (от 0.01 до 0.15).

В период с 1972 по 2001 гг. численность бурундука по результатам отлова повышалась и в равнинном, и предгорном районах ($r = 0.76$ и 0.19 соответственно). Рост численности бурундука может быть связан с очаговым усыханием ели в середине 70-х гг. в обоих районах, в результате чего произошел вывал погибших деревьев и осветление. Такие участки зарастают в основном малиной и шиповником, что улучшает кормовую базу бурундука, питающегося большей частью семенами растений.

Предположительно на 1 га равнинной площадки обитает в среднем не менее 0.14 ± 0.02 особи (0.04-0.37), на 1 га предгорной площадки приходится в среднем не менее 0.11 ± 0.02 (0.02-0.28) особей. В кедрово-пихтовых лесах Алтая на высоте 500-700 м плотность бурундука

⁵ Без учета повторно отлавливаемых зверьков

**Результаты опытов по изучению хоминга бурундуков
в Печоро-Илычском заповеднике в 1989-2001 гг.**

Параметры	Самцы молодые	Самки молодые	Самцы взрослые	Самки взрослые
Количество особей	28	19	12	3
Количество отловов	189 (по 1-22)	70 (1-15)	79 (1-28)	26 (4-12)
Расстояние, на которое перемещали (м)	100-3500	100-3000	180-2500	280-2300
Количество перемещений	74 (1-12)	32 (1-4)	17 (1-2)	3 (по 1 разу)
Дней наблюдений	1-43	1-291	1-443	4-329
Двигались «к дому»	49 (66.2%)	14 (43.7%)	6 (35.3%)	
Двигались «от дома»	3 (4.1%)	2 (6.3%)		
Обосновались на новом месте	4 (5.4%)	2 (6.3%)	1 (5.9%)	
Судьба неизвестна	18 (24.3%)	14 (43.7%)	10 (58.8%)	3 (100%)

Примечание. Доля (в %) подсчитывалась отдельно для каждой половозрастной категории

составляет 1 зверек на 1 га; на высоте 900-1000 м – 2 зверька; на высоте 1200-1500 м – 1 зверек (Шапошников, 1956). В травянистых кедровниках среднегорий Западного Саяна бурундук в среднем составлял 6.7 экз./га (Штильмарк, 1963).

Динамика численности бурундука в обоих районах заповедника за 30 лет не была синхронной ($r = 0.19$), возможно, это свидетельствует об автономном развитии популяций.

В равнинном районе обнаружена положительная корреляция изменения численности бурундука и численности других видов, попадающих в ловушки: летяги ($r = 0.59$), ласки ($r = 0.40$). В предгорном темнохвойном районе такая же корреляция выявлена для летяги ($r = 0.42$) и красной полевки ($r = 0.47$).

Не обнаружена связь между урожаями хвойных пород (ель, кедр, пихта, сосна) и попадаемостью бурундука в ловушки ни в год урожая, ни на следующий (Теплова, Сокольский, 2000).

Численность бурундука в заповеднике по результатам отлова на постоянных площадках в 1971-2001 гг.

(экз. на 100 ловушко-судок)

Год	Районы		Год	Районы	
	равнин- ный	предгор- ный		равнин- ный	предгор- ный
1971	0.01		1987	0.09	0
1972	0.01	0.04	1988	0.1	0.01
1973	0.01	0.07	1989	0.15	0.02
1974	0.01	0.11	1990	0.07	0.03
1975	0.01	0.1	1991	0.07	0.03
1976	0.01	0.23	1992	0.06	0.23
1977	0.05	0.04	1993	0.04	0.12
1978	0.01	0.02	1994	0.09	0.11
1979	0.02	0.07	1995	0.13	0.25
1980	0.01	0.06	1996	0.13	0.18
1981	0.04	0.13	1997	0.11	0.05
1982	0.01	0.01	1998	0.09	0.13
1983	0.03	0.01	1999	0.05	0.07
1984	0.01	0.01	2000	0.13	0.07
1985	0.03	0.03	2001	0.11	0.09
1986	0.01	0			

По результатам учетов бурундука с лайкой на стационарных маршрутах близ пос. Якша на заповедной и сопредельной с ней территории численность бурундука на 10 км составила в среднем начиная с 1987 г. в заповеднике 2.1 ± 0.42 (от 0 до 5), на сопредельной территории – 3.9 ± 0.52 (от 0 до 8).

Враги, гибель, паразиты. К врагам бурундука относится большинство хищных зверей и птиц. Среди птиц это – канюк, черный коршун, пустельга, филин. Из млекопитающих – медведь, который раскапывает норы в течение всего периода своей активной жизни, но наиболее часто осенью, соболь, куница, колонок, норка, лисица, рысь. В окрестностях поселков и деревень значительно сокращают численность бурундуков кошки и собаки. В осенне-зимнем питании куниц и соболей встречается очень редко – в 0.1% желудков и кишечника с содержанием. В экскрементах куниц и соболей, собранных в бесснежный период в 1962-2000 гг., бурундук встречен в 0.16% данных (Сокольский и др., 2001). По данным В.П.Теплова и Е.Н.Тепловой (1947), бурундук встречен в 3% проб, относящихся к бесснежному периоду питания

лисицы и лесной куницы, обнаружен в 1.4% случаев в питании филина и в 1.7% в остатках пищи канюка. По материалам С.С.Донаурова (1948), бурундук встречен в питании филина в 1.1%, канюка и пустельги – в 9.8 %. В 80-х гг. в погадках и остатках добычи тетеревиц и канюка (материалы Н.Д.Нейфельда) бурундук составил 3.4% (Млекопитающие ..., 1994).

В районе заповедника на бурундуках были обнаружены блохи: *Ceratophyllus tamiar*, *Tausopsylla octodecimdentata*, *Ctenopsyllus bidentatus*, *Catallagia* и клещи *Ixodes trianguliceps*. Кроме того, в подстилке был обнаружен один клещ из рода *Engamasus* (Теплов, Теплова, 1947).

Промысловое значение. Шкурка бурундука относится к весенне-летним видам пушнины. Промысел ведется с давних пор. Еще в «Про странном землеописании Российского государства» (1784) говорится о промысле бурундука. До 1914 г. промысел бурундука в России определяли примерно в 300 тыс. шкурок в год. Особенно интенсивно его промысел развивался с конца 20-х гг. и до середины 30-х гг. прошлого века, затем объем заготовок стал падать (Телегин, 1980). В Республике Коми, по данным заготовок по 1948 г., промысел бурундука начался лишь с 1927 г. Ежегодно добывали от 500 до 7500 штук. В настоящее время бурундука добывают только случайно (Млекопитающие ..., 1994).

Семейство Бобровые – *Castoridae*

Обыкновенный бобр – *Castor fiber*

Linnaeus, 1758

История реакклиматизации бобра. Распространение. Территория Печоро-Илычского заповедника и прилегающие к ней районы были в прошлом северной границей ареала бобра на северо-востоке европейской части России.

В середине XVIII в. бобры обитали в этих местах в значительном числе, но к началу XIX в. были почти полностью выбиты местными промышленниками, интенсивно осваивавшими верховья Печоры и ее притоки. По данным Э.Д.Гофмана (1856), последний бобр был добыт на р. Кисунья (приток р. Унья) примерно в 1817-1820 гг. Сведения о добыче последних бобров на р. Илыч, относящиеся примерно к 1874 г., приведены Ф.Ф.Шиллингером (1929). На территории заповедника и в смежных с ним угодьях звери были выбиты еще в начале 19 века. Память о некогда обитавших здесь бобрах сохранилась в названиях рек, ручьев, урочищ. В бассейне Печоры и Илыча это, например: Бобровая рассоха, Бобровка, Бобровая курья, Мой-ель (Бобровый ручей), Мой-ди

(Бобровый остров), Мойпыкеда-ель (ручей, перегороженный бобром), Мойкьем-ель (ручей, где добывается бобр).

В настоящее время в некоторых местах, например на реках Б. Шежим и Кедровка, в подмываемых берегах обнаруживаются древние бобровые плотины, столетия назад погребенные под пойменными отложениями.

В связи с поставленной перед заповедником задачей по восстановлению популяции бобра возникла необходимость детального обследования водной сети, которое было осуществлено с 1936 по 1939 гг. В этой работе приняли участие К.М.Ивченко, Л.Б.Ланина, С.С.Донауров, В.П.Теплов. Для реакклиматизации были выбраны реки Большой Шежим и Кедровка.

Первый выпуск бобров в Республике Коми был осуществлен на территории заповедника в верховьях Печоры на ее правом притоке р. Б. Шежим 6 сентября 1938 г. 10 бобров черного окраса были отправлены из Воронежского заповедника. Среди них только 3 зверя достигли половой зрелости. Наблюдения за бобрами с момента их выпуска вел сотрудник заповедника С.С. Донауров (1947), но, к сожалению, начавшаяся Великая Отечественная война прервала эти наблюдения.

Второй выпуск был проведен на р. Кедровке, правом притоке Печоры, 20 сентября 1940 г. Здесь выпустили 4 самки и 6 самцов «черных» бобров, привезенных из Воронежского заповедника.

Наблюдения за бобрами на реках Б. Шежим, Кедровка и вышедшими на Печору зверями проведены научными сотрудниками Е.Н. и В.П.Тепловыми и наблюдателями охраны заповедника.

Первые сведения о результатах акклиматизации бобра в заповеднике опубликованы Е.Н. и В.П.Тепловыми (1947) и В.П.Тепловым (1960).

Результаты реакклиматизации оказались успешными. Численность бобров нарастала. Появилась возможность проводить отловы животных для расселения их по Республике Коми и другим регионам России. Бобр стал постоянным объектом внимания научных сотрудников заповедника. В разные годы его изучением занимались Г.Г.Шубин, В.С.Поярков, Ю.П.Язан, К.О.Мегалинский, С.М.Сокольский, А.Б.Бешкарев. С 1980 по 1985 гг. наблюдения за бобрами, учет бобровых поселений, обследование водоемов заповедника и его охранной зоны проводил В.В.Теплов. Результаты исследований частично опубликованы (Теплов, 1986, 1989). В последующие годы нами проводились регулярные учеты бобровых поселений на реках Б. Шежим, Кедровка, Печора.

В настоящее время бобр распространен в Республике Коми в пределах южной тайги и почти по всей среднетаежной зоне – примерно до 62° 30' с. ш. к северу (Млекопитающие ..., 1994).

**Масса тела (кг) и размеры (см) взрослых бобров
из разных регионов**

Параметры	Верхняя Печора* (n = 49)	Средняя Вычегда	Конда - Сосьва (n = 29)	Северо-Запад (n = 24)	Воронежские, выпуск (n = 6)
Масса тела	23.3 ± 0.82	21.4 ± 0.5	18.8 ± 0.5	-	19.9 ± 0.6
Длина тела	88.6 ± 1.30	85.6 ± 0.6	80.7 ± 0.7	80.9 ± 0.6	83.7 ± 1.0
Длина хвоста	29.1 ± 0.74	29.0 ± 0.3	25.7 ± 0.2	26.5 ± 0.2	28.5 ± 0.1
Ширина хвоста	14.7 ± 0.35	13.0 ± 0.2	12.7 ± 0.2	13.2 ± 0.2	13.9 ± 0.1

* Используются опубликованные материалы: Язан, 1972; Соловьев, 1991; Млекопитающие ..., 1994; Васин, 1989; Данилов, Каньшиев, 1983.

Морфологическая характеристика. Обыкновенный бобр – самый крупный представитель отряда грызунов. Длина тела восточноевропейского бобра печорской популяции у взрослого животного достигает 95 см, масса тела – 29.2 кг. Бобры из бассейна верхней Печоры и бассейна Вычегды в новых физико-географических условиях стали крупнее и имеют более длинный и широкий хвост по сравнению с воронежскими бобрами, а также животными из других регионов России (табл. 75). Интересно заметить, что аборигенный североазиатский подвид бобра из бассейна Конды и Сосьвы мельче не только акклиматизированных зверей, но и воронежских бобров.

У восточноевропейских бобров различают бурую и черную цветовые морфы. Печорская популяция состоит из зверей-меланистов воронежского происхождения. По свидетельству Ю.В. Дьякова (1975), это – единственная из сохранившихся меланистических группировок бобров, искусственно созданных на европейской части России.

Среда обитания. Местообитания. Качество среды обитания бобров складывается из комплекса условий, определяемых категорией водоема, защитными условиями, растительной ситуацией на доступном для бобров пространстве вдоль берегов в районе бобровых поселений.

В заповеднике бобры охотнее селятся на малых реках, шириной от 1 до 10 м, грунт берегов которых имеет тяжелый механический состав, что создает хорошие условия для рытья нор. Высокие берега, задер-

нованные полностью или с нависающим дерновым слоем, затопляются только в очень высокие паводки. Малые реки имеют сильно извилистые участки. На мысах, которые образованы крутыми поворотами речки, обычно находятся большие запасы ивняков и травянистой растительности. Водоемы других типов заселяются зверями менее охотно.

Изменение уровня воды на реках наиболее сильно влияет на бобров в паводки. Заторы, которые образуются иногда во время ледоходов, вызывают быстрый и высокий подъем уровня воды, и отрицательно сказываются на бобрах. Образование заторов в годы с поздним ледоходом, если это случается в период наличия у бобров молодняка, может вызывать гибель части приплода. Подобные явления наблюдались на реках заповедника весной 1948 и 1952 гг. Осенние паводки также отрицательно влияют на бобров, унося часть заготовленных запасов корма. Подобные случаи наблюдались в заповеднике неоднократно. Так же неблагоприятен низкий уровень воды в летнее время. Бобры в этот период вынуждены заниматься строительством плотин, хаток, рытьем каналов и нор. В некоторых случаях звери покидают на время свои поселения в поисках новых мест, пригодных для обитания. В годы с устойчивым высоким уровнем воды в речной сети экологические условия для бобров улучшаются в связи с большей доступностью кормов и сокращением объема строительных работ.

Изучением защитных условий в местах обитания бобра в заповеднике занимались С.С.Донауров (1947) и Ю.П.Язан (1972). Этот фактор в сочетании с кормовыми условиями является, по всей видимости, самым главным в наших условиях.

С учетом ландшафтных районов заповедника и водотоков разного порядка разработан перечень категорий водоемов (табл. 76), заселяемых бобрами (Язан, 1972).

Для каждой категории водоемов характерен определенный набор наиболее распространенных типов угодий. Наибольшей относительной плотностью (количество бобров на 1 км береговой линии) в заповеднике обладают ивняки кустарниковые в предгорном районе – до 1.8 животных на 1 км береговой линии. Наименьшая плотность характерна для ивняков древовидных – 0.7 зверей. Невысокой емкостью угодий обладают березняки на предгорных реках (0.5), ивняки кустарниковые на равнинных реках (0.3), березняки с осинниками (0.5) и ивняки кустарниковые на ключах – небольших ручьях (0.4).

Строительная деятельность и типы поселений. Бобры верхней Печоры используют в качестве убежищ норы, хатки, полухатки. На реках с высокими берегами разного механического состава они обитают в норах, а на водоемах с низкими или заболоченными берегами в хатках. Полухатки строятся в тех случаях, когда нора проваливается или

Категории водоемов и типы угодий
(по: Язан, 1972)

Категория водоема	Типы угодий	Плотность на 1 км береговой линии
Горные реки	Ивняки кустарниковые	-
Предгорные реки	Ивняки кустарниковые	1.8
	Ивняки древовидные	0.7
	Березняки	0.5
Равнинные реки	Ивняки кустарниковые и древовидные	0.3
	Осинники	-
	Осинники с ивняками	-
Ключи	Березняки с осинниками	0.5
	Ивняки с березняками	-
	Ивняки кустарниковые	0.4
	Березняки с ольшаниками	-
Озёра	Березняки с ивняками	-
	Березняки	-

обсыхает ее вход. Последние два типа жилищ бобры сооружают крайне редко.

Хатки. В наших условиях это строения, воздвигнутые на месте естественных пустот и углублений на почве. Хатки бывают постоянные и временные «весенние», которыми звери пользуются во время весеннего подъема воды. Постоянные хатки состоят из одного или двух этажей и имеют несколько выходов. Сооружаются они обычно в поселениях прудового типа. Величина построек зависит от продолжительности использования их хозяевами и размера семьи (табл. 77).

Строительным материалом для постройки служат палки и прутья различной длины и диаметра, обычно это остатки древесного корма (ива, береза, черемуха), а также различный древесный мусор, который звери находят по берегам водоема, трава и, очень редко, камни небольшого размера. Весь материал послойно укладывается бобрами в различных направлениях, и каждый слой скрепляется илом. Во время строительства звери тщательно закладывают и замазывают все отверстия в хатке. Глубина канав у хаток, в которые выходят бобры, достигает 1–3 метра.

В русловых поселениях бобры живут в норах, но делают «весенние» хатки, которые имеют один выход и используются как временные убежища в период подъема воды (иногда несколько недель). Встреча-

**Характеристика хаток
в Печоро-Илычском заповеднике**

Место расположения хатки	Диаметр основания, м	Высота, м	Количество выходов
«Пещёрка»	1.8	0.8	2
У острова Еловый	4.5	1.57	4
Ручей на 4 км по р. Б. Порожная	2	1.3	2
Ручей в 4 км выше устья р. М. Порожная	3	1.7	6
р. Печора, в 9 км выше «Верхних ключиков»	4.5	1.8	3
р. Укью, 10 км	5.8	2.5	4
«Весенние» хатки			
р. Кедровка, 15 км	3.43	0.48	1
р. Кедровка, 27 км	5.4	1.43	1
р. Кедровка, 60 км	2.5	0.77	1
р. Кедровка, 60 км	1.9	0.63	1

ются постройки, которыми звери в этот период пользуются не один год. Бобры оставляют их только после спада воды и переселяются в норы. Обычно эти хатки небольшого размера, но бывают и исключения. К ним принадлежат временные хатки, характеристики которых приведены в табл. 75.

Временные хатки бывают двух типов. Первый тип представляет собой груды веток, палок, сухой травы, не скрепленной илом; она находится на берегу реки около воды или в нескольких метрах от нее. Обычно под такой постройкой бывает углубление в земле (лежка), выстланное древесными стружками, где звери отдыхают. Второй тип постройки похож на постоянную хатку, но отличается тем, что имеет один выход в воду.

Полухатки. Это норы, в которых обвалившаяся или обнажившаяся передняя часть входа заложена различным строительным материалом и замазана илом. В обычных условиях встречаются очень редко. Такие строения найдены в трех поселениях бобров: в устье Красной речки, на р. Малая Порожная и на ручье Келыя. В первых двух поселениях найдено по одной полухатке, а в третьем – две. Все полухатки обнаружены в годы с низким уровнем воды, когда обнажаются выходы из нор.

Норы. Основной вид постоянных жилищ и временных убежищ бобров в верховьях Печоры. По характеру и времени использования раз-

личают норы постоянные и временные, используемые бобрами во время подъемов уровня воды весной и осенью. Постоянные норы делятся на жилые, кормовые и глубинные норы—убежища. Жилая нора имеет иногда две или три гнездовые камеры, в одной из которых живут взрослые звери с приплодом текущего года, а в других остальные члены семьи. В такой норе обычно бывает несколько выходов в воду. В поселениях, где бобры живут долго, нор бывает много. Так, в поселении на Бобровом озере в июне 1941 г. было найдено 16 нор, в июле 1943 г.— 41 нора, к 1951 г. насчитывалось уже 50 нор. В поселении на 51 км р. Кедровки отмечено 27 нор, из которых посещались только 4 (Язан, 1972). Бобры копают новые норы по мере разрушения старых жилищ.

Помимо жилых нор в каждом бобровом поселении есть кормовые и глубинные норы. В первых звери поедают корм, а во вторых — спасаются от преследователей. Такие норы всегда расположены на некотором удалении от гнездовой норы. Кормовая нора бывает длиной 2—3 м, с одним-двумя ответвлениями, а то и без них. Глубинные норы имеют длину 3—5 м. Обычно они почти полностью залиты водой, в них есть небольшой запас воздуха и имеется несколько отнорков и выходов.

Плотины. Наиболее заметные и оригинальные бобровые постройки, служащие для поддержания необходимого уровня воды в районе поселения. Материал, из которого звери делают плотины, тот же, что используется для строительства хаток. Если мало древесного или кустарникового материала, бобры строят плотины из дерна, травы и ила. Такие плотины обычны на старицах. На строительство плотины бобры затрачивают около месяца и начинают ее делать, когда спадает весенняя вода. Плотины в заповеднике обычно сносятся половодьем, но звери вновь строят их. Первая плотина была построена бобрами на Бобровом озере в 1941 г., на следующий год после выпуска зверей. Размеры плотин различны. В 50-х гг. самая большая плотина длиной 50 м была найдена на ручье, впадающем в р. Большой Шежым на 49 км от устья (Язан, 1972). За время наших исследований было измерено 76 плотин. В среднем их длина равна 9.4 м, высота 0.73 м, ширина 0.48 м. В июле 1981 г. на правом берегу р. Большая Порожная в 7 км от устья в поселении прудового типа была обнаружена плотина длиной в 50 м, высотой 0.9 м, шириной 0.8 м. Ширина зеркала пруда, образованного этой плотинной, была равна 150 м. За год до этого здесь было две плотины размером 2 м и 4 м, высотой 0.4 м и шириной 0.6 м с прудом шириной 25 м.

Иногда для строительства плотин используются камни. На притоке р. Большая Порожная была найдена плотина, сделанная полностью из камней, скрепленных илом, длиной 15 м, высотой 0.45 м и шириной 0.75 м. Этот факт представляет интерес, поскольку имеются сообщения о «каменных» плотинах только для канадского бобра в Америке

(Львов, 1934). Сооружение плотин из камня, видимо, является особенностью бобров в горных местностях. Ю.В.Дьяков (1975) отмечает, что бобры, живущие в горных реках, предгорьях и в равнинной части Европы, где имеются ледниковые отложения, иногда используют для сооружения плотин камни. В.А. Соловьев (1991), сообщая об использовании бобрами камней при сооружении хаток и плотин в регионе, отмечает, что наибольшее количество обнаруженных камней в плотине – 30 шт. и «много мелких».

Животные сооружают не только большие, но и маленькие плотины 1–2 м длиной, так называемые кормовые, основное назначение которых – подвести воду как можно ближе к запасам кормовой растительности. О маленьких «кормовых» плотинках сообщает Ю.П.Язан (1972).

Количество плотин в поселениях неодинаково и непостоянно. В поселении может быть несколько плотин, но может быть и одна. В годы с высоким уровнем воды плотины встречаются только в поселениях прудового типа – на ручьях или в самых верховьях речек. Максимальное количество плотин, которое нам удалось обнаружить в одном поселении, равнялось пяти.

Каналы. Один из видов сооружений, которые бобры делают у нас довольно редко. Иногда каналы встречаются в комплексе с кормовыми плотинами. Для рытья каналов звери обычно используют русла мелких ручьев и пересыхающих водотоков, пересохшие старицы и естественные понижения, которые они углубляют и расширяют. Так, на р. Б. Шежим бобры строили канал в русле пересыхающей старицы. По краям канала лежали кустики осоки, палочки, веточки, выброшенные «строителями» вместе с илом. Через пять дней основная работа была закончена, но звери продолжали расширять и углублять канал. Длина канала была равна 26 метрам, ширина 65 и глубина 45 сантиметрам. Это гидросооружение соединило отдельные озерки в старице и саму старицу с рекой, что дало возможность бобрам передвигаться по воде к зарослям ивы.

Каналами бобры спрямляют русла рек. Осенью 1980 г. на 23 км р. Б. Шежим звери прорыли 6–метровый канал и спрямили 100 метровую излучину реки. Весной во время паводка в этом месте образовался завал из бревен, вода начала размывать канал. Через пять лет река промыла себе новое русло шириной в 5 метров. На месте излучины начала образовываться старица с мутной водой и слабым течением. Осенью 1995 г. на 22 км р. Кедровка бобры прокопали 50–метровый канал и спрямили излучину длиной около 1 км. Весной следующего года здесь образовался завал из бревен, и вешняя вода стала размывать канал. За семь лет река промыла русло шириной около 6 метров. Заход в старое русло оказался совершенно замытым, вода в нем едва сочится, глубина от 2 см до 1 метра. Здесь начинает образовываться

старица. Аналогичные явления описывает В.А.Соловьев (1991) для водоемов Валдайской возвышенности и рек Южная и Северная Кельма в Республике Коми и называет эти явления «омоложением русла».

Питание. В свое время этот вопрос был освещен сотрудниками заповедника достаточно полно (Ланина, 1939; Донауров, 1947; Теплова, Теплов, 1947; Язан, 1972; Бешкарев, 1976).

Летом бобры кормятся преимущественно травянистыми растениями, из которых предпочтение отдают таволге вязолистной (*Filipendula ulmaria*), дуднику лесному (*Angelica silvestris*), крапиве двудомной (*Urtica dioica*), борщевiku сибирскому (*Heraclеum sibiricum*), сабельнику болотному (*Comarum palustre*) и, местами, нарциссии холодной (*Nardosmia frigida*). Во второй половине августа, когда трава грубеет, они начинают интенсивно использовать побеги и листья древесно-кустарниковых пород. Звери едят также и водные растения: кубышку (*Nuphar lutea*), рдесты (*Potamogeton* sp.) и другие, однако общая масса этих кормов в бассейне верхней Печоры ничтожно мала и не имеет существенного значения в питании бобров. Набор травянистых кормов в питании бобра в бассейне Вычегды (Млекопитающие ..., 1994) значительно отличается от приведенных нами данных.

Предпочитаемыми древесно-кустарниковыми кормами печорских бобров Ю.П.Язан (1972) называет иву и березу. Осина ввиду малочисленности относится им к второстепенным кормам. Обнаруживается предпочтение отдельных видов древесных кормов по сезонам: ива – в основном осенью, очень редко зимой; береза – в основном зимой и весной, отчасти осенью. В местах, где запасы ивняков невелики, во все сезоны года преобладает в корме береза. Интересно замечание Ю.П.Язана (1972) по поводу использования бобрами ольхи: «Ольха в условиях бассейна верхней Печоры является своего рода индикатором, определяющим обеспеченность бобров древесными кормами. Поедает бобр ольху – значит голоден и не обеспечен кормами» (стр. 252). Кроме названных видов бобры потребляют черемуху и пихту.

В.А.Соловьев (Млекопитающие ..., 1994) отмечает, что в целом по региону бобр во всех случаях отдает предпочтение осине, которая при обилии составляет в осенне-зимнем питании 95–100%. Только с истощением запасов осины бобр переходит на другие виды кормов, в первую очередь иву и черемуху, затем рябину и только потом – березу и серую ольху.

На конкретных водоемах рацион бобра складывается в зависимости от состава древесно-кустарниковой растительности и степени ее доступности.

Отмечено предпочтение бобрами коры с деревьев диаметром 5–10 см, достаточно часто с деревьев до 20 см в диаметре и очень редко – с более толстых деревьев (Язан, 1972).

Деревья и кусты подрезаются бобрами обычно на высоте 30 см, но зимой встречаются пни до 1 м и выше. Их размер зависит от высоты снежного покрова. Диаметр деревьев обычно не превышает 25–30 см, хотя известны случаи, когда используемые бобрами деревья были диаметром 46 см и 62 см. Толстые деревья используются бобрами для еды в очень ограниченной степени, а иногда и не используются совсем. Валяются они, видимо, для стачивания резцов (Язан, 1972). Деревья срезаются во всех направлениях, в зависимости от их наклона к плоскости земли. Часто подгрызенные деревья падают в реку, потому что бобры начинают резать дерево со стороны реки, с ближайшего расстояния от воды. Сваленные деревья звери разделяют на чурки и стаскивают их в воду, частично объедают кору, мелкие ветки, листья поедают на месте. Запас кормов бобры устраивают в непосредственной близости от гнездовых нор. Помимо запасов в воде, они иногда устраивают склады корма прямо на берегу, и используют их зимой через подснежные тоннели. Заготовку древесно-кустарниковой растительности звери начинают со второй половины августа и продолжают вплоть до ледостава, после которого обеспеченные кормами бобры редко выходят на дневную поверхность, если температура воздуха ниже 10° мороза. В такие периоды жизнедеятельность животных ограничена подледным пространством, где они питаются заготовленным кормом.

Видимо, в лечебных целях изредка звери грызут ель, сосну и кедр.

На северо-западе России бобр также предпочитает осину и некоторые виды ив, но при их отсутствии основным кормом может быть и береза. В целом бобр использует доступный и массовый корм. (Данилов, Каньшиев, 1983).

Основной особенностью питания бобра является большая пластичность, как в географическом плане, так и в пределах одного региона. В качестве основного корма в отдельных регионах могут выступать растительные объекты, которые в других местах являются второстепенной или плохо поедаемой пищей. Рационы бобров даже из близко расположенных поселений могут значительно различаться, что определяется различиями в составе окружающей растительности, в наличии массовых и доступных для зверей растений.

Конкурентами по питанию являются заяц-беляк и лось. Первый не создает большой нагрузки на веточные корма в печорской тайге. Лоси, концентрирующиеся в местах, где обитают бобры, обгладывают поваленные ими деревья почти полностью. Большая нагрузка приходится и на кустарниковые ивняки, у которых лоси объедают листья вместе с вегетативными побегами. В результате кормовая база бобров ухудшается, отмечались случаи, когда звери вынуждены были покидать такие места.

Размножение. По результатам взвешивания бобрят и степени стерильности поверхности зубов определялся их возраст и ориентировочные даты рождения. В 21.8% рождение бобрят приходится на вторую половину мая и вторую половину июня. Большая часть печорских бобрят (56.4%) рождается в начале-середине июня, на полтора месяца позже воронежских. Учитывая сроки рождения молодняка 19 мая – 23 июня и продолжительность беременности (105-107 дней), можно установить, что сроки спаривания печорских бобров приходятся на период с начала февраля по начало марта (Язан, 1972).

Промежуток между двумя последовательными родами в среднем 2 года (Язан, 1972). Средний показатель плодовитости самок около 3-х детенышей. Доля самок с 1 эмбрионом составляет 26%, с 2–13%, с 3–39% и 4–22%. По нашим данным на одну бобровую семью в среднем приходится два бобренка.

Среднегодовой прирост населения бобров верхней Печоры по расчетам Язана (1972) составляет 19%. По другим оценкам он равен 39% (Теплов, 1960) или 7.6% (Соловьев, 1989). Так или иначе, в целом за первые 17 лет после реакклиматизации количество бобров в бассейне верхней Печоры выросло в 18 раз (Язан, 1972).

Сроки размножения у бобров могут сильно варьировать в зависимости от окружающих условий, что позволяет им приспосабливаться к обитанию в разных регионах страны.

На северо-востоке Европейской России при низкой плотности населения и изобилии кормов самки бобров могут участвовать в размножении с годовалого возраста и давать приплод до 23-24 лет при реальной продолжительности жизни в природе самок около 10 лет, самцов -15 (Соловьев, 1991, Млекопитающие ..., 1994).

Сезонная и суточная активность. Особенности поведения. Данные по сезонной и суточной активности бобров обобщены и опубликованы (Язан, 1972). Здесь мы приводим сведения о встречах зверей из архива заповедника и материалы, полученные нами во время наблюдений за бобрами с 1971 по 2000 гг.

Анализ архивных материалов свидетельствуют, что бобры наиболее активны и чаще встречаются в мае и начале июня. В этот период прибрежная растительность еще не поднялась, листва не распустилась. Пейзаж прозрачен. Наблюдатели встречают бобров в любое время суток, сидящими открыто на берегах, кормящимися или плавающими. Звери ведут себя довольно спокойно, близко подпускают к себе человека и иногда даже не уходят в воду от проходящей рядом лодки. В это время животные, возможно, из-за половодья пребывают в состоянии стресса. Играет свою роль и отсутствие фактора беспокойства в условиях заповедника.

В летний период, когда бобры питаются в основном травянистой растительностью, подновляют старые и строят новые плотины, копают норы и занимаются другими видами строительной деятельности, они активны чаще на вечерних и утренних зорях, но их можно встретить и днем. Такое поведение бобров, по всей видимости, связано с отсутствием фактора беспокойства, так как в заповеднике и в большинстве мест охранной зоны зверей никто не беспокоит. Они не боятся лодки, плывущей по течению, долго ее обнюхивают и разглядывают, плавают кругами и лишь изредка подают сигнал опасности, хлопая по воде хвостом. Обычно звери плывут в избранном ими направлении. От лодки, идущей вверх по течению, они просто ныряют, а иногда остаются на поверхности, отплывая в сторону. Такое поведение свойственно бобрам и в «белые» ночи. В поселениях, где есть сеголетки, самцы охраняют свои владения. Они метят их границы пахучими метками.

В позднелетний и осенний периоды бобры переходят на питание древесно-кустарниковой растительностью и интенсивно занимаются заготовкой кормов на зиму. В эти периоды следы их деятельности становятся наиболее заметными. По берегам водоемов видны сильно нахоженные тропы и вылазы. В районе гнездовых нор можно обнаружить запасы корма. Звери деятельны в вечернее и утреннее время, но поздней осенью во время интенсивной заготовки корма мы неоднократно встречали бобров днем.

В зимний и ранневесенний периоды, при температуре воздуха -10° и выше, бобры выходят на поверхность снега за кормом. Они активны на вечерних и утренних зорях, а иногда кормятся и днем. В это время звери ведут себя очень осторожно и при малейшей опасности стараются как можно быстрее спрятаться. Вероятно, источник опасности, хорошо различимый на фоне снега, их сильно пугает.

Имеются литературные свидетельства о быстром приспособлении выпущенных в заповеднике 6 сентября 1938 г. бобров к условиям новых мест обитания (Донауров, 1947). Привычное затаивание на дне рек, к которому бобр успешно прибегал в Воронежской области, в верховьях Печоры в мелкой и прозрачной воде не спасало от опасности и быстро сменилось передвижением вдоль самой кромки берега, дающей зверю хорошую защиту.

В местах, где бобров интенсивно преследуют, они ведут себя очень скрытно. Так, после выпуска четырнадцати зверей в 1957-1958 гг. на р. Волосница (левый приток Печоры, не входящий в зону заповедника), бобры заняли все пригодные для обитания места и их численность к началу 80-х гг. достигла 60 голов. В это время в борах в районе р. Волосница начали проводить сбор живицы. Бобров стали интенсивно преследовать и выбивать. К концу 90-х гг. здесь осталось 3-4 зверя, о присутствии которых можно судить лишь по погрызам ивняка.

Перемещения и миграции. Расселение. После акклиматизации боб-

**Естественное расселение бобров
по водоемам верхней Печоры**

Название рек и их притоков	Время появления
Большая Порожная	1942
Манская Волосница	1943-1945
Ёлминская росоха (приток Ёлмы)	1944
Гарёвка–Левобережная	1945
Луговая	1946
Пихтовка	1946
Озёрная	1948
Сага	1948
Малая Шайтановка	1949
Малый Шежым	1949
Малая Андюга	1949
Кисунья (приток Уньи)	1950
Лелем	1950
Бобровый ключ (приток Гарёвки–Левобережной)	1950
Ёлма	1954
Бёрдыш (приток Уньи)	1954
Большая Шайтановка	1955
Утлан	1955
Собинский родник	1956
Урочища по берегам Печоры в пределах предгорного района	1957-1980
Малая Порожная	1981
Малая Печора	1982

ры заселили Печору в результате естественного расселения на 250 км (вверх от устья р. Лелем). В.П.Теплов (1960) отмечает, что переселение бобров происходит исключительно весной после ледохода. Характерной особенностью поведения расселяющихся зверей является их склонность двигаться против течения по магистральной реке. Бобры заходят во все встречающиеся по пути притоки. Путь их довольно легко прослеживается по погрызам ивняка и других древесных пород, оставленных по берегам рек. Только после того, как бобры займут большинство подходящих для их обитания водоемов, расположенных выше устья родной реки, они начинают заселять и водные угодья, находящиеся ниже по течению. Эта особенность подтверждается и более поздними данными Ю.П.Язана (1972), А.Б.Бешкарева (устное сообщение) и нашими наблюдениями.

Анализ литературных данных (В.П.Теплов, 1960; Язан, 1972; В.В.Теплов, 1986, 1989) и материалов Летописи природы заповедника позволил проследить естественное расселение бобров по водоёмам заповедника и сопредельной с ним территории (табл. 78).

Первый выпуск 9 бобров в бассейн р. Илыч состоялся 2 августа 1951 г. Летом 1956 г. при обследовании рек Палью, Челач, Когель, Мартюр, Сарью, Изпыредью и Шежымью обнаружены три поселения бобров. Летом 1958 г. при обследовании большинства рек и речек бассейна Илыча было обнаружено всего 6–8 зверей, преимущественно одиночных. (Язан, 1972). Автор считает, что «акклиматизации бобров в бассейне среднего и нижнего течения Илыча препятствует широко развитое среди местного населения браконьерство». Иногда зверей убивали просто из любопытства.

Второй выпуск 21 бобра в бассейне Илыча проведен 12 августа 1964 г. в устье р. Кожымью.

Об обитании бобров на реках Палью, Челач, Когель, Мартюр в настоящее время нам не известно. Бобры обитают на реках Изпыредью, Ыджыд–Анью, Шежымью, Ыджыд–Ляга, Укью, Кожымью и на реке Илыч выше границы заповедника.

Миграций как таковых у бобра на территории заповедника нет. В то же время имеют место ежегодные перемещения части животных, покидающих родительские поселения. Процесс освоения бассейнов Печоры и Илыча продолжается до настоящего времени. Об этом свидетельствуют встречи животных в «транзитном» состоянии в весеннее время. Рост численности поселений по данным учетов проходил следующим образом (табл. 79).

Росту численности животных в заповеднике и на сопредельной территории сопутствовало естественное расселение с освоением новых водоемов, различных по своему характеру и условиям обитания. Их классификация разработана С.С.Донауровым (1947) и дополнена Ю.П.Язаном (1972). Процесс заселения бобрами различных биотопов приведен в табл. 80.

Наиболее пригодны для заселения предгорные реки. На горных реках численность ограничивается количеством мест, пригодных для норения. На равнинных реках, ключах и озерах существует дефицит кормов.

Таблица 79

**Число поселений бобра
в бассейнах Печоры и Илыча в разные годы**

Годы	1943	1951	1961	1975	1987
Число поселений	14	37	92	107	141

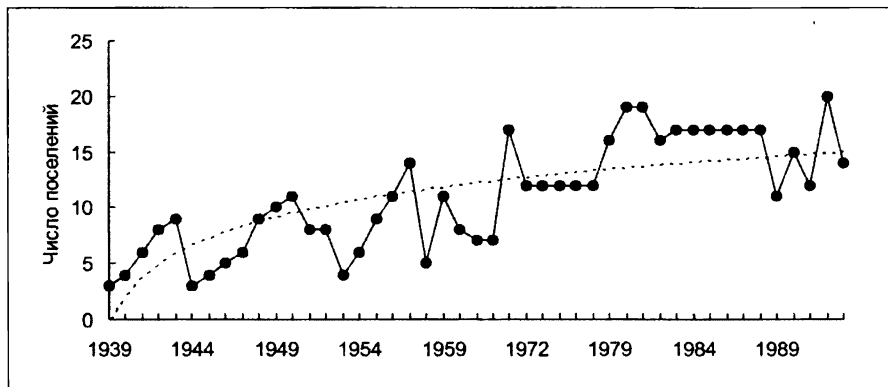
Ход заселения бобрами различных биотопов

Категории водоёмов	1961		1975		1987	
	Число поселений	%	Число поселений	%	Число поселений	%
Горные реки	3	4.8	15	14	29	20.6
Предгорные реки	36	58.0	46	43	51	36.2
Равнинные реки	9	14.4	23	12.0	16	11.3
Ключи (ручьи)	12	19.6	13	21.5	35	24.8
Озёра	2	3.2	10	9.5	10	7.1
Итого	62	100.0	107	100.0	141	100.0

Абсолютный рост количества бобровых поселений в заповеднике наблюдается во всех типах угодий. Отчасти это можно объяснить субъективным фактором – увеличением территории, на которой стали проводиться учеты, хотя на новых участках обнаружена лишь небольшая часть поселений (не более 20%). Наиболее интенсивный рост отмечается на горных реках. Почти стабильное число поселений на ключах и озерах. В долевом отношении роль субоптимальных для бобра стадий увеличивается, оптимальных – падает. Доля поселений в худших угодьях снижается или остается постоянной. Это свидетельствует о том, что потенциальная емкость удобных стадий не исчерпана и сохраняется возможность роста плотности популяций. Интересно, что заселение горных речек в последнее время идет в основном за счет освоения мелких притоков с образованием поселений прудового типа. Ранее (до конца 60-х гг.) бобры осваивали основные русла потоков.

Большинство бобров обитает в бассейне Печоры (87% от общего числа поселений). Здесь отмечено 25 из 29 поселений «горных» бобров. Это объясняется более спокойным течением печорских притоков. На предгорных притоках и р. Печоре учтено 39 поселений, в бассейне Илыча – 12. Равнинные озера и реки на Илыче отсутствуют. В ключах бассейна Илыча отмечено 3 поселения, в соответствующих стадиях на Печоре – 13. В настоящее время в бассейне Печоры число бобров стабильно. В бассейне Илыча происходит рост поголовья животных и освоение новых водоёмов.

Численность. Общие тенденции изменения численности бобра в заповеднике отражают данные многолетних учетов на двух предгорных речках – Большом Шежыме и Кедровке. На Большом Шежыме (рис. 30) в первые годы после выпуска произошло резкое нарастание численности – акклиматизационный взрыв. Затем отмечается уменьше-



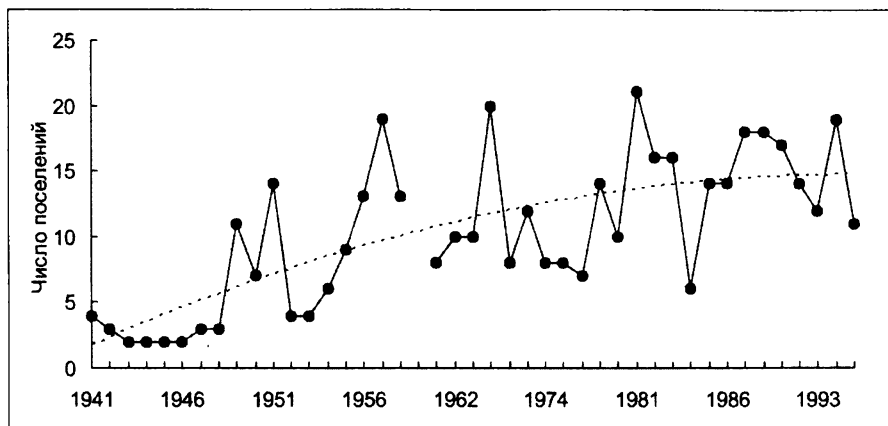
ние поголовья животных, что, видимо, связано с выходом части бобров на р. Печору и образованием поселений на ее притоках. В последующие годы происходит постепенное нарастание численности.

Изменение количества бобровых поселений на р. Кедровке показано на рис. 31. В течение первых 7 лет поголовье бобра на этой реке оставалось неизменным и лишь в последующие годы оно медленно возрастало. По мнению В.П.Теплова (1960), главной причиной, оказавшей влияние на дальнейшую динамику численности бобров, была гибель от инфекционного заболевания большей части выпущенных зверей. Не исключена возможность гибели части бобров от хищников⁶. В 60-70 гг. прошлого столетия произошла стабилизация численности⁷. В 80-90 гг. количество поселений возросло, наступил период стабилизации. В последние годы наметился спад численности зверей. По нашему мнению, на бобров, обитающих на р. Кедровке, влияет фактор беспокойства, так как эта река протекает недалеко от границы заповедника, и имеются зарегистрированные случаи захода нарушителей с сопредельной территории.

По данным Ю.П.Язана (1972), численность бобра в бассейне верхней Печоры в конце 60-х гг. составляла около 300 особей и оставалась

⁶ Данные по количеству поселений и численности бобра в пятидесятые годы требуют критической оценки из-за возможных случаев неправильного использования методики учета и выведения части бобровых угодий за пределы заповедника, в связи с сокращением его территории (1952 – 1958 гг.).

⁷ Уменьшение числа поселений в 1972, 1974, 1975 и 1984 гг. связано с «неполнотой» учета из-за плохих погодных условий, а также уменьшения длины маршрута. Возможно, падение численности связано с истощением кормовой базы и выселением бобров в другие угодья. В последующие годы запасы кормов восстановились, и поголовье начало постепенно нарастать.



на этом уровне до 70-х гг. К 1976 г., по оценке А.Б.Бешкарева (Тюрнин, 1980), в этой части ареала было около 350 бобров. Цикл учетных работ в 1980–1985 гг., наиболее полно охвативший водоемы заповедника, показал, что бобры обитают в 12 водоемах (небольшие притоки III–IV

Таблица 81

Распределение поселений по рекам и численность бобров в заповеднике по циклу учетных работ в 1980–1985 гг.

Бассейн и реки	Количество поселений	Численность бобров
Бассейн Печоры		
Печора от истока до урочища Полой	24	96
Большой Шежым	24	96
Кедровка	21	84
Малый Шежым	6	24
Луговая	2	8
Большая Шайтановка	11	44
Большая Порожная	8	32
Бассейн Илыча		
Ыджыд-Аню	1	4
Шежымью	12	48
Ыджыд-Ляга	5	20
Укью	2	8
Итого	118	472

порядков отнесены к бассейнам включающих их рек). Рассчитанная численность бобров в заповеднике составила 472 особи, обитающие в 118 поселениях (табл. 81).

По экспертной оценке специалистов заповедника, численность бобров верхней Печоры на 2002 г. составляет 700 животных и находится в стабильном состоянии. Бобры освоили почти все угодья, пригодные для их обитания. Реакклиматизация бобра на верхней Печоре прошла успешно. Бобры стали одним из компонентов биоты Печоро-Илычского заповедника и окружающей его территории.

Гибель. Значительное число бобров погибает в период весеннего половодья, преимущественно это молодняк (Теплов, 1960; Язан, 1972). Отмечены случаи гибели животных от упавшего дерева (Теплов, 1960), промерзания ручьев (Теплов, 1960), от старости (Язан, 1972), от голода из-за повреждения верхних резцов во время драки с другим бобром и сильного разрастания нижних резцов, от простуды, от хищных зверей. Достоверно известны три случая гибели бобров от хищников: один – от медведя, два – от волков. Есть указания на находку останков бобра в экскременте россомахи (устное сообщение С.М.Сокольского).

По нашему мнению, опасными для бобров, в первую очередь для молодых зверей, кроме медведя и волка, могут быть рыси, выдры, россомахи, лисицы, орланы–белохвосты, беркуты, ястребы-тетеревятники, филины и крупные щуки. В целом же в природе хищники не оказывают заметного влияния на численность бобра. На трупах бобров кормятся норки, куницы, пернатые хищники, вороны, серые вороны и другие птицы. Как ни странно, но наибольший вред бобрам причиняют лоси, которые, продвигаясь по берегам водоемов, над бобровыми норами, часто проваливают их своды. Эта особенность была отмечена и предыдущими исследователями (Теплова, Теплов, 1947; Язан, 1972).

Семейство Тушканчиковые – *Dipodidae*

Лесная мышовка – *Sicista betulina* Pallas, 1778

Распространение. Лесная мышовка – западный палеарктический вид, сравнительно обычный и широко распространенный на Европейском Севере и на Урале. На северо-востоке европейской части России по интразональным местообитаниям проникает до устья реки Печоры и заходит в южные тундры (Колоскова, 1984; Млекопитающие ..., 1994). Распространение этого вида по Уральскому хребту ограничивается на севере Приполярным Уралом (Балахонов, Лобанова, 1986).

В пределах Печоро-Илычского заповедника встречается повсеместно. По крайней мере, в тех местах, где закладывались ловчие ка-

навки, она регистрировалась всегда. Не отмечали ее пока лишь в горных тундрах. Южнее на Косьвинском Камне она заселяет все высотные пояса (Бердюгин, Дороватовский, 1979; Цветкова, 1979). В равнинном районе лесная мышовка отмечена в окрестностях пос. Якши, у Волосницкой старицы и Малиновой ласты. В предгорном районе отлавливалась на Гаревке-Левобережной, на устье Большой Порожной. На Илыче В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) отмечали ее близ устья Шежымью и на Верхней Ваджеге. В горном районе была обычна на горе Яныпунер.

Морфологическая характеристика. Длина тела у перезимовавших животных составляет 56-72 (65.3) мм, хвоста – 84-112 (94.1) мм, ступни – 15.0-17.5 (16.2) мм. Масса тела 7.2-18.1 (11.1) г. Сеголетки мельче: длина тела у них 51-70 (58.2) мм, хвоста – 77-104 (93.4) мм, ступни – 15.0-17.5 (16.3) мм. Вес 4.7-9.2 (7.0) г.

Географическая изменчивость морфологических признаков вида в ареале исследована слабо. Отмечалось лишь, что к югу несколько увеличивается относительная длина хвоста (Цветкова, 1979). Однако наши данные и материалы по мышовкам со средней Вычегды (Млекопитающие ..., 1994) это мнение не подтверждают. Относительная длина хвоста у животных с верхней Печоры составляет 144.1%, у зверьков со средней Вычегды – 150.6%. У животных из Свердловской области она равняется 131%, из Башкирии – 134%, с Южного Урала – 149% (Цветкова, 1979; Шенброт и др., 1995). Перезимовавшие мышовки с верхней Печоры оказались более длиннохвостыми, чем более южные популяции вида. Они также превосходят последних и по массе тела, уступая им лишь по длине тела.

Сведения о половом диморфизме довольно противоречивы. Одни исследователи отмечают его отсутствие (Попов, 1960), другие находят различия в размерах и массе тела взрослых самцов и самок (Сообщества ..., 1978). У мышовок из Печоро-Илычского заповедника половой диморфизм отчетливо выражен у взрослых (табл. 82) и отсутствует у молодых животных. Перезимовавшие самки по всем признакам оказались достоверно крупнее самцов.

Лесная мышовка, населяющая территорию заповедника, относится к номинальной форме – *Sicista b. betulina*. Она имеет типичную окраску тела, подробно описанную С.И. Огневым (1948). Черная полоска хорошо выражена и проходит по всей спине.

Местообитания. Несмотря на широкую встречаемость в разных биотопах лесная мышовка – это выраженный преферентный вид (рис. 32). Она приурочена к определенным местообитаниям, в которых ее численность может достигать значительных показателей. Основными станциями являются луга и травянистые ельники в поймах рек. Приуроченность к пойменным биотопам – характерная черта дан-

**Масса тела (г) и размеры (мм) лесной мышовки
Печоро-Илычского заповедника**

Признак	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	43	10.2 ± 0.4	7.2 – 17.4	2.38	23.33
Длина тела	39	63.9 ± 0.5	56 - 70	3.17	3.39
Длина хвоста	40	93.2 ± 0.8	84 - 107	5.01	5.37
Длина ступни	36	16.0 ± 0.1	15.0 – 17.0	0.50	3.12
Перезимовавшие самки					
Масса тела	51	11.9 ± 0.3	8.0 – 18.1	5.86	49.24
Длина тела	49	66.5 ± 0.4	60 – 72	2.68	4.03
Длина хвоста	48	94.9 ± 0.9	86 – 112	5.96	6.28
Длина ступни	45	16.3 ± 0.1	15.2 – 17.5	0.48	2.94
Самцы-сеголетки					
Масса тела	304	7.1 ± 0.05	4.7 – 9.2	0.89	12.53
Длина тела	291	58.3 ± 0.2	51 – 70	3.05	5.23
Длина хвоста	289	93.5 ± 0.3	78 – 104	4.79	5.12
Длина ступни	285	16.3 ± 0.03	15.0 – 17.5	0.50	3.06
Самки-сеголетки					
Масса тела	220	7.0 ± 0.1	4.8 – 9.0	0.87	12.43
Длина тела	206	58.2 ± 0.2	51 – 69	2.73	4.69
Длина хвоста	206	93.3 ± 0.3	77 – 104	4.68	5.01
Длина ступни	204	16.3 ± 0.03	15.0 – 17.3	0.49	3.00

ного вида на Урале и Европейском Севере (Цветкова, Стадухин, 1976; Турьева, 1977; Куприянова, Недосекина, 1986; Садыков и др., 1986). Так, в предгорном районе заповедника в зеленомошных плакорных ельниках было отловлено всего 2.8% всех животных, в травянистых пойменных ельниках – 32.4%, а на лугах – 59.9%. В равнинном районе основная масса зверьков поймана в ельниках прибрежных (91.7%). В лишианиковых сосняках, на верховых болотах были отмечены лишь единичные зверьки.

В горном районе лесная мышовка более равномерно заселяет территорию. Здесь она тяготеет к высокотравным пихто-ельникам (коэффициент верности равен +0.62), расположенным в верхней части горно-лесного пояса. Сходное размещение вида отмечено для Прикамского Урала (Акимов и др., 1990).

Питание. Питание лесной мышовки в заповеднике специально не изучалось. Известно, что в состав ее пищи входят как растительные,



Рис. 32. Коэффициенты верности лесной мышовки разным местообитаниям.

Местообитания: 1 – луг пойменный предгорный, 2 – ельник травянистый пойменный предгорный, 3 – ельник травянистый равнинный, 4 – ельник папоротниково-зеленомошный предгорный, 5 – ельник зеленомошный равнинный, 6 – ельник зеленомошный предгорный, 7 – сосняк лишайниковый, 8 – пихто-ельник травянистый, 9 – березняк травянистый подгольцовый; 10 – луг подгольцовый

так и животные корма. Из последних существенную роль в питании могут играть беспозвоночные животные (Снегиревская, 1947; Попов, 1960; Сорокин, Соколов, 1960; Телегин, 1962а; Ивантер, 1975). По данным И.М.Фокина (1978), в неволе мышовка, имея возможность выбора пищи, почти всегда начинала с животного корма. В желудках двух зверьков, отловленных в заповеднике, была также обнаружена животная пища – насекомые и пауки (Теплов, Теплова, 1947).

Размножение. Размножение начинается, по-видимому, в начале июня. Первая беременная самка отмечена в уловах 18 июня (1991 г.). В августе из 25 обследованных взрослых самок лишь одна имела плацентарные пятна. Учитывая, что они у мышовок рассасываются очень быстро (Попов, 1960), можно полагать, что какая-то часть самок приносит потомство в конце июля – начале августа. Приведенные данные свидетельствуют о сравнительно поздних сроках начала размножения данного вида и более коротком репродуктивном периоде на верхней Печоре, что в целом характерно для северных регионов Русской равнины (Ивантер, 1975; Млекопитающие ..., 1994). Видимо, часть взрослых самок в заповеднике, как и в некоторых других частях ареала (Попов, 1960; Кулик и др., 1968), не участвует в размножении, а их доля варьирует по годам. В выборке за июнь – июль доля яловых самок за все годы составила 51.8%. По мнению Э.В.Ивантера (1975) изменение числа участвующих в репродукции перезимовавших самок может служить вероятным механизмом регулирования численности этого вида.

Известно, что у лесной мышовки период беременности и продолжительность гнездового развития, по сравнению с другими видами грызу-

**Половозрастная структура популяции
лесной мышовки
в разных ландшафтных районах заповедника**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перези- мовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	27	14.8	4	25.0	23	73.9
Предгорье	236	9.3	22	45.4	214	59.8
Горы	366	18.8	69	46.4	297	55.9
Всего	629	15.1	95	45.3	534	58.2

нов, сильно растянуты и составляют 60-67 дней (Айрапетьянц, 1969; Фокин, 1978). С учетом сроков начала размножения можно с уверенностью говорить о том, что самки приносят за лето только один выводок. Это одна из характерных видовых особенностей лесной мышовки, которая отмечена во многих частях ареала (Ивантер, 1975; Фокин, 1978; Цветкова, 1979; Буйдалина, 1987; Сообщества ..., 1978).

Число детенышей у мышовок заповедника колеблется от 5 до 7 ($n = 14$) и составляет в среднем 6.1 ± 0.2 . Это показатель выше, чем у животных Карелии (Ивантер, 1975), Татарии и Кировской области (Попов, 1960), предгорий Алтая (Кулик и др., 1968), где он не превышает 5.5. Вместе с тем он совпадает с данными, приведенными для соседних с заповедником территорий – равнинных районов Республики Коми (Кулик и др., 1968) и Северного Зауралья (Буйдалина, 1987).

Структура популяции. В течение летнего сезона происходит обновление популяции лесной мышовки. Если июньские уловы состоят только из перезимовавших животных, то уже в июле их доля понижается до 26.7%. В августе их удельный вес уже составляет 7.2%. Аналогичные изменения возрастной структуры популяции этого вида отмечены на Южном Урале (Цветкова, 1979). Темпы изменения возрастного состава различаются по районам (табл. 83). В предгорьях обновление популяции происходит быстрее. Во второй половине лета доля взрослых животных здесь составляла в уловах 9.3%, в горах в этот же период их отмечено в два раза больше.

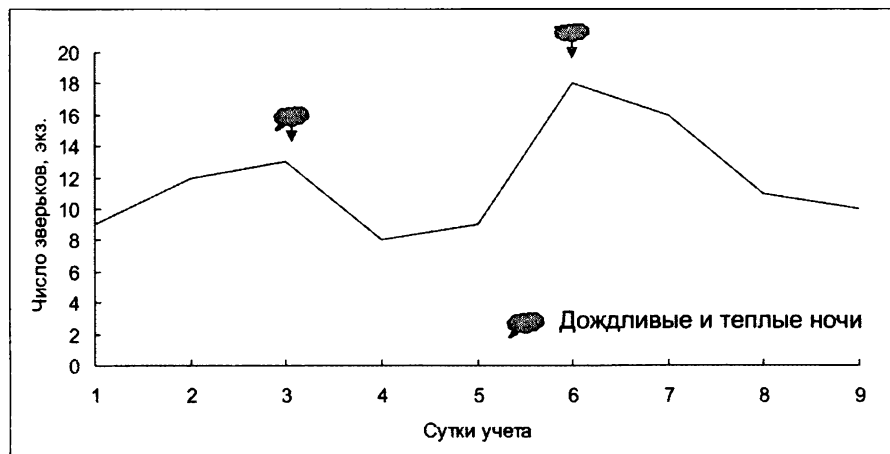
В июне в сборах преобладают самцы (64.1%), что связано с их большей подвижностью в период размножения. Однако уже в июле, когда большая часть самок заканчивает размножение, доля самок снижается до 26.7%. Такое изменение соотношения полов в течение лета у данного вида отмечено и другими исследователями (Ивантер, 1975;

Цветкова, 1979). Во многих частях ареала лесной мышовки в популяции среди перезимовавших животных преобладают самцы (Снегиревская, 1947; Попов, 1960; Ивантер, 1975; Цветкова, 1979; Млекопитающие ..., 1994). В Печоро-Илычском заповеднике за весь период исследований отмечено некоторое превалирование самок (54.7%). Оно обусловлено их сильным доминированием в некоторые годы (90% в 2000 г.). Изменение доли самок может являться механизмом, в результате которого происходит резкое увеличение численности вида в некоторые годы на Северном Урале.

Суточная и сезонная активность. По наблюдениям в неволе лесная мышовка ведет ночной образ жизни (Тупикова, 1960; Фокин, 1978). В северных широтах происходит сдвиг активности животных на светлое время суток (Айрапетьянц, 1969; Ивантер, 1975), что связано с увеличением амплитуды колебаний температуры воздуха. В начале лета, когда ночи в горном районе еще холодные, нам неоднократно приходилось визуально наблюдать мышовок, перебегающих от одного укрытия к другому, в дневное время. Во второй половине лета активность животных сдвигается на ночные часы. В начале августа 1998 г. во время почасовых учетов в канавки все зверьки (58 экз.) были пойманы ночью.

Суточная активность мышовок, как отмечали многие исследователи, зависит не только от температуры воздуха, но и от количества осадков. В теплую и дождливую погоду подвижность зверьков резко увеличивается (рис. 33).

Рис. 33. Подвижность лесной мышовки в горно-лесном и подгольцовом поясах горы Яныпупунер (по данным отлова в начале августа 1998 г. в четыре 50-метровые ловчие канавки)



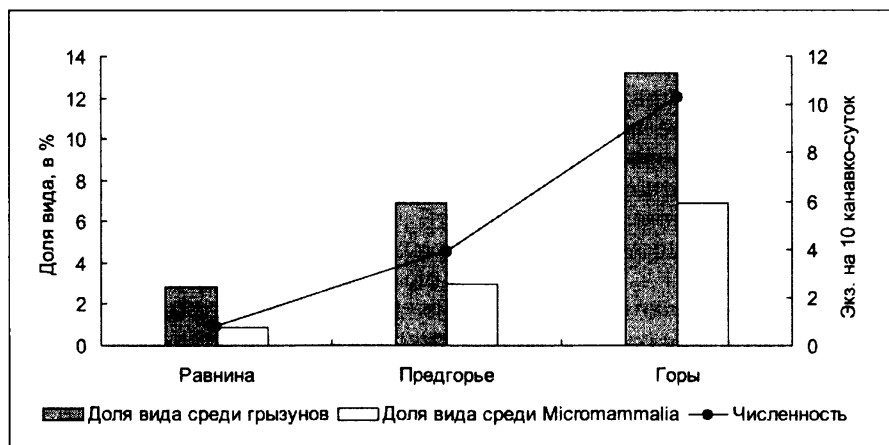
Самая ранняя дата регистрации лесной мышовки после зимней спячки в равнинном районе пришлось на 28 мая (1983 г.). Среднесуточная температура воздуха в этот день достигала только +6.8°. Обнаруженный в зеленомошном сосняке зверек был малоподвижен. Последняя мышовка была отмечена 14 сентября.

Численность и ее динамика. На большей части ареала, в том числе и на Европейском Севере, – лесная мышовка немногочисленный вид. На средней Вычегде ее обилие составляет 1.3 экз. (Млекопитающие ..., 1994), на юге Архангельской области – 1.0 экз. (Куприянова, Наумов, 1983), в Карелии – 0.4 экз. (Ивантер, 1975), в Пинежском заповеднике – 0.2 экз. на 10 канавко-суток (Куприянова, Сивков, 2000). На этом фоне численность вида в Печоро-Илычском заповеднике выглядит относительно высокой – в среднем она достигает 5.0 экз. на 10 канавко-суток.

Разные ландшафтные районы заповедника населены видом неравномерно. Здесь четко прослеживается увеличение плотности населения лесной мышовки от равнины к горам (рис. 34). В равнинном районе численность животных не отличается от показателей в других регионах (0.8 экз.), в предгорном районе она достигает 3.9 экз., а в горах – 10.3 экз. на 10 канавко-суток. Более высокую плотность этого вида на Урале по сравнению с окружающими равнинами неоднократно фиксировали другие исследователи (Турьева, 1977; Цветкова, 1979; Габитова, 1988).

Доля лесной мышовки в равнинной части заповедника среди мелких млекопитающих незначительна и составляет всего 0.9%. Здесь она

Рис. 34. Численность лесной мышовки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника и ее значимость в населении мелких млекопитающих



**Численность лесной мышовки в разных
местообитаниях Печоро-Ильчского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988–2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	22	0.7	0-6.7	248.6
Ельник травянистый пойменный	60	4	0.8	0-2.7	162.5
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	1	0.05	0-0.3	260.0
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	280	9	0.4	0-1.4	166.7
Ельник папоротн.-зеленомошный	21	1	0.7	0-2.0	-
Ельник травянистый пойменный	215	116	4.6	0-16.5	98.9
Луг пойменный	116	100	8.5	0-23.0	98.5
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	92	118	12.8	0-50.0	133.6
Березняк травянистый подгольцовый	143	134	9.0	0.8-30.0	129.4
Луг подгольцовый	83	76	9.0	0-28.9	99.1

занимает одно из самых последних мест в уловах. В предгорном районе ее относительная значимость возрастает до 3.0%, а в горах – до 6.9%. В последнем районе доля вида среди грызунов увеличивается до 13.2%. Лесная мышовка занимает в уловах уже шестое место.

Как было отмечено, данный вид не обладает широкой экологической валентностью, а приурочен к определенным биотопам, поэтому его численность в разных местообитаниях существенно различается (табл. 84). В равнинном районе, где площадь оптимальных для лесной мышовки угодий очень незначительна по сравнению с остальной частью заповедника, ее одинаково мало как в зеленомошных (0.7 экз.), так и в травянистых типах ельников (0.8 экз. на 10 канавко-суток). В них лесная мышовка регистрировалась не каждый год. В зеленомошных ельниках в окрестностях Якши с 1988 по 2001 г. она отмечалась только в 8 случаях. В предгорной тайге биотопические различия в оби-

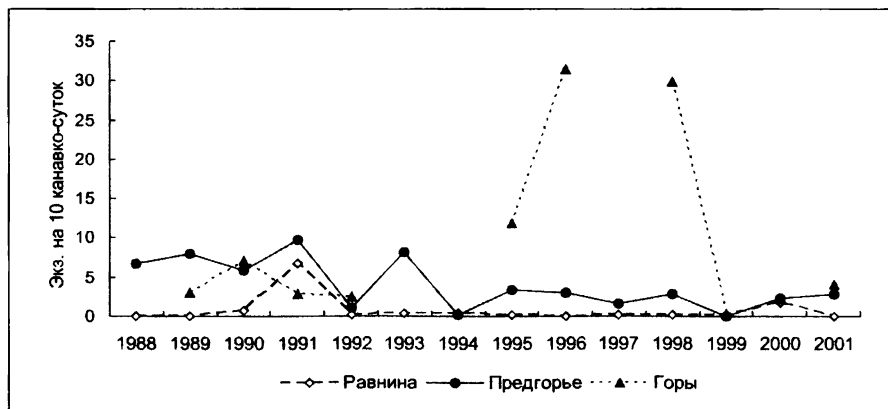
лии животных выражены сильнее. Здесь мышовки наиболее тесно связаны с поймами рек. Максимальная численность отмечена на пойменных лугах (8.5 экз.), минимальная – в зеленомошных плакорных ельниках (0.4 экз. на 10 канавко-суток).

В верхней части горно-лесного и в подгольцовом поясах, где емкость угодий существенно увеличивается, обилие животных сильно возрастает, а различия в плотности их в отдельных станциях становятся незначительными. Так, в травянистых березняках и на лугах подгольцового пояса уровень численности зверьков был одинаков и составлял в среднем 9.0 экз. на 10 канавко-суток. Несколько выше была плотность животных в высокотравных пихтово-еловых лесах (12.8 экз. на 10 канавко-суток). В них в 1996 г. отмечено и самое высокое обилие животных в заповеднике – 50.0 экз. на 10 канавко-суток.

Относительные показатели численности лесной мышовки в равнинном районе заповедника (в среднем по всем биотопам) колебались по годам от 0 до 6.7 экз., в предгорном районе – от 0 до 9.7 экз., а в горах – от 0.3 до 31.5 экз. на 10 канавко-суток (рис. 35). Наиболее существенные 105-кратные изменения плотности отмечены для горного района. По сравнению с другими регионами численность вида здесь крайне нестабильна. Так, в Татарии и на юге Республики Коми обилие лесной мышовки изменяется не более чем в 8 раз (Попов, 1960; Ивантер, 1975; Млекопитающие ..., 1994).

Определенной регулярности в колебаниях численности лесной мышовки в заповеднике за период исследований выявить не удалось. Можно лишь констатировать годы обилия животных, которые пришлось в предгорном районе на 1991 (9.7 экз.) и на 1993 (8.1 экз.).

Рис. 35. Динамика численности лесной мышовки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным учета в канавки)



на 10 канавко-суток). В горах высокое обилие мышовок отмечено в 1996 г. (31.5 экз.) и в 1998 г. (29.8 экз. на 10 канавко-суток). Несмотря на асинхронность в изменении численности в разных ландшафтных районах, депрессии вида в некоторые годы охватывали всю территорию (1992, 1999 гг.).

Четкая сопряженность в колебаниях обилия лесной мышовки и землероек-бурозубок, отмеченная Э.В.Ивантером (1975) для Карелии, которая предполагает зависимость численности этих животных от каких-то общих факторов, на Северном Урале отсутствует. Так, во время одного из самых мощных пиков численности землероек в 1992 г., у мышовки была отмечена депрессия. Однако в 1998-1999 гг. одноименные фазы динамики популяций у обеих групп совпали.

Лесная мышовка – вид с несовершенной терморегуляцией, поэтому ее зависимость от температурного режима сезона очевидна. В Татарстане и в Карелии, например, температура воздуха в первую половину вегетационного периода во многом обуславливает численность мышовок (Попов, 1960; Ивантер, 1975). В заповеднике прослеживается четкая связь между уровнем численности животных и температурой воздуха в июне ($r_s = 0.71$; $p < 0.05$). Затяжная весна с частыми возвратами холодов может самым губительным образом сказаться на обилии мышовки. Так, в 1999 г. в горах до середины июня большими массивами лежал снег, и было довольно прохладно. Большая часть животных, скорее всего, после выхода из спячки погибла. Оставшиеся зверьки размножились очень слабо. Было добыто всего два перезимовавших животных. Численность лесной мышовки в этот год была самой низкой за весь период наблюдений (0.3 экз. на 10 канавко-суток) и уменьшилась по сравнению с прошлым годом в 99 раз.

Семейство Мышиные – Muridae

Домовая мышь – *Mus musculus* Linnaeus, 1758

Распространение. Домовая мышь населяет практически всю территорию северо-востока европейской части России (Млекопитающие ..., 1994), но ее распространение очень тесно связано с человеком. Этот типично синантропный вид встречается исключительно в населенных пунктах. На Печоре и на Ильче он обитает во всех деревнях и поселках, но на кордонах, расположенных в пределах предгорного района, отсутствует. Единственное указание имеется только для Шежимдикоста, где животных отмечали осенью 1993 г.

Морфология. Длина тела у половозрелых животных ($n = 17$) составляет 71-92 (79.6) мм, хвоста – 59-82 (68.6) мм, ступни – 16.3-17.4 (16.7) мм. Масса тела 12.5-34.2 (18.1) г. Относительная длина хвоста

68.6-104.2% (86.3%). По этим параметрам домовые мыши с территории заповедника относятся к номинальной форме – *M. m. musculus*. Максимальный вес тела животных (34.2 г) был отмечен у самки на последней стадии беременности. При этом длина ее тела составляла 92 мм.

Окраска зверьков верхнепечорской популяции однотонная, буровато-серая. Брюшко более светлое. Встречаются животные с белыми пятнами различной формы, которые локализованы на нижней части тела. Доля «пятнистых» мышей достигает 9.3%.

Местообитания. В Северном Предуралье домовая мышь встречается в жилых помещениях и хозяйственных постройках. В летний период изредка выселяется за пределы населенных пунктов. За 50 лет ежегодных учетов мелких млекопитающих в окрестностях пос. Якши одиночные мыши попадались в ловушки трижды. Последний раз их отлавливали в 1985 и 1987 гг. в прибрежном ельнике в 0.5-1 км от поселка. Это были неполовозрелые самцы. 18 июля 1991 г. половозрелая молодая самка была поймана в ельнике недалеко от реки Печоры у Бахарева плеса, что составляет напрямую до ближайшего населенного пункта 8 км. В середине ноября 1992 г. мышь найдена в лесной избе на Волосницкой старице (8 км от дер. Волосницы). Однако эти случаи носят единичный характер.

Размножение и структура популяции. Как и на большей части ареала, домовая мышь на верхней Печоре размножается круглогодично. Беременных самок регистрировали в ноябре, январе, апреле и мае. Животные становятся половозрелыми при достижении массы тела 12.5 г. Самцы при этом имели крупные семенники, превышающие 5.0 мм. Из 20 просмотренных взрослых самок, пойманных зимой и весной, 90% зверьков были или беременными или имели плацентарные пятна. Число эмбрионов колебалось от 5 до 11 и составило в среднем 7.5 ($n = 16$), что близко к аналогичным показателям для Республики Коми в целом, но существенно выше, чем в средней полосе и на юге страны. Это свидетельствует о высоких темпах размножения домовых мышей в Северном Предуралье. Однако большое число пометов (8-10) за сезон, на которое указывают ряд исследователей для европейского северо-востока России (Марвин, Турьева, 1979; Млекопитающие ..., 1994), нам кажется завышенным. Так, в Ленинградской области у домовых мышей отмечено 4 вывода (Новиков и др., 1970). По сравнению с другими грызунами у этого вида высока эмбриональная смертность. Доля самок с резорбирующимися эмбрионами достигает в пос. Якша 28.6%.

Гнезда, построенные из разного материала, часто из бумаги, располагаются обычно одиночно. Гораздо реже встречаются коллективные гнезда, содержащие больше одного выводка (Тупикова, 1947). Одно из таких гнезд было найдено 21 апреля 2001 г. в неотапливаемом сарае в

пос. Якша. Оно располагалось в картонной коробке. В нем находилось 17 детенышей двух возрастов. Одни были совсем еще голые и незрячие, другие уже слегка опушенные и подвижные. Необходимо отметить, что в коробке размером 1.2x1.2 м находилось кроме детенышей 12 половозрелых и неполовозрелых домовых мышей.

Вследствие высокой интенсивности размножения в течение года возрастная структура популяции животных в разные сезоны относительно мало изменяется (Ивантер, 1975). Соотношение старших и младших возрастных групп в весенний период было близко 1:1. В апреле взрослые животные составили в популяции 53.1%, в мае – 50.0%. К взрослым особям в данном случае мы вслед за Н.В. Тупиковой (1947) относим мышей с массой тела более 12.1 г. Все они были половозрелыми.

Мышь-малютка – *Micromys minutus* Pallas, 1771

Северная граница распространения вида в Республике Коми проходит по ее южным районам (Млекопитающие ..., 1994). Северные пункты находок мыши-малютки ограничиваются рекой Вычегдой (Кулик, Никитина, 1960; Остроумов, 1972; Марвин, Турьева, 1979; Куприянова, Наумов, 1984).

В Северном Предуралье впервые была отмечена летом 1938 г., когда В.П. и Е.Н. Тепловыми были пойманы два зверька в деревне Пачгино, входившей тогда в состав заповедника. Один экземпляр этого вида был обнаружен ими в желудке мохноногого сыча, добытого 28 апреля 1940 г. в окрестностях этой же деревни (Теплова, 1957).

На современной территории заповедника находки этого вида были сделаны только спустя полвека в равнинном и предгорном районах. 6 августа 1995 г. в пойменном ельнике в окрестностях Гаревки-Левобережной в канавку был пойман половозрелый самец. 16 августа 2001 г. в лишайниковом сосняке у Якши также в канавку был добыт второй половозрелый самец. Масса тела их составляла 6.0-6.5 г, длина тела – 59-60 мм, длина хвоста – 53-59, длина ступни – 13.8-14.1 мм.

Серая крыса – *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769

В массовом количестве серая крыса появилась на территории Республики Коми в 30-е гг. прошлого века (Фаршатов, 1986) и в настоящее время заселила основную часть ее территории. В Северном Предуралье этот вид до сих пор сравнительно редок. По данным А.Г. Фаршатова (1986), серая крыса отсутствует в 94% населенных пунктов Троицко-Печорского района.

Небольшой очаг этого вида существовал в районном центре еще в 30-40-е гг. (Теплов, Теплова, 1947). Однако отсутствие крупных транспортных магистралей, относительная редкость населенных пунктов, слабая развитость животноводства явились сдерживающими факторами более широкого распространения данного вида в Предуралье. Основным средством пассивного расселения животных является водный транспорт. Впервые серая крыса была зарегистрирована на верхней Печоре осенью 1950 г., когда из Троицко-Печорска до дер. Курья поднялся буксирный пароход с баржей и остался там на зимовку (Теплова, 1953). Через некоторое время в домах деревни и на складах появились пасюки, но скоро они исчезли. Нам пришлось наблюдать завоз животных в 1987 г. Несколько крыс было обнаружено в трюме баржи при ее разгрузке в пос. Якша.

Серой крысе свойственны миграции на большие расстояния (Кузякин, 1951). Так, в Республике Коми на реке Елве-Вымской, по которой не ходят ни пароходы, ни катера, вдали от населенного пункта была добыта крыса, переплывающая реку (Марвин, Турьева, 1979). Таким расселением можно объяснить появление зверька в сентябре 1989 г. в лесной избе на Гаревке-Левобережной. По сообщению С.М. Сокольского, животное прожило в избе целую зиму, питаясь оставленными продуктами и тушками куницы, и было отловлено только 30 марта следующего года. Это был половозрелый самец. Ближайшие от Гаревки поселки, населенные крысами, расположены в 70-80 км к югу. Осенью 1989 г. одну крысу поймали также в дер. Курья.

Семейство **Хомячьи – Cricetidae**

Ондатра – *Ondatra zibethica* Linnaeus, 1766

Распространение. Акклиматизированный вид. За 57 лет в регионе выпущено 19 партий общей численностью более 2000 особей (Млекопитающие ..., 1994). Современный ареал вида охватывает всю Республику Коми. На территории, близко расположенной от заповедника, в озера р. Вуктыл в 1933 г. был проведен выпуск 60 зверьков. Ондатра быстро размножилась. В заповедник она частично проникла с севера. В 1937 году пару зверьков выпустили в борovém районе заповедника в старицу р. Большая Гаревка. О невысокой эффективности вселения ондатры в экосистемы заповедника сказано в работе Е.Н. и В.П. Тепловых (1947): «Возможно, что реки заповедника со временем и будут заселены ондатрой, но перспектив к увеличению ее поголовья здесь немного. Достаточного развития водной растительности в речках и реках нет, подходящих для ондатры озер очень немного». По сведениям, полученным в заповеднике в 1941-1945 гг., можно констатировать, что

ондатра распространилась по рекам Илыч и Печора, где встречались единичные особи. В 1946 и 1947 гг. зафиксировано на Илыче 15 встреч, на Печоре – 1 (в районе Шайтановки). В 1948 г. начался промысел ондатры на правобережных притоках Илыча (сопредельная с заповедником территория). Было заготовлено более 200 шкурок.

В 1949 г. вверх по Печоре от пос. Якша и на ее притоках было зарегистрировано 6 встреч зверьков (16 особей). В период с 1950 по 1960 гг. ондатра расселялась по Печоре выше кордона Шежым-Печорский. Имеются сведения о встречах этого грызуна на реках Волосница, Унья, Большой Шежым.

Морфологическая характеристика. Окраска меха у взрослых зверьков в регионе варьирует от светло-пепельной до бурой, как правило, с наличием рыжего оттенка. Сроки линьки зависят от ряда факторов и несколько колеблются по годам. У молодых линька начинается несколько позже, чем у зверей второго года жизни. Как отмечает Н.М.Полежаев (Млекопитающие ..., 1994), в целом начало линьки определяется сроком вскрытия водоемов. Для заповедника средний многолетний срок вскрытия рек – начало мая.

Жилища. Ондатры строят свои жилища в зависимости от характера берегов. Там, где берега высокие, делается нора, идущая вглубь берега на расстояние до 10 метров. При неустойчивом уровне воды в водоеме норы бывают многоэтажными. Если берега низкие и заболоченные, то зверьки строят хатки, которые могут располагаться на берегу, на острове, либо сплавине или даже на упавшем в воду дереве. Строительным материалом служат веточки, трава, донная ветошь, ил. Высота и ширина хатки бывают до 1 метра. Внутри нее может быть одна или несколько камер. Вход в хатку или нору располагается под водой.

Питание. Питается ондатра различными водными растениями: осоками, хвощами и другими. Всего для таежной зоны приводится около 15 наименований (Млекопитающие ..., 1994).

Перемещения, миграции. Ранней весной и осенью часть ондатр перекочевывает в другие места, по-видимому, некоторые зверьки просто сносятся течением от прежнего места жительства, так идет расселение вида.

Размножение. Весной зверьки разбиваются на пары. В северных областях у ондатры бывает не более двух-трех пометов за лето. Беременность длится 25-26 дней, рождается в основном 5-6 щенков. Они рождаются голыми и слепыми, но растут очень быстро. На 13-й день у них открываются глаза, и с этого момента детеныши способны плавать. Примерно через месяц после рождения заканчивается период лактации, и зверьки переходят к питанию травянистыми растениями.

Рост ондатры заканчивается в основном к 12 месяцам. К этому времени звери почти не отличаются от старших особей (Млекопитающие ..., 1994). Молодые разных пометов живут в отдельных гнездовых камерах. Во время наблюдений за бобрами в заповеднике и на сопредельной территории нам удалось 7 раз наблюдать ондатр. В пяти случаях были отмечены одиночные звери и два раза наблюдали семейные группы. Первая состояла из двух взрослых и четырех молодых особей, вторая из одной взрослой ондатры и трех молодых зверьков.

Численность. В ряде районов Республики Коми ондатра имеет низкие показатели обилия. К таким районам относится и верхняя Печора. С 1961 по 1970 гг. ондатра, хотя и в небольшом числе (5-12 особей), ежегодно регистрировалась по р. Печора. В 70-е гг. численность вида сократилась. В 1976 г. неблагоприятное влияние на численность ондатры оказал низкий уровень воды во время ледостава, так что многие курьи и озера промерзли или обсохли. Зверьки были вынуждены искать подходящие места обитания на русле реки. Опытный лесник с корд. Шежым-Печорский П.Лызлов еще с осени предположил гибель ондатр зимой 1976/1977 гг. Весной 1977 г. ондатра в верховьях Печоры почти исчезла и встречалась очень редко. Здесь ондатру отмечали, в основном, у кордонов Шайтановка и Собинская, где есть глубокие озера и курьи. С 1981 по 1985 гг. на Печоре встречено 74 зверька, на Илыче – 13. В 1986-88 гг. зафиксировано всего 12 встреч ондатры и следов ее деятельности (15 особей): 8 зверьков на верхней Печоре и 7 в районе Якши. С 1989 по 2001 гг. отмечено 12 встреч (20 особей): 10 особей в равнинном районе, 8 зверьков на верхней Печоре и 2 – на Илыче.

Представление о численности вида дает количество ежегодно заготавливаемых шкурок зверьков Илычским коопзверопромхозом в 1967-1988 гг. (рис. 36).

Низким уровнем заготовок (100-200 шкурок) отличались годы 1970, 1971, 1982/83, 1986/87. Среднее для этого хозяйства количество шкурок ондатры (300-400 шт.) заготовлено в 1977/78, 1978/79, 1981/82, 1987/88, 1988 промысловые сезоны. Высокий уровень заготовок (от 500 шкурок и более) был достигнут в 1967, 1968 и 1969 гг. и в шестилетний период с 1972 по 1977 гг. Рекордное количество шкурок ондатры заготовлено в 1975 г. – более 1200, в 1976 г. – более 1400 и в 1977 г. – около 1100 шкурок ондатры. В 1980 и 1981 гг. в заготовки поступило около 600 шкурок. Можно полагать, что заготовки до некоторой степени адекватно отражают динамику численности вида в природе. График показывает, что за обсуждаемый промежуток времени периоды высокой численности имели место 4 раза. При этом их продолжительность составляла по 3 года, а в одном случае – шесть лет. Промежутки между пиками составляли 1-2 года. Еще раз

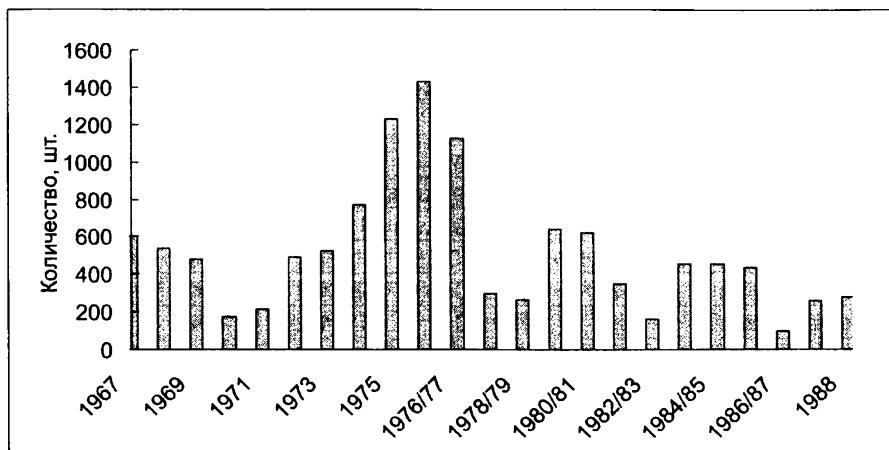


Рис. 36. Заготовки шкурок ондатры Илычским коопзверопромхозом на сопредельной с заповедником территории

отметим, что приведенные данные относятся к бассейну Илыча и территории, граничащей с заповедником.

Численность вида в настоящее время находится на очень низком уровне, что связано, по-видимому, с бедностью кормовой базы, а также прессом хищника – многочисленной американской норки. Изредка ондатра становится жертвой выдры, куницы, россомахи и пернатых хищников.

Красно-серая полевка – *Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846

Распространение. Красно-серая полевка распространена по всему Уральскому хребту (Большаков, 1971, 1975; Семенов, 1975; Бердюгин, 1982). В равнинных районах Республики Коми встречается спорадически и очень редко (Турьева, 1953; Марвин, Турьева, 1979). В Печоро-Илычском заповеднике вид обычен в горном районе, а также на отдельных безлесных вершинах восточной части предгорного района. В последнем красно-серая полевка в значительном числе отлавливалась на горе Эбельиз (Теплов, Теплова, 1947). В темнохвойной тайге предгорий становится более редкой и встречается в уловах не каждый год. В равнинном районе за 19 лет исследований отловлено только 8 экземпляров в окрестностях пос. Якши и в урочище Малая Гаревка.

Морфологическая характеристика. Крупнее других видов лесных полевок, обитающих на территории заповедника (табл. 85). Длина тела

**Масса тела (г) и размеры (мм) красно-серой полевки
Печоро-Ильчского заповедника**

Признак	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	64	43.8 ± 0.6	36.7-57.0	4.67	10.66
Длина тела	64	120.1 ± 0.6	110-137	4.65	3.87
Длина хвоста	59	35.9 ± 0.4	26-44	3.42	9.52
Длина ступни	55	17.7 ± 0.1	16.7-18.8	0.47	2.65
Перезимовавшие самки					
Масса тела	66	44.8 ± 0.7	35.0-62.0	5.70	12.7
Длина тела	63	120.6 ± 0.7	110-131	5.16	4.27
Длина хвоста	64	36.4 ± 0.4	31-44	2.99	8.21
Длина ступни	62	17.7 ± 0.1	16.6-18.8	0.48	2.71
Самцы-сеголетки					
Масса тела,	151	24.7 ± 0.4	11.5-36.2	5.17	20.9
Длина тела	129	100.4 ± 0.7	75-118	7.84	7.79
Длина хвоста	128	30.9 ± 0.2	23-39	2.79	9.02
Длина ступни	118	17.9 ± 0.04	16.4-19.0	0.27	2.90
Самки-сеголетки					
Масса тела	105	24.8 ± 0.6	11.8-39.4	6.55	26.4
Длина тела	98	99.1 ± 0.9	78-119	9.49	9.57
Длина хвоста	98	29.9 ± 0.2	24-36	2.52	8.42
Длина ступни	89	17.7 ± 0.1	16.6-19.0	0.62	3.50

у перезимовавших животных составляет 110-137 (120.3), хвоста – 26-44 (36.1), ступни – 16.6-18.8 (17.7) мм. Масса тела 35.0-62.0 (44.3) г. У сеголеток длина тела – 75-131 (99.8), хвоста – 23-39 (30.5), ступни – 16.4-19.0 (17.8) мм. Масса тела – 11.5-39.4 (24.7) г.

Самки несколько тяжелее и крупнее самцов за счет беременности и лактации. Однако эти различия статистически незначимы. Половозрелые сеголетки лишь в единичных случаях достигают размеров взрослых животных. Тем не менее, между этими возрастными группами сохраняется хиатус по массе и длине тела. Неполовозрелые сеголетки значительно мельче взрослых зверьков.

Мантя спины ржаво-коричневых тонов, относительно темная. По ее цвету красно-серая полевка ближе к рыжей, чем к красной полевке. Отличается от последней серыми щеками. Бока темновато-серые, брюхо грязно-серое, белесое. Хвост у молодых животных резко двухцветный, черно-белый, у взрослых полевок он выглядит по окраске менее

контрастным. Географическая изменчивость выражена довольно слабо (Громов, Поляков, 1977). Полевки, населяющие территорию заповедника, относятся к номинальному подвиду *C. r. rufocanus Sundefall*.

Местообитания. Красно-серая полевка на Урале очень тесно связана с каменистыми россыпями преимущественно подгольцового и горно-тундрового поясов (Теплов, Теплова, 1947; Большаков, 1967, 1969; Балахонов, 1981; Бердюгин, 1984). Эти местообитания характеризуются многочисленными пустотами между камнями, стабильностью температуры и влажности (Бердюгин, 1979). Вне каменистого обломочного субстрата красно-серая полевка встречается довольно редко. По данным В.П. и Е.Н.Тепловых (1947) в северной части горного района заповедника она была обычной в каменистых россыпях на горе Кычилиз (68.8% в уловах). В горной тундре, расположенной на той же высоте, полевки отлавливались в ловушки в значительно меньшем количестве (26.7%), а в горных лесах – единично. На горе Яныпупунер, расположенной на юге заповедника, красно-серая полевка концентрировалась в каменистых россыпях (54.2%). Однако здесь она была обычной и в зеленомошных ельниках нижней части горно-лесного пояса (16.7%), в травянистых же лесах верхней части пояса была очень редкой и регистрировалась далеко не каждый год (4.6%). Каменистые россыпи полевки заселяют неравномерно. Далеко не во всех случаях они оказываются пригодными для жизни этого вида (Мелкие млекопитающие ..., 1986). Животные обычно сосредотачиваются на периферии россыпей в непосредственной близости от растительности. Центральные части сплошных каменных полей они избегают.

Питание. Из лесных полевков красно-серая является наиболее зеленоядной формой (Воронцов, 1967). В зимний и весенний периоды главную роль в питании этого вида играют веточные корма. Полевки часто грызут ветки можжевельника, стебли малины, кору ив и рябины. С началом вегетации переходят на зеленые корма. В табл. 86 приведены данные по составу кормов красно-серой полевки, собранных на кормовых столиках ($n = 78$) в середине июня на Яныпупунер. Основу ее рациона составляют побеги пермской ветреницы (38.0%), побеги и листья голубики (26.1%) и черники (23.9%), которые являются фоновыми видами вокруг поселений полевков. Удельный вес грубых кормов – веток можжевельника, малины и рябины в питании к этому времени сильно понижается.

Размножение. По сравнению с другими видами лесных полевков красно-серая полевка позже начинает и раньше заканчивает размножение и имеет небольшую плодовитость (Большаков, 1966; 1969; Семенов, 1974). В горном районе Печоро-Ильчского заповедника все лесные полевки начинают размножаться в начале июня. В июне 87.5% самок ($n = 32$) красно-серой полевки были беременными, часть из них (10.7%)

**Состав кормов красно-серой полевки
в горном районе заповедника**

Вид кормов	Поедаемые части растений	Встречаемость, %
Ветреница пермская (<i>Anemonastrum biarmense</i>)	Побеги	38.0
Голубика (<i>Vaccinium uliginosum</i>)	Побеги, листья	26.1
Черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	Побеги, листья	23.9
Горец змеиный (<i>Polygonum bistorta</i>)	Побеги	16.3
Брусника (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	Побеги	8.7
Можжевельник (<i>Juniperus sibirica</i>)	Побеги	5.4
Водяника (<i>Empetrum hermaphroditum</i>)	Побеги	2.2
Малина (<i>Rubus idaeus</i>)	Листья	2.2
Щавель (<i>Rumex acetosa</i>)	Листья	2.2
Рябина (<i>Sorbus aucuparia</i>)	Листья	1.1
Плаун (<i>Diphasiastrum sp.</i>)	Побеги	1.1
Седмичник (<i>Trientalis europaea</i>)	Листья	2.2
Толокнянка (<i>Arctous alpina</i>)	Листья	2.2
Очиток пурпурный (<i>Sedum telephium</i>)	Побеги	1.1

в конце месяца повторно. В конце июля – первой декаде августа 78.9% самок имели эмбрионы. Большинство животных заканчивает размножение в третьей декаде августа. Последняя беременная самка поймана 27 августа. Таким образом, продолжительность репродуктивного периода красно-серой полевки составляет примерно 3 месяца.

Величина выводка у взрослых животных составляет 6.1 ± 0.2 с колебаниями от 4 до 10 эмбрионов (табл. 87), у сеголеток – 5.0 ± 0.2 (3-9 эмбрионов). Эти показатели ниже данных, приводимых для полевок Полярного и Южного Урала (Семенов, 1974; Мелкие млекопитающие ..., 1986), но выше, чем у полевок Северного Зауралья – 5.7 ± 0.3 (Буйдалина, 1990). Перезимовавшие самки в Печоро-Илычском заповеднике приносят за лето два помета, молодые самки – один, реже – два.

Молодые животные регистрируются в уловах в некоторые годы в середине июня, но чаще всего в конце этого месяца. В годы интенсивного нарастания численности сеголетки быстро растут, часть из них к августу становится половозрелыми. Степень их участия в размножении по годам варьировала от 5.8% (1989 г.) до 53.8% (1988 г.).

Структура популяции. Возрастная структура популяции красно-серой полевки во второй половине лета в горном районе характеризо-

**Величина выводка у красно-серой полевки
в Печоро-Илычском заповеднике**

Возрастные группы	n	Количество самок с числом эмбрионов								M ± m
		3	4	5	6	7	8	9	10	
Перезимовавшие	73	-	8	19	21	12	10	1	2	6.1 ± 0.2
Сеголетки	36	3	10	13	6	2	1	1	-	5.0 ± 0.2

валась значительной долей перезимовавших зверьков (25%). В предгорном районе число особей этой возрастной группы было незначительным (5.6%). В уловах преобладали мигрирующие животные, состоящие из молодых неполовозрелых полевок. Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что зверьки отлавливались в небольшом количестве исключительно в ловчие канавки во всех обследуемых местобитаниях. Известно, что мигрирующие животные в ловушки идут очень неохотно, среди них большую часть составляют расселяющиеся сеголетки (Лукьянов, 1993,1997).

Смена поколений у красно-серой полевки в течение лета происходит медленнее, чем у других видов лесных полевок горного района (табл. 88). Так, перезимовавшие особи у данного вида во второй половине лета составили 40%, тогда как у красной и рыжей полевок они не превышали 25%. Впервые на эту особенность структуры красно-серой полевки Урала обратил внимание Р.А.Семенов (1974).

Ландшафтные группировки красно-серой полевки различаются между собой и по соотношению полов. В предгорной тайге в уловах среди сеголеток преобладали самцы – 73.6% ($\chi^2 = 11.7$; $p < 0.001$). Как известно, они являются самой многочисленной группой среди мигран-

Таблица 88

**Половозрастная структура популяции красно-серой полевки
в Печоро-Илычском заповеднике**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	n	из них перезимовавшие, %	n	из них самцы, %	n	из них самцы, %
Предгорье	56	5.6	3	66.7	53	73.6
Горы	362	41.2	149	48.3	213	54.9

**Численность красно-серой полевки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова ловушками в 1953–2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во лов.- суток	Число зверьков			
		абс.	на 100 л-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	25600	2	0.007	0-0.2	-
Ельник травянистый пойменный	3800	1	0.03	0-0.2	-
Сосняк лишайниковый	21000	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	9480	-	-	-	-
Ельник травянистый пойменный	7060	-	-	-	-
Ельник папоротн.- зеленомошный	1500	-	-	-	-
Луг пойменный	2300	-	-	-	-
Горный район					
Ельник зеленомошный	1600	61	3.8	0.2-6.4	83.7
Пихто-ельник травянистый	3800	36	0.9	0-3.7	153.0
Каменистые россыпи	2600	115	4.4	0-11.8	94.8

тов (Lidicker, 1985; Лукьянов, 1997). В горном районе среди перезимовавших животных половое соотношение было близко 1:1, среди сеголеток преобладание самцов было незначительным.

Численность вида и ее динамика. Численность красно-серой полевки понижается в направлении с востока на запад – от гор к равнине. По отловам в ловушки среднее обилие вида в горном районе составило 2.6 экз., на равнине – 0.006 экз. на 100 ловушко-суток. Удельный вес в суммарных сборах грызунов равнялся, соответственно, 16.2 и 0.08%. Подобная тенденция отмечена и по отловам в ловчие канавки. В горах средний показатель обилия составил 1.6 экз., в предгорьях – 0.7 экз., на равнине – 0.03 экз. на 10 канавок-суток. При этом обилие вида в горах занижено из-за отсутствия канавок в местах концентрации полевки (каменистых россыпей). Доля красно-серой полевки в сборах грызунов по районам, соответственно, достигала 2.0, 1.4 и 0.3%. Близкие показатели по значимости вида приводят И.Ф.Куприянова и

**Численность красно-серой полевки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988–2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	2	0.04	0-0.5	280.0
Ельник травянистый пойменный	60	1	0.2	0-0.8	195.2
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	314	31	1.0	0-8.7	209.0
Ельник травянистый пойменный	232	14	0.6	0-11.0	324.1
Ельник папоротн.-зеленомошный	31	1	0.3	0-1.3	-
Луг пойменный	126	4	0.3	0-3.0	275.0
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	102	24	2.0	0-10.0	134.7
Березняк травянистый подгольцовый	162	17	1.1	0-8.0	179.2
Луг подгольцовый	93	7	0.7	0-6.0	268.6
Тундра	22	-	-	-	-

И.Б.Недосекина (1986) для близлежащих к заповеднику равнинных районов Республики Коми (0.2%).

Максимальная численность красно-серой полевки отмечена в каменистых россыпях – 11.8 экз. на 100 ловушко-суток (1998 г.). Здесь ее доля в суммарных уловах составила в среднем 44.0% (0-65.6%). В травянистых пихто-ельниках верхней части горно-лесного пояса обилие полевков незначительно (табл. 89). Доля вида в уловах составляет 5.1%. Относительно высокая численность зарегистрирована в зеленомошных ельниках в нижней части Медвежьего Камня (17.7%). В травянистых стациях подгольцового пояса полевков очень мало.

Распространение красно-серой полевки по биотопам предгорного района, судя по отловам в ловчие канавки, сравнительно равномерное

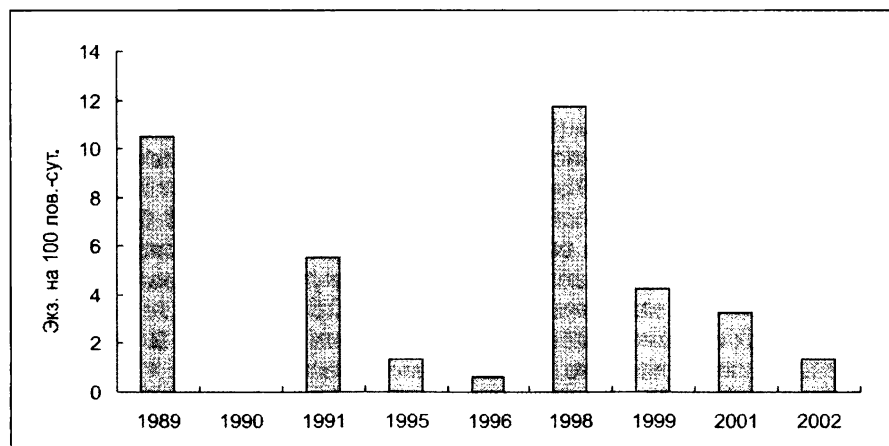
(табл. 90). Некоторое увеличение численности животных отмечено лишь в зеленомошных ельниках (2.1% в уловах грызунов).

На рис. 37 показаны годовые изменения численности вида в каменистых россыпях на юго-западном склоне гольца горы Яныпупунер. Высокое обилие полевков (более 10 экз. на 100 ловушко-суток) была отмечено в 1989 и 1998 гг., минимальное (менее 0.6 экз. на 100 ловушко-суток) – в 1990 и 1995 гг. Они совпадали с аналогичными фазами у других видов лесных полевков. Из девяти лет наблюдений только один год совсем отсутствовали в уловах. Размах годовых изменений обилия относительно велик. После пика численности животных в 1989 г. (10.5 экз. на 100 ловушко-суток) на следующий год был отмечен «крах» популяции. Плотность полевков в горном и предгорном районах изменялась асинхронно. Лишь самый высокий уровень обилия красно-серой полевки в предгорной тайге в 1989 г. совпал с пиком численности вида в горах.

Рыжая полевка – *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780

Распространение. Рыжая полевка по характеру распространения – типичный западно-палеарктический вид. На северо-востоке европейской части России населяет всю зону тайги и лесотундры (Марвин, Турьева, 1979; Млекопитающие ..., 1994). Северная граница ее ареала проходит по северной оконечности Приполярного Урала (Европейская рыжая полевка, 1981). По восточным предгорьям Уральского

Рис. 37. Изменение численности красно-серой полевки в каменистых россыпях горы Яныпупунер



хребта она опускается на юг до широты Печоро-Ильчского заповедника. В Северном Зауралье в многолетних сборах Ф.Р. Буйдалиной (1986б) в бассейне Малой Сосьвы данный вид отсутствовал. Вероятно, граница ареала рыжей полевки проходит в непосредственной близости от Печоро-Ильчского заповедника.

Здесь она встречается повсеместно. На равнине и в предгорьях входит в число фоновых видов. В свое время В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) отмечали, что рыжая полевка проникает в высотные пояса гор по поймам рек, но в темнохвойных лесах по склонам гор, как правило, не встречается. Нами она отлавливалась в значительном количестве в горных лесах на Медвежьем Камне и на Яныпупунер. Была сравнительно обычной в подгольцовом поясе этих гор. Летом 1989 г. перезимовавший самец был добыт в каменистых россыпях на вершине горы Маньпупунер. На самом востоке горного района в верховьях Укью, по сообщению Б.В.Тестова, рыжая полевка была довольно редкой, южнее в горно-лесном поясе горы Маньятальяхтумп – обычной.

Морфологическая характеристика. Полевка средних размеров (табл. 91). Длина тела у перезимовавших животных составляет 93-127 (106.1), хвоста – 36-68 (52.9), ступни – 15.8-19.0 (17.4) мм. Масса тела 21.4-56.1 (30.0) г. Половозрелые сеголетки: длина тела – 80-107 (95.5), хвоста – 34-60 (48.0), ступни – 15.2-18.7 (17.3) мм. Масса тела – 15.3-34.9 (22.0) г. Неполовозрелые сеголетки: длина тела – 55-106 (89.2), хвоста – 24-56 (45.1), ступни – 15.2-19.0 (17.4) мм. Масса тела – 6.4-26.5 (18.0) г.

Окраска верха тела чаще всего буро-коричневая. Иногда встречаются особи с сильным затемнением меха. У некоторых в окраске спинки преобладают светлые ржавые тона. Бока тела серые с палево-ржавым оттенком. Брюхо белесое. У некоторых особей на нем отчетливо заметен желтовато-палевый налет. Хвост резко двухцветный: сверху темно-бурый, снизу беловатый.

Рыжая полевка, обитающая на территории заповедника, относится к подвиду *S. g. suescicus* (Громов, Поляков, 1977; Европейская рыжая полевка, 1981) – темная, или северная рыжая полевка (Огнев, 1950). Среди изученных популяций этого подвида на северо-востоке европейской части России (Млекопитающие ..., 1994) верхнепечорские полевки выделяются сравнительно крупными размерами. По ним они уступают лишь животным с Приполярного Урала. Это подтверждает положение об увеличении размеров тела рыжей полевки в пределах Русской равнины по направлению на северо-восток (Европейская рыжая полевка, 1981). Горные популяции вида заметно отличаются от равнинных форм. Так, средняя масса тела у перезимовавших животных в равнинном районе составила 29.3 г, в горном районе – 30.6 г. Средняя длина тела, соответственно, равнялась 105.6 мм и 106.8 мм, длина

**Масса тела (г) и размеры (мм) рыжей полевки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Признак	Равнинный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	108	28.1 ± 0.2	21.4-34.5	8.98
Длина тела	108	104.7 ± 0.4	95-115	3.62
Длина хвоста	105	51.5 ± 0.5	36-62	9.36
Длина ступни	101	17.4 ± 0.04	16.3-19.0	2.76
Перезимовавшие самки				
Масса тела	59	31.5 ± 0.5	24.8-43.3	13.6
Длина тела	58	107.4 ± 0.6	99-117	4.32
Длина хвоста	58	52.9 ± 0.6	39-68	9.10
Длина ступни	53	17.5 ± 0.1	16.5-19.0	3.54
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	77	21.2 ± 0.3	15.3-23.0	14.80
Длина тела	73	94.8 ± 0.6	85-107	5.53
Длина хвоста	75	48.1 ± 0.5	38-56	8.81
Длина ступни	73	17.4 ± 0.05	16.5-18.8	2.82
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	38	22.2 ± 0.5	15.6-28.2	13.32
Длина тела	36	95.5 ± 1.0	80-107	6.49
Длина хвоста	36	47.5 ± 0.7	39-58	8.99
Длина ступни	34	17.3 ± 0.1	16.2-18.1	2.83
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	283	17.3 ± 0.2	6.9-25.1	17.63
Длина тела	248	88.1 ± 0.4	66-103	7.31
Длина хвоста	245	45.3 ± 0.2	26-53	8.04
Длина ступни	228	17.3 ± 0.03	15.6-18.6	3.06
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	185	16.3 ± 0.2	7.2-24.8	14.46
Длина тела	167	86.5 ± 0.5	63-100	7.96
Длина хвоста	166	44.4 ± 0.4	28-52	10.05
Длина ступни	148	17.2 ± 0.04	15.3-18.2	3.01

Таблица 91 (продолжение)

Признак	Предгорный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	388	28.4 ± 0.1	22.8-36.8	8.79
Длина тела	376	104.7 ± 0.2	93-115	3.59
Длина хвоста	363	52.2 ± 0.2	37-65	7.28
Длина ступни	319	17.4 ± 0.03	15.8-18.9	3.09
Перезимовавшие самки				
Масса тела	216	32.8 ± 0.3	23.8-56.1	14.10
Длина тела	213	108.5 ± 0.3	97-127	4.05
Длина хвоста	210	54.3 ± 0.3	40-67	7.29
Длина ступни	182	17.4 ± 0.03	16.2-18.3	2.71
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	109	20.9 ± 0.2	15.4-27.2	12.5
Длина тела	98	94.0 ± 0.5	81-103	5.70
Длина хвоста	97	47.6 ± 0.4	39-60	8.39
Длина ступни	97	17.2 ± 0.05	16.3-19.0	2.84
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	77	24.4 ± 0.5	15.5-34.9	17.20
Длина тела	68	97.7 ± 0.6	83-105	5.26
Длина хвоста	68	48.7 ± 0.5	34-60	8.99
Длина ступни	66	17.3 ± 0.1	16.3-18.6	2.70
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	626	18.5 ± 0.1	6.6-26.5	17.05
Длина тела	577	90.2 ± 0.2	63-106	6.21
Длина хвоста	575	45.3 ± 0.2	29-56	8.51
Длина ступни	501	17.4 ± 0.02	15.2-18.7	2.98
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	521	18.2 ± 0.1	6.4-24.7	14.66
Длина тела	482	89.0 ± 0.2	55-101	6.33
Длина хвоста	479	44.6 ± 0.2	28-56	8.58
Длина ступни	418	17.4 ± 0.03	14.7-18.9	3.45

хвоста – 52.0 мм и 53.5 мм. По размерам хвоста полевки, населяющие заповедник, являются самыми длиннохвостыми в регионе.

Половой диморфизм в размерах тела хорошо проявляется у взрослых животных. Самки превосходят самцов практически по всем признакам за исключением длины ступни. Так, в равнинном районе заповедника средняя масса самцов составляла 28.1 г, длина тела –

Таблица 91 (окончание)

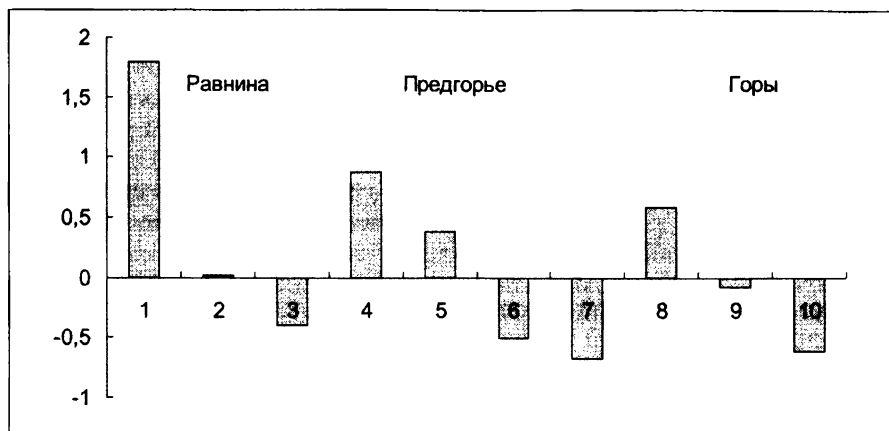
Признак	Горный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	157	29.6 ± 0.2	24.0-38.8	9.20
Длина тела	147	105.3 ± 0.3	96-114	3.50
Длина хвоста	140	52.7 ± 0.3	44-60	6.14
Длина ступни	117	17.6 ± 0.05	16.0-19.0	2.91
Перезимовавшие самки				
Масса тела	57	33.3 ± 0.5	26.5-46.8	12.06
Длина тела	56	109.9 ± 0.6	100-121	3.83
Длина хвоста	56	55.6 ± 0.4	47-61	6.09
Длина ступни	53	17.5 ± 0.1	16.2-18.5	2.63
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	26	21.4 ± 0.4	17.3-25.5	10.57
Длина тела	23	95.2 ± 0.9	84-102	4.44
Длина хвоста	24	47.3 ± 1.0	40-60	10.40
Длина ступни	24	17.1 ± 0.1	16.2-18.3	2.69
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	11	23.5 ± 0.6	20.0-26.0	8.01
Длина тела	10	100.8 ± 1.4	91-105	4.55
Длина хвоста	10	48.9 ± 1.9	41-59	12.47
Длина ступни	10	17.3 ± 0.2	16.2-18.4	4.51
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	128	18.7 ± 0.2	7.9-22.7	12.85
Длина тела	109	90.7 ± 0.5	62-100	6.16
Длина хвоста	108	46.1 ± 0.4	31-54	8.17
Длина ступни	88	17.5 ± 0.1	15.3-18.6	3.48
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	106	18.6 ± 0.3	8.5-23.0	15.24
Длина тела	98	90.0 ± 0.5	63-97	6.06
Длина хвоста	96	45.3 ± 0.4	24-52	8.94
Длина ступни	75	17.5 ± 0.1	15.0-19.0	3.54

104.7 мм, длина хвоста – 51.5 мм. У самок эти показатели равнялись, соответственно, 31.5 г, 107.4 и 52.9 мм.

Биотопическое размещение. На Европейском Северо-Востоке рыжая полевка – типичный обитатель лесных пойменных местообитаний и зарастающих вырубок (Турьева, 1953, 1977; Турьева, Балибасов, 1982; Кулик, Никитина, 1960; Куприянова, Недосекина, 1983), что ха-

Рис. 38. Коэффициенты верности рыжей полевки разным местообитаниям.

Местообитания: Равнинные: 1 – ельник травянистый пойменный; 2 – ельник зеленомошный; 3 – сосняк лишайниковый. Предгорные: 4 – ельник травянистый пойменный; 5 – ельник папоротниково-зеленомошный; 6 – ельник зеленомошный плкорный; 7 – луг пойменный. Горные: 8 – пихто-ельник папоротниковый; 9 – ельник зеленомошный горный; 10 – каменистые россыпи



рактенно и для территории Печоро-Илычского заповедника (рис. 38). Излюбленными ее станциями здесь являются различные типы травянистых лесов. В зеленомошных лесах, в которых обычна красная полевка, рыжая полевка присутствует в небольшом количестве и не каждый год. Коэффициенты верности этим биотопам для разных районов отмечены как положительные, так и отрицательные. В случае положительных значений они близки к нулю. Заболоченных лесов, а также сосняков разных типов, она явно избегает. В предгорном районе обычна в травянистых, в том числе и в папоротниковых, лесах по склонам гряд (парм). Плотно населяет прибрежные ивняки (Теплов, Теплова, 1947). В горном районе рыжая полевка чаще всего встречается в травянистых пихто-ельниках в верхней части горно-лесного пояса. Ее плотность на подгольцовых лугах выше, чем на пойменных лугах предгорий. Однако и здесь ее связь с пойменными местообитаниями четко прослеживается. Численность вида в удалении от пойм горных рек уменьшается.

Питание. Основу питания рыжей полевки в Печоро-Илычском заповеднике составляют те же группы кормов, что и у красной полевки, но преобладают зеленые части растений. Это подтверждает общее представление о ней как в основном о зеленоядной форме (Теплов, Теплова, 1947; Наумов, 1948а; Турьева, 1960; Попов, 1960; Ивантер, 1975; Европейская рыжая полевка, 1981). В питании рыжей полевки пред-

**Состав кормов рыжей полевки в предгорном районе
Печоро-Илычского заповедника**
(% желудков, содержащих определенный вид корма)

Виды кормов	Годы		Всего
	2000	2001	
Зеленые части растений	20.6	87.2	66.3
Грибы	48.5	17.4	27.2
Ягоды	48.5	3.3	17.5
Семена	33.8	11.4	18.4
Кора, лишайники, мхи	4.4	-	1.3
Исследовано желудков	68	149	217

горного района во второй половине лета зелень составила 66.3% (табл. 92), тогда как у красной полевки – всего 41.3%. Второе место по потреблению заняли грибы (27.2%). Примерно в равном соотношении в желудках присутствовали семена (18.4%) и ягоды (17.5%). По данным Н.Н.Воронцова (1961), удельный вес зеленых частей растений в питании полевок Республики Коми был более значительным (77.9%). Кора и корневища составляли 33.9%. В то же время относительная значимость семян и грибов не превышала 6%.

Соотношение основных кормов в рационе животных в разных регионах определяется, прежде всего, местными экологическими условиями. Значительные колебания в составе кормов в одном и том же районе наблюдаются по годам. В годы обильных урожаев ягод и грибов потребление их значительно возрастает, а зеленых частей растений уменьшается. Так, в 2000 г. в предгорном районе заповедника в летнем питании полевок была отмечена высокая доля грибов и ягод (по 48.5%). Удельный вес зелени составил всего 20.6%. На следующий год доля грибов и ягод значительно сократилась, соответственно, до 17.4% и 3.3%. Одновременно резко увеличилось потребление зеленых кормов (87.2%).

Большое значение для рыжей полевки, как и для красной, имеют семена хвойных деревьев (Формозов, 1948б; Теплов, 1960; Турьева, 1960). В урожайные годы полевки активно разыскивают шишки, сброшенные на землю, и извлекают из них семена. В полевых экспериментах было отмечено, что рыжая полевка по сравнению с красной полевкой более охотно поедает семена кедра. Из ягод в желудках чаще встречались черника и малина.

Размножение. Сроки начала и окончания размножения вида на верхней Печоре по годам варьируют. Самая ранняя дата регистрации пер-

вой беременной самки – 22 апреля (1988 г.), последней – 4 сентября (1989 г.). Чаще репродуктивный период у полевок начинается с конца апреля – середины мая и длится до конца августа. В третьей декаде августа основная масса животных обычно заканчивает размножение. Сходные сроки приводятся для других районов Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986; Млекопитающие ..., 1994).

В некоторые годы у рыжей полевки отмечено зимнее размножение. Вероятно, оно чаще встречается у этого вида, чем у красной полевки, так как описано для разных регионов (Башенина, 1951; Формозов, 1948; Смирин, 1970; Кудряшова, 1971). В Печоро-Илычском заповеднике В.П.Тепловым (1960) 19 января 1945 г. была добыта кормящая самка, в матке у которой было 4 плацентарных пятна. За 18 лет наблюдений зимнее размножение мы фиксировали дважды (1984 и 1988 гг.). Это были годы интенсивного нарастания численности животных. В конце февраля 1988 г. у десяти самцов масса тела колебалась от 23.5 до 34.5 г (в среднем 29.4 г), длина семенников – от 11.3 до 13.0 мм. Две самки были половозрелыми, одна весом 27.7 г имела 5 эмбрионов.

Молодые животные начинают регистрироваться в уловах обычно с середины июня. Самая ранняя дата их появления – 28 мая (1985 г.). В предгорном и горном районах эти даты смещены на третью декаду июня. Часть прибылых зверьков созревает в год своего рождения. Их доля в предгорной тайге варьировала по годам от 1.7 до 66.7% и была связана с уровнем численности ($r_s = -0.78$; $p < 0.001$). Эта зависимость для данного вида отмечена и в некоторых других частях ареала (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1986; Bujalska, 1983).

В 40-е гг. прошлого века средняя плодовитость рыжей полевки на территории Печоро-Илычского заповедника составляла 5.8 эмбрионов на самку (Теплов, Теплова, 1947). За последние десятилетия этот показатель не изменился – 5.9 ± 0.1 (от 2 до 10 эмбрионов). Он также мало отличается от таковых в других равнинных регионах Европейского Севера (Воронцов, 1961; Ивантер, 1975; Башенина, 1968). В отличие от красной полевки различия в плодовитости рыжей полевки из разных ландшафтных районов заповедника оказались несущественными (табл. 93). Интересно отметить, что на Северном Урале, по данным В.Н.Большакова (1962, 1972), плодовитость красной полевки значительно выше – 7.1. Размер выводка у перезимовавших животных, как и у красной полевки, закономерно изменялся в течение сезона. Наибольшие размеры он имел в июне и июле – 6.1 ± 0.1 , тогда как в мае и в августе он уменьшался до 5.6 ± 0.2 . Средняя плодовитость у сеголеток составила 5.0 ± 0.1 , что существенно меньше, чем у взрослых животных. Число детенышей в выводках молодых животных колебалось

**Величина выводка у рыжей полевки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

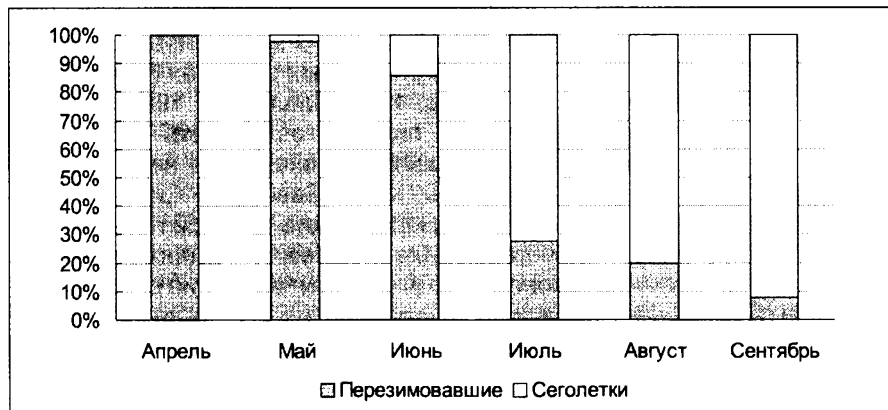
Район	n	Количество самок с числом эмбрионов										M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Перезимовавшие самки												
Равнина	60	-	2	7	18	13	13	6	1	-	-	5.8 ± 0.17
Предгорье	203	2	3	15	63	66	33	17	2	2	-	5.9 ± 0.09
Горы	59	-	3	4	12	21	13	4	2	-	-	6.0 ± 0.17
Самки-сеголетки												
Равнина	35	-	4	10	13	6	1	1	-	-	-	4.8 ± 0.19
Предгорье	81	-	2	17	35	16	7	1	3	-	-	5.3 ± 0.13
Горы	14	1	2	4	5	2	-	-	-	-	-	4.4 ± 0.30

от 2 до 9. Взрослые самки приносят за лето два, реже три помета, сеголетки – один-два.

Резорбция эмбрионов обнаружена у 10 из 352 (2.8%) беременных самок. Число рассасывающих эмбрионов составило 1.2%.

Структура популяции. В апреле и мае в популяции рыжей полевки присутствуют только перезимовавшие животные (рис. 39). Лишь в редкие годы (1997) в конце мая появляются первые сеголетки. В июне взрослые полевки еще преобладают в уловах (88.8%). В июле возрастает численность молодых животных, поэтому доля перезимовавших живот-

Рис. 39. Сезонная динамика возрастной структуры популяции рыжей полевки в Печоро-Илычском заповеднике



**Половозрастная структура популяции рыжей полевки
в разных ландшафтных районах заповедника**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перези- мовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	844	20.3	171	60.8	673	63.0
Предгорье	2110	30.6	645	64.6	1465	54.8
Горы	527	46.3	244	68.8	283	57.6
Всего	3481	30.4	1060	65.0	2421	57.4

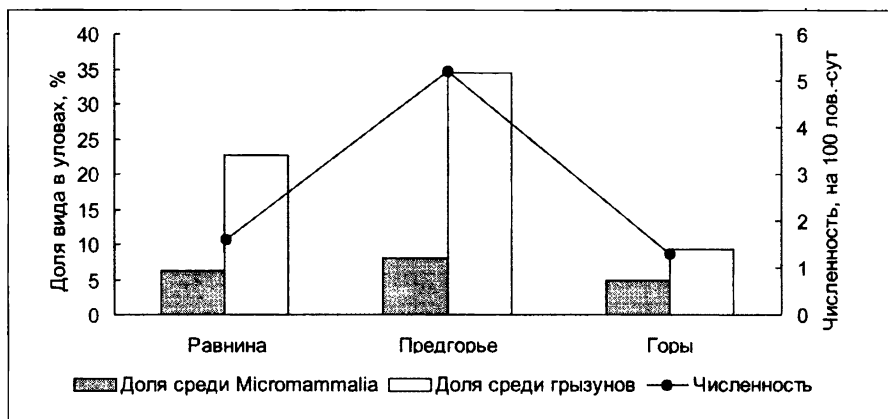
ных уменьшается до 27.7%. В августе происходит дальнейшее снижение числа взрослых полевок (24.7%), хотя темпы обновления популяции и уменьшаются. В сентябрьских уловах доля этой возрастной группы составляет 8.6%.

Возрастная структура популяции рыжей полевки характеризуется относительно высокой долей взрослых особей (30.4%) по сравнению с красной полемкой. Их удельный вес в населении возрастает от равнины к горам. Во второй половине лета доля перезимовавших зверьков на равнине достигала 15.3%, в предгорье – 19.7%, в горах – 33.4%.

Как показали экспериментальные исследования в Институте экологии растений и животных УрО РАН, соотношение полов у новорожденных рыжей полевки составляет 1:1 (Большаков, Кубанцев, 1984). В природных популяциях среди взрослых зверьков и самостоятельно живущих сеголеток почти всегда преобладают самцы (Наумов и др., 1969; Ивантер, 1975, 1978; Куприянова, 1978а). Это подтверждается и на нашем материале (табл. 94). В предгорном районе из 17 лет только в двух случаях доля самцов среди взрослых полевок была меньше 50%, во всех других она варьировала от 59.3 до 83.3%. Отмечена тенденция возрастания удельного веса взрослых самцов от равнины к горам. Среди сеголеток число самцов изменялось по годам от 49.1 до 74.2%. В среднем оно было ниже, чем у перезимовавших животных.

Численность вида и ее динамика. Известно, что относительная численность рыжей полевки на севере Русской равнины уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток (Колоскова, Губарь, 1975; Колоскова, 1981; Куприянова, Наумов, 1984; Бобрецов, Куприянова, 2002). Если в средней тайге Архангельской области она доминирует в сборах грызунов (Куприянова, 1978б), то в центральных районах Республики Коми уступает по численности красной полемке (Турьева, 1953; Куприянова, Недосекина, 1983). В Печоро-Илычском заповеднике на

Рис. 40. Численность рыжей полевки и ее доля в сообществах мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника



долю рыжей полевки в суммарных уловах мелких млекопитающих ловушками приходится 24.9%, канавками – 6.6%.

Средняя численность рыжей полевки по результатам отлова ловушками составила 2.8 экз. на 100 ловушко-суток, по результатам отлова канавками – 5.3 экз. на 10 канавко-суток. Наибольшей плотности она достигает в предгорном районе – 5.2 экз. на 100 ловушко-суток и 8.9 экз. на 10 канавко-суток (рис. 40). В двух других ландшафтных районах его численность не превышает 1.6 экз. на 100 ловушко-суток и 6.4 экз. на 10 канавко-суток. Доля рыжей полевки в суммарных уловах *Microtammalia* составляет на равнине 22.7%, в предгорье – 34.4%, в горах – 9.3%. По отловам в канавки эти показатели значительно меньше, но тенденция изменения остается такой же.

На протяжении Уральского хребта обилие рыжей полевки отчетливо возрастает с севера на юг (Европейская рыжая полевка, 1981). На Приполярном Урале она малочисленна (Турьева, 1977; Бердюгин, 1992). В горном районе заповедника является обычным видом, а в южной части Северного Урала в пределах Свердловской области ее доля, рассчитанная по материалам И.Л.Куликовой и В.Н.Большакова (1984), увеличивается до 13.3%. На Яныпупунер рыжая полевка населяет все высотные пояса. В горных лесах ее численность возрастает от нижней части пояса к верхней. На нижних склонах гор, покрытых зеленомошными ельниками, удельный вес вида в уловах ловушками составил 6.0%. В верхней части горно-лесного пояса, где преобладают травянистые пихто-ельники, доля рыжей полевки повышается до 12.0% и остается такой и в подгольцовом поясе. На склонах гольца и в горных

**Численность рыжей полевки в разных
местообитаниях Печоро-Илычского заповедника
(по данным отлова ловушками в 1953–2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во лов.- суток	Число зверьков			
		абс.	на 100 л-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	25600	418	1.6	0-23.8	218.8
Ельник травянистый пойменный	3800	351	9.2	0.2- 20.7	70.5
Сосняк лишайниковый	21000	3	0.01	0-0.2	376.9
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	9480	187	2.0	0-14.2	153.4
Ельник травянистый пойменный	7060	734	10.4	0.6- 22.3	60.3
Ельник папоротн.- зеленомошный	1500	127	8.5	2.2- 17.0	-
Луг пойменный	2300	19	0.8	0-2.0	96.5
Горный район					
Ельник зеленомошный	1600	22	1.4	0-2.4	-
Пихто-ельник травянистый	3800	79	2.1	0-7.3	96.2
Каменистые россыпи	2600	4	0.1	0-3.0	198.2

тундрах она становится довольно редкой (менее 3.0%). Такое «слоистое» распределение этого вида в горах Урала, обусловленное своеобразным размещением здесь лесов бореального и неморального типов вдоль высотного профиля, было отмечено К.И.Бердюгиным (1999).

В равнинном и предгорном районах рыжая полевка наиболее плотно населяет травянистые пойменные леса (табл. 95). В этих местообитаниях среднее обилие полевков составляло более 9 экз. на 100 ловушко-суток, а доля вида в уловах превышала 45%. Численность животных по годам была здесь стабильной (коэффициент вариации ниже 70%). В зеленомошных лесах обилие полевков было незначительным – 1.7 экз. на 100 ловушко-суток, а удельный вес вида в уловах составлял менее 16.0%. В этих биотопах рыжая полевка отлавливалась не каждый год. Показатели коэффициента вариации численности в них были значительными (свыше 150%).

В предгорной тайге, наряду с пойменными местообитаниями, высокая плотность полевков отмечена в папоротниковых лесах на склонах

**Численность рыжей полевки в разных местообитаниях
Печоро-Ильчского заповедника**

(по данным отлова канавками в 1988–2001 гг.)

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	139	2.6	0.5-5.9	69.7
Ельник травянистый пойменный	60	47	7.8	2.4-20.8	86.3
Сосняк зеленомошный	122	2	0.2	0-1.6	224.2
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	314	220	7.0	0-32.0	102.4
Ельник травянистый пойменный	232	276	11.9	1.0-36.2	82.3
Ельник папоротн.-зеленомошный	31	35	11.3	2.5-36.0	110.9
Луг пойменный	126	85	6.7	0-16.0	77.4
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	102	77	7.5	0-22.2	97.6
Березняк травянистый подгольцовый	162	130	8.0	1.0-22.5	88.4
Луг подгольцовый	93	32	3.4	0-8.9	88.1
Тундра	22	4	1.8	0-5.0	-

гряд. По отловам в канавки индексы численности в этих биотопах мало отличались от таковых в пойме (табл. 96). Доля рыжей полевки в обеих стациях составляла 10%. В них была зафиксирована максимальная численность вида для данного района – 36.2 экз. на 10 канавко-суток.

В горном районе, как уже отмечалось, рыжая полевка с одинаковой плотностью населяет верхнюю часть горно-лесного и подгольцовый пояса. В последнем высокая численность отмечена в высокотравных березняках – 8.0 экз. на 10 канавко-суток. На открытых лугах, где высота травянистого покрова существенно меньше, чем в березняках, обилие полевок уменьшается до 3.4 экз. на 10 канавко-суток. Доля вида в сообществах мелких млекопитающих в первых местообитаниях составляет 5.7%, во вторых – 2.5%.

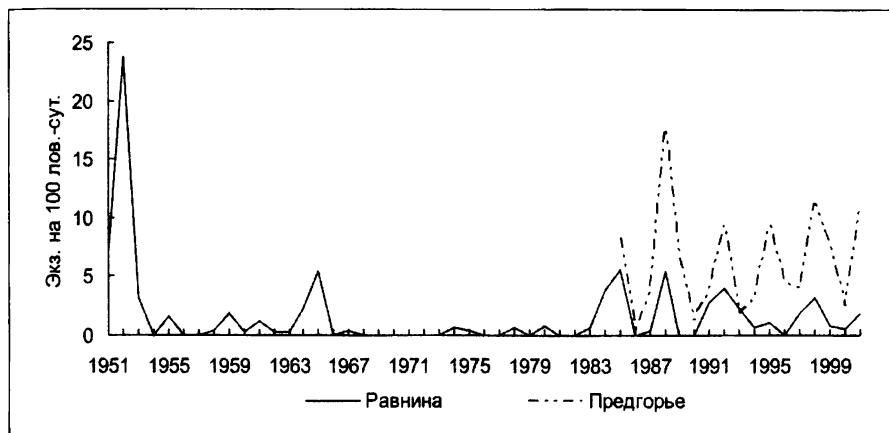


Рис. 41. Динамика численности рыжей полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

Колебания численности рыжей полевки, как и красной, носят циклический характер (рис. 41). Отмечена четкая синхронность в изменениях численности обоих видов (Теплов, 1961; Бобрецов, Куприянова, 2002). Показатели коэффициента ранговой корреляции составили для равнинного района 0.51 ($p < 0.01$), для предгорного района – 0.74 ($p < 0.001$). Продолжительность цикла изменялась от 3 до 4 лет. Наиболее четко циклы выражены у рыжей полевки предгорного района. При этом численность вида в разных ландшафтных районах изменялась синхронно (0.66; $p < 0.01$).

В многолетнем аспекте у рыжей полевки равнинного района хорошо выделяются два периода с относительно высокой плотностью. Первый из них охватывает 50-е гг. до середины 60-х, второй – с начала 80-х до настоящего времени. Средняя относительная численность в первые десятилетия наблюдений достигала 3.1 экз., в последние – 1.8 экз. на 100 ловушко-суток. Максимальное обилие полевков было отмечено в 1952 г. – 23.8 экз. на 100 ловушко-суток (64.0% в уловах). С 1966 по 1982 гг. численность рыжей полевки была очень низкой – 0.2 экз. на 100 ловушко-суток. Следует отметить, что в эти годы невысокая плотность фиксировалась и у красной полевки, правда продолжительность этого периода была меньше.

В основе годовых изменений численности рыжей полевки лежат те же причины, что и у красной полевки. Краткий их обзор дан в следующем видовом очерке, а также в специальной работе, посвященной закономерностям полувековой динамики биоты тайги Северного Предуралья (Бобрецов, 2000б). Обычно асинхронность изменений числен-

ности лесных полевков часто рассматривают как доказательство существования конкуренции между симпатрическими видами (Формозов, 1948; Юргенсон, 1957; Кошкина, 1966, 1971; Ивантер, 1976), которая заключается в том, что при увеличении обилия доминирующего вида плотность соподчиненного вида уменьшается. Несовпадение одних и тех же фаз численности отмечено во многих районах Европейского Севера (Турьева, 1961; Башенина, 1968; Куприянова, 1978; Куприянова, Недосекина, 1983), в том числе и в Печоро-Илычском заповеднике (Бобрецов, Куприянова, 2002). В ельниках зеленомошных равнинного района пики численности рыжей полевки (1965, 1985 г.) пришлись на годы спада обилия красной полевки. В ельниках пойменных предгорий, в которых рыжая полевка занимает в населении мелких грызунов доминирующее положение, наблюдалась противоположная ситуация. Во время вспышки численности красной полевки на равнине в 1956 г. рыжая полевка отсутствовала в уловах в течение двух лет. Приведенные факты можно рассматривать как проявление собственно межвидовой конкуренции, которая в условиях Печоро-Илычского заповедника наблюдается только в некоторые годы при определенной экологической ситуации и высоком уровне численности.

Красная полевка – *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779

Распространение. Красная полевка – один из самых распространенных видов мелких млекопитающих на северо-востоке европейской части России (Куприянова, Наумов, 1984; Млекопитающие ..., 1994). Населяет всю таежную зону региона. На север проникает до подзоны северных тундр (Петров, 2000). Является фоновым видом сообществ *Micromatmalia* северной половины Уральского хребта (Большаков, 1969; Турьева, 1977; Балахонов, 1981; Мелкие млекопитающие ..., 1986).

В Печоро-Илычском заповеднике красная полевка обыкновенна во всех ландшафтных районах. В горах она заселяет все высотные пояса, включая горно-тундровый пояс. Отлавливалась на вершинах гор Кычилиз, Яныпупунер, Маньпупунер и Косиз.

Морфологическая характеристика. Полевка средних размеров (табл. 97). По длине и массе тела несколько уступает рыжей полевке и особенно красно-серой полевке. Длина тела у перезимовавших животных составляет 92-121 (105.7), хвоста – 28-46 (36.6), ступни – 16.0-18.7 (17.3) мм. Масса тела 20.0-52.3 (30.3) г. Половозрелые сеголетки: длина тела – 73-110 (95.3), хвоста – 25-40 (33.6), ступни – 15.9-18.5 (17.2) мм. Масса тела – 13.3-41.7 (21.8) г. Неполовозрелые сеголетки: длина тела – 60-106 (86.8), хвоста – 22-40 (31.6), ступни – 14.6-18.5 (17.2) мм. Масса тела – 6.3-24.9 (16.6) г.

**Масса тела (г) и размеры (мм) красной полевки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Ильчского заповедника**

Признаки	Равнинный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	139	27.0 ± 0.2	20.0-37.9	9.71
Длина тела	136	102.9 ± 0.4	92-117	4.19
Длина хвоста	132	36.8 ± 0.2	31-44	6.87
Длина ступни	120	17.1 ± 0.04	16.0-18.1	2.86
Перезимовавшие самки				
Масса тела	118	30.0 ± 0.5	20.1-50.2	16.9
Длина тела	114	105.3 ± 0.5	94-116	5.28
Длина хвоста	113	37.6 ± 0.2	32-44	6.70
Длина ступни	105	17.1 ± 0.05	16.1-18.5	2.98
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	147	19.7 ± 0.2	13.3-27.3	14.6
Длина тела	144	91.2 ± 0.5	73-106	6.94
Длина хвоста	143	32.2 ± 0.2	25-42	8.91
Длина ступни	139	17.1 ± 0.04	15.9-18.3	2.98
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	112	22.7 ± 0.3	14.5-31.0	14.7
Длина тела	103	97.4 ± 0.5	83-110	5.36
Длина хвоста	102	34.1 ± 0.2	29-40	7.24
Длина ступни	91	17.1 ± 0.05	16.0-18.1	2.81
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	609	16.3 ± 0.1	6.8-24.1	17.18
Длина тела	561	86.0 ± 0.3	62-104	7.09
Длина хвоста	554	31.2 ± 0.1	22-40	7.66
Длина ступни	474	17.1 ± 0.02	14.9-18.2	2.98
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	343	15.4 ± 0.2	7.2-24.9	18.44
Длина тела	310	84.2 ± 0.3	65-104	7.04
Длина хвоста	310	30.8 ± 0.1	23-38	7.37
Длина ступни	258	17.0 ± 0.03	15.5-18.0	2.94

Окраска верха тела чаще яркая, насыщенная красновато-коричневыми тонами, которые образуют на спине неширокую мантию. Бока

Таблица 97 (продолжение)

Признаки	Предгорный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	375	27.8 ± 0.1	21.1-36.8	9.03
Длина тела	369	103.8 ± 0.2	95-114	3.51
Длина хвоста	367	37.9 ± 0.1	31-44	6.67
Длина ступни	330	17.3 ± 0.03	16.0-18.4	2.72
Перезимовавшие самки				
Масса тела	210	32.5 ± 0.3	21.6-50.0	15.41
Длина тела	207	107.8 ± 0.3	96-120	3.99
Длина хвоста	208	38.8 ± 0.2	31-45	6.00
Длина ступни	182	17.1 ± 0.04	16.0-18.3	2.98
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	189	19.8 ± 0.2	13.0-27.8	14.64
Длина тела	176	93.5 ± 0.4	80-107	6.04
Длина хвоста	175	33.4 ± 0.2	27-43	7.66
Длина ступни	171	17.3 ± 0.04	16.0-18.5	3.06
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	144	24.0 ± 0.3	15.1-40.8	17.12
Длина тела	127	99.2 ± 0.4	85-109	5.10
Длина хвоста	127	34.7 ± 0.2	28-40	6.51
Длина ступни	123	17.2 ± 0.04	16.1-18.3	2.56
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	913	16.6 ± 0.1	6.3-22.8	15.84
Длина тела	828	87.5 ± 0.2	60-98	6.18
Длина хвоста	825	31.6 ± 0.1	23-39	7.06
Длина ступни	708	17.2 ± 0.02	15.2-18.5	3.02
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	708	16.4 ± 0.1	6.7-22.7	17.50
Длина тела	649	86.6 ± 0.2	60-100	7.24
Длина хвоста	645	31.8 ± 0.1	23-40	7.77
Длина ступни	554	17.1 ± 0.02	14.6-18.2	3.39

тела более бледные светло-ржавого и охристого цвета. Брюхо серобелесое, часто с желтизной. Хвост в большинстве случаев ясно двухцветный – буровато-охристый. На конце хвоста хорошо заметна темная кисточка, образованная удлинненными волосами. Иногда на верхней части тела, чаще на мантии, встречаются отдельные белые пятна (пегость). Они имеют небольшие размеры, обычно не более 1 см в

Таблица 97 (окончание)

Признаки	Горный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	259	30.2 ± 0.2	22.1-38.1	9.30
Длина тела	252	105.2 ± 0.2	95-115	3.54
Длина хвоста	250	38.3 ± 0.1	31-44	6.32
Длина ступни	232	17.5 ± 0.03	16.2-18.7	2.97
Перезимовавшие самки				
Масса тела	228	34.7 ± 0.4	23.4-52.3	16.25
Длина тела	223	109.5 ± 0.3	93-121	4.48
Длина хвоста	221	39.5 ± 0.2	28-46	6.94
Длина ступни	211	17.4 ± 0.04	16.1-18.6	3.22
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	61	21.0 ± 0.4	14.4-28.7	16.09
Длина тела	60	93.4 ± 0.7	83-104	5.52
Длина хвоста	60	33.2 ± 0.3	27-40	8.04
Длина ступни	57	17.4 ± 0.1	16.2-18.5	2.76
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	59	27.2 ± 0.6	16.5-41.5	16.10
Длина тела	58	100.7 ± 0.8	85-110	6.10
Длина хвоста	58	34.6 ± 0.3	30-40	6.07
Длина ступни	52	17.3 ± 0.1	16.4-18.4	2.66
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	549	17.6 ± 0.1	6.9-23.9	12.90
Длина тела	503	88.4 ± 0.2	65-106	5.08
Длина хвоста	498	32.1 ± 0.1	23-37	6.45
Длина ступни	417	17.4 ± 0.02	15.4-18.5	2.64
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	350	17.2 ± 0.1	6.9-21.9	13.95
Длина тела	318	87.3 ± 0.3	65-97	5.51
Длина хвоста	311	32.1 ± 0.1	25-38	6.01
Длина ступни	257	17.3 ± 0.03	15.6-18.5	2.83

диаметре. Отмечен случай поимки молодого самца меланиста в августе 1997 г. в предгорном районе в окрестностях Гаревки-Левобережной.

С.И.Огнев (1950) на основании окраски меха животных выделил североуральских полевок в самостоятельный подвид – *S. rutilus uralensis*. По его мнению, они отличаются более насыщенными и яркими охристо-ржаво-красноватыми тонами. Позже эта форма была вклю-

чена в состав номинального подвида – *S. rutilus rutilus*, а полевки, населяющие Предуралье были отнесены к подвиду *S. rutilus rossicus* (Бобринский и др., 1965; Громов, Поляков, 1977). Однако, как показали исследования О.Л.Россолимо (1962), у красной полевки окраска меха и краниометрические признаки в ареале мало варьируют. Позже В.Н.Большаков (1967) объединил подвид *S. rutilus rossicus* с номинальным подвидом. Таким образом, все красные полевки, обитающие на территории заповедника, относятся к последней таксономической форме.

У красной полевки в заповеднике выявлено достоверное увеличение размеров от равнины к горам. Масса тела у перезимовавших животных в равнинном районе составила 28.3 г, в предгорном районе – 29.5 г, в горном районе – 32.3 г. Длина тела, соответственно, 104.0 мм, 104.4 мм и 107.2 мм, длина хвоста – 37.2 мм, 38.2 мм и 38.9 мм. Подобная тенденция характерна и для сеголеток.

Согласно некоторым данным «чувствительные» различия по высоте для мелких мышевидных грызунов, которые приводят к изменению размеров тела, составляют 100-300 м (Пантелеев и др., 1990). Однако объяснить увеличение размеров у животных Северного Урала только с позиций экогеографических правил достаточно сложно. Если увеличение массы и длины тела в горах еще как-то согласуется с правилом Бергмана, то возрастание абсолютных и относительных размеров хвоста явно противоречит правилу Аллена. По нашему мнению, выявленные особенности красной полевки, обитающей в горах, определяются сочетанным влиянием температурного фактора и влажности, а также степенью благоприятствования горных лесных местообитаний. В направлении гор понижается средняя температура воздуха и увеличивается количество осадков. Следует отметить, что В.Н.Большаков (1972), сравнивая равнинные и горные популяции данного вида (главным образом с восточного макросклона Урала), морфологических различий между ними не выявил.

Половой диморфизм хорошо выражен. Перезимовавшие самки тяжелее ($t = 15.7$; $p < 0.001$) и крупнее ($t = 13.8$; $p < 0.001$) самцов. Они отличаются и более длинным хвостом ($t = 3.57$; $p < 0.001$). По размерам ступни различий не обнаружено. Среди сеголеток, наоборот, самцы имеют большую массу ($t = 3.54$; $p < 0.001$) и длину тела ($t = 7.8$; $p < 0.001$).

Местообитания. Красная полевка относится к фауне «красной полевки и лося» (Матюшкин, 1972) или к восточносибирскому фауногенетическому комплексу (Шварц, 1989). Ее развитие как вида происходило в условиях ангарской темнохвойной тайги. Связь этого вида с лесными сообществами таежного типа прослеживается на всем огромном ареале. На Северном Урале и в Предуралье красная полевка населяет самые разнообразные местообитания. Тем не менее, оптимум видово-

Рис. 42. Коэффициенты верности красной полевки разным местообитаниям.

Местообитания: Равнинные: 1 – ельник травянистый пойменный; 2 – ельник зеленомошный; 3 – сосняк лишайниковый. Предгорные: 4 – ельник зеленомошный плакорный; 5 – ельник папоротниково-зеленомошный; 6 – ельник травянистый пойменный; 7 – луг пойменный. Горные: 8 – ельник зеленомошный горный; 9 – пихто-ельник папоротниковый; 10 – каменистые россыпи



го ценотического ареала вида находится в ельниках зеленомошных. Для таких биотопов коэффициенты верности (для лесных полевок они рассчитаны по данным отловов давилками) оказались самыми высокими (рис. 42).

Некоторое исключение из этого правила составили ельники пойменные на равнине, в которых численность красной полевки оказалась выше и стабильнее, чем в ельниках зеленомошных. Последнее обстоятельство связано с особенностями организации растительного покрова данного района, где ельники занимают всего лишь 11.2% лесопокрываемой площади, среди которых зеленомошные типы имеют более ограниченное распространение, чем травянистые леса. Разреженность древостоев или их отсутствие вызывает, как правило, уменьшение обилия красной полевки. На лугах, верховых болотах и в горных тундрах она отлавливалась в небольшом количестве. Очень мало ее и в малокормных сосняках лишайниковых.

Питание. Основу питания красной полевки повсеместно составляют зеленые части растений, семена хвойных деревьев и трав, ягоды, грибы, мхи и лишайники (Марвин, 1966; Башенина, 1968; Млекопитающие Якутии, 1971; Ивантер, 1976; Ревин, 1989). Потребления тех или иных кормов зависит от их обилия. С этим связаны региональные различия в рационе вида. На территории Республики Коми, по данным Н.Н.Воронцова (1961), в летний период красная полевка чаще

**Состав кормов красной полевки в предгорном районе
Печоро-Ильчского заповедника**
(% желудков, содержащих определенный вид корма)

Виды кормов	Годы		Всего
	2000	2001	
Зеленые части растений	12.7	74.7	41.3
Грибы	60.8	12.6	38.6
Ягоды	46.1	2.3	25.9
Лишайники, мхи	2.9	4.6	3.7
Семена	15.7	16.1	15.9
Исследовано желудков	102	87	189

питалась ягодами (54.4%), зелеными частями растений (47.6%), грибами (44.4%) и семенами (12.5%). Остальные группы составляют небольшой процент. Этот набор кормов практически мало отличается от такового у животных предгорий Печоро-Ильчского заповедника (табл. 98), где изучалось питание лесных полевок. Здесь полевки больше потребляли зеленые части растений, чем ягоды.

Состав рациона животных сильно меняется по годам и зависит от урожая тех или иных кормов. В августе 2000 г. при обилии грибов полевки в основном питались ими (60.8%), а также ягодами черники (46.1%). На следующий год, когда урожайность обоих видов кормов понизилась, основу рациона красной полевки составили зеленые части растений. Удельный вес грибов и ягод в питании сократился при этом, соответственно, до 12.6% и 2.3%.

В ельниках зеленомошных полевок часто, особенно в начале лета, поедали листья и побеги черники. Из ягод потребляли чернику, бруснику и малину. Ягоды малины они подбирали с земли. В равнинном районе в годы высоких урожаев брусники красные полевки часто делают небольшие запасы ягод (до нескольких десятков), которые прячут под упавшими деревьями и в пнях. Большое значение в питании вида имеют также семена ели и кедр (Теплов, 1960). Семена ели становятся доступными полевкам после их высыпания на землю или в результате сбрасывания шишек клестами и дятлами. В некоторые годы запасы «кислой» шишки бывают очень большими, что позволяет полевкам благополучно просуществовать зиму и приступить к более раннему размножению.

В зимний период в рационе полевок значительно увеличивается доля мхов и лишайников (Турьева, 1961). Из лишайников зверьки чаще используют корковые и кустистые виды (Сафронов, 1983), что под-

**Сезонная динамика величины выводка
у перезимовавших самок красной полевки
Печоро-Ильчского заповедника**

Месяц	n	Количество самок с числом эмбрионов									M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Май	15	1	1	4	5	2	2	-	-	-	4.8 ± 0.3
Июнь	117	1	-	-	5	27	33	14	1	-	7.2 ± 0.1
Июль	66	-	2	-	10	15	23	11	4	1	6.7 ± 0.2
Август	108	-	1	9	25	33	25	12	2	1	6.1 ± 0.1
Итого	306	2	4	13	45	77	83	37	7	2	6.6 ± 0.1

тверждается и нашими наблюдениями в печорской тайге. Ранней весной и зимой мы неоднократно наблюдали полевков, кормящихся лишайниками на стволах деревьев на высоте от 0.3 до 2 м, или встречали следы такой деятельности. При этом животные чаще всего выходили из-под снега у основания стволов деревьев и залезали на них. Нередко к некоторым деревьям (береза, сосна, ель, пихта) вели целые тропки.

Размножение. В обычные годы начало размножения приходится на май, чаще всего на его вторую половину. В зависимости от хода весны и уровня численности животных, сроки по годам значительно варьируют. Так, в 1988 г. первая беременная самка была отловлена в равнинном районе 9 апреля, в 1989 г. – 2 июня.

В наиболее благоприятные годы часть зверьков, по-видимому, размножается и зимой. В 1984 г. 18 февраля в окрестностях Якши был добыт самец весом 22 г с хорошо развитыми семенниками. В конце марта этого же года две самки, пойманные в горном районе, весили 29.3 и 24.0 г и имели в матке, соответственно, 8 и 6 плацентарных пятен. В конце февраля 1988 г. масса тела одного из самцов достигала 30.6 г, длина семенников – 9.5 мм. Самка, отловленная в этот же период, имела массу тела 27.4 г и увеличенную матку. Зимнее размножение у красной полевки – редкое явление, известное и для других регионов (Хлебников, 1980).

Начало размножения в равнинном и предгорном районах чаще всего совпадает. В верхних поясах гор оно начинается позже и тесно связано с ходом весенних процессов (Большаков, 1969). В горах заповедника полевки начинают размножаться на 10-15 дней позже, чем на равнине (Бобрецов, 2001). В 1985 г. эти различия достигли почти месяца: первая беременная самка была отмечена в равнинном районе 29 апреля, в горных лесах они не встречались до конца мая.

Сроки окончания репродуктивного периода более стабильны. Обычно

Величина выводка у красной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника

Район	n	Количество самок с числом эмбрионов										M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Перезимовавшие самки												
Равнина	117	1	3	5	32	33	26	11	4	1	1	6.1 ± 0.13
Предгорье	223	1	1	13	32	69	61	37	7	2	-	6.4 ± 0.08
Горы	228	-	2	7	29	50	58	52	24	6	-	6.9 ± 0.09
Самки-сеголетки												
Равнина	113	-	3	17	31	36	17	8	1	-	-	5.6 ± 0.11
Предгорье	156	-	-	17	37	55	33	10	2	2	-	6.0 ± 0.09
Горы	62	-	-	3	10	26	14	6	2	1	-	6.3 ± 0.15

они приходится на третью декаду августа, хотя в некоторые годы беременные самки встречаются на равнине до середины сентября и, как исключение, до глубокой осени. В 1937 г. последняя беременная самка была поймана 7 октября (Теплов, Теплова, 1947).

Величина выводка у перезимовавших животных в целом по заповеднику составила 6.6 ± 0.1 , у сеголеток она меньше – 5.9 ± 0.1 . Близкие показатели отмечены для центральных районов Республики Коми и Северного Урала (Воронцов, 1961; Большаков, 1962; 1969). Размер выводка в течение репродуктивного периода изменяется (табл. 99). Наиболее крупные пометы самки приносят в первой половине лета. Эта закономерность присуща и сеголеткам.

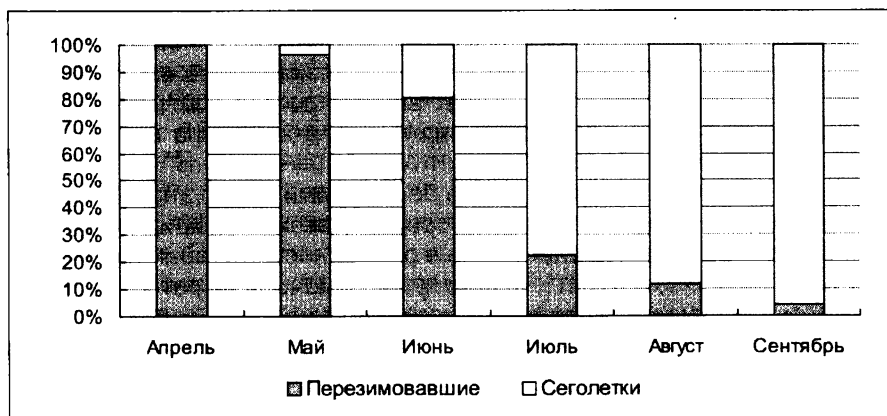
Отмечены достоверные различия в величине выводка красной полевки в разных ландшафтных районах – наблюдается его увеличение от равнины по направлению к горам (табл. 100). На равнине на одну перезимовавшую самку приходится в среднем 6.1 ± 0.1 эмбрионов, в горах – 6.9 ± 0.1 ($t = 4.2$; $p < 0.001$). Эти различия, на наш взгляд, обусловлены целым рядом причин. Во-первых, плодовитость животных возрастает в более суровых условиях среды (Шварц, 1963; Большаков, 1969; Башенина, 1972), во-вторых, она выше в местообитаниях с лучшими экологическими свойствами (Смирнов, 1968; Ивантер, 1975). Дефицит кормовых ресурсов и неблагоприятные защитные условия обычно ведут к повышению энергетических затрат у полевок, что, как известно, отрицательно сказывается на репродуктивных функциях производителей и приводит к уменьшению плодовитости (Пястолова и др., 1989).

Перезимовавшие самки обычно приносят за лето 2-3 помета, сеголетки – не более двух. Этот репродуктивный параметр выше в горах

(Бобрецов, 2001). На равнине в среднем на одну взрослую самку пришлось 1.5 помета, в горах – 1.8. В первом районе была относительно высока доля самок с одним выводком (38.5%) и отсутствовали самки с тремя выводками, тогда как во втором районе оба эти показателя составили по 15.4%. В обоих районах большая часть самок (61.5 и 69.2%) приносила за лето по два помета.

Первые сеголетки появляются в уловах обычно в третьей декаде июня. Самая ранняя дата – 23 мая 1995 г. Часть из них созревает в год своего рождения и принимает участие в размножении. Однако скорость полового созревания и степень участия молодых животных в репродукции – показатель крайне изменчивый. Известно, что у лесных полевок он находится в обратной зависимости от плотности популяции (Тупикова, Коновалова, 1971; Семенов-Тян-Шанский, 1970; Кошкина, 1974; Ивантер, 1975; Krebs, Myers, 1974; Tahka et al, 1984 и др.). В годы низкой численности и на фазе ее нарастания сеголетки быстро растут, значительная часть их созревает и принимает участие в размножении. На равнине в такие годы они составляли в среднем 58.7% (37.5-64.2%), в горах – 79.7% (65.6-100%). В годы высокой численности происходит торможение созревания молодых животных, и лишь небольшая часть их размножается. В равнинной тайге доля таких полевок достигала 15.4%, в горных лесах – 6.1%. В годы пиков численности (1989) половозрелые молодые животные в уловах в горном районе отсутствовали. Таким образом, этот показатель является очень важным элементом демографической стратегии вида, в значительной степени обуславливающий темпы нарастания популяции (Кошкина, 1967; Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1986 и др.). По расчетам Б.В.Тестова (1987),

Рис. 43. Сезонная динамика возрастной структуры популяции красной полевки в Печоро-Илычском заповеднике



Половозрастная структура популяции красной полевки в разных ландшафтных районах заповедника

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перезимовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	1625	16.4	266	54.1	1359	61.7
Предгорье	2742	21.8	599	64.3	2143	55.6
Горы	1574	31.8	500	52.8	1074	59.3
Всего	5941	23.0	1365	58.1	4576	58.3

проведенных на материалах по красной полевке горного района Печоро-Ильчского заповедника, участие сеголеток в размножении позволяет поднять общую численность в 12.5 раза.

Структура популяции. В мае популяция красной полевки состоит из перезимовавших животных (рис. 43). Лишь в исключительных случаях уже в конце этого месяца начинают регистрироваться сеголетки (1995 г.). Чаще всего сеголетки появляются в уловах в третьей декаде июня. С конца этого месяца идет интенсивное нарастание численности молодых животных. Если в июне они составляют в уловах 19.5%, то уже в июле преобладают в популяции (77.3%). В августе их удельный вес увеличивается (87.9%). В сентябре перезимовавшие особи встречаются в небольшом количестве (4.0%).

В летний период в горах больше взрослых животных, чем в других ландшафтных районах (табл. 101). В равнинном районе за все годы они составили 16.4%, в предгорьях – 21.8%, в горном районе их доля достигала 31.8%. Более высокий удельный вес взрослых животных в населении красной полевки гор на наш взгляд объясняется их меньшей смертностью. В горном районе значительная часть взрослых полевок доживает до августа и играет важную роль в воспроизводстве популяции. В августе эта возрастная группа составляла в уловах на равнине 4.4%, в горах – 16.7%.

Среди обеих возрастных групп в бесснежный период преобладали самцы. Особенно много было их среди перезимовавших животных предгорного района. На равнине и, в особенности, в горах соотношение полов было близко 1:1. У сеголеток отмечена обратная закономерность – больше самцов присутствовало в уловах в горах и на равнине.

Изменение половой структуры рассматривается как один из адаптивных механизмов регулирования численности (Большаков, Кубанцев,

1984). В Печоро-Илычском заповеднике связь полового состава полевков с уровнем их численности в разных ландшафтных районах выражена неоднозначно. Наиболее четко она проявляется в горах. Здесь в годы низкой плотности среди перезимовавших зверьков резко преобладали самцы (61.4%), тогда как в годы высокой плотности их доля была близка 1:1. В период нарастания численности в популяции преобладали самки. Впервые эту особенность в динамике полового состава красной полевки на Северном Урале отметил Б.В.Тестов (1983). По его мнению, в период снижения численности наблюдается ослабление конкуренции, и фенотип, продуцирующий большее количество самцов, может увеличить свою частоту за счет значительной подвижности самцов.

Суточная и сезонная активность. У красной полевки в средней тайге Республики Коми отмечена полифазная суточная активность (Петров и др., 1986). По данным тех же авторов суммарное время дневной активности составило 4.4 час (36.8%), остальное время пришлось на вечерние и ночные часы. По нашим наблюдениям в заповеднике красная полевка отлавливалась в ловушки в любое время суток. Однако наибольшая активность приходилась также на ночь. В августе 1985, 1991 и 1999 гг. в течение дня было поймано 33.7%, тогда как ночью – 66.7% всех животных. Как и в случае с обыкновенной бурозубкой, у красной полевки происходит увеличение активности животных в светлое время суток от равнины к горам, что уже было отмечено для мелких млекопитающих Урала В.Н.Большаковым (1972). В предгорном районе заповедника в дневное время было добыто 26.7%, в горном районе – 37.9% всех полевков. Для равнинного района подобные материалы отсутствуют, но некоторые данные позволяют говорить о меньшей дневной активности животных в этом районе. Возможно, отмеченная выше тенденция связана с уровнем обилия полевков в разных ландшафтных районах. Известно, что при высокой численности животных увеличивается их активность, в том числе и в дневные часы (Европейская рыжая полевка, 1981).

В зимний период красная полевка также деятельна в течение суток (Большаков, 1972). Судя по ряду исследований (Сафронов, 1983; Stibbens, 1971), активность животных в этот период года распределяется по суткам более равномерно, чем в летние месяцы. В Северном Предуралье полевки отлавливались зимой в ловушки в дневное и в ночное время. Особый интерес представляет надснежная деятельность животных. Полевки выходят на поверхность снега в поисках корма, для преодоления труднопроходимых под снегом участков и при выселении в другие местообитания (Ротшильд, 1956; Кривошеев, 1961; Формозов, 1961; Смирин, 1970). Длина пробежек зависит от кормовых качеств биотопа. В печорской тайге в ельниках зеленомошных их протяжен-

ность составила в среднем 7.5 (1-25) м, в сосняках лишайниковых – 45.0 (2.5-176) м. В бедных кормовыми ресурсами местообитаниях полевки чаще выходили на дневную поверхность. Как и для красных полевок Якутии (Кривошеев, 1961; Сафронов, 1983) для верхнепечорской популяции этого вида свойственны перебежки по постоянным тропам между близкими укрытиями. Однако на верхней Печоре гораздо чаще животные кормятся на стволах деревьев. В первой декаде января 1989 г. на маршруте протяженностью 7 км в течение 5 дней было найдено 16 кормовых столиков красной полевки. Весь этот период стояли сильные морозы, температура воздуха не поднималась выше -41° . В долине реки Б. Гаревка на небольшой площади было обнаружено сразу 6 кормовых столиков. Во всех случаях зверьки кормились на деревьях.

Красная полевка хорошо лазает по деревьям. Особенно интенсивно она осваивает верхние ярусы леса в летний период. Эта сторона деятельности полевок мало изучена, но в условиях Северного Предуралья она, несомненно, заслуживает особого внимания. По данным С.М.Сокольского, эти животные постоянно в течение суток попадают в беличьи плашки, расположенные у деревьев на высоте до 1.5 м. Дважды под закрытыми плашками были найдены гнезда полевок, в которых находились развитые детеныши. Интенсивность освоения животными верхнего яруса леса увеличивается в период высокой плотности и резко уменьшается в период низкой численности. На деревья идут полевки всех возрастов. В августе 2002 г. на 25 давилок, поставленных на деревьях на высоте до 2 м, за 4 суток было поймано 4 зверька – одна перезимовавшая самка и 3 сеголетки. Два из них, судя по массе их тела (10.5 и 11.3 г), только недавно перешли к самостоятельному образу жизни.

Численность вида и ее динамика. Красная полевка – один из самых многочисленных видов мелких млекопитающих верхнепечорской тайги. В суммарных уловах канавками на долю этого вида приходится в целом по заповеднику 11.1%. Средняя численность по результатам отлова в ловушки составила в среднем 5.4 экз. на 100 ловушко-суток, в ловчие канавки – 10.6 на 10 канавко-суток.

По направлению с запада на восток численность красной полевки увеличивается (рис. 44). В равнинном районе относительное обилие полевок во вторую половину лета в лесных местообитаниях достигало 3.7 экз., в предгорном районе – 8.1 экз., в горном районе – 15.2 экз. на 100 ловушко-суток. Эти различия объясняются более благоприятными кормовыми и защитными условиями в последних двух районах. Оптимальные станции для существования вида занимают в них большие площади, тогда как на равнине огромные пространства заняты сухими

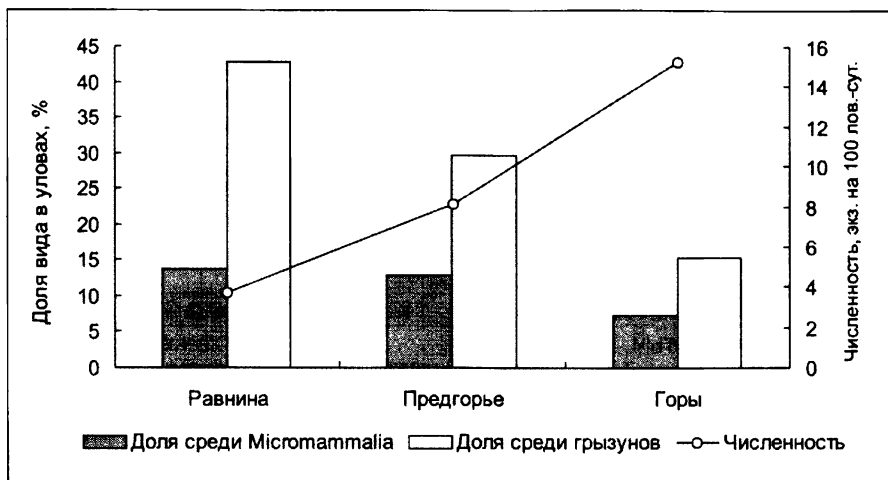


Рис. 44. Численность красной полевки и ее доля в сообществах мелких млекопитающих разных ландшафтных районов Печоро-Ильчского заповедника

и переувлажненными сосновыми лесами и болотами, малопригодными для жизни полевок.

В этом же направлении уменьшается удельный вес красной полевки в сообществах мелких млекопитающих. Наиболее значителен этот показатель в равнинных местообитаниях – 13.7% в сообществах *Microtammalia* и 42.7% в сообществах грызунов. В двух других районах за счет увеличения суммарной численности насекомоядных и грызунов, несмотря на возрастание обилия красной полевки, ее доля в целом уменьшается. Так, в горах удельный вес этого вида среди мелких млекопитающих достигает всего лишь 7.3%, среди грызунов – 15.4% (по отловам в канавки¹).

На Северном Урале красная полевка с различной плотностью заселяет все высотные пояса (Теплов, Теплова, 1947; Большаков, 1969; Бердюгин, Дороватовский, 1979; Бердюгин, 1999; Куликова, Большаков, 1984). При этом ее численность уменьшается от горно-лесного к горно-тундровому поясу (табл. 102-103). Во второй половине лета в нижней части горных лесов Медвежьего Камня относительное обилие полевок составило 15.6 экз., в верхней части этого пояса горы Яныпунер – 13.8 экз., в подгольцовом поясе – 4.0 экз. на 100 ловушко-сукот. По данным отлова канавками на Яныпунере в горных лесах на

¹ Доля видов полевок в сообществах рассчитывалась по результатам отлова животных в ловчие канавки, так как в силу явной избирательности ловушек происходит значительное завышение результатов.

**Численность красной полевки в разных
местообитаниях Печоро-Ильчского заповедника
(по данным отлова ловушками в 1953–2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во лов.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 100 л-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	25600	1401	5.5	0.2-30.8	99.6
Ельник травянистый пойменный	3800	251	6.6	2.0-14.3	56.3
Сосняк лишайниковый	21000	326	1.5	0-12.8	144.5
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	9480	783	8.3	0.3-22.6	62.1
Ельник травянистый пойменный	7060	377	5.3	0.4-16.0	90.3
Ельник папоротн.-зеленомошный	1500	141	9.4	5.8-14.0	-
Луг пойменный	2300	6	0.3	0-0.7	100.0
Горный район					
Ельник зеленомошный	1600	235	14.7	0.5-26.8	-
Пихто-ельник травянистый	3800	525	13.8	2.0-28.0	61.6
Каменные россыпи	2600	106	4.0	0.7-8.3	74.1

10 канавко-суток в среднем пришлось 18.8 экз., в подгольцовом поясе – 5.8 экз., в тундре – 3.1 экз. Таким образом, наиболее плотно красная полевка в горах заселяет горные леса. При этом смена в них мохового покрова на травянистый при условии значительной сомкнутости насаждений практически не влечет за собой сокращение численности вида.

В предгорном районе по данным обоих методов учета обилие полевков выше всего в зеленомошных и папоротниково-зеленомошных ельниках. Доля вида среди грызунов в этих биотопах составляла свыше 35%, тогда как в травянистых пойменных ельниках – 21%. В последних красная полевка уступает по численности рыжей полевке. Видимо, поэтому обилие красной полевки здесь варьирует больше, чем в зеленомошных ельниках. На лугах красная полевка очень редка и появляется в период расселения молодняка.

В равнинном районе этот вид наиболее плотно заселяет разные типы ельников. По сравнению с предгорным районом в равнинных биотопах

**Численность красной полевки в разных
местообитаниях Печоро-Ильчского заповедника
(по данным отлова канавками в 1988–2001 гг.)**

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	317	5.9	2.0-12.4	53.9
Ельник травянистый пойменный	60	42	7.0	1.2-16.7	-
Сосняк зеленомошный	122	29	2.4	0.4-6.7	62.6
Сосняк лишайниковый	180	25	1.4	0.4-5.0	89.7
Предгорный район.					
Ельник зеленомошный плакорный	314	503	16.0	3.0-48.7	76.2
Ельник травянистый пойменный	232	257	11.1	2.3-28.0	64.4
Ельник папоротн.-зеленомошный	31	73	23.5	12.5-50.0	-
Луг пойменный	126	24	1.9	0-7.0	98.4
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	102	201	19.7	5.4-42.8	63.1
Березняк травянистый подгольцовый	162	120	7.4	0-18.0	82.9
Луг подгольцовый	93	43	4.6	0-16.0	111.8
Тундра	22	5	2.3	0-6.3	-

наибольшая плотность и ее устойчивость по годам отмечена в травянистых ельниках. Наиболее низкой она была в широко распространенных на равнине сосняках лишайниковых. В некоторые годы во время осенних учетов животные в них не регистрировались.

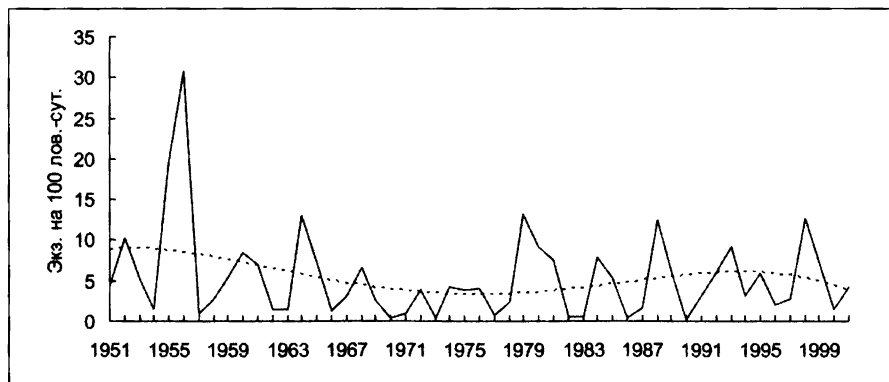
Колебания численности красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике носят циклический характер. Такой тип динамики популяций у лесных полевков отмечен во многих районах севера Евразии и Северной Америки (Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Krebs, Myers, 1974; Fuller, 1977; Henttonen et al., 1984). Впервые на эту особенность в изменениях численности полевков Северного Предуралья обратил внимание В.П.Теплов (1960). Позже Б.В.Тестов (1987) описал подобные циклы для горных популяций этого вида.

Анализ динамики численности красной полевки равнинного района за полувековой период (1952-2001 гг.) показал, что продолжительность ее цикла составляет 3-5 лет, чаще 4 года (рис. 45). За этот период отмечено 13 циклов. Большинство из них состоит из четырех фаз – нарастания численности, пика, спада и депрессии. Продолжительность цикла, а, следовательно, и отдельных его фаз, находятся в прямой зависимости от уровня численности, погодных и кормовых условий года. Мнение С.М.Сокольского (2000) о сокращении периода колебаний численности у лесных полевок в результате внедрения в биоту Северного Предуралья американской норки не находят подтверждения на наших материалах. Устойчивость циклов прослеживается на большом отрезке времени и во всех ландшафтных районах, в том числе и в верхней части горно-лесного пояса, где данный хищник практически отсутствует.

Высокая численность полевок отмечена в 1952, 1955-56, 1964, 1979, 1988 и 1998 гг. В эти годы обилие животных колебалось от 10.2 до 13.2 экз. на 100 ловушко-суток. И только однажды в 1956 г. был зафиксирован «взрыв» численности полевок – 30.8 экз. на 100 ловушко-суток. Он был обусловлен уникальной экологической ситуацией года. В 1955 г. в Северном Предуралье наблюдался мощный урожай семян ели (5 баллов по шкале Каппера), которые в условиях очень теплой осени в массе высыпались на землю. Популяция красной полевки, находившаяся на подъеме, благополучно пережила зиму и начала весной очень рано размножаться. В результате плотность полевок сильно возросла. Однако на следующий год произошел «крах» популяции, осенью 1957 г. относительное обилие животных составило всего лишь 1.0 экз. на 100 ловушко-суток.

Высокая плотность зверьков в 1956 г., является, видимо, порого-

Рис. 45. Динамика численности красной полевки в зеленомошных ельниках равнинного района Печоро-Ильчского заповедника. Пунктиром показана линия тренда



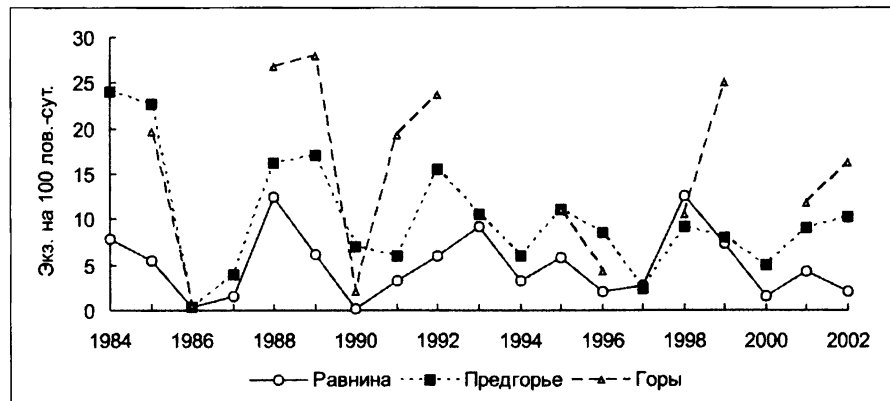
вым уровнем для красной полевки верхнепечорской тайги. В более благоприятных для данного вида ландшафтных районах (предгорном и горном) обычно максимальное обилие не превышало 28 экз. на 100 ловушко-суток. Подобную величину (28.6 экз.) указывает и Б.В.Тестов для горных лесов севера заповедника.

В многолетнем аспекте у красной полевки равнинного района хорошо выделяются две большие «волны» обилия. Относительно высокой была плотность вида с начала 50-х до середины 60-х гг. Средняя численность вида за этот период составила 7.5 экз. на 100 ловушко-суток, после чего в течение десяти лет (1967-1977 гг.) плотность животных не поднималась выше 6.6 экз. на 100 ловушко-суток (в среднем 2.8 экз.). И только с 1978 г. общий уровень численности полевков повысился. За последние десятилетия этот показатель составил в среднем 5.4 экз. на 100 ловушко-суток.

Численность красной полевки в разных ландшафтных районах заповедника, несмотря на различия в условиях существования, изменялась синхронно (рис. 46). Значение рангового коэффициента корреляции Спирмена между обилием животных равнинного и предгорного районов составило 0.63 ($p < 0.05$), равнинного и горного районов – 0.70 ($p < 0.001$). Как правило, депрессии и подъемы численности животных совпадали по районам. Некоторая специфика наблюдалась лишь в наступлении фазы пика численности.

Численность лесных полевков находится под совокупным контролем экзогенных и эндогенных факторов (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 1991; Жигальский, Бернштейн, 1986, 1989; Евсиков, Мошкин, 1994). При этом значение отдельных факторов в зависимости от фазы цикла может

Рис. 46. Синхронность изменений численности красной полевки в еловых лесах разных ландшафтных районов



существенно меняться. Так, В.П.Теплов (1960) установил, что численность красной и рыжей полевки в Печоро-Илычском заповеднике определяется урожайностью семян хвойных деревьев. Приведенные выше материалы свидетельствуют о важной роли их в динамике плотности полевков. Однако этот фактор не является определяющим. За 50 лет наблюдений коэффициент корреляции между урожаями семян ели и плотностью красной полевки составил всего лишь $+ 0.13$ ($p > 0.05$). Как показали полевые эксперименты с этим видом, зависимость плотности животных от кормовой обеспеченности обусловлена взаимодействием кормового фактора с другими условиями среды и внутривидовыми процессами (Добринский и др., 1988). Семена играют важную роль на фазе подъема численности, тогда как на фазе спада численности даже самые обильные урожаи не в состоянии остановить «крах» популяции.

Сходным образом влияют и погодные условия. Связь некоторых из них с численностью красной полевки заповедника относительно высока. Особое значение имеет температурный режим в так называемые «переходные» периоды жизни полевков – весной и в предзимье, а также сроки установления постоянного снежного покрова (Бобрецов, 2000б). Резкое понижение температуры воздуха в конце октября – ноябре при небольшой глубине снега может отрицательно сказаться на обилии животных следующего года ($r = 0.70$; $p < 0.001$). Высота снежного покрова зимой – важный фактор в динамике численности мелких млекопитающих других регионов (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975) в условиях глубокоснежного Предуралья не оказывает какого-либо влияния на численность полевков (Теплов, 1960).

Особо следует остановиться на роли хищников в динамике популяций грызунов. В свое время В.П.Теплов (1960) писал, что значение хищных птиц и млекопитающих миофагов в регулировании популяций их жертв в верхнепечорской тайге более чем скромно. Однако в последнее десятилетие С.М.Сокольский (Сокольский, 2000; Сокольский и др., 2001б) активно развивает представления о регулирующей роли мелких хищников (прежде всего кунных животных) в изменении обилия лесных полевков Северного Предуралья. Доказательную базу при этом составляют лишь оценки связи между плотностью кунных и полевков в основном только для предгорного района. Сам факт такой связи не вызывает сомнения, но объяснять этим сходство циклов красной и рыжей полевки, а также их длительность на наш взгляд не вполне корректно. В заповеднике наблюдается синхронность в динамике численности многих видов мелких млекопитающих, в том числе и землероек, плотность которых значительно выше, чем лесных полевков. Роль же землероек в питании специализированных хищников незначительна и составляет не более 19% (Теплов, 1960). Кроме того, пики и депрессии чис-

ленности полевков и насекомоядных животных совпадают во всех ландшафтных районах, плотность в которых хищных млекопитающих существенно различается, что свидетельствует о синхронизирующем действии каких-то общих факторов.

В условиях относительно высокой численности красной полевки в предгорном и горном районах большое значение приобретают внутрипопуляционные механизмы регуляции плотности. Выше была рассмотрена обратная зависимость между скоростью полового созревания молодых животных, плодовитостью и уровнем их обилия. Большой лабильностью характеризуются также демографические параметры. В годы интенсивного нарастания численности в популяции красной полевки преобладают молодые неполовозрелые животные, а соотношение самцов и самок близко 1:1. Во время спада численности происходит «старение» популяции, в ней значительно превалируют самцы.

Лесной лемминг – *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844

Распространение. Лесной лемминг населяет всю таежную зону северо-востока европейской части (Марвин, Турьева, 1973; Млекопитающие ..., 1994). По Уральскому хребту на север доходит до Приполярного Урала. На территории заповедника встречается повсеместно, но очень неравномерно. В горах населяет все высотные пояса.

Морфологическая характеристика. Размеры тела средние для полевков (табл. 104). Длина тела у перезимовавших животных составляет 92-117 (108.8) мм, длина хвоста – 14-22 (17.1) мм, длина ступни – 14.4-16.9 (15.7) мм. Масса тела – 25.1-59.0 (33.3) г. Половозрелые сеголетки: длина тела – 87-107 (95.7) мм, длина хвоста – 13-19 (15.7) мм, длина ступни – 14.5-17.0 (15.6) мм. Масса тела – 15.9-29.2 (21.7) г. Неполовозрелые сеголетки: длина тела – 69-102 (90.3) мм, длина хвоста – 11-19 (15.2) мм, длина ступни – 14.0-16.9 (15.5) мм. Масса тела – 9.7-24.5 (17.7) г.

Лесной лемминг Северного Предуралья отличается от популяций соседних регионов относительно крупными размерами. Средняя масса тела у перезимовавших животных заповедника составляет 33.3 г, тогда как у животных из Малой Сосьвы – 27.4 г (Буйдалина, Колесникова, 1987), длина тела соответственно, – 108.8 и 107.1 мм. Кроме того, верхнепечорские лемминги имеют более длинные хвосты – 17.1 мм. В Северном Зауралье это признак достигает всего лишь 13.7 мм, а на Южном Урале – 14.3 мм (Мелкие млекопитающие Уральских гор, 1986).

Половой диморфизм по экстерьерным признакам среди перезимовавших зверьков не выражен. Исключение составляет лишь масса тела. Самцы тяжелее самок ($t = 2.8$; $p < 0.01$). В западносибирской популяции

**Масса (г) и размеры (мм) тела лесного лемминга
в Печоро-Илычском заповеднике**

Признак	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	51	31.7 ± 0.5	25.1-40.1	11.10
Длина тела	51	108.5 ± 0.6	100-115	3.73
Длина хвоста	47	16.9 ± 0.3	14-20	9.95
Длина ступни	48	15.7 ± 0.1	14.8-16.8	3.17
Половозрелые сеголетки-самцы				
Масса тела	35	20.9 ± 0.5	17.2-27.2	14.52
Длина тела	35	94.8 ± 0.9	87-106	5.56
Длина хвоста	34	15.9 ± 0.2	13-18	8.67
Длина ступни	34	15.5 ± 0.1	14.5-16.6	3.35
Неполовозрелые сеголетки-самцы				
Масса тела	275	17.8 ± 0.1	10.7-23.4	12.47
Длина тела	263	90.6 ± 0.3	76-100	4.71
Длина хвоста	255	15.4 ± 0.1	12-19	9.17
Длина ступни	234	15.5 ± 0.03	14.1-16.7	3.09
Перезимовавшие самки				
Масса тела	78	34.3 ± 0.8	25.7-59.0	6.88
Длина тела	73	108.8 ± 0.6	92-117	4.64
Длина хвоста	67	17.3 ± 0.2	14-22	9.01
Длина ступни	70	15.7 ± 0.1	14.4-16.9	3.24
Половозрелые сеголетки-самки				
Масса тела	56	22.3 ± 0.4	15.9-29.2	14.1
Длина тела	51	96.4 ± 0.7	87-107	5.50
Длина хвоста	48	15.6 ± 0.2	13-19	8.01
Длина ступни	50	15.6 ± 0.1	14.5-17.0	3.59
Неполовозрелые сеголетки-самки				
Масса тела	710	17.7 ± 0.1	9.7-24.5	12.54
Длина тела	667	90.2 ± 0.2	69-102	4.52
Длина хвоста	654	15.1 ± 0.1	11-19	9.99
Длина ступни	615	15.5 ± 0.02	14.0-16.9	3.36

лесного лемминга перезимовавшие самцы оказались крупнее самок, а молодые самцы превосходили самок по всем трем характеристикам за исключением длины ступни (Буйдалина, Колесникова, 1987). По данным

О.Ф. Садыкова с соавторами (Мелкие млекопитающие Уральских гор, 1986) на Южном Урале перезимовавшие самцы также крупнее самок. У леммингов Северного Предуралья такие различия не обнаружены.

Общая окраска лесного лемминга темно-серая. По спине от хвоста до затылка тянется ржаво-коричневая мантия. Широкая в задней части она сужается к голове. У двух зверьков в зимнем меху мантия была редуцирована и представляла собой пятно, локализованное в нижней части спины. Лесной лемминг, обитающий на территории Печоро-Ильчского заповедника, относится к североуральскому подвиду *Myopus schisticolor vinogradovi* Scalon et Rajevski, 1940. От номинальной формы он отличается большим развитием ржаво-коричневой мантии на спине, которая простирается до затылка, тогда как у *M. schisticolor* она локализована в виде пятна в нижней части спины (Огнев, 1948; Громов, Поляков, 1977).

Биотопическое размещение. На большей части ареала лесной лемминг предпочитает хвойные леса с хорошо развитым моховым покровом (Огнев, 1948; Новиков, 1941; Ивантер, Ивантер, 1988; Рамазанова, 1982; Наземные млекопитающие ..., 1984). При этом сомкнутость и состав древостоя не имеют существенного значения, а главным является наличие мощной моховой подушки (Ивантер, 1975), поэтому этот вид нередко встречается и в сфагновых лесах и на моховых болотах (Огнев, 1948). В Сибири он явно тяготеет к избыточно или среднеувлажненным биотопам (Млекопитающие Якутии, 1971; Ревин, 1989).

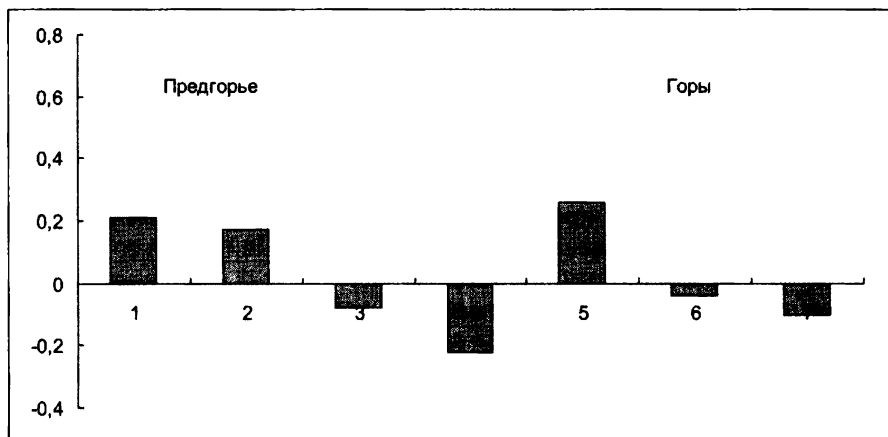
В Печоро-Ильчском заповеднике лесной лемминг относительно равномерно населяет разнообразные станции и демонстрирует явную индифферентность к выбору местообитаний (рис. 47). В предгорном районе в зеленомошных ельниках было добыто 32.3%, в папоротниковых ельниках – 30.6%, в травянистых пойменных ельниках – 21.1% и на лугах – 16.0% животных. Равномерное размещение лесного лемминга в Северном Предуралье объясняется его высокой миграционной подвижностью.

Питание. Основу пищевого рациона лесного лемминга повсеместно составляют зеленые мхи (Новиков, 1941; Млекопитающие Якутии, 1971; Очиров, 1974; Ивантер, 1975; Тишков и др., 1978; Буйдалина, Леонтьева, 1986; Ilmen, Lahti, 1968 и др.). В наших экспериментах животные охотно поедали наиболее массовые виды мхов предгорной тайги, формирующие напочвенный ярус – *Hylacomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. Лемминги обычно откусывали верхушки побегов. В годы обилия вида в зеленомошных ельниках в моховом покрове часто встречаются округлые буроватые пятна, которые образуются при выстригании леммингами верхушечной части мхов.

Размножение. Начало размножения лесного лемминга приурочено ко второй половине мая. Первая беременная самка была поймана

Рис. 47. Коэффициенты верности лесного лемминга разным местообитаниям.

Местообитания: Предгорные: 1 – ельник зеленомошный плакорный; 2 – ельник папоротниковый; 3 – ельник травянистый пойменный; 4 – луг пойменный. Горные: 5 – пихто-ельник папоротниковый; 6 – луг полгольцовый; 7 – березняк травянистый подгольцовый



13 мая, последняя – 19 августа. Большая часть самок прекращает размножение уже к середине августа. Перезимовавшие животные приносят за лето до 3 выводков. Сеголетки появляются в уловах в третьей декаде июня. В самом конце этого месяца и в начале июля часть молодых самок достигает половой зрелости и участвует в размножении. Минимальный вес размножающихся животных достигал 16.2 г. Однако их доля невелика. За все годы исследований она составила 10.5%, из них большинство были самками (63.4%). В других регионах созревает не менее 30% сеголеток (Млекопитающие Якутии, 1971; Кривошеев, 1981; Рамазанова, 1983; Мелкие млекопитающие ..., 1986; Ревин, 1989; Федоров, Чепраков, 1990). Столь малые показатели у леммингов верхнепечорской популяции объясняются, видимо, тем, что в канавки отлавливаются в основном мигрирующие зверьки. Как показали исследования Я.Л.Вольперта и Е.Г.Шадринной (1990) среди самок-мигрантов размножающихся было в 2-3 раза меньше, чем в оседлой части популяции. Молодые самки приносят за лето чаще два выводка.

Средняя величина выводка у взрослых животных составляет 5.2 ± 0.3 с колебаниями от 1 до 12 эмбрионов (табл. 105), что существенно выше, чем на большей части ареала. Так, для верхней Мезени этот показатель равен 4.0 (Турьева, 1963), Приполярного Урала – 4.5 (Турьева, 1977), Карелии – 4.3 (Ивантер, 1975), Северного Зауралья – 4.5 (Рамазанова, 1983), Южной Якутии – 3.9 (Ревин, 1989). У сеголеток средняя плодовитость меньше – 3.8 ± 0.2 . Более низкую

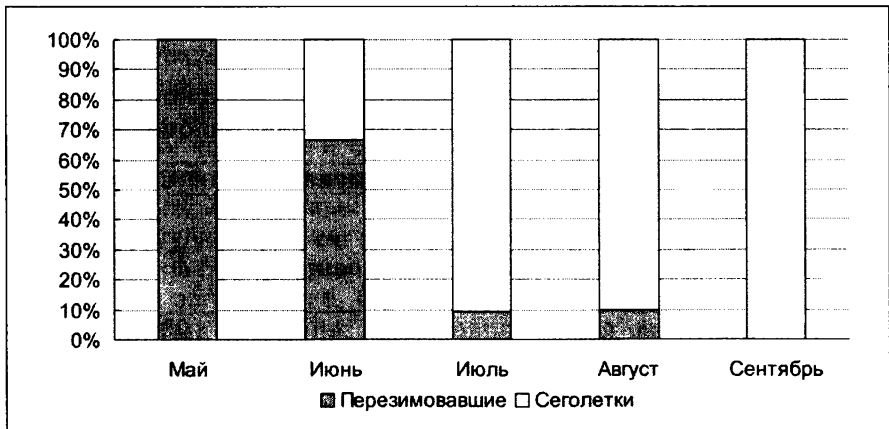
**Величина выводка у лесного лемминга
в Печоро-Илычском заповеднике**

Возрастная группа	n	Количество самок с числом эмбрионов												M ± m
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Перезимовавшие	60	1	4	6	11	16	10	4	4	2	1	-	1	5.2 ± 0.3
Сеголетки	59	-	4	27	16	6	4	-	1	1	-	-	-	3.8 ± 0.2

величину выводка у лесного лемминга по сравнению с лесными и серыми полевками В.Г.Кривошеев (Млекопитающие Якутии, 1971) объясняет хорошей выживаемостью молодняка, обусловленной устойчивой кормовой базой и хорошими защитными условиями местообитаний, в которых обитает вид. Однако следует учесть также, что у лесного лемминга понижен уровень обмена веществ, о чем свидетельствует самый низкий индекс почек среди сходных по размеру мышевидных грызунов. Этот показатель является индикатором уровня напряженности метаболических процессов в популяции (Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985). Известно также (Пантелеев, 1983), что на репродукцию тратится огромное количество энергии, причем ее уровень возрастает с увеличением числа детенышей (Millar, 1978). Возможно, с этим связан низкий репродуктивный потенциал вида.

Структура популяции. До середины июня в популяции лесного лемминга встречаются только одни перезимовавшие животные. С по-

Рис. 48. Сезонная динамика возрастной структуры популяции лесного лемминга в Печоро-Илычском заповеднике



явлением сеголеток в июне доля взрослых зверьков в популяции понижается до 66.7%, в июле – до 10.5% и остается на таком уровне до первой половины августа (рис. 48). С середины лета при высокой плотности животных начинается их миграционная подвижность, основу которой составляют молодые зверьки. В сентябре перезимовавшие зверьки исчезают из уловов.

Преобладание в популяции лесного лемминга самок – характерная особенность данного вида, которую отмечали многие зоологи в разных частях ареала (Новиков, 1941; Чернявский и др., 1978; Лямкин и др., 1983; Большаков, Кубанцев, 1984; Мелкие млекопитающие Уральских гор, 1986; Гилева, Федоров, 1990; Kalela, Oksala, 1966). Оно объясняется наличием уникальной системы генетической детерминации пола, когда наряду с обычными самками, имеющими в кариотипе XX-хромосомы, в популяции присутствует значительное число фенотипически нормальных и плодовитых самок с мужским кариотипом XY (Fredga et al., 1976). Доля таких самок в Северном Зауралье колебалась по годам от 33.3 до 56.5% (Гилева, Федоров, 1990; Федоров, 1992).

В Печоро-Илычском заповеднике среди перезимовавших животных в целом за лето самки составили 59.4% (табл. 106). Такое соотношение наблюдалось во все летние месяцы за исключением июля, когда доминировали самцы (87%). О том, что это не случайность, вызванная малочисленностью выборки, показывают материалы Я.Л.Вольперта и Е.Г.Шадринной (1990) по лесному леммингу северо-востока Якутии. Здесь также в июне самцы составляли 75-100% в сборах перезимовавших животных. Это объясняется большей подвижностью самцов в период пика размножения. Среди молодых животных доля самок была значительно выше (70.5%). Подобная ситуация отмечена для популяции лесного лемминга Северного Зауралья (Федоров, 1992).

Таблица 106

Половозрастная структура популяции лесного лемминга в разных ландшафтных районах заповедника

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перезимовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	98	5.1	5	-	98	29.6
Предгорье	951	11.1	106	39.6	845	27.7
Горы	226	9.7	22	40.9	204	36.8
Всего	1275	10.4	133	40.6	1147	29.5

Суточная и сезонная активность. Наибольшая активность лесного лемминга приходится на ночные часы. В августе 1998 г. в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника при проверке канавок через каждые два часа в течение нескольких суток 95.6% животных было отловлено в ночное время, а 4.4% – в вечерние часы. В Северном Зауралье по данным экспериментов наибольшая подвижность зверьков начинается с 23 часов и заканчивается в 5-7 часов (Буйдалина, Леонтьева, 1986).

В начале сентября 1989 г. во время пика численности лесного лемминга в равнинном районе было отловлено несколько животных. Они были посажены в клетки и за ними проводились круглосуточные наблюдения. В дневное время зверьки вели себя спокойно, большую часть времени проводили в моховой подушке и только изредка показывались на поверхности. Около 20 часов они стали проявлять большую активность, чаще появляться на поверхности, где питались верхушками мхов. Ближе к ночи они прекращали кормиться, начинали бегать по клетке, прыгать на ее стенки. К 4-5 часам они успокаивались, замирали на месте, а через некоторое время погибали. У всех вскрытых животных были сильно увеличены надпочечники и изменена структура печени. Гибель леммингов и их необычное поведение можно объяснить лишь сильным стрессом, которому подверглись животные-мигранты.

Перемещения и миграции. Миграции у лесного лемминга, подобные таковым у настоящих леммингов, были описаны довольно давно. Первые сведения о них были опубликованы еще в 1872 г. шведским исследователем Седбомом (цит. по Огнев, 1948). В России они были отмечены на Кольском полуострове (Новиков, 1941), на северо-востоке Якутии (Вольперт, Шадрина, 1992) и Камчатке (Никаноров, 1986). Как правило, они наблюдались во время высокой численности животных.

Впервые такую миграцию на верхней Печоре отметила Е.Н.Теплова (1952). Она писала, что зверьки плывут через реки, поэтому довольно много их встречается в желудках хищных рыб. В 1952 г. О.И.Семенов-Тянь-Шанский часто находил трупы леммингов в окрестностях Якши, задавленных кошками и собаками. Применение ловчих канавок позволило выявить, что такие перемещения – характерная особенность верхнепечорской популяции лесного лемминга, которые повторяются довольно регулярно.

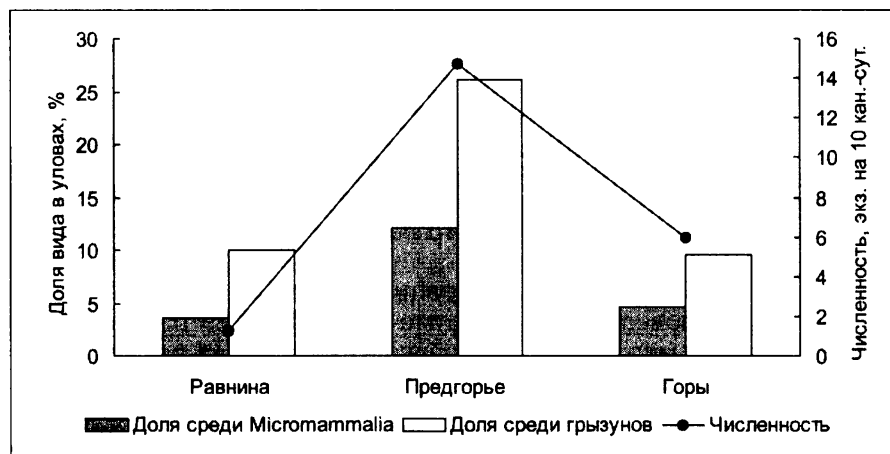
Одна из наиболее мощных миграций, охватившая все ландшафтные районы заповедника, была отмечена в 1988-89 гг. (Бобрецов, 1992в). Первые мигранты, переправляющиеся через реки зверьки, появились в середине июля. 15 июля 1989 г. на реке Печоре ниже кордона Полой в 21 час видели шесть плывущих почти одновременно леммингов. 17 июля этого же года недалеко от пос. Якша ночью в

течение полчаса реку переплыло в юго-западном направлении пять зверьков. Причем два из них плыли вместе. Река Печора на этом участке имеет ширину 150 м. Чаще такие наблюдения приходится на конец июля и август. 25 июля на отрезке реки Печоры протяженностью 30 км выше д. Усть-Унья в темное время видели на реке до 30 зверьков. Часть животных во время переправы тонет. Их трупы в такие годы довольно часто встречаются по берегам рек. В середине августа 1989 г. в окрестностях Большой Порожной на маршруте протяженностью 2 км на берегу Печоры найдено 18 погибших леммингов. Тогда же на реке Илыч в течение месяца было обнаружено около 50 трупов зверьков.

Численность вида и ее динамика. На большей части своего обширного по существу транспалеарктического ареала лесной лемминг является редким видом (Горбунов, Кулик, 1974; Сиивонен, 1979; Большаков и др., 1979; Большаков, 1982; Ивантер, Ивантер, 1988; Ревин, 1989; Corbet, 1980 и др.). Это справедливо и для большей части Европейского Севера и Урала (Марвин, Турьева, 1977; Большаков и др., 1979; Куприянова, Наумов, 1985; Мелкие млекопитающие Уральских гор). В этом отношении территория Печоро-Илычского заповедника представляет исключение. Здесь численность лесного лемминга достигает одних из самых высоких показателей по ареалу.

Этот вид неохотно идет в ловушки. 98% всех животных были пойманы в ловчие канавки. В ловушки попались всего лишь 25 зверьков при объеме учетных работ в 55 тыс. ловушко-суток. В какой-то степени представление о редкости лесного лемминга в некоторых частях ареала, возможно, обусловлено этим обстоятельством.

Рис. 49. Численность лесного лемминга и его доля в сообществах мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника



**Численность лесного лемминга в разных местообитаниях
Печоро-Ильчского заповедника**

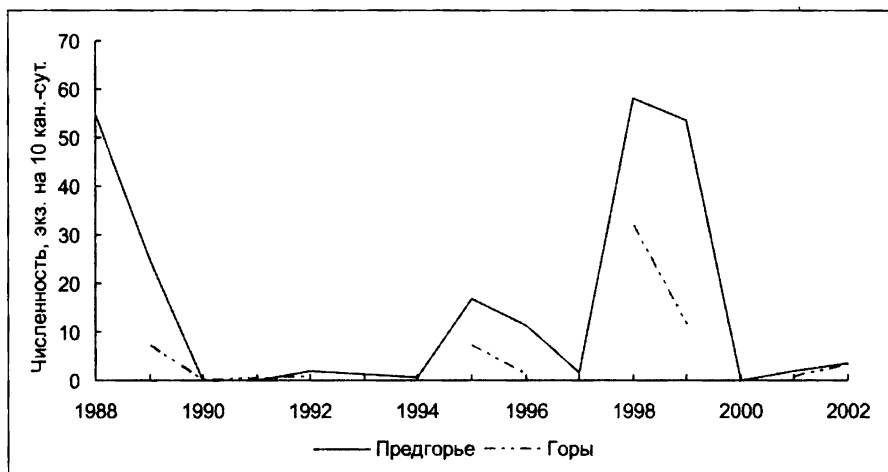
(по данным отлова канавками в 1988-2001 гг.)

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	88	2.1	0-23.7	307.2
Ельник травянистый пойменный	60	1	0.2	0-0.8	-
Сосняк зеленомошный	122	2	0.3	0-1.7	224.2
Сосняк лишайниковый	180	6	0.9	0-5.0	224.2
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	314	492	19.6	0-91.0	143.5
Ельник травянистый пойменный	232	212	12.8	0-56.1	145.7
Ельник папоротн.-зеленомошный	31	63	18.5	0-67.5	176.2
Луг пойменный	126	103	9.7	0-61.2	190.7
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	102	76	8.5	0-44.4	160.2
Березняк травянистый подгольцовый	162	80	5.0	0-23.3	147.8
Луг подгольцовый	93	50	5.6	0-27.8	150.5
Тундра	22	1	0.4	0-0.7	-

Численность вида в заповеднике сильно различается в разных ландшафтных районах (рис. 49). Наиболее высокие показатели характерны для предгорной тайги – 14.7 экз. на 10 канавко-суток. Здесь лесной лемминг составляет в суммарных уловах 12.1% и входит в число доминантов в сообществах мелких млекопитающих, где занимает третье место после обыкновенной и средней бурозубок. К востоку и западу от предгорий численность вида падает. В горном районе показатели обилия составили 6.0 экз. на 10 канавко-суток, а доля вида в общих сборах 4.7%. Численность лесного лемминга в равнинном районе заповедника (1.3 экз. на 10 канавко-суток) была сопоставима с другими регионами Русской равнины. В некоторые годы, видимо, за счет миграции животных обилие его здесь возрастает.

Предгорный район является центром интенсивного размножения и расселения леммингов, так как здесь огромные площади занимают зеленомошные леса в той или иной степени заболоченные. Они характеризуются мощным развитием моховой подушки. Высота кукушкина льна

Рис. 50. Динамика численности лесного лемминга в разных ландшафтных районах заповедника



(*Polytrichum commune*) достигает в них 30–40 см. Вероятно, «гипертрофия» мохового покрова верхнепечорской тайги является одним из условий достижения высокой плотности лесного лемминга.

В равнинном районе численность вида относительно невысока (табл. 107). Здесь он появляется в основном в период миграций. В ельниках зеленомошных его обилие составило 2.1 экз. на 10 канавко-суток. В предгорьях он плотно заселяет большинство станций. Однако и здесь его плотность выше в зеленомошных лесах (свыше 18 экз.), а меньше всего зверьков на лугах (9.7 экз. на 10 канавко-суток). Максимальная численность в районе отмечена в 1988 г. в зеленомошном ельнике плакорном – 91.0 экз. на 10 канавко-суток. В горах плотность леммингов уменьшается с высотой – от горно-лесного пояса к горным тундрам. В верхней части горно-лесного пояса обилие зверьков равнялось в среднем 8.5 экз., в подгольцовом поясе – 5.3 экз., в горных тундрах – 0.4 экз. на 10 канавко-суток.

Численность вида в Северном Предуралье подвержена значительным колебаниям (рис. 50), более сильным, чем у других видов мелких млекопитающих. Годы глубоких депрессий численности сменяются годами его резких подъемов. Первый такой подъем был отмечен в 1988 г. Средний показатель обилия составил в предгорьях 54.7 экз. на 10 канавко-суток. В разных биотопах численность колебалась от 31.0 до 91.0 экз. на 10 канавко-суток, а доля вида в уловах – от 15.2 до 42.1%. Лесной лемминг занимал в сообществах мелких млекопитающих первое место. В равнинном районе он появился в уловах только в конце лета и

был относительно немногочисленным (4.8 экз. на 10 канавко-суток). На следующий год обилие животных в предгорьях упало в 2 раза (25 экз. на 10 канавко-суток) и лемминг уступил в численности красной и темной полевкам. В это время возросла плотность леммингов (в 5 раз) в равнинном районе – 20 экз. на 10 канавко-суток. Лесной лемминг стал здесь доминирующим видом. В последующие два года он исчез из уловов и появился в небольшом числе только в 1992 г. в предгорном районе. На равнине он пропал на целые десять лет.

В последующее десятилетие в предгорьях было отмечено еще два подъема плотности населения леммингов. Один из них, соизмеримый по мощности с 1988 г., пришелся на 1998-1999 гг. Еще в 1997 г. лесной лемминг был относительно редок – 1.5 экз. (3.8% в общих сборах), но уже на следующий год его численность достигла 58.0 экз. на 10 канавко-суток. Удельный вес вида составил 30.1%, по численности он незначительно уступал только обыкновенной бурозубке. В 1998 г. его обилие незначительно уменьшилось (53.4 экз. на 10 канавко-суток). Однако на фоне падения численности других видов доля лесного лемминга в населении мелких млекопитающих увеличилась до 50.6%. Еще через год он практически исчез из уловов (0.1 экз. на 10 канавко-суток).

Резкие подъемы численности вида – сравнительно часто повторяющееся явление в Северном Предуралье (Бобрецов, 2000а, 2002). Кроме охарактеризованных выше вспышек численности их регистрировали здесь также в 1951-1952, 1956-1957, 1969, 1976, 1981 и 1984-1985 гг. Они, как правило, совпадали с подъемами численности других видов мелких млекопитающих. Подобные вспышки численности лесного лемминга зарегистрированы также для Фенноскандии (Новиков, 1941; Eskelinen et al., 1984), северо-востока Якутии (Ревин и др., 1988; Емельянова, 1994) и Камчатки (Никаноров, 1986). Высокая плотность леммингов в верхнепечорской тайге обычно сохранялась в течение двух лет, после чего численность резко падала. Во время депрессий лесной лемминг был крайне редок или отсутствовал в уловах. Аналогичная ситуация описана У.Скареном (Skaren, 1963) для Северной Финляндии. В период низкой численности популяция лесного лемминга разбита на локальные поселения, четко отграниченных друг от друга и состоящих из небольшого числа животных (Федоров, 1992). Такие поселения легко идентифицируются по бурым пятнам выстриженного мха.

Изменения плотности лесного лемминга в предгорном и горном районах синхронны ($r = 0.97$; $p < 0.001$). На равнине по наблюдениям Е.Н. Тепловой (1952), О.И. Семенова-Тян-Шанского (Летопись природы, 1952-58 гг.) и нашим он в большом числе появлялся лишь на второй год после резкого подъема численности в предгорной тайге. Там в этот период плотность животных понижалась. Подобную асинхронность в динамике численности данного вида смежных ландшафтных районов

отмечали в среднем течении Колымы (Вольперт, Шадрина, 1990). Вероятной причиной ее могут быть миграции животных. За последние 16 лет на равнине только раз (1988-1989 гг.) был отмечен подъем численности лесного лемминга. В остальные годы он отсутствовал в уловах или был крайне редок.

Водяная полевка – *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758

Распространение. Водяная полевка широко распространена по территории северо-востока европейской части России (Остроумов, 1972; Марвин, Турьева, 1973; Млекопитающие ..., 1994). В Печоро-Илычском заповеднике встречается во всех ландшафтных районах (Теплов, Теплова, 1947). В течение многих лет водяная полевка ежегодно регистрировалась в различных высотных поясах Яныпунер. Весной 1989 г. одиночное животное наблюдали в горно-лесном поясе в северо-западной части Медвежьего Камня. Н.Д.Нейфельд отмечал водяную полевку в истоках реки Кожымью в пределах горно-тундрового пояса.

Морфологическая характеристика. Крупная полевка (табл. 108). Длина тела у перезимовавших животных составляет 162-208 (182.1), хвоста – 86-117 (100.5), ступни – 25.6-30.5 (28.5) мм. Масса тела 128.8-223.7 (178.9) г. Половозрелые сеголетки: длина тела – 130-186 (156.2), хвоста – 65-104 (84.2), ступни – 23.1-31.2 (27.7) мм. Масса тела – 64.2-149.0 (111.9) г. Неполовозрелые сеголетки: длина тела – 93-160 (141.9), хвоста – 47-92 (76.2), ступни – 23.0-30.6 (27.5) мм. Масса тела – 25.2-121.0 (86.1) г.

Горные популяции водяной полевки отличаются от равнинных форм более мелкими размерами. Так, масса и длина тела животных со средней Вычегды составляет 195.0 г и 182.1 мм, с низовий Печоры – 234 г и 196 мм (Водяная полевка, 2001), а с Северного Урала, соответственно, – 178.9 г и 182.1 мм. Средние размеры хвоста и задней ступни у уральских полевок также достоверно меньше. У перезимовавших животных со средней Вычегды длина хвоста составляет 105.9 мм (Млекопитающие ..., 1994), с Северного Урала – 100.5 мм. Подобные различия между горными и равнинными группировками водяной полевки отмечены во многих частях ареала (Пантелеев, Терехина, 1968).

В пределах Уральской горной страны размеры полевок увеличиваются с юга на север. По данным В.Ф.Сосина (1983), их средняя длина тела в южной части Урала достигает 140 мм, а в северной – 184 мм. Полевки с территории заповедника занимают, таким образом, промежуточное положение.

Половой диморфизм в размерах тела выражен во всех возрастных

**Масса тела (г) и размеры (мм) водяной полевки
горного района Печоро-Илычского заповедника**

Признак	n	M ± m	lim	σ	CV
Перезимовавшие самцы					
Масса тела	77	177.7 ± 2.4	128.8-223.7	21.33	12.0
Длина тела	74	183.8 ± 1.0	162-208	8.29	4.51
Длина хвоста	72	101.1 ± 0.8	87-117	7.13	7.05
Длина ступни	67	28.8 ± 0.1	25.6-30.5	1.04	3.60
Перезимовавшие самки					
Масса тела	50	181.3 ± 3.1	134.4-220.0	22.22	12.25
Длина тела	47	179.8 ± 1.2	167-197	7.96	4.42
Длина хвоста	48	99.8 ± 0.9	86-116	6.11	6.12
Длина ступни	41	28.1 ± 0.1	26.0-30.4	0.95	3.37
Половозрелые самцы-сеголетки					
Масса тела	26	113.1 ± 4.1	69.0-149.0	20.68	18.27
Длина тела	20	159.4 ± 2.6	146-176	11.62	7.29
Длина хвоста	18	86.0 ± 2.7	65-104	11.48	13.30
Длина ступни	15	27.6 ± 0.3	24.5-29.7	1.22	4.41
Половозрелые самки-сеголетки					
Масса тела	27	110.6 ± 4.4	64.2-145.5	22.91	20.70
Длина тела	25	153.6 ± 2.5	130-186	12.75	8.30
Длина хвоста	25	83.0 ± 1.6	70-100	8.17	9.84
Длина ступни	21	27.8 ± 0.3	23.1-31.2	1.54	5.52
Неполовозрелые самцы-сеголетки					
Масса тела	171	89.9 ± 1.2	25.8-121.0	15.16	16.86
Длина тела	127	144.4 ± 1.0	94-160	11.31	7.83
Длина хвоста	125	77.8 ± 0.6	47-92	6.93	8.90
Длина ступни	87	27.8 ± 0.1	23.3-30.6	1.29	4.64
Неполовозрелые самки-сеголетки					
Масса тела	91	78.8 ± 1.7	25.2-107.8	16.17	20.52
Длина тела	74	137.6 ± 1.3	93-157	11.46	8.32
Длина хвоста	73	73.3 ± 0.8	48-88	6.84	9.32
Длина ступни	55	27.0 ± 0.2	23.0-29.1	1.31	4.85

группах. Самцы по длине тела, хвоста и ступни крупнее самок (Водяная полевка, 2001). Однако по массе тела перезимовавшие самки из горного района заповедника оказались тяжелее самцов, что, вероятно, связано с преобладанием в выборке беременных самок. Впрочем, в

группе неполовозрелых сеголеток самки также достоверно были тяжелее самцов ($t = 5.40$; $p < 0.001$).

В окраске тела водяной полевки отмечен значительный полиморфизм. Следуя П.А.Пантелееву (1998), все варианты окраски были сведены к шести основным типам: рыжий, бурый, серо-бурый, темно-бурый, серый, черный (меланизм). Все эти типы отмечены у водяной полевки горного района Печоро-Илычского заповедника, в популяции которой преобладают темно-бурые зверьки (74.2%), довольно высока доля меланистов (18.0%). Остальные типы окраски представлены в небольшом количестве: серо-бурые – 3.7%, бурые – 2.4%, серые – 1.0% и рыжие – 0.7%. Среди 294 животных отсутствовали альбиносы и зверьки с белыми пятнами (пегие).

По окраске меха горные популяции водяной полевки существенно отличаются от равнинных форм, населяющих Европейский Северо-Восток. В центральной части Республики Коми доминируют бурые (53.8%) и рыжие (38.8%) животные и совершенно отсутствуют меланисты (Водяная полевка, 2001). Характерной особенностью равнинных популяций является присутствие в них большой доли пегих зверьков (53.7%). Они постоянно регистрировались и в равнинной части заповедника. Еще Ф.Ф.Шиллингер (1929) отмечал, что на верхней Печоре встречаются совершенно черные водяные полевки и такие, у которых на затылке и на спине были белые отметины. По данным В.А.Соловьева (Млекопитающие ..., 1994), значительная часть полевок из бассейна среднего течения Вычегды имеет белый кончик хвоста. По его наблюдениям черные особи встречаются очень редко (около 1%).

Фенотипические различия в окраске животных разных ландшафтов имеют адаптивный характер. Цветовые формы водяной полевки различаются между собой по ряду генетических и эколого-физиологических параметров (Николаева, 1978; Евсиков и др., 1995, 1997; Водяная полевка, 2001). Так, в экспериментах С.С.Фолитарека и Н.Н.Апенкиной (1959) была показана большая стойкость к охлаждению черных полевок. Имеются указания, что эта форма имеет определенные преимущества при эколого-физиологических нагрузках, требующих энергетических затрат (Евсиков, 1986). Темно-бурые особи отличаются большей скоростью роста сеголеток, что создает лучшие возможности для их зимнего переживания (Евсиков и др., 1995). Прибылые самки этой формы быстрее созревают и вступают в размножение.

Местообитания. Водяные полевки, населяющие территорию заповедника, относятся к разным типам ландшафтных популяций, которые различаются между собой, прежде всего, степенью связи вида с водной средой (Пантелеев, 1968; Водяная полевка, 2001). Это отражается

на биотопическом размещении животных и их образе жизни. Полевки, обитающие в равнинном и предгорном районах, относятся к так называемым пойменным популяциям. В течение всего лета они тесно связаны с водоемами и живут по берегам рек и старицам. Ближе к осени зверьки нередко совершают небольшие кочевки на новые места и могут оказаться в не свойственных им местообитаниях. В предгорьях мы несколько раз отлавливали одиночных животных в ельниках зеленомошных плакорных.

В горном районе широко представлены субальпийские популяции (по терминологии П.А.Пантелеева). Животные круглый год живут на подгольцовых лугах и практически не связаны с водоемами. На горе Яныпунер водяная полевка населяет все местообитания подгольцового пояса и верхнюю часть горно-лесного пояса. Поселения ее здесь расположены мозаично. Они легко регистрируются по выбросам земли, экскрементам и кормовым столикам. Однако и здесь водяная полевка плотно населяет более влажные участки с густым и высоким травянистым покровом. Так, в августе 2002 г. 72.1% особей (из 111 полевков) были пойманы на высокотравных лугах, 22% – в аконитово-высокотравных березово-еловых лесах и 6% – в папоротниковых пихтово-еловых лесах. В верхней части горно-лесного пояса излюбленными станциями водяной полевки являются выходы ключей, в изобилии встречающихся в горах и дающих начало небольшим ручьям. Они представляют собой небольшие влажные поляны среди леса, покрытые высокой травой. В начале лета здесь много воды, но к середине лета они высыхают.

Питание. В вегетационный период основу питания водяной полевки составляют различные виды растений тех биотопов, в которых она обитает (Водяная полевка, 2001). Их список в разных частях ареала существенно варьирует и зависит от местных условий. Так, например, в бассейне среднего течения Вычегды рацион полевков насчитывает более 50 видов водно-болотных и прибрежных травянистых растений (Млекопитающие ..., 1994). В каждом конкретном местообитании список поедаемых растений ограничен. В равнинном районе заповедника в состав кормов чаще входят различные виды осок, в подгольцовом поясе гор – в основном луговые травы (табл. 109). Выбор кормов во многом зависит от характера биотопа. Так, на сырых мочажинах около ключей часто на кормовых столиках находили остатки гидрофильных растений: гравилат речной (18.5%), чемерицу (16.9%), реже калужницу (6.2%). На подгольцовых лугах в питании полевков чаще встречались стебли скерды, вейника пурпурного, звездчатки. В обоих местообитаниях основным кормовым растением являлся борец северный. У многих видов растений поедаются главным образом стебли.

**Состав кормовых столиков водяной полевки
в горном районе заповедника**

Вид кормов	Ключи (июнь, n = 65)	Луг подгольцовый (август, n = 68)
Борец северный (<i>Aconitum septentrionale</i>)	41.5	30.6
Гравилат речной (<i>Geum rivale</i>)	18.5	-
Чемерица Лобеля (<i>Veratrum lobelianum</i>)	16.9	-
Скерда (<i>Crepis sibirica</i> и <i>C. paludosa</i>)	6.2	26.4
Калужница болотная (<i>Caltha palustris</i>)	6.2	-
Щавель кислый (<i>Rumex acetosa</i>)	3.1	-
Дягиль (<i>Angelica sp.</i>)	3.1	6.9
Горец змеиный (<i>Polygonum bistorta</i>)	1.5	-
Осока (<i>Carex sp.</i>)	1.5	-
Белокопытник (<i>Petasites radiatus</i>)	1.5	-
Вейник пурпурный (<i>Calamagrostis purpurea</i>)	-	11.1
Ясколка (<i>Cerastium dahuricum</i>)	-	12.5
Борщевик сибирский (<i>Heracleum sibiricum</i>)	-	9.7
Таволга вязолистная (<i>Filipendula ulmaria</i>)	-	2.8

В зимний период и в самом начале вегетации (конец мая – первая половина июня) водяная полевка употребляет в пищу подземные части растений – корневища борца северного, чемерицы Лобеля, вейника пурпурного и др. Она вырывает в земле специальные кормовые ходы, скусывает растения и затаскивает их под землю, где и кормится ими. Иногда в норах мы находили небольшие запасы фрагментов корневищ. По данным ряда авторов инстинкт запасаения кормов в зимний период – довольно обычное явление для этого вида на севере Европейской части и Сибири (Чиркова, 1928; Жарков, Теплов, 1931; Формозов, 1947; Максимов, Андрусевич, 1959; Соломонов, 1980 и др.).

В небольшом количестве водяной полевкой потреблялась жи-

вотная пища. В июне на подгольцовых лугах в поселениях полевых неоднократно находили кучки наземных моллюсков. По мнению П.А.Пантелеева (Водяная полевка, 2001), необходимость в животном корме возникает чаще всего весной для утоления белкового голода.

Размножение. Конкретные данные по срокам начала размножения водяной полевки в заповеднике отсутствуют. По наблюдениям В.П. и Е.Н.Тепловых (1947), в поймах рек равнинного и предгорного районов первый помет самки приносят в мае, следовательно, начало гона приходится на вторую половину апреля. В эти же сроки начинает размножаться водяная полевка на средней Вычегде (Млекопитающие ..., 1994). В горном районе сеголетки появляются значительно позже – в самом конце июня и начале июля. Здесь в третьей декаде июня в уловах присутствовали лишь одни перезимовавшие зверьки.

От продолжительности сезона размножения зависит число выводков в году (Водяная полевка, 2001). В горах перезимовавшие самки приносят за лето два помета. Участие прибылых особей в репродукции составило в среднем за все годы исследований около 17%. У преобладающего их числа отмечена только одна беременность. Общее представление об интенсивности размножения водяной полевки дают материалы, представленные в табл. 110. В конце июня почти все взрослые самки были беременными (91.7%). В конце июля – первой декаде августа часть из них вынашивала второй помет (15.8%), а 8.5% самок принесли уже по два выводка. Общее число самок с двумя пометами составило всего 24.3%. По-видимому, этот показатель к концу августа должен возрасти, так как в период отловов животные интенсивно раз-

Таблица 110

**Интенсивность размножения водяной полевки
в летний период на горе Яныпупунер**

Показатель	Июнь	Конец июля - первая декада августа
Общее число взрослых самок	12	38
Доля размножавшихся самок	91.7	97.4
Из них: с одним пометом	100.0	75.7
с двумя пометами	-	24.3
Общее число самок-сеголеток	-	119
Доля размножавшихся самок-сеголеток	-	21.8
Из них: с одним пометом	-	96.0
с двумя пометами	-	4.0

**Величина выводака у водяной полевки в горном
районе заповедника**

Возрастная группа	n	Количество самок с числом эмбрионов									M ± m
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Перезимовавшие	36	-	-	-	4	9	14	5	2	2	7.9 ± 0.2
Сеголетки	22	1	3	4	7	6	-	1	-	-	5.8 ± 0.3

множились. Среди молодых самок в размножении участвовало 21.8%. Преобладающее их число принесло по одному помету и только 4.0% сеголеток были вторично беременными.

Число детенышей в помете у перезимовавших водяных полевок изменялось от 6 до 11 и составило в среднем 7.9 ± 0.2 (табл. 111). Этот показатель меньше приводимого для животных средней Вычегды – 8.6 эмбрионов (Млекопитающие ..., 1994), но значительно перекрывает аналогичные показатели для средней полосы России, где средняя плодовитость меньше 6.5 (Тупикова, Швецов, 1956; Вишняков, 1957; Пантелеев, 1968). У молодых самок заповедника средняя плодовитость, как и всюду в ареале, существенно ниже перезимовавших животных – 5.8 ± 0.3 .

Расчеты по воспроизводству популяции, проведенные нами по формулам, предложенным П.А.Пантелеевым (1968), позволили установить, что увеличение численности водяной полевки происходит в основном за счет перезимовавших животных. Размножение перезимовавших зверьков дает прирост популяции в 5.5-6 раз, тогда как сеголеток – только в 1.5-1.8 раза. Общий потенциал размножения равен, таким образом, 8.

Структура популяции. Водяная полевка в отличие от многих видов мелких мышевидных млекопитающих живет 2 года (Водяная полевка, 2001), поэтому в группу перезимовавших животных вошли 1-2-летние зверьки. В мае и июне в горном районе заповедника они составляют абсолютное число животных (табл. 112). Сеголетки появляются в конце июня, в массе переходят к самостоятельному образу жизни в первой половине июля. В конце июля они уже преобладают в уловах (68.7%). По данным П.А.Пантелеева (Водяная полевка, 2001), минимальный вес полевок, которые покидают гнездо и попадают в ловушки, достигает около 40 г. В Печоро-Илычском заповеднике этот показатель составил 25.2 г.

В июне среди перезимовавших зверьков соотношение полов приближалось 1:1 при незначительном преобладании самок. Во второй половине лета в уловах в обеих возрастных группах преобладали

Половозрастная структура популяции водяной полевки в горном районе заповедника

Месяц	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перезимовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Июнь	23	100.0	23	47.8	-	-
Июль	102	31.4	32	68.7	70	62.9
Август*	328	22.6	74	62.2	254	63.0
Всего	453	28.5	129	61.2	324	63.0

* первая половина августа

самцы. Их доля превышала 60%. В разные годы отмечено варьирование удельного веса самок. В 2001 г. на подъеме численности среди взрослых животных они составляли 18.2%, среди сеголеток – 45.4%. На следующий год доля самок в первой группе существенно увеличилась (30.4%), тогда как во второй осталась на прежнем уровне (46.4%).

Численность вида и ее динамика. Пойменные популяции водяной полевки заповедника имеют низкую плотность, что обусловлено небольшим количеством озер, заливных лугов и крайне бедной водной растительностью (Теплов, Теплова, 1947). В предгорном районе в окрестностях Гаревки-Левобережной индекс относительной численности составил всего 0.02 экз. на 10 канавко-суток (0.03% в общих уловах).

Таблица 113

Численность водяной полевки в разных местообитаниях горного района Печоро-Илычского заповедника

(по данным отлова канавками в 1988–2001 гг., гора Яныпупунер)

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Пихто-ельник травянистый	102	68	6.7	0.8-28.9	113.6
Березняк травянистый подгольцовый	162	208	12.8	0-36.3	105.0
Луг подгольцовый	93	51	5.4	0-22.0	123.3
Тундра	22	1	0.4	0-1.3	-

**Численность водяной полевки
в разных местообитаниях горного района
Печоро-Илычского заповедника**

(по данным отлова ловушками в 1989–2002 гг., гора Яныпупунер)

Биотоп	Кол-во лов.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 100 л-с	lim	CV
Ельник зеленомошный	1600	-	-	-	-
Пихто-ельник травянистый	3800	8	0.2	0-1.5	247.3
Березово-еловый аконитовый лес*	300	24	16.0	-	-
Луг высокотравный подгольцовый*	150	79	26.3	-	-
Каменные россыпи	2600	-	-	-	-

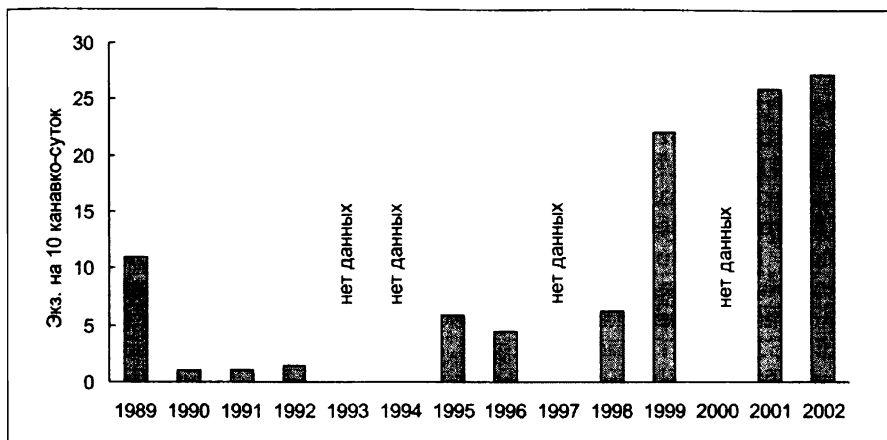
* Учеты проведены только в 2002 г.

Субальпийские популяции достигают высокой плотности. Средняя относительная численность составила на Яныпупунер 8.6 экз. на 10 канавко-суток (6.5% в уловах).

В горах самая высокая численность водяной полевки отмечена в подгольцовом поясе (табл. 113). В его пределах она плотно населяла высокотравные березняки (12.8 экз. на 10 канавко-суток), на мелкотравных лугах обилие вида понижалось (5.4 экз. на 10 канавко-суток). В папоротниковых пихтово-еловых лесах средний показатель обилия за все годы составил 6.7 экз. на 10 канавко-суток. Подобные соотношения обилия отмечены и по отловам в ловушки (табл. 114).

Численность водяной полевки в первые годы отловов в канавки на Яныпупунер была относительно невысокой и стабильной (рис. 51). Она колебалась от 1.0 до 6.3 экз. на 10 канавко-суток, за исключением 1989 г., когда достигла 11.0 экз. С конца 90-х гг. начался подъем численности животных, который продолжался в течение нескольких лет. В 2001 г. показатель обилия водяной полевки составил 25.9 экз. на 10 канавко-суток. Зверьки концентрировались в местах их обычного обитания. Поселения располагались по территории мозаично. В 2002 г. наблюдалась дальнейшее повышение численности полевков (27.3 экз. на 10 канавко-суток). Пространственная структура полевки претерпела значительные изменения. Поселения полевков встречались в этот год повсеместно и размещались довольно равномерно. Особенно много животных было в подгольцовых березняках. В них показатели обилия

Рис. 51. Изменение численности водяной полевки в горном районе заповедника по отловам в ловчие канавки



по сравнению с прошлым годом возросли с 24.5 до 36.3 экз. на 10 канавко-суток. Многие высокотравные местообитания подгольцового пояса и верхней части горно-лесного пояса в буквальном смысле были перекопаны полевками.

Причины, способствующие росту численности водяной полевки в горной местности, не изучены (Водяная полевка, 2001). Следует отметить, что массовое размножение водяной полевки в горном районе заповедника наблюдалось в год (2002) с аномально холодной и продолжительной весной, после которой численность многих видов мелких млекопитающих уменьшилась. Плотность водяной полевки в течение всего периода в равнинном и предгорном районах оставалась очень низкой.

Полевка-экономка – *Microtus oeconomus* Pallas, 1778

Распространение. Полевка-экономка встречается по всей территории северо-востока европейской части России за исключением самых северных тундр (Марвин, Турьева, 1979; Млекопитающие ..., 1994; Петров, 2000). В Печоро-Илычском заповеднике она населяет все ландшафтные районы. В равнинном районе ее отлавливали в окрестностях пос. Якша, Волосницкой старицы, Малиновой ласты. В предгорьях была обычной у Гаревки-Левобережной, Шежыма-Печорского, Строганой доски, в среднем течении реки Кожымью, а также по Ыджыд-Ляге. В горах отмечена на Кычилиз (Теплов, Теплова, 1947) и на Яныпупунер.

Морфологическая характеристика. Довольно крупная полевка (табл. 115). Длина тела у перезимовавших животных составляет 110-150 (131.14), хвоста – 37-66 (50.5), ступни – 16.8-20.5 (18.5) мм. Масса тела 36.5-89.3 (58.5) г. Половозрелые сеголетки: длина тела – 92-127 (111.8), хвоста – 35-55 (43.0), ступни – 16.5-20.5 (18.2) мм. Масса тела – 20.1-46.8 (34.6) г. Неполовозрелые сеголетки: длина тела – 71-109 (94.5), хвоста – 27-48 (37.6), ступни – 15.6-19.5 (17.7) мм. Масса тела – 9.4-33.8 (20.4) г.

Полевки, обитающие на территории заповедника, относятся к подвиду *Microtus oeconomus petshorae* Ognev, 1944 (Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977), который несколько крупнее номинальной формы, населяющей западные районы Республики Коми. В целом по ареалу размеры тела полевки-экономки возрастают к северу и востоку (Млекопитающие ..., 1963; Громов, Поляков, 1977). Это отчетливо прослеживается и в пределах Печоро-Илычского заповедника, где размеры тела увеличиваются в направлении с запада на восток, в данном случае от равнины к горам. Средний вес и длина тела равнинных популяций вида составляет, соответственно, 55.8 г и 128.3 мм, предгорных – 57.4 г и 130.9 мм, горных – 60.1 г и 132.2 мм. Вместе с тем происходит уменьшение относительных длин хвоста и ступни. Индекс хвоста достигает на равнине 39.2%, в предгорьях – 38.7%, а в горах – 35.7%.

Окраска верха тела варьирует. Преобладают буро-сероватые особи с разной интенсивностью расцветки. Среди них нередко встречаются темные зверьки, похожие на темную полевку. Подобную форму с коротким хвостом отмечала для Приуралья Н.В. Башенина (1983). Реже попадают животные, у которых хорошо выражены рыжие, а также палево-бурые тона. Окраска брюха варьирует от темно-серого до светло-серого цвета. Хвост у молодых полевок отчетливо двухцветный темно-белый, у старых – слабо двухцветный.

Местообитания. Полевка-экономка – один из самых stenотопных видов мелких грызунов в заповеднике с ярко выраженной привязанностью к сырым местообитаниям (рис. 52). Для всех остальных стадий коэффициенты верности биотопам имеют отрицательные значения, что свидетельствует о том, что для них этот вид является чуждым.

Гигрофильность полевки-экономки – характерная черта, во многом определяющая экологию вида (Ивантер, 1975; Громов, Поляков, 1977). В заповеднике этот вид предпочитает пойменные местообитания – луга, травянистые ельники, ивняки и черемушники. В плакорных биотопах встречается редко. В предгорьях в них было поймано 6.2% животных. В горном районе полевка-экономка наиболее плотно заселяет подгольцовые березняки (67.1% всех уловов), но ее мало на низкотравных лугах (17.5%).

Питание. Полевка-экономка в Печоро-Илычском заповеднике, как и

**Масса тела (г) и размеры (мм) полевки-экономки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Признак	Равнинный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	8	57.0 ± 5.0	36.5-74.2	24.67
Длина тела	8	130.9 ± 3.5	114-144	7.58
Длина хвоста	8	50.5 ± 1.9	45-60	10.79
Длина ступни	7	19.1 ± 0.2	18.4-19.6	2.36
Перезимовавшие самки				
Масса тела	3	53.4 ± 6.5	39.3-67.5	24.57
Длина тела	3	125.0 ± 3.8	119-132	5.24
Длина хвоста	3	49.7 ± 3.4	40-55	15.02
Длина ступни	2	-	17.3-18.2	-
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	8	28.1 ± 2.5	20.1-37.2	25.62
Длина тела	7	103.3 ± 4.0	92-117	10.18
Длина хвоста	7	43.8 ± 1.4	39-49	8.75
Длина ступни	7	17.9 ± 0.3	16.9-18.7	4.25
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	4	34.0 ± 2.0	30.8-39.3	11.06
Длина тела	4	113.0 ± 1.7	110-118	3.01
Длина хвоста	4	47.7 ± 2.5	44-55	10.45
Длина ступни	4	18.4 ± 0.4	17.3-19.2	4.45
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	11	21.4 ± 1.4	12.6-29.5	22.07
Длина тела	11	96.5 ± 2.8	81-109	9.82
Длина хвоста	11	40.0 ± 1.1	31-44	9.15
Длина ступни	10	17.9 ± 0.2	16.9-18.7	3.74
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	9	20.3 ± 0.9	14.5-23.5	13.48
Длина тела	9	95.7 ± 2.4	80-106	7.48
Длина хвоста	9	37.9 ± 1.2	32-42	9.18
Длина ступни	6	17.3 ± 0.3	16.3-18.5	4.28

повсюду, относится к типичным зеленоядным видам (Теплов, Теплова, 1947; Турьева, 1961). В основном она потребляет сочные вегетативные

Таблица 115 (продолжение)

Признак	Предгорный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	108	59.7 ± 0.9	39.2-78.2	15.94
Длина тела	100	132.5 ± 0.7	113-146	5.16
Длина хвоста	97	50.8 ± 0.6	37-63	11.08
Длина ступни	82	18.7 ± 0.1	17.2-20.5	4.01
Перезимовавшие самки				
Масса тела	90	54.6 ± 0.8	39.4-70.8	13.98
Длина тела	82	129.2 ± 0.7	116-145	4.98
Длина хвоста	82	50.6 ± 0.6	39-66	9.98
Длина ступни	55	18.2 ± 0.1	16.8-19.5	3.96
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	42	34.5 ± 0.9	21.2-44.7	16.70
Длина тела	37	112.4 ± 1.2	94-127	6.37
Длина хвоста	38	42.4 ± 0.7	35-55	9.94
Длина ступни	36	18.4 ± 0.1	16.8-19.5	3.24
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	68	35.7 ± 0.8	21.5-46.8	18.04
Длина тела	56	112.4 ± 1.0	94-126	7.05
Длина хвоста	55	43.3 ± 0.6	35-54	11.09
Длина ступни	38	17.8 ± 0.1	16.5-19.5	3.65
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	140	20.7 ± 0.4	10.1-29.8	22.56
Длина тела	96	94.8 ± 0.8	74-107	8.12
Длина хвоста	96	37.9 ± 0.4	29-48	9.94
Длина ступни	44	17.7 ± 0.1	16.6-18.8	3.11
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	93	19.4 ± 0.5	9.4-33.8	25.52
Длина тела	69	92.4 ± 0.9	74-109	8.35
Длина хвоста	64	36.1 ± 0.4	28-46	9.80
Длина ступни	33	17.7 ± 0.1	16.4-19.0	3.50

части травянистых растений. К зеленому корму добавляются иногда семена различных трав (Теплов, Теплова, 1947).

Размножение. В некоторые годы часть полевков созревает очень рано и начинает размножаться еще под снегом. В марте 1988 г. в предгорном районе заповедника в окрестностях Гаревки-Левобережной было отловлено 5 самцов, у которых масса тела колебалась от 38.2 до 46.5 г,

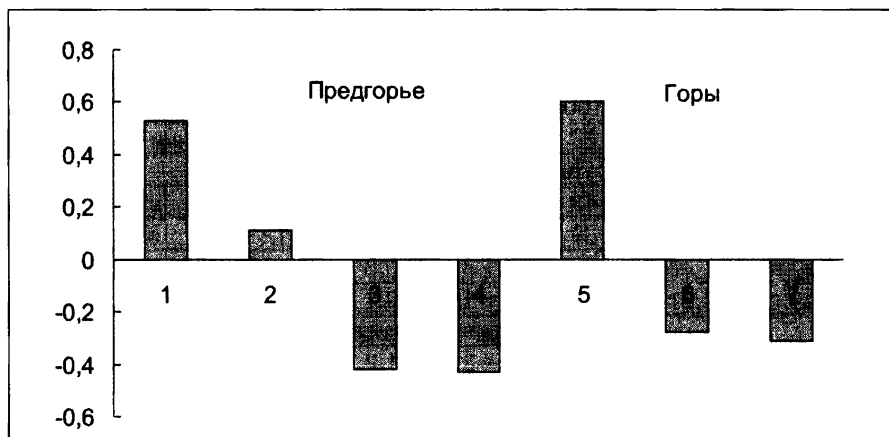
Таблица 115 (продолжение)

Признак	Горный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	113	60.1 ± 1.1	37.4-89.3	18.89
Длина тела	106	131.5 ± 0.8	110-150	6.39
Длина хвоста	100	49.8 ± 0.6	38-62	11.62
Длина ступни	89	18.7 ± 0.1	16.9-20.2	3.53
Перезимовавшие самки				
Масса тела	43	59.1 ± 1.4	42.2-81.6	16.09
Длина тела	39	131.4 ± 0.9	121-145	4.36
Длина хвоста	38	51.3 ± 0.8	42-66	9.31
Длина ступни	36	18.2 ± 0.1	17.2-19.8	3.90
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	32	33.9 ± 1.2	22.5-43.4	19.70
Длина тела	27	110.9 ± 1.3	96-125	6.26
Длина хвоста	26	41.1 ± 0.5	37-46	5.92
Длина ступни	25	18.4 ± 0.2	17.1-20.5	4.30
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	27	33.4 ± 1.1	25.1-44.8	17.82
Длина тела	22	112.0 ± 1.6	97-123	6.68
Длина хвоста	22	43.8 ± 0.6	39-48	6.05
Длина ступни	16	18.0 ± 0.1	16.9-19.0	2.72
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	55	22.2 ± 0.6	10.8-28.2	18.61
Длина тела	38	100.2 ± 0.9	75-109	5.81
Длина хвоста	38	40.2 ± 0.5	29-47	7.96
Длина ступни	36	18.0 ± 0.1	16.4-19.5	3.33
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	25	19.5 ± 0.9	11.9-30.0	24.49
Длина тела	14	95.1 ± 1.3	85-107	5.31
Длина хвоста	14	36.8 ± 0.8	31-41	8.63
Длина ступни	12	17.6 ± 0.2	16.2-18.5	4.49

а длина семенников от 8 до 9.7 мм. Из 5 самок у четырех масса тела превышала 33 г. Одна из них (37.6 г) была беременной и имела два эмбриона. В обычные годы репродуктивный период начинается намного позже – во второй, реже в первой половине мая. В июне доля размножающихся самок в среднем за все годы составила 84.8%. Окончание размножения приходится на конец августа. В этот период часть

Рис. 52. Коэффициенты верности полевки-экономки разным местообитаниям.

Местообитания: Предгорные: 1 – луг пойменный; 2 – ельник травянистый пойменный; 3 – ельник зеленомошный плакорный; 4 – ельник папоротниково-зеленомошный. Горные: 5 – травянистый березняк подгольцовый; 6 – луг подгольцовый; 7 – пихто-ельник папоротниковый



самцов имеет деградированные семенники. Последняя беременная самка отмечена 24 августа (1984 г.).

Первые сеголетки появляются в уловах во второй половине июня. Приступают к размножению при массе тела 23-24 г. Первая беременная молодая самка поймана 22 июня. Около 60% прибылых животных первых пометов участвует в репродукции. Вклад молодых животных, родившихся в середине июля – августе, незначителен (4.0%).

Число эмбрионов у перезимовавших самок в среднем колеблется от 4 до 10 и составляет в среднем 7.1 ± 0.2 . Этот показатель достоверно различается по ландшафтным районам ($t = 2.2$; $p < 0.05$). Наибольшая плодовитость характерна для горных популяций полевки-экономки (табл. 116). Это подтверждает известную тенденцию к увеличению числа детенышей в более суровых климатических условиях (Карасева, 1971; Ивантер, 1975; Сообщества мелких млекопитающих ..., 1978). К концу лета этот показатель уменьшается: в июне он составляет 7.8 ± 0.3 , в августе – 6.6 ± 0.2 . У сеголеток плодовитость меньше и составляет в среднем 5.6 ± 0.1 . Взрослые самки приносят по 2-3 помета, сеголетки – 1-2.

Структура популяции. Обычно в мае популяция полевки-экономки состоит только из перезимовавших животных (рис. 53). В середине июня в уловах появляются сеголетки, но их доля составляет всего 18.0%. В июле удельный вес молодых животных увеличивается лишь до 56.7%,

Величина вывода у полевки-экономки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника

Район	n	Количество самок с числом эмбрионов								M ± m
		3	4	5	6	7	8	9	10	
Перезимовавшие самки										
Предгорье	49	-	1	6	11	15	14	-	2	6.9 ± 0.1
Горы	28	-	3	2	1	4	8	7	3	7.6 ± 0.3
Самки-сеголетки										
Предгорье	45	2	9	10	14	8	2	-	-	5.5 ± 0.2
Горы	17	-	-	6	9	1	1	-	-	5.8 ± 0.2

что значительно ниже, чем у лесных полевков в это время. В августе доля перезимовавших зверьков составляет 27.4%.

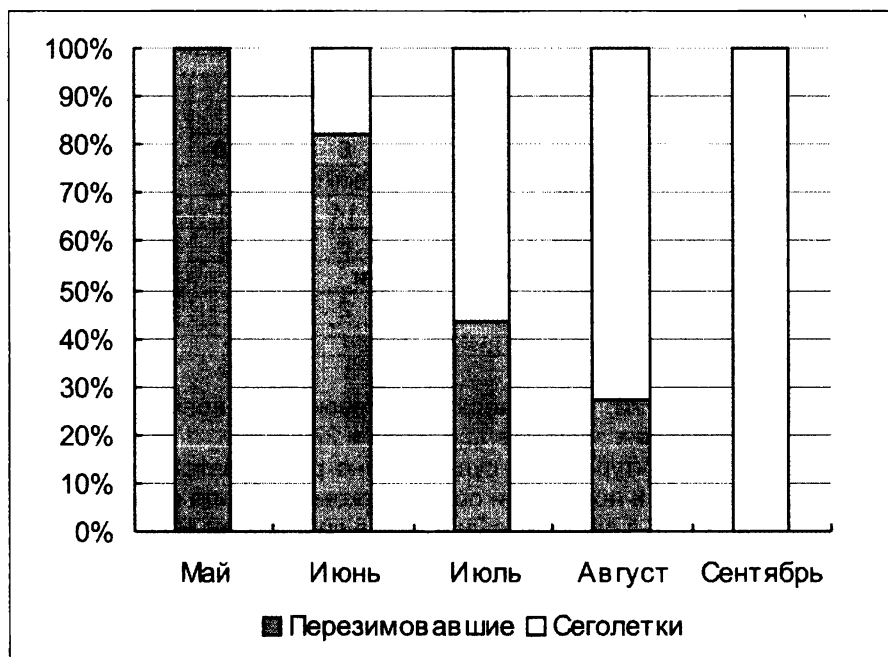
Возрастная структура вида существенно различается по районам (табл. 117). В горах в популяции полевки-экономки доля перезимовавших животных была в два раза выше, чем в предгорьях. В зависимости от уровня численности соотношение возрастных групп меняется. Так, в год пика численности в предгорье (1988 г.) удельный вес перезимовавших зверьков составлял 16.5%, а в год падения плотности животных – 33.7%.

Во всех ландшафтных районах в среднем за все годы среди перезимовавших и сеголеток преобладали самцы. Особенно велика доля перезимовавших самцов оказалась в горном районе – 72.1%, тогда как в предгорьях она составила 54.6%. Такая диспропорция в соотношении полов отмечено и в некоторых других частях ареала полевки-экономки (Млекопитающие Якутии, 1971; Ивантер, 1975).

Численность вида и ее динамика. Численность полевки-экономки в заповеднике существенно различается по районам (рис. 54). Самые низкие показатели отмечены в равнинном районе. Среднее обилие полевков составило здесь 0.2 экз. на 10 канавко-суток, доля вида в суммарных уловах – 0.4%, в уловах грызунов – 1.2%. В данном районе мало оптимальных стадий вида и расположены они на больших расстояниях друг от друга. В предгорьях экологическая емкость угодий возрастает, и численность вида увеличивается. Средние показатели обилия составили здесь 9.1 экз. на 10 канавко-суток, удельный вес вида в сообществах *Micromammalia* – 5.7%, в уловах грызунов – 13.1%.

В горах Северного Урала полевка-экономка считается редким видом (Теплов, Теплова, 1947; Большаков, 1969). Видимо, для большей части территории этот вывод справедлив. Так, например, в 1989 г. (год

Рис. 53. Сезонная динамика возрастной структуры популяции полевки-экономки в Печоро-Илычском заповеднике



высокой численности) в сборах мелких млекопитающих на горе Мань-пупунер она отсутствовала. Однако на юго-западном склоне горы Яны-пупунер, где в подгольцовом поясе широко представлены травянистые березняки и высокотравные луга, этот вид обычен. Средняя численность достигает здесь 6.4 экз. на 10 канавко-суток, а удельный вес вида в уловах грызунов – 11.0%.

В целом показатели численности полевки-экономки в Печоро-Илычском заповеднике по сравнению их с другими регионами Европейского Севера и Урала относительно высокие. Так, в разных районах Архангельской области она занимает в общих сборах от 0.7 до 1.9% (Колоскова, 1981; Куприянова, Наумов, 1983), в Корткеросском районе Республики Коми – 5.2% (Куприянова, Недосекина, 1983), в Северном Зауралье – 4.5% (Рамазанова, 1987). Немногочисленна полевка-экономка и на восточном макросклоне в южной части Северного Урала (Большаков, 1968; Куликова, Большаков, 1984).

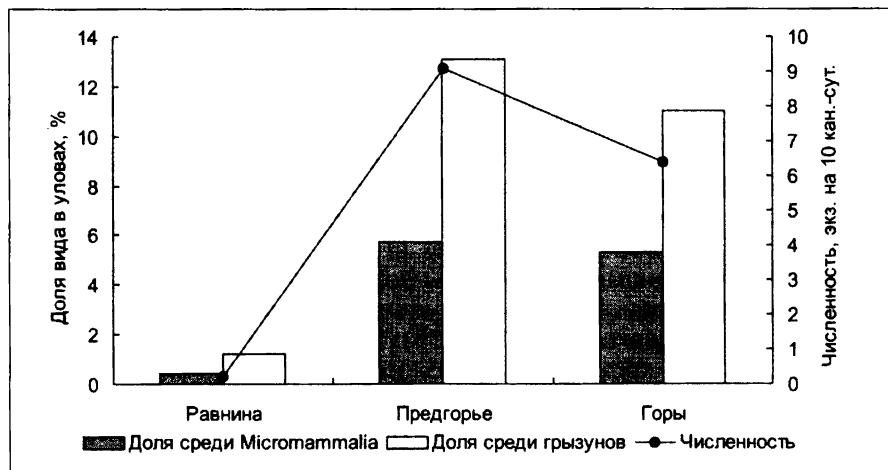
Удельный вес вида понижается от предгорий заповедника, как на запад, так и на восток (Бобрецов, 1994). В равнинном районе полевка-экономка заселяет немногочисленные здесь луга. В первой половине

Половозрастная структура популяции полевки-экономки в разных ландшафтных районах заповедника

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перезимовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Предгорье	774	26.7	207	54.6	567	57.7
Горы	304	52.0	158	72.1	146	63.7
Всего	1078	33.8	365	62.2	713	58.9

июля 1995 г. на лугу в урочище Малиновая лапа на 100 ловушко-суток было отловлено 2.7 экз. В других местообитаниях численность ее не превышает 1 экз. на 100 ловушко-суток. В предгорье плотность полевки высока на лугах и в травянистых пойменных ельниках (табл. 118), в которых среднее обилие зверьков превышает 11 экз. на 10 канавко-суток. При этом доля вида на лугах в сборах грызунов составила 37.1%, а в пойменных ельниках – 18.0%. По данным В.П. и Е.Н.Тепловых (1947), особенно велика была численность полевки-экономки в прибрежных ивняках в окрестностях Шежыма-Печорского – 20 экз. на 100 ловушко-суток (47.2% в уловах). В других станциях района она была немногочисленной.

Рис. 54. Численность полевки-экономки и ее доля в сообществах мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника



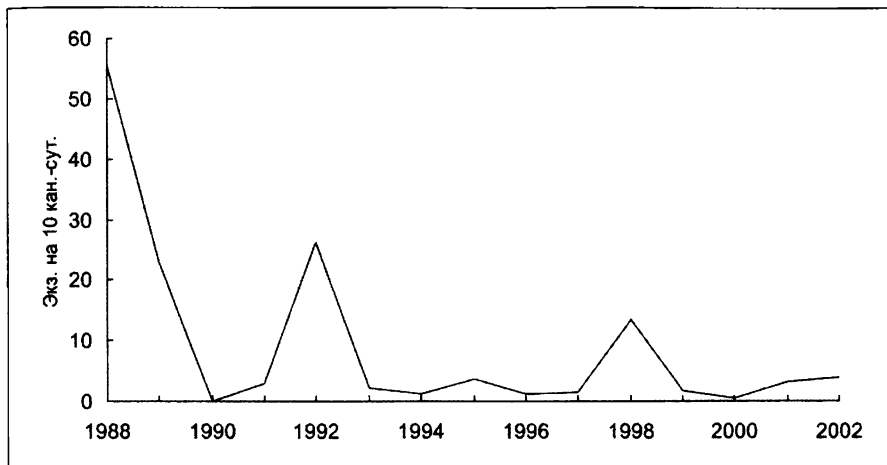
**Численность полевки-экономки в разных местообитаниях
Печоро-Илычского заповедника**

(по данным отлова канавками в 1988–2002 гг.)

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	6	0.2	0-1.4	237.5
Ельник травянистый пойменный	60	4	0.5	0-1.2	-
Сосняк зеленомошный	122	-	-	-	-
Сосняк лишайниковый	180	-	-	-	-
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	314	26	1.1	0-6.0	161.9
Ельник травянистый пойменный	232	193	11.3	0-69.0	164.5
Ельник папоротн.-зеленомошный	31	2	1.0	0-4.0	-
Луг пойменный	126	228	19.2	0-92.0	147.3
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	102	33	3.2	0-20.0	186.3
Березняк травянистый подгольцовый	162	197	13.6	0-56.0	119.6
Луг подгольцовый	93	34	3.5	0-20.0	168.4
Тундра	22	1	0.4	0-0.7	-

В горном районе высокая плотность вида отмечена в травянистых березняках (13.6 экз. на 10 канавко-суток), доля его в сборах грызунов составила при этом 19.3%. В других местообитаниях средние индексы численности не превышали 3.5 экз. на 10 канавко-суток.

Для полевки-экономки характерны резкие колебания численности. В предгорном районе заповедника уловистость изменялась от 0 до 55.7 экз. на 10 канавко-суток (рис. 55). Самая высокая численность отмечена в 1988 г., когда полевка-экономка занимала в уловах грызунов первое место (34.0%). Особенно плотно были заселены луга – 92.0 экз. на 10 канавко-суток (45.1% в уловах). По данным отлова ловушками индекс обилия достиг 31.7 экз. на 100 ловушко-суток и 59.0%



в сообществах грызунов. В 1990 г. наступила глубокая депрессия численности. Во всех местообитаниях зверьки в уловах отсутствовали. Следующие подъемы обилия полевки-экономки были незначительными: 1992 г. – 26.2 экз., 1998 г. – 13.4 экз. на 10 канавко-суток, а таких глубоких депрессий больше не отмечалось.

Численность полевки-экономки в предгорном и горном районах изменялась синхронно. Годы подъемов уровня обилия и фазы депрессий совпадали. Однако если в горах полевки в небольшом числе всегда присутствовали в уловах, то в предгорье нередко во время депрессий они не регистрировались.

Темная (или пашенная) полевка – *Microtus agrestis* Linnaeus, 1758

Распространение. Ареал темной полевки на северо-востоке европейской части России совпадает с таковым у полевки-экономки (Млекопитающие ..., 1994). Этот западно-палеарктический вид населяет весь регион, в том числе и Урал. На территории заповедника встречается повсеместно.

Морфологическая характеристика. По размерам несколько уступает полевке-экономке (табл. 119). Длина тела у перезимовавших животных составляет 106-142 (126.0), хвоста – 30-45 (37.2), ступни – 16.0-19.6 (17.7) мм. Масса тела 33.5-82.0 (50.7) г. Половозрелые се-голетки: длина тела – 86-128 (108.3), хвоста – 25-43 (33.4), ступни – 16.0-19.4 (17.6) мм. Масса тела 16.6-48.7 (30.9) г. Неполовозрелые

сеголетки: длина тела – 66-118 (98.3), хвоста – 22-44 (31.4), ступни – 15.3-19.3 (17.6) мм. Масса тела 9.6-34.9 (22.0) г.

Северные и горные популяции вида крупнее и темнее окрашены (Млекопитающие фауны СССР, 1963), что подтверждается и нашими материалами. На территории заповедника размеры перезимовавших и молодых половозрелых полевок увеличиваются по направлению к горному району. В равнинном районе длина тела у перезимовавших животных составляет 121.1 мм, хвоста – 36.1 мм, ступни – 17.3 мм, в предгорном, соответственно, – 125.8 мм, 37.3 мм, 17.4 мм, в горном – 128.8 мм, 38.1 мм и 17.9 мм. Подобным образом изменяется и масса тела.

Половой диморфизм отчетливо выражен у перезимовавших полевок. Самцы тяжелее самок ($t = 3.3$; $p < 0.001$), имеют более крупные размеры тела ($t = 3.7$; $p < 0.01$), хвоста ($t = 2.6$; $p < 0.01$) и ступни ($t = 4.3$; $p < 0.001$).

Окраска спины большинства животных темная с буроватыми тонами. Волосняной покров относительно длинный, поэтому зверьки выглядят лохматыми в сравнении с другими видами полевок. Небольшая часть темных полевок по окраске походит на полевок-экономок. В этом случае их видовая принадлежность определяется по наличию добавочного зубца на втором верхнем коренном зубе. Хвост в большинстве случаев двухцветный, сверху темный, а снизу светлый. У перезимовавших животных двухцветная окраска становится менее четкой.

Местообитания. Спектр биотопов, предпочитаемых темной полевкой, гораздо шире, чем у полевки-экономки. Она населяет как открытые травянистые стации, так и лесные местообитания. Не случайно темная полевка была отнесена И.Я.Поляковым к биологической группе лесных полевок (Громов, Поляков, 1977). Биотопическое размещение вида в разных ландшафтных районах заповедника имеет определенную специфику (рис. 56). В равнинном районе животные населяют травянистые пойменные и зеленомошные ельники. В первых – их численность относительно стабильна, во вторых – сильно колеблется по годам. В годы высокой численности темная полевка регистрируется в сосняках разного типа, заселяет зарастающие вырубki, встречается на осоковых болотах. Значения коэффициента верности биотопам существенно варьируют.

В предгорной тайге темная полевка распространена более равномерно. Коэффициенты верности биотопам имеют небольшие значения. Более тесная связь вида отмечена с пойменными ельниками. В них было поймано 41.2% всех животных, тогда как в зеленомошных ельниках – 31.5%, на лугах – 25.3%. Однако и здесь набор заселяемых биотопов темной полевки в значительной степени связан с уровнем численности.

В горном районе темная полевка встречается очень неравномерно.

Масса тела (г) и размеры (мм) темной полевки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника

Признак	Равнинный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	9	45.8 ± 1.0	41.9-50.8	6.80
Длина тела	9	122.2 ± 2.6	106-130	6.44
Длина хвоста	9	35.5 ± 0.9	31-40	7.57
Длина ступни	7	17.5 ± 0.1	17.1-17.9	1.37
Перезимовавшие самки				
Масса тела	4	47.8 ± 4.8	40.3-61.8	20.07
Длина тела	4	118.5 ± 3.9	112-130	6.69
Длина хвоста	4	37.5 ± 2.9	31-45	15.46
Длина ступни	4	17.1 ± 0.2	16.5-17.5	2.63
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	11	27.2 ± 1.3	19.7-33.2	16.48
Длина тела	11	104.0 ± 2.7	90-120	8.65
Длина хвоста	11	33.9 ± 1.5	27-43	14.69
Длина ступни	9	18.1 ± 0.2	17.0-18.7	2.65
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	17	30.3 ± 1.1	20.2-39.1	15.10
Длина тела	16	109.7 ± 1.8	95-120	21.37
Длина хвоста	15	34.3 ± 1.3	28-43	14.56
Длина ступни	16	17.8 ± 0.2	16.4-19.0	4.66
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	181	22.8 ± 0.2	10.7-31.7	13.45
Длина тела	178	99.6 ± 0.5	76-104	7.11
Длина хвоста	176	31.5 ± 0.2	23-36	7.21
Длина ступни	168	17.7 ± 0.1	16.0-19.0	3.79
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	112	22.1 ± 0.3	12.0-31.2	14.26
Длина тела	111	98.5 ± 0.5	75-117	5.92
Длина хвоста	107	30.4 ± 0.2	25-37	7.54
Длина ступни	107	17.6 ± 0.05	16.1-19.0	3.30

По отловам в канавки в пределах подгольцового пояса она плотно населяет луга (56.6%), в травянистых березняках ее значительно меньше (28.6%). В папоротниковых пихтово-еловых лесах в верхней части

Таблица 119 (продолжение)

Признак	Предгорный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	17	54.2 ± 2.0	40.6-67.7	15.21
Длина тела	17	127.8 ± 1.5	116-137	4.90
Длина хвоста	17	38.6 ± 1.0	31-45	11.30
Длина ступни	15	17.7 ± 0.2	16.2-19.0	4.30
Перезимовавшие самки				
Масса тела	16	49.3 ± 2.5	39.8-82.0	20.16
Длина тела	16	123.7 ± 1.1	117-132	3.63
Длина хвоста	16	35.9 ± 0.7	30-41	8.21
Длина ступни	15	17.1 ± 0.1	16.0-18.1	3.27
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	15	28.3 ± 1.3	22.1-37.0	17.60
Длина тела	13	104.3 ± 2.1	88-116	7.23
Длина хвоста	13	32.5 ± 1.0	28-40	10.99
Длина ступни	12	18.0 ± 0.2	17.1-19.0	3.45
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	31	30.2 ± 1.0	19.4-43.3	18.17
Длина тела	26	109.8 ± 1.6	95-128	7.62
Длина хвоста	26	33.3 ± 0.5	26-39	8.55
Длина ступни	22	17.6 ± 0.2	16.1-19.0	4.14
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	184	21.9 ± 0.3	10.0-31.0	17.87
Длина тела	149	98.1 ± 0.6	66-110	8.07
Длина хвоста	148	32.3 ± 0.3	24-44	9.91
Длина ступни	111	17.7 ± 0.1	15.6-19.2	3.85
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	119	22.2 ± 0.4	10.3-32.8	20.12
Длина тела	86	98.3 ± 0.9	72-118	9.10
Длина хвоста	86	31.6 ± 0.4	23-41	11.11
Длина ступни	64	17.3 ± 0.1	15.3-19.0	3.82

горно-лесного пояса поймано всего 14.8% полевок. Подобные данные получены и по отловам в ловушки: верхняя часть березового криво-лесья – 39.0%, мохово-травянистая тундра – 26.8%, подгольцовые луга с куртинами ивняка – 19.5%, нижняя часть березового криво-лесья – 9.8%, высокотравные ельники – 4.9% (Теплов, Теплова, 1947).

В литературе неоднократно отмечалась тесная связь между биото-

Таблица 119 (продолжение)

Признак	Горный район			
	n	M ± m	lim	CV
Перезимовавшие самцы				
Масса тела	84	54.3 ± 0.6	45.0-70.0	11.14
Длина тела	80	129.8 ± 0.6	116-142	4.34
Длина хвоста	70	38.5 ± 0.4	32-45	9.01
Длина ступни	73	18.1 ± 0.1	16.8-19.6	3.65
Перезимовавшие самки				
Масса тела	57	48.8 ± 1.1	45.5-74.9	11.45
Длина тела	35	126.7 ± 0.9	110-139	4.35
Длина хвоста	34	37.3 ± 0.5	32-44	7.53
Длина ступни	33	17.6 ± 0.1	16.7-18.4	2.28
Половозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	30	31.4 ± 0.8	24.0-42.7	13.64
Длина тела	28	110.5 ± 1.0	102-125	5.01
Длина хвоста	28	34.5 ± 0.5	30-41	7.37
Длина ступни	26	17.6 ± 0.1	16.5-18.7	2.61
Половозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	57	32.5 ± 0.9	16.6-48.7	21.12
Длина тела	53	107.8 ± 1.1	86-120	7.47
Длина хвоста	52	32.6 ± 0.4	25-40	9.58
Длина ступни	52	17.4 ± 0.1	16.0-18.7	3.28
Неполовозрелые самцы-сеголетки				
Масса тела	179	22.1 ± 0.3	9.6-28.2	18.32
Длина тела	144	98.0 ± 0.6	75-115	7.03
Длина хвоста	145	31.7 ± 0.3	22-44	11.89
Длина ступни	140	17.6 ± 0.1	15.5-19.2	3.69
Неполовозрелые самки-сеголетки				
Масса тела	92	19.8 ± 0.5	9.9-33.0	24.15
Длина тела	65	95.3 ± 0.8	79-110	7.22
Длина хвоста	65	30.2 ± 0.5	22-40	12.98
Длина ступни	63	17.3 ± 0.1	15.6-19.3	3.86

пическим распределением темной полевки и численностью полевки-экономки (Башенина, 1977; Ивантер, Ивантер, 1986; Tast, 1968). Ее объясняют значительным перекрытием экологических ниш этих видов и конкуренцией между ними (Ивантер, 1975; Максимов, Ермаков, 1985). Одним из механизмов, позволяющих ослабить межвидовую конкуренцию, является пространственное размежевание видов. Так, на горе

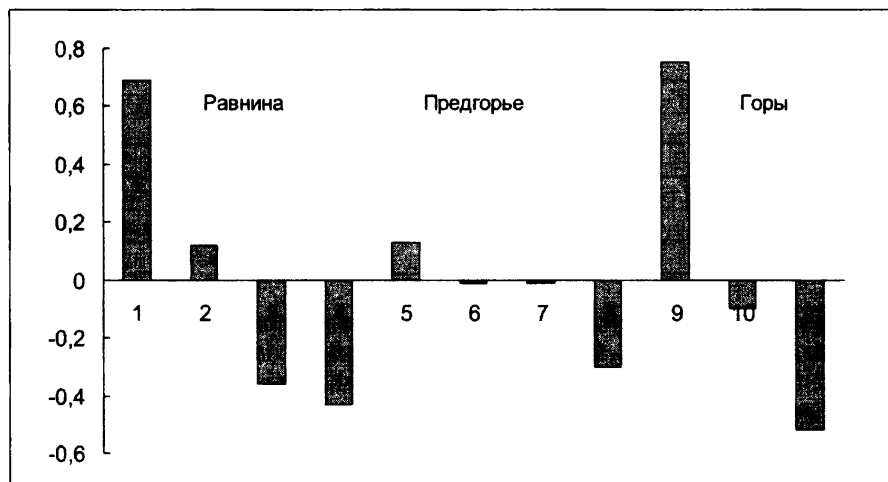
Яныпупунер нижнюю часть подгольцового пояса, где расположены высокотравные местообитания, наиболее плотно заселяет полевка-экономка. На долю темной полевки приходится здесь 35.2%. (в уловах серых полевков). В низкотравных биотопах верхней части пояса удельный вес экономки значительно уменьшается, а темной полевки увеличивается до 99%.

Питание. Изучено слабо. Имеются сведения по составу кормов на кормовых столиках, собранные в березовом криволесье на Кычилиз (Теплов, Теплова, 1947). В списке присутствует 16 видов травянистых растений. Из них преобладает чемерица Лобеля (76%), ветреница пермская (36%), золотая розга (28%), герань лесная (20%). В июне 1985 г. на лугах Яныпупунер в норах темной полевки часто находили остатки побегов ветреницы пермской и дягиля. В равнинном районе в середине лета на осоковых болотах полевки потребляли вахту трехлистную. В зимнее время отмечено поедание коры ивы и рябины.

Размножение. В равнинном районе заповедника зафиксированы случаи зимнего размножения темной полевки. В 20-х числах февраля 1988 г. в окрестностях пос. Якши была отловлена беременная самка весом 34.5 г с 5 эмбрионами и одна кормящая самка весом 42.2 г. Длина семенников у одного из самцов равнялась 9.4 мм, а их масса составляла 414 мг. Половозрелые зверьки встречались также в конце вто-

Рис. 56. Коэффициенты верности темной полевки разным местообитаниям.

Местообитания: Равнинные: 1 – ельник травянистый пойменный; 2 – ельник зеленомошный; 3 – сосняк лишайниковый; 4 – сосняк зеленомошный. Предгорные: 5 – ельник травянистый пойменный; 6 – луг пойменный; 7 – ельник зеленомошный плакорный; 8 – ельник папоротниковый. Горные: 9 – луг подгольцовый; 10 – березняк травянистый подгольцовый; 11 – пихто-ельник папоротниковый



рой декады марта того же года в предгорном районе в окрестностях Гаревки-Левобережной.

Обычно размножение темной полевки в заповеднике начинается в конце апреля – начале мая. Однако сроки по годам варьируют и зависят от хода весны и уровня численности. Так, в 1986 г. первая беременная самка была отмечена 30 апреля, в 1987 г. – 29 мая. Заканчивается репродуктивный период здесь в конце августа, как и на Северном Урале (Большаков, 1969).

Размер выводка у перезимовавших самок колеблется от 3 до 11 эмбрионов и составляет в среднем для заповедника 6.7 ± 0.2 (табл. 120). Это ниже аналогичного показателя на Северном Урале (Большаков, 1969, 1972) и выше, чем в средней тайге равнинных районов Республики Коми (Турьева, 1961). У сеголеток плодовитость существенно ниже – 5.0 ± 0.1 . Размер выводка несколько различается по ландшафтным районам.

Первые сеголетки отмечены в уловах в 1989 г. 17 июня, в 1990 г. – 19 июня, в 1991 г. – 25 июня. Зверьки первых генераций растут очень быстро, и значительная их часть участвует в размножении. В среднем за все годы доля половозрелых молодых животных ранних выводков достигала почти 70%. Минимальный вес беременной самки составил 16.6 г. Прибылые животные поздних выводков практически не размножаются. Взрослые самки за лето приносят 2-3 помета, сеголетки – 1-2.

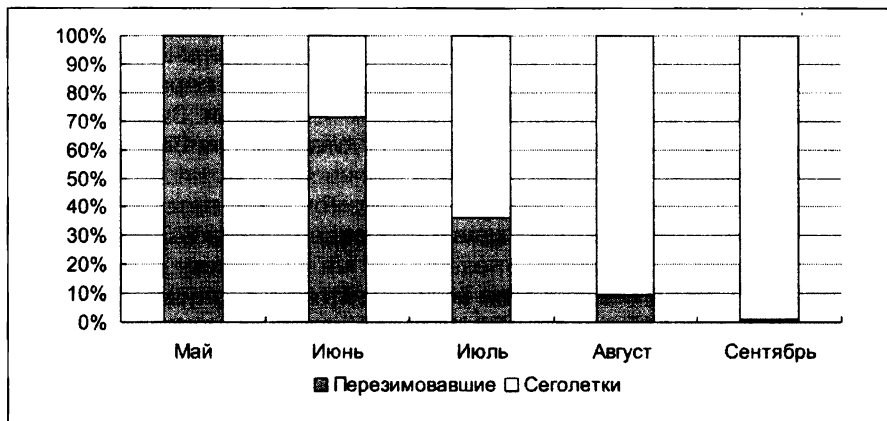
Резорбция эмбрионов невелика и отмечена у 4 ($n = 59$) взрослых животных из горного района (6.8%). Доля резорбции эмбрионов составила 1.0%.

Таблица 120

**Величина выводка у темной полевки
в разных ландшафтных районах
Печоро-Илычского заповедника**

Район	n	Количество самок с числом эмбрионов										M ± m
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Перезимовавшие самки												
Равнина	7	-	-	-	1	2	3	-	1	-	-	6.7 ± 0.5
Предгорье	11	-	-	-	2	-	3	4	1	1	-	7.4 ± 0.4
Горы	49	-	1	3	10	11	14	3	6	-	1	6.5 ± 0.2
Самки-сеголетки												
Равнина	8	-	-	3	3	2	-	-	-	-	-	4.9 ± 0.3
Предгорье	17	1	1	3	6	3	2	1	-	-	-	5.1 ± 0.4
Горы	55	2	4	14	12	18	2	3	-	-	-	5.0 ± 0.2

Рис. 57. Сезонная динамика возрастной структуры популяции темной полевки в Печоро-Илычском заповеднике



Структура популяции. Возрастная структура темной полевки меняется в течение летнего периода. В мае уловы состоят из одних перезимовавших животных (рис. 57). Сеголетки появляются в сборах в июне (28.8%). В июле они доминируют в популяции (63.9%). В августе их доля возрастает до 90.5%, а в сентябре старые особи исчезают из уловов. Таким образом, «омоложение» популяции у темной полевки происходит быстрее, чем у полевки-экономки. Прибылые животные ранних выводков, как правило, не переживают зиму (Шварц и др., 1964; Ивантер, 1975). Если в июле они составляют большинство особей среди молодых животных, то в августовских сборах их доля уменьшается до 20.7%.

В горах доля перезимовавших зверьков существенно выше – 28.7%, чем в равнинном и предгорном районах, в которых она не превышает 8%.

По данным В.П.Теплова (1954), в Печоро-Илычском заповеднике среди взрослых темных полевок существенно преобладали самки (67.0%). Этот вывод был сделан на основании анализа небольшой выборки ($n = 51$), но различия были достоверны. По нашим материалам в популяции темной полевки в равнинном и горном районах преобладают самцы (свыше 62%) и только в предгорьях соотношение полов является равным (табл. 121). В годы высокой численности удельный вес самок в популяции увеличивается. Так, в 1989 г. в предгорной тайге они составили в уловах 72%. По-видимому, материалы В.П.Теплова были собраны в такие годы. Среди сеголеток в уловах во всех ландшафтных районах преобладали самцы (58.5%).

Численность вида и ее динамика. Средняя численность темной полевки в Печоро-Илычском заповеднике составляет 8.2 экз. на

**Половозрастная структура популяции темной полевки
в разных ландшафтных районах заповедника**

Район	Всего зверьков		Перезимовавшие		Сеголетки	
	п	из них перези- мовавшие, %	п	из них самцы, %	п	из них самцы, %
Равнина	346	4.6	16	62.5	330	59.4
Предгорье	469	7.2	34	50.0	435	58.2
Горы	557	28.7	160	63.1	397	58.2
Всего	1372	15.3	210	60.9	1162	58.5

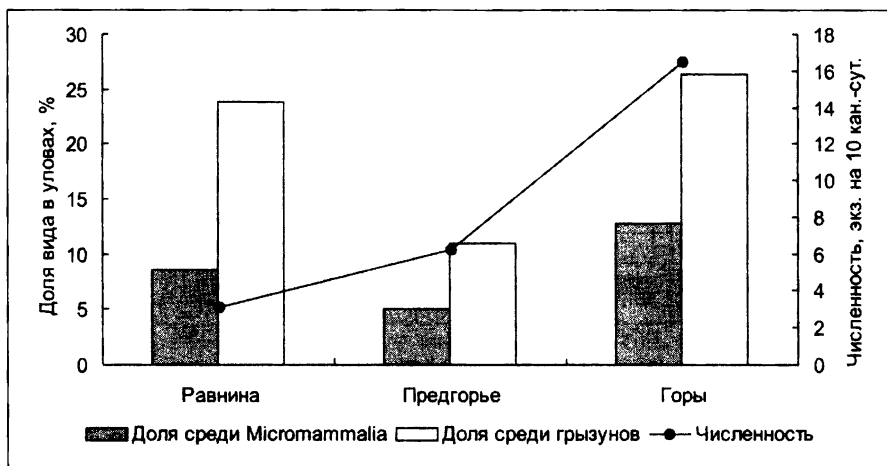
10 канавко-суток. Во многих районах Европейского Севера обычно эти показатели меньше: Корткеросский район Республики Коми – 6.1 экз. (Куприянова, Недосекина, 1986), Вельский район Архангельской области – 1.1 экз. (Куприянова, Наумов, 1983), Пинежский район Архангельской области – 0.8 экз. (Куприянова, Сивков, 2000), Карелия – 0.4 экз. на 10 канавко-суток (Ивантер, Ивантер, 1986).

Численность темной полевки в пределах заповедника увеличивается от равнинного к горному району (рис. 58). На равнине она близка к показателям других регионов севера Русской равнины и составляет 3.1 экз., в предгорье – 6.2 экз., в горах – 16.5 экз. на 10 канавко-суток.

Изменение удельного веса вида в сообществах мелких млекопитающих не соответствует изменению численности по районам. Доля темной полевки сравнительно высока в равнинном (8.5% от всех *Microtammalia* и 23.8% среди грызунов) и горном (12.8% и 26.3%) районах и уменьшается в предгорьях (5.1% и 10.9%). Это результат того, что численность вида в предгорной тайге увеличивается в 2 раза, а общее обилие мелких млекопитающих – в 3-4 раза.

Доля вида в сообществах *Microtammalia* на Урале уменьшается с севера на юг, как и характер заселения темной полевкой различных высотных поясов. На северном пределе своего обитания она занимает в уловах до 39% (Балахонов, Лобанова, 1990) и встречается только в горно-лесном поясе (Балахонов, 1981; Балахонов, Большаков, 1983). На Приполярном Урале доля этого вида незначительно уменьшается (32.8%), она также не выходит за пределы горных лесов (Турьева, 1977). На Северном Урале в Печоро-Ильчском заповеднике удельный вес темной полевки существенно ниже – 12.8%, но здесь она встречается шире и кроме горной тайги населяет подгольцовый и горно-тундровый пояса. В южной части Северного Урала это уже малочисленный вид (Большаков, 1968; Бердюгин, Дороватовский, 1979). На Косьвинском

Рис. 58. Численность темной полевки и ее доля в сообществах мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника



Камне она составляет в уловах лишь 0.6%, но заселяет также все высотные пояса (Куликова, Большаков, 1984).

В горном районе заповедника темная полевка доминирует в населении мелких млекопитающих. На Яныпупунер она занимает второе место после обыкновенной бурозубки. В горах ее удельный вес возрастает от подножия к тундрам. На Яныпупунер доля темной полевки в уловах грызунов в верхней части горно-лесного пояса составляет 11.2%, в подгольцовом – 30.6%, в горно-тундровом – 47.8%. По отловам в ловушки ее значимость в горных тундрах повышается до 84.2%. Близкие показатели приводили В.П. и Е.Н.Тепловы (1947) для мохово-травянистых тундр горы Кычилиз (73.3%).

В равнинном районе темная полевка плотно заселяет пойменные ельники – 6.6 экз. на 10 канавко-суток и 10.9% в населении *Microtammalia* (табл. 122). В зеленомошных ельниках полевки встречаются не каждый год – 3.7 экз. на 10 канавко-суток и 7.9%. В предгорном районе обилие животных в разных местообитаниях колеблется незначительно – от 6.0 до 7.8 экз. на 10 канавко-суток (5.1-5.7%). Лишь в папоротниковых ельниках на склоне гряды отмечена низкая численность полевки (1.4 экз. на 10 канавко-суток). В горах наиболее плотно заселяет подгольцовые луга (29.3 экз. на 10 канавко-суток). В них в 1989 г. зафиксирован рекордный показатель численности – 77.0 экз. на 10 канавко-суток (34.5%), не отмеченный ранее на Европейском Севере и Урале. В папоротниковых пихто-ельниках обилие полевки в 2-3 раза меньше, а доля вида составляет 5.8%.

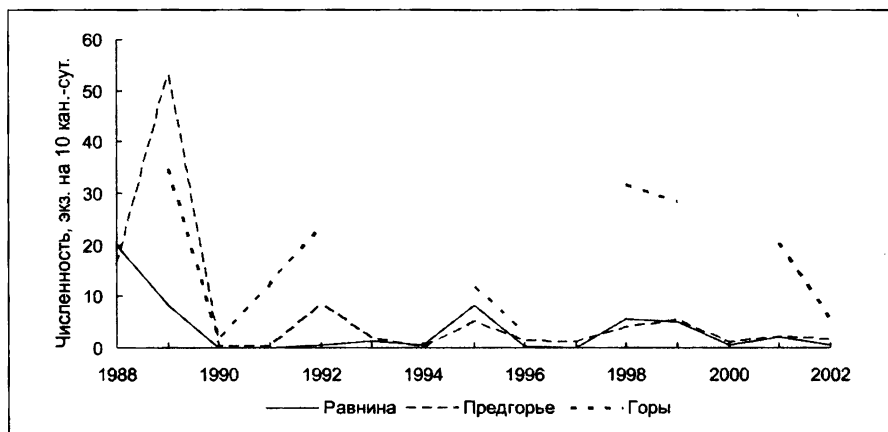
**Численность темной полевки в разных местообитаниях
Печоро-Илычского заповедника**

(по данным отлова канавками в 1988–2002 гг.)

Район, биотоп	Кол-во кан.-суток	Число зверьков			
		абс.	на 10 к-с	lim	CV
Равнинный район					
Ельник зеленомошный	534	174	3.7	0-20.0	152.7
Ельник травянистый пойменный	60	32	6.6	0.4-16.7	116.3
Сосняк зеленомошный	122	7	0.9	0-2.5	119.5
Сосняк лишайниковый	180	15	1.3	0-4.0	130.7
Предгорный район					
Ельник зеленомошный плакорный	314	141	6.0	0-40.0	188.6
Ельник травянистый пойменный	232	124	7.8	0-63.0	205.1
Ельник папоротн.-зеленомошный	31	4	1.4	0-2.5	-
Луг пойменный	126	76	6.0	0-32.0	162.8
Горный район					
Пихто-ельник травянистый	102	75	7.6	0-20.0	98.8
Березняк травянистый подгольцовый	162	247	14.8	0-32.3	83.7
Луг подгольцовый	93	247	29.3	4.0-77.0	74.6
Тундра	22	11	5.3	4.2-6.2	-

Численность темной полевки значительно меняется по годам (рис. 59). Подъемы обилия животных повторяются регулярно через 3-4 года. Амплитуда колебаний численности особенно велика в предгорном районе. Здесь средние ее показатели изменялись от 0 до 53 экз. на 10 канавко-суток. Пик обилия полевки пришелся на 1989 г., когда доля вида в суммарных сборах составила 20.1%, и он занял первое место в уловах. В последующие годы численность темной полевки в районе не превышала 8.5 экз. на 10 канавко-суток. Колебания плотности животных в разных ландшафтных районах синхронны. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена для равнинного и предгорного районов составил 0.85 ($p < 0.001$), для предгорного и горного районов – 0.74 ($p < 0.01$).

Рис. 59. Динамика численности темной полевки в разных ландшафтных районах заповедника



Тесная сопряженность в динамике численности темной полевки разных ландшафтных районов предполагает воздействие общих факторов. По мнению ряда исследователей важнейший из них – погодные условия весны. В годы с ранней и теплой весной плотность полевки повышалась, а в годы с поздней и холодной весной – резко понижалась (Башенина, 1968; Ивантер, Ивантер, 1986; Heikura, 1977). По нашим данным погодные условия весны кардинальным образом на обилие животных не влияют. Так, средняя температура мая в год мощного подъема численности в 1988-1989 гг. была ниже средней многолетней. В эти годы был отмечен и самый высокий пик плотности полевки-экономки (1988). Динамика численности темной полевки изменяется сходным образом с рыжей полевкой ($r = 0.79$; $p < 0.001$), что показано Э.В.Ивантером (1975) для Карелии.

ОТРЯД ХИЩНЫЕ – CARNIORA

Семейство Псовые – Canidae

Енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834

Родиной этого хищника является Юго-Восточная Азия, в европейской части России он появился в результате искусственного расселения. На территорию Коми енотовидная собака была завезена осенью 1954 г. Большую группу зверей, состоящую из 64 самцов и 37 самок, выпустили в бассейне среднего течения р. Вычегды, примерно

в 200 км к западу от заповедника (Юркин, 1961). Животные успешно прижились в местах выпуска и стали самостоятельно расселяться в другие районы республики.

В верховьях Печоры этот вид впервые отметили в 1976 г. В начале октября взрослый самец весом 4.5 кг был задавлен охотничьей собакой у печорской границы заповедника в районе устья р. Кедровки. Спустя два месяца здесь же лесничий Б.А. Мосин встретил свежий след еще одного зверя, который перешел через Печору и направился вверх по реке. Следующий факт захода енотовидной собаки в район заповедника зарегистрировали лишь через десять лет. В начале зимнего сезона 1986/87 гг. хорошо упитанный взрослый самец был отловлен охотником-промысловиком К.И. Поповым на р. Испередью, неподалеку от ильчской границы заповедника. Последний раз этот вид был отмечен в окрестностях Якши 20 мая 1990 г. Одиночный зверек ловил лягушек в лужах по обочинам старого Нырбского тракта.

Несмотря на широкую экологическую пластичность вида, связанную с всеядностью и способностью погружаться в длительный зимний сон, благодаря чему енотовидная собака стала постоянным обитателем многих таежных районов к западу от Урала, ей так и не удалось закрепиться в печорской тайге. Одна из предполагаемых причин этого – конкурентные отношения с местными хищниками, занимающими сходную экологическую нишу, прежде всего с росомехой и лисицей, которые значительно превосходят енотовидную собаку по силе и своим охотничьим возможностям.

Волк – *Canis lupus* Linnaeus, 1758

Распространение. Видовой ареал волка еще в недавнем прошлом охватывал всю Европу, большую часть Азии и Северной Америки. В настоящее время на значительной части этой территории он оказался полностью истребленным. На Европейском Северо-Востоке этот вид распространен повсеместно вплоть побережья Северного Ледовитого океана и его прибрежных островов.

По материалам раскопок пещерных стоянок человека в верховьях Печоры, волк был обычным видом в составе териофауны предгорий Северного Урала в позднем плейстоцене (Гуслицер, Канивец, 1965; Кузьмина, 1971). На современной заповедной территории постоянно обитает только в пределах Уральского участка. В равнинно-боровой части периодически регистрируются временные заходы одиночных особей и небольших семейных групп из камского и вычегодского бассейнов.

Морфологическая характеристика. Печоро-Ильчский заповедник расположен на стыке ареалов двух подвидов волка: тундрового – *Canis lupus albus* Kerr 1798 и лесного *Canis lupus lupus* Linnaeus, 1758 (Нови-

ков, 1956; Соколов, Россолимо, 1985). Они различаются, в основном, окраской и структурой волосяного покрова. Судя по окрасу меха, абсолютное большинство особей, визуальнo зарегистрированных и добытых охотниками в окрестностях заповедника, относится к лесному подвиду. Для них характерна довольно темная окраска меха с преобладанием беловато-серых тонов с хорошо выраженной примесью охристого или рыжеватого оттенков. На спине – хорошо заметная продольная темная полоса. Вместе с тем в районе заповедника известны факты визуальных регистраций очень светлых одиночных зверей с характерным желтоватым оттенком меха. О неоднократных встречах таких особей в верховьях Илыча в 60-80-е гг. нам сообщал промысловик Илычского коопзверопромхоза В.П.Кузнецов. В марте 1987 г. крупного светло-серого волка мы наблюдали в горной тундре на восточной границе заповедника в верховьях р. Ыджыд-Ляги. Не исключено, что это были кочующие особи тундрового подвида, проникающие в район заповедника с севера по Уральскому хребту.

Волки, обитающие на Европейском Северо-Востоке, отличаются сравнительно крупными размерами и большой изменчивостью массы тела (Млекопитающие ..., 1998). Молодые звери второго года жизни (перьярки), отстрелянные в печорской тайге в начале зимнего сезона, в зависимости от упитанности, весили от 18.5 до 36 кг. Хищники в возрасте 3 лет и старше, даже при высокой упитанности, обычно имеют массу не более 45 кг, длину тела до 125 см и высоту в холке до 84 см. Факты добычи в районе заповедника более крупных особей крайне редки. Ю.П.Язан (1972) упоминает о самце весом 67 кг, отстрелянном в верховьях Печоры в начале 60-х гг. Из сообщений охотников известны случаи добычи волчицы, весившей 55 кг (р. Унья, 1971 г.) и самца массой около 60 кг (д. Курья, 1988 г.).

Питание. Основные материалы по питанию волка в районе заповедника представлены данными регистрации успешных охот хищника. Часть сведений получена в результате анализа экскрементов и содержимого желудков и кишечных трактов добытых зверей, а также путем опроса местных охотников.

До середины прошлого столетия редкие временно заходящие в верховья Печоры волки нападали преимущественно на домашних животных и практически не охотились на диких копытных (Теплов, 1960). Из 13 зарегистрированных в 1937-1949 гг. успешных охот лишь в одном случае жертвой был дикий северный олень, в 10 – хищники добыли собак и в двух случаях зарезали 11 овец. За указанный период отмечена единственная неудачная охота 4 волков на лося, хотя уже к середине 40-х гг. численность этого вида в заповеднике достигла высокого уровня (Кнорре, 1959). Ситуация кардинально изменилась лишь в конце 50-х – начале 60-х гг., когда поголовье хищников на охраняемой тер-

ритории резко возросло. Основным объектом охоты волков становятся копытные, главным образом – лоси (Язан, 1972). В 1959-1961 гг. в заповеднике и его окрестностях было обнаружено более 30 задранных волками лосей. Более 90% жертв составляли сеголетки и годовалые особи. Позже, когда доля молодняка в сокращающейся верхнепечорской популяции лося уменьшилась, хищники стали также успешно охотиться на взрослых животных. По данным «Летописи природы» в 60-70-е гг. более половины добытых лосей (57%) составляли взрослые особи. При этом самки погибали от хищников в три раза чаще, чем самцы.

В последние два десятилетия (1980-2000) в заповеднике и у его границ зарегистрировано 42 успешных охоты волков на диких животных, при этом 80.9% жертв приходится на лося. Среди убитых хищниками лосей представлены все возрастные группы, однако большинство составляют молодые звери, а среди взрослых преобладают самки. Подавляющее число лосей гибнет от волков в начале зимнего сезона, когда хищники достаточно свободно передвигаются по неглубокому снегу, а также в конце зимы, когда снежный покров сильно уплотняется или на его поверхности появляется прочный наст. В бесснежный период волки нападают на новорожденных лосят в местах отела, о чем свидетельствуют находки весенних экскрементов хищников из остатков этих жертв. Известны также единичные факты добычи молодых лосей в июне и сентябре.

Из других диких копытных в рационе верхнепечорских волков отмечены северный олень и кабан. За период с 1960 по 2000 гг. в районе заповедника зарегистрировано 28 успешных охот на оленей. Почти все жертвы обнаружены в равнинном участке заповедника и его окрестностях, причем большинство из них (16 случаев) выявлены в зимнем сезоне 1960/61 гг. В течение марта 1968 г. группа из 3 волков здесь же задавила поодиночке 4 оленей в стаде из 30 голов (Сокольский, 1986). Все установленные случаи гибели оленей от волков относятся к глубокому снежному времени, когда плотный снег хорошо поднимает хищников, но не выдерживает уходящую прыжками жертву. В последние два десятилетия, по данным регулярных наблюдений за зимующими в указанном районе оленями, факты их гибели от волков не выявлены. Останки двух задранных этими хищниками оленей, судя по найденным рядом экскрементам, обнаружены в 90-е гг. в горном районе в верховьях рек Пырсью и Кожымью. Зимний и весенний помет волков из шерсти северного оленя находили также в конце 80-х гг. в горных тундрах хребтов Макариз, Кычилиз, Кожымиз.

О случае добычи волком кабана зимой 1989/90 г. у северной границы Уральского участка заповедника в районе устья р. Кожымью сообщил охотник-промысловик В.П.Кузнецов. Появившаяся здесь с осени пара кабанов благодаря отличному урожаю кедрового ореха осталась

на зимовку. Звери обосновались в пойменном заболоченном ельнике с кедром. В феврале их обнаружила стая волков, которые задавили одного из кабанов. Добытый позже охотниками второй кабан оказался взрослой очень хорошо упитанной самкой.

Жертвой крупной стаи волков может стать даже самый крупный хищник печорской тайги – бурый медведь. В октябре 2002 г. охотовед А.В.Мельничук (личн. сообщ.) по следам на снегу наблюдал в верховьях Печоры в районе р. Елмы, как стая из 9 хищников вытропила и растерзала медведя с шириной отпечатка передней лапы 12 см.

Зарегистрирован случай каннибализма волков в верховьях Илыча. 30 ноября 1997 г. инспектор охраны заповедника В. Лужинский обнаружил у острова Клепканды голову и конечности волка, съеденного стаей из 8 особей.

В последние годы, особенно на Печоре и ее притоках (в предгорном районе), волки заметно активизировали охоту на бобров. В некоторых поселениях бобры истреблены хищниками поголовно.

В списке жертв волка также отмечены: заяц-беляк (2 экз.), выдра (1), лисица (1). Два летних экскремента, найденные в горном районе, состояли из шерсти мышевидных грызунов.

Птицы относятся к второстепенным кормам волка. В летнем помете встречены перья самца глухаря. В марте наблюдали, как одиночный зверь выкопал из снега и съел рябчика, видимо, погибшего ранее.

На сопредельной с заповедником территории известны случаи поедания волками мяса добытых охотниками лося и северного оленя, а также пушных зверей, попавших в капканы. Так, в сезоне 1985/86 г. в верховьях Илыча 2 волка утащили из капканов охотников В.П.Кузнецова и Н.А.Попова (личн. сообщ.) трех лисиц и несколько куниц и соболей.

Среди кормовых объектов печорских волков отмечена и растительная пища. В летних экскрементах найдены листья злаков и осок. В начале ноября помет молодого самца в окрестностях Якши состоял целиком из ягод брусники.

Вблизи селений человека, расположенных на прилегающей к заповеднику территории, волки нередко ловят собак, реже нападают на мелких домашних копытных. В 80-90-е гг. в окрестностях припечорских деревень ими задавлено не менее трех десятков собак. Случаи гибели овец и коз единичны, а нападения на коров и лошадей не отмечены.

Известны также факты поедания истощенными зверями различных пищевых отходов и предметов человека. Так, в желудке прибылой самки, задавленной 6 марта 1970 г. машиной на лесовозной дороге у пос. Знаменка, найдена голова селедки и изжеванный носовой платок. В желудке убитого на окраине Якши 18 октября 1995 г. самца-перейарка были выброшенные людьми маринованные грибы и картофельные очистки, а также свежая шкура овцы, которую хищник стащил со стены сарая и кусок веревки с гвоздем. Самка-сеголетка, обнаруженная

16 марта 1999 г. мертвой в лесной избушке на 35 км р. Б. Шежым, съела калоши и старую лосиную шкуру.

Размножение. Гон у волков в верховьях Печоры протекает во второй половине зимы. У старой самки, добытой в начале марта 1971 г. на р. Унье у деревни Светлый Родник, в рогах матки было 5 сформировавшихся эмбрионов. Наиболее поздняя дата встречи волков в состоянии гона зарегистрирована 25 марта 2001 г. в окрестностях кордона Шежым-Печорский. В этот день удалось протропить пару зверей по свежей пороше, выпавшей на плотный наст. Судя по кровавым выделениям на следах не крупной самки, она находилась в состоянии течки. Следовавший за ней крупный самец делал «погребы» и оставлял мочевые метки, в двух местах отмечены следы спаривания.

Логовищ волков в период выкармливания щенков в районе заповедника не находили. Временное логово уже начавших кочевать матерых с выводком из 3-4 молодых было обнаружено 24 августа 1986 г. неподалеку от Якши в истоках р. Малой Хорошевки. Убежище представляло собой просторную земляную нору, выкопанную на возвышении среди густого елового подроста. Семья проводила здесь дневку после ночной охоты на молодняк лосей на территории лосефермы. Судя по следам и встречам одиночных взрослых зверей в этом районе в мае-июне, а также по неоднократно отмеченному здесь в августе вою молодых и взрослых, первичное логово, где пара вывела потомство, располагалось неподалеку на обширной заросшей густым хвойно-лиственным молодняком старой вырубке. Это единственный известный случай размножения волка в окрестностях равнинного участка заповедника.

В Уральском участке заповедника, по встречам следов и вою выводков, волчьи логовища, с большой долей вероятности, находятся в районе верхнего течения р. Кожымью в прилычской части, и в среднем течении р. Большой Шежым в припечорской.

Кочующие выводки с 3-5 прибылыми в августе-сентябре отмечали во всех ландшафтных районах заповедника, однако повсеместно такие наблюдения единичны.

Полностью уничтоженная в результате облавной охоты 18 марта 1964 г. в верховьях Печоры (район устья р. Елмы) семейная группировка состояла из 8 прибылых и переярков, среди которых было 5 самцов и 3 самки (личн. сообщ. С.М.Сокольского).

Численность и ее динамика. Оценка ежегодного состояния численности волка в заповеднике традиционно основывается на материалах картотеки регистрации следов и визуальных встреч зверей (Теплов, 1939). Для характеристики многолетней динамики популяции мы использовали итоги первичного анализа полевых данных из ежегодных выпусков «Летописи природы», а также экспертные оценки ответственных исполнителей, обрабатывавших эти материалы.

В 30-40-е гг. прошлого столетия волк был самым редким из крупных хищников в районе заповедника и появлялся здесь преимущественно зимой, причем далеко не ежегодно (Теплов, Теплова, 1947; Теплов, 1960). Звери заходили в верховья Печоры чаще всего по дорогам из Пермской области, реже – по горным тундрам Урала. Летние встречи этого хищника здесь стали регистрировать лишь с 1944 г. Как отмечают Тепловы в первой сводке по инвентаризации млекопитающих заповедника, «... лишь немногие охотники из районов, прилегающих к заповеднику, видели след волка, самого же зверя никто из них не видел и не слышал его воя». В соседних с заповедником административных районах Коми и Пермской области в 30-е гг., по данным пушных заготовок, охотники добыли всего 2 волков. Основным фактором, лимитирующим численность и само присутствие волка в печорской тайге в 30-40-е гг. прошлого столетия, В.П.Теплов считал особенности снежного режима отдельных зимних сезонов. Наиболее часто хищники появлялись здесь в зимы, когда средняя высота снежного покрова не превышала 84 см. В многоснежные сезоны, когда этот показатель достигал 108 см, их в районе заповедника не встречали.

Резкий подъем численности волка в Печоро-Илычском междуречье пришелся на конец 50-х гг. и совпал по времени с необычайно высоким пиком верхнепечорской популяции лося. Особенно много хищников появилось в бассейне Илыча и в горной части заповедника. Здесь их следы и торные тропы встречались повсюду, а отдельные стаи насчитывали до 15 особей (Язан, 1972). По мнению Ю.П.Язана, звери прикочевали сюда из северных районов Коми и Архангельской области, где их начали интенсивно истреблять с помощью авиации. Известно, однако, что вспышке численности волка в Предуралье предшествовал значительный рост его популяции на всей таежной территории европейской части России, который достиг максимума в середине 50-х гг. (Остроумов, 1972; Данилов и др., 1979). Подъем численности сопровождался естественным расширением области распространения вида. Благоприятная кормовая ситуация, обусловленная обилием лося, и наличие резерва расселяющихся хищников в соседних районах были, очевидно, главными факторами быстрого роста поголовья волка в печорской тайге в конце 50-х – начале 60-х гг.

Приуроченность основных лосиных зимовок в заповеднике к бассейнам наиболее крупных горных рек, а также хорошо выраженная концентрация копытных в речных долинах в глубокоснежный период значительно облегчают существование хищников в условиях экстремальной многоснежности этого района. На льду горных рек из-за частых наледей снег обычно неглубокий и более плотный, чем в лесу. Перемещаясь между лосиными зимовками, волки значительную часть пути

проходят по горным тундрам, где снег обычно бывает сильно уплотнен постоянно дующими ветрами.

Относительно высокий уровень численности волков в районе заповедника сохранялся до конца 60-х гг. В течение этого десятилетия, в результате активной кампании по истреблению вида всеми возможными способами (отстрел, отлов капканами, применение ядов) в заповеднике и по его границам было уничтожено более 30 зверей. Максимальное число хищников – 27 особей – было добыто в 1964-1965 гг. Большинство из них, даже особи, отстрелянные в самом глубокоснежном участке заповедника – в верховьях Печоры, отличались исключительно высокой упитанностью (личн. сообщ. К.О.Мегалинского). По данным «Летописи природы», поголовье волков на охраняемой территории на фазе их высокой численности достигало 40 голов. Общая численность популяции хищника в бассейне верховий Печоры составляла не менее 100 особей (Банников, Язан, 1968).

В 70-е гг. количество волков в районе заповедника стала заметно снижаться. В середине этого десятилетия, когда численность копытных упала до минимума, по оценке Н.К.Кудрявцева, на заповедной территории обитало не более 10 особей.

Низкий уровень численности популяции сохранялся до начала 90-х гг. С 1992 г. наметилась тенденция роста численности волка в Уральском участке заповедника. В последние годы здесь ежегодно регистрировали около 20 особей, в число которых входят две семейные стаи и 2-3 одиночных волка. Участок обитания одной из стай охватывает северную часть бассейна Илыча, включая его заповедные притоки Укью, Пырсью и Кожымью. Вторая стая занимает участок верхнего течения Печоры в пределах предгорного и горного районов, а также осваивает бассейн Ыджыд-Ляги. Численность каждой из этих стай в последнее десятилетие изменялась от 5 до 13 особей. Обе стаи регулярно выходят за пределы заповедника в его охранную зону и в прилегающее Зауралье.

В равнинном участке заповедника и его ближайших окрестностях в настоящее время, как и в прошлом, отмечаются лишь временно заходящие волки. Обычно они появляются осенью и в начале зимы. Чаще регистрируются заходы одиночек и пар, очень редко появляются семейные стаи из 5-6 зверей.

Болезни. У большинства исследованных волков, добытых в окрестностях равнинного участка заповедника, найдены личинки нематоды *Trichinella spiralis*. В то же время у хищников из предгорного и горного районов эта нематода встречается очень редко (личн. сообщ. М.В.Кожухова).

По сообщению Л.С.Шалдыбина с соавторами (рукопись отчета, 1971-1972), тонкий кишечник волка, отстрелянного в устье р. Б. Порожной, был буквально напичкан личинками *Echinococcus granulosus*.

Песец – *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758

Территория Печоро-Илычского заповедника относится к области редких заходов песца и удалена от мест его размножения почти на 400 км. Хищник появляется здесь лишь в некоторые годы и преимущественно зимой. Иногда зверьки появляются осенью еще до первого снега, но чаще в декабре-январе. В отдельные годы песцы держатся в печорской тайге до весны. К началу интенсивного таяния снега они исчезают – гибнут от голода и болезней, или откочевывают обратно в район норения. Летние встречи вида на территории заповедника неизвестны.

В начале кочевки песцы обычно идут на юго-запад, во второй половине зимы уходят в обратном направлении. Первые встречи обычно регистрируются в верховьях Илыча. К прииличской части заповедника и ближайшим окрестностям относится большинство регистраций зверьков, значительно реже они встречаются в припечорской части уральского участка заповедника и в его равнинно-борово́й части.

По опубликованным сведениям (Теплов, Теплова, 1947; Теплов, 1960) и данным «Летописи природы» за 70-летний период (1930-2000) в районе заповедника песца отмечали в течение 22 зимних сезонов. Какой-либо периодичности заходов не установлено. Перерывы между регистрациями песца составляли от 1 до 13 лет.

Массовые появления песцов в районе заповедника наблюдались в 30-е гг. прошлого столетия, что совпадает с данными пушных заготовок. Так, за два зимних сезона 1935/36 и 1937/38, на сопредельной территории Троицко-Печорского района было добыто охотниками соответственно 135 и 88 песцов. В последующие десятилетия таких активных кочевков вида здесь больше не отмечали. Заметные миграции регистрировались только зимой 1954/55 и 1983/84 гг., когда в окрестностях заповедника добывали до десятка зверьков за сезон. В другие годы их регистрации, а также факты добычи единичны. За последнее десятилетие (1992-2002) в заповеднике отмечено лишь три захода одиночных особей (1997, 1999, 2001).

Предполагается, что забеги песцов в таежную зону связаны с его массовым размножением и состоянием кормовой базы в тундре (Теплов, 1960). Редкие появления вида в заповеднике в последние десятилетия, очевидно, связаны с общим снижением его численности на Европейском Севере и уменьшением масштабов кочевков в этот регион с обского севера (Шиляева, 1985).

Зимы появления большого количества песцов в печорской тайге отличались малоснежностью, что обычно нехарактерно для этого района. В отдельные годы увеличение заходов песца совпадало с массовым появлением белой куропатки.

Поведение и судьба песцов в различные зимы зависят от обеспеченности животных кормами, что также определяется особенностями снежного покрова. Плохо приспособленные к добыванию пищи в условиях многоснежья, кочующие звери обычно голодают, и многие из них погибают. Массовая гибель истощенных песцов в окрестностях заповедника наблюдалась в феврале 1936 г. В эту зиму, которая отличалась очень глубокими снегами, некоторые охотники находили по 2-3 трупа истощенных зверьков. В такие зимы голодные песцы в поисках пищи часто подходят к населенным пунктам, где питаются различными отбросами и охотно идут на приваду. Ослабленные животные нередко становятся жертвами собак и попадают в капканы охотников.

По данным Тепловых (1947), в списке кормовых объектов песца обнаружены тетеревиные птицы (глухарь, рябчик), полевки, а также белка, заяц и землеройка.

Конкурентами и потенциальными врагами песца в печорской тайге являются все обитающие здесь крупные хищные млекопитающие, хотя факты прямого преследования установлены лишь со стороны лисицы.

Обыкновенная лисица – *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758

Распространение. Обыкновенная лисица – один из самых широко распространенных представителей семейства псовых. В европейской части России она населяет все ландшафтные зоны кроме арктических пустынь.

В заповеднике еще в 1930-40-гг. этот вид был одним из наиболее обычных хищных зверей, и встречался на всей территории, не отдавая предпочтения отдельным геоботаническим районам и высотным поясам в горной части (Теплов, 1960). Современное распределение лисицы кардинально отличается от такового в прошлом. Относительно обычной она остается лишь в равнинной тайге. В предгорных темнохвойных лесах и в горной части отмечается преимущественно в зимнее время, причем большинство встреч относится к кочующим одиночным особям, которые лишь временно посещают этот район. Вполне очевидна связь этих изменений с коренными преобразованиями таежных ландшафтов на прилегающей территории, которые произошли во второй половине прошлого столетия в результате лесопромышленной деятельности. Зарастающие вырубki, занимающие в настоящее время почти всю равнинную часть Печоро-Илычского междуречья, исключая небольшой по площади заповедный боровой участок, как среда обитания для лисицы значительно более благоприятны, чем огромные массивы старовозрастных темнохвойных лесов предгорий и горного района заповедника. В равнинном междуречье значительно выше ресурсы основных зимних кормов этого хищника. Немаловажное

значение имело и увеличение числа населенных пунктов, за счет вновь возникших поселков лесозаготовителей, к окрестностям которых тяготеет лисица в наиболее голодное зимнее время.

Морфологическая характеристика. Обитающая в заповеднике лисица относится к номинативному подвиду (*V. v. vulpes*) и характеризуется средними размерами. Судя по единичным экземплярам, добытым в окрестностях Якши, по основным морфологическим показателям они не отличаются от известных для региона (Млекопитающие ..., 1998). Максимальная масса обследованных взрослых особей не превышала 7 кг, а общая длина тела 84 см. Самки по всем параметрам заметно уступают самцам. В.П.Теплов в качестве характерной особенности экстерьера верхнепечорских лисиц отмечает их высоконоготь и широкогрудость и связывает это с обитанием в условиях высокого и рыхлого снежного покрова. По исследованиям указанного автора, весовая нагрузка на 1 кв. см поверхности лап у них составляет около 28 г, тогда как у лисиц средней полосы, где снежный покров почти вдвое ниже и значительно плотнее, этот показатель достигает 42.5 г.

Лисицы, населяющие район заповедника, отличаются разнообразием цветовых вариаций. Кроме обычных «огневок» – зверей с ярко-рыжей окраской меха с белесой или желтой рябью на спине, встречаются особи с частичным или полным потемнением окраски: сиводушки, крестовки и черно-бурые. По наблюдениям В.П.Теплова, встречаемость меланистических форм в заповеднике в 1930-40-е гг. изменялась в зависимости от уровня численности вида и кормовых условий. В годы роста популяции и при наличии богатой кормовой базы на долю нетипично окрашенных особей приходилось до 27% встреч. В периоды резкого снижения численности и недостатка корма этот показатель снижался до 9%.

По имеющимся визуальным наблюдениям, разгар весенней линьки лисиц приходится на вторую половину апреля – начало мая. Осенью зверьков с невылинявшим мехом встречали до конца сентября.

Питание. По данным Е.Н.Тепловой (1947) и В.П.Теплова (1949, 1960), проанализировавших в общей сложности около 1700 проб питания верхнепечорской лисицы (экскременты, остатки добычи, содержащее желудков), ведущее место в ее кормовом режиме занимают заяц-беляк и тетеревиные птицы. Среди последних чаще встречаются рябчик и глухарь и сравнительно редко – тетерев и белая куропатка. На долю беляка приходится 36% в снежный период и 12% в бесснежное время года, на тетеревиных соответственно 24 и 14% встреч. Для добычи этих кормовых объектов наиболее благоприятны зимние условия. В морозы тетеревиные птицы большую часть суток проводят в снегу, где их успешно ловит хищник. Зайцы концентрируются на ограниченных участках приречных ивняков и в молодняках по старым гарям и вырубкам,

где образуется густая сеть торных троп этих зверьков, облегчающих охоту лисицы при рыхлом снежном покрове.

Значение полевков, составляющих основу пищи хищника в большинстве других районов ареала, в печорской тайге существенно ниже. Наиболее заметна доля этого корма в рационе лишь в бесснежное время, когда их встречаемость достигает 30%. Зимой, особенно во второй ее половине при глубоком снеге и насте они практически недоступны для лисицы. Успешная охота на лесных полевков здесь сильно осложнена в связи с большой захламленностью лесов, а ресурсы серых полевков здесь относительно невелики вследствие незначительных площадей луговых стадий.

Из других млекопитающих в питании лисицы зарегистрированы белка, бурундук, горностай, лесная мышовка, крот и все виды бурозубок, встречающиеся в заповеднике. За исключением белки все они отмечены в добыче лишь в бесснежный период и относятся к второстепенным и случайным кормам хищника. К этой же категории можно причислить и ряд видов птиц, отмеченных в списке кормов: кедровку, тетеревятника, поползня, а также различные виды уток и мелких воробьиных, видовая принадлежность которых не была установлена. Из позвоночных животных к группе случайных кормов также относятся лягушки, ящерица и рыба.

Разнообразие рациона печорских лисиц в бесснежный период значительно увеличивается за счет потребления насекомых и растительных кормов, встречаемость которых в этот период достигает 17%. Из насекомых чаще всего поедаются майские хрущи, осы и их личинки, иногда летние экскременты лисицы состоят исключительно из этого корма. Частота питания растительными кормами зависит главным образом от их урожая. Наиболее охотно употребляются плоды рябины, черники и кедровый орех. В случае неурожая этих кормов она ест также ягоды голубики, брусники, водяники и плоды черемухи.

Заметное место в зимнем рационе, особенно в годы низкой численности основных кормовых объектов, занимает различная падаль, главным образом домашние животные и отбросы хозяйства человека, которые звери подбирают в окрестностях населенных пунктов. В голодное время в поисках корма они регулярно посещают места свалок и часто заходят на окраины селений.

В голодные зимы, когда особенно обостряется конкуренция между хищниками, отмечали случаи нападения лисиц на лесных куниц, ослабленных кочующих песцов, ястреба-тетеревятника. В свою очередь она сама иногда становится жертвой росомахи или беркута, известны случаи, когда истощенных молодых зверей ловили собаки. Нередко лисица играет роль нахлебника, подбирая остатки добычи, а иногда и отнимая ее у более слабых хищников.

Факты массовой гибели лисиц от различных заболеваний, нередкие в других частях ареала, в районе заповедника не наблюдались. Обнаруженные погибшими несколько зверей были, в большинстве, молодыми особями и, судя по всему, погибли от истощения, вызванного голоданием.

Размножение. Гон у лисицы в печорской тайге, судя по регистрациям парных следов, протекает в феврале-марте, даты его начала сильно колеблются в разные годы. Наиболее ранний срок приходится на 15 февраля, в голодные годы отмечается запаздывание почти на месяц.

Все обнаруженные в заповеднике и ближайших окрестностях в последние два десятилетия места норения расположены в равнинном участке и его окрестностях. За последние два десятилетия здесь найдено 6 пунктов с жилыми или брошенными норами лисицы. Большинство из них приурочены к возвышениям второй и третьей борových террас. В одном случае нора располагалась у края берегового обрыва реки Б. Гаревки. Обычно убежища устраиваются под корнями крупных сосен, под стволами и корнями упавших старых деревьев. Одно из поселений находилось на опушке плотной куртины соснового молодняка среди редкостойного сосняка-беломошника. Однажды обнаружили новорожденных лисят внутри толстой дуплистой валежины, лежащей возле старой обрушившейся земляной норы. На следующий год рядом звери выкопали свежую земляную нору. Тепловы (1947) упоминают о находках 1930-е гг. лисьих убежищ в расселинах скал в горной части, однако за весь последующий период истории заповедника подобные факты не выявлены.

По многолетним наблюдениям, на территории равнинного участка (15,8 тыс. га) в последние два десятилетия ежегодно размножаются не более 1-2 пар лисиц. В годы депрессии основных кормовых объектов ни на одном из обследованных участков норения признаков размножения не отмечали. По мнению Теплова (1960), основанному на данных по возрастному составу популяции, успешность размножения печорской лисицы, в сравнении с другими районами ареала, самая низкая. Так, в серии из 43 черепов лисиц, добытых в окрестностях заповедника, прибылые звери составили лишь 23%. Даже в годы обилия пищи и подъема численности вида, в выводках не встречали более 4-5 щенков.

Численность. Как и в других частях ареала, численность лисицы в печорской тайге подвержена резким колебаниям. В 30-40-е гг. прошлого столетия они достигали 9-12-кратных размеров и определялись, главным образом, состоянием запасов основных зимних кормов, в первую очередь зайца-беляка (Теплов, 1960). По данным зимних маршрутных учетов в 1980-1990-х гг. показатель учета (число суточных следов на 10 км) в равнинной части заповедника изменялся в

Рис. 60. Динамика численности лисицы в разных ландшафтных районах Печоро-Ильичьского заповедника в 1984-2001 гг.



11.4 раза, в предгорной – в 19 раз. Промежутки между пиками численности в борах составляли 3, в темнохвойных лесах 3-4 года (рис. 60). Ранее считали, что такая периодичность подъёмов численности лисицы в европейской части ареала свойственна лишь лисицам Кольского полуострова (Вайсфельд, 1985). Флюктуации численности хищника и беляка в разных ландшафтных районах заповедника происходили согласованно, что подтверждает вывод В.П.Теплова о ведущей роли этого кормового объекта в динамике численности лисицы.

Ежегодные показатели учета на равнине колебались от 0.12 до 1.37, в предгорьях – от 0 до 0.57. Средние многолетние его значения по указанным районам составляют соответственно 0.58 и 0.2. Приведенные индексы численности свидетельствуют о весьма низкой плотности населения лисицы в районе заповедника. Судя по последним публикациям, аналогичные данные для других таежных территорий Европейского Севера, в частности для разных районов Карелии, Мурманской области и Финляндии значительно выше, чем в печорской тайге. Так, например в заповеднике «Кивач» средний многолетний показатель учета равнялся 0.85 (Щербаков, 1998). В зимнем сезоне 2001 г. в пределах Восточной Фенноскандии индексы учета лисицы по следам в разных районах колебались от 0.4 до 14.7 (Данилов и др., 2002). В Печоро-Ильичском заповеднике в этом сезоне на маршрутах общей протяженностью 500 км показатель учета составил 0.26 следа на 10 км.

В последнее десятилетие, как в равнинном, так и в предгорном участках заповедника наблюдается отчетливая тенденция снижения численности лисицы. Прямое антропогенное воздействие, в том числе

пресс охоты на сопредельной территории на этот вид невелико и не определяет динамики его численности. Очевидно, что сокращение популяции связано с изменением структуры леса в прилегающих районах. Вследствие резкого снижения объемов лесозаготовок уменьшаются площади молодых насаждений по старым вырубкам, что влечет за собой сокращение основных кормовых ресурсов хищника.

Семейство Медвежьи – *Ursidae*

Бурый медведь – *Ursus arctos* Linnaeus, 1758

Бурые медведи, населяющие район заповедника, относятся к номинальной форме *Ursus arctos arctos* L., входящей в группу европейско-сибирских медведей (Гептнер и др., 1967; Каталог ..., 1981). Вид является аборигенным обитателем печорской тайги. Костные останки бурых медведей, обнаруженные в верховьях Печоры в отложениях Медвежьей и Уньинской пещер вместе с останками вымершего пещерного медведя, относятся к позднему плейстоцену (Гуслицер, Канивец, 1965).

Распространение. Бурый медведь – типичный представитель таежной фауны региона. Обычен по всей лесной зоне и в лесотундре. В последние десятилетия отмечаются регулярные заходы в бесснежное время в тундровую зону вплоть до побережья Северного Ледовитого океана (Макридин, 1979; Вайсфельд, 1993).

В пределах заповедника постоянно обитает в равнинных, предгорных и горных лесах. В горнотундровом поясе Северного Урала появляется ранней весной и держится здесь до поздней осени.

Морфология. Медведи, обитающие в заповеднике, характеризуются средними размерами тела и черепа (Полежаев, Нейфельд, 1996; Млекопитающие ..., 1998).

По данным В.П.Теплова (рукопись, 1946), собранным в 30-40-х гг. прошлого столетия, средняя масса взрослых зверей (от 4 лет и старше), добытых охотниками в окрестностях заповедника, составляла около 100 кг, а максимальная – не превышала 200 кг. В 1980-1990-е гг. среди отстрелянных здесь двух десятков медведей трофеи живым весом больше указанного также не отмечены. Вместе с тем на заповедной территории, особенно в ее восточной горной части, неоднократно приходилось наблюдать очень крупных старых особей с массой, явно превышающей указанную предельную величину. Ширина отпечатка ладони их передней лапы (пальмарной мозоли) равнялась 19-21 см. При условии нормальной упитанности, масса таких зверей должна составлять не менее 300 кг (Пажетнов, 1990). По многолетним данным промеров отпечатков следов в разных ландшафтных районах заповедника и его ближайших окрестностях, среди взрослых зверей здесь преоб-

ладают особи с шириной ладони 12-13 см. Медведи с размером следа 15 см и более составляют менее 10% регистраций. Самых крупных особей отмечали на западном макросклоне Северного Урала в верховьях заповедных рек Б. Порожная, Укью, Пырсью.

Окрас волосяного покрова верхнепечорских медведей, как и в других частях ареала, весьма разнообразен. Большинство представителей популяции имеют типичную для вида бурую окраску разной интенсивности. В направлении от равнины к горам чаще встречаются звери с черно-бурым мехом. Во всех ландшафтных районах заповедника отмечены контрастно окрашенные животные с более светлой окраской передних частей тела (голова, загривка, лопаток). В восточной части заповедника зарегистрированы единичные встречи зверей с нетипичным для вида соломенным, рыжим и седым окрасом. Со слов местных охотников известно о двух встречах в 70-е гг. медведей белой окраски. Промысловик В.П.Кузнецов на северной границе Уральского участка заповедника – на р. Кожымью наблюдал белую самку с двумя медвежатами. Одиночного крупного медведя с грязно-белым мехом видел в верховьях Печоры выше кордона Шежим-Печорский во время весеннего ледохода П.Г.Лызлов. Молодые животные нередко имеют белые отметины в виде галстука, ошейника, пятен на голове или шее.

Местообитания. Распределение медведей по местообитаниям тесно связано с сезонными особенностями питания. Ранней весной в период настов, когда в печорской тайге еще лежит глубокий снег, первые покинувшие берлоги звери перемещаются в районы лосиных зимовок, расположенные в долинах рек и на старых зарастающих хвойно-лиственными молодняками горях. Если хищникам не удастся добыть лосей, они широко бродят по сосновым борам и берегам рек в поисках вытаявших на солнечных склонах муравейников. Позже, когда сходит снег на болотах, и появляются обширные проталины по краям боровых и приречных террас, медведи кормятся здесь остатками прошлогоднего урожая брусники и клюквы. В горном районе во время настов наблюдаются переходы медведей из нижней части лесного пояса, где располагаются их берлоги, к верхней границе леса на южных склонах гор, которые первыми освобождаются от снега и где появляется первая зелень.

С начала массовой вегетации растений и до появления ягод медведи держатся, главным образом, в стациях, обеспечивающих их обильными травянистыми кормами. В равнинном участке заповедника это береговые травянистые ельники в долине Печоры с участками сенокосных лугов; приручьевые ельники, узкой полосой окаймляющие все таежные речки среди боров, а также заболоченные травяные леса в их верховьях. В районе темнохвойных лесов предгорий медведь предпочитает в это время долины рек с обширными полянами крупнотравья,

припойменные заболоченные леса и разнотравные березовые лесолуга, распространенные в их верхнем течении. В горах Северного Урала следы деятельности медведей в летнее время особенно часто встречаются в верховьях горных рек и в поясе подгольцового криволеся, а также в верхних частях склонов, покрытых высокотравными ельниками с примесью пихты и кедра.

В августе-сентябре медведи встречаются всюду, где есть ягодники, особенно на участках с богатым урожаем черники и брусники. В равнинном участке к основным нажировочным станциям медведя относятся старовозрастные сосновые и еловые леса с преобладанием в наземном покрове черники, лишайниковые и зеленомошные боры с большим участием брусники, а также старые покрытые брусничником пожараща. В горах излюбленными местами жировки медведей в конце лета являются участки кустарничковой тундры с обильным ярусом черники на склонах южной экспозиции.

В октябре с наступлением регулярных заморозков медведи перестают активно питаться и перемещаются к местам зимовок.

Из 36 берлог, обнаруженных охотниками в печорской тайге во время зимнего промысла до организации заповедника, 74% найдено в равнинном районе и значительно меньше в темнохвойных лесах (Теплов, 1946). По мнению автора, такое распределение берлог обусловлено осенней миграцией зверей из предгорных и горных районов в равнинные боры в связи с концентрацией здесь основных нажировочных кормов, прежде всего брусники, а также существенно меньшей (на 1-1.5 месяца) продолжительностью снежного периода. Это подтверждается и современными данными, собранными в заповеднике и у его границ, за последние два десятилетия. Из 19 берлог только одна обнаружена в предгорьях, остальные – в равнинном участке и его окрестностях.

Все обследованные берлоги были грунтового типа. Как правило, медведи устраивают их на повышенных сухих местах. Чаще всего они располагаются на склонах надпойменных террас или на гривах среди заболоченного леса, реже на коренных берегах, граничащих с открытыми болотами.

Некоторые места используются для залегания многократно, о чем свидетельствуют находки берлог разной давности, устроенных по соседству. В Якшинском лесничестве заповедника в бассейне р. Малой Гаревки на небольшом сухом островке среди болота обнаружено 5 берлог, выкопанных под корнями старых лиственниц. Из них одна была свежей, и 4 уже обвалившиеся. В этом же лесничестве по краю боровой террасы в районе Бахарева Плеса на полукилометровом отрезке найдена одна свежая и 3 старые берлоги.

В большинстве случаев обследованные берлоги были выкопаны под толстыми валежинами и корневыми выворотами упавших деревьев, а

также под корнями растущих старых кедров, лиственниц и елей. Иногда они располагались под корневой системой густого елового или соснового подроста и очень редко – на открытом месте. Две свежие берлоги имели следующие размеры: вход – 65х50-55 см, общая длина – 170-180, ширина камеры – 100-130, высота 80-85 см. Толщина земляного потолка камеры достигала 50-60 см. В обеих берлогах была подстилка толщиной до 30 см из зеленого мха, кустиков черники и елового лапника. В некоторых берлогах она отсутствовала или состояла из тонкого слоя сухой травянистой ветоши или мелких кусочков трухлявой древесины. Чело большинства берлог было ориентировано на юг и юго-запад, однако в единичных случаях отмечалась западная, северная и восточная экспозиция входа. Обычно медведи роют зимние убежища в песчаной почве, реже в легкой или средней супеси с включениями гальки и мелких валунов. Многие из них разрушаются уже после первой зимовки. Сохранившиеся берлоги, за которыми наблюдали в течение нескольких сезонов, повторно для зимовки не использовались. Тем не менее, в окрестностях равнинного участка заповедника добыт зверь в той же берлоге, где несколько лет назад уже был отстрелян медведь.

Питание. Бурый медведь печорской тайги – типичный эврифаг. Его рацион представлен как растительными, так и животными кормами, причем их состав весьма разнообразен. Сведения по питанию медведя в районе заповедника в 1930-1940-е гг. приведены в работах П.Б.Юргенсона (1943) и В.П.Теплова (1946, 1953). Особенности хищнической деятельности в 1950-1960-е гг. освещены в публикациях Ю.П.Язана (1965, 1972) и М.В.Кожухова (1972). Современные данные по питанию, основанные на материалах анализа содержимого экскрементов, остатков пищи и следов жировок, собранные в 1980-1990 гг., приведены в табл. 123.

Основу питания медведя в районе заповедника большую часть активного периода, исключая ранневесеннее время, составляют растительные корма. С начала массовой вегетации и до момента созревания ягод, ведущее место в рационе составляют зеленые части, соцветия, а также семена и корни различных трав. Общий список поедаемых растений, зарегистрированных разными исследователями, включает не менее 50 видов. Из них к предпочитаемым относятся всего, представители семейства зонтичных: дягили лекарственный (*Angelica archangelica*) и лесной (*A. sylvestris*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*) и реброплодник уральский (*Pleurospermum uralense*). К часто поедаемым видам относится иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium*). Ранней весной охотно поедаются всходы различных злаков, осок, пушицы и хвощей. В августе, особенно в горном районе, медведи часто кормятся семенами горца большого (*Bistorta*

**Состав кормов и сезонные изменения в питании
бурого медведя в Печоро-Илычском заповеднике (%)**

Вид корма	Месяцы			Всего (n = 526)
	IV–V (n = 93)	VI–VIII (n = 304)	IX–X (n = 129)	
Растительные корма	19.4	72.7	78.3	64.6
Травянистые растения	11.8	41.2	4.6	27.2
Листья осины	–	8.2	–	4.8
Ягоды и плоды:	7.6	19.7	71.4	30.3
Брусника	5.4	5.3	41.4	14.1
Черника	–	7.6	19.4	9.1
Клюква	2.2	1.0	0.8	1.1
Морошка	–	1.3	–	0.8
Малина	–	1.0	–	0.6
Голубика	–	0.3	–	0.2
Рябина	–	1.3	6.2	2.3
Черемуха	–	1.3	3.9	1.7
Смородина щетинистая	–	0.6	–	0.4
Кедровый орех	–	3.3	2.3	2.5
Животные корма	80.6	27.3	21.7	35.4
Муравьи	30.1	6.9	–	9.3
Майский хрущ	6.4	2.3	1.5	2.8
Насекомые (неопр.)	4.4	8.9	3.9	6.8
Лось	35.4	7.2	9.2	12.7
Северный олень	–	–	3.1	0.8
Медведь	–	–	0.8	0.2
Зяц-беляк	–	0.3	–	0.2
Теленок	–	0.3	–	0.2
Овцы	–	–	0.8	0.2
Падаль	4.3	1.3	2.3	2.1

major). Остальные зарегистрированные в списке кормов травянистые растения относятся к группе редко поедаемых.

В третьей декаде июля – начале августа, когда начинает созревать черника, она становится преобладающим кормом медведей повсюду, где есть достаточно значительные ягодники этого вида. Плоды черники поедаются вместе с листьями и побегами, не переваренные остатки которых в большом количестве встречаются в экскрементах. В сентябре звери переходят на питание брусничкой, при этом кормятся в основном плодами с незначительной примесью листьев. Эти ягоды яв-

ляются основными нажировочными кормами медведей в районе заповедника. По многолетним наблюдениям, полные неурожаи черники и брусники в печорской тайге случаются крайне редко. Так, в равнинном участке за 62 года плодоношение брусники отсутствовало лишь один, а черники – два сезона (Мегалинская, 2000). По 5-бальной шкале средняя многолетняя урожайность этих ягод оценивается соответственно в 2.7 и 2.8 балла, а хорошие и отличные урожаи за указанный период отмечены 17 и 16 раз. После обильного плодоношения брусники ее ягоды служат важным кормом медведей ранней весной во время схода снежного покрова. Из других ягод заметную долю в рационе имеет лишь рябина. В годы хорошего и отличного плодоношения она охотно поедается медведями в предгорном и горном районах заповедника и практически игнорируется ими в равнинном районе, хотя обильные урожаи рябины здесь отмечаются с частотой раз в четыре года. Питание ягодами черемухи наблюдали только в поймах рек предгорного района. Остальные ягоды, указанные в рационе, поедаются редко и относятся к категории второстепенных кормов.

Роль кедровых семян невелика, несмотря на значительное участие кедра в составе темнохвойных и особенно горных лесов. Хорошие урожаи кедра в заповеднике крайне редки, а средние повторяются через 3-5 лет. Его средняя многолетняя урожайность составляет 1.5 балла (Басов, 2000). Как правило, уже в последней декаде июля – первой половине августа урожай кедра целиком осваивается кедровками, белками и бурундуком. Отмеченные факты питания медведей кедровыми семенами относятся к темнохвойным предгорным и горным лесам. Обычно они подбирают шишки, сброшенные на землю кедровками. В этом случае их экскременты кроме скорлупы орешков содержат части стержней и кроющихся чешуек, поскольку звери разжевывают шишки целиком. При поедании запасов бурундука их экскременты состоят из одной скорлупы.

Животные корма верхнепечорских медведей также весьма разнообразны. Кроме приведенных в таблице животных, известны факты успешной добычи бобра, белки, бурундука, водяной и серых полевков. На бобров медведь охотится специально, раскапывая их норы. Остатки зайца и белки, обнаруженные в экскрементах, скорее всего, принадлежат зверькам, павшим от болезней и погибшим от других хищников. Серые полевки и водяная крыса, по-видимому, добываются медведем попутно с выкапыванием корней и насекомых на лугах. Бурундуков медведи ловят в процессе раскопки их нор, когда пытаются добраться до их запасов. Раскопанные норы бурундука чаще встречаются в горном районе заповедника, где запасы грызуна здесь состоят преимущественно из семян кедра, относящихся к предпочитаемым кормам медведя в этом районе (Теплов, 1946).

Из птиц в пище медведя зарегистрированы глухарь, утка и мелкие воробьиные, ближе не определенные. Отмечено несколько случаев разорения медведями гнезд, гнездящихся на земле и на деревьях птиц. Два года подряд наблюдали, как зверь взбирался по стволу березы к дуплянке, где гнезвился гоголь, отдирает дно и съедает выпавшие на землю яйца (Теплов, 1946).

Насекомые поедаются медведем в течение всего активного периода и нередко в значительном количестве. Предпочтение отдается рыжим лесным и земляным формам муравьев, личинкам и жукам майского хруща, жукам-ксилобионтам, обитающим в мертвой древесине. По данным В.З.Рубинштейна (1976) в заповеднике медведи ежегодно разрушают более 30% муравейников рыжих лесных муравьев. В бруснично-лишайниковых молодняках и на старых гарях, где звери кормятся личинками майского хруща, поверхность почвы в местах их жировки «перепахивается» на 20-50%. В список кормов В.П.Теплов также включает земляных ос, гнезда которых медведь раскапывает и поедает вместе с личинками.

Крупные позвоночные в питании медведя в последние десятилетия представлены почти исключительно лосями. Доля медведя в общей смертности этих копытных в 1980-е гг. составила 21.9%, а среди лосей, задавленных хищниками – 42.1% (Нейфельд, 1990). Активизация хищнической деятельности медведей в печорской тайге отмечается в годы с низким урожаем основных наживочных кормов (Теплов, 1953; Кожухов, 1972). На домашних животных хищники нападают крайне редко. В 1980-90-е гг. в районе заповедника отмечено два случая гибели домашнего скота от медведя. Им был убит теленок, ушедший летом в лес, а также осенью были задавлены хищником, забравшимся в хлев, 7 овец. Интересно отметить, что в 1936-50 гг. в заповеднике среди жертв медведя домашние животные составляли 84%, а лоси – всего 12%. Как считает М.В.Кожухов (1972), во второй половине 1950-х гг. верхнепечорская популяция лося достигла необычайно высокого уровня численности, и медведи привыкли кормиться трупами лосей, утонувших в реках во время массовых сезонных миграций, а также остатками от разделки добытых на охоте зверей. После снижения численности лосей и уменьшения масштабов их гибели, хищники стали добывать их самостоятельно, применяя приемы скрадывания и длительного преследования жертвы.

Факты успешной охоты на лосей отмечены во все месяцы активной деятельности медведя, но наиболее часто они наблюдались в ранневесенний период. Утверждение Ю.П.Язана (1972) о том, что в печорской тайге медведи ранней весной убивают только самцов и сеголеток, а осенью – только самцов лосей, и во все сезоны не нападают на лосей, не подтверждается современными данными. Так, среди 12 лосей,

задавленных во время весенних настов в равнинном участке заповедника, было по 5 взрослых самцов и самок и 2 сеголетки. По данным регистрации гибели лосей в заповеднике за последние три десятилетия (1972-2002), среди 65 жертв известного пола и возраста преобладали сеголетки – 43.1%, а среди особей старше года самцы и самки составляли соответственно 27.7 и 29.2 %. В осенней добыче медведя было 4 лосихи, 3 быка и 5 сеголеток.

Чаще на лосей нападают взрослые медведи – самцы, хотя известно несколько случаев успешной охоты самок, в том числе и имеющих медвежат.

Из других копытных в районе заповедника медведи изредка добывают северных оленей. Среди зарегистрированных жертв были взрослые быки, на которых хищники успешно охотились в период гона. В.П.Теплов (1946) упоминает о находках в весенних экскрементах медведя шерсти новорожденных телят.

Питание печорских медведей падалью отмечается в течение всего периода бодрствования, но особенно велико значение этого корма в весенние месяцы. В эту голодную пору звери активно разыскивают и съедают трупы утонувших в реках мигрирующих лосей, погибших зимой по различным причинам зверей и птиц, а также остатки добычи других крупных хищников.

В верховьях Илыча на прилегающей к заповеднику территории первые вышедшие во время настов медведи регулярно обследуют охотничьи избушки, возле которых они подбирают накопившиеся за зиму отходы промысла и пищевые отбросы. Охотники этого района сообщают о многочисленных случаях разграбления медведями продуктов, хранящихся в их зимовьях и лабазах. Добравшиеся до запасов звери съедали муку, крупы, сахар и другие продукты. Факты питания медведя продуктами человека в районе заповедника регистрировались не только весной, но и в летне-осенний период. Курьезный случай такого рода наблюдали в начале июля 1983 г. в горной части заповедника в истоках р. Неримью. Пять лет назад в этом месте на обширной прибрежной луговине располагалась база лесоустроителей, которые, закончив полевые работы, оставили часть продуктов, в том числе три деревянных ящика, наполненных стеклянными банками с консервированным борщом и солянкой. За несколько дней до нашего появления этот склад обнаружил не крупный медведь. Проводя «ревизию» продуктов, зверь перевернул все ящики, разбив при этом несколько банок. Содержимое их, хорошо сохранившееся, видимо, очень понравилось медведю. Об этом свидетельствовали чисто вылизанные осколки четырех разбитых банок. Неподалеку возле свежей лежки зверя нашли еще 5 пустых банок, которые медведь аккуратно открывал, сдергивая крышку когтем.

Размножение. Опубликованные данные о сроках гона медведей в районе заповедника неоднозначны. По В.П.Теплову (1960) «... гон происходит с июня по сентябрь, причем имеется два пика – низкий в июне-июле и более высокий в сентябре. В августе гонящихся медведей не встречали». Ю.П.Язан (1965) отмечает следующее: «В июле – августе у медведей наблюдается гон. Правда, у нас есть сведения, подтверждающие, что медведи спариваются и раньше и позже указанного срока». Среди печорских охотников, как и в других районах Европейского Севера (Вайсфельд, 1993), бытует твердое убеждение в том, что медведи «гуляют» в сентябре.

Установлено, что взрослые медведи, за исключением самок с потомством, ведут одиночный образ жизни и объединяются в группы лишь на период гона. Перед началом и во время гона участвующие в размножении самцы интенсивно маркируют участок обитания (Пажетнов, 1977, 1979, 1990; Руковский, 1984).

В 1980-1990 гг. в заповеднике и его ближайших окрестностях по свежим следам и визуальным наблюдениям зарегистрировано 19 встреч нескольких крупных зверей вместе. Чаще в группе отмечали двух, иногда трех особей. Из общего числа регистраций 84% приходится на вторую-третью декады июня. В первых декадах июня и июля отмечены соответственно два и один случай. В августе и сентябре таких встреч не зафиксировано. Период наиболее активной маркировочной деятельности верхнепечорских медведей приходится на май-июнь. Таким образом, судя по полевым наблюдениям последних десятилетий, брачный сезон у медведей в верховьях Печоры длится с начала июня до середины июля.

По встречам выводков и материалам регистрации следов в летние месяцы, а также по данным отстрела самок в берлогах на сопредельной территории, в районе заповедника медведица приносит от 1 до 3 медвежат.

Из 9 добытых зимой самок 7 имели по 2 детеныша и по одной – 1 и 3 (Теплов, 1946). По мнению автора, значительный отход медвежат происходит уже во время пребывания в берлоге, что подтверждается данными по встречаемости выводков в активный период. Медвежата в первое лето их жизни составляют в среднем 14% популяции, тогда как во время берложного периода их доля была вдвое выше.

Средняя плодовитость, рассчитанная по встречам самок с потомством в 1930-1940-е гг., составляла 1.6 медвежонка (Теплов, 1953). По современным материалам, собранным за последние десятилетия, этот показатель еще ниже – 1.4 медвежонка на самку. Из 63 выводков 52.4% насчитывали одного, 36.5% – два, 11.1% – трех детенышей. Доля самок с приплодом равнялась 30 % (Нейфельд, 2000).

Структура популяции. Из 58 медведей, отстрелянных на берлогах в окрестностях заповедника в 30-40-е гг. прошлого столетия, взрослые составили – 52%, молодые звери в возрасте 1-2 г. – 17% и сеголетки – 31%. Среди взрослых самцы и самки встречались поровну. В категории молодых преобладали самцы, доля которых у сеголеток равна 67%, у лончаков – 57% (Теплов, 1960).

По данным регистрации добытых у границ заповедника и найденных погибшими в последние три десятилетия 27 медведей в возрасте от 2 лет и старше, самцы составляли 66.7%. Большинство особей данной выборки было отстреляно в активный период. Как известно, доля самцов в таких материалах обычно бывает значительно завышена, что характерно для всех районов европейской тайги (Данилов и др., 1979; Рыков, 1987).

Более точные данные о составе населения дает анализ встреч зверей и их следов (Пажетнов, 1979). В составе популяции, установленном методом идентификации размеров пальмарной мозоли (742 промера) в 1980-1990 гг., звери старше двух лет составляли 64.5%, лончаки – 15.6%, сеголетки – 19% (Нейфельд, 2000).

Сезонная активность. Активный период жизни медведей в районе заповедника длится с апреля по октябрь. За последние 20 лет средняя дата регистрации следов первых зверей, покинувших берлогу, приходится на 7 апреля. Ежегодные даты значительно варьируют. В течение 10 сезонов первые следы встречали в марте. Самый ранний выход медведей отмечен 6 марта 1990 г., все остальные приходятся на последнюю неделю этого месяца. Наиболее поздняя дата первой встречи зафиксирована 27 апреля 1997 г. Сроки появления первых следов медведей весной обычно совпадают со временем образования снежного наста. Первыми оставляют зимние убежища взрослые самцы и самки без приплода, которые еще почти месяц после этого ходят по снегу. Последними уходят от берлог медведицы с сеголетками. Их следы в печорской тайге начинают встречаться, как правило, уже после разрушения сплошного снежного покрова в конце апреля – первой половине мая.

Средняя многолетняя дата встречи последних следов осенью – 2 ноября. Крайние сроки отмечены 11 октября 1990 г. и 25 ноября 1996 г. Большинство зверей залегает в берлоги во второй-третьей декадах октября до образования постоянного снежного покрова. В отдельные годы, когда в конце осени стоит теплая погода и наступление зимы задерживается, часть медведей бодрствует до ноября.

Исходя из многолетних дат регистрации первых и последних следов, общая продолжительность зимнего сна медведей в печорской тайге составляет в среднем около 165 дней и колеблется по годам от 138 до 185 дней.

Маркировочная деятельность. Специфической чертой поведения бурого медведя является маркировочная деятельность, посредством которой осуществляется обмен информацией между особями, обитающими на одной территории. Комплекс медвежьих меток, рассредоточенных на местности, образует своеобразную коммуникативную систему популяции (Пажетнов, 1979; Пучковский, 1988, 1991).

На территории заповедника следы мечения чаще приурочены к естественным рубежам: коренным берегам речных долин, окраинам крупных болотных массивов и боровых террас. Нередко они встречаются на лесных просеках и тропах. Свежие медвежьи метки на деревьях были отмечены также у трех берлог, дважды их наблюдали у трупов задавленных хищниками лосей. Как отмечено выше, максимальная активность маркировочной деятельности свойственна взрослым самцам перед началом и во время брачного сезона. У берлог зафиксированы осенние и весенние метки, которые зверь делал перед залеганием и после выхода, у добычи – в марте и апреле. Судя по следам, все случаи мечения зимних убежищ и корма также относятся к крупным самцам.

В районе заповедника преобладают разнообразные метки на деревьях, реже встречаются грунтовые метки (Полежаев, Нейфельд, 1998; Пучковский, 2000).

Большинство маркированных деревьев (78%) служат объектами многолетнего использования. Звери предпочитают метить живые деревья хвойных пород. Из 140 «медвежьих» деревьев 90% приходится на основные лесообразующие виды: пихта (33.6), ель (31.4) и сосна (25). В равнинном районе, где в составе насаждений преобладает сосна, именно она чаще всего метится медведями, в темнохвойных предгорных и горных лесах предпочитается пихта. Другие хвойные деревья, такие как кедр и лиственница, а также лиственные породы – береза и осина, метятся единично. Для мечения медведи используют деревья с диаметром ствола от 4 до 54 см. Средний диаметр помеченных сосен – 26 см, пихт – 18 см, елей – 16 см. Основные виды меток на деревьях: потертость ствола (80.4%), прорезающие царапины (62.5), закусы древесины (58.9), сдиры коры (48.2). Высота зоны мечения составляет от 0.6 до 2.9 м. Очевидно, что метки на максимальной высоте наносились зверями по насту. В результате многократных повреждений некоторые деревья усыхают, тонкие стволы иногда ломаются зверем. Среди обследованных «медвежьих» деревьев отмечено 14 сухих и 8 сломанных. Нередко на меченных деревьях обнаруживается линная шерсть медведей, а также грязь.

Из грунтовых меток в заповеднике наиболее обычны «следовые дорожки» (n = 86), относительно редко встречаются «каталища» (n = 5). Первые представляют собой ряд параллельных лунок глубиной 4-6 см, оставленных широко расставленными лапами зверя в почве или

моховом покрове. Чаще всего они сопутствуют медвежьим деревьям, хотя в отдельных случаях встречаются на значительном расстоянии от них, например, на подгольцовых лугах. Длина обследованных следовых меток варьировала от 2 до 693 м. Наиболее протяженные из них обнаружены в верховьях Печоры и Илыча в пределах предгорного района. Мощные следовые дорожки, используемые зверями десятки лет, и их частичная независимость от медвежьих деревьев отличают коммуникативные системы бурого медведя Печоро-Илычского заповедника от подобных в других регионах. «Каталища» – места, где медведь катается на мочевой точке, прежде чем нанести метку, обнаружены у отдельных маркированных деревьев в равнинном и предгорном районах.

Численность и ее динамика. Бурый медведь – самый обычный и многочисленный крупный хищник в районе заповедника. Наибольшая плотность населения вида, как в прошлом, так и в настоящее время, характерна для горных и равнинных местообитаний, реже населены темнохвойные леса предгорий (Теплов, Теплова, 1947; Теплов, 1960; Нейфельд, 2000).

Количественные оценки поголовья медведей в заповеднике и его окрестностях, полученные разными исследователями, традиционно основываются на материалах регистрации встреч животных и следов их деятельности. В последние годы для этой цели использовалась методика идентификации следов по ширине отпечатка передней лапы (Пажетнов, 1977; Данилов и др., 1979).

По расчетам П.Б.Юргенсона (1943), в 1941 г. на территории заповедника, включавшей в то время все Печоро-Илычское междуречье (1134.6 тыс. га), обитало от 126 до 146 медведей, а средняя плотность составляла 0.11-0.15 особи на 1000 га.

В 1946 г., по оценке В.П.Теплова (1946), на той же площади общая численность зверей составляла около 250 особей, а показатель средней плотности – 0.25. Согласно более поздним данным (Теплов, 1953, 1960), за 12 лет наблюдений (1937-1949) поголовье вида в заповеднике возросло в 2.6 раза, а средние показатели плотности в разных ландшафтных районах составляли 0.2 – 0.25 зверей на 1000 га. Некоторое представление о плотности населения вида в 40-е гг. в отдельных частях заповедника дают следующие сведения указанного автора. По данным 4-летних учетов (1943-1946) в июле-августе по берегам рек Кедровки и Б. Шежыма в среднем держалось около 1.2 медведей на 10 км течения. По 9-летним наблюдениям Теплова в окрестностях центральной усадьбы заповедника на площади 310 кв. км. ежегодно регистрировали от 5 до 7 взрослых зверей и до 2 медвежат, а показатель плотности в данном районе изменялся от 0.16 до 0.29 на 1000 га.

Во второй половине 50-х – начале 60-х гг. прошлого столетия, по Ю.П.Язану (1965, 1972), в бассейне верховий Печоры на площади око-

ло 2 млн. га, численность медведей равнялась 200 особям, что соответствует плотности 0.1 особь на 1000 га.

М.В.Кожухов (1972) указывает на стабилизацию численности хищника в районе заповедника с 1941 г., а с конца 60-х гг. отмечает рост поголовья в охранной зоне посефермы.

В 1972-1973 гг. на территории равнинного участка заповедника, по данным В.З.Рубинштейна (1976), обитало от 6 до 8 взрослых медведей.

В последние два десятилетия (с 1982 г.) на охраняемой территории равнинного участка и вблизи его границ на площади около 320 кв. км ежегодно регистрировали от 3 до 7 зверей старше двух лет и 2-6 сеголеток и лончаков. Общая численность медведей здесь, включая молодых животных, колебалась от 3 до 12, а средняя многолетняя – 7.8 особей. Показатель плотности населения вида в данном районе изменялся от 0.8 до 4.1, в среднем составил 2.4 особи на 100.0 кв. км.

В предгорном районе в 1990-е гг., по данным летних учетов следов на постоянных пеших маршрутах в долинах заповедных притоков Ильча первого порядка (Ыджыд-Ляга, Укью, Пырсью, Кожымью), на 10 км береговой линии приходилось от 1 до 3, в среднем 1.6 медведей. На примыкающих водораздельных участках следы этого вида встречались крайне редко. В верхнем течении Печоры на участке между устьями рек Б. Порожной и Манской Волосницы (23 км) ежегодно отмечали следы 2-5 зверей, а средний многолетний показатель учета составил 1.4 особи на 10 км речной долины.

В горном районе на обследованных участках в приильчской части заповедника (горные массивы Кожымиз, Макариз, Кычелиз) в 1980-е гг. плотность населения медведя не превышала 0.2 особи на 1000 га. В верховьях Печоры на южной оконечности горного массива Яныпупунер, где стационарные наблюдения проводятся с 1989 г., на площадке размером 10 кв. км в июле-августе ежегодно отмечали 2-3 взрослых зверей и 1-3 молодых.

Исходя из приведенных выше показателей плотности в разных ландшафтных районах и площади последних, общая современная численность бурого медведя в заповеднике оценивается примерно в 120 особей.

Одним из важнейших факторов динамики численности верхнепечорских медведей считается урожай ягод, который определяет характер их территориального размещения и размеры гибели (Теплов, 1960). В неурожайные годы часть зверей откочевывает за пределы заповедной территории, они нередко деятельны при снежном покрове и чаще становятся жертвами охотников.

Естественный отход медведей происходит, в основном, в молодом возрасте. Анализируя соотношение медвежат различных возрастов в

популяции, В.П.Теплов установил, что к концу второго года жизни погибает 60, а на третьем году до 80% родившихся. Факты гибели медведей от других животных в печорской тайге крайне редки. За историю заповедника известно три таких случая. В двух из них взрослые медведи погибли при нападении на лосей во время гона. Одного хищника бык убил ударом передней ноги в область лобных костей, другой – напоролся грудью на рог лося (Язан, 1972). Еще одного некрупного медведя поздней осенью вытропила по снегу и разорвала стая из 9 волков. Успешное нападение стай волков на медведей отмечено и для других регионов (Тавровский и др., 1971; Руковский, Куприянов, 1972; Данилов и др., 1979).

За годы существования заповедника на его территории и в ближайших окрестностях установлено 11 случаев каннибализма медведей. Все они наблюдались в периоды низкой численности лося. Почти половина наблюдений приходится на последние два десятилетия. Это явление отмечали не только в голодные, но и в обычные, и даже высокоурожайные в отношении нажировочных ягодных кормов годы. Большинство случаев каннибализма (73%) наблюдали в равнинной тайге, и значительно реже в предгорных и горных лесах Предуралья. Чаще поедание медведями своих собратьев отмечали в сентябре-ноябре, а также в первой половине мая (23%). Во всех точно установленных случаях каннибалами оказались взрослые самцы, как хорошо упитанные, так и без жировых отложений. В числе жертв были взрослые и молодые 1-2-годовалые особи разного пола. У некоторых из них имелись свежие или старые огнестрельные ранения. Одной из жертв оказался крупный самец, попавший накануне в петлю, установленную охотником у лабаза с продуктами. Известен также факт добычи одним каннибалом двух медведей. Обе жертвы были вытроплены и убиты хищником по первому снегу в течение одной декады.

Достоверные факты гибели верхнепечорских медведей от инфекционных заболеваний не установлены. На прилегающей к заповеднику территории отмечены случаи заражения трихинеллезом людей, употреблявших в пищу мясо отстрелянных зверей.

За последние 70 лет известно несколько десятков случаев нападения медведей на человека на сопредельной с заповедником территории. Большинство из них были спровоцированы неудачно стрелявшими и ранившими зверя охотниками. Нередко в результате таких столкновений последние получали различные травмы, несколько случаев закончилось смертельным исходом. Исключением является единственный факт нападения медведь-шатуна в декабре 1944 г. на охотника-промысловика, которого зверь вытропил по следам, убил и съел почти целиком вместе с одеждой и обувью (Теплов, 1946). Встречи шатунов в печорской тайге регистрируются раз в 5-7 лет. Обычно это

старые истощенные самцы, не сумевшие накопить достаточных для зимнего сна жировых запасов и не залегшие вовремя в берлогу. Голодные звери широко бродят по тайге в поисках пропитания, подходят к жилью человека, грабят путики и продуктовые лабазы охотников, разоряют охотничьи избушки. Чаще всего таких особей охотники выслеживают и добывают еще по мелкому снегу в ноябре, однако некоторым из них удается выжить до начала января. Позже этого месяца шатунов в районе заповедника не отмечали.

Семейство Куны – *Mustelidae*

Соболь – *Martes zibellina* Linnaeus, 1758

Распространение. Соболь обычен в заповеднике и на окружающей его территории. Создание заповедника в 1930 г. в значительной степени было связано соболю, к тому времени почти уничтоженному.

Морфологическая характеристика. Морфология и внешний вид соболя полно описан в работах Ю.Б.Юргенсона (1947), Н.М.Полежаева (1998), С.М.Сокольского и Н.М.Полежаева (Млекопитающие ..., 1998).

Соболь – зверек среднего размера весом несколько более 1 кг. Самцы крупнее самок. На территории заповедника обитает светлый подвид, относимый к тобольскому кряжу. Туловище продолговатое, лапы сравнительно короткие, окраска волосяного покрова изменчивая, от светло-желтой до темно-бурой. Горловое пятно, как правило, светло-желтое, размыто по краям и заходит на голову. Уши светлые. Иногда встречаются особи без горлового пятна, более или менее однотонной, шоколадной окраски. Не исключено их гибридное происхождение. Хвост темный, почти черный, заметно короче половины длины туловища и составляет около 38% длины тела. Число хвостовых позвонков от 14 до 16, длина *os penis* несколько меньше таковой у куницы – 37.9 ± 0.6 мм, на дистальном конце образует подобие вилочки, а не колечка. Экстерьерные характеристики вида приведены в табл. 124.

Гибрид с куницей – кидас, или кидус (отец соболь, мать – куница – по морфологическим характеристикам занимает промежуточное положение между куницей и сободем. По длине туловища уступает соболю и превосходит куницу (табл. 125).

Однако встречаются звери значительно крупнее исходных форм. Волос у таких особей грубый, череп массивный. Изменчивость в окраске весьма велика. В некоторых случаях кидас больше похож на куницу, в некоторых – на соболя. Длина хвоста у кидаса в среднем составляет около 42% длины туловища. Число хвостовых позвонков колеблется от 15 до 19, преимущественно 16-17. У самцов *os penis* может быть в виде вилочки или колечка, иногда спирально изогнутые

**Масса (г) и размеры (мм) соболя
в Печоро-Илычском заповеднике**

Признаки	Самцы			Самки		
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m
Сеголетки						
Масса тела	2	1120-1150	1135 ± 15.0	3	640-950	777 ± 91.3
Длина тела	167	400-480	435 ± 1.1	215	345-440	399 ± 1
Длина хвоста	168	110-201	168 ± 1	210	120-190	155 ± 0.7
Число позвонков в хвосте	168	12-17	15.2 ± 0.06	208	13-17	15.2 ± 0.05
Взрослые (1+)						
Масса тела	-	-	-	-	-	-
Длина тела	51	405-470	435 ± 1.9	56	370-465	404 ± 2.2
Длина хвоста	51	140-195	167 ± 1.6	54	108-180	158 ± 2
Число позвонков в хвосте	50	14-16	15.1 ± 0.09	53	14-17	15.4 ± 0.11
Взрослые (2+)						
Масса тела		-	-	1	722	-
Длина тела	47	400-495	438 ± 2.9	12	370-420	405 ± 4.3
Длина хвоста	46	135-190	166 ± 1.8	12	145-180	159 ± 3.5
Число позвонков в хвосте	45	14-17	15.2 ± 0.1	12	15-16	15.3 ± 0.14
Взрослые (3+)						
Масса тела	1	800	-	1	1030	
Длина тела	71	400-490	445 ± 2	7	390-427	405 ± 5.3
Длина хвоста	71	150-200	174 ± 1.4	6	150-175	160.3 ± 3.6
Число позвонков в хвосте	70	13-20	15.4 ± 0.12	6	15-16	15.5 ± 0.22
Взрослые (4+ и старше)						
Масса тела	1	920	-	-	-	-
Длина тела	3	430-435	433.3 ± 1.7	-	-	-
Длина хвоста	3	160-165	161.7 ± 1.7	-	-	-
Число позвонков в хвосте	3	15	15 ± 0	-	-	-

отростки плотно прилегают друг к другу и как бы смыкаются, но колючка не образуют. Длина *os penis* у кидасов короче, чем у куниц, но длиннее, чем у соболей (39.7 ± 0.44).

Структура популяции. Более 60% добываемых соболей являются сеголетками (табл. 126). В младших возрастных группах преобладают самки, в старших – самцы. Исключение составляют кидасы: во всех возрастах у них преобладают самцы, и сеголетки составляют менее

**Масса (г) и размеры (мм) кидаса
в Печоро-Илычском заповеднике**

Признаки	Самцы			Самки		
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m
Сеголетки						
Масса тела	2	1120-1150	1135 ± 15.0	3	640-950	777 ± 91.3
Длина тела	167	400-480	435 ± 1.1	215	345-440	399 ± 1
Длина хвоста	168	110-201	168 ± 1	210	120-190	155 ± 0.7
Число позвонков в хвосте	168	12-17	15.2 ± 0.06	208	13-17	15.2 ± 0.05
Взрослые (1+)						
Масса тела	-	-	-	-	-	-
Длина тела	51	405-470	435 ± 1.9	56	370-465	404 ± 2.2
Длина хвоста	51	140-195	167 ± 1.6	54	108-180	158 ± 2
Число позвонков в хвосте	50	14-16	15.1 ± 0.09	53	14-17	15.4 ± 0.11
Взрослые (2+)						
Масса тела		-	-	1	722	-
Длина тела	47	400-495	438 ± 2.9	12	370-420	405 ± 4.3
Длина хвоста	46	135-190	166 ± 1.8	12	145-180	159 ± 3.5
Число позвонков в хвосте	45	14-17	15.2 ± 0.1	12	15-16	15.3 ± 0.14
Взрослые (3+)						
Масса тела	1	800	-	1	1030	
Длина тела	71	400-490	445 ± 2	7	390-427	405 ± 5.3
Длина хвоста	71	150-200	174 ± 1.4	6	150-175	160.3 ± 3.6
Число позвонков в хвосте	70	13-20	15.4 ± 0.12	6	15-16	15.5 ± 0.22
Взрослые (4+ и старше)						
Масса тела	1	920	-	-	-	-
Длина тела	3	430-435	433.3 ± 1.7	-	-	-
Длина хвоста	3	160-165	161.7 ± 1.7	-	-	-
Число позвонков в хвосте	3	15	15 ± 0	-	-	-

половины охотничьей выборки. Преобладание самок среди молодых зверьков у соболей, (как и у куниц) связано не только с их более частой рождаемостью, но и большей подвижностью. Самки-сеголетки интенсивнее, чем самцы, заселяют освободившиеся в результате промысла (или иным причинам) участки. Как и куницам, для участия в

**Структура популяции соболя по промысловой пробе
с сопредельной с заповедником территории
(1960/61–2001/02 гг.)**

Параметры	Возраст							
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Соболь								
Соотношение по полу (самец/самка)	168/216	51/57	47/12	72/7	1/-	1/-	1/-	-
Достоверность различий по χ^2	6**	N.S.	20.7**	53.5***	-	-	-	-
Кидас								
Соотношение по полу (самец/самка)	98/60	46/20	38/5	55/1	1/-	1/-	-	2/1
Достоверность различий по χ^2	9.1**	10.2**	25.3**	52***				

Примечание: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, N.S. – значения не достоверны.

размножении в следующем году им важно найти и занять индивидуальный участок в год рождения. Выселение молодых самок способствует расселению вида. В неопромышленых угодьях большая часть территории занята взрослыми особями, среди которых преобладают самцы. Их преобладание может снизить темп роста популяции на непромышленной территории (Сокольский, 1967).

Размножение. 22 исследованные самки соболя в возрасте 0+ – 1 год были инфантильными. У двух самок в возрасте 2+ и 3+, добытых 10 марта 1961 г. и 23 марта 1965 г., в матке было по 5 эмбрионов. У 24 самок в возрасте 2+ и 3+ в яичниках находилось от 2 до 6 желтых тел, в среднем 3.08 ± 0.22 .

По данным Е.Д.Ильиной (1952), гибриды соболя и куницы (кидасы) плодовиты. У шести самок кидаса в возрасте 2+ и 3 года в яичниках было от 2 до 4 желтых тел, в среднем 3.0 ± 0.37 .

Питание. По питанию соболь (как и его гибрид – кидас) – всеядные звери, набор их кормов составляет более 40 видов.

Сравнение питания сеголеток и зверей более старших возрастов проведено Ю.П.Язаном (1972), С.М.Сокольским и Н.М.Полежаевым (Млекопитающие ..., 1998). Молодые зверьки соболя и кидаса (куницы в меньшей мере) чаще ловят и поедают полевков, чем взрослые (разница

Питание соболя и кидаса (встречаемость корма в % к числу желудков и кишечников с содержимым) в промысловые сезоны 1960/61 – 2001/02 гг.

Вид корма	Соболь (n = 328)	Кидас (n = 175)
Полёвки	45.4	48.6
Водяная крыса	-	-
Землеройки-бурозубки	5.8	5.1
Крот	1.5	1.1
Мышевидные не определенные	10.9	7.4
Белка	7.0	5.7
Летяга	0.6	-
Бурундук	-	-
Заяц-беляк	-	0.6
Американская норка	0.3	-
Ондатра	0.6	0.6
Рябчик	10.1	8.6
Глухарь	1.2	1.7
Тетерев	0.6	-
Белая куропатка	0.3	-
Птицы не определённые	12.2	5.1
Яйца птиц	1.5	1.1
Лягушка	0.9	1.7
Осы	0.3	1.1
Падаль (трупы копытных)	2.7	3.4
Лох (павшая сёмга)	2.1	1.7
Хариус	-	0.6
Кедровый орех	17.4	20.6
Рябина, плоды	0.9	1.7
Голубика, ягоды	-	-
Брусника, ягоды	0.6	0.6
Черника, ягоды	0.6	-
Черёмуха, ягоды	0.3	0.6

статистически достоверна), что было отмечено еще Ю.П. Язаном (1972). Взрослые соболи и кидасы, особенно самцы, гораздо чаще ловят белок, но в питании кидасов белка занимает меньший удельный вес, чем в питании соболей (и куниц). Кедровый орех взрослые звери всех видов поедают чаще, чем молодые. Таким образом, в частоте ловли и поедания полевок молодые превосходят взрослых, но те чаще ловят

более труднодоступную добычу и более успешно отыскивают в снегу кедровый орех. Однако разница не всегда статистически значима. Питание соболя, как и кидаса, несмотря на потребление одного набора кормов, отличается от питания куницы, что описано П.Б.Юргенсоном (1947), Ю.П.Язаном (1972), С.М.Сокольским и Н.М.Полежаевым (Млекопитающие ..., 1998). Все авторы указывают на значительно меньшую долю белки в рационе соболей и кидасов по сравнению с куницей. Это подтверждается и нашими данными (табл. 127).

Соболь, как и кидас, реже поедает белок ($p < 0.001$ по критерию Фишера), а полевок – чаще, чем куница (см. раздел «Куница»), но разница не так убедительна. При объединении в одну группу полевок и «мышевидных, не определенных» разница будет достоверной. ($p < 0.001$). С большой долей вероятности можно утверждать, что среди «мышевидных, не определенных», большую часть составляют полевки, как самые многочисленные мелкие млекопитающие региона.

По частоте поедания других видов корма разницы в питании соболя и куницы нет или она незначительна. Кедровые орехи куньи поедают примерно с одинаковой частотой, достоверной разницы встреч этого корма у отдельных видов нет. Максимальная встречаемость этого корма у кидасов. Соболь (и кидас) реже ловит и поедает глухаря, а также насекомых.

Анализ экскрементов, собранных в предгорном районе и, по нашим расчетам (на основании состава промысловой пробы из района), на 2/3 принадлежащих соболю и кидасу, показал примерно такое же соотношение кормов, что и при анализе желудков (табл. 128).

Доля мелких млекопитающих и кедровых орехов достоверно выше в экскрементах из предгорного района, то есть у соболя и кидаса, чем из равнинного (см. раздел «Куница») (соответственно $F = 20.7$, $P < 0.001$; $F = 20$, $P < 0.001$). Для соболя (и кидаса) мелкие млекопитающие – это основной корм в течение круглого года, а кедровые орехи при большом распространении в предгорном районе кедра играют значительную роль в их питании. Насекомые встречаются в 2 раза реже, чем у куницы, и это преимущественно осы. Из ягод чаще встречались рябина и черника.

Численность и ее динамика. По данным В.И.Белоусова, в 1912 г. в добыче охотников бывшего Чердынского уезда соболь составлял 11.6%, кидас 26.9%, большая часть добычи приходилась на куницу (Юргенсон, 1947).

О состоянии численности соболей с момента организации заповедника до начала 60-х гг. можно судить по работам П.Б.Юргенсона (1947), Теплова и Тепловой (1947), Теплова (1960), Язана (1962). Ко времени организации заповедника соболь на его территории был редок и в небольшом числе сохранился только в восточной предгорной части заповедника. В 1930-1935 гг. соболя добывали 13%, кидаса –

**Состав экскрементов Martes в предгорном районе
(1960–2002 гг.)**

Вид корма	Ноябрь-апрель (n = 1105)		Май-октябрь (n = 2414)		В среднем за год (n = 3519)	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Полёвки	504	45.6	1327	54.9	1831	52.0
Мышевидные не опред.	170	15.4	346	14.3	516	14.7
Водяная полёвка	10	0.9	13	0.5	23	0.7
Лесной лемминг	1	0.1	17	0.7	18	0.5
Бурозубки	73	6.6	291	12.0	364	10.3
Крот	13	1.2	30	1.2	43	1.2
Кутора	3	0.3	1	0.04	4	0.1
Белка	94	8.5	36	1.5	130	3.7
Летяга	16	1.4	14	0.6	30	0.8
Бурундук	1	0.1	3	0.1	4	0.1
Ондатра	7	0.6	1	0.04	8	0.2
Заяц-беляк	2	0.2	2	0.1	4	0.1
Рябчик	30	2.7	16	0.7	46	1.3
Глухарь	10	0.9	3	0.1	13	0.4
Большой пёстрый дятел	4	0.4	-	-	4	0.1
Клёст	9	0.8	-	-	9	0.3
Птицы не определенные	134	12.1	279	11.6	413	11.7
Яйца птиц	16	1.4	49	2.0	65	1.8
Ящерица	-	-	19	0.8	19	0.5
Лягушка	12	1.1	72	3.0	84	2.4
Падаль (лось, бобр, кости млекопитающих, не опред.	11	1.0	4	0.2	15	0.4
Насекомые: жуки, осы	32	2.9	235	9.7	267	7.6
Кедровый орех	363	32.8	217	9.0	580	16.5
Рябина, плоды	1	0.1	37	1.5	38	1.1
Черника, ягоды	-	-	191	7.9	191	5.4
Малина, ягоды	-	-	55	2.3	55	1.6
Чёрная смородина, ягоды	-	-	16	0.7	16	0.5
Красная смородина, ягоды	-	-	9	0.4	9	0.3
Черёмуха, плоды	1	0.1	11	0.5	12	0.34
Прочие ягоды	-	-	13	0.5	13	0.4

7%. В 1940–41 гг. в бассейне р. Елма (предгорный район, сопредельная территория) в добыче охотников кидас составлял 35%. В настоящее время в этом районе преобладают соболь и кидас.

Плотность населения куных в районе заповедника

Зимние сезоны	Предгорный район			Равнинный район		
	Площадь (тыс. га)	Учтено особей		Площадь (тыс. га)	Учтено особей	
		всего	на 1000 га		всего	на 1000 га
1960/61*	8	17	2.1	-	-	-
1961/62*	8	20	2.5	-	-	-
1962/63	10	13	1.3	12	7	0.6
1963/64	5.5	8	1.4	8	6	0.7
1964/65	6	9	1.5	9.6	7	0.7

В течение по крайней мере последнего десятилетия численность соболя (и кидаса) находится на высоком уровне. По очень грубой оценке в заповеднике она составляет 750-800 особей, во время миграций соболей с востока может достигать 1000 и более особей.

По данным заготовок на сопредельной территории следует, что периоды наибольшего обилия куных приходились на середину 60-х и 80-х гг. XX века. В дальнейшем количество заготавливаемых шкурок снизилось, что, на наш взгляд, связано не со снижением численности куных, а является последствием ликвидации государственной монополии на заготовку пушнины. Пушнина не сдается охотниками государству, утечка ее составляет примерно 25-38% от общего числа добытых зверьков.

С начала 60-х гг. были начаты учеты куных маршрутно-окладным методом. На территории гослесфонда учет проводили путем подсчета добытых на известной территории куниц и соболей и учета оставшихся после окончания промысла.

Данные о плотности населения куных, полученные маршрутно-окладным методом в период 1960-65 гг., представлены в работе автора (Сокольский, 1967) и табл. 129, а за период 1973-2002 гг. в табл. 130. Показатели плотности представлены в целом по роду *Martes*, без разделения на куниц, соболей и кидасов, т.к. по следам их может отличить не каждый учетчик.

Очевидно, что плотность населения куных в равнинном районе всегда была ниже. Это связано в первую очередь с более низкой численностью основных кормов куницы и соболя – лесных полевок и других мелких млекопитающих.

Плотность населения куных в предгорном районе со временем повышалась и достигла максимума в конце 80-х – 90-е гг. XX века. На наш

**Плотность населения куниц и соболей по данным
учета маршрутно-окладным методом
(особей на 1000 га)**

Год	Равнина	Предгорья	Год	Равнина	Предгорья
1973	0.34	-	1990	1.2	4.5
1974	0.34	-	1991	0.17	3.0
1975	0.5	-	1992	0.34	4.0
1976	0.7	-	1993	0.51	2.6
1977	0.34	-	1994	0.17	4.2
1978	0.7	-	1995	0	4.4
1979	0.17	1.9	1996	0.34	4.0
1980	0.8	2.0	1997	0	3.2
1981	0.35	1.8	1998	0.51	4.1
1982	0.7	2.1	1999	0.17	2.1
1983	0	2.5	2000	0.17	3.3
1984	0.3	2.9	2001	0	3.0
1985	1.0	2.8	2002	0.34	не проводился
1986	0.51	2.8	n	30	23
1987	0.68	3.1	lim	0 - 1.2	1.8 - 4.4
1988	0.43	3.1	M ± m	0.4 ± 0.05	3.1 ± 0.18
1989	0.34	4.0			

взгляд, это связано с увеличением доли соболей и кидасов в популяции, что хорошо видно по соотношению видов в промысловых пробах, регулярно собираемых на сопредельной территории (табл. 131-132).

Видно, что доля соболей в смешанной популяции куных постепенно повышалась. Доля кидасов в 1978-1991 гг. была наиболее высокой; это произошло в период массовой миграции соболей из-за Урала. Интенсивное перемешивание популяций двух видов способствовало гибридизации. В дальнейшем, когда соболи в популяции стали преобладать, процесс гибридизации замедлился.

Соболь (и кидас) создают и могут поддерживать более высокие плотности (Млекопитающие ..., 1998). Питаясь полевками и кедровыми орехами, они не так зависят от численности белки, как куница. Существует отрицательная взаимосвязь ($r = -0.51$; $p < 0.01$) между плотностью населения куных на 1000 га в предгорном районе и долей куниц в промысловых пробах. Иными словами, чем меньше плотность населения рода *Martes*, тем больше в смешанной популяции куниц и меньше соболей и кидасов. Одна из главных причин увеличения чис-

**Соотношение куницы, кидаса и соболя
в промысловых пробах (%)**

Годы	n	Куница	Кидас	Соболь
1960/61	92	75.0	6.5	18.5
1961/62	91	72.5	2.2	25.3
1962/63	31	83.9	-	16.1
1963/64	42	64.3	14.3	21.4
1964/65	34	67.7	14.7	17.6
1965/66	59	67.8	10.2	22.0
1966/67	22	81.8	18.2	-
1967/68	42	52.4	16.7	30.9
1968/69	55	58.2	9.1	32.7
1969/70	19	78.9	15.8	5.3
1970/71	28	71.4	17.9	10.7
1971/72	30	73.3	20.0	6.7
1972/73	70	70.0	10.0	20.0
1973/74	60	75.0	16.7	8.3
1974/75	44	79.5	2.3	18.2
1975/76	11	54.5	18.2	27.3
1976/77	40	50.0	17.5	32.5
1977/78	32	9.4	18.7	71.9
1978/79	9	33.3	33.3	33.3
1979/80	32	34.4	18.7	46.9
1980/81	25	32.0	40.0	28.0
1981/82	32	34.4	28.1	37.5
1982/83	29	27.6	37.9	34.5

ленности соболя в предгорном районе – высокая плотность его населения к востоку от Урала. Оттуда происходят периодические миграции в западном направлении. Соболи-мигранты доходят до равнинного участка. Здесь их периодически добывают местные охотники. Самые сильные миграции соболей из-за Урала на запад наблюдали в 1977/78, 1996/97, 2001/2002 гг. Эти миграции могли быть связаны с высокой численностью и недостатком корма (кедровый орех, полевки) в местах размножения соболей.

Дальнейшему продвижению соболя на запад может препятствовать недостаточная кормовая база. В равнинном районе, занятом преиму-

Годы	n	Куница	Кидас	Соболь
1983/84	17	53.0	23.5	23.5
1984/85	54	14.8	42.6	42.6
1985/86	58	20.7	48.3	31.0
1986/87	42	19.0	35.7	45.3
1987/88	66	21.2	39.4	39.4
1988/89	45	20.0	35.6	44.4
1989/90	30	13.3	36.7	50.0
1990/91	38	2.6	42.1	55.3
1991/92	7	42.8	42.8	14.3
1992/93	22	36.4	13.6	50.0
1993/94	25	24.0	20.0	56.0
1994/95	15	20.0	6.7	73.3
1995/96	73	13.7	26.0	60.3
1996/97	69	8.7	18.8	72.5
1997/98	37	35.1	13.5	51.4
1998/99	42	33.3	9.5	57.2
1999/00	35	37.2	11.4	51.4
2000/01	29	41.4	17.2	41.4
2001/02	85	24.7	14.1	61.2
n	42	42	41	41
lim	7-92	2.6-83.9	2.2-48.3	5.3-73.3
M ± m	41± 3	43.6±3.7	21.6±1.9	36.2±2.9

щественно сосняками, гораздо меньше полевков, а количество кедра в насаждениях уменьшается по мере движения к западу.

Таким образом, с середины 70-х гг. в населении кунных начала увеличиваться доля соболей, и их преобладание сохраняется до настоящего времени. Эти изменения связаны с увеличением плотности населения соболя к востоку от Урала и изменениями в состоянии кормовой базы куницы и соболя.

Факторы, влияющие на численность кунных. Безусловно, один из основных факторов, определяющих благополучие популяции куницы и соболя – это обилие основных кормов кунных, в первую очередь полевков и других мелких млекопитающих. Количество и выживаемость сеголеток кунных в периоды высокой численности полевков возрастает. Корреляция между количеством отловленных в беличьи ловушки красных полевков и долей сеголеток куниц и соболей в промысловых пробах за 31 год составляет +0.49 для равнинного и +0.54 для предгорного районов. Между обилием рыжей полевки и долей сеголеток в промысло-

**Соотношение куниц и соболей в промысловых пробах
из равнинного и предгорного района
(1960 – 2002)**

Вид	Равнинный район		Предгорный район	
	абс.	%	абс.	%
Куница	226	90.0	524	35.9
Соболь	8	3.2	627	42.9
Кидас	17	6.8	310	21.2
Сумма	251	100	1461	100

вых пробах примерно такая же зависимость ($r = +0.42$ для равнинного и $+0.57$ для предгорного района).

Хотя орехи кедра охотно поедают все куныи рода *Martes*, не замечено увеличения численности ни в год урожая кедровых орехов, ни на следующий. Лишь для куницы в равнинном районе замечено некоторое увеличение численности на следующий год после урожая кедровых орехов ($r = 0.34$, $P \leq 0.07$). Вероятно, это связано с отсутствием сколько-нибудь значительных площадей чистых кедровников.

Определенную роль в динамике численности *Martes* играет обилие белки. Между результатами отлова белки в предгорном районе и долей сеголеток популяции куных коэффициент корреляции составляет $r = +0.37$ ($p \leq 0.05$).

Состояние численности соболя в районе заповедника в начале XXI века относительно благополучно. Между тем на большей части ареала соболя в условиях бесконтрольной добычи численность вида снизилась весьма заметно (Соколов, 2003).

Лесная куница – *Martes martes* Linnaeus, 1758

Распространение. Лесная куница обычна в заповеднике и на окружающей его территории.

Морфологическая характеристика. Морфология и внешний вид куницы достаточно полно описан в работах П.Б.Юргенсона (1947), Н.М.Полежаева (1998) и С.М.Сокольского и Н.М.Полежаева (Млекопитающие ..., 1988) и др.

Лесная куница – зверек среднего размера весом несколько более 1 кг. Самцы крупнее самок. Туловище продолговатое, лапы сравнительно короткие, но гораздо длиннее, чем у полуводных видов куных: выдры и особенно норки. Окраска у большинства особей зимой буро-

**Масса (г) и размеры (мм) лесной куницы
на верхней Печоре**

Признаки	Самцы		
	n	lim	M ± m
Сеголетки			
Масса тела	8	700 -1013	912.6± 38.5
Длина тела	193	330-480	415 ± 1.2
Длина хвоста	191	180-250	213 ± 1
Число позвонков в хвосте	189	16-21	18.3 ± 0.1
Взрослые (1+)			
Масса тела	6	895-1440	1090 ± 75.6
Длина тела	85	330-470	415 ± 2.4
Длина хвоста	84	186-270	215 ± 1.4
Число позвонков в хвосте	79	16-21	18.4 ± 0.11
Взрослые (2+)			
Масса тела	1	975	-
Длина тела	43	355-440	414.8 ± 2.7
Длина хвоста	42	180-250	211.7 ± 2.1
Число позвонков в хвосте	42	16-21	18.3 ± 0.16
Взрослые (3+)			
Масса тела	7	980-1387	1138.9±61.7
Длина тела	68	350-467	420.7 ± 2.2
Длина хвоста	66	180-240	216 ± 1.6
Число позвонков в хвосте	66	17-20	18.3 ± 0.1

ватая, хвост темнее, хорошо выражено горловое пятно оранжевого или белого цвета, резко очерченное по краям и не заходящее на голову. У некоторых особей горловое пятно отсутствует или представлено в виде небольших участков светло-желтого или белого цвета. Величина горлового пятна увеличивается при движении с севера на юг (Полежаев, 1998). Подпушь на туловище голубовато-серого цвета. Немного уступает по весу близкому виду – соболю, но по сравнению с ним – более длиннохвостый зверек. Хвост равен примерно половине длины туловища. Число хвостовых позвонков, как правило, 17-20, хотя бывает и меньше. Длина *os penis* (41.2 ± 0.7), отростки на его дистальном конце образуют замкнутое колечко. Это признаки, отличающие куницу от соболя.

Экстерьерные характеристики вида приведены в табл. 133.

Структура популяции. Более двух третей добываемых куниц явля-

Таблица 133 (окончание)

Признаки	Самки		
	n	lim	M ± m
Сеголетки			
Масса тела	8	557 - 880	721.5±44.2
Длина тела	262	280-430	382 ± 1
Длина хвоста	256	170-230	198 ± 7.6
Число позвонков в хвосте	256	15-21	18.4 ± 0.1
Взрослые (1+)			
Масса тела	6	710-1022	808.5±46.6
Длина тела	62	300-420	382 ± 0.26
Длина хвоста	62	175-225	196 ± 1.3
Число позвонков в хвосте	60	15-20	18.3 ± 0.13
Взрослые (2+)			
Масса тела	2	810-1044	927 ± 117
Длина тела	19	320-415	386 ± 5.3
Длина хвоста	19	180-250	205 ± 3.5
Число позвонков в хвосте	17	17-19	18.4 ± 0.2
Взрослые (3+)			
Масса тела	-	-	-
Длина тела	-	-	-
Длина хвоста	-	-	-
Число позвонков в хвосте	-	-	-
Взрослые (7+ и старше)			
Масса тела	-	-	-
Длина тела	1	450	-
Длина хвоста	1	200	-
Число позвонков в хвосте	1	16	-

ются сеголетками, среди которых преобладают самки (табл. 134). Преобладание самок в младшей возрастной группе у куниц объясняется, на наш взгляд, не только более частой рождаемостью самок, но и их преимущественным расселением на освободившиеся в результате промысла (или иным причинам) участки. Самки-сеголетки наиболее подвижная часть популяции. Им важно найти и занять индивидуальный участок в год рождения, чтобы на следующий год принять участие в размножении. Выселение молодых самок способствует расселению вида. В старших возрастных группах преобладают самцы. В непромысливаемых угодьях большая часть территории занята взрослыми особями, и самцов больше, чем самок. Это может снизить темп роста популяции (Сокольский, 1967).

**Структура популяции куницы по промысловой пробе
с сопредельной с заповедником территории
(1960/61 – 2001/02 гг.)**

Параметры	Возраст							
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Соотношение по полу (самец/самка)	196/272	87/62	45/19	68/-	-	-	-	-/1
Достоверность различий по χ^2	12.3**	4.2*	10.5**	-				

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$.

Размножение. Все исследованные самки куниц в возрасте менее года были инфантильными ($n = 21$). У двух самок в возрасте 2+ лет и одной самки в возрасте 3+ года были соответственно 2, 4, 3 эмбриона. Все куницы были добыты в марте по специальному разрешению. У 33 самок в возрасте 2+ и 3+ в яичниках обнаружено от 1 до 6 желтых тел, средняя плодовитость по числу желтых тел равна 3.18 ± 0.19 .



В июне подростские детеныши лесной куницы начинают вести самостоятельную образ жизни. *Фото Н.Нейфельда*

Питание куницы

(встречаемость корма в % к числу желудков и кишечников с содержимым у зверьков, добытых при активной охоте в промысловые сезоны 1960/61 – 2001/2002 гг.)

Вид корма	Встречаемость (в %) (n = 550)
Полёвки	42.2
Водяная крыса	0.4
Землеройки-бурузубки	7.3
Крот	2.7
Мышевидные не определенные	3.6
Белка	16.2
Летяга	0.4
Бурундук	0.2
Заяц-беляк	-
Американская норка	-
Ондатра	0.4
Рябчик	9.3
Глухарь	3.8
Тетерев	0.5
Белая куропатка	-
Птицы не определённые	9.4
Яйца птиц	3.6
Лягушка	3.3
Осы	1.6
Падаль (трупы копытных)	2.7
Лох (павшая сёмга)	1.4
Хариус	0.2
Кедровый орех	16.4
Рябина, плоды	3.1
Голубика, ягоды	0.5
Брусника, ягоды	1.4
Черника, ягоды	1.1
Черёмуха, ягоды	0.4

Питание. Куница – всеядный зверек, набор ее кормов составляет более 40 видов (табл. 135). Из наиболее часто встречающихся кормов следует отметить полевок (в 42.2% желудков), кедровый орех (16.4%), белку (16.2%), птиц (рябчик 9.3%, глухарь 3.8%, неопределенных 9.4%).

Сравнение питания сеголеток и зверей более старших возрастов

Состав экскрементов Martes в равнинном районе
(1960–2002 гг.)

Вид корма	Ноябрь-апрель (n = 67)		Май-октябрь (n = 229)		В среднем за год (n = 296)	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Полёвки	35	52.2	118	51.5	153	51.7
Мышевидные не определенные	7	10.4	21	9.2	28	9.4
Водяная полёвка	1	1.5	-	-	1	0.3
Лесной лемминг	-	-	1	0.4	1	0.3
Бурозубки	1	1.5	11	4.8	12	4.0
Белка	8	11.9	5	2.2	13	4.4
Ласка	-	-	1	0.4	1	0.3
Бурундук	-	-	1	0.4	1	0.3
Ондатра	-	-	1	0.4	1	0.3
Заяц-беляк	-	-	1	0.4	1	0.3
Рябчик	2	3.0	1	0.4	3	1.0
Глухарь	3	4.5	1	0.4	4	1.4
Большой пёстрый дятел	3	4.5	2	0.9	5	1.7
Белая куропатка	1	1.5	-	-	1	0.3
Клёт	1	1.5	-	-	1	0.3
Птицы не определенные	7	10.4	27	11.8	34	11.5
Яйца птиц	-	-	7	3.0	7	2.4
Ящерца	1	1.5	10	4.4	11	3.7
Лягушка	-	-	3	1.3	3	1.0
Падаль	5	7.5	2	0.9	7	2.4
Насекомые: жуки, осы	2	3.0	45	19.6	47	15.9
Кедровый орех	8	11.9	15	6.6	23	7.8
Рябина, плоды	2	3.0	-	-	2	0.7
Черника, ягоды	4	6.0	22	9.6	26	8.8
Голубика, ягоды	1	1.5	23	10.0	24	8.1
Малина, ягоды	-	-	1	0.4	1	0.3
Красная смородина	-	-	1	0.4	1	0.3
Брусника, ягоды	6	8.9	54	23.6	60	20.3
Клюква, морошка, шиповник	-	-	4	1.7	4	1.4
Еловые семена	-	-	1	0.4	1	0.3
Пихтовые семена	1	1.5	-	-	1	0.3

проведено Ю.П.Язаном (1972) и С.М.Сокольским и Н.М.Полежаевым (Млекопитающие ..., 1998). Молодые куницы превосходят взрослых в частоте ловли и поедания полевок, но взрослые чаще ловят труднодоступную добычу и более успешно отыскивают в снегу кедровые орехи. Взрослые самки куниц ловят белок чаще, чем самцы. Однако разница не всегда статистически значима.

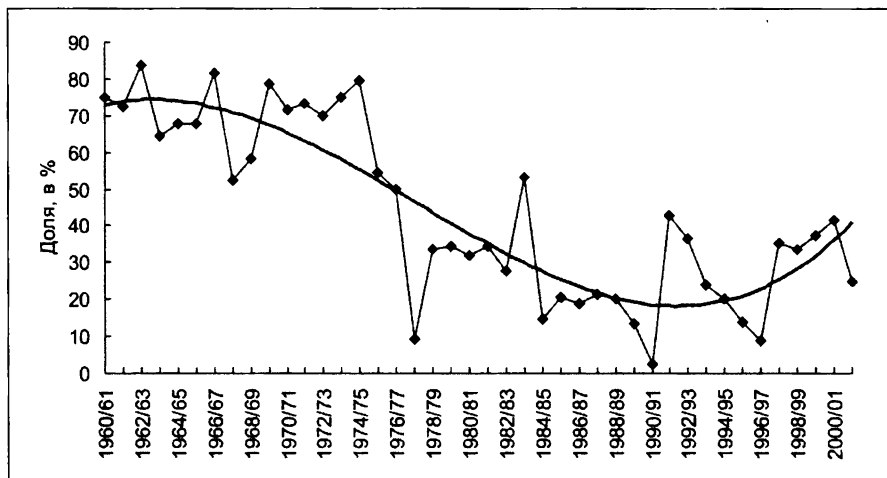
Несмотря на сходство в питании, куница достоверно чаще ($p < 0.001$ по критерию Фишера) поедает белок, чем соболь и кидас. Она чаще ловит и поедает глухаря, а также насекомых, в основном ос – иногда весь желудок наполнен ими. По частоте встреч других видов корма разницы нет или она незначительна. Кедровые орехи куницы поедают примерно с одинаковой частотой.

Анализ экскрементов, собранных в равнинном районе и, по нашим расчетам (с учетом доли вида в промысловой пробе), на 90% принадлежащих кунице, показал примерно такое же соотношение кормов, что и при анализе желудков (табл. 136). Частота встреч белки в куньих экскрементах несколько выше, а мелких млекопитающих ниже, чем в экскрементах соболя (кидаса). Насекомые (жуки и осы) гораздо чаще встречались в экскрементах из равнинного района, то есть у куницы ($F = 18.3$; $P < 0.001$). Примерно половину всех встреч насекомых составляли майские жуки и их личинки, затем навозные жуки и осы. Из ягод чаще встречались брусника и черника, несколько реже – голубика.

Численность и ее динамика. В 1912 г., по данным В.И.Белоусова, в добыче охотников бывшего Чердынского уезда куница составляла 58.8% от добычи куньих (Юргенсон, 1947). До организации заповедника в 1930 г. в популяции преобладали куницы, и численность всех видов куньих была низкой. О состоянии численности куниц с момента организации заповедника до начала 60-х гг. можно судить по работам П.Б.Юргенсона (1947), Теплова и Тепловой (1947), Теплова (1960), Язана (1962). По данным В.П.Теплова (1960), численность куницы достигла предела в предгорном районе заповедника в конце 30-х гг. (через 10 лет после его организации), в равнинном районе – к середине 40-х гг. В настоящее время куница преобладает лишь в равнинном районе. С середины 70-х гг. в населении начала увеличиваться доля соболей, и их преобладание сохраняется до настоящего времени.

В течение по крайней мере последнего десятилетия численность куницы находится на высоком уровне. По очень грубой оценке в заповеднике она составляет 350-500 особей.

Периоды наибольшего обилия заготовки куньих были в середине 60-х и 80-х гг. XX века. В дальнейшем количество заготавливаемых шкурок снизилось, что, на наш взгляд, связано не со снижением численности куньих, а является последствием ликвидации государствен-



ной монополии на заготовку пушнины (пушнина не сдаётся охотниками государству).

Данные о плотности населения куных, полученные маршрутно-окладным методом за период 1960-65 гг., представлены в табл. 127, а за период 1973-2002 гг. – в табл. 128.

Плотность населения куных в равнинном районе всегда была ниже. Это связано в первую очередь с более низкой численностью основных кормов куницы и соболя – лесных полевок и других мелких млекопитающих.

Плотность населения куных в предгорном районе со временем повышалась и достигла максимума в конце 80-х – 90-е гг. XX века. При этом численность куницы не изменилась, но выросла доля соболей и кидасов, что хорошо видно по соотношению видов в промысловых пробах, регулярно собираемых на сопредельной территории (рис. 61).

Куница более других видов куных связана с обилием белок как кормовым ресурсом. Численность белки с 1964 г. до настоящего времени находится на сравнительно низком уровне. Во время подъёмов численности белки, связанных с урожаями еловых семян, увеличивается и численность куницы. Так, корреляция между долей куниц в промысловых пробах за 31 год (1972-2002) и количеством визуально учтенных белок-мигрантов равна $r = 0.51$ ($p < 0.01$). Положительная корреляция найдена между показателями отлова белки на 100 л-с. и долей куниц в промысловых пробах ($r = 0.36$, $p < 0.05$) в равнинном районе. Охотники утверждают, что при сильных миграциях белки куницы перемещаются

вслед за ними. По-видимому, это утверждение верно. Наконец, существует прямая связь между долей куниц в промысловых пробах и частотой встреч белки в питании куниц ($r = 0.49$; $p < 0.01$). На основании этого можно предположить, что снижение доли куниц в смешанной популяции куньих отчасти связано со сравнительно низким уровнем численности белки в период 1964-1996 гг. В равнинном районе куница имеет преимущество перед соболем благодаря обеспеченности кормами. Здесь высока численность глухаря, в добыче которого куница не уступает соболю.

Росомаха – *Gulo gulo* Linnaeus, 1758

Распространение. Обитает на всей территории заповедника.

Морфологическая характеристика. Самый крупный хищник семейства куньих в заповеднике. По внешнему виду росомаха напоминает маленького медведя: та же косолапость, неуклюжесть. На спине шерсть грубая, черная – кажется подстриженной под ершик; по бокам туловища, где шерсть длиннее, тянется светлая полоса – шлея. Северные народности делают из меха росомахи головные уборы или оторочку к капюшонам, так как мех росомахи почти не индевеет. Лапы у росомахи сравнительно короткие, ступни широкие. На подушечках лап и на перепонках между пальцами зимой вырастает грубая шерсть. Раздвигаясь при соприкосновении с поверхностью снега, она увеличивает площадь опоры. Нагрузка на след у росомахи составляет около 22 г на 1 кв. см, наименьшая для хищников весом более 1 кг (Теплов, 1960).

Таблица 137

Размеры росомах, добытых на сопредельной территории

Пол	Возраст	Время добычи	Вес (кг)	Упитанность	Длина (мм)		
					туловища	хвоста	задней ступни
самка	ad	январь 1971	9.5	средняя	-	-	-
самка	3+	февраль 2000		выше средней	725	190	-
самка	0+	декабрь 2001		средняя	665	145	-
самец	ad	март 2002	12.3	средняя	810	230	180
самец	1+	февраль 2002		выше средней	805	195	150

Росомаха сравнительно легко идет даже по рыхлому снегу обычным для большинства кунных аллюром: ставит рядом несколько косо передние лапы и попадает задними лапами в отпечатки от передних.

Весят росомахи 7-17 кг, иногда больше. Имеющиеся немногочисленные данные по морфологии вида приведены в табл. 137. Самки по размеру значительно меньше самцов.

Использование территории. Главная добыча росомахи зимой – северные олени, лоси. В местах зимовок копытных численность росомахи всегда выше. Чтобы найти добычу, зверю приходится пройти иногда не один десяток километров. По длине зимних переходов к ней приближается волк, но росомаха, по нашим наблюдениям, его превосходит. При длинных переходах велик индивидуальный участок зверя. По нашим подсчетам на основании многолетних учетов промысловых животных маршрутно-окладным методом, индивидуальные участки росомах (без разделения по полу) составляли: в предгорном районе около 111 кв. км, в равнинном – 454-714 кв. км (квадраты со сторонами от 10.5 до 27 км.).

В местах, где развит капканный промысел, росомаха часто ходит по охотничьим путикам, доставая из капканов добычу.

Питание. В 1938-1970 гг., по данным В.П.Теплова (1960), в добыче росомахи северные олени и лоси занимали примерно равные доли, в более поздний период лоси преобладали (табл. 138). Без сомнения это вызвано сокращением численности северных оленей.

По данным М.В.Кожухова (личное сообщение), известны 2 случая нападения росомахи на «домашних» лосей. В августе 1966 г. росомаха

Таблица 138

**Питание росомахи по встречам у добычи,
остаткам трапезы**

Вид пищи	Периоды			
	1950–1970 гг.		1971–2002 гг.	
	Число случаев кормёжки	В % к сумме встреч	Число случаев кормёжки	В % к сумме встреч
Лось	16	47.0	40	83.3
Северный олень	16	47.0	5	10.4
Глухарь	2	5.9	1	2.1
Выдра	-	-	1	2.1
Зяц-беляк	-	-	1*	2.1
Число встреч	34	100.0	48	100.0

* Остатки зайца, добытого лисицей

напала на восьмилетнюю лосиху, нанеся ей раны в область шеи. Лосиху удалось спасти и выходить. Двамя неделями позже россомаха напала на 14-летнего быка-кастрата по кличке «Урал». Раны хищник нанес также в область шеи. Травмы оказались настолько серьезными, что лося пришлось забить. Оба лося, подвергшиеся нападению, были здоровыми, находились на вольном выпасе неподалеку от лосефермы. Россомаха не сделала попытку напасть на лосят, которые выпасались поблизости.

По-видимому, таков способ охоты россомахи на крупную добычу. Не в силах сразу одолеть свою жертву, хищник наносит ей раны, преследует ослабевшее животное, а затем «приканчивает».

При случае россомаха ловит выдру, если она встретится далеко от воды, зайцев-беляков, глухарей в лунках. Отмечен случай неудачной охоты на бобра. В экскременте, найденном в марте 2002 г. в предгорном районе, обнаружен кусок шкуры бобра. 27 марта 1996 г. против устья р. Саги найден экскремент россомахи с шерстью летяги и лося. Летягу зверь, вероятно, вытащил из капкана.

Часто добычей россомахи становятся раненые и больные животные. В марте 1960 г. обнаружены следы охоты россомахи на большого северного оленя. Он держался отдельно от основного стада. Россомаха вытранила его и, догнав, прыгнула на спину. От места нападения хищника олень смог пройти всего несколько метров. Запомнился след от погони на последних 50 метрах. Он напоминал знак доллара; по кривой линии бежал олень, стараясь держать в поле зрения хищника, а по прямой – россомаха.

В апреле 1969 г. возле реки Большая Андюга хищник подкрался к жертве в тот момент, когда олень, занятый раскопкой ягеля, опустил голову в снег. У этого оленя россомаха отгрызла и спрятала голову. 23 апреля 1969 г., по наблюдениям П.Лызлова и Ф.Собянина, россомаха вскрыла хатку и съела ондатру на озерке близ кордона Шайтановка.

Иногда хищник устраивается на отдых возле добычи. В феврале 1962 г., подойдя к остаткам северного оленя вплотную, мы вздрогнули от неожиданности, когда из-под них, взметая снежную пыль, выскочила крупная россомаха. По следам мы установили, что поблизости держался другой зверь, и хозяин добычи не желал даже на короткое время расстаться с ней. В.Марчевский и М.Попов однажды подошли к остаткам лося, задавленного волками, и выпугнули из снежной норы россомаху. Зверь лежал в нескольких метрах от падали.

Зимой, однако, известны случаи, когда около крупной добычи или падали (туша лося или северного оленя) собираются 2 (1961 г.) или 3 зверя (1974 г.). По-видимому, россомахи кормятся поочередно. 16 марта 2002 г. А.Богданов наблюдал, как 2 россомахи убежали от туши лося, которого перед тем задрали выше кордона Усть-Ляга.

**Численность росомахи по результатам учета маршрутно-
окладным методом (особей на 1000 га)**

Год	Равнина		Предгорья (10057 га)
	Заповедник (5848 га)	Гослесфонд (6225 га)	
1973	0.17	-	-
1974	0	-	-
1975	0	-	-
1976	0	-	-
1977	0	-	-
1978	0	-	-
1979	0	-	0.1
1980	0	-	0
1981	0	-	0.2
1982	0	-	0.1
1983	0	-	0.1
1984	0	-	0
1985	0	-	0
1986	0	-	0
1987	0	-	0
1988	0	0	0.15
1989	0	0	0

Как и многих куньих, ее иногда губит привычка взбираться на дерево вместо того, чтобы спастись бегством. Зверовая собака по чернотропу или мелкому снегу может загнать росомаху на дерево.

Однажды зимой с самолета мы наблюдали, как с лежки соскочила росомаха, пробежала метров 100, а когда самолет пролетал над ней, нырнула под вывороченный пень и затаилась. Пилот сделал круг над этим местом, но росомаха так и не вышла из укрытия.

Попавшая в капкан росомаха отчаянно сражается за свою жизнь, ломает пружины, выдергивает их из станины, отрывает капкан и уходит с ним. Ю.П.Язан рассказывал, что попавшаяся в капкан росомаха оторвала его от потаска и, прижав его к туловищу, бежала с ним на трех лапах. Ее преследовали несколько километров, но так и не догнали. В погоню включились охотники соседней деревни, передавая по эстафете друг другу, но зверь все же ушел. В.Кудрявцев рассказывал, что ему в капкан, поставленный на куницу, попала росомаха и замерзла. Дужки капкана захватили один палец на передней лапе.

Пытаясь освободиться от капкана, росомаха ломает и стесывает зубы о железо. У таких зверей зубы кажутся спиленными наждаком.

Год	Равнина		Предгорья (10057 га)
	Заповедник (5848 га)	Гослесфонд (6225 га)	
1990	0	0	0
1991	0	0	0.2
1992	0.09	0	0.1
1993	0.09	0	0
1994	0	0	0.15
1995	0	0	0.3
1996	0.34	0	0.2
1997	0	0	0.1
1998	0	0	0.1
1999	0	0	0.2
2000	0	0	0.1
2001	0	0.16	0.1
2002	0	0.07	-
2003	0	0	-
n	31	16	23
lim	0-0.34	0-0.16	0-0.3
M ± m	0.02 ± 0.01	0.014 ± 0.01	0.09 ± 0.02

При необходимости россомаха плавает. 15 июля 1967 г. П.Лызлов наблюдал, как россомаха переплывала р. Б. Шежым в 5 км от устья. 11 марта 1988 г. М.Логинов наблюдал драку двух россомах выше устья р. Ычет-Ляга.

Среди конкурентов россомахи можно назвать волка, но отношения у них не только конкурентные: россомаха может воспользоваться остатками добычи волков. В 1997 и 1998 гг. на учетной площадке величиной 100 кв. км одновременно находились 2-3 волка и 1 россомаха не далее 2-4 км друг от друга. Вероятно, хищники держались у задавленных ими лесей.

Размножение. В размножение россомахи вступают не ранее, чем на втором году жизни. Срок беременности длительный, вероятно, около 10 месяцев. В 50-е гг. прошлого века в конце апреля близ кордона Шежым-Печорский опытный наблюдатель и охотник П.Лызлов добыл самку россомахи, из молочных желез которой выделялось молоко. К сожалению, логова найти не удалось. 15 февраля 2000 г. в предгорном районе на сопредельной территории возле трупа лося, задавленного волками, Г. Лызловым была отловлена в капкан 3-летняя самка россомахи. В рогах матки у нее обнаружено по 2 эмбриона (2 самца и две самки) длина их – 110-115 мм. Вес – 68-70 г. Меньшие размеры и

Число встреч росомахи и ее следов

(по материалам дневников инспекторов охраны и картотеке встреч)

Годы (сезоны)	Равнинный район			Предгорный район					
	Встреч	Особей		Бассейн р. Печоры			Бассейн р. Илыч		
		всего	в т.ч. визуал.	Встреч	Особей		Встреч	Особей	
					всего	в т.ч. визуал.		всего	в т.ч. визуал.
1982/83	1	1		29	30		53	55	2
1983/84	4	4		6	6		57	57	1
1984/85				23	23		39	43	3
1985/86	5	5		38			43		4
1986/87	11	11		встреч - 51; особей - 54; в т.ч. визуально - 3					
1987/88	1	1		18	22		14	17	
1988/89	7	7		20	21		16	17	
1989/90	4	4		8	8		5	5	
1990/91	11	13	3	23	25		17	19	
1991/92	13	14		15	17	1	22	27	1
1992/93	4	4		23	24	1	50	56	2
1993/94	7	8		13	16		28	31	6
1994/95	5	5		25	27	2	13	15	
1995/96	15	21		39	44	1	11	11	1
1996/97	2	2		12	15		4	4	1
1997/98	5	5		3	3	1	11	14	
1998/99	6	6		17	18		18	22	2
1999/00	2	2		8	9		27	30	3
2000/01	4	6		15	17		22	24	
2001/02	2	2		16	17	1	24	26	3

вес относились к самкам. Эмбрионы были голыми, без признаков волосяного покрова.

Структура популяции. В период 1950-2002 гг. в бассейне рек Печоры и Илыча на сопредельной территории добыто 10 самцов и 11 самок росомах. Из этого числа 3 самки были половозрелыми (либо рожали, либо с эмбрионами) в возрасте старше 3 лет. Остальные – в возрасте до 3 лет. Из 10 самцов 3 были в возрасте более 3 лет, остальные звери моложе.

Взрослая росомаха – одиночный зверь. Группами встречаются не распавшиеся выводки или звери во время гона.

**Заготовки шкурок росوماхи
Ильчским коопзверопромхозом**

Сезон	Заготовлено, шт.	Сезон	Заготовлено, шт.	Сезон	Заготовлено, шт.	Сезон	Заготовлено, шт.
1967	9	1976/77	1	1985/86	5	1994/95	3
1968	11	1977/78	1	1986/87	4	1995/96	4
1969	15	1978/79	1	1987/88	3	1996/97	6
1970/71	4	1979/80	2	1988/89	5	1997/98	3
1971/72	2	1980/81	-	1989/90	2	1998/99	9
1972/73	10	1981/82	-	1990/91	4	1999/00	2
1973/74	1	1982/83	1	1991/92	1	2000/01	2
1974/75	4	1983/84	2	1992/93	1	2001/02	5
1975/76	-	1984/85	3	1993/94	2		

Численность. В первые десятилетия после создания заповедника численность росوماхи увеличилась в 4-5 раз (Теплов, 1960). В 1959-1972 гг. росوماхи было много, что связано с пиком численности лосей и северных оленей. В 1978-1982 гг. росوماхи стало меньше, но в 1983-1997 гг. численность вновь несколько увеличилась, что также было вызвано ростом численности лосей в предгорном районе (табл. 139-140).

Колебания численности росوماхи отразились на заготовках шкур на сопредельной территории (табл. 141). Охотники Ильчского промхоза добывали в 1959-1972 гг. в среднем 8 росوماх в год, в 1973-1982 гг. – 1, в 1983-1994 гг. – 3., в 1995-2001 гг. – 4.4 шт.

По приблизительной оценке численность росوماх в заповеднике составляет не менее 10-15 особей, а в периоды высокой численности 20-25 зверей.

В настоящее время популяция росوماхи в районе заповедника не находится под угрозой. Большие резерваты девственной тайги к югу и северу от заповедника в предгорном районе более или менее гарантируют сохранность вида. Изменения в худшую сторону могут произойти в случае интенсивной рубки лесов, проведения дорог и сокращения численности копытных в результате интенсивной охоты. На территории заповедника может сохраниться какое-то количество зверей и их воспроизводство.

Горноста́й – *Mustela erminea* Linnaeus, 1758

Обычный вид, распространен по всему заповеднику.

Вес и размеры самцов значительно превышают вес самок, как у некоторых других куньих (табл. 142).

Данные по линьке отрывочны. У самки, пойманной в беличью ловушку 29 марта, линька была незаметна. 4 апреля встречен горноста́й в зимнем меху. 8, 27 мая и 6 июня наблюдали горноста́ев в летнем меху. Осенняя линька происходит довольно рано. Если 29 сентября встречен горноста́й в летнем наряде, то 2, 3 и 12 октября в разные годы встречали зверьков в зимнем наряде.

По В.П.Теплову (1960), наиболее плотно горноста́й населяет горную часть территории заповедника, начиная от гольцов до долин рек, где численность мелких млекопитающих значительно выше, чем в равнинном районе (личное сообщение А.В.Бобрецова; Летопись природы). Особенно велика там численность водяной полевки. Только в горном районе горноста́й ловился в канавки для отлова мелких млекопитаю-

Таблица 142

Вес (г) и размеры (мм) горноста́я Печоро-Ильчского заповедника

Признаки	Самцы			Самки		
	n	M ± m	lim	n	M ± m	lim
Вес	3	176 ± 10.7	155-190	10	122.8 ± 9.4	85.5-193
Длина туловища	18	247.1 ± 2.4	230-260	18	211.9 ± 3.7	185-248
Длина хвоста	17	96.3 ± 1.8	83-110	17	80.6 ± 2.5	62-98
Длина задней ступни	2	45.8 ± 2.1	43.7-48.0	9	38.5 ± 0.9	34.7-42.6

Таблица 143

Число встреч свежих следов горноста́я на стационарных площадках

Параметры	Равнинный район		Предгорный район (Шежымъю)
	Якша - заповедник	Якша - гослесфонд	
Длина учетных маршрутов, км	120	115	214
Годы учёта	1973-2003 (31)	1988-2003 (16)	1979-2001 (23)
Показатель учета (число следов на 10 км)	0.69 ± 0.17	0.92 ± 0.3	0.64 ± 0.14
lim	0– 4.32	0–3.9	0.05–2.2

щих – в июле-августе 1999 и 2002 гг. 4 зверька – на подгольцовом лугу, 2 – в подгольцовом березняке и 1 – в ельнике папоротниковом.

В других станциях горностаи встречается реже, но присутствует ежегодно. Отчетливо выражена его приуроченность к поймам рек, зарастающим гарям, вывалам. В сомкнутых высокоствольных насаждениях горностаи встречается реже. Во время отлова белок в приречных травяных и зеленомошных ельниках на площадках в равнинном и предгорном районах горностаи время от времени попадались в беличьи ловушки. За период с 1972 по 2002 гг. на площадке в равнинном районе отловлено 11 горностаев (0.22 особи на 10 тыс. ловушко-суток). На площадке в предгорном районе отловлен 41 горностаи (0.61 на 10 тыс. ловушко-суток). Можно заключить, что численность горностаи в предгорном районе приблизительно в 3 раза выше. Однако надо иметь в виду, что на площадке в предгорном районе примерно с 1988 г. горностаи был вытеснен американской норкой, и его численность здесь сильно сократилась. В равнинном районе численность американской норки заметно ниже, и по нашим наблюдениям она не оказала заметного влияния на горностаю.

Наибольшее число встреч следов горностаи отметили на площадке «Якша-госфонд», что выше, чем на заповедной территории (разница недостоверна) (табл. 143). Площадка «Якша-госфонд» представляет собой зарастающие вырубki, возрастом от 2-3 до 45 лет.

Нетронутые лесные массивы сохранились возле болот и в водоохранной зоне близ ручьев, рек и крупных рек.

Горностаи – специализированный хищник, мелкие мышевидные млекопитающие в его рационе доминируют (42.7%), что отражено в табл. 144.

Хотя горностаи может ловить и поедать птиц, белок, лягушек и других животных, его благополучие зависит главным образом от обилия

Таблица 144

Содержимое желудков добытых в капканы горностаев

Вид корма	Встречаемость	
	абс.	%
Полевки	4	28.5
Мышевидные (ближе не определены)	1	7.1
Бурозубки	1	7.1
Птицы (не определены далее)	2	14.2
Лох (приманка)	2	14.2
Другая приманка	4	28.5
Кедровка (приманка)	1	7.1
Число желудков с содержимым	14	

**Соотношение лесных полевок и мелких куньих
в отлове на площадке «Гаревка-Левобережная»**

Год	Фаза численности полевков	Число лесных полевков на 1 мелкого хищника	Число попаданий	
			горно-стай	ласка
1975	рост	383	2	0
1976	пик	76	7	7
1977	депрессия	9	2	1
1978	депрессия	22	3	0
1979	пик	1275	1	0
1980	начало спада	109	6	3
1981	спад	41	9	8
1982	депрессия	33	0	1
1984	пик	587	0	3
1985	спад	67	3	9
1988	пик	1126	0	2
1989	спад	70	2	13
1995	пик	819	0	1
1996	спад	94	2	1
1998	пик	297	0	3
1999	спад	26	0	12
2000	спад	73	0	2
2001	пик	418	1	1
2002	спад	391	0	1

мелких млекопитающих. По В.П.Теплову (1960), главные корма в рационе горностая – полевки, землеройки-бурозубки, тетеревиные птицы. Полевки, как правило, встречаются более чем в половине данных по питанию, бурозубки в 16-27% данных. Численность горностая увеличивается или в год пика полевок или с запозданием на год-два.

Простые подсчеты, полученные делением количества пойманных ежегодно в беличьи ловушки лесных полевок на количество пойманных в те же ловушки горностаев и ласок показывают, что на фазе роста численности полевок на одного хищника приходится гораздо больше жертв, чем на фазе спада и депрессии (табл. 145).

В годы роста и пика численности на одного мелкого хищника по приведенной таблице приходилось в среднем 689 ± 226 полевок, а в годы спада и депрессии – 49 ± 12 или в 14 раз меньше. Исходя из этого, по нашему мнению, горностаи и ласки должны способствовать углублению депрессий и удлинению циклов мелких млекопитающих.

**Заготовки шкурок горностая Ильчским
коопзверопромхозом**

Сезон	Заготовлено, шт.	Сезон	Заготовлено, шт.
1967/68	121	1985/86	226
1968/69	109	1986/87	707
1969/70	487	1987/88	22
1970/71	76	1988/89	55
1971/72	23	1989/90	301
1972/73	163	1990/91	479
1973/74	130	1991/92	131
1974/75	105	1992/93	67
1975/76	154	1993/94	185
1976/77	203	1994/95	226
1977/78	154	1995/96	126
1978/79	180	1996/97	85
1979/80	84	1997/98	90
1980/81	178	1998/99	127
1981/82	157	1999/2000	199
1982/83	507	2000/01	43
1983/84	72	2001/02	23
1984/85	63		

Влияние это усиливается успешным размножением хищников в годы обилия жертв. Горностаю в этом процессе принадлежит особая роль. Обладая продолжительным латентным периодом беременности (Терновский, 1977), горностай увеличивает численность только на следующий год после пика численности полевых. Уместно привести данные о встрече Н.Нейфельдом 26 июня 1989 г. на горе Яныпупунер выводка горностаев: самки и 7 молодых. В 1988 г. был очень высокий пик численности полевых, в 1989 г. – спад. По результатам отлова лесных полевых и мелких куньих в беличьи ловушки в равнинном районе численность горностая возрастает на следующий год после пика красной полевки ($r = +0.63$; $p \leq 0.002$). Еще более заметна связь обилия горностая с численностью рыжей полевки: на следующий год после ее пиков численность горностая увеличивается еще заметнее ($r = +0.84$; $p \leq 0.001$).

После появления и увеличения численности американской норки в предгорном районе замечено уменьшение численности горностая (Сокольский, 2000).

Одним из признаков, отличающих хищников, являются сильные колебания их численности, происходящие вслед за колебаниями численности основных жертв. Такие свойства присущи популяциям горностая и ласки в районе заповедника.

Количество заготовленных шкурок горностая, по данным Илычского коопзверопромхоза, колебалось из года в год до 30 раз (табл. 146). Заготовки горностая колеблются с периодами продолжительностью 3.5 и 4.6 года. Заметим, что примерно с такой же периодичностью колеблется численность их жертв – лесных полевок.

Плотность населения вида в разные годы по Республике Коми изменялась от 1.9 до 37 особей на 1000 га (Млекопитающие ..., 1998). В заповеднике наиболее высокая плотность наблюдается в горном районе, где отсутствует главный конкурент горностая – американская норка. До ее появления на стационаре в предгорном районе численность горностая могла достигать 2-3 особей на км². В настоящее время горностай здесь стал редок. На сопредельной территории в бассейне р. Печора на 20-30 добытых соболей и куниц, 10 американских норок (в среднем) редко приходится 1 максимум 2 горностая (1990-2001 гг.)¹.

Размножение. 7 июля 1981 г. Н.Нейфельд встретил горностаев (самку с 4 молодыми) в верховьях ручья Елперчукель. Выводок обосновался в нише, промытой ручьем в снежнике в горной тундре. Выше упоминалась встреча самки и 7 молодых 26 июня 1989 г. на горе Яныпупунер.

Гибель. 25 сентября 1990 г. в районе Желобов (равнинный район) найден труп самца горностая без головы, передних лап и внутренностей. Рядом Н.Нейфельд нашел перо филина, из чего заключил, что горностай стал его жертвой. 23 ноября 1990 г. найден труп горностая у кордона Изпыред, причина гибели не установлена. В ноябре 2002 г. самка горностая поймана хищной птицей (вид не установлен) и брошена тут же (равнинный район).

Ласка – *Mustela nivalis* Linnaeus, 1758

Самый мелкий хищник из рода *Mustela*. Распространена по всему заповеднику, включая горные тундры.

По литературным данным, основным диагностическим признаком, отличающим *M. nivalis nivalis* от мелкого подвида *M. n. pygmaea* (обитающего в тундре), служит соотношение длины хвоста и ступни. У *M. n. nivalis* размеры хвоста приблизительно в 1.5 раза больше длины ступни, а у тундряного подвида *M. n. pygmaea* хвост короче ступни (Млекопитающие ..., 1998)

¹ Правда, специально горностая здесь не ловят, он попадает в капканы на куницу и норку.

**Вес (г) и размеры (мм) ласок
Печоро-Илычского заповедника**

Признаки	Самцы			Самки		
	n	M ± m	lim	n	M ± m	lim
Вес	33	47.9 ± 2.13	25-72.5	21	52.8 ± 3.3	29-85.6
Длина туловища	35	160.9 ± 1.6	134 -180	22	161.6 ± 3.0	143-194
Длина хвоста	34	25.9 ± 0.75	18-35	20	24.4 ± 0.87	17-30
Длина задней ступни	32	21.7 ± 0.5	15-31.4	19	21.0 ± 0.7	13.3-30.4

По нашим данным отношение длины хвоста к длине ступни у особей, пойманных в равнинном районе заповедника, колебалось от 0.94 до 1.5 в среднем 1.27 (n = 6), у ласок, пойманных в предгорном районе – от 0.9 до 1.18, в среднем 1.11 (n = 17); у зверьков, пойманных в горном районе, на границе леса и горной тундры – от 0.79 до 2.03, в среднем 1.19 (n = 13).²

Вес и размеры ласок сильно колеблются (табл. 147). Это связано в основном с тем, что сеголетки в таблице объединены в одну группу со взрослыми зверьками. Индивидуальная изменчивость взрослых ласок также значительна. Так, 2 беременные самки, пойманные 13 и 19 августа 1991 и 1992 г., весили 49.4 и 58.7, в то время как другие самки, небеременные и некормящие – 56-85 г.

Самки ласок по весу и размерам не отличаются от самцов, в отличие от других куньих. Д.Терновский (1977) считал, что это возможно у мелких миофагов.

Обнаружена существенная разница по весу в снежный и бесснежный периоды. Так, вес 21 самцов, пойманных в июле – сентябре колебался от 34 до 73.5 г, 20 самок – от 31.3 до 85.6 г и в среднем составлял соответственно 53 ± 2.3 г и 54 ± 3.2 г. Вес 7 самцов, пойманных в период с октября по апрель, колебался от 25 до 38 г, в среднем составил 31.8 ± 1.7 г, что достоверно ниже, чем летом (t = 7.4, p < 0.001). Вероятно, зимой ласки испытывают недостаток в пище, сильно худеют, возможна гибель зверьков от голода, особенно при депрессиях мелких млекопитающих. Об этом свидетельствуют резкие колебания численности вида, отмеченные во время ежегодного отлова белок в живоловки в предгорном районе (Млекопитающие ..., 1998). На фазе

² Большинство данных любезно предоставлены А.В.Бобрецовым. Ласки пойманы в канавки для отлова мелких млекопитающих.

роста численности лесных полевков на 1 пойманную ласку приходилось 142-1126 красных и рыжих полевков, на фазе спада их численности – 26-82 шт. При депрессиях жертв мелкие хищники испытывали явный недостаток пищи.

Срок беременности ласки по Д.Терновскому (1977) – 34 дня, т.е. сопоставим со сроками беременности ее основных жертв.

13 и 19 августа 1991 и 1992 г. А. Бобрецовым пойманы две беременные ласки с 6 и 7 эмбрионами, следовательно, спаривание было в июле. 23 августа 2001 г. им же поймана в канавку самка с 4 плацентарными пятнами в рогах матки.

Численность ласки увеличивается на следующий год после пика численности красной ($r = +0.43$; $p \leq 0.02$) и рыжей ($r = +0.76$; $p \leq 0.001$) полевков. На следующий год после пика ласка еще попадает в ловушки, но затем может исчезнуть на 1-2 года.

Приуроченность ласки к различным местообитаниям хорошо прослеживается при отлове зверьков в стационарные беличьи ловушки и канавки. При этом выяснилось, что наиболее предпочитаемые станции – это подгольцовые луга в горном районе и пойменные и зеленомошные ельники (табл. 148).

Основу питания ласки составляют мелкие млекопитающие. Исследовано 5 желудков с содержимым. У 2 зверьков в желудках были землеройки-бурозубки, у 2-х – полевки, одна ласка поймала лесного лемминга. В 4-х экскрементах (2 найдены в апреле, 2 в сентябре) были: шерсть лесных полевков в 2-х, шерсть и остатки серых полевков в 1 и остатки бурозубки – в 1.

Таблица 148

**Приуроченность ласок к различным местообитаниям
по данным А.Бобрецова (канавки) и
автора (беличьи ловушки)**

Стация	Число отловленных ласок	
	абс.	%
Горный район (Яныпурунер)		
Луг подгольцовый	19	38.8
Березняк травянистый подгольцовый	3	6.1
Ельник травянистый	2	4.1
Предгорный район (Гаревка-Левобережная)		
Ельник пойменный	12	24.5
Ельник зеленомошный	13	26.5
Всего	49	100.0

О линьке ласки известно немного. 13 апреля 2000 г. у самца ласки отмечено начало весенней линьки на голове. 8 октября в беличью ловушку в предгорном районе поймана и выпущена ласка внешне вылинявшая, в зимнем наряде.

Плотность населения ласки весьма изменчива. По очень приближительной оценке в ельнике-зеленомошнике во время высокой численности может достигать не менее 11 особей на км². Во время депрессий численность снижается в десятки раз.

Численность ласки по результатам отлова в беличьих ловушки изменяется с периодом длительностью 4.6 года. У красной полевки – наиболее многочисленного вида и одного из основных кормовых объектов ласки – численность колеблется с периодом 4-5 лет.

Вынужденная усиленно охотиться на мышевидных млекопитающих во время спада их численности, по нашему мнению, ласка способствует углублению депрессий жертв и соответственно удлинению их циклов.

Колонка – *Mustela sibiricus* Pallas, 1773

На территории заповедника вид очень редок. Район верхней Печоры можно считать установленной северо-западной границей его ареала, основная часть которого расположена в Сибири. Случаев размножения колонка в заповеднике и на прилегающей территории не отмечено.

По сведениям В.П. и Е.Н.Тепловых (1947), до 1947 г. отмечено лишь 2 встречи, обе – в восточной части заповедника на р. Ильч. Если учесть, что эти сведения получены в период весьма интенсивного пушного промысла, то эти единичные упоминания о колонке можно оценить не как случайные, а отражающие реальную картину распространения вида. В 1967 г. 1 зверек добыт в бассейне р. Ильч.

В середине семидесятых годов случаи добычи колонка при пушном промысле участились. В 1974 г. колонка добыта в бассейне р. Печоры. В 1975 г. 3 колонка добыты на Ильче, в 1976 г. 1 на Печоре. В 1977 г. 1 зверек добыт на Ильче, 1 – на Печоре. Следы колонка в этот год отметил лесник Е.Молчанов в 14 км к юго-востоку от кордона Усть-Ляга.

Последующие встречи вида отмечаются с периодичностью примерно в 10 лет. Так, 19 января 1986 г. инспектор охраны Б. Варанкин нашел труп колонка без головы в р-не р. Пихтовка. Зимой 1985-86 гг. он же добыл колонка самца близ кордона Собинская, на левом берегу Печоры.

В декабре 1998 г. инспектор охраны В.Кудрявцев добыл самца колонка в окрестностях кордона Шежим-Печорский на сопредельной территории. Длина туловища 330 мм, хвоста – 170 мм. В желудке – шерсть полевок. Зверек был средней упитанности.

В ноябре 1999 г. он же добыл у Мелкой Косы, в 4.5 км выше Шежим-Печорского самку-сеголетку. Длина туловища 295 мм, хвоста 155 мм. Упитанность ниже средней, матка инфантильная, в желудке приманка.

В равнинном районе за последние 22 года известны 2 встречи следов колонка.

18 февраля 1980 г. В.С.Лызлов встретил след колонка на сопредельной территории в верхнем течении р. Волосница.

28 декабря 1998 г. Н.Д.Нейфельд видел след колонка в боровом участке заповедника, в 1.5 км выше устья р. Б. Гаревка.

Таблица 149

Сведения о численности европейской норки
(по данным сотрудников заповедника)

Годы	Районы			
	Равнинный		Предгорный	
	следов	встреч	следов	встреч
1959	-	-	3	-
1962	-	-	3	-
1963	-	-	3	-
1964	-	-	3	-
1965	-	-	4	-
1966	1	-	7	-
1967	-	-	3	-
1968	-	-	4	-
1979	-	-	-	2*
1981	1	-	6	-
1982	1	-	7	-
1986	-	-	-	-
1988	-	-	-	-
1989	-	-	-	1
1990	-	-	-	1
1991	-	-	-	2
1992	-	-	-	1
1995	-	-	-	1

* Отловлены в беличью живоловушку.

Европейская норка – *Mustela lutreola* Linnaeus, 1761

Европейская норка по данным В.П. и Е.Н.Тепловых (1947) в районе заповедника не была многочисленной. В период с 1967 по 1982 гг. на сопредельной территории в бассейне р. Илыч все охотники Илычского коопзверопромхоза добывали в год в общей сложности от 2 до 34 европейских норок. С 1983 г. в заготовки начала поступать американская норка. В 1987-88 гг. в заготовки поступило 36 американских и 32 европейских норки. Позднее виды перестали разделять. По материалам заготовок, периоды повышенной численности европейской норки наблюдались в 1967-1969 и 1977-1980 гг. В эти периоды добывали в год от 19 до 34 особей, в среднем – 26. В 1970-1976 гг. был период низкой численности, в год добывали в среднем 5 особей. Появление американской норки, без сомнения, сказалось на численности европейской. Она стала еще более редкой, чем прежде (табл. 149). Американская норка заняла слабо освоенную европейской норкой нишу. Сокращение численности европейской норки могло произойти по классической модели конкурентного исключения. Американская норка весьма плодовита, численность ее в приречных местообитаниях выше, чем численность любого хищника семейства куньих. По Терновскому (1977), при спаривании самца американской и самки европейской норки у последней происходит резорбция эмбрионов.

Встречи европейской норки с 1986 г. приведены только по визуальным наблюдениям и добыче на сопредельной территории, поскольку по следам отличить европейскую норку от американской трудно. На сопредельной территории с 1986 по 1990 гг. было добыто 11 норок.

Имеются данные о 3 самках европейской норки, добытых на сопредельной территории в бассейне р.Илыч между кордонами Шежымдикост и Усть-Ляга (табл. 150).

В настоящее время европейская норка на территории заповедника – исчезающий вид, она нуждается в охране. Однако главная причина сокращения и без того невысокой ее численности не промысел, а

Таблица 150

Размеры самок европейской норки (мм)

Дата добычи	Возраст	Длина туловища	Длина хвоста
17.12.1988	0+	310	120
25.12.1988	0+	310	135
25.10.1990	1+	340	185

заселение водоемов американской норкой. Поэтому единственное, что можно рекомендовать в данной ситуации – усилить промысел американской норки на сопредельной территории. Желательно использовать живоловки, чтобы при попадании в них европейской норки ее можно было выпустить.

Американская норка – *Mustela vison* Schreber, 1777

Распространение. Впервые отмечена в Печоро-Илычском заповеднике на р. Илыч в устье притока Малая Ляга в 1983 г. (Нейфельд, 1986). На сопредельной территории ее добыли в декабре 1982 г. близ кордона Шежим-Печорский. Американская норка быстро расселилась по всему заповеднику, и к северу от границы Республики Коми с Пермской областью в бассейн реки Березовки и р. Печоры в равнинном районе. Американская норка могла проникнуть в бассейн верхней Печоры с юга и юго-востока из Свердловской и Тюменской областей. В Свердловской области с 1934 г. было выпущено с целью акклиматизации около 700 зверьков (Кузьминых, 1985). В Тюменской области акклиматизацию проводили до 60-х гг. XX века. Северную границу распространения вида в середине 80-х гг. в Тюменской обл. А.Синицын (1988) проводил примерно в 150 км к юго-востоку от мест первого обнаружения нами норки в верховьях Печоры. На юге Республики Коми американская норка появилась в бассейне р. Летки в 1985 г. К настоящему времени ее численность на р. Летке увеличилась. Она проникла в бассейн р. Сысолы до ее устья и в р. Вычегду.

Морфологическая характеристика. Туловище длинное, плотное, на коротких лапах с относительно длинным хвостом (табл. 151-152). У большинства особей на нижней губе, шее, груди и брюшке встречаются белые пятна. Размеры и конфигурация их варьируют. Цвет волосяного покрова темный, почти черный, иногда буроватый. Самцы крупнее самок.

Многие зверьки, добытые в бассейнах рр. Печоры и Илыча, имели толстый слой подкожного жира, особенно в паховой области. Это указывает на то, что американская норка не испытывает недостатка в пище (табл. 153).

Местообитания. Американская норка, ведущая полуводный образ жизни, предпочитает участки рек с медленным течением, зимой часто встречается вблизи открытых участков рек. Порожистых участков явно избегает и посещает их при переходах, расселении. По горным ручьям может заходить довольно высоко, в верховья р. Егро-Ляги, но постоянно в таких местах не живет. Может удаляться от реки на несколько километров во время переходов из одного бассейна в другой. Очень

**Вес (г) и размеры (мм) американских норок
Печоро-Ильчского заповедника**

Промеры	Длина туловища	Длина хвоста	Длина задней ступни	Вес в шкурке
Самцы				
Число особей	9	9	4	9
$M \pm m$	369 ± 5.4	192 ± 3.7	63 ± 1	674 ± 78
lim	340-390	177-215	60-65	570-1100
Самки				
Число особей	1	1	1	1
$M \pm m$	330	170	-	400
lim				

**Промеры тушек американских норок
Печоро-Ильчского заповедника, мм**

Промеры	Возрастные группы			
	0+	1+	2+	3+
Самцы				
Длина туловища ($M \pm m$)	367 ± 1.8	382 ± 2.1	389 ± 3.6	411 ± 11
lim	300-420	340-420	360-428	385-430
Число особей	100	59	20	4
Длина хвоста ($M \pm m$)	185.6 ± 1.6	191 ± 2	195 ± 3.3	189 ± 7.2
lim	140-217	140-235	165-222	180-210
Число особей	97	58	20	4
Самки				
Длина туловища ($M \pm m$)	331 ± 1.5	341 ± 3.4	316 ± 17.2	-
lim	255-375	320-375	250-350	-
Число особей	93	17	5	-
Длина хвоста ($M \pm m$)	166 ± 1.6	171 ± 2.9	172 ± 5.8	
lim	95-205	150-190	160-190	-
Число особей	92	17	5	-

Упитанность американских норок на основании анализа тушек

Половые группы	Возрастные группы										Итого
	0+			1+			2+			3+	
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	III	
Самцы	9	11	36	2	8	27	1	-	8	2	104
Самки	12	13	32	-	1	8	-	-	3	-	69
Σ	21	24	68	2	9	35	1	-	11	2	173
в %	21.2	18.6	60.2	19.6	4.3	76.1	8.3	-	91.7	100	100

Примечание. Упитанность: I – низкая, II – средняя, III – высокая.

любит посещать курьи и старицы вблизи основного русла, устья рек и ручьев, обследовать захламленные буреломом приречные ельники, где успешно охотится на мелких млекопитающих, птиц, земноводных. Судя по скорости, с какой американская норка освоила верховья Печоры и Илыча, перемещения расселяющихся особей на десятки километров за короткое (1-2 месяца) время – обычны.

Убежища. В качестве убежищ американская норка использует норы. 29 июня 1984 года Н.Нейфельд нашел на берегу р. Ляга-Вож в глинистом берегу нору американской норки; у входа лежало несколько сотен экскрементов, скопившихся не менее чем за 2 года. Тут же были остатки чирка-свистунка, зайчонка, белки.

Два других временных убежища норки сделали у стены избушки, заложенной в один ряд дровами. Норка облюбовала пространство между стеной избушки и дровами, натащила туда мха и сухой травы. У входа в убежище была уборная с несколькими десятками экскрементов. Вероятно, норку привлекли отбросы – возле избы и внутренности рыбы – на берегу Печоры.

Активность и поведение. Норки активны в любое время суток. Зимой во время оттепели зверьки часто появляются на поверхности снега, в сильные морозы сокращают активность и передвигаются по подледным пустотам. Весной во время гона активность повышается, и в это время (конец марта – апрель) часто можно встретить парные следы.

Пожалуй, в верховьях Печоры нет другого вида куньих, столь безбоязненно относящихся к человеку. Возможно, это связано с тем, что некоторые зверьки убежали со звероферм, где проводили отбор на способность к приручению, и их потомки сохранили это свойство.

Так, осенью 1991 г. молодая норка стащила с полки, находящейся на высоте 1.6 м в сенях избушки, тетерева через 15 минут после того,

как его туда положили. Она безуспешно пыталась проташить тетерева в пространство между досками, и добычу у нее отобрали. Норка отпустила птицу с явной неохотой. Ей принесли немного внутренностей щуки из лодки, которая находилась метрах в 30. Она быстро сообразила, где можно пожить, и в течение короткого времени перетаскала все внутренности в свою кладовую недалеко от избы.

Норки забирались в кладовые; известны четыре случая нападения на домашних кур. Жертвами норки стали 24 птицы.

Оставленную в лодке без присмотра дичь или рыбу норка обязательно утащит. Несмотря на короткие лапы, норка довольно хорошо лазает по срубам, толстым деревьям. Однажды зверек утащил из-под крыши сарая оставленную там глухарку, уволок ее к реке, сплавил по воде и, видимо, съел.

Иногда норка попадает в беличьи живоловки, установленные на земле или у деревьев на высоте 1-1.5 м от земли. Ее привлекает запах белок, полевок, птиц; она стремится обследовать все укромные места, где можно чем-либо пожить.

Подобно выдре, зимой норка иногда скатывается со склонов на брюхе, подгибая лапы к туловищу и оставляя характерный след. В рыхлом снегу делает подснежные ходы, проходя до нескольких десятков метров таким способом.

Во второй половине 90-х гг. американская норка стала регулярно обследовать канавки для учета мышевидных млекопитающих в районе стационара Гаревка-Левобережная (предгорный район). А.В.Бобрецов обнаружил, что канавки регулярно проверяет американская норка, вытаскивая из конусов попавших туда зверьков. Бурузубок она обычно выкидывала тут же, а полевок, видимо, съедала. В некоторые годы почти все канавки (от 5 до 6 на расстоянии до 1.5 км) проверяли 2-3 норки. В августе 1999 г. норка настолько мешала работе, что некоторые канавки пришлось закрыть. В конце концов норку отловили и выпустили в 2 км выше по р. Печоре.

Структура популяции. Самую большую долю в популяции американской норки в начале заселения составляли взрослые самцы, позже – молодые самцы и самки (табл. 154). Доля молодых и взрослых самцов снижалась с 89% в начале заселения территории до 46–57% по мере ее освоения. Таким образом, в авангарде расселяющейся популяции преобладали самцы. Затем после начала размножения на освоенной территории доля молодых в популяции возрастала.

Взрослые самки в промысловых пробах – самая малочисленная группа. Возможно, это не отражает их истинную численность, а связано с большей осторожностью и скрытностью, а также меньшими, по сравнению с самцами, размерами индивидуального участка (Синицын, 1988). В то же время значительная доля взрослых и молодых самцов в

**Структура промысловых проб из популяции
американских норок (бассейн рек Печоры и Илыча,
сопредельная территория) в % к п.**

Сезоны	п	Самцы		Самки	
		1+ и старше	0+	1+ и старше	0+
1984-86	9	77.8	11.1	-	11.1
1986/87	14	42.8	35.7	7.1	14.3
1987/88	12	50.0	8.3	8.3	33.4
1988/89	42	38.1	33.3	4.8	21.8
1989/90	38	28.9	31.6	7.9	31.6
1990/91	21	23.8	33.3	9.5	33.3
1991/92	13	7.7	38.5	15.3	38.5
1992/93	14	28.6	35.7	7.1	28.6
1993/94	14	42.8	14.3	14.3	28.6
1994/95	18	22.2	33.3	5.6	38.9
1995/96	21	38.1	19.0	4.8	38.1
1996/97	15	26.7	33.3	20.0	20.0
1997/98	14	14.3	50.0	7.1	28.6
1998/99	16	12.5	50.0	12.5	25.0
1999/2000	16	6.2	43.8	6.2	43.8
2000/01	6	16.7	50.0	-	33.3
2001/02	32	25.0	34.4	6.2	34.4

промысле может быть следствием их большей активности и более частого попадания в ловушки.

Питание. В осенне-зимний период основу питания американской норки составляет мелкая рыба (табл. 155).

Среди рыб в питании норки первое место занимает гольян. Зимой и весной гольяны скапливаются в курьях и заливчиках, где есть ключи. Плотность скопления рыб иногда настолько велика, что однажды за 2 замата 10-метровым мелкоячейным неводом в курье близ кордона Шежим-Печорский в апреле было поймано 100 кг этой рыбы.

О питании норки в период с апреля до октября можно судить по результатам анализа экскрементов (табл. 156). Экскременты собраны в основном в предгорном районе на стационаре Гаревка-Левобережная. В бесснежный период доминирующие корма норки – полевки и другие мелкие мышевидные млекопитающие. Бурузубок норка поедает чаще, чем куница или соболь. При случае норка ловит птиц, поедает их яйца, птенцов. Редко ловит и поедает горностая и ласку. По на-

Анализ содержимого желудков американских норок
(в % к числу желудков и кишечника с содержимым)

Вид корма	0+		1+ и старше		В среднем
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
Число желудков с содержимым	53	43	44	11	151
Гольян	24.5	27.9	45.4	54.5	32.4
Налим	13.2	7.0	2.3	18.2	8.6
Хариус	1.9	2.3	-	-	1.3
Бычок-подкаменщик	3.8	2.3	2.3	-	2.6
Голец усатый	3.8	-	2.3	9.1	2.6
Тальма (молодь сёмги)	3.8	4.6	4.5	-	4.0
Окунь	1.9	-	-	-	0.7
Лох (погибшая после нереста семга)			2.3	-	0.7
(горный район)	26.4	23.2	27.3	27.3	25.8
Лягушка	5.7	9.3	2.3	9.1	6.0
Моллюски	-	2.3	-	-	0.7
Куры домашние	3.8	-	-	-	1.3
Утка не определена	-	-	2.3	-	0.7
Оляпка	3.9	-	-	-	1.3
Птица не определена	1.9	-	-	-	0.7
Полёвки	5.7	2.3	15.9	-	7.3
Бурозубки	1.9	-	4.5	-	2.0
Мышевидные не опред.	11.3	7.0	4.5	-	7.3
Личинки насекомых	1.9	-	2.3	9.1	2.0
Осы	-	-	2.3	-	0.7
Приманка	7.5	16.3	15.9	-	11.9
Падаль	-	4.7	2.3	-	2.0
Водоросли	1.9	-	-	-	0.7
Не определённые остатки, волосы и пр.	1.9	4.7	-	-	2.0

шему мнению, вероятно, сокращение численности горноста, куницы, соболя и в меньшей степени ласки в районе стационара вызвано конкуренцией с американской норкой за один и тот же пищевой ресурс (мелкие млекопитающие) и прямым преследованием мелких куньих (горноста, ласка). Большую долю в питании составляют лягушки.

Состав экскрементов американских норок (%)

Вид корма	Сезоны			В среднем
	Апрель - май (n = 9)	Июль - август (n = 104)	Сентябрь - октябрь (n = 113)	
Полёвки	33.3	38.5	57.5	47.8
Бурузубки	-	25.9	17.7	20.8
Лесной лемминг	-	2.9	1.8	2.2
Крот	-	1.9	0.9	1.3
Кутора	-	0.9	-	0.4
Горноста́й	-	0.9	-	0.4
Ласка	-	-	0.9	0.4
Мышевидные не опр.	33.3	3.8	6.2	6.2
Лягушка	55.5	40.4	26.5	34.1
Окунь	-	1.9	2.6	2.2
Гольян	11.1	1.9	1.8	2.2
Бычок подкаменщик	-	0.9	0.9	0.9
Хариус	-	0.9	2.6	1.8
Рыба мелкая не опр.	-	5.8	7.1	6.2
Ящерица	-	1.9	-	0.9
Птицы не определены	11.1	11.5	9.7	10.6
Яйца птиц	11.1	-	-	0.4
Насекомые (жуки, осы)	33.3	9.6	0.9	6.2
Моллюски	-	0.9	1.8	1.3
Падаль	-	0.9	-	0.4
Черёмуха, плоды	-	-	0.9	0.4
Красная смородина	-	0.9	-	0.4
Малина, ягоды	-	0.9	0.9	0.9
Черника, ягоды	-	0.9	-	0.4
Кедровый орех	11.1	-	0.9	0.9

Летом и осенью в рационе американской норки увеличивается доля мелких млекопитающих, лягушек, насекомых и сокращается доля рыб.

Аналогичные особенности питания норки отметил А.Синицын (1988, 1992) для Западной Сибири.

Основные корма американской норки на Алтае по Д.Терновскому (1977) – рыба – 54.9%, полевки – 50.2%, на третьем месте насекомые – 25.6%.

Сотрудники заповедника наблюдали американских норок с добычей: с хариусом – 2 раза, с налимом – 4, с окунем – 1, с зарянкой – 1, лягушкой – 3 раза. Отмечена успешная охота норки на гольянов. За 5 минут норка добыла и съела 5 крупных гольянов. Отмечена находка возле норы американской норки остатков чирка-свистунка, белки, зайчонка.

Размножение. Гон у американской норки проходит, по-видимому, в конце марта-апреле. В это время активность зверьков увеличивается, чаще встречаются парные следы. 21 марта 1985 г. встречены гонные следы в предгорном районе. 17 апреля 1988 г. в районе корд. Шайтановка В.Кондаков наблюдал двух гонящихся друг за другом американских норок.

Молодые выходят из гнезд в конце июня и, по наблюдениям, до августа держатся вместе с матерью. 25 июня 1995 г. В.Кудрявцев встретил в устье р. Большой Шежым выводок из трех молодых, зверьки дрались и верещали; по размеру они были больше половины взрослых. 1 июля 1994 г. Н.Нейфельд видел на р. Илыч маленького (чуть больше бурундука) щенка американской норки, которого схватила скопа, выпустившая его при приближении лодки. Рядом на берегу визжала и суетилась самка. 4 июля 1992 г. И.Попов наблюдал самку американской норки и трех молодых. Семейство переплывало Илыч. 3 июля 1994 г. встречены самка и три молодых в районе пос. Якши. Ранее выводки отмечали только в предгорном районе, в 40-120 км восточнее. 26 июля 1995 г. четырех молодых и взрослую самку наблюдали в устье р. Гаревки-Левобережной (предгорный район). Зверьки по размеру были чуть меньше матери, плыли гуськом за ней. В сентябре этот выводок распался; молодые держались поодиночке. 6 июля 1996 г. наблюдали выводок норки в равнинном районе: самка и 7 молодых переходили дорогу Комсомольск–Якша. Молодые шли за самкой гуськом, создавая впечатление, что через дорогу ползет черная змея. Такую же картину наблюдали 27 июля в предгорном районе: самка и 7 молодых бежали по галечному берегу гуськом возле устья Гаревки-Левобережной. 22 июля 2001 г. выводок из 5 молодых и самку видели в устье Волосницкой Старицы. В июле 2002 г. выводок (самка и 2 щенка) обитал в Старичке в 4.5 км выше пос. Якша.

В период 1999-2002 гг. встречено 10 выводков американских норок, в них было от 2 до 7 молодых (табл. 157).

Количество щенков в выводках американской норки

По заповеднику	п	Количество самок с числом щенков						В среднем
		2	3	4	5	6	7	
Всего	10	1	3	3	1	-	2	4.2 ± 0.53

Численность. Американская норка быстро освоила территорию заповедника. Это подтверждают данные учетов маршрутно-окладным методом и учеты на постоянном маршруте длиной в 65 км по р. Печоре от кордона Шежим-Печорский до устья р. Манская Волосница (табл. 158).

Таблица 158

Плотность населения норки в феврале – марте по данным учета маршрутно-окладным методом на стационарах по учету промысловых животных и на постоянном маршруте

Год	Особей на 1000 га		Особей на 10 км (65 км)
	«Якша-заповедник», равнинный район, 5848 га	«Шежимью», предгорный район, 10057 га	
1986	0	0.15	3.0
1987	0	0.4	3.0
1988	0	0.3	4.0
1989	0	0.6	8.0
1990	0	0.5	6.0
1991	0	0.65	4.0
1992	0	0.6	3.3
1993	0.1	0	5.0
1994	0.17	0.5	5.0
1995	0.51	0.1	5.1
1996	0	0.3	4.0
1997	0	0.4	3.0
1998	0.17	0.3	2.3
1999	0.51	0.1	1.4
2000	0	0.2	1.7
2001	0.17	0.4	2.3
2002	0.34	не проводился	2.7

**Заготовки шкурок европейской и американской норки
Ильчским коопзверопромхозом**

Сезон	Заготовлено шкурок, шт.		
	Европейская норка	Американская норка	Без разделения по видам
1974/75	11	-	-
1975/76	7	-	-
1976/77	2	-	-
1977/78	17	-	-
1978/79	15	-	-
1979/80	34	-	-
1980/81	16	-	-
1981/82	-	-	-
1982/83	11	-	-
1983/84	33	-	-
1984/85	30	-	-
1985/86	-	-	47
1986/87	-	50	-
1987/88	32	36	-
1988/89	-	-	44
1989/90	-	106	-
1990/91	-	40	-
1991/92	-	-	57
1992/93	-	-	69
1993/94	-	-	111
1994/95	-	-	82
1995/96	-	-	101
1996/97	-	-	61
1997/98	-	-	79
1998/99	-	62	-
1999/2000	-	-	43
2000/01	-	-	32
2001/02	-	-	35

Одним из показателей численности американской норки могут служить также данные заготовок с сопредельной территории – правого берега р. Ильч. До сезона 1985/86 гг. в них присутствовала только европейская норка, от 1 до 34 штук в сезон. В 1985/86 гг. в заготовках появилась американская норка (табл. 159). Снижение заготовок в 1998-2000 гг. вызвано прекращением централизованной закупки пушнины у охотников и не является показателем снижения численности видов.

Число встреч американской норки и ее следов
(по материалам дневников персонала)

Годы (сезоны)	Равнинный район		
	Встреч	Особей	
		всего	в т.ч. визуал.
1985/86	4	4	-
1986/87	3	3	-
1987/88	10	16	2
1988/89	7	7	2
1989/90	4	4	1
1990/91	11	11	2
1991/92	11	15	2
1992/93	10	10	5
1993/94	9	12	4
1994/95	6	6	2
1995/96	15	25	11
1996/97	3	3	2
1997/98	11	11	4
1998/99	12	23	-
1999/00	3	5	1
2000/01	4	9	7
2001/02	16	18	6

Столь же резко увеличилось количество американской норки на Печоре, о чем можно судить по количеству следов и визуальных встреч (табл. 160).

Соотношение европейской и американской норки в промысловых пробах на верхней Печоре и в верховьях Илыча явно не в пользу европейского вида – на 315 американских норок, добытых в период 1984-2002 гг., пришлось 5 европейских норок (4 добыты на Илыче, 1 – на Печоре.). Весьма вероятно, что европейская норка может исчезнуть, вытесненная многочисленной американской. Вряд ли можно говорить об активном вытеснении европейской норки. На наш взгляд, американская норка быстро заняла полупустую экологическую нишу. В этих условиях европейская норка оказалась в невыгодном положении, не выдерживая конкуренции с более крупным, всеядным, активно расселяющимся видом.

По-видимому, американская норка повлияла на другие виды мелких

Годы (сезоны)	Предгорный район					
	Бассейн р. Печоры			Бассейн р. Илыч		
	Встреч	Особей		Встреч	Особей	
		всего	в т.ч. визуал.		всего	в т.ч. визуал.
1985/86						
1986/87	64	111	17			
1987/88	90	115	27	20	24	1
1988/89	121	133	14	32	32	2
1989/90	35	35	19	38	38	22
1990/91	154	187	36	48	93	13
1991/92	53	143	16	27	39	19
1992/93	49	70	12	32	36	10
1993/94	57	84	22	31	39	11
1994/95	64	145	43	14	14	10
1995/96	105	178	33	34	36	11
1996/97	77	136	21	22	23	18
1997/98	31	48	12	23	31	18
1998/99	47	63	31	20	21	15
1999/00	39	78	19	18	18	11
2000/01	92	92	18	26	26	13
2001/02	141	141	26	19	24	19

куньих (Сокольский, 2000). С увеличением плотности населения американской норки сократилась численность горностая. Если в период с 1972 по 1985 гг. в беличьи живоловки отловлено 33 горностая, то с 1986 по 2002 гг. – всего 5. На ласку американская норка оказала значительно меньшее влияние; ее попадаемость в беличьи ловушки с появлением американской норки почти не изменилась. Влияние американской норки на численность колонка и горностая отметил А.Синицын (1988) для Западной Сибири. С появлением американской норки численность лесных полевков в районе стационара Гаревка-Левобережная стабилизировалась, прекратились глубокие депрессии, а длина циклов сократилась с 4-5 до 3 лет. Известное влияние оказала американская норка и на численность куницы и соболя в приречных местообитаниях. Попадаемость этих видов в беличьи ловушки заметно снизилась.

С 1988 г. американская норка начала регулярно попадаться в беличьи живоловки, как бы подтвердив, что она заняла прочное место в приречных экосистемах.

Возможно, американская норка оказала влияние на численность ондатры.

До появления американской норки Илычский коопзверопромхоз заготавливал ежегодно от 161 до 1433, в среднем 499 ± 75 шкурок ондатры ($n = 19$), после появления американской норки – от 22 до 277, в среднем 122 ± 35 ($n = 8$). В 1990-1994 гг. количество заготовленных шкурок ондатры было равно или значительно ниже числа заготовленных шкурок американской норки.

По данным А.Синицына (1988), в Западной Сибири в питании американской норки ондатра составляет 6.4%.

На верхней Печоре, по мнению В.В.Теплова (личное сообщение), в 90-е гг. количество американской норки в 6-10 раз превышало численность ондатры. В таких условиях даже при очень незначительном участии ондатры в питании норки вряд ли можно ожидать увеличения численности жертвы.

На численность выдры, по нашим данным, американская норка влияния не оказала. По-видимому, звери используют рыб разных размеров, и их пищевые ниши перекрываются слабо.

Появление американской норки не могло остаться без внимания хищников, особенно пернатых. Н.Нейфельд (личное сообщение) встречал остатки американской норки в погадках орлана-белохвоста, филина. Уже упоминалось нападение скопы на детеныша американской норки.

В питании соболя американская норка встречена один раз. Обладая резким запахом, норка отпугивает потенциальных врагов.

Барсук – *Meles meles* Linnaeus, 1758

Барсук не является постоянным обитателем территории заповедника: все перечисленные ниже случаи его встреч – случайные заходы. Очевидно, здесь проходит северная граница ареала вида в регионе.

В списке млекопитающих заповедника В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947) вид не указан. В Республике Коми отмечен только для южных районов. За 10 лет, с 1939 по 1948 гг. в Троицко-Печорском районе, где расположен заповедник, заготовительным пунктом принята одна шкура барсука, в то время как в южных районах (Летском, Прилузском, Сысольском) за этот же период заготовлено 25-28 шкур (Зверева и др., 1953). Известно несколько встреч барсука в районе заповедника. 28 октября 1950 г. в 8 км от деревни Пачгино на левом притоке Печоры р. Копыл охотником Н.А.Лызловым добыт барсук, по окраске и размерам относящийся к типу песчаных. Это первая зарегистрированная встреча барсука в бассейне р. Печоры. Череп и шкура зверя находятся в коллекции заповедника (Летопись природы, 1950).

В марте 1972 г. в районе кордона Шежымдикост под стогом сена лесник М. Логинов обнаружил еще живого барсука. Чучело этого зверя находится в музее заповедника.

8 июля 1982 г. лесник Г.П.Лызлов встретил след барсука на дороге в районе Нижних Ключиков (горный район).

7 и 13 июня 1986 г. В.В.Теплов на 7-9 км старого Ныробского тракта обнаружил следы, которые вели в сторону пос. Якши. Следы им зарисованы и больше всего напоминают следы барсука.

По сообщению В.Н.Марчевского, С.Н.Ванюков, житель пос. Мишкин-Ель, расположенного примерно в 60 км к западу от основной территории заповедника, 11-23 апреля 1999 г. наблюдал у охотничьей избы барсука. Зверь рылся в отбросах, где находились выброшенные тушки куниц.

Речная выдра – *Lutra lutra* Linnaeus, 1758

Распространение. Распространена по всем более или менее крупным рекам и речкам заповедника. Периодически посещает самые мелкие ручьи, особенно при переходе из одного бассейна в другой.

Морфология. Речная выдра довольно крупный зверь с длинным до 60-75 см туловищем и толстым, как у пойнера, хвостом длиной 30-40 см. Вес молодых на первом году жизни достигает к зиме 3.5-4 кг, взрослых – 6 кг и более. Взрослые самцы крупнее самок того же возраста (табл. 161).

Выдра – полуводный зверь, обитает на всех более или менее крупных речках, посещает и самые мелкие ручьи. Иногда пересекает водоразделы, при этом проходит по лесу несколько километров. Часто срезает излуины рек, в старицы ходит напрямую через луга. Эти пути постоянны. По нашим наблюдениям, в течение 26 лет выдра пересекала лыжню близ корд. Шежим-Печорского всегда в одних и тех же местах, отклоняясь максимум на несколько метров. Этим свойством пользуются при капканном отлове зверя. Зима – время, когда выдру или ее след гораздо легче обнаружить, чем летом. Выдра любит выходить на поверхность снега в мягкую погоду и в солнечные весенние дни. По снегу она скользит, плавно извиваясь всем туловищем в вертикальной плоскости. Оттолкнувшись лапами, выдра может проскользнуть на брюхе некоторое расстояние, затем вновь отталкивается, и след ее напоминает след от широкой лыжи, простроченный парными отпечатками лап. Со склона выдра скатывается на брюхе, прижимая лапы к туловищу. По «каткости» по снегу мех выдры не имеет себе равных. Недаром охотники Верхней Печоры считают, что самые «каткие» лыжи – подбитые шкурой выдры. По прочности мех выдры принят за эталон.

Питание. Питается выдра рыбой, лягушками, реже – птицами и млекопитающими. Из рыб предпочитает хариуса, голяна, окуня, бычка-подкаменщика, налима. Поедает лохов – погибшую после нереста семгу.

**Вес (г) и размеры (мм) речной выдры на сопредельной
с заповедником территории**

Параметры	Возрастные группы			
	0+		1+ - 5+	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Вес				
n	2	-	-	1
M ± m	3650 ± 150	-	-	5350
lim	3500-3800	-	-	-
Длина туловища				
n	4	4	2	6
M ± m	466 ± 26.1	569 ± 46	708 ± 12	636.2 ± 7.4
lim	410-520	435-640	695-720	617-670
Длина хвоста				
n	4	4	2	6
M ± m	298 ± 18.4	327 ± 36	418 ± 17	402.7 ± 10.7
lim	250-340	220-380	400-435	350-420
Длина задней ступни				
n	3	1	1	1
M ± m	100 ± 12.6	75	117	100
lim	75-115	-	-	-

По нашим данным (табл. 162), в период с марта по октябрь выдра наиболее часто поедает лягушек, гольянов, хариусов; довольно часто в ее рационе встречаются полевки и землеройки. Птицы встречаются примерно в 12% данных.

В осенне-зимний сезон (табл. 163) на первое место в питании выходят рыбы, лягушки, водоросли. В предгорном районе излюбленные места охоты выдры – ключи, незамерзающие протоки, курьи вблизи основного русла реки. Здесь часто собираются в большом количестве гольяны.

Визуальные наблюдения охоты выдры:

24.02.1983 г. Г.Лызлов наблюдал у Тургари крупную выдру. Зверь вытащил на лед крупную семгу, самку длиной 75 см и весом около 5 кг.

Апрель 1960 г. Выдра ныряла на неглубоком перекате ниже корд. Шезим-Печорский, доставала со дна водоросли и поедала их.

28 апреля 1983 г. Е.Молчанов наблюдал выдру у кордона Усть-Ляга. Она вытащила из воды налима весом около 1.5 кг.

7 июня 1983 г. Н.Нейфельд нашел в верховьях р. Неримью остатки хариуса – следы кормежки выдры.

**Питание выдры в 1989–2000 гг.
по данным анализа экскрементов**

Вид корма	Март-май (n = 17)		Июль-отябрь (n = 17)		За весь период (n = 34)	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Лягушка	8	47.0	11	64.7	19	55.9
Гольян	10	58.8	1	5.9	11	32.4
Хариус	2	11.8	3	17.6	5	14.7
Налим	-	-	1	5.9	1	2.9
Бычок- подкаменщик	1	5.9	1	5.9	2	5.9
Окунь	-	-	1	5.9	1	2.9
Рыба мелкая, не опр.	1	5.9	-	-	1	2.9
Бурозубки	1	5.9	1	5.9	2	5.9
Полёвки	-	-	5	29.4	5	14.7
Мышевидные, не опр.	-	-	2	11.8	2	5.9
Утки (синьга, б. крохаль)	-	-	2	11.8	2	5.9
Птицы, не опр.	1	5.9	1	5.9	2	2.9
Жук (плавунец)	-	-	1	5.9	1	2.9
Ручейник	-	-	1	5.9	1	2.9
Кедровый орех	1	5.9	-	-	1	2.9
Шиповник (семена)	-	-	1	5.9	1	2.9

16 февраля 1991 г. у кордона Изпыред выдра вылезла из полыньи с лягушкой во рту; увидев человека, лягушку бросила и нырнула. Лягушка была живая.

12 апреля 1991 г. выдру с хариусом во рту видел В.Лужинский в окрестностях устья р. Косью.

8 февраля 1988 г. взрослая выдра добывала лягушек в илистом, заросшем хвощом озере в пойме р. Волосницы на сопредельной территории.

17 марта 1992 г. Н.Нейфельд наблюдал у Свахиной Косы выдру. Зверь добывал личинок миног.

В.П.Теплов и Е.Н.Теплова (1947), ссылаясь на наблюдения охотников, писали, что выдра делает кладовые, где прячет до 8 кг рыбы. Полевок и землероек выдра может ловить в воде, когда они переплывают реки и на суше. Поедает также водоросли, особенно осенью,

Осенне-зимнее питание выдры
(анализ содержимого желудков)

Вид корма	Встречаемость (n = 12)	
	абс.	%
Лягушка	3	25
Окунь	3	25
Гольян	5	41.7
Плотва	2	16.7
Бычок-подкаменщик	1	8.3
Голец усатый	1	8.3
Хариус	1	8.3
Рыба мелкая не определенная	3	25
Жук плавунец	1	8.3
Водоросли	3	25

зимой и весной. Ловит и поедает жуков-плавунцов и других водных беспозвоночных.

Из 8 обследованных особей 6 были выше средней упитанности, 1 – средней и 1 – ниже средней.

Участки. Выдра занимает участок реки протяженностью несколько километров. По нашим данным, одна выдра в верховьях Печоры приходится в среднем на 10 км течения реки. Это относится к одиночным взрослым особям. Самка с детенышами (обычно 2-3) занимает участок меньшей протяженности. Иногда на отмели можно увидеть следы выдры и кучку песка или ила – так зверь метит границы своего участка.

Размножение. О размножении выдры в районе заповедника мало сведений. 9 сентября 1963 года на реке Мельничной (сопредельная территория) во время учета бобров собака К.Мегалинского нашла и вытащила из норы еще слепого выдренка примерно месячного возраста.

По мнению Н.Нейфельда, 20 марта 1983 г. он наблюдал гон выдры в устье р. Ляга-Вож, притока р. Ыджид-Ляга.

У одной взрослой самки выдры в возрасте не менее 3 лет в рогах матки обнаружено 3, у другой, тоже взрослой – 2 плацентарных пятна.

Одна самка в возрасте более 5 лет, довольно худая, добытая 8 февраля 1988 г., судя по состоянию половых органов, в последний год потомство не приносила.

В период 1989-2000 гг. 4 раза встречали самку с одним выдренком и 3 раза – с двумя. Осенью-зимой дважды встречали группы молодых выдр по 2 особи, по-видимому, они отделились от матери.

Число встреч выдры и ее следов
(по материалам дневников персонала)

Годы (сезоны)	Равнинный район		
	Встреч	Особей	
		всего	в т.ч. визуал.
1982/83	12	14	1
1983/84	29	35	1
1984/85	17	-	-
1985/86	10	10	-
1986/87	11	13	-
1987/88	16	18	1
1988/89	6	6	1
1989/90	2	2	-
1990/91	7	8	1
1991/92	27	29	7
1992/93	17	21	6
1993/94	16	19	6
1994/95	6	10	6
1995/96	20	27	5
1996/97	2	2	1
1997/98	3	3	-
1998/99	10	12	1
1999/00	7	7	-
2000/01	1	1	-
2001/02	3	3	-

Численность выдры испытывает некоторые колебания, причина которых неясна (табл. 164-165). По нашей оценке в заповеднике обитает от 30 до 50 особей. Охотники Ильчского промхоза добывают ежегодно от 1-5 до 23 выдр (табл. 166). Заготовки обнаруживают тенденцию к снижению, что вызвано не только продажей добытых шкурок на сторону, но и усиленным промыслом выдры на пограничных реках. Так на р. Печоре в 2000-2002 гг. выдра приходится на 30 км, а в период с 1989 по 1999 гг. 1 зверь приходился на 12-13 км.

Видимых конкурентных взаимоотношений с американской норкой не отмечено. Очевидно, норка и выдра поедают рыб разных размеров, и их пищевые ниши перекрываются слабо. Наиболее излюбленная добыча обоих видов – гольяны, здесь возможна наиболее острая конкуренция. Выдра, по нашим наблюдениям, в воде гораздо проворнее,

Годы (сезоны)	Предгорный район					
	Бассейн р. Печоры			Бассейн р. Илыч		
	Встреч	Особей		Встреч	Особей	
		всего	в т.ч. визуал.		всего	в т.ч. визуал.
1982/83	37	39	5	29	33	5
1983/84	31	34	4	37	41	5
1984/85	29	-	1	40		8
1985/86	49	49	8	7	7	5
1986/87	45	55	10	23	23	9
1987/88	60	78	16	17	19	5
1988/89	37	57	11	5	9	3
1989/90	12	12	5	7	7	2
1990/91	35	40	8	18	23	6
1991/92	26	38	8	15	17	4
1992/93	49	60	9	22	24	9
1993/94	38	40	9	10	13	1
1994/95	30	40	10	15	15	7
1995/96	48	62	6	31	39	3
1996/97	45	74	9	31	31	6
1997/98	11	12	3	14	15	2
1998/99	31	38	4	18	18	5
1999/00	20	27	3	4	4	2
2000/01	18	19	2	20	26	5
2001/02	39	41	9	9	9	2

чем американская норка. Кроме того, американская норка более сухопутный зверь, проводит больше времени на суше, чем выдра, и наземные млекопитающие в ее рационе составляют большую долю.

По результатам учета маршрутно-окладным методом наиболее устойчивая численность вида – на охраняемом небольшом участке заповедника в равнинном районе.

Гибель. К врагам выдры (кроме человека) относится орлан-белохвост. Остатки двух выдр найдены в 1-1.5 км от постоянного гнезда орлана-белохвоста в заостровке р. Луговой. У пойманной выдры орлан чулком снимает шкурку, а тушку съедает. Во время сухопутных переходов выдру может поймать россомаха, лисица, волк, бродячая собака.

В 1967-2002 гг. на территории заповедника и вблизи его границ найдено 11 трупов выдр. Причина гибели двух зверей – неизвестна, 2 погибли естественной смертью – от старости; 2 – пойманы орланом-белохвостом (упомянуты выше), 2 – результат зимней охоты человека

**Результаты учета выдры на постоянных пробных площадях
(особей на 1000 га)**

Годы	Заповедник		Сопредельная территория
	Равнинный район	Предгорный район	Равнинный район
1973	0	-	-
1974	0.17	-	-
1975	0	-	-
1976	0	-	-
1977	0.34	-	-
1978	0	-	-
1979	0	0.1	-
1980	0.34	0.1	-
1981	0.34	0	-
1982	0.17	0	-
1983	0.34	0	-
1984	0.34	0.2	-
1985	0	0	-
1986	0.17	0	-
1987	0	0.1	-
1988	0.34	0	0.16
1989	0.51	0	0
1990	0.17	0.1	0
1991	0.09	0.15	0.16
1992	0.34	0.1	0
1993	0.17	0.1	0
1994	0.17	0.2	0
1995	0.34	0	0
1996	0.17	0.1	0
1997	0.17	0.2	0
1998	0	0	0
1999	0.17	0.1	0
2000	0.17	0.1	0
2001	0.34	0.1	0
2002	0.26	не проводили	0
2003	0.17	0	0
M±m	0.19 ± 0.025	0.08 ± 0.015	0.02 ± 0.01
lim	0-0.51	0-0.2	0-0.16

**Заготовки шкурок выдры Илычским
коопзверопромхозом**

Сезоны	Заготовлено, шт.	Сезоны	Заготовлено, шт.
1967	11	1985/86	11
1968	11	1986/87	23
1969	9	1987/88	13
1970/71	1	1988/89	8
1971/72	1	1989/90	4
1972/73	2	1990/91	3
1973/74	-	1991/92	5
1974/75	3	1992/93	9
1975/76	-	1993/94	7
1976/77	3	1994/95	5
1977/78	1	1995/96	5
1978/79	1	1996/97	6
1979/80	1	1997/98	4
1980/81	2	1998/99	-
1981/82	1	1999/2000	-
1982/83	-	2000/01	-
1983/84	5	2001/02	2
1984/85	5		

на сопредельной территории (раненые ушли под лед и там погибли), 1 поймана росомахой, 1 – волками, 1 молодая погибла от истощения (бежала по зимней автодороге и замерзла).

Безусловно, вид нуждается в охране. Сохранение вида может быть обеспечено за счет крупных притоков Печоры и Илыча, находящихся на территории заповедника.

Семейство Кошачьи – Felidae

Рысь – *Lynx lynx* Linnaeus, 1758

Распространение. Современный ареал рыси Евразии носит транс-континентальный характер, а основная его часть занимает пространство от Атлантики до Тихого океана и от северных морей до южного высокогорья Тибета. К области основного ареала примыкает полоса периодических заходов зверей и временных очагов обитания, достигающая местами сотен километров. Далее всего к северу рысь встреча-

ется по горным районам Скандинавского полуострова, Чукотки и плато Путорана. На обширных многоснежных равнинах Предуралья и Западной Сибири северная граница области постоянного обитания значительно отступает к югу (Матюшкин, 2003).

Для северо-востока Европейской России еще И.Ф.Брандт (1856) указывал северной границей распространения рыси «арктическую окраину лесов». А.Михайлов (1868) описал встречу с этой кошкой в лесотундре междуречья Мезени и Печоры. В середине минувшего столетия В.Я.Паровщиков (1958) упоминает о заходе рыси в Большеземельскую тундру, где она была встречена в районе Вашуткиных озер. В последние десятилетия неоднократно отмечали появление этого зверя в полосе лесотундры до широты Полярного круга (Млекопитающие ..., 1998; Матюшкин и др., 2003).

Печоро-Илычский заповедник находится на северо-восточной окраине европейского ареала рыси. Его граница здесь проходит примерно в 160 км севернее заповедника и пересекает Урал в верховьях Большой Сыни (Гептнер и Слудский, 1972). Однако Н.М.Полежаев (1977) в результате многолетних исследований промысловых млекопитающих в бассейне этой реки (1968-1977 гг.) рысь здесь не зарегистрировал.

На территории Печоро-Илычского заповедника рысь встречается во всех природных районах. Вместе с тем в его границах и на ближайшей сопредельной территории прослеживается отчетливая неравномерность ее размещения. В 1980-90-е гг. из 240 регистраций следов этого вида 54.2% приходится на припечорскую часть Уральского участка, 25.8% – на приилычскую и 20% – на равнинный участок. В самой северной части заповедника, выше впадения в Илыч р. Пырсью, этот вид за последние три десятилетия не регистрировали. На прилегающей территории охотник-промысловик В.П.Кузнецов (личное сообщение), начиная с 1958 г., следов обитания этой кошки не встречал, а южнее Верхней Ваджеги (2 км выше устья Пырсью) за 40 промысловых сезонов добыл лишь 2 зверей. На примыкающей к заповеднику с севера территории национального парка «Югыд-Ва» во второй половине 1990-х гг. известны единичные случаи добычи вида в бассейне р. Щугор (личное сообщение В.И.Пономарева). Вероятно, на западном макросклоне Урала рысь в настоящее время вряд ли проникает севернее 63° с. ш. или, во всяком случае, становится там крайне редкой. Эти сведения созвучны давнему указанию К.К.Флерова (1933), что по восточному макросклону Урала она постоянно обитает до бассейна р. Ляпин под 64° с. ш., но уже севернее встречается редко и нерегулярно.

Сомнения в том, что рысь можно относить к числу постоянных обитателей Печоро-Илычского заповедника, высказывались давно (Теплов, Теплова, 1947). На регулярных учетных зимних маршрутах периода 1938-1949 гг. в четверти зимних сезонов рысьих следов не отмеча-

ли (Теплов, 1960). В последние десятилетия следы обитания этого вида в заповеднике и его ближайших окрестностях наблюдали ежегодно. Абсолютное большинство регистраций следов и визуальных встреч рыси в районе заповедника приходится на снежный период года. За 64-летний период наблюдений следы этого зверя в бесснежное время отмечены лишь дважды (июнь 1983 г. и сентябрь 2002 г.) в ближайших окрестностях равнинного участка (сообщение А.И.Бурмантова и А.Г.Куприянова).

Разреженное и неустойчивое население рыси в верховьях Печоры поддерживается, видимо, за счет постоянного притока мигрантов из бассейнов рек Вычегды, Камы и соседнего Зауралья. Последнее подтверждается встречами следов зверей, пересекающих горную систему Урала в районе водораздельных хребтов Маньквотнер и Оульнер, зафиксированными автором в марте 1982 и 1986 гг.

По данным регистрации следов максимальная активность кочевков рыси в течение зимнего сезона приходится на февраль и март (соответственно 21.2 и 31.7% встреч). В это время уплотнившийся снег значительно облегчает передвижение хищника в многоснежной печорской тайге. Среди кочующих зверей преобладают одиночки (93.3%), редко отмечаются пары (6.3%). Семья из трех особей была встречена единственный раз. По имеющейся выборке, состоящей из зверей, найденных погибшими или добытых охотниками на прилегающей к заповеднику территории (9 экз.), преобладают особи не старше трех лет, преимущественно самцы.

Морфологическая характеристика. Морфологические особенности рыси в печорской тайге не изучены. По данным, опубликованным в последней региональной сводке, рысь Европейского Северо-Востока характеризуется средними для вида экстерьерными и кра ниометрическими показателями (Пыстин, 1998). Длина тела взрослых особей достигает 105 см, высота – до 70 см. Вес 7-15 кг, у старых самцов – до 30 кг. Окраска меха очень разнообразна: от палево-дымчатой до ржаво-красноватой, с более или менее выраженной пятнистостью на спине и конечностях, хотя у отдельных зверей она отсутствует.

Рысь, обитающую в регионе, согласно новейшим исследованиям, относят к виду *L. lynx* Linn.– евроазиатская рысь (Павлинов и др., 1995; Матюшкин, 2003). В более ранних современных сводках она выделяется как подвид *Felis (L) l. lynx* – европейская рысь (Гептнер, Слудский, 1972; Каталог ..., 1981).

Питание. Объем информации по питанию рыси в районе заповедника невелик и относится только к снежному периоду. За весь период наблюдений (с 1936 г.) зафиксированы 24 успешные охоты и два десятка охот с неизвестным результатом.

Основным объектом регулярной добычи хищника в печорской тайге является заяц-беляк, на которого приходится 88% всех установленных жертв, а также все зарегистрированные охоты, успешность которых осталась не выясненной. Другие выявленные объекты кормовой деятельности этого вида можно отнести к категории второстепенных и случайных.

Тетеревиные птицы, которые в других районах таежной зоны относятся к основным кормам рыси (Матюшкин и др., 2003), в заповеднике отмечены единственный раз (тетерев).

Дважды зарегистрированы случаи добычи лосей. В одном из них хищник задавил взрослого лося, раненного браконьером, однако впоследствии добычу у рыси отняла россомаха (Теплов, 1960). В другом случае пара рысей 18 февраля 1958 г. в условиях глубокоснежья добыла в окрестностях кордона Шежим-Печорский лося-сеголетка (сообщение П.Г.Лызлова).

Хищничество в отношении дикого северного оленя, как это отмечено, например, в заповеднике «Малая Сосьва» (Загузов, 1986) и в Карелии (Ивантер, 1974), в печорской тайге не наблюдали, хотя однажды установили, что труп оленя, загрызенного россомахой в марте 1960 г., посещала рысь. На прилегающей к заповеднику территории отмечены случаи поедания этим хищником зверей (куница, белка) и птиц (кедровка) из капканов охотников.

Размножение. Прямых свидетельств, подтверждающих факт размножения рыси непосредственно на охраняемой территории и в ближайших окрестностях Печоро-Илычского заповедника, нет. Единичные встречи семейных групп, состоящих из взрослой самки и 1-2 молодых, зарегистрированные в осенне-зимние месяцы, относились к кочующим зверям, лишь временно заходящим в район заповедника.

Численность. На Европейском Северо-Востоке рысь всегда была одним из самых малочисленных крупных хищников. Еще Ф.А.Арсеньев (1873) отмечал, что на землях удорских и печорских зырян, т.е. на значительной части современной Республики Коми, «рысь встречается как редкость», тогда как россомаху, волка, медведя называл в числе обычных промысловых зверей. Э.Гофман (1856) не указывал этот вид среди основных объектов промысла на Северном Урале. В Печоро-Илычском междуречье, по данным В.П.Теплова (1960), в 1938-1949 гг. на маршрутах мартовских учетов лося (23600 км) следы рыси регистрировались в 22 и 21 раза реже, чем следы лисицы и россомахи. По материалам современных маршрутных учетов (1984-2000 гг., 7748 км), в пределах заповедника суточные следы рыси встречались реже, чем упомянутых выше хищников, соответственно в 45 и 13 раз.

В последние два десятилетия, по материалам картирования зимних встреч, на охраняемой территории ежегодно отмечали от 1 до 8 зве-

рей. Усредненная по пятилетиям численность изменялась от 2 до 6,8, что соответствует плотности популяции 0.03-0.1 особей на 100 кв. км. Показатель учета свежих следов и в равнинной, и в предгорной частях заповедника порядка 0.01. Это примерно в 40 раз ниже, чем в полосе высокой численности вида, в частности, в южной тайге Вологодской области 750 км юго-западнее (Матюшкин и др., 2003). В других таежных заповедниках, например, в Пинежском и Дарвинском плотность населения хищника была выше в 10-16 раз (Байдерин, 1988; Рыков, Рыкова, 1988; Филонов, 1889). Современные данные зимнего маршрутного учета в разных таежных районах Карелии и Финляндии также более чем на порядок превышают наши данные (Щербаков, 1998; Данилов и др., 2002).

В настоящее время в печорской тайге, как и повсеместно на Европейском Севере (Данилов и др., 2002; Матюшкин и др., 2003) наблюдается тенденция снижения численности рыси (табл. 167). По исследованиям В.П.Теплова (1960), в 1938-1949 гг. динамика популяции хищника в районе заповедника определялась обилием основной пищи – зайца-беляка. Показатели встречаемости следов этих видов изменялись согласованно. Максимальная численность хищника наблюдалась на следующий год после пика обилия жертвы. По современным учетным данным такая закономерность не прослеживалась. Несмотря на заметный рост населения зайцев в заповеднике во второй половине 1990-х гг., уровень численность рыси неуклонно сокращался.

Гибель. Узкая пищевая специализация верхнепечорской рыси делает ее крайне зависимой от состояния популяции своей основной жертвы и условий охоты за нею. Неблагоприятные условия для охоты нередко приводят к критическим ситуациям, когда хищники страдают от бескормицы, чем вызывается их необычное поведение и повышенная смертность. Факты гибели рыси от истощения отмечались в заповеднике заметно чаще, чем в других районах ареала. Большинство из

Таблица 167

Динамика численности рыси в Печоро-Ильичском заповеднике за период 1980–2000 гг.
(по пятилетиям)

Годы	Число особей, отмечавшихся за год	Средний показатель за пятилетие
1980-1985	6-8	6.8
1986-1990	3-7	4.8
1991-1995	1-4	3.0
1996-2000	1-4	2.0

них обусловлены тяжелыми условиями охоты в ранневесенний период (непрочный наст) и в первую половину зимы (глубокий рыхлый снег). Так, в мае 1941 г. в заповеднике обнаружена погибшая, по всем признакам от голода, молодая, но уже перезимовавшая особь (Теплов, 1960). Весной 1974 г. у кордона Шайтановка нашли мертвую взрослую самку, сильно исхудавшую. 11 мая 1982 г. у корд. Шежим-Печорский под стогом сена обнаружили погибшего несколько дней назад молодого самца, очень худого и с пустым желудком, весом 8.7 кг. Истощенные животные становятся жертвами других хищников и охотников. 9 января 1942 г. ослабленная рысь была задавлена и съедена росомехой у кордона Усть-Ляга; в январе 1960 г. на Ныробском тракте в 10 км от Якши убита взрослая рысь, пытавшаяся напасть на охотника (сообщение А.И.Бурмантова); в декабре 1986 г. молодой самец был задавлен двумя охотничьими лайками у кордона Собинская; 13 декабря 1992 г. в загоне лосефермы у Якши убили самку-сеголетку, весившую всего 5.6 кг. Между тем, по словам охотников, рыси, добытые в окрестностях заповедника до наступления глубокого снежного периода (октябрь, ноябрь), были хорошо упитанны, масса наиболее крупных экземпляров составляла не менее 20 кг (сообщение В.П.Кузнецова, Б.А.Варанкина, В.Игольницына).

ОТРЯД ПАРНОПАЛЫЕ – ARTIODACTYLA

Семейство Свиные – Suidae

Кабан – *Sus scrofa* Linnaeus, 1758

Историческая область обитания дикого кабана охватывает пространство от Атлантического до Тихого океана (Соколов, 1979). В 20-м столетии ареал вида претерпел существенные изменения. В европейской части северная граница его распространения еще в 1930-е гг. проходила в районе 45° с. ш. или южнее (Гептнер и др., 1961). С 1940-х гг. по всей территории России наблюдалось расширение ареала вида, главным образом в северо-восточном направлении. Эти изменения были результатом как мероприятий по акклиматизации животных в различных регионах, так и следствием их естественного расселения на новые территории (Павлов и др., 1974). В результате экспансии кабан заселил обширные пространства таежной зоны, где никогда ранее не обитал. В конце минувшего столетия, несмотря на относительно низкие плотности населения, он стал весьма обычен в южной тайге, а средняя и северная тайга характеризуются как зоны отдельных заходов (Фадеев, 1987).

В Республике Коми кабан впервые был отмечен осенью 1972 г. в юго-западной ее части (Нейфельд, 1998). В конце десятилетия (1977 г.)

новый вид появился в печорском бассейне у Троицко-Печорска. В 80-е гг. наиболее активные мигранты проникали все дальше на север и восток республики. Крайние северные точки заходов в бассейне Печоры были зарегистрированы на широте с. Усть-Цильма. На юго-востоке волна расселяющихся животных достигла западных склонов Северного Урала. Несмотря на дальние заходы, область постоянного обитания кабана в республике в настоящее время не выходит за пределы ее юго-западной части, ограниченной с севера средним течением р. Вычегды.

Первое наблюдение диких свиней в ближайших окрестностях заповедника относится к 1982 г. В июле этого года рабочие буровой, расположенной южнее д. Курьи у р. Патраковка, видели семью из двух взрослых и пяти сеголетков. На заповедной территории этот вид начали регулярно отмечать в равнинном Якшинском участке с 1984 г., в темнохвойных предгорьях Уральского участка – с 1986 г. Максимум регистраций приходится на 1984-1985 гг. В эти годы в заповеднике и у его границ регистрировали до двух десятков ежегодных встреч. Особенно часто диких свиней наблюдали в долине Печоры, где их появление было отмечено местными жителями всех населенных пунктов от Якши до Усть-Уньи. В последующие годы интенсивность кочевок животных заметно снизилась, появления их стали единичными, а в отдельные годы (1996, 2000, 2001) в районе заповедника их вообще не отмечали.

За последние два десятилетия в заповеднике и у его границ зафиксировано в общей сложности около сотни встреч следов и визуальных наблюдений кабанов. Основная часть регистраций приурочена к долинам пограничных рек. Их пойменные участки с лугами и зарослями кустарников, а также прилегающие надпойменные облесенные террасы и приречные болотные комплексы являются наиболее предпочитаемыми кормовыми станциями зверей в периоды временного пребывания в районе заповедника.

Крайние точки заходов кабанов в верховья Печоры отмечены до устья ее притока Гаревки-Левобережной, впадающей в 230 км выше Якши. В бассейне Илыча они встречены до устья р. Кожимью, образующей северную границу Уральского участка заповедника.

По материалам 1980-1990 гг. большинство регистраций относится к одиночным зверям (63.1% встреч), реже наблюдали пары (16.9%) и группы, включающие до 10 (10.8%) и более зверей (9.2%). Максимальные по численности стада, насчитывающие до двух десятков особей, встречали в октябре-ноябре.

Все наиболее дальние заходы совершались крупными секачами-одиночками, реже парами взрослых животных. Небольшие группы численностью до 6 особей отмечены до среднего течения Илыча (р. Ыджыд-Ляга). Более крупные стада встречали только в долине

верхней Печоры на участке между населенными пунктами Якша и Пачгино и на прилегающем левобережье.

Абсолютное большинство встреч кабанов в верховьях Печоры приходится на время осенних кочевок в сентябре-ноябре (около 80%). Наблюдения в летние и зимние месяцы единичны. Совсем не встречали этих зверей весной. Зимовки кабанов в заповеднике не известны, однако дважды отмечены неудачные попытки на сопредельной территории.

В зимнем сезоне 1984-85 г. одиночный секач пытался перезимовать вблизи восточной границы равнинного участка заповедника у д. Волосницы. Он благополучно пережил осень и начало зимы, которые были малоснежными и очень холодными. В ноябре температура воздуха была вдвое, а в декабре на 5° ниже нормы, и в отдельные дни опускалась до -38°C. В начале января минимальная температура достигала -45.8°. Высота снежного покрова в декабре едва превысила 40 см, что вдвое меньше обычной нормы. На дневку зверь уходил в захлащенный приречный темнохвойник с густым елово-пихтовым подростом, где он устроил основательную лежку из лапника, сухой травы и лесной подстилки. Питался он, главным образом, корневищами болотных растений (осоки, вахта, сабельник) по берегам ручья, вытекающего из расположенного неподалеку обширного болота. Пока не промерзла почва, его несколько раз видели на картофельных полях, где он выкапывал оставленные в земле клубни. После обильных снегопадов в конце декабря – начале января кабан в поисках корма стал регулярно наведываться на окраину деревни, где была заложена силосная яма, из которой ежедневно вывозили корм на совхозную ферму. После того как яма опустела, секач в поисках корма стал все чаще заходить в деревню. Голодный зверь стал представлять реальную опасность для местных жителей и был отстрелян по разрешению госохотинспекции. Добытый секач был в возрасте 4-5 лет и имел нормальную упитанность.

Вторая попытка зимовки кабанов зарегистрирована зимой 1989-90 гг., которая была довольно теплой и многоснежной. С осени до февраля пара взрослых особей – самец и самка обитали в верховьях Илыча в районе устья р. Кожимью (устное сообщение В.П.Кузнецова). В январе-феврале высота снега здесь превышала метровую отметку. Звери обосновались в старом ельнике с кедром, где передвигались по набитым тропам и кормились, главным образом, остатками обильного урожая кедрового ореха, а также корнями растений. В феврале секач был зарезан стаей волков, а самка позже была отстреляна охотниками, по словам которых она имела очень хорошую упитанность. Вполне вероятно, что в данном случае, в условиях достаточно благоприятной кормовой ситуации и при отсутствии пресса хищников и человека, эта зимовка могла бы завершиться успешно.

Помимо описанных выше случаев гибели кабанов известно несколько фактов нелегальной добычи местными жителями в сентябре-октябре, а также один случай смерти самца-сеголетка от огнестрельного ранения.

Семейство Оленьи – Cervidae

Косуля – *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758

Область обитания вида охватывает большую часть Евразии и приурочена к ее умеренному поясу. Северная граница современного распространения косули в Приуралье проходит почти на 500 км южнее заповедника. В пределах Республики Коми верховья Печоры являются единственным местом, где наблюдали этого зверя в 20-м столетии, а также самой северной точкой регистрации этого вида в европейской части России.

Архивные и опубликованные (Теплов, Теплова, 1947) сведения о появлении косули на территории заповедника и вблизи его границ относятся ко второй половине 30-х – началу 40-х годов. Осенью 1936 г. косуля была добыта на Печоре в устье р. Большой Ляги. В том же году в середине декабря одиночный зверь появился в верховьях Илыча в районе устья р. Укью. Питаясь побегами ив и заготовленным на пойменных лугах сеном, зверь держался здесь до марта 1937 г., пока его не поймала россомаха. В марте 1939 г. взрослая самка была убита браконьерами в среднем течении Илыча в окрестностях кордона Усть-Ляга. В середине января 1940 г. следы косули, убегающей от преследования россомахи, отмечены на р. Илыч близ устья р. Косью. В том же году А.Н.Формозов нашел помет косули на водоразделе рек Шежымью и Большой Шежым.

Появление косули в районе заповедника совпало с начавшимся интенсивным ростом ее поголовья в сибирской части ареала и в южной части Урала. Ранее известная ближайшая северная точка нахождения вида на Урале находится в Свердловской области в 200 км южнее заповедника (Куклин, 1938). Поскольку косуля – зверь, не приспособленный к передвижению в условиях глубоких снегов, свойственных западным склонам Урала, можно предположить, что животные проникали в бассейн Илыча, следуя на север вдоль восточного малоснежного склона хребта, и переходили в Предуралье через низкие перевалы в верховьях рек Ыджыд-Ляга и Укью. Несмотря на рост численности вида в основной части ареала, заходов этого вида на Печору и Илыч больше не наблюдали.

Лось – *Alces alces* Linnaeus, 1758

Доисторические предки современного лося обитали в Северном Предуралье в эпоху палеолита на этапе позднего плейстоцена. Свидетельством этого являются костные фрагменты данного вида, обнаруженные в верховьях Печоры в Медвежьей пещере (Гуслицер, Канивец, 1965). Абсолютный возраст находок, по данным радиоуглеродного анализа – около 18-19 тыс. лет (Павлов, 1997).

Распространение. Лоси, населяющие район заповедника, представлены европейским подвидом *A. alces* Linnaeus, 1758., ареал которого в настоящее время охватывает лесостепную, лесную и значительную часть тундровой зоны Европы и Западной Сибири (Каталог ..., 1981; Филонов, 1983).

В пределах заповедника и сопредельной с ним территории выделяются три экологические группировки лосей (Нейфельд, 2000). Их сезонные местообитания территориально разобщены и достаточно четко приурочены к определенным ландшафтным районам: равнинному, предгорному и горному. Каждая из них имеет традиционные миграционные пути разной направленности и протяженности, по которым осуществляются ежегодные переходы из мест летнего выпаса на зимние пастбища и обратно. Ни одна из выделенных группировок не является чисто «заповедной», поскольку большая часть составляющих ее особей обитает на охраняемой территории лишь определенный период года – либо в холодный, либо в теплый.

Район обитания равнинной группировки занимает обширную территорию Печорской низменности в пределах бассейна средней и верхней Печоры и часть примыкающих на юго-западе верхних частей бассейнов Камы и Вычегды между 61° и 64° с. ш. Сезонные передвижения зверей здесь наиболее значительны и зимой направлены на юго-запад, весной – на северо-восток. По данным Ю.П.Язана (1961), дальность миграций в этом районе в 50-е гг. достигала 300 км, при этом «основная масса лосей мигрирует от крайних северных точек ареала популяции до крайних южных». Более 90% площади обитания равнинной группировки приходится на незаповедную территорию. В отличие от других ландшафтных районов, для равнинного характерны максимальная трансформация местообитаний и очень высокий пресс охоты, главным образом нелегальной. К настоящему времени здесь практически не осталось крупных лесных массивов, не тронутых рубками, а густая сеть лесовозных дорог резко увеличила доступность территории. Сказалось также негативное воздействие газопровода «Сияние Севера», проложенного во второй половине 60-х гг., который перекрыл традиционный миграционный проход и отрезал часть северной территории.

Группировка лосей предгорного района территориально ограничена на западе – меридионально вытянутыми грядками Высокой и Ыджыд Пармы, на востоке – осевым хребтом Северного Урала (Коренной Поясовый Камень). За пределами Уральского участка заповедника к нему раньше примыкал на севере верхний водораздел Подчерема и Щугора (Язан, 1972), ныне отрезанный упомянутым газопроводом, а на юге – бассейны рек Елмы и Уньи. Площадь обитания этой группировки почти вдвое меньше, чем у равнинной, а миграционный путь – в 5 раз короче. В начале зимы лоси перемещаются на восток и юго-восток к западным склонам коренного хребта, а в марте-апреле начинают движение в обратном направлении. Размах их кочевков не превышает 60 км. Основная часть населения данной группировки концентрируется на зимовках в пределах заповедника. Главной заповедной зимовкой на протяжении, по крайней мере, трех десятилетий, остается бассейн р. Ыджыд-Ляги. Из-за труднодоступности территории антропогенное воздействие здесь невелико и связано с лицензионной и нелегальной охотой у границ заповедника. За исключением зоны газопровода, остальная территория сохраняется до настоящего времени в естественном виде.

Горная группировка лосей населяет восточную часть Уральского участка заповедника и прилегающую область предгорий Зауралья. На заповедном западном макросклоне Северного Урала животные проводят летний пастбищный период в пределах лесного и подгольцового поясов а на зимовку откочевывают в восточном направлении в бассейн Северной Сосьвы, многочисленные притоки которой стекают с восточных склонов Урала. Миграционные проходы лосей через осевой хребет были обнаружены в 80-е гг. в районах истоков ильчских притоков Укью и Ыджыд-Ляга. По опросным данным, полученным от сибирских оленеводов, весенние и позднеосенние переходы лосей через Урал наблюдаются также в районе перевалов через Урал по Сибиряковскому тракту и в истоках Печоры.

Морфологическая характеристика. Лось – самый крупный представитель млекопитающих в печорской тайге. Максимальный вес взрослых особей превышает 500 кг. Быки с такой массой и мощными рогами ныне еще встречаются в заповедной темнохвойной тайге предгорий и западных склонов Урала, однако в равнинном Предуралье, где популяция лося активно опромышляется, встречи таких зверей уже давно крайне редки. Возрастные особенности массы и линейных размеров верхнепечорских лосей изучены Ю.П.Язаном (1961, 1972) (табл. 168-169). По основным экстерьерным и весовым показателям они достоверно не отличаются от лосей из Кировской области и северо-западных областей России (Верещагин, Русаков, 1979), однако значительно уступают азиатскому подвиду (Филонов, 1983).

**Возрастная динамика массы верхнепечорских
лосей (кг)**

Возраст, лет	Самцы		Самки	
	среднее	lim	среднее	lim
0.5	147	74-160	143	98-158
1.5	240	187-292	243	226-268
2.5	328	298-374	254	213-293
3.5	375	297-402	300	258-381
4.5-5.5	398	330-448	327	257-406
6.5-7.5	411	346-460	344	273-423
8.5-9.5	423	351-483	335	266-400
10 и старше	432	271-518	298	240-348

Таблица 169

**Возрастная динамика основных линейных размеров
верхнепечорских лосей (см)**

Возраст, лет	n	Высота в холке		Высота в крестце	
		M ± m	lim	M ± m	lim
Самцы					
0.5	15	152 ± 4	141-173	146 ± 4	133-166
1.5	30	172 ± 2	152-186	167 ± 2	148-180
2.5	38	172 ± 4	107-182	170 ± 2	158-180
3.5	16	179 ± 3	169-198	173 ± 2	163-190
4.5-5.5	35	184 ± 1	171-196	176 ± 1	164-186
6.5-7.5	19	181 ± 2	176-193	172 ± 2	164-183
8.5-9.5	13	183 ± 2	170-191	177 ± 2	168-185
10 и старше	22	184 ± 4	172-193	177 ± 3	169-186
Самки					
0.5	14	146 ± 5	111-176	138 ± 2	108-176
1.5	23	166 ± 2	153-178	160 ± 3	149-171
2.5	23	173 ± 1	166-182	168 ± 2	160-179
3.5	24	177 ± 2	168-190	173 ± 2	163-183
4.5-5.5	20	178 ± 2	165-194	175 ± 2	164-188
6.5-7.5	22	180 ± 1	172-189	173 ± 1	167-180
8.5-9.5	22	178 ± 2	166-188	172 ± 2	161-183
10 и старше	10	179 ± 2	172-186	173 ± 2	168-178

Возраст, лет	Косая длина		Обхват груди	
	M ± m	lim	M ± m	lim
Самцы				
0.5	137 ± 5	123-164	153 ± 4	140-176
1.5	159 ± 2	148-171	178 ± 3	156-206
2.5	165 ± 2	150-176	181 ± 3	165-200
3.5	173 ± 3	158-192	193 ± 3	178-216
4.5-5.5	178 ± 2	160-212	197 ± 2	180-222
6.5-7.5	178 ± 1	157-187	197 ± 4	176-214
8.5-9.5	178 ± 3	167-187	201 ± 3	186-212
10 и старше	177 ± 2	170-183	199 ± 2	194-206
Самки				
0.5	129 ± 6	90-182	147 ± 1	128-174
1.5	152 ± 1	138-171	173 ± 1	146-202
2.5	161 ± 2	143-170	181 ± 1	164-202
3.5	170 ± 2	163-188	190 ± 2	176-208
4.5-5.5	172 ± 2	163-187	193 ± 3	172-206
6.5-7.5	174 ± 2	157-194	197 ± 3	178-222
8.5-9.5	174 ± 3	158-187	196 ± 3	182-210
10 и старше	172 ± 6	152-192	183 ± 11	128-208

Сезонные и возрастные изменения волосяного покрова печорских лосей описаны Е.П.Кнорре (1959). Новорожденные лосята покрыты густой пушистой шерстью рыжей окраски с красноватым, коричневатым, сероватым или желтоватым оттенками. У некоторых зверей бывает темный ремень по гребню шеи, холки и спины, а также седина на конечностях. Через два месяца (в июле), начинается первая линька, и к сентябрю развивается волос, типичный для взрослого лоса, отличающийся лишь преобладанием серых оттенков. Волосяной покров держится слабо, волос ломкий и легко вырывается из кожи целыми клочьями. У взрослых особей – одна линька в году. Начинается она в апреле и растягивается до конца июля. В мае у интенсивно линяющих животных на теле появляются многочисленные плешины, так как новый волос начинает отрастать только в июне. Некоторые лоси линяют постепенно, и новый волос вырастает одновременно с выпадением старого. В связи с изменениями цвета волосяного покрова в процессе отрастания все лоси имеют наиболее темную окраску в первой половине лета, а наиболее светлую (выцветшую) – весной. Типичная окраска взрослых лосей – бурая, с рыжеватым, сероватым или черноватым оттенками у разных особей. С середины 70-х гг. среди лосей

верхнепечорской популяции стали регулярно встречаться животные с необычным для вида окрасом (Нейфельд, 1986, 1990). Аномалия проявляется в виде белой окраски со слабым сероватым или желтоватым оттенками всей поверхности волосяного покрова или только отдельных его участков на голове или туловище. У некоторых особей отмечали также нарушение пигментации копыт. Цвет радужной оболочки глаз у аномальных и обычных зверей не отличался. За последние два десятилетия зарегистрировано более 40 встреч таких зверей и 5 случаев добычи на сопредельной с заповедником территории. Причины этого явления у лосей не изучены. Можно предположить, что в данном случае аномалия является мутацией, связанной с известным ядерным экспериментом, который был осуществлен в марте 1971 г. на севере Пермской области, где проводит зимовку часть печорских лосей.

Рога у лосей носят только самцы, которые используют их как оружие в брачных турнирах во время гона. О жестокости таких боев свидетельствуют многочисленные находки сброшенных рогов с обломанными отростками. Известно несколько случаев гибели быков от ран, нанесенных рогами, а однажды обнаружили двух погибших самцов с намертво сцепленными рогами. Для печорских лосей характерна значительная изменчивость формы рогов, которая варьирует от оле-



«Белый» лось. Фото Н. Нейфельда

необразной до типично лосиной с хорошо развитой лопатой и большим количеством отростков. Из 138 найденных в заповеднике в 1980-1990-е гг. сброшенных рогов большинство были лопатообразными (59%) и имели от 5 до 12 отростков. Максимальная ширина лопаты не превышала 32 см, длина – 111 см, окружность ствола у розетки – 23 см. Вес самого крупного рога – 7 кг. Рост рогов у печорских лосей начинается во второй половине апреля – начале мая, а полного развития они достигают к началу гона. После его окончания, в ноябре–декабре, сбрасывают рога старые самцы, а молодые нередко носят их до марта–апреля.

Питание. Особенности питания диких и одомашненных лосей в районе заповедника изучали Е.П.Кнорре (1959) и А.А.Калецкий (1967), сведения о пастбищах приведены в работах Л.Б.Ланиной (1959), Ю.П.Язана (1961, 1972), Н.К.Кудрявцева и Л.В.Глушковой (1976).

Общий список кормовых растений, по исследованиям Кнорре, включает более 70 видов, в число которых входят древесно-кустарниковые породы, кустарнички, травянистая растительность, а также грибы и древесные лишайники.

Из лиственных и хвойных пород деревьев, произрастающих в районе заповедника, нет ни одного вида, который бы совершенно не поедался лосями. Среди кустарников не встречены поеди лосей лишь на волчьем лыке (*Daphne mezereum* L.). Участие древесно-кустарниковой растительности в рационе животных во все сезоны составляет более 80%. Чаще поедаются побеги лиственных и хвойных пород (58%), реже их листья (20%) и кора (10%). На долю остальных групп кормов приходится от 3 до 7%.

В зимнем питании, по данным 10-летних регистраций массовых поедов на стойбищах, преобладали рябина (18%), пихта (17), ива (14), береза (12), древесные лишайники (10), сосна (8), осина (8), ель (7), черемуха (6).

Высота снежного покрова на зимовках, особенно в предгорьях, нередко превышает метровую отметку. В этих условиях значительная часть запасов зимних веточных кормов, особенно низкие кустарники, а также часть подроста и подлеска, оказывается к концу зимы засыпанной снегом. В связи с этим у печорских лосей отмечена нетипичная для вида стратегия кормодобывания. Во второй половине зимы неоднократно приходилось наблюдать по следам и визуалью, как звери копытили снег, чтобы добраться до побегов пихтового стланика, можжевельника и кустарниковых ив. Глубина таких покопок достигает 0.7 м. Такое поведение лосей на зимовках зарегистрировано только в предгорном и горном районах заповедника. В равнинном районе лоси применяют этот прием лишь в самом начале зимы, раскапывая занесенный первым снегом брусничник и черничник. Подобное явление

отмечено на Кольском полуострове и на северо-востоке Сибири (Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Домнич, 1982).

В бесснежное время рацион лося включает более 30 видов высших растений, а также грибы и древесные лишайники. Основными кормами летнего периода, по данным регистрации поедой одомашненных лосей на вольном выпасе ($n = 19112$), являются рябина (27%), береза (23), осина (17.5), ива (10.5). Из травянистых растений наиболее охотно поедаются кипрей (7%) и таволга вязолистная (5.5%). При наблюдениях за дикими лосями отмечали массовое поедание разных видов осок, вахты трехлистной, калужницы болотной, кубышки желтой, топяного и лесного хвощей, сабельника болотного, скерды болотной, дягиля лесного и лекарственного. Из кустарничков основную долю в летнем питании составляют вегетативные части брусники и черники. Остальные виды растений поедаются изредка и в незначительном количестве.

Грибы служат обычным и нередко массовым кормом лосей в августе–сентябре. Наблюдала, главным образом, поедание трубчатых грибов: боровиков, подосиновиков и подберезовиков. Реже употребляются пластинчатые грибы, среди которых отмечены сыроежки и красный мухомор.

Среди специфических кормов осеннего периода можно упомянуть также ягоды рябины, которые охотно едят как дикие, так и одомашненные лоси. В отличие от других ягод, например шиповника, можжевельника, черники и брусники, поедаемых вместе с побегами и листьями, ягоды рябины лоси объедают кистями, не трогая побегов.

Суточное потребление корма лосями значительно колеблется по сезонам. Максимальный вес съеденной пищи в летнее время составляет 30-40 кг побегов с листьями и травяной массы. В осенне-зимние месяцы это количество вдвое меньше. Минимальное суточное потребление пищи отмечено в марте-апреле – 6-12 кг веток, хвои и коры (Кнорре, 1959).

Размножение. Сведения о репродуктивном потенциале и особенностях размножения верхнепечорских лосей на разных фазах популяционного цикла приведены в ряде работ сотрудников заповедника (Кнорре, 1959; Язан, 1972; Кожухов, 1989; Нейфельд, 1998).

При благоприятных кормовых условиях нормально развитые лосихи достигают половой зрелости в возрасте полутора лет и приносят первых лосят в два года. Доля стельных самок в этом возрасте в годы подъема численности составляла 28%, в годы пика (1955-1960) снизилась до 15.4%. Самцы становятся половозрелыми на втором году жизни, но их участие в гоне в этом возрасте возможно лишь при отсутствии более сильных взрослых быков.

Сроки гона зависят от фенологических и погодных особенностей осеннего сезона. Ранней и холодной осенью он начинается в после-

дней декаде августа и завершается в конце сентября. В позднюю и теплую осень гон запаздывает и растягивается до конца октября. Разгар брачного периода обычно приходится на середину сентября. Ко времени гона лоси сосредотачиваются на верхних террасах долин рек, по сухим гривам и окраинам болот. В горном районе наиболее часто следы гона встречаются у границы лесного и подгольцового поясов. Гонящиеся быки ведут себя как типичные полигамы, они бросают покрытых ими самок и ищут других, позднее пришедших в течку. У лосих в течение гона бывает несколько половых циклов, повторяющихся с интервалом 18-21 день.

Продолжительность беременности, по наблюдениям за ручными лосихами, составляет от 215 до 243 дней. Среднее число эмбрионов у стельных самок, добытых на сопредельной территории в декабре-феврале, в разные периоды популяционного цикла колебалось от 1.22 до 1.46. Самый высокий показатель зарегистрирован на фазе роста и стабилизации численности популяции, наиболее низкий во время ее сокращения. Как исключительные известны факты нахождения у единичных лосих 3 и даже 4 эмбрионов.

Отел начинается в первой декаде мая и завершается в первой декаде июня. Большинство лосих телятся во второй половине мая, и приносят 1-2 лосят. За период существования Печоро-Ильчской лосефермы (с 1946 г.) зарегистрирован единственный случай рождения 13-летней лосихой трех лосят.

В условиях лосефермы самки регулярно размножались до 15-17 лет. Максимальный репродуктивный потенциал у диких лосих отмечен в 6.5-7.5 лет, у ручных – в 8-13 лет. Случаи яловости редки и обусловлены факторами послеродовой патологии и последствиями травм, полученных от хищников.

Структура популяции. В районе заповедника структура популяции лося исследовалась разными авторами и на разных фазах динамики численности (Кнорре, 1959; Шубин, Язан, 1959; Теплов, 1960; Язан, 1972; Нейфельд, 1998).

Соотношение полов у эмбрионов на разных этапах популяционного цикла отличалось незначительно. На фазах высокого пика и роста численности доля самцов составляла соответственно 51.4 и 52.2%, в годы депрессии уменьшалась до 49.1%. Замечено, что в пометах молодых самок обычно преобладают самки, а у старых самок – самцы.

В приплодах у одомашненных лосих ($n = 230$) среди 255 новорожденных лосят было 51.2% самцов (Кожухов, 1989).

По данным лицензионного отстрела среди животных старше 1 года во время пика 1955-1959 гг. ($n = 488$) соотношение полов было почти равным (50.8% самцов), а в годы низкой численности – 1967-1975 ($n = 119$) несколько преобладали самки (51.3%).

В последние два десятилетия (1980-1999), по материалам визуальных наблюдений в мае–октябре (796 встреч), на заповедной территории доля самцов в популяции составляла в среднем 48% и колебалась на разных фазах динамики численности от 43.2 до 49.6%.

Верхнепечорская популяция лося за указанный выше период по регистрациям визуальных встреч ($n = 976$) на 15.9% состояла из сеголеток, молодые звери до 2.5 лет составляли 21.4% и животные от 3 лет и старше – 62.7%. В зависимости от тенденции динамики численности доля телят изменялась от 13.1 до 16.9% и была наиболее высокой на фазе спада численности. Доля молодых в популяции варьировала от 19.3 до 29.6% и была максимальной в периоды, когда поголовье оставалось относительно стабильным. Категория взрослых колебалась от 55.1 до 64.5%, более высокую их долю отмечали в годы подъема численности.

Одним из важных показателей структуры популяции у копытных принято считать также стадность. Как известно, инстинкт стадности у лосей выражен слабее, чем у других представителей семейства оленьих. По многолетним данным верхнепечорские лоси обычно держатся небольшими группами из 2-3 особей (47% встреч) или одиночками (32%). Значительно реже отмечаются группы из 4-5 зверей (16%). Еще более редки стада из 6-10 и более животных (5%). Наиболее крупные из них насчитывали до 20 голов, однако такие регистрации единичны. Большие стада представляют собой временные локальные концентрации животных в наиболее кормных участках зимовок или миграционные скопления у переправ через крупные реки, когда лед еще недостаточно окреп.

Суточная и сезонная активность. Особенности поведения. За исключением периода гона и сезонных миграций лось ведет сравнительно малоподвижный образ жизни. Его суточная активность изменчива по сезонам и зависит от погоды, а летом и от активности кровососущих насекомых (Кнорре, 1959).

В ноябре–декабре, по данным круглосуточного хронометража деятельности одомашненных лосей, наблюдается чередование 5 периодов активности, когда животные кормятся, с 5 периодами покоя. Кормежка продолжается от 1.5 до 3 часов, отдых – от 1.5 до 5 часов. Время активности в общей сложности составляет 46%, покоя – 54% в течение суток. Большую часть ночного времени лоси лежат, а большую часть дневного – кормятся. В сильные морозы звери дольше обычного задерживаются на лежках. В марте в условиях глубокого снега отмечали 4 периода активности и 3 периода покоя. Жировочная деятельность в эту пору, в основном, приурочена к утренним и послеобеденным часам и длится от 1.5 до 4 часов, а в целом занимает до 42% времени суток. Остальное время животные проводят на

лежках. Наиболее длительный период покоя наблюдается с 17 до 23 часов, второй – с 1 до 6 и третий с 11 до 14 часов.

С февраля до середины апреля передвижение животных ограничено высоким снежным покровом, поэтому они ведут относительно оседлый образ жизни и держатся на сравнительно небольших локальных участках – стойбищах. В многоснежные зимы такие участки приурочены чаще всего к поймам крупных рек и прилегающим к ним береговым террасам и склонам. В малоснежные зимы значительная часть лосей зимует на водораздельных участках старых гарей, в приручьевых и горных елово-пихтовых лесах. В пределах каждого стойбища обычно имеется сеть хорошо натоптанных троп, образующих замкнутую систему. Благодаря этому значительно снижаются энергозатраты на переходы между кормовыми участками, и существенно уменьшается вероятность успешного нападения крупных хищников.

После схода снежного покрова и до установления жаркой погоды и массового появления гнуса, лоси пасутся на протяжении круглых суток, чередуя кормежки с кратковременным отдыхом. В июне периоды активности повторялись 9 раз, периоды покоя – 10. Общая продолжительность жировочной деятельности составляла 58% времени суток.

В летнее время животные сильно страдают от жары и гнуса, что вынуждает их изменять суточный цикл деятельности. Весь жаркий летний день они отлеживаются в заболоченных затененных местах или в мелких водоемах и только к заходу солнца покидают лежки и отправляются на всю ночь на кормежку. В жаркие июльские дни 5 периодов активности сменяются 6 периодами покоя. Первые охватывают почти всю ночь, вторые – почти весь день. Кормежка занимает около 46% суток, остальное время звери проводят на лежках. Такой характер суточной активности нарушается в годы с дождливым и прохладным летом, с малым количеством слепней и оводов, лоси редко встречаются у водоемов и ведут необычный для этого времени дневной образ жизни. В период массового лета слепней, мошки и носоглоточного овода они находят самое надежное укрытие в мелких водоемах, погружая в воду наиболее уязвимые части тела – ноги и касаясь мордой поверхности воды, чтобы овод не мог впрыснуть личинок в ноздри. С заходом солнца животные покидают место отдыха и в течение всей короткой летней ночи активно кормятся. После спада лета слепней, особенно в прохладные и дождливые периоды они проводят на жировках почти круглые сутки, чередуя частые кормежки с кратковременным отдыхом.

В период гона половозрелые самцы активны круглые сутки, но наиболее деятельны на утренних и вечерних зорях.

Миграции. Лосям верхнепечорской популяции присущи хорошо выраженные сезонные перемещения (Кнорре, 1954, 1959; Теплов, 1960; Шубин, Язан, 1959; Язан, 1961, 1972; Нейфельд, 1990, 2000). Как ука-

зывает Е.П.Кнорре, миграции лосей в районе заповедника возникли в середине 40-х гг., когда их численность сильно возросла, а емкость доступных зимних пастбищ по берегам рек стала недостаточной для возросшей популяции. В годы необычайно высокого пика численности популяции, который пришелся на вторую половину 50-х гг. минувшего века, перемещения животных стали носить массовый характер. В периоды сокращения и депрессии популяции, миграции заметно затухали, но не прекращались. Сведения о направленности и размахе миграций разных экологических группировок лосей, обитающих в бассейне верхнего течения Печоры, приведены выше. Данные, характеризующие количественную сторону миграции на разных фазах популяционного цикла, приводятся в разделе по динамике численности.

Зимняя миграция лосей охватывает период с ноября по февраль. Средняя многолетняя дата начала миграции в равнинном районе – 8 ноября, окончание – 31 января. Обычно она начинается, когда высота снежного покрова достигает 30-35 см, а завершается при 75-80 см. Первыми начинают движение самки с приплодом и молодые животные, а завершают взрослые быки и самки без телят.



Весной лоси начинают перемещаться с мест зимовок на летние пастбища еще в апреле. *Фото Н.Нейфельда*

Перемещения в обратном направлении весной, по наблюдениям в равнинном районе, обычно начинаются в третьей декаде апреля, а завершаются в конце мая. В годы с поздней и затяжной весной миграция растягивается до середины июня. Первыми оставляют места зимовок быки, позже начинают движение молодняк и взрослые самки. В начале миграции животные идут небольшими группами, в конце – поодиночке.

Основными факторами, определяющими смену летних и зимних местобитаний лося в печорской тайге, считаются условия залегания снегового покрова, и размещение запасов основных зимних кормов. Все основные зимовки лосей в заповеднике и его окрестностях приурочены к наиболее малоснежным участкам территории. Эта закономерность четко проявляется как в равнинных условиях, так и в предгорьях. Так, в самом малоснежном районе Уральского участка заповедника – в бассейне р. Ыджыд-Ляги, окруженном с трех сторон горными хребтами, ежегодно скапливается не менее 60% зимующих здесь лосей. По данным специальной снегосъемки, проведенной в 1984 и 1985 гг., высота снега здесь была на 14-20% меньше, чем на остальной территории данного ландшафтного района. В южной части района обитания равнинной группировки лосей, где зимует до 80% поголовья, высота снега на 20-30% меньше, чем в северной половине, откуда они уходят на зиму. В пределах указанных малоснежных районов животные концентрируются, как правило, в участках с максимальными запасами основных веточных кормов. Приведенные факты подтверждают предположения Е.П.Кнорре (1954) и В.П.Теплова (1961) о ведущем значении в возникновении миграций нивального фактора, а не кормового, как утверждает Ю.П.Язан (1972).

Численность и ее динамика. Несмотря на то, что регулярные учеты, характеризующие численность лося в бассейне верховий Печоры, начаты лишь в 1938 г., общий характер динамики популяции можно проследить на протяжении последних полутора столетий.

Обзор литературных источников, в которых имеются сведения о численности лося в районе исследований, начиная с середины XIX века и до момента организации Печоро-Илычского заповедника, а также анализ динамики численности этого вида за период до середины минувшего столетия, приводятся в ряде публикаций (Теплов, Теплова, 1947; Кнорре, 1959; Теплов, 1960; Язан, 1972) Согласно этим сведениям, общая картина динамики верхнепечорской популяции лося за период до середины XX столетия выглядит следующим образом.

В середине XIX века, как отмечалось в старой зоологической литературе, лосей в печорской тайге было «очень много». В последней четверти этого столетия они хотя и встречались здесь, но были уже очень редки. Посещавшие этот район в первые три десятилетия XX века исследователи отмечали, что лоси здесь крайне малочисленны

и находятся на грани полного истребления. Это подтверждали и местные охотники-старожилы, опрошенные В.П.Тепловым. К 1914-1918 гг. численность лосей начала постепенно нарастать, но уже в 20-е гг. вновь резко уменьшилась.

Вновь в заметном количестве лоси появились в верховьях Печоры в середине 30-х гг., когда эта территория уже имела статус заповедной. По мнению Е.П.Кнорре (1959), начавшийся подъем численности лося «... явился результатом массового расселения этого зверя сюда из верховьев Камского бассейна (с юга и юго-запада), а также с восточных предгорий Урала (с востока и юго-востока). По данным первого учета, проведенного в марте 1938 г., численность лося в Печоро-Ильчском междуречье составляла около 300 особей (Теплов, Теплова, 1947). За последующее десятилетие, по данным В.П.Теплова (1960), количество лося в заповеднике возросло не менее чем в 6 раз. В дальнейшем численность животных продолжала непрерывно нарастать и достигла максимума в середине 50-х гг., затем оставалась на стабильном уровне до конца десятилетия. По данным Ю.П.Язана (1963, 1970), общая численность верхнепечорской популяции в этот период достигала 6.9 тыс. особей.

В 60-е гг. население лосей начало быстро сокращаться. Неуклонное падение численности продолжалось в течение двух десятилетий. По оценке Н.К.Кудрявцева (отчет, 1976), только за период с 1968 по 1975 гг. их поголовье на заповедной территории уменьшилось с 800 до 180 особей. В конце 70-х гг., по нашим данным, здесь зимовало не более 120 зверей. В начале 80-х гг. популяция вышла из состояния депрессии и стала увеличиваться. Более быстрый рост численности наблюдался в первое пятилетие, когда поголовье увеличилось в 3.5 раза. Затем до конца десятилетия сохранялся относительно стабильный уровень населения. К 1989 г. общая численность верхнепечорской популяции оценивалась в 1500 особей, из них почти треть животных оставались на зимовку в границах заповедника. (Нейфельд, 1990). В последнее десятилетие (1990-1999) население лося здесь продолжало неуклонно сокращаться. В конце ушедшего столетия численность популяции, по самым оптимистическим оценкам, не превышала 500 особей, из них 70% концентрировались в зимнее время в темнохвойных предгорьях Уральского участка заповедника (Нейфельд, 1999).

Таким образом, у лося в верховьях Печоры за последние полтора столетия наблюдались два хорошо выраженных пика численности с периодом цикла между ними около 100 лет. Такая же протяженность циклов известна и для других районов ареала вида (Ломанов, 1995). Отличие заключается в том, что пики численности на Печоре отмечались на 2-3 десятилетия раньше. Так, в большинстве районов европейской части России максимальной численности поголовье лося до-

Рис. 62. Динамика зимней миграции лося в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника

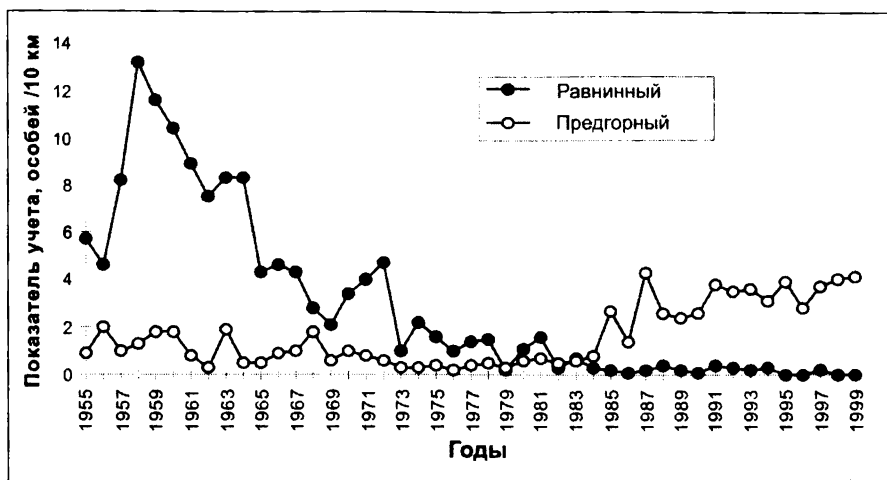


стигало в 70-е гг. XIX и XX столетий. В более южных районах Предуралья: Оренбургской и Пермской областях, республиках Башкортостан и Удмуртия последний рост численности продолжался до середины 80-х гг. В последнее десятилетие динамика верхнепечорской популяции лося согласуется с ходом изменений численности во всех указанных выше регионах.

Накопленные в заповеднике долговременные ряды данных учета зимующих и мигрирующих лосей на стационарах позволяют проследить многолетние изменения численности в конкретных экологических группировках, обитающих в разных ландшафтных районах и испытывающих различное антропогенное воздействие (рис. 62-63).

Кривые, иллюстрирующие ход динамики поголовья равнинной группировки, характеризуются идентичными трендами, как в отношении зимующих лосей, так и мигрантов. Наиболее адекватно отражает общую тенденцию динамики популяции кривая, отражающая изменения численности на миграционном маршруте (см. рис. 62). Она демонстрирует хорошо выраженный катастрофический характер падения численности в первое десятилетие после пика и последующее неуклонное ее снижение с периодом временного подъема в 80-е гг. Кривая, показывающая колебания поголовья лосей на зимовке в равнинном участке, хорошо согласуется с предыдущей лишь до периода депрессии в конце 70-х гг. Однако последующий ее отрезок, хотя и отражает общую тенденцию, но не дает представления о последнем всплеске числен-

Рис. 63. Динамика численности лося на зимовках в равнинном и предгорном районах Печоро-Илычского заповедника



ности популяции, поскольку характеризует очень локальный участок, на котором число зимующих зверей на указанном отрезке времени определялось также ухудшением кормовых условий.

В предгорной группировке многолетняя динамика зимующего поголовья отличается существенно меньшей амплитудой колебаний (см. рис. 63). Отрезок кривой, характеризующий последние два десятилетия, в отличие от общей тенденции, имеет положительный тренд, свидетельствующий о медленном росте поголовья зимующих в предгорном районе лосей.

Факторы, определяющие динамику численности. Согласно выводам В.П. и Е.Н.Тепловых (1947, 1960) и Е.П.Кнорре (1959), колебания численности лося в печорской тайге в разные периоды определялись как климатическими факторами, так и воздействием человека.

Подъем численности и последующее резкое сокращение поголовья лосей в XIX столетии связывается с изменениями в кормовой базе в результате лесных пожаров. Пик популяции предшествовал длительный период с частыми и значительными пожарами, которые способствовали постоянному обновлению пастбищ и увеличению их площади. Наступивший затем период с относительно редкими и небольшими лесными пожарами сопровождался ухудшением кормовых условий для лосей, что привело к их массовому переселению в более южные районы, где в это время образовались богатые пастбища на месте вырубленных лесов.

Резкое сокращение поголовья после незначительных всплесков численности лося в начале и 20-х гг. XX столетия увязывается с хищническим истреблением этого зверя местным населением, о чем свидетельствовали В.И.Белоусов (1915), И.Прудков (1918), Ф.Ф.Шиллингер (1929).

Значительный и быстрый рост верхнепечорской популяции лося в первые два десятилетия существования заповедника объясняется совпадением охранных мероприятий (федеральный запрет охоты на лося и организация заповедника) с периодом сильных лесных пожаров в печорских лесах (1921-1926 и 1932-1936 гг.). В результате последних здесь образовались обширные богатейшие лосиные пастбища, что обеспечило условия для успешного восстановления поголовья. Необычайно быстрый рост численности стал возможен, как уже упоминалось выше, благодаря массовому расселению сюда лосей из верховьев Камского бассейна и с восточных предгорий Урала (Кнорре, 1959). К середине 40-х гг. все удобные для зимних стойбищ участки заповедной территории были полностью освоены лосями, после чего начинается затухание роста поголовья, а затем его стабилизация. Вследствие истощения запасов кормов в долинах рек, доступных для животных в условиях многоснежной печорской тайги, начинаются массовые миграции в районы с меньшей глубиной снежного покрова, в направлениях, обратных предшествующему расселению. Одновременно резко снижаются показатели плодовитости и увеличиваются масштабы смертности от волка, численность которого резко возросла, а также гибель в реках во время миграций. К естественным факторам добавляется мощный антропогенный пресс в виде официальной и нелегальной охоты.

Традиционный на Печоре браконьерский промысел лосей местным населением в годы пика численности популяции достигает огромных размеров. В 1956 г. в бассейне Илыча сотрудниками охотинспекции была выявлена большая группа браконьеров, которые за год поймали в петли около 300 лосей, некоторые из них ловили за сезон зимней миграции до 30 зверей (Язан, 1972). Об истреблении копытных на Илыче делает заметки в своих полевых дневниках известный геолог В.А.Варсанюфьева (Юшкин, 1990). В полевом дневнике за 1958 г. она приводит подробные материалы опросов свидетелей, инспекторов, лесничих, выписки из документов, свидетельствующие о массовой незаконной добыче лосей и жителями, и начальством, в том числе лесничими. На одного браконьера приходилось по 18-20 добытых лосей. Половину мяса они бросали в лесу, не могли вывезти. Районное руководство поощряло браконьерство, предлагая сдавать лосиное мясо как телятину. Только по одному Еремеевскому сельсовету, указывается в дневнике, в апреле месяце было снято около 500 петель на лосей.

Впечатляют и данные по официальной лицензионной добыче. В 1956-1968 гг. вблизи южной границы Якшинского участка заповедника, через которую проходит основной поток мигрирующих лосей равнинной группировки, функционировали два лосепромысловых хозяйства (Шубин, Язан, 1959; Язан, 1961, 1963). Согласно архивным данным, за 12 промысловых сезонов ими было отстреляно 1143 лося. На самом деле добыто было значительно больше, так как помимо квоты, выделяемой на хозяйства, по словам очевидцев и бывших сотрудников, здесь реализовывалось также немало «левых» лицензий. В 1969 г. промысел в хозяйствах был прекращен, поскольку стал нерентабельным при резко сократившейся численности вида. Судя по материалам, приведенным в монографии Ю.П.Язана (1972), отстрел имел явный негативно-избирательный характер. Так, среди 716 зверей, добытых в 1956-1964 гг., 71% составляли животные в возрасте от 2.5 до 9.5 лет, в том числе 60% – самки. На долю основного воспроизводственного ядра популяции – возрастную группу 4.4-9.5 лет – в общей добыче приходится 45%. Среди отстрелянных особей этой группы 80% составляли самки. Таким образом, совершенно очевидно, что главной причиной катастрофического сокращения численности лося в верховьях Печоры в 60-е гг. стала непомерная антропогенная нагрузка на популяцию.

В конце 60-х – 70-х гг. пресс охоты на популяцию резко снизился из-за неэффективности промысла в условиях низкой численности животных. По данным Н.К.Кудрявцева (отчет, 1976), в 1968-1975 гг. лицензионная добыча в окрестностях заповедника не превышала в среднем 20 лосей за сезон, причем часть разрешений оставалась не реализованной. В период депрессии популяции, благодаря снижению нагрузки на зимние пастбища, восстанавливается кормовая база в местах основных зимовок в долинах рек, а также на горях после крупных лесных пожаров 1960 г. Значительно ослабевает и воздействие на популяцию крупных хищников, особенно волка.

Благоприятное сочетание основных лимитирующих факторов приводит к существенному росту репродуктивных показателей популяции. В 80-е гг. доля стельных самок в возрасте 1.5 лет увеличивается почти вдвое, а средняя плодовитость возрастает с 1.2 до 1.5 эмбрионов (Нейфельд, 1998). Итогом успешной реализации воспроизводственного потенциала стал заметный рост поголовья лосей в верховьях Печоры в 1980-1985 гг.

На фазе подъема численности стало нарастать и антропогенное воздействие на популяцию. Особенностью охотничьего освоения поголовья лося в последние два десятилетия является массовое применение транспортных средств: легковых автомобилей и снегоходов. В результате этого в условиях хорошо разветвленной сети лесовозных

дорог многократно возросла производительность и эффективность промысла. Добыча лосей стала выгодным бизнесом для целого ряда охотников, специализирующихся на лосиной охоте. Благодаря покровительству отдельных представителей власти и органов правопорядка, они обеспечивались разрешениями на отстрел, горючим и нарезным оружием. Неограниченный спрос на дешевое лосиное мясо и практически полное отсутствие контроля со стороны природоохранных органов стимулировали истребление лосей быстрыми темпами. По данным лицензионной добычи, в 1982-1990 гг. в пределах района было отстреляно 1399 лосей, из них – 805 (58%) только за последние три сезона. В реальности число добытых лосей было значительно больше, поскольку в условиях полной бесконтрольности нередко на одно разрешение приходится несколько отстрелянных зверей. Кроме того, здесь регулярно реализовывалась часть лицензий из других районов. Наконец, доля изъятия из популяции существенно увеличивалась за счет широко распространенного браконьерства в период закрытый для охоты. Под воздействием такого непомерно высокого антропогенного пресса уже к середине 90-х гг. практически вся равнинная группировка лосей верхнепечорской популяции оказалась на грани полного истребления.

В отличие от равнинной, предгорная группировка лосей уже длительное время существует в условиях минимального антропогенного воздействия, поскольку ее главные зимовки расположены в пределах заповедной территории. Смертность здесь определяется, в основном, естественными факторами: воздействием хищников и гибелью в реках во время миграций. Изъятие в результате официальной и нелегальной охоты по границам Уральского участка заповедника в последние два десятилетия, по экспертной оценке, не превышало 5%. Ежегодные суммарные потери популяции здесь восполняются, а в отдельные годы и перекрываются за счет естественного воспроизводства. Наибольший прирост наблюдается после влажных летних сезонов, когда повышается продуктивность зимних пастбищ за счет увеличения прироста основных веточных кормов. В настоящее время численность предгорной группировки лосей лимитируется, по-видимому, именно состоянием зимних пастбищ. Последние 40 лет здесь не было крупных лесных пожаров, способствующих обновлению кормовой базы. Кормовые ресурсы на старых гарях в силу их возраста и по причине деградации из-за многолетнего воздействия самих лосей сильно истощены. В местах основных зимовок в долинах рек, где животные вынуждены концентрироваться в глубокоснежный период, они ежегодно изымают практически весь годовой прирост ивняков. Описанная картина в последние годы наиболее ярко проявляется на главной зимовке лосей в предгорном районе – в бассейне р. Ыджыд-Ляги, где в результате регулярного многократного объедания наблюдается массовое усыхание как берез-

няков по старым гарям, так и прибрежных ивняков. Во второй половине 90-х гг. поголовье лосей на этой зимовке начало снижаться. Одновременно наблюдается увеличение численности на соседней зимовке в бассейне р. Шезымью и активное освоение верховий Печоры на участке между устьями рек Елма и Манская Волосница, где зимовки лосей длительное время отсутствовали, а кормовая база находится в хорошем состоянии.

Гибель. Среди естественных факторов смертности лосей в заповеднике наиболее значимо воздействие крупных хищников. На долю медведя, волка и росомахи в общей сложности в разные периоды популяционного цикла приходилось от 40 до 71% от всех выявленных случаев гибели (Кнорре, 1959; Нейфельд, 1998). По данным регистрации успешных охот за последние два десятилетия этот показатель составляет 60.8% (107 случаев). Из них 23.3% было добыто медведями, 18.8% – волками и 17% – росомахой.

Факты успешной добычи лосей бурым медведем отмечены во все месяцы его активной жизнедеятельности. Случаи гибели от этого хищника за указанный период (n = 41) распределяются по сезонам следующим образом: весна – 56%, лето – 26%, осень – 18%. Как правило, на лосей охотятся крупные старые самцы, значительно реже холостые и семейные самки и молодые звери 2-3 лет. Максимальная активность охоты на копытных наблюдается в пору апрельских настов и во второй половине мая – начале июня во время отела лосих. Среди жертв представлены все возрастные группы, однако преобладают взрослые особи (61%). На долю годовиков приходится 14, а сеголеток – 25%. Половой состав жертв первых двух возрастных категорий несущественно уклоняется в пользу самок (51%).

Волки добывают лосей в районе заповедника преимущественно зимой, чаще в первой ее половине. На этот сезон приходится 85% зарегистрированных успешных охот (n = 33). На весну и лето приходится соответственно 6 и 9% случаев. В осенние месяцы факты нападений волков на лосей не отмечены. Основным объектом охоты хищников являются молодые особи – годовики (52.6%) и сеголетки (31.6%), доля взрослых незначительна (15.8%). Обычно волки охотятся на лосей семейной стаей и очень редко в одиночку.

Результативные нападения на лосей росомахи (n = 30) зафиксированы во все сезоны. Как и волки, этот хищник добывает копытных главным образом в зимние месяцы, на которые приходится 83.4% всех успешных охот. Однако в отличие от волков росомаха обычно охотится в одиночку и чаще нападает на лосей в период глубокого снега. Среди ее жертв также преобладали сеголетки и годовалые звери, которые встречаются с одинаковой частотой, а в сумме составляют 61%.

Самый редкий из крупных хищников заповедника, рысь, на лосей охотится крайне редко. За всю историю заповедника известно лишь два таких случая. В одном из них рысь задавила взрослого лося, ранее раненного человеком, однако добычу у нее отняла россомаха (Теплов, 1960). В феврале 1958 г. лесник заповедника П.Г.Лызлов по следам наблюдал, как две рыси добыли лося-сеголетку в окрестностях кордона Шежим-Печорский.

Вторым по значению естественным фактором смертности является гибель лосей в реках. Доля утонувших зверей на разных фазах динамики численности изменялась от 22 до 54%. По материалам последних двух десятилетий этот показатель равнялся 30%. Обычно лоси тонут во время сезонных миграций при переходах рек по непрочному льду. Частота гибели при весенних и осенне-зимних перемещениях почти одинакова (соответственно 51 и 49% случаев). Среди утонувших зверей преобладали взрослые особи (79.6%), преимущественно самки (70.3%). Известно также несколько фактов гибели недавно родившихся лосят, преодолевавших реки вместе с матерью во время половодья.

Часть лосей гибнет от различных травм. В большинстве известных случаев это были быки, получившие глубокие проникающие ранения рогами соперника в период гона.

При многолетнем изучении болезней лося в районе заповедника не было зарегистрировано ни одного случая гибели от инфекционных или паразитарных заболеваний (Кнорре, 1959; Кожухов, 1965). Паразитами лося здесь являются кровососущие насекомые (слепни, мухи-кровососки, мошки, мокрецы, комары), носоглоточный овод и несколько видов гельминтов.

Среди насекомых-паразитов важнейшее место занимает носоглоточный овод – *Serphomyia ulrichi*, которого лоси панически боятся (Кнорре, 1957). При его появлении звери приходят в сильное возбуждение, бегают до изнеможения, затем ложатся в тень или в воду, опускают голову к земле или воде и часами отлеживаются в таком положении. Нападение носоглоточного овода на лосей в печорской тайге отмечается с июня по сентябрь. Интенсивность заражения личинками этого паразита достигает 65%, причем молодые особи первого года жизни менее заражены, чем взрослые. Весной и осенью у многих лосей находили муху-кровососку сем. *Hippoboscidae*. Даже у 10-дневных лосят только с передних конечностей снимали более 40 экземпляров этого паразита. При массовом нападении муха сильно беспокоит зверей, и они начинают чесаться. Двукрылые кровососущие, главным образом разные виды слепней, доставляют большое беспокойство лосям в течение всего лета, особенно в жаркие периоды. От них страдают как новорожденные лосята, так и взрослые животные. У некоторых

особей в середине лета область ахилловых сухожилий представляет сплошную кровоточащую рану, покрытую кровососами.

Гельминтофауна верхнепечорских лосей изучена недостаточно. Е.П.Кнорре (1959) упоминает о находках в экскрементах яиц и личинок нематод, стронгилид и аскарид. В.Г.Эвранова (1954), обследовав 6 лосей, установила крайне низкую зараженность и обнаружила два вида паразитов: *Tenia hydatigena* и *Trichocephalus skrjabini*. По данным М.В.Кожухова (1965), из 420 лосей, добытых в лосепромысловом хозяйстве в 1956 г., цистицеркоз найден у 68 животных. Зараженность составила около 16% при интенсивности от 1 до 25 цистицерк. Одомашненные лоси до 1962 г. были поголовно заражены этим заболеванием. Интенсивность заражения у отдельных особей доходила до 120 экземпляров. У всех отстрелянных зверей были также обнаружены нематоды сем. *Trichostrongylidae*, причем у некоторых их насчитывали от 300 до 1000. В 1961 г. у погибшего годовалого лосенка найден один экз. *Setaria labiatopapillosa*. При неполном гельминтологическом исследовании трех зверей В.Ф.Юшков (1991) в бассейне Илыча обнаружил личиночные формы цестод *Tenia parenchimatosa* и *T. krabbei*. Лось является промежуточным хозяином упомянутых паразитов, половозрелые формы которых паразитируют на хищных зверях сем. *Canidae*.

Северный олень – *Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758

Дикий северный олень является представителем аборигенной фауны региона. Наиболее ранние свидетельства обитания этого вида на территории верхнепечорского Предуралья относятся к эпохе верхнего палеолита. Судя по обилию костных остатков и сброшенных рогов, обнаруженных в местах пещерных стоянок древнего человека, северный олень был основной добычей охотничьих племен, населявших верховья Печоры в каменном веке (Гуслицер, Каневец, 1965). По современным данным радиоуглеродного анализа максимальный абсолютный возраст этих находок составляет около 19 тыс. лет (Павлов, 1997).

Согласно современной внутривидовой систематике, в верховьях Печоры обитает лесной подвид северного оленя *R. t. fennicus* Lonnberg, 1909 (Каталог..., 1981). Олени верхнепечорской популяции относятся к горно-таежной экологической форме, для которой характерна сезонная смена лесных и горных местообитаний.

В уральской части заповедника популяция диких оленей контактирует с домашними, которых пригоняют сюда на летний выпас оленеводы из Ханты-Мансийского автономного округа. Оленеводство практиковалось здесь и до организации заповедника, после установления заповедного режима его масштабы значительно сократились.

В 1930-40-е гг. в заповедных горных тундрах выпасалось несколько стад общей численностью 1.5-2 тыс. голов (Теплов, Теплова, 1947; Теплов, 1960). В первой половине 50-х гг., после отчуждения горной части от заповедника, их поголовье увеличилось до 3 тыс., а в конце этого десятилетия оленеводы вынуждены были прекратить здесь выпас из-за истощения пастбищ (Сокольский, 1961). В настоящее время деятельность оленеводства затрагивает лишь самый южный участок уральской границы заповедника между истоками Ыджыд-Ляги и Печоры. Домашние олени появляются в этом районе в периоды кочевков весной и осенью, а также эпизодически отмечаются в летнее время. Основные районы их летнего выпаса находятся за пределами заповедника в тундрах, примыкающих к левобережным истокам Печоры.

Распространение. В недавнем прошлом дикий северный олень был самым распространенным из копытных животных и населял всю тундровую и таежную зоны Европы, Азии и Северной Америки. В минувшем столетии ареал вида повсеместно резко сократился, в основном из-за конкуренции с домашними оленями, а также в результате преследования человеком. На Европейском Северо-Востоке область современного распространения северного оленя не выходит за пределы северной и средней подзон тайги и носит очаговый характер (Куприянов, 1998). Верхнепечорская популяция представляет один из последних очагов обитания вида на юго-восточной окраине европейского ареала.

По данным аэровизуальных и наземных наблюдений, в настоящее время в бассейне верховий Печоры обитают две относительно обособленные группировки северных оленей: ильчская и печорская. Первая населяет правобережную равнинную часть Ильчского бассейна и северную половину Уральского участка заповедника. Основные зимовки этой группировки расположены вне заповедника на обширной заболоченной низменности в бассейнах Когеля и Большой Ляги, а весенние пастбища и летовки – в пределах предгорного и горного районов на охраняемой территории. Район обитания печорской группировки охватывает всю южную половину Печоро-Ильчского междуречья и прилегающее левобережье Печоры. Основное поголовье круглый год обитает в пределах равнинной части, и лишь немногие звери проводят летовку в предгорном и горном районах.

Морфологическая характеристика. По внешнему виду печорский олень очень близок к лапландскому (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). Окраска меха заметно изменяется по сезонам: летняя шерсть короткая, темно-серая или бурая, зимой за счет отрастания длинной седой ости олени заметно светлее. Для самцов в зимнем наряде характерна более интенсивная темная окраска туловища и длинная белая грива на

нижней стороне шеи. Самки и молодняк окрашены менее контрастно. Под воздействием яркого весеннего солнца волосяной покров сильно выцветает, поэтому после схода снега животные выглядят почти белыми. Начало линьки приходится на апрель–май, а завершается она во второй половине июля – начале августа. Взрослые быки заканчивают смену меха раньше, чем молодые звери и важенки. Зимний мех полностью отрастает к концу сентября.

По размерам и массе верхнепечорские олени несколько крупнее лапландских. Два взрослых самца, отстрелянных в октябре 1956 г. в окрестностях Якши, имели живой вес 163 и 180 кг, длину тела 187-194, высоту в холке 124-130 см (Сокольский, 1961). По данным лицензионного отстрела оленей в 1980-е гг., максимальный зарегистрированный вес туши взрослых быков, добытых в октябре в верховьях Илыча, составляет 120 кг, что соответствует живому весу около 200 кг.

Видоспецифичная особенность северного оленя – наличие рогов у обоих полов. Так же, как и в других горно-таежных регионах, например, в Якутии, на Алтае и в Саянах (Тавровский и др., 1971) среди самок верхнепечорской популяции иногда встречаются комолые особи. У самцов отмечены рога как с лопатообразными расширениями в области концевых и надглазничных отростков, так и без таковых. Самые крупные сброшенные рога с четко выраженной лопатой находили в горных тундрах на севере Уральского участка заповедника. Взрослые



Быстрый бег – основной способ избегания опасности у северного оленя.

Фото Н.Нейфельда

быки, участвующие в гоне, сбрасывают рога в течение ноября – первой декады декабря; телята, молодые самцы и холостые самки – во второй половине зимы; стельные самки – в первую неделю после отела. Новые рога у самцов начинают отрастать уже в апреле, а к августу достигают максимального развития. В это время они еще покрыты тонкой бархатистой шкуркой, под которой находится мягкая костная ткань, обильно пронизанная кровеносными сосудами. В конце августа – начале сентября, после окостенения рогов, быки начинают активно очищать их от «бархата» с силой ударяя по ветвям и стволам деревьев, скручивая и вырывая с корнем молодые деревца. Наиболее ранние встречи взрослых самцов с полностью очищенными рогами приходятся на конец первой декады сентября. Самки чистят рога во второй половине этого месяца.

Местообитания. Биотопическое распределение северного оленя по территории заповедника подвержено весьма значительным сезонным изменениям. Ранней весной во время схода снежного покрова животные сосредотачиваются в районах наиболее крупных болотных массивов. В это время оленей можно нередко наблюдать на окраинах открытых болот, где появляются первые весенние корма – колоски пушицы. Солнечные склоны примыкающих к болотам коренных террас, которые первыми освобождаются от снега, служат местами отела. В начале вегетационного периода пасущихся зверей встречали также в равнинных лишайниковых борах и в горно-тундровом поясе в южной и северной частях Уральского участка. В первой половине лета, во время массового лета кровососущих насекомых, обитающие в равнинном районе олени выходят на наиболее возвышенные участки разреженных беломошников. В темнохвойных предгорьях в эту пору звери чаще всего отмечаются на открытых берегах рек и продуваемых ветром мысах и островах. В горном районе, спасаясь от гнуса и слепней, они держатся на самых верхних участках тундр и около нестаявших снежников. После спада пика активности кровососов наступает основной нагульный период в жизни оленей. Во второй половине лета они встречаются в самых разных биотопах, где хорошо развит ярус травянисто-кустарниковой растительности. Лучшими летними нагульными пастбищами во всех ландшафтных районах служат травянистые темнохвойные леса в долинах рек, а также сфагновые и травянистые березняки, распространенные небольшими участками в истоках ручьев, по окраинам низинных и переходных болот. К этой же категории относятся высоко-травные горные ельники и подгольцовые луга в поясе березовых криволесий.

Осенью в период гона в равнинных и предгорных лесах олени держатся преимущественно в окрестностях крупных болот и в прилегающих к ним заболоченных лесах. В горной части следы гона отмечали у

верхней границы лесной растительности и в нижней части горно-тундрового пояса.

Большую часть зимы, особенно в период с высоким и рыхлым снежным покровом, олени концентрируются в районах с богатыми запасами главного зимнего корма – ягеля (наземные кустистые лишайники). В пределах заповедника основные ягельные пастбища сосредоточены в равнинных борах и горных тундрах.

По данным последнего лесоустройства (1978) площадь ягельников в равнинном участке составляет около 4 тыс. га. Небольшие площади боров с лишайниковым покровом – около 300 га, имеются также в юго-западной части Уральского участка в бассейне Кедровки.

Горные тундры занимают в общей сложности 64.8 тыс. га, однако площади с хорошо развитым ягельным покровом составляют здесь менее 10% территории. Наиболее обширные участки ягельников расположены в северо-восточной оконечности Уральского участка в междуречье Пырсью и Кожымью на хребтах Кычилиз, Кожымиз, Макариз, а также в районе истоков Печоры на хребтах Яныпунер и Маньпунер.

Условия пастбы оленей в глубокоснежное время в равнинных борах и горных тундрах существенно различаются. В боровом районе заповедника максимальная среднедекадная высота снежного покрова достигает 90 см. В горных тундрах снег сдувается ветром, и его высота в обычные годы не превышает 20-30 см (Теплова, Теплов, 1947). Глубокий снег в лесу не только осложняет передвижение животных, но и сильно затрудняет добычу ягеля. По этой причине, как считают указанные авторы, в 1930-40-е гг. до 75% оленей проводили зимовку на горных тундрах, а в боровом районе они встречались в зимнее время лишь в исключительно малоснежные годы. Успешной зимовке в тундрах способствовали малочисленность волка и хорошее состояние ягельников. Как указывают В.П. и Е.Н.Тепловы (1947), одиночные волки лишь изредка заходили в район заповедника. По свидетельству А.А.Корчагина (1940), обследованные им в 1934 г. тундры северной части заповедника были покрыты мощным слоем лишайников в 5-8 см высотой.

После отчуждения от заповедника горной части в 1951 г. пастбища этого района стали интенсивно использоваться для домашнего оленеводства. Когда через 8 лет эту территорию вновь включили в состав заповедника, она оказалась непригодной для зимовок дикарей в связи с деградацией ягельников, сильно истощенных домашними стадами. По описанию С.М.Сокольского (1961), обследовавшего горные тундры летом 1959 г., «... ягельники были уже настолько вытравлены, что общий тон поверхности тундры местами был темно-фиолетовым, так как оголенные, почти лишенные ягеля участки занимали большую площадь,

ягель (главным образом *Cladonia silvatica* и *Cl. rangiferina*) в виде жалких кустиков 1-2 см высоты был в таком угнетенном состоянии, что общий тон его не мог перебить фон проступающего грунта. Такая картина была почти на всех тундрах». По мнению автора, оскудение горных пастбищ стало главной причиной перемещения зимовок в 50-е гг. в равнинный боровой район.

В последние пять десятилетий концентрации оленей в период глубоких и рыхлых снегов отмечаются только в равнинных борах. Животные придерживаются традиционных мест зимовки независимо от условий снежности и пресса нелегальной охоты, который они испытывают на сопредельной с заповедником территории. Хотя запасы лишайников в горном районе восстановились, олени здесь до настоящего времени не зимуют из-за хищничества волков, ежегодно приходящих сюда вслед за мигрирующими лосями. В 1980-90-е гг. в восточной половине Уральского участка заповедника по зимним следам ежегодно регистрируются 1-2 стайные группировки волков, в каждой из которых насчитывали от 5 до 13 особей.

Во второй половине зимы, как только снежный покров в борах уплотняется и начинает «поднимать» оленей, они прекращают раскопки ягеля и начинают кормиться преимущественно древесными лишайниками. В поисках этого корма, из-за его незначительных запасов и рассредоточенности по территории, животные вынуждены много перемещаться. В это время они уходят из сосновых боров в приречные леса и на заболоченные водоразделы. Часть оленей откочевывает из равнинного района в темнохвойные предгорья и в горные тундры.

Питание. Специфической особенностью северного оленя считается питание лишайниками, потребляемыми им во все сезоны. В печорской тайге этот корм составляет основу рациона оленей около 9 месяцев – с сентября по май.

Кормовую ценность для оленей представляют наземные и древесные формы лишайников с кустистым и листоватым слоевищем. Переход на преимущественное питание этим кормом происходит вскоре после окончания вегетации сосудистых растений. Большую часть снежного периода олени пасутся на ягельных пастбищах с доминированием лишайников: *Cladonia silvatica*, *Cl. alpestris*, *Cl. rangiferina*, *Cetraria islandica*.

В пределах заповедника основные ресурсы ягеля сосредоточены в лишайниковых сосняках и горных тундрах. По исследованиям С.М.Сокольского (1976), запасы ягеля в борах-беломошниках в 1968-1970 гг. колебались от 55 до 74.5 ц/га (в воздушно-сухом состоянии), а в горной тундре на хребте Кычилиз этот показатель составил 15.4 ц/га. В последние десятилетия заметных изменений ягельных пастбищ равнинного участка не отмечено. В настоящее время на большей терри-

тории горных тундр, длительное время не подвергавшейся выпасу оленей, ягельный покров находится в хорошем состоянии.

Особенности зимнего питания оленей в равнинном участке заповедника в глубокоснежный период рассмотрены в работах С.М.Сокольского (1975, 1976). По наблюдениям автора, зимующие здесь животные раскапывают ягель при высоте снежного покрова до 102 см. В среднем один олень поедает в сутки около 2 кг ягеля в воздушно-сухом состоянии. При этом он раскапывает около 30-50 кв. м ягельника. В процессе кормежки используется не более четверти раскопанной и истоптанной площади и срывается только верхняя часть пласта лишайников, составляющая по весу около 45% всей его массы.

Во второй половине зимы основу рациона оленей составляют древесные лишайники из родов *Usnea*, *Brioria*, *Alectoria*, *Lobaria*. Переход на этот корм наблюдается в феврале-марте. Относительно небольшие запасы этого корма в пределах доступной для животных зоны, вынуждают их много перемещаться по территории в поисках пищи.

Кроме лишайников в снежный период в рационе верхнепечорских оленей отмечены побеги разных видов ив, берез, рябины, черники, брусники, голубики, вороники, а также ветошь – сухие остатки травянистой растительности. Однако доля этих кормов незначительна и поедание их носит попутный характер.

В разгар снеготаяния во второй половине апреля – начале мая, когда появляются первые проталины в борах, олени вновь начинают активно кормиться ягелем.

В ранневесенний период основу питания, наряду с ягелем, составляют появляющиеся на проталинах сфагновых болот цветочные колоски пушицы влагилищной, зеленые всходы различных видов осок, а также корневища вахты трехлистной и сабельника болотного. После полного схода снега в лесу ягель быстро пересыхает. Олени не едят сухой ягель и переходят на питание свежей зеленью. В начале вегетации они жадно поедают появившиеся проростки хвощей, злаков, зонтичных и другого разнотравья.

Весной отмечены случаи обглаживания оленями сброшенных лосиных и оленьих рогов, а также поедание яиц гнездящихся на земле птиц. Обнаружив кладку, они съедают все яйца вместе со скорлупой. Из 6 разоренных оленями гнезд, зарегистрированных во второй половине мая в равнинном участке заповедника, 2 принадлежали глухарю, 2 – тетереву, по 1 – чибису и среднему кроншнепу.

Летом северный олень в печорской тайге питается зелеными частями травянистых растений и листьями древесно-кустарниковых пород. По наблюдениям за жирующими зверями, предпочитаемыми летними кормами в лесных и болотных местообитаниях являются различные виды осок, злаков, хвощей, таволга вязолистная, кипрей, горец боль-

шой, вахта трехлистная, сабельник болотный, герани, скерда, крестовник, вероника длиннолистная, бодяк разнолистный, березы и ивы. В горных тундрах охотно поедаются также ветреница пермская и ястребинка альпийская.

В июле–сентябре в беломошных сосняках равнинного района наблюдали оленей, питающихся пластинчатыми грибами.

Размножение. В летнее время взрослые самцы северного оленя держатся по одиночке или небольшими группами из 2-3 особей. В сентябре, после окончания чистки рогов, их активность заметно повышается, они утрачивают присущую им ранее осторожность и много перемещаются в поисках самок. Во второй половине этого месяца можно встретить смешанные стада из взрослых быков, важенок и молодняка, что свидетельствует о начинающемся гоне. Гаремные группы в период активного гона в равнинном участке заповедника состоят из 4-9 зверей. Разгар брачного сезона оленей приходится на первую декаду октября, в конце второй декады гон затухает.

В апреле стельные самки отделяются от зимних стад и перемещаются к местам отела. В последние дни перед отелом они держатся по одиночке на хорошо прогреваемых склонах, где появляются первые проталины. Наиболее ранние встречи важенок с новорожденными телятами в равнинном районе зарегистрированы во второй декаде мая. В северной части горного района самок с телятами недельного возраста наблюдали в течение первой половины июня. Все отмеченные в мае-июне самки с новорожденными имели по одному теленку. Большинство взрослых важенок, встреченных в первой половине лета, не имело приплода. По данным С.М. Сокольского (1975), в 1967-1970 гг. в зимних стадах в равнинном участке заповедника взрослые самки составили 50.6%, а телята первого года – 22.8%.

Перемещения и миграции. Особенности миграции северных оленей в верховьях Печоры в разные периоды описаны С.С.Донауровым (Летопись природы, 1937-1940), В.П. и Е.Н.Тепловыми (1947, 1960), С.М.Сокольским (1961, 1975).

В 1930-40-е гг. большая часть растущей популяции в декабре-январе перемещалась из равнинных боров и темнохвойных лесов предгорий в горные тундры Урала. В марте–апреле, когда снег достаточно уплотнится и на его поверхности образуется наст, олени оставляют горные зимовки и мигрируют в обратном направлении. По мнению Тепловых, «единственной причиной, вызывающей эти перекочевки, нужно считать затрудненное передвижение по высокому снегу и связанную с этим возрастающую опасность нападения хищников. Наличие в тундрах ягеля не является решающим фактором. Олени не отдают ему предпочтения перед древесными лишайниками. Многочисленные регистрации случаев, когда животные спускаются с

горных тундр на жировки в лесную зону гор, подтверждают это положение». Тем не менее, после перемещения зимовок дикарей в равнинные боры характер их миграций существенно изменился.

По наблюдениям С.М.Сокольского, в Печоро-Илычском междуречье в 1959-1960 гг. олени начинают двигаться из равнинного района в сторону гор во второй половине зимы при плотности снега 0.21-0.22 и высоте 70-80 см, когда добыча ягеля в борах становится затруднительной. В кочевке участвует лишь часть животных и длится она в течение одного-полутора месяцев. За это время олени достигают восточной границы борового района. К концу марта – началу апреля олени, быстро пройдя полосу темнохвойной тайги, появляются в горных тундрах Урала, где остаются до полного или частичного схода снега в лесу.

При переходе из боров в предгорья стада численностью до 50 голов разделяются на 2-3 группы, которые часто идут по одной тропе с промежутком от 1 до 3 суток. Скорость продвижения животных на пути миграции неодинакова и выше в темнохвойной тайге. Зависит она от направления ветра и температуры воздуха. Олени предпочитают двигаться против ветра и в морозную погоду. При попутном ветре и при оттепелях они задерживаются на отдых в местах с хорошим обзором местности. Максимальное расстояние, пройденное за день, составляет не менее 35 км. По данным тропления, олени преодолевают темнохвойный участок за 2-3 дня, строго придерживаясь восточного и северо-восточного направления. Пути миграций довольно постоянны, но не все они используются ежегодно. По материалам учетов на контрольном маршруте, пересекающем Печоро-Илычское междуречье, фронт миграции в разные годы изменялся от 10 до 50 км. Общая протяженность миграционного пути между крайними западными и восточными точками достигает 200 км.

А.А.Насимович (1955), рассматривая вопрос о миграциях северных оленей на Урале, приводит сведения ряда авторов о перемещениях их на зимовки в Зауралье. По предположению В.П.Теплова (1960), часть оленей, зимовавших в прошлом на севере горного района заповедника, могла откочевывать на восточные склоны Урала в малоснежные боры Зауралья. С.М.Сокольский, тропивший мигрирующих оленей в марте 1959 г. от восточной границы равнинного района до горных тундр в истоках Печоры, переходов их за Урал не наблюдал. В последние десятилетия такие факты также не установлены.

Обратная миграция оленей из горного района на равнинные зимовки происходит после окончания гона в октябре–декабре. Животные перемещаются небольшими группами до десятка голов. Максимальное количество переходов с востока на запад зарегистрировано в период с 1941 по 1950 гг., когда горные ягельники еще не испытывали значительной нагрузки домашнего оленеводства.

Масштабы миграций верхнепечорских оленей в разные периоды определялись численностью популяции. При высоком уровне численности в конце 30-х – начале 40-х гг. только в верховьях Илыча на участке от устья Ыджыд-Ляги до устья Кожымью ежегодно регистрировались переходы на восток до 500 зверей. До 200 голов проходило через водораздел Илыча и Печоры между кордонами Шежымдикост и Шежым-Печорский. Сокращение поголовья, начавшееся в 1950-е гг., сопровождалось постепенным затуханием миграций. С 1960 г. регулярные перемещения оленей в Печоро-Илычском междуречье прекратились. В последние десятилетия здесь отмечались лишь эпизодические проходы небольших групп общей численностью не более 30 голов. Основная доля регистраций мигрирующих оленей приходится на участок верховий Илыча между устьями его притоков Укью и Кожымью. По сообщениям штатных охотников Илычского коопзверопромхоза, во второй половине 80-х – первой половине 90-х гг. в этом районе проходило в начале зимы до сотни и более оленей, а отдельные стада насчитывали до 30-40 голов. В последние годы таких стад здесь не наблюдали, а общее число мигрантов отмеченных за сезон, не превышает 2-3 десятков особей.

Численность и ее динамика. Сведения об изменениях численности северного оленя в верховьях Печоры за 50-летний период до организации Печоро-Илычского заповедника приведены в работе В.П.Теплова (1960). Старые местные охотники, опрошенные автором, сообщали о высокой численности здесь оленей в 80-е гг. XIX века, когда в равнинной части междуречья нередко встречались стада по 60-70 голов, а в горных тундрах Урала зимовали стада по 200-300 животных. Отдельные охотники добывали за зиму по 20-30 оленей. Уже в конце столетия их поголовье стало быстро сокращаться.

Во втором десятилетии XX столетия численность оленей в печорской тайге вновь увеличилась, но уже в начале 20-х гг. резко снизилась. По мнению охотников, они откочевали в связи с большими пожарами в ягельных борах и участившимися многоснежными зимами. Согласно исследованиям А.А.Корчагина (1940), крупные лесные пожары, охватившие большие площади ягельных боров, отмечены здесь в 1895 и в 1924-1926 гг.

Все исследователи, посетившие верховья Печоры в первой трети XX столетия (Белоусов, 1915; Нат, 1922; Шиллингер, 1929), указывали на малочисленность здесь северного оленя и связывали это с усиленной добычей его местным населением.

Слежение за верхнепечорской популяцией дикого северного оленя на протяжении последних шести десятилетий вели зоологи Печоро-Илычского заповедника С.С.Донауров (Летопись природы, 1937-1940), В.П.Теплов (1947, 1960), С.М.Сокольский (1961, 1973, 1975, 1976),

Н.Д.Нейфельд (1989, 1998, 2000). В сборе полевых материалов участвовали сотрудники научного и лесного отделов заповедника. Применялись в основном наземные методы наблюдений, с 1958 г. периодически проводились аэровизуальные обследования заповедной и прилегающей территории. Использовались также учетные материалы районной службы охотнадзора и опросные сведения от охотников-промысловиков Илычского коопзверопромхоза.

В 1930-е гг., после учреждения заповедного режима на обширной территории Печоро-Илычского междуречья, население северного оленя в заповеднике начинает заметно увеличиваться. Росту численности благоприятствовали также хорошее состояние зимних пастбищ и редкость волка.

По оценке В.П.Теплова, на охраняемой территории к 1938 г. обитало 900-1200 оленей, около 75% из них концентрировались зимой в горной части заповедника. В январе 1940 г. был проведен первый наземный учет на восьми наиболее крупных горных массивах. Самые большие зимовки обнаружены на горах Кожымъиз, Торрепорреиз и на примыкающей к заповеднику горе Эбельиз, на которых отмечены стада до сотни голов в каждом. В общей сложности на тундровых пастбищах было учтено 439 голов, однако, по мнению С.С.Донаурова, реальная численность была вдвое выше, поскольку на момент учета значительная часть оленей, в связи с неблагоприятной погодой, находилось в лесном поясе гор.

В 1940-е гг., несмотря на значительные колебания по годам, численность оленей растет. За 12 лет (1938-1949) поголовье оленей в заповеднике увеличилось в 3 раза, в значительной мере за счет перекочевки животных на охраняемую территорию из сопредельных промышляемых районов (Теплов, 1960).

В 50-е гг. условия существования дикого северного оленя в верховьях Печоры кардинально изменяются. После 12-кратного сокращения площади Печоро-Илычского заповедника в 1951 г. все зимние пастбища в горном районе и основная их часть в равнинном оказываются за пределами охраняемой территории.

В местах основных горных зимовок, после длительного перерыва, возобновляется летний выпас домашних оленей. Увеличение объемов оленеводства приводит к быстрому истощению ягельных пастбищ и сопровождается массовым истреблением диких быков во время гона. Так, по опросным данным, собранным сотрудниками заповедника, только осенью 1955 г. в двух домашних стадах оленеводы добыли более 50 зашедших в них дикарей. К концу десятилетия, когда здесь вновь восстанавливается заповедный режим, сильно потравленные и вытопанные ягельные пастбища становятся непригодными для зимовок диких оленей.

В равнинной части на отчужденной от заповедника территории начинаются интенсивные промышленные лесозаготовки, подсочка леса, ведутся сейсморазведка и буровые работы. С развитием сети постоянных и временных дорог увеличивается доступность территории, повсеместно наблюдается рост браконьерства.

В этот же период начинается заметный рост численности волка, и этот хищник, ранее лишь изредка заходивший в верховья Печоры, становится здесь постоянным обитателем (Язан, 1972).

В результате негативных изменений среды обитания и усиления пресса со стороны человека и волка, численность верхнепечорской популяции дикого северного оленя начинает неуклонно снижаться. В связи с истощением горных пастбищ затухают зимние миграции животных в горный район, а зимовки перемещаются в равнинные сосновые леса.

По данным зимних авиаучетов, проведенных С.М.Сокольским в 1958 и 1968-1969 гг., население оленей в Печоро-Илычском междуречье за десятилетие сократилось с 600 до 250-300 голов. Большая часть сохранившегося поголовья обитает за пределами охраняемой территории в бассейнах рек Пожег, Палью и Большая Андюга, где еще сохранились боры со значительными запасами ягеля. Из-за частого беспокойства человеком и хищниками олени держатся разрозненными мелкими группами, даже наиболее крупные стада редко насчитывают более 30 особей.

Равнинный участок заповедника, несмотря на богатые запасы ягеля, вследствие его малых размеров (15.8 тыс. га) не играет существенной роли в сохранении популяции, так как животные ведут кочевой образ жизни, и годовой участок их обитания значительно больше заповедной территории. По данным ежегодных наземных учетов количество зимующих здесь оленей за указанный период резко снизилось. Если в конце 50-х – начале 60-х гг. в пределах заповедного участка регистрировали до 150 зимующих зверей, то в начале 70-х их число не превышало полутора десятков (Сокольский, 1961, 1973). Как считает автор, это было вызвано блокадой заповедника лесовозной дорогой круглогодичного действия и оторванностью его от основных массивов сосняков, не затронутых рубками. В конце 70-х гг., когда делянки лесорубов вплотную приблизились к границам борового участка, олени перестали зимовать на его территории.

Общая численность верхнепечорской популяции в конце 80-х гг., по материалам аэровизуальных и наземных наблюдений, оценивается в 300 голов (Нейфельд, 1989). Основная часть поголовья (80%) учтена на зимовках за пределами заповедника в центральной равнинной части междуречья верхней Печоры и Илыча и на правом берегу Илыча в бассейнах Большой Ляги и Когеля. На охраняемой тер-

ритории отмечена единственная зимовка в пределах Уральского участка в бассейне Кедровки, где регулярно учитывали стадо из 35–40 оленей. С 1985 г., после 7-летнего отсутствия, небольшие зимующие группы оленей численностью до 25 голов регистрируются в равнинном участке заповедника. В общей сложности число зимующих в Печоро-Илычском междуречье оленей составляет не более сотни голов, остальные 2/3 приходится на илычские зимовки. Таким образом, за двадцатилетний период поголовье печорской группировки сократилось не менее чем в 2.5 раза. Сведения о численности илычской группировки в прошлом отсутствуют, однако, судя по материалам регистрации мигрантов в верховьях Илыча и опросным сведениям, она также значительно уменьшилась. Основные потери популяции в этот период обусловлены резко возросшим влиянием нелегальной и лицензионной охоты на зимовках вне заповедника. Негативное воздействие этого фактора многократно усилилось в связи с массовым использованием снегоходов. По официальным данным лицензионного отстрела, в пределах района в 1984–1991 гг. ежегодно добывали от 15 до 50 оленей, а в общей сложности за восемь сезонов отстреляли 189 голов. С учетом нелегальной охоты масштабы изъятия не менее чем в полтора раза превышают эту цифру. Основной пресс охоты приходится на илычскую группировку.

В 90-е гг., несмотря на запрет охоты, очень низкую численность волка, практически полное прекращение рубок леса и иной хозяйственной деятельности в районах зимовок, верхнепечорская популяция северного оленя по-прежнему находится в состоянии глубокой депрессии. Основным лимитирующим фактором остается браконьерская охота, пресс которой значительно усилился в связи с резким падением численности лося в равнинной части и высоким уровнем безработицы местного населения. В результате браконьерства илычская группировка за последнее десятилетие уменьшилась вдвое. В лучшей ситуации оказалась печорская группировка, основное поголовье которой в последнее десятилетие концентрировалось на зимовках в боровом участке заповедника. По данным абсолютного учета, среднегодовая численность зимующих здесь оленей в 1996–2000 гг. составляла 76 голов с колебаниями по годам от 63 до 95 голов. За десятилетие эта группировка увеличилась в 1.5 раза и в настоящее время насчитывает около 150 особей. Общая численность современной верхнепечорской популяции оценивается в 250 голов.

Среди естественных факторов гибели северного оленя на заповедной территории наиболее существенную роль играет смертность от крупных хищников. За период с 1936 по 2000 гг. в районе заповедника зарегистрировано 85 случаев гибели оленей от хищных зверей. Из них 60% приходится на россомаху, 33% на волка и 7% на медведя.

Значительный ущерб от волков отмечен лишь в 60-е годы, когда их численность в равнинной части печорской тайги была наиболее высокой. В это десятилетие зарегистрировано 25 из 28 успешных охот этого хищника, выявленных за весь период. В большинстве установленных случаев волки охотились стаями и добывали оленей в результате преследования по сильно уплотненному снегу. По наблюдениям С.М.Сокольского (1961), преследуемые волками стада разбиваются на несколько групп, которые передвигаются 5 км и более без остановки.

Росомаха не вызывает такого панического бегства, так как охотится преимущественно на одиночных или отставших оленей скрадом, когда они заняты раскопкой ягеля в глубоком снегу. Успешность охоты повышается в многоснежные зимы. Жертвами преимущественно становятся молодые или истощенные и больные взрослые животные. Добытых оленей росомаха обычно расчленяет на части, которые уносит иногда на значительное расстояние от места добычи и тщательно прячет. В течение зимы росомаха регулярно контролирует все районы зимовок, расположенные на ее участке обитания.

Бурый медведь также не упускает случая поймать оленя. В весенних экскрементах этого зверя неоднократно обнаруживали шерсть новорожденных оленят. Среди взрослых оленей жертвами чаще становятся крупные быки, которых медведь успешно добывает осенью во время гона, когда они утрачивают присущую им осторожность.

Гибель. Часть оленей погибает от других естественных факторов, но их доля в общей смертности невелика. В отличие от лося, северные олени редко тонут в реках. Известны единичные факты гибели взрослых зверей в Илыче и его притоках осенью по неокрепшему льду и во время весеннего ледохода, а также новорожденных оленят во время половодья.

В равнинном участке заповедника и его окрестностях наблюдали гибель старых, истощенных после гона самцов в условиях многоснежья и экстремально низких температур. Так, 16 марта 1958 г. нашли труп быка весом 133.5 кг без признаков заболеваний и ранений. Первая половина этого месяца была рекордно холодной, температура воздуха опускалась до -42.7° , а высота снега достигала 1 м. Второй аналогичный случай произошел в 1986 г. В ноябре-декабре этого года регулярно наблюдали за старым быком, отделившимся от стада после завершения гона. Он постоянно держался в одиночестве на участке лишайникового соснового молодняка площадью около 2.5 га. Зверь имел хорошо развитые рога и активно кормился ягелем, перемещаясь за сутки не более чем на 100-150 м. Последний раз его встретили с еще не сброшенными рогами 20 ноября. Свежие следы и копки отмечали до 10 декабря при глубине снега до 60 см, а затем после не-

дельного периода сильных морозов, когда столбик термометра опустился до -50.7 , оленя обнаружили замерзшим на лежке. Зверь лежал в естественной позе, на конце его морды вокруг ноздрей образовался снежный ком из смерзшейся от дыхания измороси. Внешний осмотр и вскрытие какой-либо патологии или повреждений не выявили. Желудок был полностью заполнен ягелем. Возраст быка, судя по сильной стертости жевательной поверхности коренных – не менее 8-10 лет. Зверь был истощен, видимо, вследствие активного участия в гоне.

Факты гибели северных оленей от болезней в районе заповедника неизвестны. В 1960 г. в окрестностях Якши у двух зверей, один из которых был загрызен росамахой, а второй убит браконьером, на шкуре обнаружено сильное поражение стригущим лишаем (Сокольский, 1961).

Из паразитов у верхнепечорских диких оленей отмечена лишь оленья кровососка. Поражение подкожным и носоглоточным оводом не выявлено, хотя известно со слов оленеводов-манси, что домашние олени сильно страдают от первого из них.

Гельминтозные заболевания оленей в заповеднике не изучены.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗА ПОЛУВЕКОВОЙ ПЕРИОД

Современная фауна Северного Урала и Предуралья сложилась на рубеже плейстоцена и голоцена. Типичные плейстоценовые ландшафты – тундростепи характеризовались высоким видовым богатством млекопитающих. По данным раскопок в Медвежьей пещере на территории заповедника в то время обитали пещерный медведь, пещерный лев, мамонт, уральская лошадь, шерстистый носорог, первобытный бизон, сайга, овцебык и др. (Кузьмина, 1971; Гуслицер, Исайчев, 1978; Косинцев, Бородин, 1990). Они составляли ядро так называемой мамонтовой фауны (Верещагин, 1988), и в настоящее время вымерли. В состав ее входили также и современные виды – северный олень, бурый медведь, россомаха, волк, горностай, ласка. Из копытных наиболее многочисленным был северный олень, тогда как лось встречался в небольшом числе (Косинцев, 1996). Из мелких млекопитающих преобладали узкочерепная полевка, сибирский и копытный лемминги (Кочев, 1991, 1993). Таким образом, фауна того времени была сформирована тундровыми, степными и лесными видами. В позднеплейстоценовых местонахождениях западного склона Северного Урала отсутствовали летяга, бурундук, куница, выдра. Они появились здесь только в голоценовое время (Косинцев, 1996).

Резкое потепление климата на рубеже плейстоцена и голоцена вызвало настоящую экологическую катастрофу (Величко, Андреев, Климанов, 1994). Распад плейстоценовых ландшафтов в северных широтах произошел исключительно быстро. После резких короткопериодических чередований тепла и холода в интервале от 14000 до 9000 лет назад наступает период раннего голоценового оптимума, на протяжении которого северная граница леса поднимается почти до побережья Северного Ледовитого океана (Смирнов др., 1999). Тундровые и степные виды постепенно отступают, первые на север, вторые на юг.

Увеличивается численность лесных видов. Среди мелких грызунов уже в раннем голоцене начинают превалировать лесные полевки (Кочев, 1993). Однако доля тундровой и степной группировок была еще значительной, что дало основание считать фауну этого времени дисгармоничной (Смирнов, 1996). Она характеризовалась максимальным видовым разнообразием. По данным этого автора в раннем голоцене группировка мелких грызунов насчитывала 12 видов, тогда как сейчас их число сократилось до 8. В течение среднего голоцена на Северном Урале происходит смена широко распространенного здесь донского зайца (*Lepus tanaiticus*) современным видом – зайцем-беляком (Косинцев, 1996). Уже в позднем голоцене отсюда исчезли сибирский и копытный лемминги, узкочерепная полевка (Смирнов, 1996). В современный период самые южные поселения копытного лемминга отмечены на восточном макросклоне Приполярного Урала (Бердюгин, 1992), а ареалы двух других видов не выходят за пределы тундровой зоны.

В настоящее время на территории Печоро-Ильчского заповедника обитает постоянно или периодически 48 видов млекопитающих, относящихся к 6 отрядам. Наибольшее количество видов принадлежит хищным и грызунам (по 33.3%), затем насекомоядным (16.7%), парноногим и рукокрылым (по 6.3%) и зайцеобразным (4.2%). Уровень репрезентативности териофауны заповедника очень высок и составляет 94.4% для таежной зоны Республики Коми и 88% для всей территории европейского северо-востока России. Такое видовое разнообразие обусловлено размерами территории заповедника и ее ландшафтной неоднородностью. Таксономическая структура в целом типична для региона. Как и всюду наиболее полно представлены грызуны и хищные звери. Из 22 видов грызунов, отмеченных в республике, в заповеднике обитает 16 видов. Здесь отсутствуют типично арктические виды и ряд западно-палеарктических видов. Однако только в заповеднике пока отмечено присутствие тундряной бурозубки, основной ареал которой в европейской части страны расположен севернее в материковых тундрах. Из хищных зверей в заповеднике представлены все виды, кроме лесного хорька. Печоро-Ильчский заповедник – одно из немногих мест в Европе, где перекрываются ареалы соболя и лесной куницы и обитает их гибрид – кидас.

Летучие мыши – наименее изученная группа млекопитающих в Республике Коми. Наиболее полно она представлена в Северном Предуралье. Здесь зарегистрировано пять видов. Единственная находка в регионе водяной ночницы приурочена именно к этой территории. В последние годы здесь была выявлена ночница Брандта, вид-двойник уса-той ночницы.

Многие виды широко распространены по территории заповедни-

**Видовой состав млекопитающих и их распространение
по территории Печоро-Илычского заповедника**

Вид	Районы		
	Р	ПР	Г
Насекомоядные			
Европейский крот	+++	+++	+++
Обыкновенная бурозубка	+++	+++	+++
Тундряная бурозубка	++	++	++
Средняя бурозубка	+++	+++	+++
Малая бурозубка	+++	+++	+++
Крошечная бурозубка	++	++	++
Равнозубая бурозубка	+++	+++	+++
Обыкновенная кутора	+++	+++	+++
Рукокрылые			
Ночница Брандта	+++	+++	+++
Усатая ночница	++	++	++
Водяная ночница	-	+	-
Бурый ушан	++	-	-
Северный кожанок	+++	+++	+++
Зайцеобразные			
Заяц-беляк	+++	+++	+++
Северная пищуха	-	-	++
Грызуны			
Летяга	+++	+++	+++
Обыкновенная белка	+++	+++	+++
Бурундук	+++	+++	+++
Обыкновенный бобр	++	+++	+++
Лесная мышовка	+++	+++	+++
Домовая мышь	+++	-	-
Мышь-малютка	+	+	-
Серая крыса	+	+	-
Ондатра	++	++	+
Красно-серая полевка	+	++	+++
Красная полевка	+++	+++	+++
Рыжая полевка	+++	+++	+++
Водяная полевка	+++	+++	+++
Темная полевка	+++	+++	+++
Полевка-экономка	+++	+++	+++
Лесной лемминг	++	+++	+++

Таблица 170 (окончание)

Вид	Районы		
	Р	ПР	Г
Хищные			
Енотовидная собака	+	+	-
Волк	+++	+++	+++
Песец	+	+	+
Обыкновенная лисица	+++	+++	++
Бурый медведь	+++	+++	+++
Соболь	++	+++	+++
Лесная куница	+++	+++	++
Росомаха	+++	+++	+++
Горностай	+++	+++	+++
Ласка	+++	+++	+++
Колонок	+	+	+
Европейская норка	+	+	+
Американская норка	+++	+++	+++
Барсук	+	+	-
Речная выдра	+++	+++	+++
Обыкновенная рысь	++	++	++
Парнопалые			
Кабан	+	+	-
Лось	+++	+++	+++
Северный олень	+++	+++	+++

Примечание: +++ – обычный вид, ++ – редкий вид, + – очень редкий вид. Районы: Р – равнинный, ПР – предгорный, Г – горный.

ка. По характеру их пребывания и встречаемости они разделены на три группы: обычные, редкие и очень редкие (табл. 170). К группе редких отнесены виды, которые постоянно обитают в данной местности, но регистрируются каждый год в единичном числе и в локальных местообитаниях. Группу очень редких животных составляют виды, периодически посещающие заповедник и не размножающиеся здесь. К ней относятся и аборигенные виды, численность которых находится на критическом уровне. Все остальные виды составляют наиболее многочисленную группу обычных видов. Их обилие сильно различается.

К очень редким млекопитающим относятся 9 видов, из которых на территории заповедника постоянно обитает только два – мышь-малютка и европейская норка. Мышь-малютка отмечена дважды в предгорном и равнинном районах. Европейская норка в последние двадцать лет активно вытесняется американской норкой и, скорее всего, сохранилась в очень немногих местах. В последние десять лет вид

не регистрировался. Остальные виды – серая крыса, енотовидная собака, песец, колонок, барсук и кабан лишь периодически заходят на территорию заповедника. Основная область распространения их обычно лежит за пределами данной территории. Так, появление песца в заповеднике связано с массовым размножением вида и состоянием кормовой базы в зональных тундрах, но какой-либо строгой периодичности в заходах животных не отмечено.

К группе редких зверей следует отнести 7 видов. Из них тундряная и крошечная бурозубки фиксируются в уловах в небольшом количестве каждый год. Усатая ночница и бурый ушан попадают в руки исследователей гораздо реже. Бурый ушан за годы существования заповедника отмечен только дважды. Это объясняется не столько его очень низкой численностью, сколько незаметным образом жизни. В более южных районах Северного Урала во время специальных учетов доля ушана среди рукокрылых составила около 2% (Орлов, 2002). Плотность ондатры – акклиматизированной в бассейне верхнего течения реки Печоры в 30-х гг., в последние десятилетия находилась на очень низком уровне, и только в самые последние годы ее численность стала расти. Редкость северной пищухи в заповеднике объясняется тем, что данная территория является периферией ареала ее на Урале. Этот петрофильный вид встречается в крупно-глыбовых каменистых россыпях на верхней границе леса на севере горного района заповедника. Рысь встречается в заповеднике реже других видов крупных хищных зверей. К условиям многоснежной печорской тайги этот вид приспособлен плохо.

Большая часть видов (66.7%) териофауны заповедника обычна на всей его территории. Различия в плотности населения ряда видов млекопитающих разных ландшафтных районов объясняются особенностями экологии животных, прежде всего приуроченностью к тем или иным местообитаниям. Так, лесной лемминг наиболее плотно заселяет темнохвойные леса предгорий Урала и редок на равнине. В основе такого пространственного распределения лежат различия в запасах пищевых ресурсов. В предгорной тайге в условиях гипертрофии мохового покрова кормовая база очень богата и всегда стабильна. На равнине, где большую часть территории занимают лишайниковые сосняки, она очень скудна, поэтому здесь лесной лемминг встречается далеко не каждый год. У красно-серой полевки отмечен четкий тренд уменьшения численности в направлении от гор к равнине. Этот вид, как и северная пищуха, типичный обитатель каменистых россыпей. Ее основные местообитания расположены в горном районе, тогда как в предгорьях она встречается не постоянно, а на равнине является очень редким видом.

Распространение экологически близких соболя и куницы ограничи-

Изменение фауны млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника за полувековой период

Группа	Число видов		
	30-40-е гг. XX века	50-е гг. – начало XXI века	За весь период
Насекомоядные	6	8	8
Рукокрылые	3	4	5
Зайцеобразные	2	2	2
Грызуны	13	16	16
Хищные	13	16	16
Парнопалые	3	3	4
Итого	40	49	51

вает целый комплекс факторов, связанных с принадлежностью видов к разным фаунистическим комплексам. В литературе неоднократно отмечалось сходство конфигурации ареала соболя с общими очертаниями ареалов сибирского и корейского кедров (Тимофеев, Насимович, 1973). В заповеднике соболь обитает в полидоминантной темнохвойной тайге предгорного и горного районов и очень редко выходит за ее пределы. Лесная куница обычна на равнине и в предгорьях.

Распространение домового мыши в Северном Предуралье ограничено населенными пунктами, которые расположены лишь в пределах равнинного района. В предгорьях Урала, где находятся небольшие поселения – кордоны заповедника, этот вид отсутствует.

За более чем полувековой период существования заповедника в фауне млекопитающих произошли некоторые качественные изменения (табл. 171). Первая инвентаризация зверей в 30-е гг. прошлого века выявила 40 видов (Теплов, Теплова, 1947). В начале 50-х гг. этот список пополнился четырьмя новыми видами – бурым ушаном, барсуком, серой крысой и лесным леммингом (Теплова, 1952, 1953). Более чем через 30 лет была проведена повторная инвентаризация млекопитающих (Нейфельд и др., 1992), которая выявила 46 видов. За этот период исчезли два редких в прошлом вида – косуля и водяная ночница. Сокращение ареала первого вида привело к тому, что одиночные заходы зверей на территорию заповедника, зафиксированные в 30-е гг., прекратились. Водяная ночница из-за большой ее редкости была отмечена только один раз.

В 70-80-е гг. состав фауны заповедника пополнился двумя новыми представителями отряда хищных – енотовидной собакой и американской норкой. Единичные особи енотовидной собаки изредка отмечаются на равнине и в предгорье. Американская норка, появившаяся на

верхней Печоре в начале 80-х гг. прошлого века (Нейфельд, 1986), стала обычным видом заповедника и встречается сейчас во всех ландшафтных районах. В 80-е гг. в связи с расширением ареала кабана отдельные звери и небольшие их группы появились сначала вблизи границ равнинного района заповедника (1982 г.), а затем и на самой его территории (1984 г.). Во второй половине этого десятилетия вид проник в предгорья. В 90-е гг. число ежегодных регистраций диких свиней заметно сократилось, а в начале нового века они стали единичны. В этот же период, благодаря широкому применению ловчих канавок, было выявлено два новых вида насекомоядных млекопитающих – равнозубая и тундряная бурозубки.

За длительный период существования заповедника численность ряда видов млекопитающих претерпела значительные изменения. Резко изменилось соотношение соболя и лесной куницы. Еще в 40-х гг. прошлого века повсеместно в заповеднике доминировала лесная куница. Доля соболя в предгорном и горном районах составляла 18% (Теплов, Теплова, 1947). Это позволило В.П.Теплову (1960) сделать вывод о том, что соболь в недалеком будущем целиком «растворится» в популяции куницы. Однако в отношении этого вида сложилась противоположная ситуация. Численность соболя в последние десятилетия значительно возросла и сейчас его удельный вес среди рода *Martes* увеличился до 86.7%. Лишь в равнинном районе кунице удалось сохранить свои преобладающие позиции (более 90%).

Вселение в 80-е гг. нового для фауны заповедника вида – американской норки привело к резкому сокращению численности европейской норки. Европейская норка в настоящее время находится на грани исчезновения. За последние пять лет сведения о встречах этих зверей отсутствуют. «Акклиматизационный взрыв» численности ондатры пришелся на конец 60 – начало 70-х гг., после чего плотность вида стала уменьшаться. Появление нового околородного хищника во многом способствовало развитию этой тенденции. В 90-е гг. уходящего века ондатра в единичном числе регистрировалась лишь на некоторых водоемах заповедника. Лишь в самые последние годы наметился явный рост численности этого вида в связи с падением плотности американской норки.

В прошлом лисица считалась одним из наиболее обычных хищных зверей заповедника. Она встречалась повсеместно и не отдавала очевидного предпочтения отдельным ландшафтным районам (Теплов, 1960). В настоящее время ее обилие в предгорном и особенно в горном районах существенно понизилось. Здесь она стала редким животным. Подобная ситуация произошла и с северным оленем, который раньше был наиболее многочислен в горах. Сейчас в этом районе он более редок, чем на равнине. В прошлом волк был самым ред-

ким крупным хищником и встречался на территории заповедника нерегулярно (Теплов, Теплова, 1947). В период с 1939 по 1950 гг. на учетных маршрутах был встречен только один след зверя. С конца 50-х гг. численность этого вида стала расти, что совпало по времени с пиком численности лося. Особенно много волков отмечалось в горном и предгорном районах. С середины 70-х гг. численность вида стала уменьшаться, но с начала 90-х гг. вновь наметился ее рост.

Качественные и количественные изменения в современной териофауне заповедника обусловлены рядом причин. Появление некоторых видов зверей, а затем их исчезновение обычно связано с изменением границ ареалов животных, в основе которых лежат многолетние подъемы и спады их численности. Так, регистрация косули на верхней Печоре в 30-е гг. прошлого столетия совпала по времени с начавшимся интенсивным ростом ее поголовья в основной части ареала. Необычный по своим масштабам подъем численности кабана в центральной части России во второй половине прошлого века (Ломанов и др., 1996) сопровождался широким расселением этих животных, что привело к появлению вида в начале 80-х гг. на территории заповедника. В этот же период наблюдалось активное продвижение восточных видов (соболь) на запад, в результате чего изменилось соотношение куницы и соболя в разных ландшафтных районах. Количественные изменения в аборигенной фауне зачастую определяются вековыми флуктуациями численности видов. По данным Н.Д.Нейфельда (2000), на верхней Печоре за последние полтора столетия наблюдалось два хорошо выраженных пика численности лося. Низкая плотность вида, особенно на равнине, в настоящее время объясняется закономерным спадом численности. На эту естественную причину «наложился» мощный браконьерский пресс, что усугубило состояние популяции данного вида.

Изменение границ заповедника в 50-х гг. и отчуждение значительной части территории, а также коренные преобразования таежных ландшафтов соседних территорий, трансформированных во вторичные леса, привели к перераспределению плотности ряда видов млекопитающих по ландшафтному району. Зарастающие вырубki, занимающие огромные площади междуречья Печоры и Илыча, представляют сейчас для лисицы более благоприятную среду, чем коренная темной хвойная тайга. Немалое значение для этого вида имеет также увеличение числа населенных пунктов, к окрестностям которых он тяготеет. Этим, скорее всего, объясняется исчезновение лисицы из предгорного и горного районов. Если раньше северный олень равномерно был распространен в равнинном и горном районах, то сейчас встречается чаще всего на равнине. Снижение численности вида в горах вызвано уменьшением продуктивности пастбищ в результате выпаса на них домашних оленей, число которых доходило до 3 тысяч.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетьянц А.Э.* Биология лесной мышовки в Ленинградской области // Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1969. Т. 9. С. 117-124.
- Акимов В.А., Воронов Г.А., Сергеева О.С., Стенно С.П., Бузмаков С.А.* К экологии лесной мышовки в западном Предуралье и изменению границ ее ареала // Природные ресурсы Западно-Уральского Нечерноземья, их рациональное использование и охрана. Пермь, 1990. С. 126-142.
- Арсеньев Ф.А.* Зыряне и их охотничьи промыслы. М., 1873. 65 с.
- Археология Республики Коми. М.: ДиК, 1997. 758 с.
- Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.
- Байдерин В.В.* Отношение некоторых млекопитающих к таежным зимовьям в условиях заповедности // Поведение охотничьих животных. Киров, 1988. С. 110-115.
- Балахонов В.С.* Мелкие млекопитающие в высотных поясах Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зонах Северного Приобья и Южного Ямала // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981. С. 3-18.
- Балахонов В.С., Большаков В.Н.* Размещение мелких млекопитающих по высотным поясам Полярного Урала и аналогичным ландшафтным зонам // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 5-7.
- Балаханов В.С., Лобанова Н.А.* Лесная мышовка в антропогенных биотопах Полярного Урала // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Информац. матер. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР Свердловск, 1986. С. 5.
- Балахонов В.С., Лобанова Н.А.* Темная полевка на Полярном Урале // Млекопитающие в экосистемах. Свердловск, 1990. С. 4.
- Банников А.Г., Язан Ю.П.* Печоро-Илычский заповедник. М., 1968. 47 с.
- Басов В.А.* Динамика урожайности семян хвойных деревьев // Закономерности полувекковой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 22-30.
- Башенина Н.В.* Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 2. С. 4-13.
- Башенина Н.В.* Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермского пед. ин-та. 1968. Т. 52. С. 3-44.
- Башенина Н.В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 354 с.
- Беловски Г.Е.* Модели вымирания и продолжительности существования популяций млекопитающих // Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. С. 53-80.
- Белоусов В.И.* Опыт обследования соболиного промысла и промысловой охоты вообще в Чердынском и Верхотурском уездах Пермской губернии // Материалы к познанию русского охотничьего дела. Пг., 1915. Вып. 7.
- Бердюгин К.И.* Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 4-5.

Бердюгин К.И. Об ареале и биотопическом распределении красно-серой полевки в СССР // Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982. Т. 1. С. 95-96.

Бердюгин К.И. Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 87-102.

Бердюгин К.И. Фауна грызунов Приполярного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 79-89.

Бердюгин К.И. Сообщества грызунов в горах Северного Урала // Экология. 1999. № 2. С. 138-144.

Бердюгин К.И., Дороватовский С.А. Вертикальное распределение грызунов в горах Северного Урала // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 4-5.

Бешкареев А.Б. К питанию речного бобра печорской популяции // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Сыктывкар, 1976. Вып. 13. С.168-171.

Бешкареев А.Б. Можно ли учитывать бобров в начале лета? // Охота и охотничье хозяйство. 1977. №12

Бобрецов А.В. Видовой состав, распространение и численность землероек на западном макросклоне Северного Урала // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомыхядных млекопитающих. Тез. докл. М., 1992а. С. 12-14.

Бобрецов А.В. Экология обыкновенной бурозубки в верхнепечорской тайге // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомыхядных млекопитающих. Тез. докл. М., 1992б. С. 7-9.

Бобрецов А.В. Вспышка численности лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) в верхнепечорской тайге // Экология. 1992в. № 6. С. 74-76.

Бобрецов А.В. Мелкие млекопитающие западного склона Северного Урала и прилегающих равнин: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1994. 185 с.

Бобрецов А.В. Равнозубая бурозубка в фауне Северного Урала // Проблемы заповедного дела. (Материалы научной конференции). Тез. докл. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. С. 139-141.

Бобрецов А.В. Типы динамики популяций у лесного лемминга // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Тез. докл. науч.-практ. конференции, посвященной 70-летию Печоро-Ильчского гос. природ. заповедника. Сыктывкар, 2000а. С. 24-26.

Бобрецов А.В. Динамика численности мелких млекопитающих // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000б. С. 69-90.

Бобрецов А.В. Динамика популяций многовидовых сообществ мелких млекопитающих Северного Предуралья // Заповедное дело. Научно-методические записки Комиссии по сохранению биоразнообразия. М., 2002. Вып. 10. С. 34-50.

Бобрецов А.В., Кононова О.Н., Порошин Е.А. Экологические особенности обыкновенной бурозубки предгорий Северного Урала // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000. С. 26-28.

Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. Динамика популяций лесных полевок (*Clethrionomys*, *Rodentia*) на Европейском Севере // Экология. 2002. № 3. С. 220-227.

Бобрецов А.В., Теплова В.П. Природные условия Печоро-Ильчского заповедника // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 6-21.

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.

Большаков В.Н. Географическая изменчивость экологических признаков полевок рода *Clethrionomys* // Вопросы экологии. 1962. С. 28-29.

Большаков В.Н. Некоторые особенности биологии размножения красно-серой полевки Южного Урала по наблюдениям в природных и экспериментальных условиях //

Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск, 1966. С. 61-66.

Большаков В.Н. Изучение внутривидовой изменчивости красной полевки методом колориметрической оценки окраски меха // Экологические основы адаптации животных. М., 1967. С. 49-55.

Большаков В.Н. Количественные соотношения различных видов грызунов и насекомоядных в высотных поясах гор Южного и Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968. С. 24-25.

Большаков В.Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. С. 28-36.

Большаков В.Н. Об ареале красно-серой полевки на Урале // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971. С. 27-28.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Большаков В.Н. О распространении и систематическом статусе красно-серой полевки Южного и Среднего Урала // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск, 1975. С. 151-153.

Большаков В.Н. Лесной лемминг на территории СССР // Млекопитающие СССР. М., 1982. Т. 1. С. 161-162.

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Садыков О.Ф. Лесной лемминг на Урале // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 4. С. 76-79.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Фауна и популяционная экология землероек Урала. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. 268 с.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.

Боч М.С., Василевич В.И., Бибикина Т.В. Растительные ассоциации Якшинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука, 1980. С. 32-61.

Боч М.С., Оленская Н.М. Болота Якшинского участка // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука, 1980. С. 65-86.

Брандт И.Ф. Позвоночные животные северо-европейской России и в особенности Северного Урала: Материалы к ближайшему познанию зоогеографии северо-востока Европы // Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. СПб., 1856. Т. 2. 51 с.

Буйдалина Ф.Р. К размножению обыкновенной бурозубки средне-таежного Зауралья // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986а. Т. 1. С. 170-171.

Буйдалина Ф.Р. Динамика численности мышевидных грызунов (Muridae) среднего Зауралья // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука, 1986б. С. 192-195.

Буйдалина Ф.Р. Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) в тайге Сосьвинского Приобья // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 41-43.

Буйдалина Ф.Р. Размножение красно-серой полевки в тайге Сосьвинского Приобья // Млекопитающие в экосистемах. Свердловск, 1990. С. 6-7.

Буйдалина Ф.Р. Средняя и обыкновенная бурозубка Сосьвинского Приобья // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 14-16.

Буйдалина Ф.Р., Колесникова Н.В. К морфологической характеристике лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) Северного Зауралья // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 73-78.

Буйдалина Ф.Р., Леонтьева И.Б. К изучению питания и характера суточной актив-

ности лесного лемминга // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. Т. 1. С. 266.

Вайсфельд М.А. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. С. 73-108.

Вайсфельд М.А. Северо-Восток Европейской территории России. // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука, 1993. С. 37-51.

Варсанофьева В.А. Геоморфологические наблюдения на Северном Урале // Изв. Геогр. об-ва. 1932. Т. 64, вып. 2-3. С. 105-171.

Варсанофьева В.А. Геологическое строение территории Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповед. М., 1940. Вып. 1. С. 5-214.

Василевич В.И., Библикова Т.В. Растительные ассоциации якинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья Л., 1980. С. 32-61.

Васильев А.Г., Шарова Л.П. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург, 1992. С. 94-108.

Васин А.М. Сравнительная характеристика размеров и веса тела североазиатских бобров // Состояние, перспективы хозяйственного использования бобра в СССР // Тез. докл. VII Всесоюз. научн.-производ. конф. по бобру. Воронеж, 1989. С.97-98.

Величко А.А., Андреев А.А., Климанов В.А. Динамика растительности и климата Северной Евразии в позднеледниковье и голоцене // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15000 лет. М., 1994. С. 4-60.

Верещагин Н.К. Палеогеография и палеоэкология зверей мамонтовой фауны в четвертичном периоде Северной Евразии // Общая и региональная териофауна. М.: Наука, 1988. С. 19-32. (Вопросы териологии).

Викторов Л.В. Результаты количественного учета землероек в Калининской области // Учен. зап. Калнининского пед. ин-та. 1964. Т. 31. С. 74-99.

Вишняков С.В. Материалы по экологии водяной крысы центральных областей РСФСР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1957. Вып. 5. С. 77-108.

Владимирская М.И. Экология белки на северном пределе ее распространения // Тр. Лапландского заповедника. М., 1948. Вып. 2. С. 125-170.

Вольперт Я.Л., Аверинский А.И. Характеристика питания землероек-бурозубок рода *Sorex* (Insectivora, Mammalia) в Западном Предверхожье // Териологические исследования в Якутии. Якутск, 1983. С. 57-73.

Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г. Экология лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844) на северо-востоке Якутии // Экология. 1990. № 4. С. 42-50.

Воронов Г.А. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1993. 223 с.

Воронцов Н.Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевков (*Clethrionomys Tlesius*) Европейского Северо-Востока // Морфология и экология позвоночных животных. М.-Л., 1961. С. 101-136. (Тр. Зоол. ин-та. Т. 29).

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 239 с.

Габитова А.Л. Фауна грызунов Южно-Уральского заповедника // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 91-92.

Гаврин В.Ф. О биоценологических связях белки с хищниками в зоне хвойно-широколиственных лесов // Материалы Всесоюз. научн.-производст. совещания по белке. Киров, 1967. С. 200-203.

Гашев Н.С. О находках северной пищухи на Урале // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 4.

Гашев Н.С. Северная пищуха (*Ochotona hyperborea* Pallas, 1811) // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск, 1971. С. 4-74. (Тр. Ин-та экологии растений и животных. Т. 1, вып. 80.).

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Морские коровы и хищные. М., 1967. С. 397-491. (Млекопитающие Советского Союза; Т. 2, ч. 1).

Гептнер В.Г., Слудский А.А. Хищные: (гиены и кошки). М., 1972. 551 с. (Млекопитающие Советского Союза; Т. 2, ч. 2).

Гилева Э.А., Федоров В.Б. О соотношении полов и инбридинг у лесного лемминга *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884 // Докл. АН СССР. 1990. Т. 310. № 5. С. 1272-1275.

Горбунов С.М., Кулик И.Л. Кадастрово-справочная карта ареала лесного лемминга (*M. schisticolor*) // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 1. С. 144-147.

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, 1966. 370 с.

Гоман Э.Д. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. СПб., 1856. Т. 2. 376 с.

Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (*Microtinae*). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР; Т. 3, вып. 8.).

Гуреев А.А. Отряд насекомоядные // Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 1. С. 54-121.

Гуреев А.А. Насекомоядные. Л.: Наука, 1979. 502 с. (Фауна СССР; Т. 4, вып. 2).

Гуслицер Б.И., Исайчев К.И. Первая находка костей раннеголоценовых мелких млекопитающих на севере европейской части СССР // Геология и полезные ископаемые северо-востока европейской части СССР. Сыктывкар, 1978. С. 48-50.

Гуслицер Б.И., Канивец В.И. Пещеры Печорского Урала. М.-Л.: Наука, 1965. 134 с.

Данилов Н.Д. Пути повышения продуктивности охотничьих угодий в лесной зоне Восточной Сибири // Тр. ВНИО. М., 1956. Вып. 16.

Данилов П.И., Каньшиев В.Я. Некоторые особенности морфологии экологии европейского (*Castor fiber* L.) и канадского (*Castor canadensis* Kuhl.) бобров на Северо-Западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 109-122.

Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 163 с.

Данилов П.И., Хелле П., Белкин В.В., Викман М., Ермолаев В.Т., Якимов А.В., Блюдиш Л.В., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Распределение и численность охотничьих зверей и тетеревиных птиц в Восточной Финноскандии. Петрозаводск, 2002. 18 с.

Дегтева С.В. Растительность ключевого участка в верховьях р. Печоры // Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника. Екатеринбург, 1997. С. 96-176.

Демин Д.В., Глазов Н.В. Зависимость структуры сообщества землероек от структуры населения почвенных беспозвоночных // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1990. Т. 2. С. 272-273.

Депарма Н.К. К методике определения возраста и возрастной состав популяции кротов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1954. Т. 59, вып. 6. С. 11-25.

Добринский Н.Л., Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М. Зависимость динамики населения лесных полевков от кормообеспеченности (результаты полевых экспериментов) // Грызунки. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 80-81.

Докучаев Н.Е. Питание землероек-бурозубок (*Soricidae*) и оценка их роли в горно-таежных экосистемах северо-востока Сибири // Экология млекопитающих северо-востока Сибири. М., 1981. С. 3-22.

Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.

Докучаев Н.Е. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (*Insectivora, Soricidae*) Чукотки // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 9. С. 114-123.

- Долгов В.А.* Распространение и численность палеарктических бурозубок (Insectifora, Soricidae) // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 11. С. 1701-1712.
- Долгов В.А.* Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985. 219 с.
- Домнич В.И.* Особенности зимнего питания лося на северо-востоке Сибири // Тез. докл. III съезда Всесоюз. териологического общ-ва. М., 1982. Т. 1. С. 188-189.
- Донауров С.С.* Реакклиматизация речного бобра в Печорско-Ыльчском заповеднике // Тр. Печорско-Ыльчского гос. заповедника. М., 1947. Вып. 5. С. 85-114.
- Донауров С.С.* Распространение и питание дневных хищных птиц в Печорско-Ыльчском заповеднике // Тр. Печорско-Ыльчского заповедника. М., 1948. Вып. 4, ч. 2. С. 67-87.
- Дунаева Т.Н.* К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 6. С. 27-43.
- Дьяков Ю.В.* Бобры европейской части Советского Союза. М.: Изд-во Московский рабочий, 1975. 480 с.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.
- Евсиков В.И.* Эколого-генетическая структура популяции водяной полевки на разных фазах численности // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. Т. 2. С. 133.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П.* Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сиб. экол. журн. 1994. № 4. С. 331-346.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А.* и др. Генетико-эволюционные аспекты проблемы популяционного гомеостаза млекопитающих // Экология популяций: структура и динамика. М.: Россельхозакадемия, 1995. Ч. 1. С. 63-96.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А.* Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1113-1143.
- Егоров О.В.* Экология и промысел якутской белки. М., 1961.
- Емельянова Л.Г.* О распространении и численности лесного лемминга в северо-восточной части ареала // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 5. С. 37-43.
- Жарков М.Д., Теплов В.П.* Данные по биологии и промыслу водяной крысы в Татарской республике // Работы Волжско-Камской краевой промысловой станции. Казань, 1931. Вып. 1. С. 17-28.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.* Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки // ДАН СССР. 1986. С. 291. № 1. С. 250-252.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.* Оценка факторов, определяющих динамику популяций рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. 1989. № 1. С. 13-21.
- Забоева И.В., Беляев С.В., Попов В.А., Кремер А.М., Казаков В.Г.* Почвы Печоро-Ильчского государственного заповедника. Объяснительная записка к почвенной карте. Рукопись. 1972. 86 с.
- Загузов А.В.* О хищничестве крупных плотоядных // Тез. докл. VI съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. Т. 1. С. 213-214.
- Ивантер Э.В.* Животный мир Карелии. Млекопитающие. Петрозаводск, 1974. 216 с.
- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э.В.* Питание и некоторые морфологические особенности мышевидных грызунов Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 68-94.
- Ивантер Э.В.* Половая структура популяций мелких млекопитающих и ее роль в процессах регуляции численности // Тез. докл. II съезд Всесоюз. териол. о-ва. М.: Наука, 1978. С. 132-133.
- Ивантер Э.В.* О биотопическом распределении землероек-бурозубок // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 78-89.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. К морфологической характеристике малой бурозубки Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 90-109.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. Популяционная экология обыкновенной бурозубки (по наблюдениям в Северо-Восточном Приладожье) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 2. С. 12-23.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. К экологии темной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 64-91.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. К изучению равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turon, 1924) // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988а. С. 88-112.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. К экологии лесного лемминга у южных границ ареала // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988б. Т. 2. С. 25-26.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Жигальский О.А. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в Северо-Восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1991. С. 86-116.

Ивантер Т.В., Ивантер Э.В., Лобкова М.П. О питании землероек-бурозубок (*Sorex* L.) в Карелии // Тр. гос. заповедника «Кивач». 1973. Вып. 2. С. 148-163.

Ивантер Т.В., Ивантер Э.В., Терноушко Е.И. Биология размножения и структура популяций землероек (*Soricidae*) Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 95-143.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Ивантер Э.В., Макаров А.М. Пространственная организация популяций бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) и ее связь с кормностью биотопов // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 9. С. 124-138.

Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*). Петрозаводск, 2001. 272 с.

Ильина Е.Д. Звероводство. М.: «Заготиздат», 1952. 336 с.

Карасева Е.В. Экологические особенности млекопитающих – носителей лептоспир *Spirrothorhosa* и их роль в природных очагах лептоспироза // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 30-144.

Карпенко А.С. Камско-Печорско-Западноуральские темнохвойные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 96-98.

Карпунин И.П. Размножение белки в Прибайкалье // Сб. научн.-техн. информации ВНИИЖП Киров, 1961. Вып. 2 (5).

Карулин Е.В., Хляп Л.А., Никитина Н.А., Ковалевский Ю.В., Тесленко Е.Б., Альбов С.А. Активность и использование убежищ обыкновенной бурозубкой (по наблюдениям за зверьками, мечеными радиоактивным кобальтом) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 65-72.

Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Л.: Наука, 1981. 456 с.

Катонина Л.Н. Некоторые особенности половой и возрастной структуры популяции обыкновенного крота (*Talpa europaea*) // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 8. С. 1214-1218.

Кириков С.В. О периодической гибели животных на южной оконечности Урала во время малоснежных суровых зим // Зоол. журн. 1946. Т. 25, вып. 5. С. 565-570.

Кирич И.Д. Белка. Киров, 1973. 447 с.

Кишинский А.А. Северная пищуха (*Ochotona alpina hyperborea* Pall.) в Колымском нагорье // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 3. С. 134-143.

Кнорре Е.П. Лось в СССР. Биология и разведение в домашних условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1953. 15 с.

Кнорре Е.П. Сезонные миграции лося в Печорской тайге // Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1954. № 2. С. 53-59.

- Кнорре Е.П.* Экология лося // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959. Вып. 7. С. 5-122.
- Кнорре Е.П.* Итоги и перспективы одомашнивания лося // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1961. Вып. 9. С. 5-113.
- Кнорре Е.П., Шубин Г.Г.* Определение возраста лося // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959. Вып. 7. С. 123-132.
- Кожевников Г.А.* Как вести научную работу в заповедниках // Охрана природы. М., 1928. № 2. С. 12-19.
- Кожухов М.В.* К вопросу об эмбриональном развитии лося в бассейне Верхней Печоры // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1961. Вып. 9. С. 217-237.
- Кожухов М.В.* Медведи Верхней Печоры // Охота и охотн. хоз-во. 1972а. № 7. С. 16-17.
- Кожухов М.В.* Особенности поведения медведя в районе Печоро-Ильчского заповедника // Экология, морфология, охрана и использование медведей. М.: Наука, 1972б. С. 45-46.
- Кожухов М.В.* Основные причины гибели лосей // Охрана живой природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1973. С. 15-18.
- Кожухов М.В.* О репродуктивном потенциале лося (*Alces alces*) в условиях одомашнивания // Зоол. журн. 1989. Т. 63, вып. 5. С. 150-152.
- Колоскова Н.И.* Эколого-фаунистический анализ мелких млекопитающих восточно-европейской лесотундры // Фауна и экология наземных позвоночных животных. М., 1981. С. 81-100.
- Колоскова Н.И.* О северной границе ареала лесной мышовки *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodidae) в европейской части СССР // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 5. С. 784-788.
- Колоскова Н.И., Губарь Ю.П.* Прогноз изменений в населении *Micro mammalia* под влиянием современной деятельности человека в Архангельской области // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев, 1975. С. 115-116.
- Константинова Т.П.* Почвы Якшинского профиля // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука, 1980. 101-141.
- Корчагин А.А.* Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Гр. Печоро-Ильчского заповед. М., 1940. Вып. 2. 416 с.
- Косинцев П.А.* Фауна крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С. 84-109.
- Косинцев П.А., Бородин А.В.* Териофауна восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Фауна млекопитающих и птиц позднего плейстоцена и голоцена СССР. Л., 1990. С. 120-134. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 212).
- Котов В.А.* Результаты акклиматизации алтайской белки в Краснодарском крае // Тр. Кавказского гос. заповедника. 1958. Вып. 4.
- Кочев В.А.* Развитие фауны грызунов плейстоцена северо-востока европейской части СССР. Сыктывкар, 1991. 83 с.
- Кочев В.А.* Плейстоценовые грызуны северо-востока Европы и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 113 с.
- Кошкина Т.В.* О периодических изменениях численности полевков на Кольском полуострове // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 3. С. 14-26.
- Кошкина Т.В.* Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 6. С. 5-20.
- Кошкина Т.В.* Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 50-62.

Кошкина Т.В. Популяционная регуляция численности грызунов. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Свердловск, 1974. 59 с.

Кошкина Т.В., Коротков Ю.С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1975. Вып. 12. С. 5-61.

Краснитский А.М. Проблемы заповедного дела. М.: Лесная пром-сть, 1983. 191 с.

Кривошеев В.Г. Материалы по зимней экологии красной полевки (*Clethrionomys rutilus jacutensis* Vinog.) в Центральной Якутии // Науч. сообщ. ЯФ СО АН СССР. Биология. 1961. Вып. 5. С. 79-86.

Кривошеев В.Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука, 1981. С. 61-82.

Кудрявцев Н.К. Динамика численности и современное состояние верхнепечорской популяции лосей // Тез. докл. 6 Коми республ. молодежн. науч. конф. Сыктывкар, 1974.

Кудрявцев Н.К. Опыт обездвиживания лосей Печорской тайги // Иммунизация животных в СССР: Тез. докл. II всесоюз. совещ. по иммунизации млекопитающих и птиц. Воронеж, 1975. С. 98-100.

Кудрявцев Н.К., Глушкова Л.В. Повреждение лосями древесных пород // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1976. Вып. 13. С. 163-167.

Кудрявцева Э.Н. Белки в вольере // Охота и охотничье хозяйство. 1982. С.32-43.

Кудрявцева Э.Н. Продолжительность жизни и воспроизводительная способность обыкновенной белки в неволе // Биологические исследования в Печоро-Ильчском заповеднике. Сыктывкар, 1991. С.79-84. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 116)

Кудряшов В.С. Опыт весеннего учета бобров // Тр. IX Международн. конгресса биологов-охотоведов. М., 1970. С. 383-390.

Кудряшов В.С. О факторах регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие: численность, ее динамика и факторы их определяющие. Рязань, 1975. С. 5-124. (Труды Окского гос. заповедника. Вып. 11).

Кудряшова Л.М. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника в 1967/68 г. // Экология. 1971. № 2. С. 84-87.

Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фауне антропогена СССР Л., 1971. С. 44-122. (Тр. ЗИН АН СССР Т. 49).

Кузякин А.П. История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд. МОИП, 1951. Вып. 4. С. 22-81.

Кузякин А.П. Материалы по биологии крота (*Talpa europaea* L.) тульского широколиственного леса // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44, вып. 5. С. 230-239.

Кузякин А.П. Летучие мыши. М.: Советская наука, 1950. 443 с.

Кулик И.Л., Никитина Н.А. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, вып. 6. С. 3-16.

Кулик И.Л., Тупикова Н.В., Никитина Н.А., Карасева Е.В., Суворова А.Г. Материалы по экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Тр. Зоол. музея МГУ. 1968. Т. 10. С. 146-159.

Куликова И.Л., Большаков В.Н. Мелкие млекопитающие техногенных территорий Урала // Фауна Урала и прилегающих территорий. Свердловск, 1984. С. 3-19.

Куликова И.Л., Шарова Л.П. Население землероек (сем. Soricidae) и некоторые экологические особенности обыкновенной буроzubки в антропогенных и естественных местообитаниях гор Северного Урала // Териология на Урале. Свердловск, 1986. С. 34-35.

Куприянов А.Г. Дикий северный олень на европейском севере России // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Петрозаводск, 1998. С. 25-26.

Куприянова И.Ф. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их численных взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М., 1978а. С. 114-130.

Куприянова И.Ф. Биология и межвидовые отношения мелких лесных млекопитающих средней тайги европейского севера СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1978б. 27 с.

Куприянова И.Ф. Бурозубки в средней тайге бассейна р. Вычегды (Коми АССР) // Экология животных лесной зоны. М., 1990. С. 97-111.

Куприянова И.Ф., Ануфриев В.М. Размещение бурозубок в естественных и антропогенных местообитаниях средней тайги Коми АССР // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 89-91.

Куприянова И.Ф., Калинин А.А. Многолетняя динамика полового состава бурозубок в средней тайге // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М, 1986. Т. 1. С. 259-260.

Куприянова И.Ф., Наумов С.П. Сравнение путей эволюции некоторых особенностей экологии землероек (*Sorex*) и лесных полевков (*Clethrionomys*) // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 375-380.

Куприянова И.Ф., Наумов С.П. Особенности структуры населения мелких млекопитающих европейской тайги // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 11. С. 1682-1692.

Куприянова И.Ф., Наумов С.П. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге севера европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 5. С. 17-28.

Куприянова И.Ф., Недосекина И.Б. К фауне, распределению и численности мелких млекопитающих в средней тайге бассейна р. Вычегды (Коми АССР) // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. М., 1983. С. 134-144.

Куприянова И.Ф., Недосекина И.Б. Численность мелких млекопитающих и способы ее оценки в средней тайге европейского севера СССР // Тез. докл. Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. М., 1986. Ч. 2. С. 327-328.

Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Сообщества мелких млекопитающих // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (Северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразии и георазнообразии в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 168-178.

Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952.

Ланина Л.Б. Кормовые запасы бобра в прибрежной части долины реки Шежым Печорский. Рук. 1939.

Ланина Л.Б. Опыт изучения пастбищ лося в Печоро-Ильчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959. Вып. 7. С. 182-212.

Ланина Л.Б. Определение допустимой плотности населения лосей в охотничьих угодьях бассейна Верхней Печоры // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1963. Вып. 10. С. 220-275.

Леонтьев А.М. Плодоношение ели сибирской на Верхней Печоре // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповед. М., 1963. Вып. 10. С. 5-87.

Лобачев С.В. О вегетативно-половой функции яичника белки. Зоол. журн. 1934. Т. 13, вып. 2.

Лобачев С.В., Бородин Л.Н., Щербаков Ф.А. Экономика охотничьего промысла // Верхневыходская экспедиция. М., 1932. Вып. 1. С. 221-243. (Тр. Северной методологической охотустроительной экспедиции).

Ломанов И.К. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в европейской части России. М., 1995. 60 с.

Лукиянов О.А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. 1993. № 1. С. 47-62.

- Лукьянов О.А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 46 с.
- Лукьянова И.В. Особенности распространения равнозубой бурозубки (*Sorex isodon Turon*) в Западной и Средней Сибири // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 103-105.
- Львов В.Н. Бобры и их разведение. М., 1934.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957. 404 с.
- Лямкин В.Ф., Малышев Ю.С., Пузанов В.М. Лесной лемминг в Северном Забайкалье // Грызуны. Мат.-лы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 325-327.
- Макаров А.М. О питании средней бурозубки (*Sorex saecutiens* L.) в бесснежный период // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1991. С. 76-86.
- Макридин В. Бурый медведь Ненецкого округа // Охота и охотничье хоз-во. 1979. № 12.
- Максимов А.А., Андрусевич Е.К. Убежища (норы, гнезда) и питание водяной крысы // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959. С. 49-71.
- Максимов А.А., Ердаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, 1985. 236 с.
- Максимов А.А., Ердаков Л.Н., Сергеев В.Е., Салтыков В.В. Сукцессии населения землероек и грызунов в пойме среднего течения Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы р. Оби. Новосибирск: Наука, 1981. С. 5-63.
- Макунина А.А. Региональная физическая география СССР. Уральско-Новоземельская страна. Вып. 2. Ландшафты Урала. М., 1969. 127 с.
- Марвин М.Я. Мышевидные грызуны северных районов Среднего Урала // Учен. зап. Уральского ун-та. 1966. Вып. 3. С. 11-23.
- Марвин М.Я., Турьева В.В. Млекопитающие Коми АССР // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1979. С. 45-78.
- Матюшкин Е.Н. Смешанность фауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие) / Сборник тр. Зоол. музея МГУ. Вып. 13. М.: МГУ, 1972. С. 86-144.
- Матюшкин Е.Н. География населения рыси // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. М.: Наука, 2003. С. 473-484.
- Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А., Нейфельд Н.Д. Север и Северо-Восток Европейской России // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. М.: Наука, 2003. С. 52-85.
- Мегалинская И.З. Динамика продуктивности ягодных растений // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 30-52.
- Межжерин В.А. К вопросу о питании обыкновенной и малой бурозубок (*Sorex araneus* и *S. minutus*) // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 6. С. 948-953.
- Мелкие млекопитающие Уральских гор (Экология млекопитающих Урала) // Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е. и др. Свердловск, 1986. 101 с.
- Михайлов А. Охота в лесах Архангельской губернии: Очерки Природы и быта Беломорского края России. СПб., 1868. 279 с.
- Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1963. Ч. 1. С. 122-218.
- Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. СПб.: Наука, 1994. 280 с. (Фауна европейского северо-востока России. Млекопитающие. Т. 2. Ч. 1).
- Млекопитающие. Китообразные, Хищные, Ластоногие, Парнопалые. СПб.: Наука, 1998. 285 с. (Фауна европейского северо-востока России. Млекопитающие. Т. 2. Ч. 2).
- Моралева Н.В. Некоторые особенности пространственной структуры популяции обыкновенной бурозубки в годы большой численности // Материалы V Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1988. С. 48-49.

Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. М.: Наука, 1984. 358 с.

Назимова Д.И. Эколого-географические закономерности формирования типологического состава горных темнохвойных лесов Западного Саяна. Автор. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1975. 24 с.

Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд. АН СССР, 1955. С. 5-18.

Насимович А.А. Памяти Александра Николаевича Формозова // Булл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 1.

Нат С.Г. Очерк промысловой охоты в Печорском крае Вологодской губернии // Лес, его изучение и использование. Петроград, 1922. С. 92-127.

Наумов Н.П. Биология размножения обыкновенной белки // Экология белки, 1934.

Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1948а. 204 с.

Наумов Н.П. Мелкие млекопитающие и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. (К вопросу о факторах, определяющих движение численности *Microgammatia* в северных лесах) // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1948б. Вып. 3. С. 3-110.

Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краеведения, общей и экспериментальной паразитологии и медицинкой зоологии. М., 1955. Вып 9.

Наумов С.П. Экология зайца-беляка. М., 1947. 207 с.

Наумов С.П., Гибет Л.А., Шаталова С.П. Динамика полового состава при изменении численности млекопитающих // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30. № 6. С. 45-51.

Нейфельд Н.Д. Современное состояние популяции лося в Северном Приуралье // Тез докл. // съезд Всесоюз. териологического общ-ва. М., 1986а. Т. 1. С. 298-299.

Нейфельд Н.Д. Американская норка в Коми АССР // Материалы IV съезда Всесоюз. териологического общ-ва АН СССР. М., 1986б. Т. 3. С. 106-107.

Нейфельд Н.Д. Состояние населения копытных в Северном Предуралье // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных: Тез. докл. всесоюз. совещ. М., 1989. Ч. 1. С. 67-69.

Нейфельд Н.Д. Современное состояние верхнепечорской популяции лося // Тез. докл. 3 междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар, 1990. С. 88.

Нейфельд Н.Д. Численность и особенности зимнего размещения копытных на юго-востоке Республики Коми // Тез докл. VI съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1999. С. 175.

Нейфельд Н.Д. Лось и северный олень: современное состояние численности на юго-востоке Республики Коми // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000а. С. 114.

Нейфельд Н.Д. Крупные хищные млекопитающие в Печоро-Илычском заповеднике // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000б. С. 112-113.

Нейфельд Н.Д., Бешкарев А.Б., Благовидов А.К., Бобрецов А.В., Кудрявцева Э.Н., Сокольский С.М., Теплов В.В. Позвоночные Печоро-Илычского заповедника: Аннотированные списки. М., 1992. 39 с.

Никаноров А.П. Вспышка численности лесного лемминга на Камчатке // Териология, орнитология и охрана природы. Якутск, 1986. Вып. 3. С. 56-57.

Никитина Н.А. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 119-126.

Николаева А.И. Адаптивная изменчивость окраски меха водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в ландшафтах юга Западной Сибири // Зоол. журн. 1941. Т. 20, вып. 4-5. С. 626-631.

Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.- Л., 1956. 294 с.

Новиков Г.А. К экологии лесного лемминга *Myopus schisticolor* на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 11. С. 1720-1726.

Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б. Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 360 с.

Объяснительная записка к Проекту организации и ведения лесного хозяйства Перчоро-Ильчского государственного заповедника. 1978-1979. Т. 1. 376 с.

Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.-Л.: Главнаука, 1928. Т. I. 631 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л., 1935. Т. III. 752 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л., 1940. Т. IV. 615 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л., 1948. Т. VI. 561 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л., 1950. Т. VII. 706 с.

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

Орлов О.Л. Рукокрылые Северного Урала // Экологические проблемы горных территорий: Матер. междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 196-198.

Остроумов Н.А. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. 2-е изд. Сыктывкар, 1972. 279 с.

Охотина М.В. Морфологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex insectivora*), обуславливающие возможность их совместного существования // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 42-57.

Очиров Ю.Д. К экологии лесного лемминга (*M. schisticolor* Lill.) в Северо-Восточном Забайкалье // Териология. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 2. С. 295-297.

Паулинин В.Н. Размножение и сроки промысла крота на Урале // Зоол. журн. 1956. Т. 25, вып. 4. С. 606-613.

Паулинин В.Н. Гибридизация белок различных географических рас в экспериментальных условиях. Сб. Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966.

Паулинин В.Н. Заяц-беляк // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск, 1971. Т. 1. С. 75-106.

Паулинин В.Н., Шеварц С.С. Мышевидные грызуны Урала. Свердловск, 1953. 117 с.

Паулинов И.Я., Борисенко А.В., Крускоп С.В., Яхонтов Е.Л. Млекопитающие Евразии. II. Non-Rodentia. М.: Изд-во МГУ, 1995. 336 с. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 33).

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

Павлов П.Ю. Палеолит // Археология Республики Коми. М.: ДиК, 1997. С. 44-90.

Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990. 215 с.

Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.

Пажетнов В.С. Некоторые этолого-экологические особенности бурого медведя // Поведение млекопитающих. М.: Наука. 1977. С. 187-194.

Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении медведей // Зоол. журн. 1979 Т. 58, вып. 10. С. 1536-1542.

Пантелеев П.А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968. 255 с.

Пантелеев П.А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. М.: Наука, 1983. 271 с.

Пантелеев П.А. Типы окраски водяной полевки // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 7. С. 850-859.

Пантелеев П.А., Терехина А.Н. Ландшафтная изменчивость водяной полевки как новая форма изменчивости животных в пространстве // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 4. С. 610-617.

Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Варшавский А.А. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука, 1990. 374 с.

Паровщиков В.Я. Изменение ареала и новые данные о границах распространения некоторых млекопитающих севера европейской части СССР // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 217-226.

Перминов А.Е. Равнозубая бурозубка в Прикамье // Учен. зап. Пермского пед. ин-та. 1973. Т. 109. С. 25-30.

Петров А.Н. Мелкие млекопитающие трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр. Автор. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2000. 16 с.

Петров О.В., Гурьев В.Н., Долгин М.М., Доровских Г.Н., Романов Г.Г., Соловьев В.А. Фауна и экология животных подзоны средней тайги Коми. Сыктывкар, 1986. 173 с. (Деп. В ВНИТИ 15.10.86 г., № 8014-1386).

Полежаев Н.М. Промысловые млекопитающие западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. № 34. С. 9-29.

Полежаев Н.М., Нейфельд Н.Д. Бурый медведь на Северо-Востоке Европейской России // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на Европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 58-65.

Порошин Е.А. Географическая изменчивость спектров питания *Sorex araneus* (L.) и *Sorex saesutiens* (пахманн) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. X молод. научн. конф. Сыктывкар, 2003. С. 177-178.

Попов А.А., Тюрнин Б.Н. Интенсивность заселения бобрами водоемов различных категорий в условиях Коми АССР // Состояние, перспективы хозяйственного использования бобра в СССР. Тезисы докладов VII Всесоюз. научн.-производ. конференции по бобру. Воронеж, 1989. С. 43 - 45.

Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1960. 469 с.

Попов Ю.К., Тумова Г.П. Материалы по структуре и питанию крота обыкновенного в Удмуртской АССР // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск, 1978. С. 48-53.

Поярков В.С. Количественный учет речных бобров // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1953. Вып. 4. С. 51-76.

Приклонский С.Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Тр. Окского государственного заповедника. М., 1973. Вып. 9. С. 35-62.

Прудков И. Северный Урал и его будущее (Путевые записки) // Известия РГО. Петроград, 1918. Вып. 1. С. 131-151.

Пузаченко Ю.Г., Дроздова Н.Н. Площадь охраняемых территорий // Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. М.: Наука, 1986. С. 72-109.

Пучковский С.В. Подвижность и состав населения бурозубок (Insectifora, Soricidae) // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 10. С. 1544-1551.

Пучковский С.В. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок (р. *Sorex*) // Научн. тр. Свердловского гос. пед. ин-та. 1973. № 221. С. 109-125.

Пучковский С.В. К изучению биологических сигнальных полей буроого медведя // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М., 1988. С. 142-144.

Пучковский С.В. К развитию методики изучения коммуникативной деятельности буроого медведя // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып.1. С. 155-157.

Пучковский С.В. Предварительное изучение коммуникативных систем в популяциях буроого медведя в Печоро-Илычском заповеднике // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000. С. 133-135.

Пястолова О.А., Некрасова Л.С., Вершинин В.Л., Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Гатиятуллина Э.З. Принципы зоологического контроля природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. Т. 12. С. 220-234.

- Рамазанова Ф.Р.* К экологии лесного лемминга // Экология горных млекопитающих. Свердловск, 1982. С. 101-102.
- Рамазанова Ф.Р.* Размножение средней бурозубки в тайге заповедника «Малая Сосьва» // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983а. С. 72-74.
- Рамазанова Ф.Р.* Некоторые материалы по размножению лесного лемминга в тайге Сосьвинского Приобья // Грызуны. Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. Л., 1983б. С. 342-344.
- Рамазанова Ф.Р.* Население мелких млекопитающих заповедника «Малая Сосьва» // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М., 1987. С. 24-32.
- Ревин Ю.В.* Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука, 1989. 321 с.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Численность и ландшафтное распределение лесного лемминга в Северо-Восточной Якутии // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 44-45.
- Россолимо О.Л.* О внутривидовой изменчивости красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 3. С. 443-452.
- Ротшильд Е.В.* Зимние передвижения лесных зверьков // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 5. С. 758-768.
- Рубинштейн В.З.* О связях муравьев с позвоночными тайги Северного Урала // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 13. Сыктывкар, 1976. С. 181-190.
- Руковский Н.* Медвежий метки // Охота и охотничье хоз-во. 1984. №4. С. 12-13.
- Руковский Н.Н., Куприянов А.Г.* Некоторые особенности распространения волка на Онежском полуострове // Зоол. журн., 1972. Т. 51, вып. 10. С. 1593-1596.
- Русаков О.С.* О возрастном и половом составе популяции кротов // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 5-9.
- Русаков О.С.* Питание, кормовая база, распределение численности и станции крота (*Talpa europaea europaea*) в связи с оценкой его хозяйственного значения // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л., 1963. Вып. 2. С. 133-163.
- Русанов Я.С.* Темнохвойные и светлохвойные насаждения как охотничьи угодья. Сб. науч.-техн. инф. ВНИИЖП, вып. 2 (5), Киров. 1961.
- Рыков А.М.* Экология бурого медведя в Среднем Пинежье // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 76-84.
- Рыков А.М., Рыкова С.Ю.* Позвоночные животные Пинежского заповедника: (Аннотированный список видов). М., 1988. 27 с.
- Садыков О.Ф.* Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов гор (на примере Южного Урала). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1981. 20 с.
- Садыков О.Ф., Тюрина Н.А., Хантемиров Р.М.* Мелкие млекопитающие гор Южного Урала // Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск, 1986. С. 17-36.
- Салмин Ю.А.* К экологии манчжурской или уссурийской белки // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. 1938. Вып. 2. С. 5-26.
- Самбук Ф.В.* Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Записки Ботан. музея АН СССР. Л., 1936. Вып. 22. С. 49-145.
- Сафронов В.М.* Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 157 с.
- Свиричев Ю.М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 366 с.
- Семенов Р.А.* Размножение и структура популяции красно-серой полевки // Экология. 1974. № 1. С. 62-67.
- Семенов Р.А.* Красно-серая полевка на Полярном Урале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 28 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1948. С. 91-159.

- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 2. С. 11-26.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Звери Мурманской области. Мурманск, 1982. 176 с.
- Сергеев В.Е. О питании землероек поймы р. Оби в лесной зоне Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1973. Вып. 1. № 5. С. 87-93.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Лесная пром-сть, 1979. 231 с.
- Смирин В.М., Попова-Бондаренко Е.Д. Летяга и ее «парашют» // Природа. № 5. С. 42-47.
- Смирин Ю.М. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 134-150.
- Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. С. 39-83.
- Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П. Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1999. С. 68-77.
- Смышляев М.И., Агафонов Г.М. Механизмы регуляции численности в эксплуатируемых популяциях белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris* L.) в оптимуме ареала // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Владивосток, 1986. С. 45-56.
- Снегиревская Л.П. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике // Тр. Башкирского гос. заповедника. 1947. Вып. 1. С. 5-16.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М. Высшая школа, 1979. С. 338-341.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г. Естественная динамика биоценозов как базис экологического мониторинга // Биосферные заповедники: Тр. II совещ. сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1982. С. 8-20.
- Соколов В.Е., Россолимо О.Л. Систематика и изменчивость // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 21-50.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г., Чернов Ю.И. Фундаментальные положения экологии в связи с задачами биосферных заповедников // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пушино, 1992. С. 5-35.
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д. Экология заповедных территорий России. М., 1997. 576 с.
- Соколов Ф.П. Экологические особенности обыкновенного крота (*Talpa europaea* L) Верхнего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1984. 19 с.
- Сокольский С.М. К экологии дикого северного оленя Печорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1961. Вып. 9. С. 238-263.
- Сокольский С.М. Опыт отлова белки плашкой-долбленкой в Печоро-Ильчском заповеднике // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 12. С. 1877-1878.
- Сокольский С.М. К экологии куницы, кидаса и соболя в Печорской тайге // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1967. Вып. 12. С. 140-166.
- Сокольский С.М. Снижение численности северного оленя в верховьях Печоры // Охрана живой природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1973. С. 82-84.
- Сокольский С.М. Миграция белки // Охота и охот. хоз-во. 1974. № 11. С. 23-25.
- Сокольский С.М. Дикий северный олень в верховьях Печоры // Дикий северный олень в СССР. М., 1975. С. 178-181.
- Сокольский С.М. Результаты тропления диких северных оленей // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 13. Сыктывкар, 1976. С. 149-163.
- Сокольский С.М. Нашествие соболей // Охота и охотн. хоз-во. 1979. № 4. С. 12-13.
- Сокольский С.М. Динамика популяции обыкновенной белки в Печоро-Ильчском заповеднике // Биологические исследования в Печоро-Ильчском заповеднике. Сыктывкар, 1991. С. 85-89. (Тр. Коми НЦ Уро АН СССР, № 116).

Сокольский С.М. Влияние американской норки на биоценозы Печоро-Илычского заповедника // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000. С. 151-153.

Сокольский С.М., Кудрявцева Э.Н. Мечение белок в Печоро-Илычском заповеднике // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 108-123.

Сокольский С.М., Теплова В.П. Динамика численности белки // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 91-104.

Сокольский С.М., Теплова В.П., Кудрявцева Э.Н. Плотность и биомасса белки, лютяги и бурндука // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001а. С. 394-397.

Сокольский С.М., Теплова В.П., Кудрявцева Э.Н. Анализ циклов лесных полевок и мелких кунных // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001б. С. 394-397.

Соловьев В.А. Ушан – новый вид млекопитающего в Коми АССР // Охрана живой природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1973. С. 93-95.

Соловьев В.А. Современная численность речного бобра в Коми АССР и формы хозяйственного использования запасов // Состояние, перспективы хозяйственного использования бобра в СССР; Тезисы докладов VII-ой Всесоюзной научно-производственной конференции по бобру. Воронеж, 1989. С. 65-67.

Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л., 1991. 208 с.

Соломонов Н.Г. Экология водяной полевки в Якутии. Новосибирск: Наука, 1980. 136 с.

Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.

Сорокин М.Г., Соколов А.А. К морфологии и экологии северной мышовки в Калининской области // Научн. тр. Калинин. отд. МОИП. 1960. Вып. 2. С. 31-40.

Сосин В.Ф. Некоторые морфологические особенности водяной полевки Южного и Полярного Урала // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 89-90.

Соснин Л.И. Типы леса Кавказского гос. заповедника // Тр. Кавказского заповедника. 1939. Вып. 2.

Стаховский В.Г. К изучению белки при содержании ее в вольере-парке. Зоол. журн. 1932. Т. 11, вып. 1.

Стрелков П.П. Оседлые и перелетные виды летучих мышей (Chiroptera) в европейской части СССР. Сообщение 1 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 2. С. 38-52.

Стрелков П.П. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 2 // Зоол. журн. 1983а. Т. 62, вып. 2. С. 259-270.

Стрелков П.П. Места находок *Myotis brandti* Eversmann, 1845 и *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 (Chiroptera, Vespertilionidae) по материалам музеев СССР // Фауна, систематика и биология млекопитающих. Л., 1983б. С. 38-42. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 119).

Стрелков П.П., Бунтова Е.Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 1 // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 8. С. 1227-1241.

Строганов С.У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд. АН СССР, 1957. 267 с.

Строганова А.С. (Евдонина) Опыт анализа возрастного состава популяции белки в Ленинградской области // Природа. 1941. №2.

Сучкова Н.Г. Некоторые эколого-морфологические особенности популяции красной полевки юго-восточной тайги западной Сибири // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск, 1973. С. 28-34.

Тауровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В. Млекопитающие Якутии. М., 1971. 660 с.

- Телегин В.И.* К экологии лесной мышовки // Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск, 1962а. С. 239-241.
- Телегин В.И.* Особенности зимней спячки грызунов Западной Сибири // Вопросы экологии. 1962б. Т. 4. С. 155-157.
- Телегин В.И.* Бурундук Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 110 с.
- Теплов В.В.* Современное распределение и численность речного бобра в Печоро-Ильчском заповеднике // Тез. докл. XI Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 3. С. 75-76.
- Теплов В.В.* Динамика заселения водоемов Печоро-Ильчского заповедника речным бобром // Состояние, перспективы хозяйственного использования бобра в СССР; Тез. докл. VII Всесоюзной науч.-производ. конф. по бобру. Воронеж, 1989. С. 88-90.
- Теплов В.П.* О привлечении наблюдателей заповедника к сборам массовых зоологических материалов методом регистраций встреч животных и следов их деятельности // Науч.-метод. записки Главного управления по заповедникам. М., 1939. Вып. 4. С. 193-197.
- Теплов В.П.* Значение обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) и некоторых других позвоночных в питании хариуса (*Thymallus thymallus* L.) // Зоол. журн. 1943. Т. 22, вып. 6. С. 366-368.
- Теплов В.П.* Бурый медведь в Печорском заповеднике (рукопись). 1946. 38 с.
- Теплов В.П.* К вопросу о соотношении полов у горностая // Зоол. журн. 1948а. Т. 27, вып. 6. С. 567-570.
- Теплов В.П.* Материалы по экологии филина в Печорско-Ильчском заповеднике // Тр. Печорско-Ильчского заповедника. М., 1948б. Вып. 4, ч. 2. С. 113-121.
- Теплов В.П.* О причинах гибели лосей и факторах, влияющих на ее интенсивность // Зоол. журн. 1948в. Т. 27, вып. 1. С. 75-78.
- Теплов В.П.* К изучению питания и динамики численности популяции обыкновенной лисицы // Научно-методические записки Главного управления по заповедникам. М., 1949. Вып. 13. С. 147-168.
- Теплов В.П.* Речная выдра в районе Печоро-Ильчского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58, вып.6. С. 7-16.
- Теплов В.П.* Опыт оценки хищнической деятельности бурого медведя // Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М., 1953. С. 153-166.
- Теплов В.П.* К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 1. С. 174-179.
- Теплов В.П.* К зимней экологии росомахи в районе Печоро-Ильчского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 1. С. 3-11.
- Теплов В.П.* Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1960. С. 5-222.
- Теплов В.П., Теплова Е.Н.* Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. М., 1947. Вып. 5. С. 3-85.
- Теплова В.П., Сокольский С.М.* Хоминг бурундука (*Tamias sibiricus* Laxmann) в боровом районе Печоро-Ильчского заповедника // Тез. докл. Международн. конф. «Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды». Сыктывкар, 1997. С.172.
- Теплова В.П., Сокольский С.М.* Изучение бурундука по данным отлова и мечения // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000а. С. 174-175.
- Теплова В.П., Сокольский С.М.* Изучение летяги по данным отлова и мечения // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000. С. 171-173.
- Теплова Е.Н.* Питание лисицы в Печоро-Ильчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. М., 1947а. Вып. 5. С. 245-260.

- Теплова Е.Н.* Материалы по питанию лесной куницы в Печорско-Ыльчском заповеднике // Тр. Печорско-Ыльчского гос. заповедника. М., 1947б. Вып. 5. С. 235-244.
- Теплова Е.Н.* О миграции лесного лемминга (*Myopus schisticolor vinogradovi* Sk. et Rajew) в районе среднего течения реки Уньи // Зоол. журн. 1952. Т. 31, вып. 4. С. 642-643.
- Теплова Е.Н.* О новых зоологических находках в районе Печоро-Ильчского государственного заповедника // Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 5. С. 1027.
- Теплова Е.Н., Теплов В.П.* Значение снежного покрова в экологии млекопитающих и птиц Печорско-Ыльчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. М., 1947а. Вып. 5. С. 181-234.
- Теплова Е.Н., Теплов В.П.* Результаты реакклиматизации речного бобра в Печорско-Ыльчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. М., 1947б. Вып. 5. С. 115-144.
- Терехина А.Н.* О половых различиях размерных признаков у палеарктических грызунов // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 100-101.
- Терновский Д.В.* Биология куницеобразных. Новосибирск, 1977. 280 с.
- Тестов Б.В.* О связи динамики численности и полового состава микропопуляций красной полевки // Грызуны. Материалы Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 456-457.
- Тестов Б.В.* Динамика численности и размножения красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на Урале // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах Европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар, 1987. С. 77-84.
- Тестов Б.В.* Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 35.
- Тимофеев В.В.* Белка и беличий промысел. Иркутск, 1947. 59 с.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н.* Соболь. М. 1955. 403 с.
- Тимофеев В.В., Насимович А.А.* Соболь. Распространение // Соболь, куница, харза: размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1973. С. 24-27.
- Тишков А.А., Готфильд А.Б., Шефтель Б.И.* Новые данные о питании лесного лемминга // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 4. С. 22-26.
- Томилова Т.П.* Состав популяции как фактор динамики численности зайца-беляка в подзоне южной тайги европейской части РСФСР // Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1972. С. 128-140.
- Тупикова Н.В.* Экология домовой мыши средней полосы СССР // Фауна и экология грызунов. М., 1947. Вып. 2. С. 5-67.
- Тупикова Н.В.* Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 6. С. 561-572.
- Тупикова Н.В.* Суточный ритм активности лесной мышовки // Зоол. журн. 1960. Т. 69, вып. 6. С. 946-947.
- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А.* Размножение и смертность рыжих полевок в южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145-171.
- Тупикова Н.В., Медведев И.М.* Определение возраста эмбрионов как один из методов изучения размножения грызунов // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 10. С. 1574-1582.
- Тупикова Н.В., Швецов Ю.Г.* Размножение водяной полевки в Волго-Ахтубенской пойме // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 1. С. 130-135.
- Турмасова Л.И.* Семенная продуктивность ели сибирской в Печоро-Ильчском заповеднике // Биологические исследования в Печоро-Ильчском заповеднике. Сыктывкар, 1991. С. 27-39. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, №116).
- Турьева В.В.* Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР // Тр. Коми фил. АН СССР. 1953. Вып. 1. С. 1-36.
- Турьева В.В.* Особенности питания мышевидных грызунов в лесу и на вырубках // Тр. Коми фил. АН СССР. 1960. Вып. 9. С. 74-81.

- Турьева В.В. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1961. 26 с.
- Турьева В.В. Новые данные по распространению лесного лемминга в Коми АССР // Изв. Коми фил. ВГО. 1963. Вып. 8. С. 87.
- Турьева В.В. Эколого-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. С. 30-43. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 34).
- Турьева В.В., Балибасов В.П. К характеристике фауны млекопитающих северной тайги // Фауна и экология птиц и млекопитающих европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар, 1982. С. 67-73.
- Турьева В.В., Полежаев Н.М. К биологии северной пищухи на Полярном Урале // Физиология и экология животных. Сыктывкар, 1969. С. 115-116. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 21).
- Тюрина Н.А., Габитова А.Т. Обыкновенная буроzubка гор Южного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 52-63.
- Тюрнин Б.Н. Современное распределение и численность бобров в Коми АССР // Принципы рационального планирования и пути интенсификации использования бобров. Тез. докл. VI науч.-производ. конф. по бобру. Воронеж, 1980. С. 19-21.
- Урал и Приуралье. М., 1968. 461 с. (Природные условия и естественные ресурсы СССР).
- Фадеев Е.В. Кабан // Охота и охотничье хозяйство. 1987. № 2. С. 10-13.
- Фаршатов А.Г. Распространение серой крысы на территории Коми АССР и усиление этого процесса в связи с развитием животноводческих хозяйств // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. Т. 3. С. 284-285.
- Федоров В.Б. Аллозимный полиморфизм, соотношение полов и структура популяции лесного лемминга. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 23 с.
- Федоров В.Б., Чепраков М.И. О популяционной экологии лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lill.) в период спада и депрессии численности // Экология. 1990. № 3. С. 81-83.
- Физико-географическое районирование СССР: Характеристика региональных единиц. М.: Изд-во МГУ, 1968. 576 с.
- Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.: Наука, 1989. 228 с.
- Филонов К.П. Оценка состояния популяции оленей. М.: Наука, 1993. 271 с.
- Флеров К.К. Пищуха Северного Урала // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. 1927. Т. 28, вып. 1. С. 138-144.
- Флеров К.К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. 1933. Сер. естеств. наук. № 3. С. 65-115.
- Фокин И.М. Тушканчики. Л.: Изд. ЛГУ, 1978. 184 с. (Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 2).
- Фолитарек С.С., Апенкина Н.Н. О способности водяной крысы и некоторых других видов плавать в условиях эксперимента // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959. С. 172-196.
- Формозов А.Н. Очерки экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1947. Вып. 1. С. 13-43.
- Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М., 1948. Вып. 3. С. 3-110.
- Формозов А.Н. О значении структуры снежного покрова в экологии и географии млекопитающих и птиц // Роль снежного покрова в природных процессах. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 166-209.
- Хлебников Л.И. Зимнее размножение мышевидных грызунов в Западном Саяне // Грызуны. Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 294-295.

Хлебович В.К. Итоги экспедиции по обследованию и количественному учету бобров в бассейне р. Воронеж в 1934 г. // Тр. Воронежского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 145-169.

Хляп Л.А. Землеройки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 66-75.

Хляп Л.А. Особенности использования и структура участков обитания бурозубок и лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1983. Вып. 15. С. 162-203.

Ходашева К.С., Елисеева В.И. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука, 1992. 112 с.

Цветкова А.А. Биологические особенности двух видов мышовок (*Sicista subtilis* Pall., 1733 и *Sicista betulina* Pall., 1775) в районах их совместного обитания. Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1979. 142 с.

Цветкова А.А., Стадухин О.В. Лесная мышовка в Свердловской области // Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976. С. 29-30.

Цевцинский Л.М. Биология белки и ее промысел на Урале // Тр. Ильменского гос. заповедника. 1959. Вып. 7.

Чернов Г.А. Аллювиальные отложения Верхней Печоры и Ильча // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 215-291.

Чернявский Ф.Б., Докучаев Н.Е., Короленко Г.Е. Млекопитающие среднего течения реки Омолон // Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири. Владивосток, 1978. С. 26-65.

Чиркова А. Распространение, биология и промысел водяной крысы на севере европейской части СССР // Пушное дело. 1928. № 13-14. С. 69-80.

Шарова Л.П. Экологический анализ населения землероек вертикальных поясов гор Северного Урала // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 82-84.

Шарова Л.П. Видовой состав землероек (сем. Soricidae) и их распространение в фаунистических комплексах Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981. Вып. 9. С. 13-27.

Шарова Л.П. Некоторые биологические особенности малой бурозубки Урала // Исследования мелких млекопитающих на Урале. Свердловск, 1985. С. 41-42.

Шарова Л.П. Водяная кутора в горных районах Урала и прилегающих равнинах // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1990. Т. 2. С. 121-122.

Шарова Л.П. Фауна землероек Урала и прилегающих территорий // Млекопитающие Уральских гор. Екатеринбург, 1992. С. 3-51.

Шапошников Ф.Д. К экологии соболя Северо-Восточного Алтая // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в гос. заповедниках. М., 1956.

Шварц Е.А. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии // Фауна и экология грызунов. М.: Изд. МГУ, 1989. Вып. 17. С. 115-143.

Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Особенности структуры населения землероек Валдайской возвышенности // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. о-ва. М., 1990. Т. 2. С. 306-307.

Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.

Шварц С.С. Биология землероек лесостепного Зауралья // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 3. С. 915-927.

Шварц С.С., Иценко В.Г., Овчинникова Н.А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. 1964. Т. 25. № 6. С. 417-433.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

Швецов Ю.Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск: Наука, 1977. 158 с.

- Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гелтнер В.Г., Ковальская Ю.М.* Тушканчиковообразные. М.: Наука, 1995. 576 с. (Млекопитающие России и сопредельных регионов).
- Шенников А.П.* Краткий очерк района верховий р. Печоры // Север. 1923. Кн. 3-4. С. 1-12.
- Шефтель Б.И.* Анализ пространственного распределения землероек в средней Енисейской тайге // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука, 1990. С. 15-31.
- Шиллингер Ф.Ф.* Информационный доклад о работе Печоро-Ильчской экспедиции в 1929 г. // Охрана природы. 1929. Т. 11. № 6. С. 167-185.
- Шляева Л.М.* Европейский Север // Песец, лисица, енотовидная собака. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1985. С. 7-19.
- Шубин Г.Г., Язан Ю.П.* Опыт организации и ведения лосеппромыслового хозяйства // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959. Вып. 7. С. 213-240.
- Шубин Н.Г.* Размножение бурндуков в бассейне реки Томь // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 6. С. 910-917.
- Шубникова О.Н.* Некоторые черты экологии бурндука в Центральной Якутии и его распространение // Вопросы экологии. Киев: Высшая школа, 1962. Т. 41, вып. 1. С. 173-174.
- Штильмарк Ф.Р.* Об экологии бурндука (*Eutamias sibiricus* Laxmann) в кедровых лесах Западного Саяна // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 1. С. 92-102.
- Штильмарк Ф.Р.* Изучение динамики населения и подвижности бурндука (*E. sibiricus* Laxmann) путем длительных наблюдений за мечеными зверьками // Экология млекопитающих и птиц. М., 1967. С. 39-49.
- Щербakov А.Н.* Численность охотничьих млекопитающих в заповеднике «Кивач» // Динамика популяций охотничьих животных северной Европы. Петрозаводск, 1998. С. 65-67.
- Щипанов Н.А., Куприянова И.Ф.* К методике изучения пространственной дифференциации населения бурозубок // Фауна и экология наземных позвоночных животных. М., 1981. С. 73-80.
- Эфрон К.М.* К экологии куторы (*Neomys fodiens* P.) на Среднем Урале // Вопросы экологии. М., 1962. Т. 6. С. 178.
- Юдин Б.С.* Материалы по питанию бурозубок (*Sorex* L.) Западной Сибири // Тр. Томского гос. ун-та. 1956. Т. 142. С. 295-302.
- Юдин Б.С.* Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск, 1962. С. 33-134. (Тр. Биол. ин-та. Вып. 8).
- Юдин Б.С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири (определитель). Новосибирск: Наука, 1971. 170 с.
- Юдин Б.С.* Закономерности распространения насекомоядных млекопитающих Западной Сибири // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 133-164.
- Юдин Б.С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. 547 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф.* Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
- Юргенсон П.Б.* Этюды по экологии бурого медведя Печорско-Ильчского гос. заповедника (рукопись). 1943. 40 с.
- Юргенсон П.Б.* Кидас – гибрид соболя и куницы // Тр. Печоро-Ильчского гос. зап-ка. М., 1947. Вып. 5. С. 145-179.
- Юргенсон П.Б.* Опыт сравнительно-экологического исследования куниц рода *Martes* (соболь и куница). Дис. ... докт. биол. наук. М, 1950.
- Юргенсон П.Б.* О влиянии лесной куницы на численность белки в северной тайге // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 1. С. 166-173.
- Юргенсон П.Б.* Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Материалы по результатам изучения млекопитающих в гос. заповедниках. М., 1956.

Юргенсон П.Б. Межвидовые отношения у лесных полевок *Clethrionomys* по данным изменения численности популяции // Тр. Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1957. Вып. 7. С. 171-183.

Юркин М.В. Опыт акклиматизации и реакклиматизации животных в Коми АССР // Охрана природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1961. С. 91-92.

Юшкин Н.П. Ученый, педагог, человек // Вера Александровна Варсанюфьева. Сыктывкар, 1990. С. 3-11.

Юшков В.Ф. Гельминты диких млекопитающих бассейна Верхней Печоры // Биологические исследования в Печоро-Ильчском заповеднике. Сыктывкар, 1991. С. 63-67.

Язан Ю.П. Бобры в бассейне Верхней Печоры // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959а. (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 18).

Язан Ю.П. Классификация бобровых угодий бассейна Верхней Печоры // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959б. Вып. 7. С. 241-267.

Язан Ю.П. Опыт количественного учета бобров в условиях Печоро-Ильчского заповедника. // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959в. Вып. 7. С. 268-276.

Язан Ю.П. Изменение веса и размеров семенников у печорских лосей // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1959г. Вып. 7. С. 168-172.

Язан Ю.П. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяции мигрирующих лосей Печорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. 1961а. Вып. 9. С. 114-201.

Язан Ю.П. Влияние температуры воздуха на активность лосей во время осенне-зимней миграции // Зоол. журн. 1961б. Т. 40, вып. 3. С. 469- 471.

Язан Ю.П. Повинна ли куница в сокращении численности белки? // Зоол. журн. 1962а. Т. 41, вып. 4. С. 633-635.

Язан Ю.П. О морфологии и экологии куницы, соболя и кидаса Печорской тайги // Зоол. журн. 1962б. Т. 41, вып. 8. С. 1241-1246.

Язан Ю.П. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяции мигрирующих лосей Печорской тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1963а. 19 с.

Язан Ю.П. Прирост популяции бобров в бассейне Верхней Печоры // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИЖП. М., 1963б. Вып. 5 (8).

Язан Ю.П. О некоторых морфологических и экологических сдвигах у бобров в связи с реакклиматизацией их в Печоро-Ильчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1964а. Вып. 11. С. 75-82.

Язан Ю.П. Плотности населения и показатели плодовитости лося Печорской тайги // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1964б. Сб. 1. С. 101-113.

Язан Ю.П. Куница и ее жертвы на Северном Урале // Вопросы зоологии. Томск, 1966.

Язан Ю.П. Миграции лосей на Северном Урале // Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970. С. 191-193.

Язан Ю.П. Охотничьи звери Печорской тайги (биология популяций, механизмы регуляции численности). Киров, 1972. 384 с.

Язан Ю.П. Повадки печорских медведей // Охота и охотн. хоз-во. 1965. № 6. С. 14-16.

Borowski S., Dehnel A. Materialy do biologii Soricidae // Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska. Sectio C. Lublin, 1952. V. 7. № 6. P. 305-448.

Bujalska G. Reproduction / Ecology of the Bank Vole // Acta theriol. 1983. V. 28.

Churchfield S., Sheffel B. Food niche overall and ecological separation in a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // J. Zool. 1994. V. 234. № 1. P. 105-124.

Corbet G.B. The mammals of the Palearctic region // A. Taxonomic review. London and Ithka. 1980. 302 с.

- Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. Fertile XX – and XY – type females in the wood lemmings *Myopus schisticolor* // Nature. 1976. V. 261. № 5557. P. 225-227.
- Fuller W.A. Demography of subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival // Can. J. Zool. 1977. V. 55. № 1. P. 42-51.
- Gilpin M.E., Soule M.E. Minimum viable population: Processes of species extinction // Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sunderland, 1986. P. 19-34.
- Hansson L., Henttonen H. Rodents, predation and wildlife cycles // Finn. Game Res. 1989 / Vol. 46. P. 26-33.
- Heikura K. Effects of climatic factors on the field vole *Microtus agrestis* // Oikos. 1977. 29. P. 607-615.
- Henttonen H., Tast J., Vittala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // Memoranda Soc. Fauna et Flora Fennica. 1984. V. 25. P. 61-77.
- Ilmen M., Lahfi S. Reproduction, growth and behaviour in the captive wood lemmings, *Myopus schisticolor* (Lill.) // Ann. Zool. Fennici. 1968. V. 5. P. 207-219.
- Kalela O., Oksala T. Sex ratio in the wood lemmings, *Myopus schisticolor* Lilljeb., in nature and in captivity // Ann. Univ. Turkuensis. Ser. A11. 1966. Vol. 37. P. 1-24.
- Krebs C.I., Myers I. U. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267-399.
- Lampio T. Sex ratio and the factors contributing to them in the squirrel *Sciurus vulgaris* in Finland. Part 1. // Riistatieteell julkais, 1965. N. 25. P. 90.
- Lampio T. Sex ratio and the factors contributing to them in the squirrel *Sciurus vulgaris* in Finland. Part 2. // Riistatieteell julkais, 1967. N. 29. P. 69.
- Michielsen N.C. Intraspecific and interspecific competition of the shrew *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. // Arch. neerl. Zool. 1966. Vol. 17. N 1. P. 73-174.
- Millar J.S. Energetics of reproduction in *Peromyscus leucopus*: the cost of lactation // Ecology. 1978. V. 59. N 5. P. 1055-1061.
- Skaren U. Variation, breeding and moulting in *Sorex isodon* Turov in Finland // Acta zool. fennica. 1979. N 159. P. 1-30.
- Skaren U. Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings // Arch. Sol. Zool. Fennicae «Vanamo». 1963. N 18. S. 17-28.
- Stibbens L.L. Seasonal and latitudinal variations in circadian rhythms of red-backed vole // J. Arctic. V. 25. N 3. P. 216-224.
- Tahka K., Wallegren H., Vuorinen M. Endocrine aspects of population regulation in the genus *Clethrionomys* // Met. Soc. fauna et flora Fenn. 1984. V. 60. N 3. P. 93-106.
- Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in Northern Finland // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1968. Ser. A. IV. Biol. 136. P. 1-23.
- Wauters L., Dhondt A. and De Vos. Factors affecting male mating success in red squirrel (*Sciurus vulgaris*) // Ethology, Ecology & Evolution. 2. 1990. P. 195-204.
- Wauters L. & Dhondt A. Population dynamics and social behaviour of red squirrel populations in different habitats // Proceedings International Congress of Game Biologists. 1985. 17. P. 311-318.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (А.В.Бобрецов)	5
Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (А.В.Бобрецов)	10
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	
МЛЕКОПИТАЮЩИХ	23
Мелкие млекопитающие (А.В.Бобрецов)	23
Бобр (В.В.Теплов)	28
Белка, летяга, бурундук (С.М.Сокольский)	30
Промысловые животные (маршрутно-окладной метод) (С.М.Сокольский)	35
Промысловые животные (зимний маршрутный учет) (Н.Д.Нейфельд)	37
Глава 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	
Отряд Насекомоядные (А.В.Бобрецов)	38
Европейский крот	38
Обыкновенная бурозубка	46
Тундряная бурозубка	64
Средняя бурозубка	71
Малая бурозубка	82
Крошечная бурозубка	91
Равнозубая бурозубка	95
Обыкновенная кутора	105
Отряд Рукокрылые (А.В.Бобрецов, В.П.Теплова)	110
Ночница Брандта	110
Усатая ночница	112
Водяная ночница	113
Бурый ушан	113
Северный кожанок	113
Отряд Зайцеобразные	114
Заяц-беляк (Н.Д.Нейфельд)	114
Северная пищуха (А.В.Бобрецов, Н.Д.Нейфельд)	114
Отряд Грызуны	124
Летяга (В.П.Теплова, С.М.Сокольский)	127

Обыкновенная белка (С.М.Сокольский, В.П.Теплова) . . .	139
Азиатский бурундук (В.П.Теплова, С.М.Сокольский)	179
Обыкновенный бобр (В.В.Теплов)	189
Лесная мышовка (А.В.Бобрецов)	206
Домовая мышь (А.В.Бобрецов)	215
Мышь-малютка (А.В.Бобрецов)	217
Серая крыса (А.В.Бобрецов)	217
Ондатра (В.В.Теплов)	218
Красно-серая полевка (А.В.Бобрецов)	221
Рыжая полевка (А.В.Бобрецов)	228
Красная полевка (А.В.Бобрецов)	242
Лесной лемминг (А.В.Бобрецов)	261
Водяная полевка (А.В.Бобрецов)	272
Полевка-экономка (А.В.Бобрецов)	281
Темная полевка (А.В.Бобрецов)	291
Отряд Хищные	302
Енотовидная собака (Н.Д.Нейфельд)	302
Волк (Н.Д.Нейфельд)	303
Песец (Н.Д.Нейфельд)	310
Обыкновенная лисица (Н.Д.Нейфельд)	311
Бурый медведь (Н.Д.Нейфельд)	316
Соболь (С.М.Сокольский)	330
Лесная куница (С.М.Сокольский)	341
Росомаха (С.М.Сокольский)	349
Горноста́й (С.М.Сокольский)	356
Ласка (С.М.Сокольский)	360
Колонк (С.М.Сокольский)	363
Европейская норка (С.М.Сокольский)	365
Американская норка (С.М.Сокольский)	366
Барсук (С.М.Сокольский)	378
Речная выдра (С.М.Сокольский)	379
Рысь (Н.Д.Нейфельд)	386
Отряд Парнопалые (Н.Д.Нейфельд)	391
Кабан	391
Косуля	394
Лось	395
Северный олень	415

Глава 4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗА ПОЛУВЕКОВОЙ ПЕРИОД

(А.В.Бобрецов, Н.Д.Нейфельд, С.М.Сокольский, В.В.Теплов, В.П.Теплова)	430
---	-----

ЛИТЕРАТУРА	438
----------------------	-----

Научное издание

А.В.Бобрецов, Н.Д.Нейфельд, С.М.Сокольский,
В.В.Теплов, В.П.Теплова

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ПЕЧОРО-ИЛЬЧСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА

Художник В.Б.Осипов

Редактор А.Г.Куприянов
Художественный редактор В.Б.Осипов
Корректор Т.И.Форофонтова
Компьютерная верстка – А.В.Кетова

Подписано к печати 30.09.2004. Формат 60×84^{1/16}. Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура «Arial Суг». Усл. печ. л. 26,97 + вкл. 0,93. Уч.-изд. л. 25,0. Тираж 1000. Заказ № 5063

Коми книжное издательство
167982, г. Сыктывкар, ул. Карла Маркса, 229

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов
в ОАО «Дом печати – Вятка». 610033, г. Киров, ул. Московская, 122

фото А.В.Бобрецова



Во время миграций белки часто
плывут через реки

фото А.В.Бобрецова



**Лесная мышовка –
обитатель травянистых
местообитаний**

**Красная полевка –
самый многочисленный вид
мелких грызунов печорской тайги**



фото А.В.Бобрецова



фото А.В.Бобрецова

Водяная полевка

**Цветовые морфы водяной полевки.
Слева направо: черная, буряя и темно-буряя**

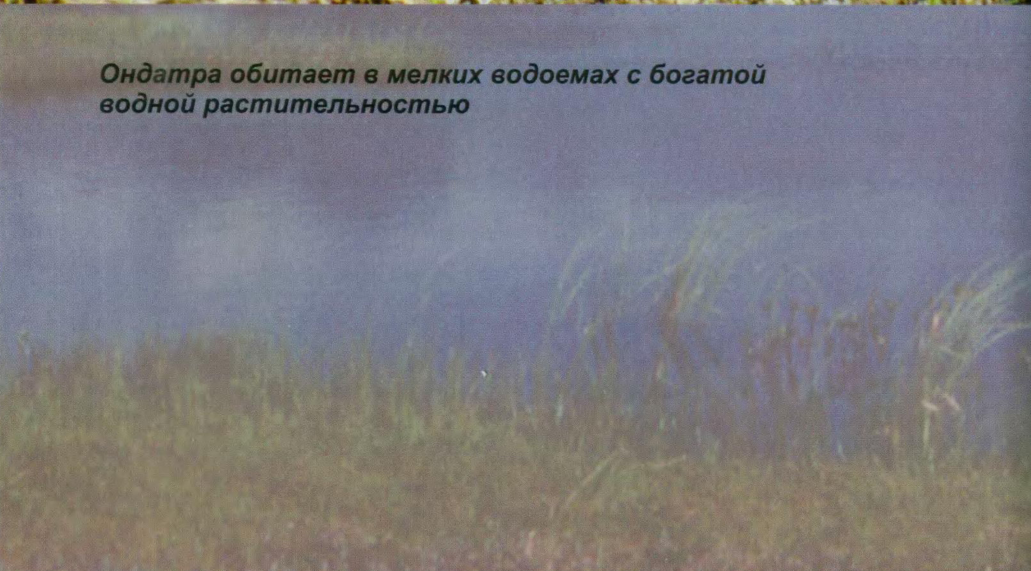


фото А.В.Бобрецова

фото Н.Д.Нейфельда




Ондатра обитает в мелких водоемах с богатой водной растительностью



После схода снега в приречном ельнике можно услышать брачные крики самца бурундука, привлекающего на свой участок подругу


фото Н.Д.Нейфельда





**След молодого волка-самца,
обследующего места зимних
вылазов бобров**

фото Н.Д.Нейфельда



**На останках бобра, убитого волками,
кормится американская норка**

фото Н.Д.Нейфельда

Зимний погрыз бобра.
В марте, когда заканчиваются
осенние запасы веточных
кормов, бобры в поисках
пропитания выходят
на поверхность снега
и нередко расплачиваются
за это жизнью



фото Н.Д.Нейфельда



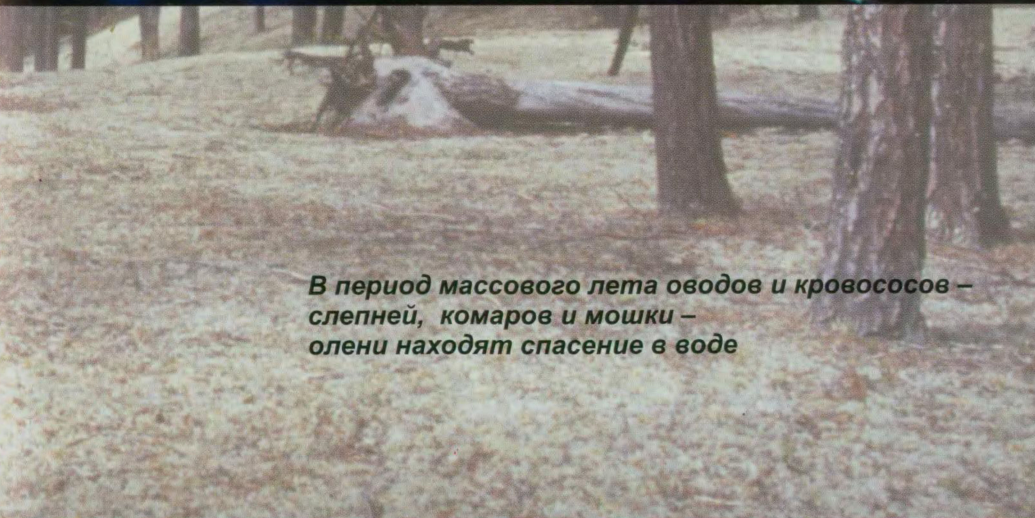


фото Н.Д.Нейфельда

**Травяно-сфагновые болота среди
беломошных боров –
излюбленные кормовые станции
северного оленя в равнинном участке
заповедника ранней весной**



фото Н.Д.Нейфельда



**В период массового лета оводов и кровососов –
слепней, комаров и мошки –
олени находят спасение в воде**



**Прибрежная растительность – основной
нажировочный корм лосей в предгорных
лесах в конце лета**

фото Н.Д.Нейфельда

фото Н.Д.Нейфельда



**Зимовки лосей в предгорьях
часто приурочены к протокам рек
с выходами ключей.
Здесь зверям легче избежать
нападения волков**



фото Н.Д.Нейфельда

**Останки лося, съеденного
стаей волков**

фото А.Г.Купреянова

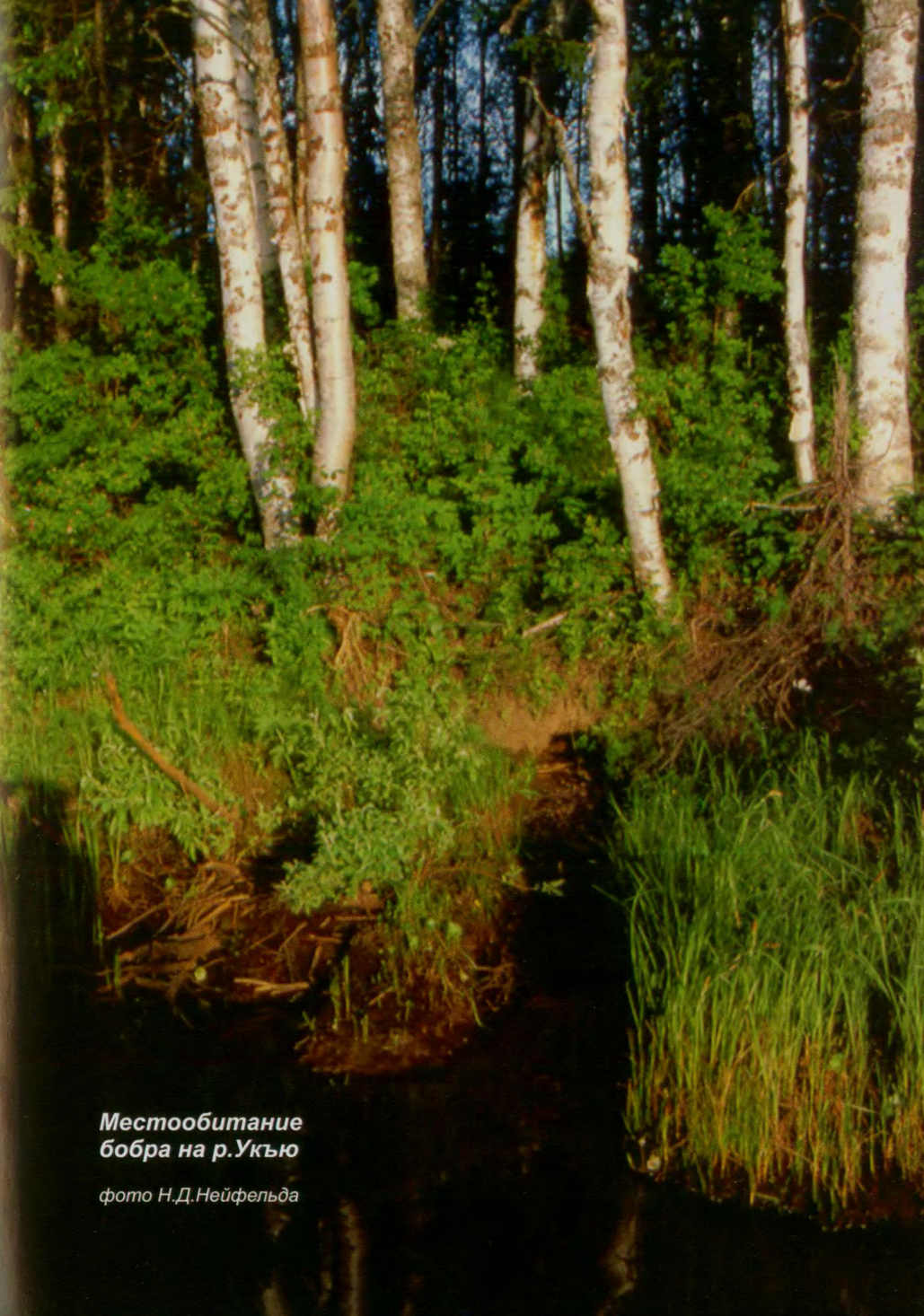


фото Н.Д.Нейфельда



Пахучая метка бобра

Молодой заяц-беляк



**Местообитание
бобра на р.Укью**

фото Н.Д.Нейфельда



фото Н.Д.Нейфельда

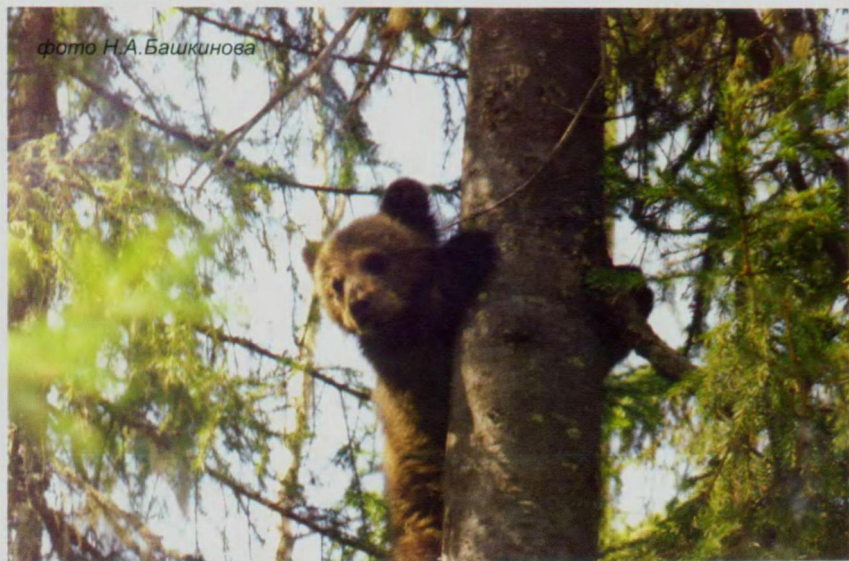
**Бурый медведь – самый обычный
крупный хищник заповедника.
На подгольцовых лугах и горных тундрах
звери обитают с ранней весны
до поздней осени**

**Соболь – наиболее обычный
представитель семейства куньих
в темнохвойных предгорных
и горных лесах Северного Урала**

фото С.М.Сокольского



фото Н.А.Башкинова



**Медвежата при опасности
часто спасаются
на дереве**



Печоро-Ильчский заповедник – одна из крупнейших особо охраняемых территорий. Природные условия его очень разнообразны, фауна млекопитающих богата.

