

В.Г. БОРЩЕВСКИЙ
А.Б. КОСТИН

УЧЕТ ОСТАНКОВ ЗВЕРЕЙ И ПТИЦ С ЦЕЛЮ ИЗУЧЕНИЯ СМЕРТНОСТИ



Борщевский В.Г., Костин А.Б. Учет останков зверей и птиц в целях изучения смертности. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 191 с.

Оценки смертности диких животных представляют интерес для целей мониторинга и расчетов норм эксплуатации охотничьих и хозяйственно ценных видов. Однако получение этих оценок затруднено миграционными эффектами, а также искажениями, связанными с непреднамеренной избирательностью выборок и рядом других факторов. Обойти некоторые из этих проблем позволяют оценки количества погибших зверей и птиц, которые предлагается получать на основании прямого подсчета их останков в процессе маршрутных учетов. Метод базируется на феномене возникновения и сохранности останков в точках гибели животных или в местах их постмортальной обработки хищниками, а также на особенностях подсознательного поведения человека в лесной среде. В природе появление и сохранность останков зверей и птиц определяется многими факторами. Возможности учетчика систематически регистрировать останки также лимитированы. Эти обстоятельства накладывают определенные ограничения на применение предложенного метода в отношении конкретных групп животных и условий их обитания.

Представленные в монографии эмпирические результаты учета останков зверей и птиц, полученные в основном в лесных ландшафтах Московской области в 1989–2009 гг., сравниваются с величинами теоретически возможной гибели этих животных. Оценивается продолжительность сохранности останков в лесной среде в зависимости от размера животных и ряда других факторов. Анализируется влияние на встречаемость останков со стороны: 1) характеристик самих зверей и птиц (вес тела и их обилие в районе сборов), 2) продолжительности экспонирования животных для воздействия хищников и наиболее жесткой (зимней) природной обстановки, 3) качества останков (занимаемая ими площадь, окраска), 4) условий их обнаружения (характер субстрата, горизонтальная видимость в лесу). Исследовано влияние некоторых из этих переменных на ширину учетной полосы. Рассматриваются сезонные аспекты гибели животных. С доступной подробностью характеризуются причины их смертности. Признается возможным получать с помощью представленного метода корректные оценки смертности и уточнять представления о некоторых других демографических переменных для целого ряда зверей и птиц.

Книга представляет интерес для зоологов широкого профиля и специалистов в области мониторинга и управления ресурсами животных.

Фото на обложке:

Бурозубка задавленная лисицей (Подмосковье, ноябрь 2007 г.);

Останки белой куропатки, добытой в апреле пернатым хищником (Лапландский заповедник).

Содержание

Введение	7
1. Формулировка проблемы	9
2. Биологические основы метода	14
3. Материал и методики	24
3.1. Общий подход	24
3.2. Районы исследований	25
3.3. Сбор материала, обработка и представление результатов	28
4. Состав учетных объектов	39
4.1. Останки животных	39
4.2. Спектр останков и условия обитания животных	40
4.3. Неучтенные виды	43
4.3.1. Млекопитающие	43
4.3.2. Птицы	50
4.4. Контрольные объекты	55
5. Сохранность останков	57
5.1. Групповые особенности животных	58
5.2. Механизмы утилизации останков	63
6. Встречаемость и плотность расположения останков	68
6.1. Млекопитающие	71
6.2. Птицы	74
6.3. Возможные искажения оценок потенциальной гибели животных	76
6.4. Общие заключения	79
7. Факторы, определяющие встречаемость объектов учета	81
7.1. Факторы независимые от учетчика	81
7.1.1. Плотность населения животных	82
7.1.2. Вес животных	87
7.1.3. Продолжительность риска гибели	89
7.2. Зависимые от учетчика факторы	91
7.2.1. Размеры объектов учета	92
7.2.2. Окраска	98
7.2.3. Условия обнаружения объектов учета	99
7.2.4. Связь между обликом объектов и условиями их обнаружения	102
7.2.5. Расстояния обнаружения	104
7.2.6. Влияние некоторых факторов на расстояния обнаружения	106
7.3. Иерархия и взаимодействие факторов	108
7.4. Потенциальные возможности учетчика	110
8. Сезонные аспекты гибели животных	115
8.1. Сезонность регистрации останков	115
8.2. Сезонность гибели зверей и птиц	118
9. Причины гибели	126
10. Синтез результатов и выводы	135
10.1. Адекватность результатов	136
10.2. Трудоемкость работ	139
10.3. Прочие заключения	140
11. Примеры использования результатов учета останков в прикладных целях	144
11.1. Корректировка оценок численности рябчика в Подмоскowie	145
11.2. Миграции белой куропатки в Приобье	151
Заключение	159
Приложение I.	168
Приложение II.	169
Приложение III.	171
Литература	172

1. ФОРМУЛИРОВКА ПРОБЛЕМЫ

Главным источником информации, позволяющей оценивать и корректировать основные направления практической деятельности человека в области охраны и использования диких животных, должен, по всей видимости, являться популяционный баланс, построенный на основании анализа демографических процессов (Лэк, 1957; Уатт, 1971; Коли 1979). Его приходная часть складывается из пополнения популяции особями, родившимися в ее пределах, а также вселившимися с соседних территорий, расходная часть формируется за счет смертности и эмиграции. О каждом из этих показателей приходится судить по результатам специальных, чаще всего натурных исследований.

Из названных четырех составляющих демографического баланса наиболее простым для изучения показателем (сравнительно с другими) представляется рождаемость. Ряды полевых наблюдений или анализов репродуктивных органов животных, добытых в период размножения, позволяют составить определенное представление о предстоящем уровне пополнения популяции молодыми особями. Гораздо сложнее определить величину смертности. Хотя бы потому, что это невозможно сделать на основании прямых, разовых наблюдений, как, например, для рождаемости, поскольку оценки смертности отражают некую разность в обилии особей между двумя периодами времени. Полученная разность нуждается в разумной интерпретации, для чего часто необходимы дополнительные данные, нередко совсем не демографического плана.

В большинстве случаев источником для расчета смертности являются весьма разнообразные сведения о количестве разновозрастных животных на конкретной территории. Например, полученные в результате визуальных учетов (Ульянин, 1949; Lindén, 1981; Moss, Oswald, 1985 и др.), а также с помощью кольцевания (Нумеров, 1978; Бардин, 1988; Артемьев, 2008; Паевский, 2008 и др.), сбора и анализа промысловых выборок (Lindén, 1989; Кельберг, 1990; Ménoni, 1991; Moss et al., 2000 и др.). Реже используются результаты радиослежения (Wegge et al., 1988), биохимических (генетических) анализов крови и тканей животных (Morion et al., 2001; Lecomte, 2007) или потерянных ими фрагментов ежегодно обновляющихся покровов (Taberlet et al., 1996; 1999; Брагин и др., 2008). Использование данных по оседлым животным позволяет на основании сравнения их количества, например, в ноябре и апреле получить некое представление о зимней смертности.

Хотя такой подход можно назвать традиционным, его реализация во многих случаях представляет ряд существенных затруднений. Так, прямой расчет смертности за конкретный отрезок времени с помощью простого сопоставления обилия животных в разные моменты времени возможен лишь для нерепродуктивного периода жизни. Оценка смер-

тности за весь годовой цикл сложна даже для видов, приносящих потомство один раз в году, т.к. требует привлечения данных по рождаемости, количеству неразмножающихся особей, успешности размножения и т.д. Дополнительные сложности возникают при работе с видами, способными размножаться несколько раз в течение года. В этом случае кроме выявления фактов повторного размножения (или его отсутствия), необходимо суммирование количества потомков из всех пометов или выводков при отслеживании смертности всех размножающихся особей в течение всего репродуктивного периода.

Кроме того, из-за более или менее дальних перемещений, совершаемых животными систематически или только в отдельные годы, оценки смертности могут быть завышены или занижены, например, принимать отрицательные значения или наоборот превышать 100% (Leclercq 1987; Moss 1987; Борщевский, Куприянов 2010). К сожалению, данные индивидуального мечения животных, которые могли бы внести ясность в этот вопрос, весьма ограничены (из-за трудоемкости таких работ) и вызывают нарастающее неприятие их трактовки, в частности интерпретаций результатов кольцевания птиц (Greenwood, Harvey, 1982; Lakhani, 1987; Marion, Marion, 1987; Moss, Weir, 1987; Swenson, 1985; Devotr et al., 1988; Борщевский, 1993; Koenig et al., 1996; Montadert, Léonard, 2006). Возможным выходом из затруднения расчетов смертности, возникающего по причине перемещения животных, представляется получение большего количества опорных точек для расчетов, например, многократное проведение учетных работ в течение годового цикла. Однако это не всегда возможно, поскольку кроме дополнительных затрат на проведение учетов в разные периоды часто требуется применение различных методик, результаты которых бывают трудно сопоставимы. К тому же, небольшая протяженность учетных маршрутов, по которым в большинстве случаев определяется обилие животных, часто попросту не позволяет установить причины неожиданного увеличения или снижения численности: эти изменения могут быть результатами либо перемещения животных, либо следствием неточностей самих оценок, сделанных по малым выборкам, как, например, в случае труднообъяснимых межгодовых вариаций численности взрослых тетеревиных птиц (Семенов-Тянь-Шанский, 1959).

Существенную помощь в расчетах смертности могли бы оказать данные о количестве животных, погибших на определенной территории за конкретный период времени. К сожалению, такие оценки оказываются доступными лишь в отдельных относительно редких случаях, которые можно считать исключительными. Например, только для особей, добытых в процессе легальной охоты (охотничья статистика), или для видов с высоким уровнем численности при возникновении эпизоотий (Колосов, Бакеев, 1947; Наумов, 1947), а также в случае массовой гибели зверей и/или птиц в отдельные годы по причине экст-

ремальных природных условий (Котов, 1968; Баккал, 2001), в частности, птиц на зимовках (Брауде, 1989; Хохлов, 1990 и др.). К сожалению, нежелание большинства российских охотников декларировать свою добычу (а часто и сам факт охоты) чрезвычайно затрудняют получение корректных представлений о количестве добываемых животных (Борщевский, 1989). Такое положение при абсолютном отсутствии указаний на методики сбора официальных данных о добыче охотничьих зверей и птиц и хотя бы примитивных попыток их осмысления (например, большинство разделов в: Состояние ..., 2004; 2007; 2009) вызывает самое негативное отношение к российской охотничьей статистике.

Напомним также, что расчеты смертности, построенные на результатах выборочного анализа, поднимают вопросы о репрезентативности выборок вследствие непреднамеренной избирательности отбора проб. В частности этих вопросов не удастся избежать при изучении возрастных распределений (Moss, 1987; Ménoni, 1991; Борщевский, 1993; Борщевский, Куприянов, 2010; Борщевский, Сивков, 2010). Наши совместные исследования с норвежскими коллегами (Borchtschevski et al., 2003; Хьельборд и др., 2009), активно использовавших телеметрию, позволяют считать, что такая избирательность характерна и при отлове птиц для радиомечения. По причине пространственно-возрастной неоднородности популяций животных (Борщевский, 1993; Борщевский, Сивков, 2010) не исключена аналогичная избирательность и в процессе сборов проб для молекулярно-генетических анализов.

Несмотря на все перечисленные выше трудности, большие выборки, сложные методы анализа, сопоставление полученных результатов с литературными оценками и критическое осмысление всего массива данных позволяют получить адекватные показатели смертности даже для перелетных видов воробьиных птиц (Паевский, 2008). Как это ни парадоксально, но заметного прогресса в демографических исследованиях охотничьих видов животных, обитающих на территории России, к сожалению, не наблюдается. Яркий пример тому – монография, посвященная нормированию добычи охотничьих животных (Глушков и др., 2008). Для ряда видов ее авторам удалось переписать лишь старые рекомендации, базирующиеся на демографических оценках, происхождение которых порой сомнительно, поскольку основой для них служили простые предположения и/или недостаточные для корректных заключений материалы (например, Юргенсон, 1966, цит. по Глушков и др., 2008). Для многих видов животных в этой монографии нет, или почти нет даже упоминаний о демографических различиях между удаленными друг от друга группировками, обитающими в принципиально разных условиях среды. Весь же этот труд является прекрасной демонстрацией наших относительно скромных познаний на видовых уровнях при почти полной некомпетентности в демографических реа-

лиях отдельных региональных группировок. Подчеркнем, что речь идет именно об охотничьих видах, сам факт эксплуатации которых сегодня требует предельно подробного мониторинга и продуманных, до совершенства разработанных региональных схем использования. К сожалению, у нас их нет, или почти нет, и управление ресурсами охотничьих видов сегодня осуществляется в основном на видовых уровнях. Одна из главных причин такого положения, способного уже в ближайшем будущем обернуться широкомасштабными трагедиями – трудности сбора демографической информации, и в первую очередь материалов о величинах смертности животных в различной природной обстановке.

Между тем, в отдельных публикациях можно найти попытки оценить масштабы гибели диких животных на основании подсчета их останков в обычных, не экстремальных условиях существования (Теплов, 1949; Русаков, 1976; Юдаков, 1968; Полушкин и др. 1989; Борщевский, 1993; Белик, 2003; Borchtchevski et al., 2003; Юдин, 2008 и др.). Данный подход к изучению демографических процессов в популяциях диких животных авторам этих строк давно представлялся весьма перспективным. Однако, методика сбора и обработки такой информации, к сожалению, совершенно не разработана, да и сама возможность этого подхода к изучению смертности представляется совсем не очевидной. Количество останков животных, которое можно обнаружить на учетных маршрутах, должно, вероятно, варьировать не только в зависимости от числа погибших животных, но также под влиянием иных разнообразных факторов. Однако их перечень, а также степень влияния на интересующий нас показатель никем не изучались, во всяком случае, нам таких работ найти не удалось.

Очевидными представлялись и затруднения в интерпретации оценок смертности, рассчитанных на основании подсчета останков погибших животных, поскольку они также могут быть смещены миграционными эффектами: отличить мигрантов от аборигенных особей того же вида по результатам изучения останков вряд ли возможно. Однако даже в этом случае, при наличии материалов о сроках гибели животных, данные о количестве обнаруженных останков могут оказаться весьма полезными, дающими дополнительную информацию к пониманию источников пополнения популяции или причин ее деградации и позволяющими оценить (или уточнить) целый ряд демографических параметров. Так, сопоставление численности животных в начале и конце изучаемого периода с материалами о количестве погибших особей на данной территории за это же время, может пролить свет на степень оседлости изучаемой группировки. Сравнение количества гибнущих особей конкретного вида с оценками успешности его размножения и существующими представлениями о численности этого вида, могут, вероятно, уточнить эти представления. В этой связи оценки количества гибнущих животных представляются полезными не только

для исследования смертности, но также ряда других демографических аспектов региональных группировок диких зверей и птиц.

Главной целью данного исследования являлась разработка и представление метода учета останков двух классов животных – млекопитающих (Mammalia) и птиц (Aves), результаты которого позволяли бы определять величины их гибели в естественных условиях существования и могли бы служить основой расчетов смертности. Для достижения этой цели нами решался целый ряд конкретных задач.

- Разработать процедуру учета останков диких зверей и птиц, позволяющую оценить количество этих животных, гибнущих за конкретный период на определенной территории.

- Установить продолжительность сохранности останков разных видов животных в различных условиях среды.

- Выяснить потенциальную способность учетчика к обнаружению останков и общую трудоемкость предлагаемого метода.

- Оценить адекватность результатов учета с помощью сравнения эмпирических оценок с ожидаемыми, т.е. теоретически возможными.

- Получить представление о масштабах варьирования результатов учета под воздействием факторов разнообразной природы.

- Выявить сезонные особенности в проведении работ и уточнить их результативность (а, следовательно, и трудоемкость) для разных периодов годового цикла.

- Установить причины гибели животных на изученной территории.

- Представить примеры использования предложенного метода в прикладных целях.

Очевидно, однако, что прежде чем излагать приемы сбора материала и полученные результаты следует разобраться с биологическими основами всего метода в целом.

2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕТОДА

Во-первых, к ним следует отнести особенности лесной среды и периферийное зрение человека. В лесу постоянная концентрация его внимания только на одном из ярусов растительности при передвижении пешком невозможна, особенно в незнакомом районе с малым числом естественных ориентиров. Любые ходовые работы в лесу требуют, в зависимости от состояния растительности, более или менее частого переключения нашего внимания с напочвенного яруса на подлесок, а порой и на кроны деревьев. При этом периферийным зрением человек способен регистрировать множество самых разнообразных фактов и явлений, хотя их большая часть не распознается нашим сознанием из-за психологических (когнитивных) установок, определяющих в каждый данный момент нашу готовность к их восприятию (Александров, 2004).

Однако главной биологической основой предлагаемого метода следует считать появление в природе останков погибших животных – неких материальных свидетельств их смерти, которые способны сохраняться какое-то время в виде доступном для визуального наблюдения. В действительности это положение справедливо лишь частично.

Прямое преследование со стороны человека можно, вероятно, рассматривать в качестве главной причины гибели только для наиболее крупных млекопитающих, например, таких как копытные (Ungulata) или медведи (Ursus) и то лишь в относительно густо населенных людьми районах. Для всех или для подавляющего большинства прочих зверей и птиц самой распространенной причиной гибели, вероятно, является хищничество. Некоторые расчеты, выполненные по материалам из северной России, показывают, что совместное воздействие всех видов хищников способно снижать численность мелких млекопитающих примерно на 50% (В.М. Сдобников, цит. по Тавровский и др., 1971; Губарь, 1981). Гибель от хищников только молодых особей обычно выше. У мелких зверьков, например, у леммингов (*Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sibiricus*) хищники за летний сезон способны выедать ~ 90% приплода (Калякин, 1985; 1989); у птиц гибель молодняка может достигать 70-80% (Паевский, 1985). Однако, судя по обзору В.М. Галушина (1982), такие оценки следует рассматривать лишь как максимальные. Этот же автор отмечает, что воздействие хищников на мышевидных грызунов, по-видимому, существенно выше, чем на птиц. Для последних оно не превышает 15% (Галушин, 1982), но чаще не поднимается даже до 10% (Ушков, 1949а; Галушин, 1962; Перерва, 1982; 1984 и др.).

Впрочем, эти оценки характеризуют среднее воздействие хищников на виды-жертв за год. Однако давление плотоядных животных – постоянно действующий фактор (Паевский, 1985), и вероятность по-

пасть в когти хищника сохраняется на протяжении всей жизни особи, в течение которой факты такой гибели ее сверстников накапливаются (суммируются). В частности для полевок указывается, что все они рано или поздно погибают почти исключительно от хищников (Губарь, 1976). Очевидно, что эта гибель во времени распределяется неравномерно, т.к. даже в пределах одного годового цикла изъятие хищниками из популяций жертв может варьировать от 7% до 40% (Reif, 2008); размах такой вариации для более продолжительных периодов времени может достигать и больших величин (Галушин, 1982). Однако общей тенденции такое варьирование не меняет.

В соответствии с таким положением вещей вопрос о сохранности останков погибших зверей и птиц целесообразно рассматривать в первую очередь в контексте кормового поведения хищников. Дополнительным аргументом в пользу такого решения служит сообщение М.А. Рубиной (1960): снижение численности мелких грызунов в результате эпизоотий оказывается в 20 меньше, по сравнению со снижением, вызванным обычным давлением хищников.

Литературные источники позволяют указать на целый ряд разнообразнейших аспектов кормодобывания хищных зверей и птиц, которые исключают или, как минимум, сильно затрудняют обнаружение останков их жертв в процессе обычных визуальных наблюдений на учетных маршрутах (Чиркова, 1928; Лавров, 1935; Штегман, 1937; Теплова, 1947а; Теплов, 1948а; 1960; Насимович, 1949; Акопян, 1953; Новиков, 1956; Мальчевский, 1959; Рубина, 1960; Гептнер и др., 1967; Новиков и др., 1970; Русаков, 1970а; Кишинский, 1977; А.Ф. Ковшарь, цит. по Лобачев, 1977; Пукинский, 1977; 2005; Терновский, 1977; Монахов, Бакеев, 1981; Вайсфельд, 1985; Руковский, 1985; 1988; Рябов, 1985; Федосенко, 1986; Калякин, 1989, 2009б; Моуэт, 1993; Туманов, 2003; Данилов, 2005; Формозов, 1981а; 2006 и мн. др.). В соответствии с данными этих авторов к таким особенностям кормового поведения относятся следующие моменты.

– Многих мелких млекопитающих, например, полевок (*Microtinae*) хищники поглощают или относят к норам и гнездам целиком без предварительной обработки. При этом хищные птицы способны одновременно приносить птенцам по 3–4 молодых полевок вместе с их гнездами (Шепель, 1992). Очевидно, что отдельные ворсинки шерсти, которые возможно остаются в напочвенной растительности в местах добычи мелких зверьков или на путях их транспортировки хищниками, **систематически** регистрировать на ходу с высоты роста человека не реально; в процессе маршрутных учетов их легко пропустить даже на чистом снегу. Пара филинов (*Bubo bubo*) способна настолько полно утилизировать выводок лисиц (*Vulpes vulpes*: взрослый + 3 молодых экз.), что от них сохраняются лишь челюстные кости и зубы (Белик, 1994), при этом белку (*Sciurus vulgaris*) взрослый филин может загло-

тить целиком, не повредив даже хвоста (Ушков, 1949а). Более крупным хищникам – группе из трех волков (*Canis lupus*) – удается порой почти без остатков уничтожить и гораздо более солидное животное, например, молодого кабана (*Sus scrofa*), причем всего лишь за одну трапезу (Данилкин, 2002). Судя потому, что даже лисица съедает добытого ей глухаря (*Tetrao urogallus*) почти целиком, оставляя лишь содержимое зоба, желудка и крупные перья (Теплова, 1947б), можно предположить, что следов гибели мелких птиц в местах их добычи более крупными хищниками, например, волком, орланами (*Haliaetus*), орлами (*Aquila*), филином может вообще не оставаться. Хотя поглощение даже наиболее крупными хищными млекопитающими всех, абсолютно всех перьев добываемых ими птиц представляется мало вероятным (см. ниже).

– Некоторые куны (*Mustelidae*), отлавливая полевок и землероек (*Soricinae*), поглощают их непосредственно в укрытиях этих зверьков. В гайнах и дуплах часто поедается белка (например, куницей – *Martes martes*) и другие мелкие животные, хотя при этом на земле могут сохраняться вполне читаемые следы таких нападений, в том числе клочки беличьей шкурки (Романов, 1941). Такую же стратегию использует порой домовый сыч (*Athene noctua*), способный проникать в норы и в них поедать песчанок (*Meriones meridianus*, *M. tamariscinus*, *Rhomomys opimus*) (Штегман, 1960), однако может и вытаскивать их из нор на поверхность (Гаврин, 1962). В дуплах и скворечниках птенцы некоторых пернатых становятся порой жертвами змей – полоза (*Elaphe quatuorlineata* Lacер.), степной (*Vipera ursine* Bonap.) и обыкновенной гадюки (*V.berus* L.) (Мальчевский, 1959; Ардамацкая, 1960; Прокофьева, 2003), при этом даже не поглощенные птенцы могут быть задавлены телом змеи во время ее пребывания в скворечнике (Ардамацкая, 1960). Разделявать и поглощать добычу хищники способны и в других труднодоступных местах: непосредственно в своих гнездах (Ушков, 1949а), в расщелинах скал (Витович и др., 2000), на вершинах стогов сена (Сушкин, 1897; Коровин, Бачурин, 2005), внутри этих стогов (Рубина, 1960; Русаков, 1970а), в кучах хвороста и курумниках (Маковкин, 1979), на чердаках (Сулик, 1979; А.И. Шепель, лич. сообщ.), в прикарнизных пустотах зданий (Калякин, 2009а) и т.д. Воробьиный сычик (*Glaucidium passerinum*) может разделявать и поедает добычу в специально выбранных для этого дуплах – «столовых», удаленных от его же «кладовых» – дупел, где хранится добыча (Голодушко, Самусенко, 1961).

– Недоеденные останки крупной добычи хищники прячут в укромных местах – в расщелинах скал, межкорневых пустотах, в кучах хвороста, дуплах, подо мхом, на деревьях, закапывают в снег, в землю и т.д. Продолжительность хранения спрятанных остатков пищи в таких тайниках может варьировать от нескольких дней до полугода (Портенко и др., 1963) и вероятно дольше. В «кладовых», которые создают

некоторые хищники, недоступными для наблюдения оказываются не только отдельные фрагменты тел (лапки, хвосты, части скелетов, клочки шкурок, перья), но даже останки лишь частично утилизированных и/или совсем не съеденных животных.

– Все или почти все остатки добычи одного хищника могут быть доедены другим, менее приспособленным или менее удачливым. Остатки трапезы хищников порой доедают кабаны, которые способны даже специализироваться на такой некрофагии (Завацкий, 1986). Хищниками поедаются и трупы особей, погибших от болезней, холода, бескормицы и других причин, например, разбившихся о провода птиц (Рубина, 1960; Шепель, 1992). В периоды неблагоприятной трофической обстановки этим занимаются и виды обычно избегающие поедать падаль, такие как куница (Теплова, 1947а), выдра – *Lutra lutra* (Дугинцов, Терешкин, 2005), рысь – *Felis lynx* (Федосенко, 1986; Данилов и др., 2003), кречет – *Falco rusticolus* и белая сова – *Nyctea scandiaca* (Калыкин, 1989; 2009б), болотный лунь – *Circus aeruginosus* (Дементьев, 1951а); ястребы – *Accipiter gentilis*, *A. nisus* (Корелов, 1962; Мальчевский, Пукинский, 1983; Бибилов, Матюшкин, 1985).

– Многие мелкие звери, равно как и птицы, оказываются жертвами хищных рыб (Теплов, 1943; 1948б; Тавровский и др., 1971; Войлочников, 1977а; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Кречмар, Кондратьев, 2006). Находясь на поверхности воды, например, во время переправы (мелкие млекопитающие), отдыха или жировки (водоплавающие птицы), животные могут подвергаться нападениям со стороны околотовных млекопитающих, например, выдры (Огнев, 1931; Гептнер и др., 1967; Вайсфельд, 1977; Руковский, 1988), которая крупную добычу обычно вытаскивает на сушу, но мелкую поедает в воде (Теплов, 1960).

– Недолго экспонируются для простого визуального наблюдения и останки околотовных зверей и птиц, подвергшихся нападению пернатых хищников над водной поверхностью; отмечена даже подводная атака ястреба-тетеревятника (Бородин, 1992). Во всех этих случаях фрагменты останков обычно погружаются на дно, уносятся течением или прибиваются ветрами к внешней кромке прибрежной растительности часто удаленной от берега и невидимой за прибрежным кустарником, тростником и т.п. Такая же участь ждет останки, оказавшиеся зимой на льду водоемов (Макридин, 1979; Елсуков, 2005 и др.).

Наконец, свою лепту в общую смертность диких зверей и птиц вносит человек, в частности в процессе их прямого преследования. Современные технологии позволяют ему оставлять минимальные следы гибели животных даже при добыче видов с крупными размерами тела, например, взрослых кабанов. Охотничьих животных мелкого и среднего размера, по мнению С.А. Царева (лич. сообщ.), в этом плане вообще следует рассматривать как «рюкзачные виды».

Этот неполный перечень обстоятельств, в соответствие с которыми вероятность появления доступных для визуального наблюдения следов гибели диких животных представляется близкой к нулю, охватывает лишь единственную составляющую их смертности – непосредственное преследование хищником и/или человеком. Бесспорно воздействие и других факторов, способных более или менее систематически проявляться на обширных территориях. Например, весеннего половодья и лесных пожаров (Бородин, 1951; Штильмарк, 1976), многоснежных и холодных зим, поздне-весенних морозов, летних холодов и сильного града (Колосов, Бакеев, 1947; Мальчевский, 1959; Миноранский, 1967; Паевский, 1985; Данилкин, 2009), наконец, снежных лавин (Бобырь, 1979). Животные погибают на транспортных магистралях (Паевский, 1985; Lesiński, 2008; Блюдник и др., 2010), в полях при обработке земли и сборе урожая, на лесных полянах во время сенокоса (Чельцов-Бебутов, 1982; Шепель, 1992 и др.). Недоступными для обычного визуального наблюдения являются останки животных, например сурков (*Marmota camtschatica*), погибших во время зимней спячки от недостаточной упитанности или, возможно, несовершенной терморегуляции в своих убежищах (Тавровский и др., 1971). Эти же авторы сообщают о гибели сурков в результате случайных падений с крутых и обрывистых склонов в долине р. Лены. Вдобавок мелкие зверьки нередко просто тонут на переправах от обычной усталости и переохлаждения, особенно во время сильных ветров (Морозов, 1970; Ошмарин, Пикунов, 1990), и их тела не всегда выносятся на берег. Неопределенной представляется и возможность наблюдать все трупы утонувших крупных животных, например, загнанных хищниками на незамерзающие перекалы (Федосенко, 1986) или непрочный лед (Новиков, 1993). Наконец, какая-то доля животных гибнет и в результате несчастных случаев (см. выше о сурках), в том числе и самых нелепых. Например, смерть молодого орлана-белохвоста (*Haliaeetus albicilla*), попавшего головой в расщелину сучьев и повисшего на дереве под гнездом (Тугаринов, Бутурлин, 1911). Хотя все эти причины оставляют, по-видимому, большее число визуально наблюдаемых свидетельств гибели животных, тем не менее, даже представленные факты заставляют усомниться в достижимости поставленной нами цели – получить адекватные оценки гибели зверей и птиц по результатам учета их останков. Можно, однако, указать и на иную группу фактов.

Специфический тип внешнего покрова птиц (их оперение) должен играть по выражению Ю.П. Губаря (лич. сообщ.) «сигнальную» роль в обнаружении останков, т.к. любой сильный удар когтями, клыками, дробового или пулевого заряда, предшествующий гибели птицы, выбивает некое количество перьев, как это красочно описано, например, М.Н. Кореловым (1962). При попадании этих перьев на землю их вполне способен заметить учетчик. Кроме того, все пернатые хищники в той

или иной мере предварительно обрабатывают добытых ими жертв (Штегман, 1937; Пукинский, 1977). В местах такой обработки останки животных, включая мелких зверьков и особенно птиц, какое-то время сохраняются вполне доступными для наблюдения.

Крупные пернатые хищники (орлы, филин) даже при поедании таких совсем не мелких птиц как тетерев (*Lyrurus tetrix*), крякva (*Anas platyrhynchos*), лушь (*Circus* spp.) способны заглатывать не только второстепенные (Ушков, 1949а), но и первостепенные маховые перья, иногда вместе с фалангой второго пальца (Ушков, 1949б). Тем не менее, при поглощении ими небольших пернатых, включая наиболее мелких воробьиных (*Passeriformes*) или мелких зверьков (*Micromammalia*), в местах добычи и обработки жертв могут оставаться хотя бы небольшие фрагменты тел. В пользу этого свидетельствуют наблюдения за питанием беркута (*Aquila chrysaetos*), могильника (*A. heliaca*) и степного орла (*A. rapax*) в Московском зоопарке (Борщевский, неопубл.): в точках поедания ими перепелов (*Coturnix japonensis*) всегда остаются хотя бы отдельные выдернутые, оторванные и/или сломанные перья, от крыс (*Rattus* spp.) – небольшие фрагменты шкурок. Аналогичные сообщения можно найти и среди опубликованных материалов (Керданов, Прокофьева, 1992). Кроме того, мелкие воробьиные вообще не часто отлавливаются крупными пернатыми хищниками (Донауров, 1948; Теплов, 1948; Шепель, 1992), т.к., по мнению В. Олссона (Olsson, 1979), не являются для них легкой добычей и становятся жертвами в основном ослабленными травмами и/или болезнями. Хотя, в питании филина изредка отмечаются такие виды как московка – *Parus ater*, зеленушка – *Chloris chloris*, снегирь – *Pyrrhula pyrrhula* (Шепель, 1992), а для Финской Лапландии известен, например, случай добычи беркутом самки (с гнезда) редкой для тех мест горной трясогузки – *Motacilla cinerea* (А.С. Гилязов, лич. сообщ.).

Пойманных птиц ощипывают (и/или обгрызают, обкусывают перья) и многие хищные млекопитающие (Портенко и др., 1963). Так, в желудках лисиц обнаруживаются в основном не целые перья, а именно перьевые очины мелких птиц (Чиркова, 1928), что указывает на вероятность наблюдать верхние части перьев таких жертв в местах их обработки этим хищником. И эта вероятность вполне реализуема: перья даже таких мелких птиц, как, например, овсянка (*Emberzia* spp.) или подорожник (*Calcarius lapponicus*) удается регистрировать среди останков пищи лисицы и песца (*Alopex lagopus*) (Романов, 1941; Иванова, 1962). Небольшую предварительную обработку пойманных птиц проводит росомаха (*Gulo gulo*), обкусывая и выдергивая наиболее крупные, плотные перья (Б.В. Новиков, лич. сообщ.). В Тверской области А.Д. Поярков (лич. сообщ.) наблюдал, как волки, содержащиеся в обширном вольере (огороженный участок леса), несколько раз ловили птиц: зимняка (*Buteo lagopus*), сойку (*Garrulus glandarius*), дроздов

(*Turdus* spp.). Во всех случаях от пойманных и съеденных пернатых оставались перья, в первую очередь наиболее крупные: маховые, рулевые, кроющие боков и спины (от зимняка сохранились и крылья). Молодых дроздов волки, похоже, очищали и от более мелких перьев. В тоже время наблюдения за свободно живущими волками в естественных условиях Калужской, Орловской и Воронежской областей свидетельствуют о поглощении мелких птиц (слетков дроздов) как волчатами, так и взрослыми особями без предварительной обработки, т.е. в полном оперении (Х.А. Эрнандес-Бланко, лич. сообщ.). По мнению этого специалиста, групповой образ жизни волков не способствует медлительности при обработке корма, и очистка пойманной птицы от оперения рассматривается им лишь предположительно и только в отношении одиночных волков, либо особей высокого социального ранга.

В июле 2010 г. нам пришлось наблюдать следующую картину (Борщевский, неопубл.). Один из трех содержащихся в Московском зоопарке гималайских медведей (*Ursus thibetanus*) поймал неосторожно пролетавшего рядом голубя (*Columba livia*). Доминантная особь тут же кинулась отнимать добычу, и во время короткой схватки хищники разорвали птицу, при этом каждый из трех зверей остался с небольшим куском. После этого они разбежались в разные концы вольера, и каждый медведь поедал свои крохи очень внимательно (возможно потому, что это была не просто личная добыча, а доставшаяся с боем). Один из них расположился так, что были видны все нюансы его поведения: зверь обкусывал и/или обрывал некоторые перья, выплевывая их, и, фыркая, пытался сдуть те, что прилипали к морде. Спустя несколько минут о голубе напоминали полтора-два десятка перьев, хорошо видных на бетонном полу вольера. Следовательно, при добыче даже крупными плотоядными млекопитающими птиц среднего размера (голуби, сойки, дрозды) некие свидетельства гибели, в первую очередь перья, все же могут оставаться доступными для наблюдения, хотя появление таких останков зависит, по-видимому, от многих обстоятельств. Уверенных указаний на аналогичную сохранность останков мелких птиц получить не удалось.

При первичной обработке и поедании пернатыми хищниками зверей и птиц непосредственно в воздухе, во время полета, останки могут попадать на воду и, как отмечалось выше, оказываться недоступными для наблюдателя, например, добыча сапсаном (*Falco peregrinus*) песочника (*Calidris minutilla*) в 50 милях от берега (Дементьев, 1951a). Но такое же поведение хищника над сушей, например, зимняка, снимавшего шкурки и отчленявшего кишечника от тушек красно-серых полевок (*Clethrionomys rufocanus*) (все манипуляции в воздухе, В.Н. Калякин, лич. сообщ.), делает останки вполне доступными для наблюдения. Избегая kleптопаразитизма со стороны лисицы, куница может поедать в кронах деревьев добычу, пойманную на земле (Руковский,

1981). Однако и при таком поведении хищников упавшие на землю остатки трапезы могут быть вполне доступны для наземного наблюдателя.

Как отмечалось выше, относительно крупные жертвы четвероногими хищниками утилизируются не полностью и частично прячутся. В сходной ситуации хищные птицы также расчлняют крупную добычу: что-то относят в гнездо, оставшуюся часть иногда поедают сами (обычно не целиком), а чаще просто бросают. Брошенные останки добычи часто растаскиваются другими, менее удачливыми хищниками, в том числе четвероногими (Калякин, 2009б), а также птицами, например, врановыми (Corvidae), чайками (Laridae), поморниками (Stercorariidae), соколообразными (Falconiformes), совами (Strigiformes) и целым рядом мелких пернатых (Приклонский, 1960; Гаврин, 1962; Кишинский, 1980; Бибиков, Матюшкин, 1985; Лобков, Нейфельд, 1986; Руковский, 1988; Формозов, 2006 и др.).

Создание запасов корма предполагает их последующее использование, в том числе и поедание чужих запасов. Поэтому доступными для наблюдения могут оказаться как брошенные, так и спрятанные хищниками фрагменты добычи. В частности направленный поиск не только остатков трапезы волков, но именно волчьих кладовых отмечен как для росомахи, так для лисицы и даже куницы (Семенов, 1979). Хищением чужих запасов не брезгует и орлан-белохвост. Так, для Дарвинского заповедника установлено, что орлан нашел одну из добытых лисицей и спрятанных в снегу домашних кур, отнес ее на соседний лесной остров, где на небольшой поляне (в 0,9–1,0 км от деревни) останки и были найдены учетчиком (Боршевский, неопубл.). Весьма вероятно, что таким же образом становятся доступными для наблюдения останки спрятавшихся, затаившихся перед смертью раненных, больных или старых животных (например, зайцев, Попов, 1960). Развитое обоняние и сам тип кормового поиска многих куньих – методичное обследование укромных пустот под снегом, валежником, в дуплах, в межкорневых полостях пней, в различных трещинах и т.п. – позволяет считать, что останки большинства затаившихся и погибших животных будут найдены и хотя бы частично извлечены из недоступных мест. Да, возможно, что найденное сразу будет перепрятано, но, вероятно, лишь до следующего обнаружения иным хищником или некрофагами.

Напомним также, что в ряде случаев хищники добывают свои жертвы, совершенно не поедая их (Зарудный, 1910; Гептнер и др., 1967; Гордиук, 1986; Калякин, 1989; 2009б; Прокофьева, 2003 и др.). Одна из вероятных причин такого поведения – нестабильная кормовая обстановка, которая часто провоцирует хищника на убийство большего количества добычи, чем он способен использовать (Дементьев, 1951а; Данилов и др., 1979; Терновский, 1977; Калякин, 1989 и др.). В некото-

рых случаях сапсан может не поедать убитых им воронов (*Corvus corax*), зимняков и, вероятно, других хищных птиц (В.Н. Калякин, лич. сообщ.). По мнению этого специалиста, причиной такого поведения может, вероятно, служить желание устранить возможный источник опасности и/или потенциального пищевого конкурента.

Образовавшись на месте гибели животного и/или в точке разделки хищником своей жертвы, останки погибших животных должны какое-то время просуществовать, т.е. экспонироваться для наблюдения. Без этого их регистрация учетчиком невозможна. И именно сохранность останков, некая продолжительность их существования в природе в виде, доступном для наблюдения, является еще одной основой предлагаемого нами метода. Поскольку разложение различных органических веществ происходит с разной интенсивностью (Одум, 1986), очевидно, что и сохранность разнородных останков должна быть неодинаковой: мягкие ткани разлагаются быстрее, чем, например, кости и шерсть (Насимович, 1985). Существенную роль в разложении останков играют насекомые (Акопян, 1953). Немаловажен и размер самих видов-жертв (Формозов, 2006): чем крупнее особь, тем крупнее и прочнее ее скелет, ткани и покровы, и тем больше времени необходимо деструкторам на их утилизацию. Крупные останки должны медленнее закрываться растительным опадом, возобновляющейся напочвенной растительностью и грунтом от деятельности роющих животных (муравьев – *Lasius flava* F., крота – *Talpa europea*, водяной полевки – *Arvicola terrestris* и др.). При общей размерной зависимости между хищником и его жертвами (Дементьев, 1940; Гептнер и др., 1967) степень сохранности останков должна в определенной мере зависеть и от состава региональной фауны, а также от общей кормовой обстановки: в периоды острого кормового дефицита хищники «добывают» такие части тела жертв, которые обычно ими не поедаются (Терновский, 1977; Формозов, 1981б; Руковский, 1985; Гордиук, 1986 и др.). Из-за различной активности грибов и бактерий в разных условиях среды (Олейников и др., 1979) сохранность останков может меняться в зависимости от мест их расположения, что отмечалось, например, для сохранности погадок хищных птиц (Приклонский, 1960; Шепель, 2008).

Таким образом, даже на основании этого небольшого обзора мы должны констатировать, что гибель многих особей некоторых видов животных, вероятно, совсем не оставляет материальных свидетельств, или же эти свидетельства оказываются почти незаметными и быстро исчезающими. Напротив, останки других видов могут сохраняться вполне заметными более или менее длительное время. Свой отпечаток на появление и сохранность останков должны накладывать конкретные условия среды: биотопические, хронологические (годовые, сезонные), фаунистические и т.д. Следовательно, предлагаемый нами подход требует неких существенных ограничений. Ниже мы попытаемся

найти их, сформулировать и аргументировать, опираясь при этом на анализ собранного нами полевого материала. Таким образом, ***одной из главнейших задач*** нашей работы является составление некоего списка потенциальных видов-жертв (групп видов) и условий среды, для которых на основании маршрутного учета останков животных можно получить адекватное представление о количестве гибнущих особей.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

3.1. Общий подход

Он заключался в поиске и описании останков зверей и птиц, гибель которых повлекли любые обстоятельства. Однако никаких специальных поисковых маршрутов нами не закладывалось. Регистрация останков велась попутно с другими основными работами – главным образом маршрутными учетами животных, в основном птиц, а так же в процессе любых других перемещений пешком по лесным ландшафтам, которые нам приходилось совершать по самым разнообразным причинам.

Также как и результаты большинства учетных работ, проводимых в процессе маршрутного обследования территории, результаты наших исследований характеризуются количеством объектов учета (т.е. останков конкретных видов животных или групп видов), длиной маршрутов и шириной учетной полосы. Эти переменные дают возможность оценить встречаемость останков на единицу длины маршрута и плотность их расположения на обследованной площади. Разумная экстраполяция последней оценки позволяет установить численность погибших животных на конкретной территории. Полный список характеристик, которые документировались при обнаружении учетчиком останков, а также указания на способы обработки собранного материала, представлены ниже (разделе 3.3).

Методологический подход к анализу и интерпретации полевых материалов вполне тривиален – сравнение эмпирических оценок с теоретически возможными: позаимствованными из литературы, базирующимися на обычном здравом смысле и нашем полевом опыте. С доступной детальностью мы старались проанализировать все отклонения от теоретически возможной «нормы», которые по тем или иным соображениям представлялись значимыми для трактовки полученных результатов. В ряде случаев для выявления «нормы» приходилось прибегать к анализу данных, позаимствованных из литературных источников, обычно – к их логической систематизации и краткому синтезу.

При анализе полевых материалов мы не прибегали к использованию многомерных статистических процедур. Во-первых, потому что в подавляющем большинстве случаев эмпирические вариационные ряды сильно уклонялись от нормального распределения; их корректное выравнивание осложнялось большим количеством нулевых значений. Кроме того, сама оправданность такого выравнивания, судя по некоторым заключениям «безымянных» рецензентов на наши предыдущие публикации и неопубликованные рукописи, видится совсем не бесспорной (мы разделяем эту точку зрения). К тому же небольшие объемы данных, представленные в ряде случаев глазомерными оценками, являли собой очевидный диссонанс со сложностью процедур многомер-