

**МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ЗАПОВЕДНИК «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» им. М.Г. СИНИЦЫНА**

Отчет

по теме комплексной программы научных исследований:

**«ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ
КРУПНЫМИ ХИЩНИКАМИ В ФГБУ «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» И НА
СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ КОМБИНИРОВАННОЙ МЕТОДИКОЙ»**

СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

Научный сотрудник, кбн

Зайцев Виталий Анатольевич

.....

.....

Москва – Кологрив, 2019.

РЕФЕРАТ

Работа по утвержденной программе в заповеднике ведется с 2014 г. С начала 2016 г. была выделена подпрограмма, предполагающая особое изучение экологии бобра, как вида, имеющего большое средообразующее значение: «Экология бобра заповедника «Кологривский лес и прилегающих территорий».

Исследования сосредоточены на трех видах крупных хищников: рыси (*Lynx lynx*), волка (*Canis lupus*), бурого медведя (*Ursus arctos*). Однако они охватывают разностороннее изучение и комплекса видов – жертв хищников (лось (*Alces alces*), кабан (*Sus scrofa*); заяц-беляк (*Lepus timidus*), бобр (*Castor fiber*), тетеревиные птицы (сем. Tetraonidae) и более мелких млекопитающих и птиц). Данные животные достаточно обычны в заповеднике и на прилегающих территориях. В целом, исследования имеют экосистемный характер, включают также поведенческие аспекты (изучение стратегий и тактик охоты хищников, пространственно-временных параметров функционирования многокомпонентной системы «хищник-жертва»). Согласно поставленным в программе задачам, мы не ограничились исследованиями только в заповеднике, но для сравнения рассматривали особенности экологии и поведения хищников и их потенциальных жертв в других экологических условиях, экорегионах: на Дальнем Востоке (Сихотэ-Алинский заповедник), в Центральной России. Материалы для этого были получены как в предыдущий период, так и поступали при посещении разных стационарных участков.

Актуальность темы. Крупные хищные млекопитающие, как и все другие изучаемые нами животные повсеместно находятся под пристальным вниманием исследователей. Это обусловлено особым значением данных видов в экосистемах, для хозяйственной деятельности человека. В последние десятилетия усилилась тенденция сохранения крупных хищников в связи с падением численности многих их видов. Между тем многие особенности экологии данных видов, в том числе и в аспекте функционирования экосистемных связей, явно недостаточно известны. Особое значение имеют подобные исследования для планирования и регулирования численности зверей в разных регионах. Данные, собираемые по программе и уже частью опубликованные, характеризуют частью вообще ранее не известные особенности экологии и поведения крупных хищников и копытных зверей.

Материалы и методы. Используются данные, собранные с 1984 г. на биостанции ИПЭЭ РАН в Мантуровском р-не, в период планирования создания заповедника в 1999–2002 гг. и дальнейших исследованиях с 2006 г. в Кологривском р-не и в заповеднике в разные сезоны года. Комплексная методика включала учеты на пеших, авто- и снегоходных маршрутах, тропления хищников, лосей, зайца-беляка, визуальные наблюдения, использование фото- и видеосъемки, фотоловушек. Пока в небольшой мере для бурого медведя применены методы радио- и GPS-спутникового слежения. Измеряли подометрические показатели особей по следам. Учеты численности видов проведены при регистрации следов на маршрутах (ЗМУ с формулой Формозова-Мальшева-Перелешина), также разработанным нами способом оклада с троплением, подсчетом плотин и убежищ (для бобра). При обработке данных применяли ГИС, Excel, Statistica, Statgraphics, Minitab.

Результаты. Использование результатов, полученных в разные периоды, позволило определить, что с началом социально-экономических преобразований с 1990-х гг., депопуляцией сельской местности и изменениями природных условий (климата) происходило изменение численности и распределения копытных, хищных зверей, зайца-беляка, бобра, тетеревиных птиц. После периода повышенной численности до 1990-х гг. происходило снижение численности волка, бурого медведя с последующей относительной стабилизацией. В обширных массивах восстанавливающегося после рубок леса заповедника «Кологривский лес», сохранились благоприятные для хищников и их потенциальных жертв участки. Исследования указывают лишь

на сдерживающее влияние волка на рост численности жертв, в то время как направление (знак) тренда ее многолетних изменений определялся, в основном, антропогенными причинами (для лося, кабана) или опосредованно, через влияние изменений климатических факторов (для зайца-беляка, отчасти, тетеревиных птиц) на численность жертв. Влияние неблагоприятных для добычи жертв условий в многоснежные зимы вместе с активной охотой на волка вне заповедника, существенно ограничивали рост населения хищника. Численность бурого медведя более устойчивая, как и рыси, для которой, однако, отмечено снижение численности в отдельные годы (в частности, зимой 2018-2019 гг.). Выделен комплекс экологических и связанных с деятельностью человека условий существования, определяющих уровень численности хищников каждого вида. Собраны данные об ежегодном изменении размещения рыси, волка, зайца-беляка, лося и других видов, определяющих особенности функционирования системы «хищник – жертва». Современная территория заповедника вместе с охранной зоной, как и ожидалось, не обеспечивает существования устойчивых во времени группировок крупных хищников, лося. Перемещения большинства особей охватывали как заповедные, так и охотничьи территории. С этих позиций важно учитывать состояние видов на окружающих заповедник территориях.

Бобр – потенциальный ресурс пищи для крупных хищников, прежде всего волка. Определены основные этапы заселения бобром территории после реинтродукции в 1950-х гг. В настоящее время численность вида в заповеднике устойчивая, с естественными небольшими колебаниями. С учетом разработанной в заповеднике классификации поселений бобра определено, что в настоящее время сложилась своеобразная тактика использования бобром водоемов. Мощные поселения с интенсивным использованием ресурсов формируются по краевым участкам проникновения бобра в новые места обитания, обычно, на ручьях и заболоченных участках при дисперсном распределении особей, небольших поселений внутри уже освоенной территории, в основном, по руслам малых рек, вдоль которых трофические ресурсы уже в достаточной мере использованы бобрами. Особое влияние деятельности бобра отмечено на соотношении численностей рыб, земноводных и пресмыкающихся, на заселение обширных лесов тремя видами водоплавающих, несколькими видами куликов, тремя видами околоводных зверей. Бобровые пруды являются рефугиумами для части мелких птиц в условиях восстановления лесной растительности после масштабных вырубок и пожаров в прежние годы, участками охот хищных птиц, создают благоприятные трофические условия для зайца-беляка и лося. В обширных лесах значительного влияния деятельности бобра на изменение состава фауны, распределение части видов птиц и зверей пока не наблюдается, имеет локальный характер.

Большое значение для взаимосвязей видов в многокомпонентной системе «хищник – жертва» имеют стратегии и тактики охот хищников и способов избегания их потенциальными жертвами. В связи с этим в отчетный период особое внимание уделено изучению тактик охоты рыси за зайцем-беляком (основной жертвой рыси в регионе), также за тетеревиными птицами и другими животными (куницей и др.), а также особенностям использования данных жертв, включая формирования небольшого участка в окрестностях расположения жертвы. Обработаны и опубликованы соответствующие данные по поведению и центру активности рыси, а также амурского тигра у добычи, имеющиеся по Сихотэ-Алинскому заповеднику. Предполагается сравнение с данными по поведению рыси, полученными в заповеднике и на северо-востоке Центрального региона России, что позволит выявить эволюционные стереотипы поведения, адаптивные возможности хищника к добыче жертв разного размера и тактик избегания хищников.

Отчет содержит четыре части согласно подтемам и изучаемым видам, список литературы, список опубликованных работ по проекту, включает страниц текста, двенадцать рисунков, таблицу.

Ключевые слова: крупные хищники, копытные, заяц-беляк, бобр, тетеревиные птицы, численность и распределение хищника и жертв в разные периоды, экосистемные функции, поведение хищника и потенциальной жертвы, влияние природных и социально-экономических условий, значение режима охраны заповедника.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение

Крупные хищные млекопитающие мировой фауны представляют собой виды, находящиеся под пристальным вниманием исследователей, что обусловлено их особым значением в экосистемах, для хозяйственной деятельности человека. В последние десятилетия усилилась тенденция сохранения крупных хищников в связи с падением численности многих их видов.

Трудности в охране данных видов, заключающиеся в необходимости особых мер по защите вида от нерегулируемой охоты, изъятию части агрессивных к человеку особей, поддержание качества местообитаний и дополнительных мерах, направленных на увеличение количества пищевых ресурсов хищника, происходят в связи с проблемой их взаимоотношений с человеком. Некоторые особи хищников нападают и на домашних животных. Для каждого вида возникает необходимость поддержания баланса между охраной и регулированием численности хищника и видов жертв.

Исходя из опыта разработки мероприятий охраны крупных хищников (например, «Стратегия сохранения амурского тигра...», 1996, 2010; «Стратегия сохранения дальневосточного леопарда в России» 1999), действия по их сохранению должны разрабатываться дифференцированно для каждого региона. Учитывая тот факт, что благополучное состояние популяций хищников, способных стабильно существовать длительное время, зависит от комплекса условий среды обитания, определяется продуктивностью экосистем и популяций видов-жертв, преследованием со стороны человека, то основное направление разработки охранных мероприятий должно иметь комплексный характер, затрагивать многие особенности экологической и социальной среды регионов.

В Центральном регионе России, в Костромской области и в ее восточных районах, где лесом покрыто свыше 74% общей площади и плотность населения человека мала, к числу крупных хищных млекопитающих относятся бурый медведь (*Ursus arctos*), волк (*Canis lupus*), рысь (*Lynx lynx*). К ним может быть отнесена и малочисленная росомаха (*Gulo gulo*), которая в Костромской области, встречается в северных и восточных ее районах (Сапоженков, 1979; Зайцев, 2006). Росомаха почти каждую зиму регистрируется по следам и на фотоловушки и заповеднике. Бурый медведь, волк и рысь на востоке Костромской области, в прилегающих районах Вологодской, Кировской и Нижегородской областей представляют собой достаточно обычные виды зверей (Пузанов и др., 1942; Сапоженков, 1971, 1973, 1979; Исаев, 1984; Баскин, 1996; Губарь, 1996; Бибииков и др., 1985; Коновалов, 2005; Баскин, Зайцев, 2001; Зайцев, 2006; «Состояние ресурсов...», 2000-2003 и др.). Рысь в период повышенной численности зайца-беляка была особенно многочислена, особенно, в Кологривском, Мантуровском и соседних районах Костромской области (Штарев, 1982; «Рысь (*Lynx*)», 2003; Зайцев, 2003б, 2006). В настоящее время кластеры ФГБУ «Кологривский лес» и примыкающие территории вместе с окружающей их охранной зоной, территориями охотничьих хозяйств, представляют собой участки повышенной плотности населения хищников в сравнении, например, с

западными территориями области (Зайцев и др., 2017) и могут служить ключевыми позициями для развертывания системы охраны видов и экологических сообществ.

Известные показатели плотности населения крупных хищников в восточных районах Костромской области (Баскин, 1996; Зайцев, 2006), в сравнении с показателями в их ареалах, относятся к средним значениям. В публикациях разных авторов данные показатели имеют схожие значения. Экологические ресурсы местообитаний, необходимые для жизни хищников в восточных районах области, не определены, однако, вероятно, они позволяют, вероятно, иметь гораздо более высокие показатели плотности населения зверей. Не является ограничением для роста плотности хищников и известные свойства структуры популяции, ограничивающие в принципе, плотность населения зверей.

Как и намечено в программе исследований, в отчетный период мы сконцентрировали основное внимание на изучении экологии этих трех видов хищников, нескольких их основных видах-жертвах. К числу последних принадлежат: лось (*Alces alces*), кабан (*Sus scrofa*); заяц-беляк (*Lepus timidus*), бобр (*Castor fiber*), тетеревиные птицы (сем. Tetraonidae) и некоторые более мелкие животные. Особое внимание было уделено изучению экологии бобра, не только в связи с участием в функционировании системы «хищник – жертва», но и как важного средообразующего вида.

В настоящем отчете представлены материалы, сгруппированные в соответствующие разделы (четыре части) согласно подготовленным и обработанным данным.

Степень изученности. В настоящее время существует обширная литература по перечисленным видам крупных хищников, а также их потенциальных жертвам – копытным, зайцу-беляку и др., насчитывающая многие тысячи источников. Существует немалое число публикаций, характеризующих экологические особенности, поведение хищников в Центральной России. Калецкая, 1973; Бибиков и др., 1985; «Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология» (1985) и многие другие по волку; по бурому медведю: Приклонский, 1967; Приклонский и др., 1967; Пажетнов, 1990 а, б; и др.; по рыси: Штарев, 1982; Желтухин, 1985, 1986 и др.; «Рысь. The Lynx», 2003; Матюшкин, 2005; Мошева, Губарь, 1996); и многие другие. Большое количество экологических сведений содержится и в других публикациях, в частности, по копытным зверям.

Однако особенности экологии, поведения в разных регионах исследованы неравномерно. Для Костромской области и примыкающих территориях, включающей и недавно созданный ФГБУ «Кологривский лес», такие сведения, иногда весьма общего характера, содержатся лишь в нескольких публикациях (Пузанов и др., 1942; Сапоженков, 1971, 1973, 1979; Исаев, 1984; Баскин, 1996; Зайцев, 2003 б, 2006; и некоторые другие).

Среди наименее известных особенностей экологии и поведения крупных хищников, копытных и зайца-беляка, особое положение занимают исследования пространственной и социальной структуры популяций, включая размеры и структуру участков обитания. Не достаточно известны и пути адаптации данных зверей к меняющимся условиям среды обитания, стратегиям и тактикам поиска и использования трофических ресурсов, для хищников стратегии и тактики охоты, пространственно-временным аспектам функционирования многокомпонентной системы «хищник – жертва». Трудности исследования данных проблем заключаются в подборе и использовании методик исследований. Широкие переходы хищников и копытных требуют применения методик дистанционного слежения: радиотелеметрических способов. Часть вопросов может быть решена другими методиками: вариантами троплений по снегу, визуальными наблюдениями, учетами численности по следам. Между тем, применение радиотелеметрии зверей, достаточно обычно в странах Европы, США. Но в России сталкивается с трудностями финансового порядка, что значительно тормозит исследования. совмещенная с другими методами, широко используется в странах Европы,

Для характеристики изменений численности зверей в отчете использованы сведения, собранные в разные периоды времени с нескольких стационарных участков (рис. 1): территорию биостанции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (1983–2017 гг.), будущих кластеров заповедника «Кологривский лес» с прилегающими участками, тремя ключевыми орнитологическими территориями (1999 – 2002 гг.), современной территории заповедника и окружающих участков (вплоть до настоящего времени). Для сравнения особенностей поведения и экологии зверей привлечены данные, собранные автором в разные годы в Приморском крае (Сихотэ-Алинской государственной биосферной заповедник им. К.Г. Абрамова, до 2015 г.), в других областях Центральной России. Характеристика ключевых стационарных участков, основных способов учета и изучения экологии видов, основной объем данных приведена в ряде публикаций (Зайцев, 1991, 1994, 2006, 2017, 2018; Зайцев, Криницын, 2010 и др.).

Основные направления исследований и задачи. В отчете основное внимание уделено следующему.

1. Определению плотности населения, общей численности хищников, лося с характеристикой их размещения в заповеднике и на сопредельных территориях, включая исследование распределения в местообитаниях.
2. Изучению отношений между хищниками и их жертвами с использованием данных учетов численности, исследований экологии хищников и видов основных жертв.
3. Исследованию изменений численности с анализом факторов и условий данных изменений.

Конкретные задачи состояли в: 1) сборе данных о численности и распределении в заповеднике хищников и основных их видов-жертв, прежде всего, для волка и рыси; 2) сборе данных и анализе процесса поиска хищниками, прежде всего, рысью, добычи; 3) сборе сведений о размещении по территории хищников и жертв, их переходов, изменении распределения зверей в разные периоды времени; 4) сборе данных и анализе сведений многолетних исследований экологии, поселений, результатов деятельности бобра в заповеднике и на прилегающих территориях. Последний пункт выполнялся совместно группой исследователей (Зайцев В.А. (ИПЭЭ РАН), Сиротиной М.В. (КГУ, г. Кострома), Мурадовой Л.В. (КГУ), Ситниковой О.Н. (КГУ) и группой студентов-практикантов).

Были также реализованы задачи, связанные с долговременным мониторингом состояния местообитаний и многих видов, включая зимнее и летнее обилие птиц, земноводных, пресмыкающихся. В анализе данных использованы материалы исследований в предыдущие периоды на биостанции ИПЭЭ РАН (Мантуровский район) и на других участках), которые только частично были опубликованы нами и другими исследователями (Баскин, 1984, 1991, 1996, 2001; Баскин, Зайцев, 2001, Зайцев, 1994, 2000, 2003а, б, 2006; Зайцев, Криницын, 2010; и др.).

Методика.

Полевые исследования выполнены комплексной методикой, включающей в зимнее время: маршрутные учеты, учеты окладом с троплениями, тропления зверей, в бесснежное время года – маршрутные учеты с регистрацией всех встреченных следов хищников, лося, кабана и др., встреч птиц, в том числе и мелких видов. В 2012 г. и 2014 г. применены методы GPSспутникового слежения (за отловленным на овсяном поле осенью взрослом самце (возраста около 10 лет) бурым медведем и двумя медвежатами первого года жизни, полученными с биостанции «Чистый лес» (Пажетнов В.С.; Тверская область, Центрально-Лесной заповедник) и помеченными радиопередатчиком).

Маршрутные учеты. Проведены способами пешеходных, лыжных, авто- и снегоходных маршрутов. Наиболее подробные учеты выполнены на пешеходных и

лыжных маршрутах (в сети грунтовых дорог, троп) по постоянным из года в год тропам и через лес. За общий период исследований на востоке области общая длина маршрутов учета превысила 5000 км. Ежедневные маршруты составляли от 10 км до 60 км. Учеты нередко совершали ежедневно при продолжительной работе (беспрерывно от 15–20 дней в заповеднике до 2–3,5 месяцев на биостанции ИПЭЭ) на стационарных участках. За это время постоянные маршруты нередко проходили многократно, контролируя появление разных видов в сети маршрутов. Маршруты с разной «плотностью» пересекали разные участки заповедника (рис. 2) Встречи следов хищников, лося отмечали по GPS-Глонас регистраторам и в записи полевых дневников. Отмечали способ локомоции и другие характеристики перехода. Измерения отпечатков следов волков, медведей и рысей на грунте, отображающие подометрические характеристики особей, включали промеры длины и ширины плантарных и пальмарных мозолей, общую длину отпечатка следа до когтей. Особенно эффективно подометрические показатели применимы для волка и медведя, для которых по данным размерам определены пол и возрастная группа (для волка: щенки, переярки, самцы и волчицы). Однако перемещение хищника по рыхлому снегу нередко создавало трудности в определении конкретных особей.

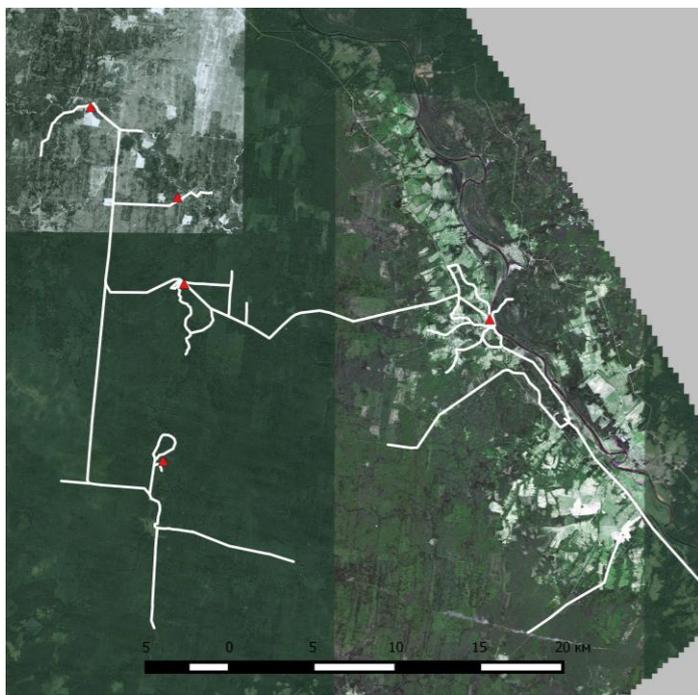


Рис. 2. Схема основных маршрутов в заповеднике и окрестностях для учетов численности птиц и следов зверей в бесснежное время года в 2016 г.

Тетеревиных других птиц считали на маршрутах с использованием радиальных расстояний от птицы до учетчика (Равкин, Челинцев, 1990; Челинцев, 2000). Для определения плотности населения лося, зайца-беляка и других зверей обычно применяли формулу Формозова-Мальшева-Перелешина (Формозов, 1932; Мальшев, 1936; Приклонский, 1965). Для учета волка в заповеднике, в основном, были использованы пересчетные коэффициенты (для волка 0,12, для лося – 0,76, для зайца-беляка – 1,11) из «Методические указания...», (1990), на биостанции ИПЭЭ и на других участках – данные 27 троплений суточного хода лося, 12 зайца беляка. Однако использование подометрических показателей позволило провести индивидуальный подсчет числа особей волка, медведя, рыси на маршруте при продолжительных исследованиях.

Учет волка по имитации воя. Как показали наши исследования, особенно эффективен данный способ при учете выводков волков, начиная с августа. Однако в некоторых пунктах (например, в окрестностях кордона Сеха-Северный) волков на имитацию воя отмечали во все сезоны года. Кроме регистрации выводков волка, таким способом отмечали присутствие и других особей, отошедших от логова на дальние расстояния. В некоторых случаях волки подходили к нам, не скрываясь, по дороге всего на несколько десятков метров, а в ночное время вплотную подходили к избушкам со спящими учетчиками (рис. 3).

Учеты способом оклада с троплениями. Методика заключается в обходах определенных площадей (вдоль просек или на произвольном маршруте), троплении встреченных следов лосей, зайца-беляка до встречи с ними (спугивании), затем следовании по маршруту до следующих свежих следов, которые также тропили. Замыкая обходимую площадь, возвращались на базовую точку (Зайцев, Зайцева, Назаров, 1988; Зайцев, 1991, 1994, 2014; Зайцев и др., 2013; и др.). Подобный способ применялся и для учета кабанов, которые зимой нередко обитали на стойбищах, что облегчало задачу учета. Часть показателей, приведенных в тексте, при учете на сравнительно небольших площадях вплоть до 10 км² и даже больше, относится к категории «динамической плотности». Они указывают на число зверей, придерживающихся данной площади какое-то время: несколько дней, месяц, летний сезон и др. Используемые в статье данные учета определены, в основном, по периодам не менее 15–30 дней работы на ключевых участках.



Рис. 3. Волк, подошедший на имитацию воя вечером на 60 м к группе из 10 человек у кордона Сеха.

Методики тропления. Применены несколько способов троплений. Все тропления проведены с использованием GPS-Glonas регистраторов. Некоторые переходы рыси и волка, лося и кабана были сняты с помощью компаса, буссоли, землемерного (метрового) циркуля или выверенными шагами. Во время тропления, особенно при точной съемке перехода следовали непосредственно по цепочке следов зверя. Таким способом тропили следы рыси у добытых ею жертв, что позволило определить участок, в пределах которого перемещался зверь во время использования жертвы, выявить многие особенности поведения хищника в окрестностях жертв разных видов и размера. Методика троплений

подробно приведена в ряде публикаций автора (Зайцев, 1991, 1994, 2000, 2002, 2006, 2017, 2018 и др.).

Использование фотоловушек. В настоящее время (с 2009 г.) регистрация зверей фотоловушками имеет вспомогательный характер в связи с недостаточным количеством самих приборов. Существуют и трудности в применении данных для определения показателей плотности населения, частоты посещений разных участков заповедника. Предполагается разработка методов анализа данных. Несколько фотоловушек всегла расставлялись в окрестностях проведения нами троплений и маршрутов, что позволило получить иллюстративный материал и уточнить некоторые особенности использования разных мест многими видами зверей, глухарем, рябчиком.

Учет поселений бобра. В бесснежное время года на кологривском кластере заповедника вместе с группой других сотрудников обследовано около трети протяженности водотоков. Встреченные плотины, норы, хатки бобра регистрировали GPS регистраторами, проводили необходимые измерения, определение числа бобров в поселении по известным и разработанным методикам. Многие результаты исследований этого периода, а также и до начала функционирования заповедника приведены в главе книги, опубликованной в 2018 г. (Зайцев и др., 2018).

Методика отлова и иммобилизации бурого медведя. Реализована в небольшом объеме)2 особи). Отлов взрослого самца медведя проведен ловушкой Олдрича. Затем зверь был обездвижен дистанционно шприцем (препараты Zoletil 100, ксилазин)ромпун)) из пневматического ружья Telinject и помечен радиошейником Argos. Затем введен антидот (Antisedan), после чего звери покидали место отлова.

Слежение за взрослым медведем осуществлялось по данным спутника. За вторым меченым медведем следили при посещении мест обитания, использовали антенну направленного действия. В связи с поломками передатчиков в обоих случаях проследить за зверями более двух недель не удалось.

Способы обработки и анализа данных. Пространственные данные обработаны в программных продуктах SAS, MapInfo, NexQGIS, Нанесение данных GPS-Glonas на космический снимок или на другую топографическую основу выполнено в NexQGIS. Затем результаты конвертировали в программу MapInfo, в которой и проведен анализ, выполнены дополнительные измерения пространственных данных, а также подготовлены схемы для печати.

Статистические данные обработаны в программных продуктах Exel, Statistica, Minitab, Statgraphys.

Особый подход необходим в анализе данных учетов, особенно способом оклада с троплениями, так как ежедневные обходы охватывали сравнительно небольшие участки леса. Полученные показатели плотности D_{sum} относятся к категории смешанных (Зайцев, 2006), содержат динамическую составляющую D_d , характеризующую число особей, выходящих за пределы площади, и составляющую D_{st} , указывающую на постоянное число особей, присутствующих на данной площади, причем, не обязательно конкретных зверей: $D_{sum} = D_{st} \pm D_d$, где D_{st} соответствует минимальному числу зверей, находящихся внутри площади за период учета. Приблизительно, составляющая D_d определена как частное от деления числа особей, выходящих с площади на общее время учета в сутках. Площади учета в разные периоды имели неодинаковые размеры, то в каждом случае делали пересчет данных на стандартные размеры: 10 км² или 100 км². Данный способ, теоретическая основа которого более подробно рассмотрена в статье Зайцев и др.)2013), имеет сходство с методом оклада, однако учет проводится с применением троплений и в течение всего периода работы на стационарах.

Результаты

С начала ведения темы в заповеднике большое внимание было уделено изменениям численности крупных хищников, лося, зайца-беляка, бобра и тетеревиных птиц, представляющих собой основные компоненты питания хищников. В отчете представлены в основном обработанные, подготовленные к печати и частично опубликованные данные, скомпонованные в несколько частей. Доработаны и обобщены данные по численности хищников с начала исследований на востоке Костромской области вместе со сведениями, представленными в немногочисленных литературных источниках.

Часть 1. Результаты изучения изменений численности и экологии волка на востоке Костромской области и в заповеднике.

1.1. *Распространение и особенности экологии волка на северо-востоке Центрального региона и в заповеднике «Кологривский лес».*

1.1.1. Исторические данные о численности и распределении волка. На северо-востоке Центрального региона России волк был широко распространен в 1930–1940-е гг. Хищники выводили потомство вблизи городов Ярославль и Кострома, например, в 10–15 км от г. Ярославль у станции Лютово (Кузнецов, Маковеева, 1959). Активное истребление хищников всеми доступными способами к началу 1960-х гг. привели к падению численности вида в 3–4 раза (до 38 особей в Костромской обл.). При последующем уменьшении интенсивности преследования в конце 1970-х гг. был отмечен прирост численности в 2,5 раза за год (Сапоженков, 1971; Приклонский и др., 1967). В 1980-х гг. в Костромской обл. общая численность волка была оценена всего в 30–40 особей, но в 1991 г. – уже около 90, в 1995 г. – 115 (Мясников, Матвеев, 1971; «Состояние...», 1996). Наибольшие плотности хищника в данные периоды отмечены в центральных, северных районах Ярославской и Костромской областей, особенно, в Углическом, Некрасовском, Брейтовском районах, где наблюдалась высокая численность лося (Кузнецов, 1947; Сапоженков, 1971). Рост показателей учета происходил при достаточно активном преследовании волка и обычном применении ядов при охоте на приваде.

В современный период волк распространен в регионе неравномерно. К 1990–2010-х гг. звери редко заходили в окрестности крупных городов, но были достаточно обычны в лесных северных и восточных районах Костромской обл., в Макарьевском, Кологривском, Нейском и других районах. К 1990–1992 г. в Мантуровском р-не на биостанции ИПЭЭ и в ее окрестностях (свыше 55 тыс. га) плотность населения волка зимами нередко достигала 2,5–3,5 на 100 км², в бесснежное время года на участке 150 км² отмечали до двух их выводков (Зайцев, 2006). Подобные особенности распространения сохранялись и в 2000-х гг., когда значительное уменьшение численности лося с 1991–1995 гг. и с 1994–1996 гг. зайца-беляка привело к снижению количества хищников в основных местах его распространения. В этот период было запрещено применение ядов, однако, численность волка продолжала снижаться. С 1985 г. по 2000 гг. на пеших и снегоходных маршрутах (более 3400 км), проложенных на территории биостанции и на прилегающих площадях, мы отметили снижение показателей учета следов волка в 3,5–6 раз, на учете 1999–2001 гг. была встречена всего одна группа из пяти зверей, переходящих, вероятно, к скотомогильнику у г. Мантурово.

Основная часть популяции волка сосредоточилась на отдаленных от населенных человеком участках. В Мантуровском районе по левому берегу р. Унжи, где плотность к 2000-м гг. составляла уже менее одной особи на 100 км², звери появлялись у реки только в бесснежное время года. Основные места их обитания отстояли на ≈ 10 км и далее от Унжи и деревень, где сохранились заметные плотности населения лося, зайца-беляка, а также

бобра, в основном сохраняющего высокую численность вдоль многочисленных лесных речек и ручьев. На месте будущего северного кластера заповедника «Кологривский лес» по левобережью р. Унжа на 1500 км² участка, охваченного пешими и снегоходными учетами в период экспедиции по организации заповедника (1999 – 2002 гг.), на больших площадях свежих вырубок и лесных молодняков в марте 2000 г. было встречено два выводка волков. Общая плотность на этих территориях с учетом встреч следов одиночек и групп перьярков не превышала $\approx 1,2$ особи на 100 км².

Гораздо реже, чем в предыдущие годы волки по следам и на имитацию воя регистрировались в полосе концентрации деревень и полей вдоль реки Унжа. С 1999 г. до 2015 г. в Мантуровском и Кологривском р-нах на удалении $\approx 3-5$ км правобережья р. Унжа зимой мы отметили всего несколько следов волка и присутствие двух их выводков (одного у поселка Варзенга в сентябре 2000 г. при встрече волчонка, когда подростки волчата способны переходить на дальние расстояния, обычно, вслед за взрослыми; второго – в междуречье рек Кисто и Понга в марте).

Значительное влияние на численность и распределение хищника оказало сокращение объема скотоводства, и как следствие – числа скотомогильников (не менее чем в 6–8 раз вдоль р. Унжа по полосе сельскохозяйственных массивов). Данные местообитания поддерживали повышенные плотности хищника в 1970 гг. (Дубровский, 1980), в 1980-х гг. и до начала 1990-х гг. (Зайцев, 2006) во всех прилегающих к ним на десятки километров от реки участках. Потравы домашних животных (овец), особенно, собак с осени и зимой, известны, но на востоке региона и сейчас происходят не особенно часто. На использование данного дополнительного ресурса пищи для хищника, оказывают условия зимы, прежде всего, залегания снежного покрова. С 2016 г. и особенно многоснежной зимой 2016 – 2017 гг., однако, число случаев нападения волка на собак у поселков и г. Кологрив значительно возросло.

1.1.2. Распространение и численность волка в заповеднике в современный период.

На северном кластере (40 тыс. га) ежегодно с 2009 г. на учетах в июне-августе регистрировали один-два их выводка, всего 11–16 особей каждое лето до 2016 г., на мантуровском кластере (19 тыс. га) и в окрестностях – менее 5–7 особей, зимой волки встречались здесь редко. Из северного кластера к зиме часть волков рассредоточивалась на окружающие территории, и в заповеднике, например, по учтам (подометрическим показателям и встречам в группах) в 2014 г. регистрировали следы не более 11–12 зверей. Всего 7 из них в феврале постоянно придерживались окрестностей ядра заповедника у условно-коренного массива леса. В 2012–2013 гг. следы волков встречали реже, вероятно, в связи с их передислокацией.

Также зимами 2015 г. и 2016 г. при одновременном учете всего не более 5–8 особей придерживалось заповедной территории, выходя и за ее пределы. Особенно многоснежной зимой 2016–2017 гг. вплоть до конца февраля и начала марта на окраинах заповедника отмечали лишь единичные встречи следов хищников. В центральных участках заповедника волков все это время не регистрировали. Почти не посещались волками участки от дороги с юга на север заповедника до р. Лондушки. В то же время, окрестности р. Понга, где весь зимний сезон обитали две группы лосей, посещалась волками нередко. Только с конца февраля (в ночь с 15.02 на 16.02. 2017 г.) и в начале марта был отмечен переход вначале двух волков от р. Понга к р. Черной (по дороге от пункта 3, рис. 4) с маркировкой субстрата мочевыми метками. Следующая впереди волчица оставляла частые мочевые метки, характерные для периода гона. Следующей ночью по их следам встречено еще три волка, один из которых ушел обратно к р. Понга. Попутно звери отходили по следам лосей разной свежести и возвращались на основной свой маршрут. Волки направлялись в сторону, где в прежние годы наблюдали их выводки – в верховьях р. Сеха, ручья Вонюх. В окрестностях пос. Северный, в направлении

которого проследовали волки, с начала зимы у подкормки обосновалась большая группа кабанов. Однако волки здесь отсутствовали всю зиму.

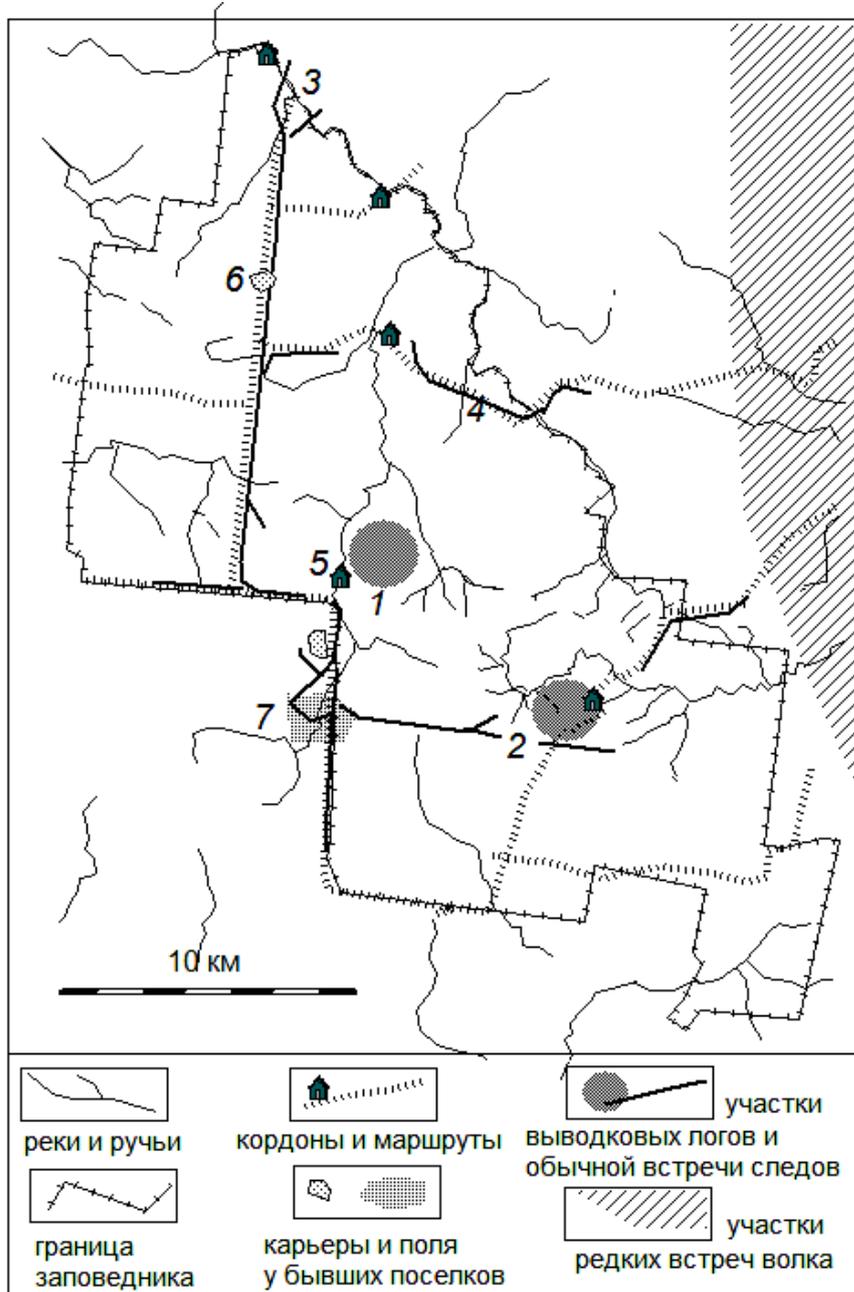


Рис. 4. Участки расположения выводковых логов, основные места регистрации следов в бесснежный период года и переходы групп и одиночек по дорогам на северном кластере заповедника «Кологривский лес» в 2009–2015 гг.

Участки, на которых с начала создания заповедника в 2006 г. по следам и на имитацию воя регистрировали волчиц с волчатами, и где располагались выводковые логова, отстояли друг от друга на 9–10 км (рис. 4). Один из них (1 на рис. 4) расположен в верхнем течении р. Сеха среди ручьев и возвышенностей с остатками песчаных карьеров в 5–7 км от бывшего пос. Северный

7) с массивом зарастающих полей. Второй участок (2) был приурочен к верховьям ручья Вонюх в окрестностях массива условно коренного леса и лугов у заброшенной лесопилки. Вероятно, что волчата с этого участка и были встречены в 10–12 км в сентябре 2000 г. у пос. Варзенга. Лишь к весне 2017 г., после того, как население хищников зимой переместилось к населенным пунктам и понесло значительный урон при попытках охоты на собак, мы не отметили присутствие выводка в обычном месте расположения логова (пункт 1 на рис. 4). Присутствие выводка на втором участке (2) в последнее время не было отмечено. Однако в июне 2018 г., когда признаков присутствия выводков у места (1) отмечено не было, в трех километрах к югу от пос. Северный на берегу бобрового пруда у бывшей трассы УЖД был отмечен след волчицы и волчатами. Кроме того, в октябре 2018 г. вой волчицы и волчат наблюдали в окрестностях пункта (1) (рис. 4). Вероятно, что

среди волков, в это время начинающие обычные свои протяженные переходы, присутствовали взрослые особи, ранее знакомые с обычным местом расположения логова у пункта (1).

В 2009 – 2016 гг. в осенний период волков у пункта 1) наблюдали регулярно. С весны почти до начала осени выводки с волчицами редко покидали окрестности логова и уходили на дальние расстояния (отмечен случай регистрации фотоловушкой выводка почти в 15 км от логова). Число волчат, ежегодно присутствующих в данной выводке к августу-сентябрю месяцам достигало от трех до 5 особей. Так в начале октября 2016 г. (04 – 06.10) по имитации воя, а затем и по следам на песчаной дороге число волчат в выводке составило три особи. 05.10 в 19 ч 10 мин. не далее, чем со 100 – 150 м от кордона на имитацию воя откликнулось сразу 3 волчонка, 1 перерярок и волчица. Кроме того, по следам у пос. Северный был отмечен и взрослый самец. В 2012 г. в выводковый период самец активно маркировал участок зарастающей лесом УЖД вблизи поселка. Однако в последующие годы такого не наблюдали. Изменение в местах маркировки указывает на ежегодные изменения в распределении хищников в окрестностях выводковых логов.

На маршрутах мы регулярно отмечали переходы волков (взрослых, переряров) вдоль старых трасс УЖД и лесовозных волоков. Эти «тропления» свидетельствуют, что территория кологривского кластера в 2009 – 2016 гг. с юга на север (до 33–34 км) использовалась, преимущественно членами одной семейной группы волков, выводковое логово которой было расположено в окрестностях поселка Северный вблизи границы заповедника, в его охранной зоне. В 2013 г. семейная группа состояла всего из 11–12 особей: волчицы и 4–5 волчат, взрослого самца, двух подгрупп более молодых особей, переряров. В 2014–2016 гг. число волков данной группировки в бесснежное время года определено в пределах 11–13 особей. От места расположения выводкового логова 1) на зарастающие вырубки у р. Понга 3), где наблюдались концентрации лосей и повышенные плотности зайца-беляка, волки переходили регулярно поодиночке и группами из двух-четырех особей, через несколько дней возвращались в обратном направлении. Фотоловушками зарегистрированы случаи, когда хищники транспортировали некрупную добычу (зайца-беляка). С июля и августа волчата начинали широко перемещаться в окрестностях выводкового участка, и с сентября-октября вообще покидали эти места, обычно смещая свою активность в центральные части заповедника, ближе к сельскохозяйственным угодьям и зарастающим вырубкам. В конце августа и в сентябре на этом маршруте фотоловушкой (пункт 6, рис. 4) и по следам регистрировали волчат, следующих с волчицей, в сентябре 2015 г. – к вырубкам 3. Летом волки охотились, в основном, поодиночке или в рассредоточенной до 1–2,5 км объединении (отмечены случаи синхронной вокализации данных особей, встречи их по следам на дорогах) из двух-трех особей за некрупной добычей (зайцами, бобрами и др.), а также за лосятами (определено по встречам красной шерсти лосят в экскрементах хищников). По данным регистрации следов и фотоловушками на дорогах, отмечены случаи, когда хищники возвращались от вырубок 3 к участку 1 друг за другом через сутки после прохода первой особи. Обычны были встречи следов, экскрементов и самих волков на других дорогах, особенно, вблизи ручьев с поселениями бобров, например, у пункта 4 (рис.4). Только к 2016 – 2018 гг. количество встреч с волками в заповеднике в бесснежное время года стало меньше.

Заповедный режим явно обеспечивает консервативное использование участка волками в выводковый период. В прилегающих к заповеднику охотугодьях, однако, наблюдали обычные случаи изменения расположения выводковых логов в связи с беспокойством и преследованием (Дубровский, 1980; Зайцев, 2006). Такое смещение на участках обычного посещения охотниками, происходили почти ежегодно. На биостанции ИПЭЭ в Мантуровском р-не по правобережью р. Унжа до 1991–1995 г. ежегодно

сохранялись лишь приблизительные участки их локализации у Угорских и Долгиревских болот. В 1990 г. логово и выводок из пяти волчат, например, были зарегистрированы у Долгиревского болота в полосе сухого сосняка. В сентябре 1991 г. выводок по вою был отмечен в километре от данного места.

Со второй половины осени многие волки, в том числе и выводки покидали территорию заповедника. Большинство особей или выселялось за пределы заповедной территории, или следовало через нее транзитом. Зимой в окрестностях участка I регистрировали по редким встречам следов и вою только взрослых особей, часто поодиночке. В некоторые зимы, например, 2016–2017 гг., данное обстоятельство было благоприятно для кабанов, обосновавшихся на полях у бывшего поселка Северный, где в охранной зоне была организована подкормка. Во время учета зимой 2014 г. основная группа (7 волков) была отмечена вблизи массива условно коренного леса. Волки следовали за группой из 5 лосей. Зимами 2017 г. и 2018 г. регулярного присутствия групп волков на территории кластера не отмечено. Хищники проходили этот участок «транзитом». В разные годы достаточно обычные встречи следов и самих хищников происходили у рек Понга, Ломенга и в других местах к северу от заповедника, а также и в южном от него направлении на участках с большим количеством зарастающих вырубок и незаселенных в настоящее время деревень.

Встречи следов особей разных возрастных групп позволяют сделать заключение, что к югу от заповедника и его охранной зоны (в окрестностях д. Малая Пасьма и ближе к заповеднику) регулярно обитает еще одна крупная семейная группа волков. По данным марта 2014 г. в брачный период данная группа (7–8 особей и еще несколько одиночек) была встречена в ~10 км к югу от границ заповедника в окрестности нежилых деревень. Волки после добычи лося (определено по составу экскрементов) направлялись к полям, где обычно останавливались на зимовку кабаны. Множество опустевших деревень и поселков с зарастающими полями и фрагментами леса к югу и востоку от заповедника представляют собой хорошие местообитания лося, зайца-беляка и кабана, что при отсутствии беспокоящих факторов в выводковый период, создавало предпосылки для благополучного существования хищника.

Вторая соседняя группа встречалась вблизи р. Кисть к западу от заповедника. Кроме того, к северу от него у р. Понга регулярно зимой встречали следы волков, вероятно, из третьей семейной группы. Таким образом, нет оснований утверждать, что территория заповедника служит в качестве особого места концентрации выводковых логов хищников, и особи всего одной группировки к зиме используют, в основном, другие примыкающие к заповеднику территории.

На небольшой площади мантуровского кластера выводков не отмечали. Однако об их присутствии здесь или в охранной зоне заповедника (вероятно, не каждый год) свидетельствует встреча волчонка в июне 2012 г. в заповеднике и нередкие встречи следов волчат и их отклики на вой в охранной зоне заповедника (в 2000 г., в 2002 г., 2005 г. вблизи бывшего пос. Кастово).

Значительное снижение численности волка в заповеднике в зимние месяцы благоприятно для лося. Основной урон населению лося в заповеднике хищники наносят весной и летом, добывая лосей в местах родов лосих и на участках сосредоточения лося в лесных молодняках (Зайцев, 1994). На маршрутах в заповеднике и при троплении зимних групп лосей мы отмечали участки их сосредоточения и концентрации переходов, которые во многих случаях не совпадали с местами встреч следов хищников (рис. 5). Однако следовани волков (одиночек, групп из 2–3 и 7–8 особей) вдоль следа групп лосей отмечали не столь редко. На задних конечностях погибших от истощения зимой лосей встречались следы зубов волка, нанесенные лосю, вероятно, в молодом возрасте (рис. 6). Часть мест зимовок лосей располагалась в стороне от обычных маршрутов хищников. В 8

из 26 встреченных автором таких мест зимовок были встречены следы одиночек и групп волков, лишь приблизительно придерживающихся следа лосей.

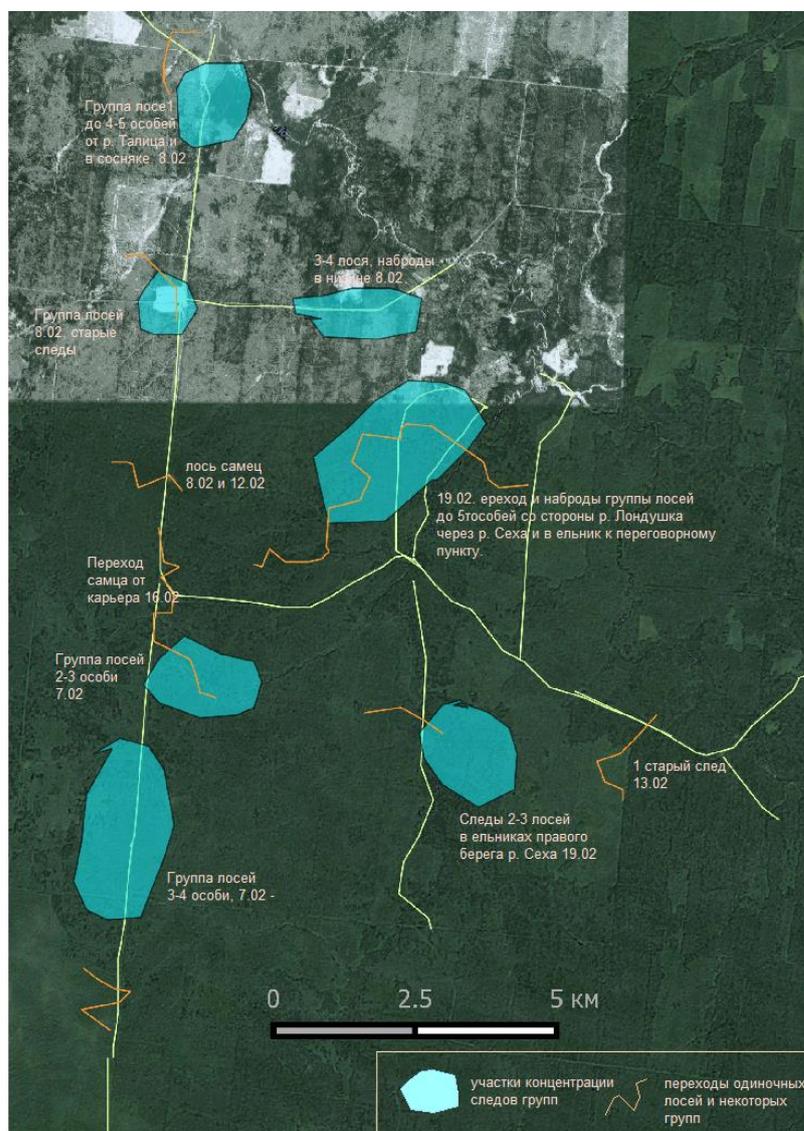


Рис. 5. Участки зимних стоянок и концентрации следов лосей на кологривском кластере заповедника зимой 2016 – 2017 гг. по данным маршрутных учетов и троплений (учтено лишь часть таких участков).

Случаи выслеживания и добычи бобра (по составу экскрементов) волками отмечали весь бесснежный период года. Уже с таянием снега в марте они выслеживали бобров, выходящих из нор у рек, ручьев и хаток на болотах на подтаявший лед.

В 2009 – 2018 гг. следы и звуки, сопровождающие присутствие человека на дорогах и у кордона (5) и обычно беспокоящие волков, уже не влекли изменений в их распределении. В 2012–2016 гг., откликаясь на имитацию воя, волчица с волчатами подходили к кордону Сеха-Северный на 100–200 м, еще ближе (50–70 м) – переярки и другие особи, в том числе и переходящие по следам за нами к кордону. В 2015 г и 2017 г. происходили случаи подхода волков (одиночек и небольших групп ночью вплотную) на 4–8 м) к заповедным избушкам, в которых в то время присутствовали наблюдатели. В июне 2016 г. после имитации воя, волк возрастной группы не менее 2–3 года подошел к кордону заповедника на ≈ 30 м. Затем по дороге почти с 1 км приблизился к группе студентов и сотрудников заповедника, наблюдающих за ним, на ≈ 60 м. После повторной имитации воя зверь также вышел на дорогу. С начала создания заповедника наблюдалось и изменение реагирования хищников на свежие следы снегоходов и инспекторов. В 2006–

2010 гг., встречая такие следы, хищник изменяли маршрут своего следования. Однако в последствие волки обычно отдыхали или переходили по следам только что проехавшего снегохода или прошедшего наблюдателя.



Рис. 6. Следы зубов волка на ноге самца лося, погибшего от истощения в феврале 2018 г. недалеко от р. Сеха.

Сравнительно обычная повышенная численность волка на северном кластере заповедника в выводковый период, рассредоточение части их населения к зиме на окружающие территории может создавать впечатление, что заповедник служит особым местом размножения хищника, преследуемого в соседних охотничьих угодьях. Данный вопрос нуждается в особом исследовании. В Кологривском р-не, например, в 2010-х гг. было известно об уничтожении от 2 до 12 волков каждый год. Однако осенью и зимой 2016–2017 гг., когда условия залегания снежного покрова были неблагоприятны для перемещения хищника в заповедном лесу (высота снежного покрова достигала 80–110 см и выше), создавая трудности охоты на диких животных, наблюдалась значительная активизация преследования домашних собак. Известно несколько случаев добычи волками собак в процессе охоты на зайца-беляка и лося в лесу. Участились случаи захода хищников по одиночке и небольшими группами в деревни и поселки, а также и на окраины г. Кологрив, где добычей волков также были собаки, бегающие без привязи у домов. Частые заходы хищников в окрестности населенных пунктов происходили уже с осени, в период, когда выводки и в обычные годы нередко покидают отдаленные от населенных людьми участки у выводковых логов, переходят в места концентрации видов-жертв. Зимой 2016–2017 гг. особенно частыми такие заходы стали после выпадения глубокого снега. По разным сведениям, число добытых у населенных пунктов хищников (вероятно, не все случаи добычи установлены) в Кологривском районе с ноября 2016 г. по

февраль 2017 г. достигало 15–18. Одного из волков, явно старого с рыжей окраской, добыли в поселке Ужуга. Пять волков способом оклада добыла группа охотников у г. Кологрив, где хищники продолжительное время, выходя на охоту за собаками к городу, придерживались леса у бывшего поля аэродрома.

1.2. Изменения численности волка и основных видов-жертв в последние десятилетия на востоке Костромской области и в заповеднике. В многокомпонентной системе «хищник-жертва» прослеживается большая зависимость падений и роста численности волка, изменения распределения хищника от изменений обилия потенциальных жертв, условий для успешной добычи жертв, чем наоборот. На биостанции ИПЭЭ РАН и окружающих территориях численность волка постепенно возрастала с начала учетов в 1984–1985 гг. до 1989–1991 гг. синхронно с ростом численности зайца беляка, лося и бобра (рис. 7). Затем до 2000–2001 гг. последовало ее снижение, характеризуемое регрессией: $N_{Cl} = 12,074 - 0,006 \cdot Ja$; $r^2 = 0,640$; $p < 0,05$; где N_{Cl} – плотность населения волка; Ja – порядок года, 1, 2...n. К 2010–2015 гг. сохранялись небольшие плотности. При этом выкладки на бывшей территории биостанции уже не регистрировали. Их присутствие было отмечено на левобережье Унжи, в охранной зоне заповедника и на сопредельных участках.

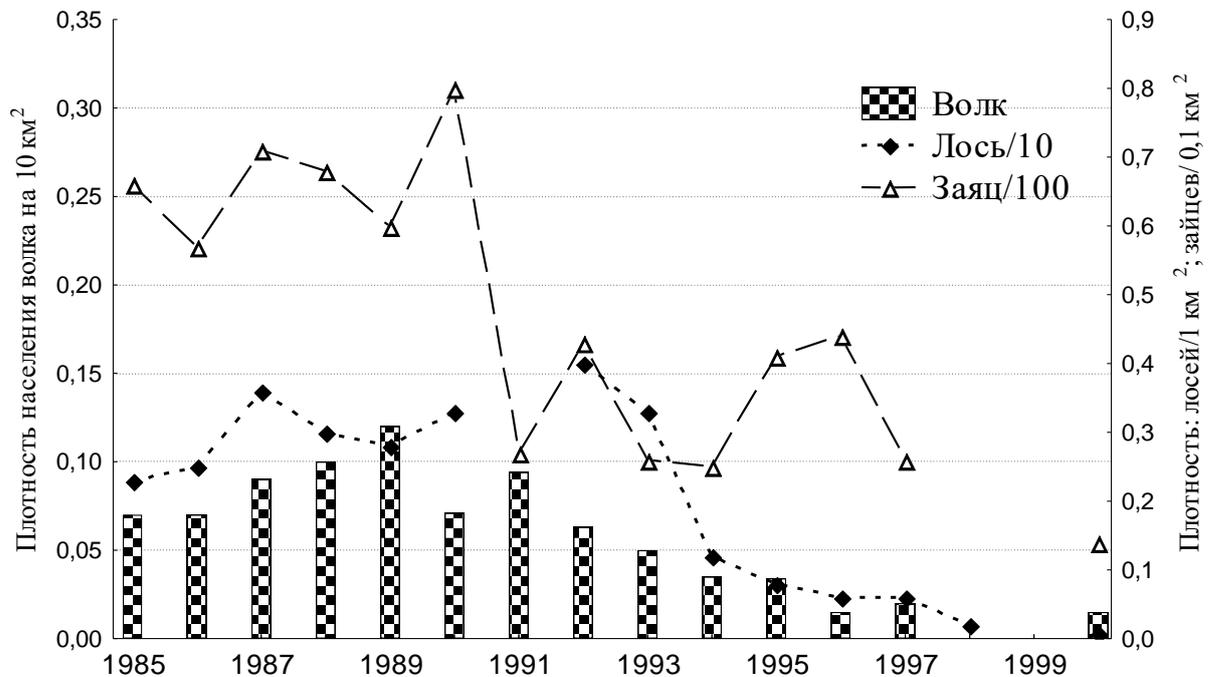


Рис. 7. Этапы смены направлений динамики плотности населения волка, лося и зайца беляка на востоке Костромской области с 1984–1985 гг. по 2000 г. по данным зимнего учета

Основная причина падения численности лося, средняя плотность населения которого в 1980 гг. и в начале 1990 гг. достигала 1,8–4 особей на 10 км² и больше (Баскин, 1984, 1991; Зайцев, 2006), заключалась в нерегулируемой охоте, процветающей при дезорганизации охраны и социально-экономических переменах. Термин «нерегулируемая охота» включает комплекс, в основном, неблагоприятных воздействий на фауну, состоящий из собственно браконьерства, а также явлений, связанных с дезорганизацией управления охотничьим хозяйством, планированием изъятия и охраны дичи.

Снижение плотности населения лося ($N_{\text{ЛК}}$) на востоке региона с 1990 г. приближалось регрессией: $N_{\text{ЛК}} = 91,74 - 0,0459 \cdot J_{\text{ЛК}}$; $r^2 = 0,760$; $p = 0,002$; где $J_{\text{ЛК}}$ – порядок года с 1990 г.; что согласуется ($r_{\text{сп}} = 0,831$; $p < 0,05$) с уменьшением численности данного вида в России, по данным Центроохотконтроля («Состояние...», 2007 и др.). К 1999–2003 гг. эти показатели на биостанции ИПЭЭ не превышали уже 0,2–0,7 особей на 10 км². В Мантуровском р-не лишь на отдаленном от деревень левобережье р. Унжа поддерживались более высокие плотности населения лося при неравномерном их распределении. С этого периода в бассейне р. Унжа лоси зимой редко посещали полосу 3–5 км шириной у реки с деревнями и сетью дорог, где иногда встречали их краткосрочные зимние стоянки, иногда в километре от ближайшей деревни, или в 0,5–1 км от автодороги в зарослях ивы на прежних площадях вырубок.

Но и на отдаленных от реки и населенных пунктах территориях лось имел небольшую численность. В 2009–2015 гг. на северном кластере заповедника плотности населения вида достигали лишь 0,7–2,5, на мантуровском кластере – 0,8–6 особей на 10 км². Северного кластера (40 тыс. га) в эти годы зимой придерживалось, обычно, не больше 30–40 лосей. Соотношение между числом встречающихся здесь волков и лосей не превышало 1:4–1:8. Только зимой 2016 – 2017 гг. и зимой 2017 – 2018 гг. с января по конец февраля-начало марта, когда появление волков в заповеднике было редким, данная пропорция была больше.

Подобные небольшие соотношения между численностями волка и лося, отмеченные и для других диад хищников и жертв (Huffaker, 1958; Kunkel, Pletscher, 1999 и др.), были характерны до 1990-х гг. и для биостанции ИПЭЭ РАН: от 1:72 до 1:4,6 в разные зимы (Баскин, 1991). Они связаны с широким составом поедаемых хищником животных, в котором значительное место занимает заяц-беляк и бобр. Хищники ограничивали рост популяции лося, добывая летом большое количество лосят, особенно на участках концентрации рожающих лосих по зарастающим вырубкам (Зайцев, 1994). Тем не менее, с 1975 г. население лося на биостанции (55 тыс. га) в условиях охраны территории возросло почти до 100 особей. Но с 1992 г. после ликвидации территории биостанции и при бесконтрольной охоте на данной площади регистрировали всего несколько особей, на учете 2001 г. – лишь трех лосей, за одним из которых в марте следовал охотник.

Ресурсы веточного и другого корма на востоке региона позволяют поддерживать плотности населения лося, не менее чем в 10 раз большие, чем существующие (Зайцев, 2006)). Все эти обстоятельства позволяют сделать заключение, что деятельность хищников в период исследований ограничивала рост популяции лося в заповеднике и на окружающих охотничьих территориях после периода сокращения численности бесконтрольной охотой с начала 1990-х гг., в начале 2000 гг. Однако и последующие годы нелегальная добыча лося в несколько раз превышала объемы легального отстрела.

Воздействие хищников, добывающих значительное количество молодых лосей, затягивало период восстановления численности лося, а также зайца-беляка, но не определяло направление знака ее тренда. Снижение численности волка происходило почти синхронно с уменьшением ее у лося. При значительной доле зайца-беляка в рационе хищника в обследуемом регионе (Зайцев, 2006), изменения численностей зайца и волка не имели четкого согласования ($r_s = 0,508$; $p = 0,063$) (Зайцев, Криницын, 2010). После 1989–1991 гг. численность зайца-беляка при ежегодных колебаниях значительно сократилась: $N_{\text{ЛК}} = 0,729 - 0,036 \cdot J_{\text{ЛК}}$. К 2000-м гг. плотности населения вида упали с 30–80 особей/10 км² почти в 18 раз. В отличие от лося, снижение численности зайца-беляка обусловлено, в основном, причинами естественного порядка. Оно согласовалось с ростом температур воздуха, засухами летом и оттепелями зимой, вероятно, было связано с паразитарными заболеваниями (Зайцев, 2006; Зайцев, Криницын, 2010). Глубокая

депрессия, наблюдаемая повсеместно на северо-востоке Центрального региона, к 2010-м гг. сменилась медленным приростом численности при ежегодных ее колебаниях.

Волки регулярно добывали кабана, особенно, в зимние периоды года. Случаи добычи известны и на бывшей территории биостанции ИПЭЭ РАН, и на будущем участке заповедника, отмечены и позднее. Значительное снижение численности кабана с 1990-х гг. вследствие сокращения посевов зерновых и бесконтрольной охоты (Зайцев, 2006), падение численности лося и зайца-беляка, исчезновение скотомогильников создало затруднения в существовании хищника, что не способствует значительному приросту его популяции на обширных территориях в настоящее время. На высоком уровне почти повсеместно, в том числе и в заповеднике сохраняется лишь численность бобра – еще одной основной жертвы волка в бесснежный период года.

Часть 2. Результаты исследования экологии и изменений численности рыси.

Исследованию экологии и поведения рыси также уделялось большое внимание. Согласно поставленным задачам материал собирался по распределению переходов хищника и основных его жертв: зайца-беляка, глухаря и рябчика в разные годы и периоды зимы, способам поиска и добывания пищи и некоторым другим. В заповеднике рысь питается, преимущественно, зайцем-беляком, что установлено по разбору состава экскрементов, а также троплениями (Зайцев, 2006, Зайцев, Ачкасова, 2018). Из 39 экскрементов рыси, состав которых был разобран осенью и зимой в 1990–2000-х гг., в 36 были остатки зайца (92,3%), некоторые содержали, к тому же, шерсть мышевидных грызунов и 4 – перья и косточки рябчика и глухаря. В окрестностях мантуровского кластера был отмечен и случай каннибализма (Зайцев, 2009). Значительные плотности населения зайца-беляка и тетеревиных птиц обуславливают устойчивое присутствие немалого числа рысей на заповедной территории и в ее охранной зоне. В анализе изменений хищника и его жертв, как и для волка, использованы данные, собранные в течение всего времени исследования на востоке Костромской области.

2.1. Исследования экологии и поведения рыси. Наибольшее число данных получено в зимние периоды, когда было возможно проследить по следам за переходами хищника и жертв. В основном материал собран в окрестностях стационарного участка и кордона Сеха, однако, маршруты и тропления охватывали значительные площади кологривского кластера заповедника с 2012 г. Зимой 2012 – 2016 гг. особенно частые встречи со следами рыси происходили вдоль маршрута, пролегающего по дороге от основной автотрассы через р. Лондушка к р. Сеха и далее до поворота к песчаному карьере (рис. 8). С сентября-октября 2015 г. здесь регулярно отмечали следы двух рысят вместе с самкой. Нередко этот участок вплоть до окрестностей слияния рек Сеха и Ломенга посещал взрослый самец. При каждом посещении самец оставлял на дорогах и тропах метки мочой на хвойном подросте, комьях снега на обочине, пеньках и старых вагончиках. Особенно частые метки были встречены со второй половины февраля и в марте. Характер меток и частоту мечения самцом при обходах своей территории изучали специально (данные обрабатываются), отмечая субстрат, характер маркировки, число меток и расстояние между ними, фотографируя почти каждую метку (рис. 9).

С января рысята перемещались уже отдельно от самки, самостоятельно охотились в местах концентрации зайца-беляка (рис. 8). Тем не менее, они образовывали рыхлые объединения и несколько пойманных ими зайцев рысята использовали совместно, посещая место добычи в разное время. С начала февраля участки, где наблюдались особенно активные охоты рысей на зайца-беляка были распределены, в основном, вдоль дороги, пересекающей заповедник, а также на участках с наиболее высокими плотностями следов зайца недалеко у рек, небольших болот с кустарником. В некоторых случаях было точно установлено, что данные участки были расположены в местах, где летом 2015 г.

были отмечены молодые зайцы, иногда по 2-3 особи визуально сразу. Один из них был расположен у кордона Сеха. Добыв здесь молодняк зайцев уже к январю, рыси посещали его на протяжении всех последующих месяцев зимы. За месяц было отмечено четыре посещения молодыми рысями и самцом этого участка. Рыси вплотную подходили к избушке (на 10 м и в присутствии наблюдателя, переходили по снегу на крышах спецтехники (рис. 10). Данные участки рыси обследовали наиболее тщательно, переходя по обочинам дороги, зарослям подроста вдоль нее, посещали заросшие мелким лесом вырубке поблизости. Участки обследовались рысями периодически с приблизительно недельными перерывами всю зиму. Здесь было прослежено три удачные охоты на зайца и пять неудачных охот и попыток охоты (рис. 11).

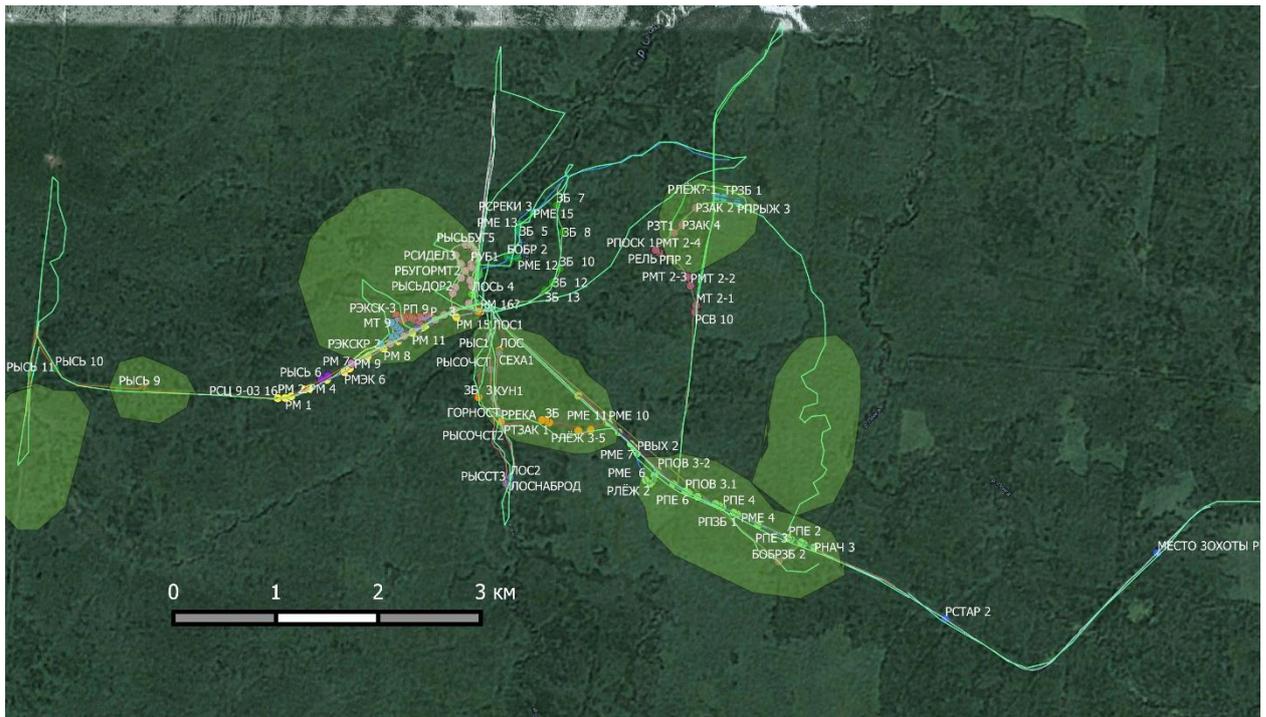


Рис. 8. Основные маршруты учета, переходы рысей вдоль дорог и русел рек с маркировкой и расположение участков основных охот четырех особей рыси (двух молодых, самки и самца) на стационарном участке Сеха в феврале-марте 2016 г.

С марта месяца по мере добычи зайцев и снижения их плотности в обозначенных на рис. 8 местах, в окрестностях дороги, молодые рыси и самца стали отходить от дороги на дальние расстояния, где также выслеживали рассредоточившихся зайца-беляка. К этому времени стало меняться и распределение зайца, следы которого более часто отмечали в отдалении от дорог. Кроме данных четырех особей рыси, идентификация которых была проведена по отпечаткам следа на заснеженной дороге, вблизи р. Черная, и маршрута у аншлагов студентов КГУ были отмечены следы второго самца, удачно охотившегося за зайца-беляка у небольшого болотца в депрессии рельефа (Рысь 9 на рис. 8). Данный участок посещался рысями гораздо реже, чем окрестности рек Сеха и Лондушка. Первый самец в марте проходил по дороге насквозь от охранной зоны и р. Лондушка до песчаного карьера, затем сворачивая в лес.



Рис. 9. Некоторые варианты меток мочой самца рыси при обходе по дорогам и в лесу.



Рис. 10 и 11. Следы перехода рыси по снегу на крыше спецтехники у кордона Сеха (а) и лежка-волок вблизи жертвы – зайца-беляка.

Каждый год распределение следов рысей, соответственно, распределение динамической плотности их населения менялось. Прослежена связь этих изменений с распределением зайца-беляка. Так следующей зимой (2017 г.) основные места, где рыси охотились на стационарном участке Сеха были расположены недалеко от р. Сеха (в 1-3 км – 2, 3, 4 на рис. 12). Всего в районе учетов было отмечено присутствие не менее 5 самцов, в марте активно маркирующих разные предметы на дорогах. По дорогам некоторые самцы проходили, не сворачивая, по 4 – 7 км. Кроме мест охоты вдоль дорог охоты хищников наблюдали по следам и вдоль рек, на участках, где также были высоки концентрации следов зайца-беляка. В результате интенсивного преследования к концу февраля и в марте распределение зайца-беляка заметно изменилось.

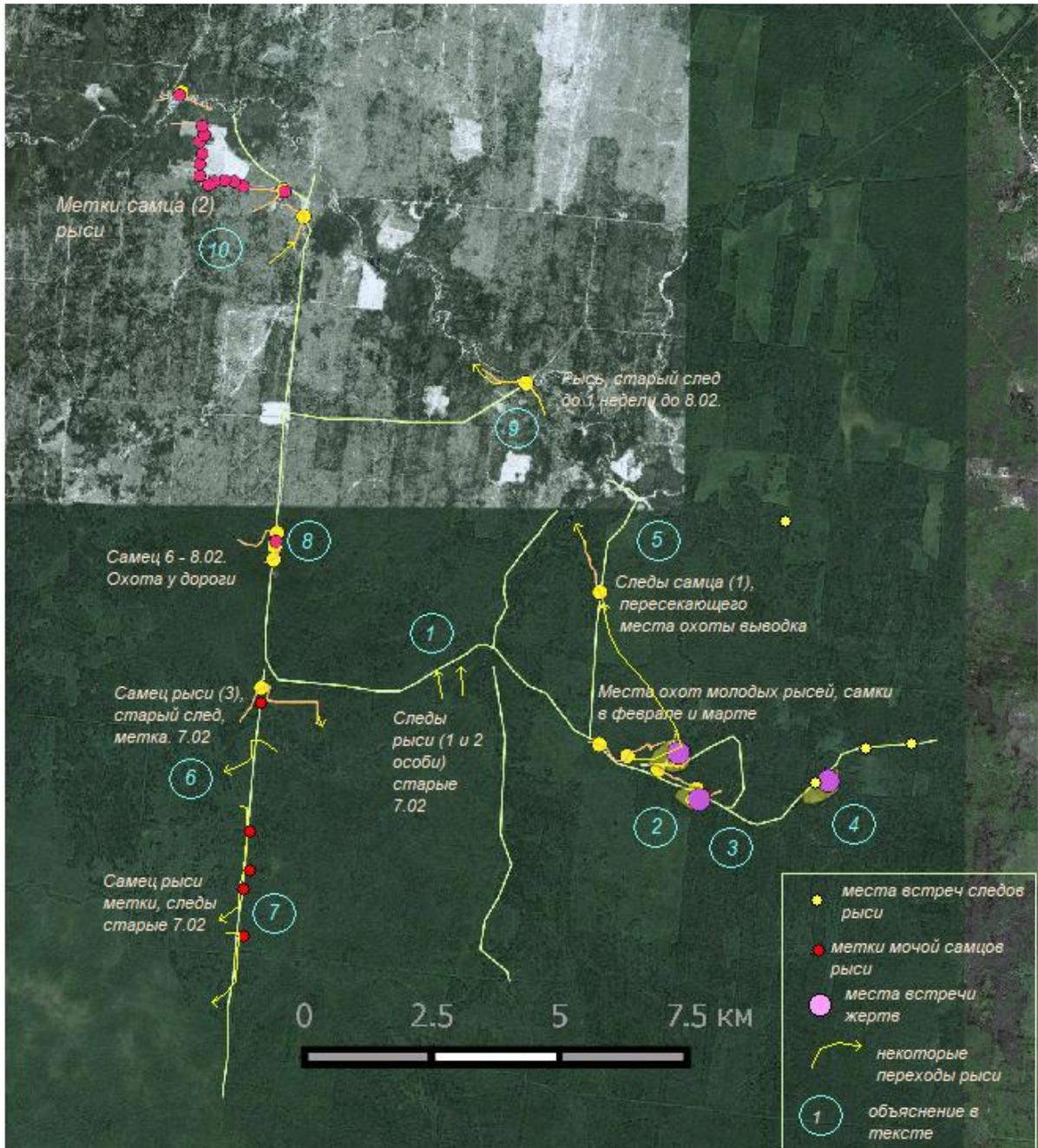


Рис. 12. Регистрация следов рысей на маршрутах, основные трассы троплений переходов и места регулярной охоты рысей зимой 2016 – 2017 гг.

Как и в прошлом году, в заповеднике данной зимой на учетах было отмечено два выводка рысят, распадающихся к февралю-марту – к периоду гона. При этом каждый год места дислокации выводков были разными. Так зимой 2017 – 2018 гг. выводок из трех рысят, самки и временами следующего за ними самца придерживался участка ближе к окрестностям кордона Понинский. Участок расположения выводка в 2015 г. посещался рысями гораздо реже. Зимой 2017-2018 гг. повторными регистрациями и троплением было установлено, что на протяжении от Варзенгской дороги до р. Понга вплоть до охранной зоны у р. Лондушка, присутствовали три взрослых самца рыси, оставляющих частые метки на своих маршрутах и выслеживающие зайца-беляка, особенно, по небольшим болотцам с кустарником. Кроме того, присутствие двух рысей по следам отмечено в

южной и юго-западной частях заповедника (от избы «Косульниково» до пос. Северный). Таким образом, общее число рыси в заповеднике в данном сезоне превышало семь особей, в 2016-2017 гг. составляло не менее 9 – 10 особей.

2.2. Изменения численности рыси на востоке Костромской области и в заповеднике. Анализ литературных источников свидетельствует, что оценки численности рыси имеют различия в публикациях разных авторов, областных и центральных органов охотничьего контроля, однако, в целом указывают на сравнительно постоянное количество рыси. В 1970–1980-е гг. ее плотность в лесах Костромской обл. была определена в 0,1–0,2 особи на 10 км², наблюдался прирост численности и расширение распространения (Полякова, 1975). Общая численность рыси в области была оценена в ≈600 особей, в Ярославской обл. – в ≈100 особей при плотности 0,07 на 10 км². В 1991 г. в Костромской обл. отмечали почти такую же численность – 590 особей, в 1995 г. – 540 (Мошева, Губарь, 1996). Большая численность с 1996 по 2000 г. отмечена в «Докладах...2001» костромского управления охотничьим хозяйством: в 1996 г. – 738 особей; в 1997 г. – 675; в 1998 г. – 720; в 1999 г. – 702; и в 2000 г. – в 700 особей. Сравнительно постоянной с 2000 по 2003 г. численность рысей была по оценкам Цнтроохотконтроля (2004) для Костромской обл.: в 2000 г. – 690; в 2001 г. – 630; в 2002 г. – 610; в 2003 г. – 640 особей. Схожие показатели плотности и общей численности характерны и для Вологодской области (Коновалов, 2005). Хотя эти цифры следует отнести к весьма приближенным, однако, и наши данные, полученные с 1984 г. на востоке области свидетельствуют о сравнительно высокой плотности населения хищника, которая, однако, имеет явную связь с численностью основных видов-жертв.

Охота на данный вид при небольших плотностях его населения и дисперсном распространении в обширных лесах восточных районов не имеет регулярного характера. В Мантуровском р-не с 1984 г., например, автору известно всего пять достоверных, в основном, случайных случаев добычи рыси с собакой. В Костромской обл., по данным Главохоты, в 1999–2003 гг. добыча составляла ежегодно от 2 до 9 зверей. Тем не менее, при отсутствии значительного пресса охоты, нами выявлены заметные изменения численности этого хищника (табл.).

При ежегодных колебаниях показателей плотности, часть из которых получена при учете на площадях сравнительно небольшой площади (около 100 км²), выделяются два основных направления динамики численности рыси. С 1984–1985 гг. (учеты в январе-феврале каждой зимы) намечается ее небольшое увеличение до 1990–1995 гг. Но затем происходит заметное снижение показателей, вплоть до 2008–2014 гг. они не достигали единицы, в 2009 г., например, 0,6 особей на 100 км². В ельниках правобережья р. Унжи в 1998–2002 гг. следы этого хищника встречались очень редко, и далее плотности редко превышали единицу на 100 км².

Однако при общем сокращении численности с 1995–1996 г., на правобережье этой реки в обширных сосновых лесах поддерживались более высокие плотности хищника. На дневных пеших и снегоходных маршрутах (15–50 км) следы рыси встречали здесь почти ежедневно, по свежим следам регистрировали за день свежие следы 3–4 зверей, и показатели плотности достигали 0,5 особей на 10 км². В брачный для рыси период в марте 2000 г., в окрестностях места, где произошел случай каннибализма (один самец убил и поедал, вероятно, совместно с самкой другого) (Зайцев, 2009), наблюдали концентрацию сразу 6 рысей в радиусе 2,5 км от убитой рыси. Безусловно, что подобные концентрации связаны с периодом гона, когда несколько самцов могут по следу переходить за самкой.

Талица

Показатели плотности населения рыси (особей/100 км²), зайца беляка, глухаря и рябчика (особей/ км²) по данным зимних учетов на биостанции ИПТЭЭ РАН с 1985 по 2000 гг.

Годы Виды	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000
Рысь	2,0	1,5	1,8	2,5	2,9	3,0	2,1	2,6	2,1	2,8	3,0	1,5	0,7	0,9	0,8
Заяц беляк	6,6	5,7	7,1	6,8	6,0	8,0	2,7	4,3	2,6	2,5	4,1	4,4	2,6	1,2	1,4
Глухарь	4,3	4,2	5,2	4,5	3,5	2,5	2,0	2,0	2,3	2,0	2,0	1,8	1,5	2	1,5
Рябчик	6,5	4,3	4	5	3,4	2,5	3	4,6	3,8	3,5	3,8	2,8	3,5	3,4	3,5

Данная причина находилась в основе встречи двух самцов вблизи участка, где проходил гон, конфликта между ними, закончившегося актом каннибализма. В окрестностях данного места были отмечены и высокие показатели учета зайца беляка (≥ 30 особей/10 км²), что также привлекало рысей. В период депрессии численности зайца распределение рыси, во многом, согласовалось с участками повышенной концентрации вида-жертвы.

Сравнительно высокие плотности населения хищника характерны в настоящий период и для заповедника «Кологривский лес» и в его охранной зоне. На северном кластере заповедника (40 тыс. га) к 2011–2014 гг. с осени и зимой встречались следы не более чем 6–8 рысей ($> 1,5$ –2 на 100 км²). Реальные плотности были, вероятно, меньше, так как участки обитания хищников нередко охватывали краевые зоны заповедника и выходили за его пределы. В октябре 2015 г. в центральной части заповедника был встречен выводок: самка и двое рысят. Всего с 1985 г. на биостанции и в заповеднике среди 12 встреч следов выводков, в 8 случаях они состояли из двух рысят с самкой, в двух – из трех-четырех рысят и еще двух – из одного рысенка с самкой.

В литературе имеются сведения о связи численности рыси с числом охотников в угодьях, например, в Ярославской обл. отмечалось увеличение численности рыси при сокращении числа охотников в период Великой Отечественной войны (1941–1945 гг.) (Кузнецов, Маковеева, 1959). При небольшой добыче охотниками в современный период, нерегулируемая в 1990-х гг. охота не могла быть основной причиной снижения численности рыси на востоке региона. При зависимости хищника от жертв: зайца беляка, тетеревиных птиц, именно сокращение их численности с 1990-х гг. могло быть причиной падения численности рыси. Особенно высокие плотности населения зайца у свежих вырубок, в перелесках у болот и лугов привлекают рысь, которая добывает здесь и тетерева. В 1993 г. в одном пробе летних экскрементов была встречена красная шерсть лосенка. Однако факты нападения рыси на лосей отсутствуют, как и на бобра.

Повышенные плотности населения зайца беляка (до 40–80 особей на 10 км², у опушек и в других оптимальных местообитаниях – до 100 и больше) в годы пика численности в центральных и восточных районах Костромской обл. совпадали с местами с повышенными плотностями рыси. До 1989–1991 гг. происходил подъем численности зайца (табл.) при ежегодных колебаниях показателей, приближающихся регрессией: $N_{L1} = 0.594 + 0.0217 \cdot t$; где t - порядок года с «1» до «7», характеризующий положительный тренд, снижение численности с 1991 по 1997 гг.: $N_{L2} = 0,729 - 0,036 \cdot t$. Небольшое увеличение численности зайца отмечено в 2003–2005 гг., но к 2007–2008 гг. она вновь снизилась до минимума. Медленный рост с ежегодными колебаниями отмечен с 2010-х гг. и продолжается и в настоящее время. В период депрессии увеличилась неравномерность распределения зайца беляка, дисперсии встреч следов в периоды повышенной ($V = 3,251$) и пониженной ($V = 1,057$) численности имели значимые различия: тест U -Уилкоксона; $z = 6.79$; $p < 0,001$; ANOVA Fr.; $\chi^2 = 63.06$; $p < 0.001$) (Зайцев, Криницын, 2010). Данная особенность способствовала увеличению неравномерности распределения рыси во время сокращения численности жертвы и хищника.

Численность тетеревиных птиц также сокращалась с 1984–1985 гг. к 2000-м гг. (табл.). Особенно это было заметно для глухаря (*Tetrao urugallus*) – широко распространенного вида в лесных массивах востока региона: $N_{Tu} = 291,35 - 0,145 \cdot t$; $r^2 = 0,521$; $p = 0,0003$; где t – номер года с 1985 по 2003 гг., и тетерева (*Lyrurus tetrix*): $N_{Lt} = 199,45 - 0,099 \cdot t$; $r^2 = 0,575$; $p = 0,0003$; распространенного, в основном, в лесолуговых местообитаниях. Максимальные (в 1987 г.) и минимальные (в 1999 г.) показатели плотности глухаря различались до 3,5 раз, тетерева в 1985 и 1994 г. – в 4,3 раза. Хотя общий тренд численности рябчика (*Tetraster bonasia*) – наиболее эвритопного среди данных птиц вида, был менее определенным: $N_{Tb} = 107,74 - 0,052 \cdot t$; $r^2 = 0,095$; $p = 0,20$;

сопровождался всплесками и падениями, однако наибольшие (в 1984–1988 гг.) и наименьшие (к 2000 г.) показатели различались в 1,5 раза. Влияние нерегулируемой охоты, вырубki остатков участков сосняков и ельников, где ранее были расположены тока глухаря, вместе с изменением климатических факторов находятся в основе падения численности этого вида. Для тетерева имела значение также сокращение посевных площадей (Зайцев, 2006).

Очевидно, что результатом снижения численностей основных видов – трофических ресурсов явилось уменьшение численности рыси с 1985 к 2000 гг.; $N_{L1} = 51,53 - 0,026 \cdot t_i$; $r^2 = 0,582$; $p = 0,002$. Данный процесс, однако, произошел медленнее и с запаздыванием почти на четыре года относительно начала падения численности зайца. В связи с продолжающейся депрессией зайца беляка снизившаяся численность хищника поддерживается и в 2010-х гг.

Часть 3. Исследование структуры участка и поведения крупных хищников у добычи.

В ходе работы в заповеднике были тщательно обследованы места, где проходила охота рыси, инструментальными троплениями сняты траектории переходов хищников, что позволяет определить размеры используемого у жертвы участка и определить его структурные свойства. Интерес к данным задачам обусловлен новизной уже полученных результатов, в ходе которых установлено участие эндогенных ритмов переориентации, определяющих смены направлений пути зверей при клинокинезе (Зайцев, 2002 б). Выделены лишь единичные публикации, направленные на решение данной проблемы (Зайцев, 1991, 2002, 2014; Campos et al., 2014). Полученные при троплении охот рыси за зайцем-беляком данные, позволят провести сравнение поведения хищников, структуры участка в окрестностях жертв разного размера. Эти сравнения позволят, в принципе, определить эволюционные стереотипы поведения хищника в процессе поиска и добычи пищи.

На основе имеющегося у автора материала по троплению рысей в Сихотэ-Алинском заповеднике проведен анализ поведения хищника и структуры участка у крупных жертв: копытных зверей. Использованы также данные и о случае каннибализма у рысей в брачный период. Была поставлена задача изучения структуры данного участка (ядра активности) на основе анализа векторных составляющих траекторий хищников и распределения по участку проявлений (следовых признаков: лежек, специфических меток и др.) другого поведения (пищевой, комфортной активностей, обеспечение собственной безопасности, поиск новых жертв и др.).

В ходе работы использованы данные 44 встреч копытных – жертв рыси, полученные методом тропления с GPS-Glonas регистраторами и другими инструментами в Сихотэ-Алинском заповеднике. Данные анализировали в геоинформационных системах (ГИС: NextQGIS, MapInfo) на основе топографических материалов, космических снимков. Применены статистические методы, регрессионный и факторный анализ. Результаты опубликованы (Зайцев, 2018; Приложение), в связи с чем в данном разделе приведены лишь основные сведения по изучаемой проблеме. Они сводятся к следующему.

1. Выделен стереотип пространственного распределения активности рыси (также амурского тигра; Зайцев, 2017), основанного на процессе переориентации на ориентиры-стимулы разных масштабных планов. Данный стереотип относительно независим от конкретных условий места добычи. Реализация стереотипа приводит к формированию зональной кластерной структуры центра активности у жертвы. - основного ориентира-стимула, влияющего на переходы хищников. Стереотип определяется по системе

векторов, угловых параметров и траекторий (треков), в сочетании с распределением паттернов других активностей поведения,

2. Паттерны переходов хищников выделены на основе сочетаний проявлений активностей, определяемых по встрече следов деятельности, признаков присутствия других зверей, со свойствами перемещения, определенных по векторам переходов. В каждом зональном кластере наблюдалось уникальное сочетание паттернов, какой-либо из паттернов преобладал на траекториях одного кластера

3. В ближних окрестностях жертвы у рыси преобладал комплекс поведения, включающий утоление голода, комфортную активность, обеспечение собственной безопасности и маскировку частей добычи. В дальних окрестностях большее значение приобретали разведочно-ориентировочные образцы поведения, обходы с поиском новых жертв. Преобладали пассивные способы защиты добычи с ее маскировкой в субстрате, однако, неэффективной в случае использования крупных жертв. Приведены сведения об ольфакторных метках рыси, определено их расположение на участке у жертвы в разных ситуациях.

4. Центр активности рыси у крупных жертв достигал значительных размеров (до 2–5,5 км²) и, в основном, формировался уже в первые несколько суток после добычи при основном периоде использования жертвы от 3 до 8 суток. Структура участка формировалась при ориентации рыси по отношению к жертве, местам отдыха, охраняемым постам и своим прежним переходам, распределенным вдоль основного направления вверх по рельефу.

5. Исследование поведения и переходов рыси, нередко не связанных с реальным риском встретить конкурентов около жертвы, свидетельствует, что в эволюции особенности поведения у добычи формировались при использовании некрупных жертв и при риске доступа к ним, в основном, птиц-падальщиков.

Часть 4. Результаты изучения экологии бобра в заповеднике «Кологривский лес» и на востоке Костромской области.

После своего отсутствия с 19-20 вв. и последующей реинтродукции бобр заселил многие подходящие для него области Центрального региона России. Данный вид относится к наиболее изучаемым видам фауны, однако, пластичность вида и способность противостоять неблагоприятным факторам среды обитания и антропогенным влияниям предполагает дальнейшие активные исследования. Тем более, что бобр продолжает свое расселение в северные области и расширяет распространение на освоенных территориях. Бобр относится к видам, активно формирующим и трансформирующим среду обитания. Комплексная характеристика населения бобра и экологических условий его существования, влияние на экологию конкретных территорий и среду обитания разных видов животных и растений, составляет важное звено трофических связей, представляется в настоящее время значимой задачей исследований, имеющих не только познавательное, но и практическое значение.

Данный раздел выполнялся коллективом авторов (Зайцев В.А., Сиротина М.В., Мурадова Л.В., Ситникова О.Н.). Кроме данных, которые были получены авторами в ходе исследований в заповеднике, в публикации 2018 г. использованы материалы изучения бобра на территории биостанции ИПЭЭ РАН, на месте будущих кластеров заповедника (с 1984 г.). В ходе работы было обследовано около шестой части протяженности водотоков заповедника, описано 73 поселения бобра. В данной части также приводятся краткие результаты исследований, более подробно отраженные в публикации (Зайцев и др., 2018).

Использовали известные способы учета бобров в поселениях (Дьяков, 1975; и др.). GPS-регистраторами отмечали плотины, жилища и другие следы деятельности, которые с использованием ГИС заносили на топографические карты и космические

снимки. Применяли фото съемку. Комплексное изучение среды обитания включало ботанические и зоологические сборы, геоботанические описания, для чего определены оптимальные размеры пробных площадей, учеты обилия и видовая структура зоопланктона, сапробности, позвоночных животных, а также определение рН почвы и гидрохимических свойств воды (анализ выполнен в лабораториях Ярославского гос. университета и Испытательной лаборатории ФГУ ГСАС «Костромская» и Лаборатории экологического мониторинга ОГБУ «Природоохранная дирекция». Используются статистические методы анализа данных.

Некоторые из основных результатов сводятся к следующему.

1. Определены основные этапы заселения бобром обследуемых территорий после интродукции в 1950-х гг. С 1985 г. бобр интенсивно расселился по всем подходящим водоемам, осваивая и новые территории. С 2000-м гг. наблюдается стабилизация численности с естественными ее колебаниями в связи с засухами и другими природными явлениями, ограничением количества доступной пищи. Расселение происходило вдоль р. Унжа, затем и ее притоков.
2. Разработана экологическая типизация поселений бобра, учитывающая свойства русел, их береговой зоны, поймы, окружающей растительности и другими чертами местообитания, а также особенности строительной деятельности бобра, особенно плотин и жилищ, убежищ. Выделенные варианты учитывают также различное состояние и развитие водных и прибрежных экосистем после ухода бобров из поселений.
3. Поселения на малых реках составили 72,9% от известных, обычно, средней (64%) или малой (20%) мощности. Среди поселений на малых реках с низкой поймой преобладали (88,9%) крупные поселения (по 6–8 бобров). Для поселений на речках характерны каскады плотин с многими их остатками. В настоящее время характерно заселение бобром мелких ручьев и заболоченных участков, однако, многие поселения в таких местах, вдоль старых дорог используются бобром непродолжительно. Дополнена классификация плотин (Woo, Waddington, 1990) и приведены параметры сооружений: плотин, хаток, убежищ и жилищ.
4. Определены сроки функционирования поселений бобра в разных условиях, средние для Кологривского кластера заповедника составили 5,5 г., однако максимально до 7–10 лет и дольше. Период повторного заселения бобром водоемов зависит от возобновления лесной растительности и на многих участках составил 6–8 лет, исключая русла малых рек
5. Выявлены изменения в прибрежной части водоемов за счет выборочного изъятия бобром видов деревьев и кустарников, что способствует трансформации других компонентов биогеоценозов. Наиболее подвержены воздействию бобра прибрежные осинники и ивняки. Однако исчезновение разных видов и распространение других зависит от предшествующего состояния биоценоза и особенности водоема. Наибольшей трансформации подвержены местообитания на мелких речках и ручьях (в половине поселений), на которых деятельность бобра формирует бобровые пруды.
6. Определено влияние бобра на позвоночных животных и формирование их местообитаний. Бобр представляет собой одно из существенных звеньев функционирования трофических связей с хищниками, прежде всего, с волком. Большое значение имеет преобразование местообитаний. Особое влияние отмечено на видовой состав, соотношении видов рыб на участках, подверженных и неподверженных деятельности бобра, земноводных и пресмыкающихся, на образование локальных плотностей в населении мелких птиц, на заселение площадей обширных лесов тремя видами водоплавающих, несколькими видами куликов, тремя видами околводных зверей. Бобровые пруды являются своеобразными рефугиумами для части мелких птиц в условиях восстановления лесной растительности после масштабных вырубок и пожаров в

прежние годы, участками охот хищных птиц, представляют собой благоприятные трофические условия для зайца-беляка и лося. Но в обширных лесах значительного влияния результатов деятельности бобра на изменение состава фауны, распределение части видов птиц и зверей пока не наблюдается, имеет локальный характер.

Заключение

В данном отчете представлены данные об изменении численности двух видов крупных хищников (волка и евразийской рыси) за период с начала исследований автором экологии этих видов на востоке Костромской области (с 1984 г.), в том числе и до организации заповедника в 2006 г. Данные по численности и экологическим особенностям бурого медведя, также обычного в заповеднике будут рассмотрены в следующих отчетах, отчасти они приведены в Летописях природы заповедника за прошлые годы.

Выделены основные этапы изменений численности волка и рыси, а также и их основных видов-жертв. Высокая численность хищников, зайца-беляка и лося, тетеревиных птиц существовала почти до начала 1990-х гг. После этого последовало значительное уменьшение численности зайца, лося и тетеревиных птиц, что и является основной причиной снижения численности хищников. В настоящий период на северо-востоке Центрального региона волк представляет собой обычный вид, однако, значительно сокративший свое распространение в сравнении с 1930–1950-ми гг. из-за постоянного преследования. После периода повышенной численности до 1990-х гг. на всех участках наших учетов на востоке региона происходило снижение его численности с последующей относительной стабилизацией. Средние плотности населения хищника достигают долей от единицы на 100 км². В обширных массивах восстанавливающегося после рубок леса, в том числе в заповеднике «Кологривский лес», однако, сохраняются участки с более высокой плотностью. Депопуляция сельской местности, разрушение инфраструктуры сельских поселений благоприятны для хищника. Однако интенсивная и недостаточно регулируемая охота с применением современного транспорта и оружия отрицательно влияет и на численность самого волка, и подрывает трофические ресурсы хищника. Существенно отражается на численности волка также значительное уменьшение объемов скотоводства. Синантропия волка на востоке региона ранее выражалась, прежде всего, в посещении весь год, в том числе в выводковый период скотомогильников. Лишь высокие адаптивные возможности вида позволяют ему поддерживать существующие, сравнительно устойчивые плотности населения в период депрессии численности основных жертв. С 2017 – 2018 гг., однако, единственная крупная семейная группа волков на кологривском кластере заповедника фактически перестала существовать в связи с истреблением ее ядра (взрослой размножающейся пары) охотниками на сопредельных с заповедником территориях. Тем не менее небольшая численность поддерживается благодаря присутствию выводков на соседних с заповедником участках.

До 2017 г. в выводковый период общая численность волка на кластере достигала 7 – 16 особей, при этом многие особи использовали как территорию заповедника, так и прилегающие площади. Трофические ресурсы заповедника при минимально известных соотношениях численностей (1:4–1:8) хищника и крупной жертвы – лося, небольшой плотности зайца в данный период были способны обеспечить устойчивое существование одной полной семейной группе волков (участок 1 на рис. 1). С начала периода перекочевок выводка и к зиме данное число снижалось – в некоторые зимы до 7 – 8 более-менее постоянно встречающихся волков в заповеднике, до почти полного отсутствия таких особей и групп. К зиме многие волки, как и часть лосей, рассредоточивались из заповедника на окружающие территории, где подпадают, прежде всего, лось под

интенсивный пресс охоты. Режим охраны заповедника имеет значение для восстановления численности волка после гибели во время охотничьего сезона.

Полученные результаты противоречат оценкам изменений численности волка. Для Костромской обл. эти оценки показывают ее увеличение почти в два раза за год с 1989–1992 гг. (Доклады..., 2001 и др.) Однако именно с 1990-х гг. в связи с расцветом нерегулируемой охоты, дезорганизацией сельского хозяйства и охраны природы происходило глубокое снижение численности лося, кабана, в связи с причинами естественного порядка – зайца беляка. При редукции черт синантропии (использования скотомогильников) и сосредоточении большинства волков на значительных расстояниях от сохранившейся инфраструктуры сельских поселений в этот период сократившаяся численность основных жертв не способствует росту численности хищника.

Исследования на таежной биостанции ИПЭЭ РАН и в заповеднике «Кологривский лес» указывают только на сдерживающее влияние волка на прирост численности жертв, в то время как направление (знак) тренда ее многолетних изменений определялся, в основном, антропогенными причинами или опосредованно, через влияние изменений климатических факторов на численность жертв. Ставя задачу по контролю численности хищника, прежде всего, следует обратить внимание на восстановление численности лося, кабана и других видов фауны, население которых значительно пострадало в период бесконтрольной охоты на сопредельных с заповедником территориях.

В отличие от волка, численность рыси была не столь существенно связана с деятельностью человека, была более согласована с изменениями численности зайца-беляка и тетеревиных птиц (глухаря и рябчика). В обширных лесах на востоке Центрального региона сохранялась достаточно высокая ее численность. Однако с прошлого века выявлено несколько существенных этапов изменения численности рыси. С 1985 г. происходит ее многолетняя депрессия. Влияние охоты, в том числе и нерегулируемой в 1990 гг., в начале 2000 гг., не составляет основную причину сокращения численности. Многолетняя депрессия численности зайца, а также глухаря, тетерева, изменения численности рябчика находятся в основе снижения численности рыси.

В период многолетней депрессии видов, составляющих основу трофических ресурсов хищника, население рыси было распределено в местообитаниях неравномерно, сохранялись локально высокие ее плотности на участках также с повышенной плотностью зайца беляка, труднодоступных или защищенных для охотников. Для заповедника выявлено ежегодное и эпизодическое в течение зим изменение в распределении репродуктивных групп рыси и других особей, что связано с изменениями в распределении зайца-беляка. Получены материалы о стратегии и тактиках охоты хищника в разных условиях обилия потенциальных жертв.

Снижение численности зайца беляка с начала 1990-х гг. происходило, в основном, в связи с изменениями климатических факторов. На численность тетеревиных птиц также влияла охота, исчезновение участков прежних токов в связи с вырубкой леса (для глухаря), сокращение площадей посевов зерновых культур (для тетерева) (Зайцев, 2006). Согласно результатам математического анализа (Зайцев, Криницын, 2010), следующее значительное увеличение численности зайца беляка можно ожидать не ранее 2020–2025 гг. К этому периоду следует ожидать и роста численности рыси. В последние несколько лет обилие зайца-беляка в заповеднике медленно, с ежегодными колебаниями возрастало. Однако численность рыси оставалась приблизительно на одном уровне.

Продолжающиеся рубки остатков сохранившегося с прошлого века леса вне охранной зоны заповедника вместе с восстановлением массивов молодняка на месте вырубок, создают благоприятные условия для существования зайца, тетерева и глухаря, рыси. Благоприятна для рыси и депопуляция сельской местности.

Полученные в ходе выполнения темы данные позволяют сравнить особенности поведения и переходов хищников в процессе использования жертв разных видов и размера. На данном этапе были обработаны и опубликованы материалы по структуре и поведению рыси у крупных жертв – копытных: кабарги, благородного оленя (изюбра), пятнистого оленя и косули. Выявлена зональная структура переходов в центре активности рыси (также тигра) у жертвы, как основного ориентира-стимула, влияющего на перемещения хищника. Данная структура обобщает стереотипное распределение и сочетание активностей поведения, которые напрямую не зависят от конкретных условий места добычи. Структура формируется на основе процесса переориентации на ориентиры-стимулы разных масштабных планов, согласованной с проявлением, сочетанием на переходах многих активностей поведения. Как и изучаемые особенности поведения хищников у добычи структура отражает эволюционное развитие поведения, связанного с экологической обстановкой, конкурентами, с использованием жертв разного размера.

Определены значительные ресурсные возможности населения бобра для поддержания численности крупных хищников. Однако основная экосистемная функция бобра в современный период заключается в его средообразующей деятельности. В ходе выполнения данной подтемы группой исследователей было выявлено, что фаза активного роста численности бобра, затем ее относительной стабилизации в регионе произошла спустя почти 30 лет после реинтродукции в 1950-х гг. Результаты свидетельствуют о своеобразной тактике использования бобром местообитаний, сложившейся к настоящему времени: мощные поселения с интенсивным использованием ресурсов формируются по краевым участкам проникновения бобра в новые места обитания, обычно, на ручьях и заболоченных участках при дисперсном распределении особей, небольших поселений внутри уже освоенной территории, в основном, по руслам малых рек, вдоль которых трофические ресурсы уже в достаточной мере использованы бобрами.

Бобр прочно вошел в структуру экосистем заповедника и прилегающих территорий, выполняя функции значимого средообразователя, а также и важного звена в функционировании системы «хищник-жертва». Последствия деятельности многообразны и направлены на создание среды обитания для последующих поколений бобра. Но они касаются преобразования всего природного комплекса, включая гидрохимические свойства вод и почвы, прибрежной растительности, значительного изменения численности планктона, а также других организмов, связанных с водоемами. Все эти преобразования повлекли изменение в соотношении численности, распространении многих групп организмов, в том числе ряда видов позвоночных животных, связанных в своей жизни с водоемами, прибрежными ценозами и кустарниковой растительностью. Однако существенного влияния бобра на разнообразие фауны зверей и птиц обширных лесов в настоящее время не наблюдается.

Благодарности. Следует выразить благодарность всем инспекторам охраны, сотрудникам и администрации заповедника «Кологривский лес», Таежной биостанции ИПЭЭ РАН и студентам-практикантам за поддержку, обеспечение и участие в полевых исследованиях.

Список используемой литературы

- Баскин Л.М. 1984. Лось // Животный мир южной тайги. М.: Наука. С. 45 – 72.
- Баскин Л.М. 1991. Популяционная экология лося в русской южной тайге / Третий междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар: АН СССР. С. 98.
- Баскин Л.М. 1996. Бурый медведь в России: есть ли у него будущее? // Журн. Бюлл. Московск. об-ва испыт. природы. Т. 101. Вып. 2. С.18 – 29.

- Баскин Л.М., 2001. Костромская тайга – убежище лосей России // Костром. экологический вестник. № 3.
- Баскин Л.М. Зайцев В.А. 2001. Животный мир // Костромское Заволжье. Природа и человек. М: изд-во РАН. С.103 – 118.
- Бибииков Д.И., Приклонский С.Г., Филимонов А.Н. 1985. СССР / Волк. М.: Наука. С. 452 – 466.
- Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология» (1985)
- Губарь Ю.П. 1990. Методические указания по определению численности бурого медведя. М.: Гос. Служба учета охотничьих ресурсов. Главное управление охотничьего хозяйства Совета министров РСФСР. С. 1 – 32.
- Губарь Ю.П. 1996. Волк / Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991 – 1995 г.г.). М: ЦНИИЛ. С. 153 – 168.
- Доклады об использовании природных ресурсов и состоянии окружающей среды Костромской области в 2000 году. Кострома, 2001. С. 1–154.
- Дубровский В.Ю., 1980. Заметки о летней экологии волка в Костромской области / Поведение волка. М.: изд-во ИЭМЭЖ АН СССР. С. 123–127.
- Дьяков Ю.В., 1975. Бобры Европейской части Советского Союза. М., 479 с.
- Желтухин А. С., 1986. Биоценотические связи рыси (*Lynx lynx*) в южной тайге Верхневолжья // Зоол. журн. Т. 65, вып. 2. С. 259–271.
- Желтухин А.С. 2003. Центр Русской равнины / Рысь. Региональные особенности экологии, использование и охрана. М: Наука. С. 137 – 162.
- Зайцев, В.А. 1991. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. М.: Наука. С. 1 – 216.
- Зайцев В.А. 1994. Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 99. № 3. С. 3 – 14.
- Зайцев В.А. 2000. Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных *Artiodactyla* // Зоол. журнал. Т. 70, № 4. С.397 – 411.
- Зайцев В.А. 2003 а. Изменение плотности населения и возникновение миграций и кочевков лосей *Alces alces* в связи с беспокоящими зверей факторами / Териофауна России и сопредельных территорий М.: Изд-во ИПЭЭ РАН и териол. об-ва. С. 133.
- Зайцев В.А. 2003 б. Изменение численности и размещения в местах обитания зайца-беляка *Lepus timidus* и рыси *Lynx lynx* на востоке Костромской области / Териофауна России и сопредельных территорий М.: Изд-во ИПЭЭ РАН и териол. об-ва. С. 133 – 134.
- Зайцев В.А. 2002. Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (*Alces alces* L.) и других зверей (Mammalia) // Журн. общей биол. Т. 63, № 4. С. 335 –350.
- Зайцев В.А. 2006. Позвоночные животные Северо-востока Центрального региона России. Виды фауны, динамика численности. М.: КМК. 520 с.
- Зайцев В.А., 2009. Случай каннибализма у рыси (*Lynx lynx*) в Костромском Заволжье // Зоол. журнал. Т. 88. № 8. С. 1017–1024.
- Зайцев В.А., 2014. Применение метода тропления для исследования перемещений копытных и развития концепции участка обитания / «Ареалы, миграции и перемещения диких животных». Материалы международной научно-практической конференции. Владивосток 25-27 ноября 2014. Владивосток: Дальнаука. С. 102–115.
- Зайцев В.А., 2017. Структура центра активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844) у добычи // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 122. Вып. 6. С, 3 – 13.
- Зайцев В.А., 2018. Структура центра активности и поведение евразийской рыси (*Lynx lynx*) у крупной добычи // Зоологический журнал. Т. 97. № 7. С. 854-868.
- Зайцев В.А., Ачкасова О.И., 2017. Основные этапы изменения численности рыси (*Lynx lynx*) и видов-жертв хищника на востоке Костромской области и в заповеднике

- «Кологривский лес» // Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес». Вып. 1. Кологрив: С. 104–112.
- Зайцев В.А., Зайцева В.К., Назаров А.А., 1988. Методические указания по учету кабарги. М.: Главное управление охотничьего хозяйства и заповедников. 15 с.
- Зайцев В.А., Криницын И.Г. Динамика численности зайца беляка (*Lepus timidus*) и крупных хищников (Carnivora) на северо-востоке Центрального региона России // Регионы в условиях неустойчивого развития. Мат-лы международной научно-практ. конф. Т. II. Шарья, 2010. С. 394–399.
- Зайцев В.А. Середкин И.В., Максимова Д.А., Пименова Е.А., Милаковский Б., Слат Дж. К., Микелл Дж., 2013. Методы учета плотности населения и исследования распределения кабарги (*Moschus moschiferus*) в местообитаниях Сихотэ-Алиня / Алматы: Институт зоологии. С. 73–80.
- Зайцев В.А., Середкин И.В., 2011. Бурый медведь (*Ursus arctos*) в комплексе падальщиков Среднего Сихотэ-Алиня // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком. Великие Луки: изд-во Торопецкой биологической станции «Чистый лес». С. 128–142.
- Зайцев В.А., Сиротина М.В., Ситникова О.Н., Мурадова Л.В., 2018. Поселения бобра (*Castor fiber*) в заповеднике "Кологривский лес" // Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: современное состояние и перспективы. Мт-лы Всероссийской с международным участием конференции. Кологрив: Гос. заповедник «Кологривский лес». С. 211-215
- Зайцев В.А., Прохорова М.С., Ачкасова О.И., Чернявин П.В., Чистяков С.А., 2017. Результаты исследования экологии волка (*Canis lupus*) на востоке Костромской области и в заповеднике "Кологривский лес". // Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес». Вып. 1. Кологрив. С. 123–138
- Зайцев В.А., Прохорова М.С., Ачкасова О.И., Чернявин П.В., 2017. Состояние населения крупных хищников (Carnivora, Mammalia) и их потенциальных видов-жертв в заповеднике "Кологривский лес" в течение двух периодов исследований // Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес». Вып. 1. Кологрив: С.147–153.
- Исаев Г.Г. 1984. Бурый медведь / Животный мир южной тайги. М.: Наука. С. 39 – 44.
- Калецкая М.Л. 1953. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием водохранилища / Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Ч. 1. М. С. 95 – 121.
- Коновалов А.Ф. 2005. Млекопитающие Вологодской области (справочник-определитель). Вологда: Русь. С. 1 – 160.
- Костюченко М.И. 2001. Социально-экономическая характеристика Костромского Заволжья / Костромское Заволжье. Природа и человек. М: изд-во ИПЭЭ РАН. С. 130 – 142.
- Кузнецов Н.А., 1947. Звери и птицы Ярославской области. Ярославль: Ярославское областное изд-во. 67 с.
- Кузнецов Н.А., Маковеева И.И. 1959. Животный мир Ярославской области. Ярославль: ярославское кн. изд-во. С. 1–258.
- Малышев В.И. 1936. Количественный учет млекопитающих по следам // Вестник Дальневосточного филиала АН СССР. Владивосток. Вып. 16. С. 177 – 179.
- Матюшкин Е.Н., 2005. Избранные труды. Ред. Кулешова Л.В., Михайлов К.Г., Рожнов В.В. М.: Товарищество научных изданий КМК. 660 с.
- Методические указания по учёту волка методом картирования участков обитания. ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников Главохоты РСФСР.)разраб. Губарь Ю.П.) М. 1987.

- Методические указания* по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР. ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников Главохоты РСФСР. М., 1990.
- Миквел Д., Квигли Х., Хорнокер М.*, 1993. Использование радиотелеметрии в изучении амурского тигра // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 3. С. 63–79.
- Микелл Д.Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М. и др.*, 2005. Особенности питания амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и на Дальнем Востоке России и возможности его сохранения // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, С. 125–131.
- Мошева Т.С., Губарь Ю.П.*, 1996. Рысь / Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991-1995 г.г.). М.: Изд-во ЦНИИЛ. С. 177–196.
- Мясников Б.И., Матвеев В.И.* 1971. Охотничье-промысловые животные // Природа Костромской области и ее охрана. Вып. 1. Ярославль: Верхне-Волжское кн. Изд-во. С. 111 – 128.
- Пажетнов В.С.* 1990 а. Бурый медведь М.: Агропромиздат. С. 1 – 215.
- Пажетнов В.С.* 1990 б. Территориальность у бурого медведя и определяющие ее факторы // Бюлл. Москов. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 95, вып. 2. С. 3 – 11.
- Пажетнов В.С.* 1993. Экологические основы охраны и управления популяциями бурого медведя центральной части Европейской России. Автореф. дисс. докт. биол. наук. М.: РАН. С. 1 – 48.
- Полякова А.Д.*, 1975. Изменения в размещении и численности медведя и рыси в средней полосе РСФСР за десятилетний период // Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского гос. зап-ка. Вып. XI. С. 289–311.
- Приклонский С.Г.* 1965. Пересчетный коэффициент для обработки данных зимнего маршрутного учета промысловых зверей по следам // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 70, вып. 6. С. 5 – 12.
- Приклонский С.Г.* 1967. Размещение и численность бурого медведя и рыси в средней полосе европейской части РСФСР // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 7. М.: Лесная промышленность. С. 69 – 115.
- Приклонский С.Г., Рак А.С., Сапетин Я.В., Теплова Е.Н.* 1967. Результаты учета охотничьих зверей в лесных и лесостепных областях Европейской части РСФСР в первом квартале 1965 г. // Труды Окского гос. заповедника. Вып. 7. М.: Лесная промышленность. С. 3 – 31.
- Пузанов И.И., Кипарисов Г.П., Козлов В.И.* 1942. Звери, птицы, гады и рыбы Горьковской области. Горький: Горьковское областное из-во. С. 1 – 452.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г.* 1990. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М. С 1 – 33.
- Рысь (*Lynx*), 2003. Региональные особенности экологии, использования и охраны. Ред. Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. М.: Наука. 523 с.
- Сапоженков Ю.Ф.*, 1971. Динамика заготовок пушнины в Костромской области за 1945 — 1969 годы // Природа Костромской области и ее охрана. Вып.1. Ярославль: Верхне-Волское кн. изд-во. С. 143 – 158.
- Сапоженков Ю.Ф.* 1973 в. Новые находки млекопитающих в Костромской области // Животный мир Костромской области. Вып. 31. Кострома. С. 35 – 39.
- Сапоженков Ю.Ф.* 1979. Редкие и вымершие животные Костромской области // Природа Костромской области и ее охрана. Ярославль: Верхнее-Волжское кн. изд-во. С. 143 – 159.

- Сапоженков Ю.Ф. 1971 Динамика заготовок пушнины в Костромской области за 1945 — 1969 годы // Природа Костромской области и ее охрана. Вып.1. Ярославль: Верхне-Волжское кн. изд-во. С. 143 – 158.
- Сапоженков Ю.Ф. 1973 а. Редкие и вымершие животные Костромской области // Природа Костромской области и ее охрана. Вып. 1. Ярославль: Верхне-Волжское кн. изд-во. С. 143 – 154.
- Сапоженков Ю.Ф. 1979. Редкие и вымершие животные Костромской области // Природа Костромской области и ее охрана. Ярославль: Верхне-Волжское кн. изд-во. С. 143 - 159.
- Середкин И.В., 2006. Бурый медведь Сихотэ-Алиня: экология, поведение, охрана и хозяйственное использование. Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ. 18 с.
- Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000 – 2003 гг. (ред. И.К. Ломанова). Информационно-аналитические материалы. Охотничьи животные России. Вып. 6. 2004. М.: изд-во ГУ Центрорхотконтроль. С. 1 – 213.
- Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. Вып. 8. М.: ФГУ Центрорхотконтроль, 2006, 2007 и др. 164 с.
- Стратегия сохранения амурского тигра в Российской Федерации, 1996, 2010. М.: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. 49 с.
- Стратегия сохранения дальневосточного леопарда в России» 1999. М.: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации.
- Суслова Е.Г. 2001. Растительность / Костромское Заволжье. Природа и человек. М.: изд-во ИПЭЭ РАН. С. 88 – 102.
- Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП, 2005. 224 с.
- Формозов А.Н., 1932. Формула учета млекопитающих по следам // Зоол. журн. Т. 11, вып. 2. С. 66 – 69.
- Челинцев Н.Г., 2000. Математические основы учета животных. М. С. 1 – 431.
- Штарев Ю. Ф., 1964. К зимней экологии среднерусской рыси // Труды Мордовского гос. заповедника. Вып. 2. Саранск. С. 3–30.
- Campos D, Bartumeus F, Merndez V, Espadaler X., Reorientation patterns in central-place foraging: internal clocks and klinokinesis // J. R. Soc. Interface. 2014. 11: 20130859. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0859>.
- Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations // Hilgardia. Vol. 27 (14). P. 343–383.
- Kunkel K.E., Pletscher D.H., 1999. Species-specific population dynamics of Cervids in a multipredator ecosystem // J. Wildlife Manage. Vol. 63. P. 1082–1093.
- Woo M.K., Waddington J.M., 1990. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. Vol. 43/ № 3. P. 223-230.

Список опубликованных работ.

Монографии

1. Покровский Н.Г., Нефедова Т.Г., Николаева У.Г., Баскин Л.М., Зайцев В.А., Дроздов А.В., Преображенская Е.С., Барышева С.Л., 2014. Потенциал Ближнего севера. Экономика, экология, сельские поселения. К 15-летию Угорского проекта: коллективная. науч. монография. / Ред. Н.Е. Покровский и Т.Г. Нефедова. М.: Логос. 496 с. (Глава 12. Разнообразие зоокомплексов в бассейнах Унжи и Ветлуги, и их значение для рекреации, экологического туризма и образования // М.: Логос. 2014. 496 с. С. 423–453).

2. Аверкиева К.В., Баскин Л.М., Дроздов А.В., Жуков С.Т., Зайцев В.А., Нефедова Т.Г., Покровский Н.Е., Преображенская Е.С., Трейвиш А.И., 2016. Ойкумена Ближнего Севера России. Ред. Покровский, Н.Е., Нефедова, Т.Г., Трейвиш А.И. М: Университетская книга (МГУ). 263 с.

Главы, разделы в монографиях

1. Зайцев В.А., Ачкасова О.И., 2016. Рысь (*Lynx lynx* L.) на востоке Костромской области и в заповеднике «Кологривский лес» / Крупные хищники Голарктики* Ред. Н.К. Железнов-Чукотский, Т.К. Железнова. М.: ИПО «У Никитских ворот». 219–222.
2. Зайцев В.А., Прохорова М. В., Чернявин П.В., Чистяков С.А., 2016. Волк (*Canis lupus* L.) на востоке Костромской области и в заповеднике «Кологривский лес» / Крупные хищники Голарктики*. Ред. Н.К. Железнов-Чукотский, Т.К. Железнова. М.: ИПО «У Никитских ворот». С. 60–66.
3. Колчин С.А, Зайцев В.А., Олейников А.Ю., Салькина Г.П., Ткаченко К.Н., 2016. Современный статус и перспективы сохранения гималайского медведя (*Ursus thibetanus* G. Guvier, 1823) в России / Крупные хищники Голарктики *. Ред. Н.К. Железнов-Чукотский, Т.К. Железнова. М.: ИПО «У Никитских ворот». С. 126–131.
4. Зайцев В.А, Сиротина М.В., Л.В. Мурадова, О.Н. Ситникова, 2018. Бобры заповедника "Кологривский лес" / Бобры в заповедниках европейской части России. (Труды гос. заповедника "Рдейский", т 4. (Ред. Завьялов Н.А., Хляп Л.А.). Великие Луки: ООО «Великолукская типография». С. 125-181. ISBN 978-5-6041948-3-6. Зайцев В.А., 2018. Структура центра активности и поведение евразийской рыси (*Lynx lynx*) у крупной добычи // Зоологический журнал. Т. 97. № 7. С. 854 – 868.

Статьи, индексируемые в Web of Science и Scopus

1. Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Петруненко Ю.К., Максимова Д.А., Микелл Д.Г., 2017. Кабарга в питании тигра и медведей на Сихотэ-Алине // Экология. №4. С. 299–303.)Siberian Musk Deer in the Diets of Tiger and Bears in the Sikhote-Alin // Экология)ISSN 1067-4136, Russian Journal of Ecology). Vol. 48. №4. pp. 372–37 (на русском, английском.
2. Slaght J.C., Milakovsky D., Maksimova D.A., Seryodkin I.V., Zaitsev V.A., Panichev A.M., Miquelle d.G., 2017. Anthropogenic influences on the distribution of a Vulnerable coniferous forest specialist: habitat selection by the Siberian musk deer *Moschus moschiferus* // Оryx. 2017. № 5. P. 1-7. №5. P. 1–7.)<https://doi.org/10.1017/S0030605316001617>).
3. Зайцев В.А., 2018. Структура центра активности и поведение евразийской рыси (*Lynx lynx*) у крупной добычи // Зоологический журнал. Т. 97. № 7. С. 854-868.
4. Belotelov, N.V. Konovalenko, I.A., Nazarova V.M., Zaycev V.A., 20187 // COMPUTER RESEARCH AND MODELING. V.10, №6. P. 833-850. (DOI: 10.20537/2076-7633-2018-10-6-833-850).

Другие статьи по списку ВАК, индексируемые в РИНЦ.

1. Зайцев В.А., Середкин И.В., Петруненко Ю.К., 2013. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Успехи современной биологии. Т. 133. № 6. С. 594–609.

2. Олейников А.Ю., Зайцев В.А., 2014. Охота соболя (*Matres zibelina*) на кабаргу (*Moschus moschiferus*) // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. Биол. Т. 619, № 6. С. 20-28
3. Зайцев В.А., 2017. Структура центра активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844) у добычи // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 122. Вып. 6. С. 3 – 13.

Статьи, материалы, индексируемые в РИНЦ.

1. Зайцев В.А., Середкин И.В., Максимова Д.А., Пименова Е.А., Милаковский Б., Слат Дж. К., Микелл Дж., 2013. Методы учета плотности населения и исследования распределения кабарги (*Moschus moschiferus*) в местообитаниях Сихотэ-Алиня / Алматы: Институт зоологии. С. 73–80.
2. Зайцев В.А., Середкин И.В., Пименова Е.А., Максимова Д.А., 2013. Необходимость мер охраны кабарги (*Moschus moschiferus*), их теоретические основы и соответствие системе ООПТ Приморского края / Материалы 10 Дальневосточной конференции по заповедному делу. Благовещенск: изд-во БГПУ. С. 129–133.
3. Терентьев, А.В., Зайцев В.А., Преображенская Е.С., 2013. Квадрат 38VML4. Костромская область // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник Программы "Птицы Москвы и Подмосковья". М.: изд-во Зоомузея МГУ. С. 536–540.
4. Зайцев В.А., 2014. Динамика численности животных и проблемы ее исследования / Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных стран. Алматы: РПГ Институт зоологии, Министерство образования и науки республики Казахстан, Комитет науки, Казахохотрыболовсоюз. С. 36-44.
5. Зайцев В.А., 2014. Применение метода тропления для исследования перемещений копытных и развития концепции участка обитания / «Ареалы, миграции и перемещения диких животных». Материалы международной научно-практической конференции. Владивосток 25-27 ноября 2014. Владивосток: Дальнаука. С. 102–115.
6. Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г., 2014. Участки обитания и суточные перемещения кабарги на Сихотэ-Алине // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Материалы Международной научно-практической конференции (г. Владивосток, 25–27 ноября 2014 г.). Владивосток: ООО «Рея». С. 175–180.
7. Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г., 2014. Изучение кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике // Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке. Сборник научных статей молодых ученых. Владивосток: Дальнаука. Вып. 10. С. 73–79.
8. Maksimova D.A., Seryodkin I.V., Zaitsev V.A., Miquelle D.G., 2014. Research program of musk deer ecology in the Sikhote-Alin region // Achievements in the Life Sciences. Vol. 8(1). P. 65–71. (Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Д., 2014. Программа изучения экологии кабарги в Сихотэ-Алине // Успехи наук о жизни. № 8. С. 107–117).
9. Seryodkin I.V., Zaitsev V.A., Petrunenko Y.K., 2014. Pulsar satellite radio beacon application experience in the telemetry of brown bear (*Ursus arctos* L.) // Achievements in the Life Sciences. Vol. 8(1). P. 43–46. (Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Петруненко Ю.К., 2014. Опыт применения спутниковых радиомаяков «Пульсар» в телеметрии бурого медведя (*Ursus arctos* L.) // Успехи наук о жизни. № 8. С. 75–80).

10. Zaitsev V.A., Seryodkin I.V., Maksimova D.A., Soutyrina S.V., 2015. Study of the Musk Deer Population Structure in Sikhote-Alin Reserve // Achievements in the Life Sciences. 2015. <http://dx.doi.org/10.1016/j.als.2015.11.001>. (Зайцев В.А., Серёдкин И.В., Максимова Д.А., Сутырина С.В., 2015. Изучение структуры популяции кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике // Успехи наук о жизни. № 10. С. 35–40.)
11. Зайцев В.А., Чернявин П.В., Чистяков С.А., Серёдкин И.В., 2016. Изучение экологии бурого медведя в заповеднике "Кологривский лес" // Заповедники Крыма. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы научной конференции. Симферополь: изд-во Крымского федерального ун-та, Министерства экологии и природных ресурсов Республики Крым, Крымского отделения Русского географического общества. С. 297-299.
12. Зайцев В.А., Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Сутырина С.В., 2015. Долговременные исследования структуры популяции кабарги (*Moschus moschiferus*) в Сихотэ-Алинском природном биосферном заповеднике // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 34. Рязань: НП «Голос губернии». С. 120–125.
13. Зайцев В.А., 2015. Структура популяции и дистантные объединения лосей (*Alces alces*) // Лосеводство: проблемы, поиски, решения. Мат-лы научно-практической конференции. Кострома: ИД «Канцлер». С 21–26.
14. Maksimova D.A., Seryodkin I.V., Zaitsev V.A., 2015. Musk deer (*Moschus moschiferus*) population density based on pellet group count method in Sikhote-Alin // Achievements in the Life Sciences. Vol. 9. (1). P. 57–60. (Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Зайцев В.А., 2015. Использование метода определения плотности населения кабарги (*Moschus moschiferus*) по экскрементам на Сихотэ-Алине // Успехи наук о жизни. № 10. С. 60–65).
15. Зайцев В.А., Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Микелл Д.Г., Сутырина С.В., 2015. Долговременные исследования структуры популяции кабарги (*Moschus moschiferus*) в Сихотэ-Алинском природном биосферном заповеднике // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 34. Рязань: НП «Голос губернии». С. 120–125.
16. Максимова Д.А., Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г., 2015. Участок обитания молодого самца кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике // Материалы XV совещания географов Сибири и Дальнего Востока (г. Улан-Удэ, 10–13 сентября 2015 г.). Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. С. 424–426.
17. Зайцев В.А., Чернявин П.В., Чистяков С.А., Серёдкин И.В., 2016. Изучение экологии бурого медведя в заповеднике "Кологривский лес" // Заповедники Крыма. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы научной конференции. Симферополь: изд-во Крымского федерального ун-та, Министерства экологии и природных ресурсов Республики Крым, Крымского отделения Русского географического общества. С. 297-299.
18. Зайцев В.А., 2017. Оценка ресурсов пищи для птиц и зверей падальщиков в Сихотэ-Алинском заповеднике / Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного гос. природного заповедника и 100-летию заповедной системы России. Тверь: изд-во Тверского гос. университета. С. 171–177.
19. Зайцев В.А., 2017. Исследования перемещений и ориентации наземных зверей // Математическое моделирование в экологии. Материалы пятой национальной конференции с международным участием. 16-20 окт. 2017 г. Пущино: ИФХиБПП РАН. С. 86–88.

20. *Зайцев В.А., Прохорова М.С., Чернявин П.В.*, 2017. Крупные хищники (Carnivora; Mammalia) и их потенциальная добыча в заповеднике "Кологривский лес" // *Природа Костромского края: современное состояние и экомониторинг*. Кострома: изд-во Костромского гос. университета. С. 57-60.
21. *Зайцев В.А., Ачкасова О.И.*, 2017. Основные этапы изменения численности рыси (*Lynx lynx*) и видов-жертв хищника на востоке Костромской области и в заповеднике «Кологривский лес» // *Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес»*. Вып. 1. Кологрив: С. 104–112.
22. *Зайцев В.А., Порхорова М.С., Ачкасова О.И., Чернявин П.В., Чистяков С.А.*, 2017. Результаты исследования экологии волка (*Canis lupus*) на востоке Костромской области и в заповеднике "Кологривский лес". // *Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес»*. Вып. 1. Кологрив. С. 123–138
23. *Зайцев В.А., Прохорова М.С., Ачкасова О.И., Чернявин П.В.*, 2017. Состояние населения крупных хищников (Carnivora, Mammalia) и их потенциальных видов-жертв в заповеднике "Кологривский лес" в течение двух периодов исследований // *Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес»*. Вып. 1. Кологрив: С.147–153.
24. *Зайцев В.А.*, 2017. Участки обитания и группировки лосей (*Alces alces*) // *Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес»*. Вып. 1 Кологрив. С. 113–122.
25. *Зайцев В.А., Сиротина М.В., Ситникова О.Н., Мурадова Л.В.*, 2018. Поселения бобра (*Castor fiber*) в заповеднике "Кологривский лес" // *Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: современное состояние и перспективы*. Мт-лы Всероссийской с международным участием конференции. Кологрив: Гос. заповедник «Кологривский лес». С. 211-215/ ISBN 978-5-9500560.
26. *Зайцев В.А., Середкин И.В., Максимова Д.А.*, 2018. Методика исследования экологии кабарги (*Moschus moschiferus*) в Сихотэ-Алинском заповеднике // *Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: современное состояние и перспективы*. Мт-лы Всероссийской с международным участием конференции. Кологрив: Гос. заповедник «Кологривский лес». С. 188-193. ISBN 978-5-9500560.

Тезисы и др. материалы, не индексируемые в РИНЦ

2. *Зайцев В.А., Черняев П.В., Чистяков С.А.* 2014. Перспективные направления и современная структура научно деятельности заповедника «Кологривский лес». // В: *Покровский Н.Е.* (ред). *Социальная география, социобиология и социальные науки: моделирование и прогностика процессов развития регионов Ближнего Севера России: Материалы V Международной научной конференции (2-4 мая 2014 г.)*. - Москва: Грифон. 2014. - 238 с. С. 213-221.
3. *Zaitsev V.A., Seryodkin I.V., Petrunenko Y.K., Tchernjavin P.V.*, 2014. Pulsar satellite radio beacon application in telemetry of brown bears (*Ursus arctos*) and the research program of the “Kologriv forest” reserve, Russia // *International User Conference on Argos Wildlife Applications*. 18-20 November 2014 in Baltimore, Maryland, USA at the National Aquarium. (Presentation of Emblem for Conference).
4. *Зайцев В.А., Максимова Д.А., Середкин И.В., Сутырина С.В.*, 2014. Исследование поведения кабарги при ольфакторном мечении участка обитания комбинированной

методикой // Поведение и поведенческая экологии млекопитающих. Материалы научной конференции, 14-18. 04 Черногловка. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 148

5. *Максимова Д.А., Середкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г.*, 2014. Использование участка обитания кабаргой на Сихотэ-Алине // Поведение и поведенческая экологии млекопитающих. Материалы научной конференции, 14-18. 04 Черногловка. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 72.
6. *Зайцев В.А.*, 2014. Фрактальность векторной системы менотаксической ориентации наземных млекопитающих // Ориентация и навигация животных. Тезисы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 19.
7. *Зайцев В.А.* Структура популяции и дистантные объединения лосей (*Alces alces*) // Лосеводство: проблемы, поиски, решения. Сборник статей межрегиональной научно-практической конференции. Кострома, 2015. С. 82–90.