

Государственное  
бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального  
образования "Сургутский государственный университет Ханты-Мансийского  
автономного округа - Югры"

На правах рукописи  
УДК 599.742.41



Переясловец Владимир Михайлович

**ЭКОЛОГИЯ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA L.*)  
ЮГАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

03.02.04 – Зоология

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
профессор  
Стариков Владимир Павлович

Сургут – 2017

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
Глава 1. СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ СОБОЛЯ В РОССИИ И ЕГО ИЗУЧЕННОСТИ .....	9
Глава 2. ПРИРОДНО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	17
2.1. Физико-географическая характеристика района исследований .....	17
2.1.1. Рельеф и почвы.....	18
2.1.2. Гидрологические условия.....	21
2.1.3. Климат.....	25
2.1.4. Растительность.....	26
2.2. Современное состояние лесного фонда заповедника "Юганский" .....	29
Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	34
Глава 4. ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ МЕСТООБИТАНИЙ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ИХ ПРЕДПОЧТЕНИЯ СОБОЛЕМ.....	40
Глава 5. КОРМОВАЯ БАЗА И РАЦИОН СОБОЛЯ.....	65
Глава 6. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ СОБОЛЯ ЗАПОВЕДНИКА "ЮГАНСКИЙ" .....	84
6.1. Динамика численности соболя и ее цикличность.....	84
6.2. Влияние факторов среды на динамику численности популяции соболя.....	102
ВЫВОДЫ.....	116
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....	118
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	141

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Соболь (*Martes zibellina* L., 1758) – это уникальный вид отечественной фауны охотничьих животных, ареал которого практически полностью лежит в границах Российской Федерации, где сосредоточено около 95% его мировых запасов. Территория, на которой встречается соболь, охватывает около 750 млн. га, а лесная площадь, заселенная его популяциями, достигшими промысловой плотности, составляет около 550 млн. га (Бакеев и др., 2003; Ломанова и др., 2010). Ценный мех, обладающий высокой стоимостью и пользующийся постоянным спросом, как на внутреннем, так и на международном рынке, стал основной причиной интенсивной эксплуатации вида, история которой насчитывает сотни лет. Поставившее на грань существования вида бесконтрольное хищническое истребление соболя стало основной причиной катастрофического падения его численности к началу XVII века. Глобальная депрессия численности этого вида растянулась почти на триста лет. И только во второй половине XX века в результате многолетней работы в масштабах всего государства численность популяций соболя была восстановлена до промысловой практически в пределах всего его прежнего ареала.

В настоящее время, по экспертным оценкам, запас этого вида в России составляет до 1,5 млн. особей (Ломанова и др., 2010). Соболь занимает главное место в пушных заготовках большинства районов Сибири и Дальнего Востока, составляя до 80% стоимости всей заготавливаемой и реализуемой пушнины. Большой спрос на мех соболя стимулировал скачкообразный рост его продаж на международных пушных аукционах в Санкт-Петербурге – от 330 тысяч шкурок в 2008 г. до рекордных 719 тысяч в 2013 г. (Вайсман, 2015). Промысловая нагрузка на популяции соболя значительно выросла, как по интенсивности охоты, так и по площади облавливаемых территорий. Слабый контроль надзорных органов за

соблюдением охотничьего законодательства стимулирует рост браконьерства и несоблюдение квот и лимитов по добыче этого хищника.

А главной задачей охотничьего хозяйства страны является вечное и неистощительное природопользование, основанное на охране природы и рациональном использовании ресурсов промысловых животных (в том числе и соболя) (Синицын, 2006). Рациональное использование ресурсов соболя должно основываться на определении норм эксплуатации отдельно по ландшафтно-географическим популяциям, на ежегодном контроле состояния их численности, демографической структуры и уровня воспроизводства. Большое значение также имеют различные природоохранные мероприятия. Традиционное природопользование (охота, рыбная ловля, сбор дикоросов) в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре является одним из основных направлений производственной деятельности и источником существования сельского населения, в том числе и малочисленных народов Севера. В связи с этим значение промысловой охоты (в первую очередь на соболя) в экономике региона очень велико. Большинство промысловых хозяйств ХМАО – Югры существует только за счёт заготовок шкурок соболя. В итоге нерациональной эксплуатации ресурсов соболя на протяжении последних лет в отдельных регионах произошло сокращение запасов соболя и снижение уровня его использования. Только за один сезон на рубеже 2013–2014 гг. уровень его добычи снизился почти на четверть. Это может служить негативным сигналом о начале депрессии популяций, вызванной чрезмерной промысловой нагрузкой (Вайсман, 2015).

Дополнительное негативное влияние на численность соболя оказывает масштабное уничтожение его местообитаний в результате индустриализации и урбанизации Западной Сибири. Поэтому в настоящее время особенно актуальны вопросы изучения, охраны и рационального использования его региональных популяций. Также исследования популяционной биологии соболя стали национальным приоритетом России.

Одной из самых значительных в пределах ХМАО–Югры является юганская популяция соболя. В период 300-летней депрессии численности именно в этом районе сохранились остатки аборигенной популяции соболя, которая в результате охранных мер восстановила свою плотность до промысловой. Большую роль в этом сыграла организация в 1982 г. крупной ООПТ – Юганского заповедника, территория которого занимает 648636 га в междуречье рек Большой и Малый Юган и по всему периметру окружена промысловыми охотничьими участками. Существование крупной природоохранной территории, несомненно, обеспечивает сохранение на прилегающих к ее границам участках численности эксплуатируемой части популяции соболя на высоком уровне, несмотря на интенсивный промысел, ведущийся длительное время. Популяция соболя Юганского заповедника защищена от антропогенного воздействия (ее промысел прекратился 35 лет тому назад) и может рассматриваться как эталонная, существующая в условиях естественного хода природных процессов.

Цель и задачи исследования. Целью работы является выявление региональных особенностей экологии популяции соболя, обитающей в заповеднике "Юганский" и на прилегающих территориях.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) выделить различные типы местообитаний, оценить их степень привлекательности для соболя и основные параметры среды обитания, наиболее для него значимые;
- 2) изучить рацион соболя, а также потенциал и динамику кормовой базы этой популяции;
- 3) провести анализ многолетней динамики численности соболя Юганского заповедника в различных типах местообитаний, а также определить их эталонную емкость по соболю;
- 4) выявить факторы среды, оказывающие влияние на динамику численности популяции и оценить степень их воздействия;

Научная новизна. Впервые проведены непрерывные многолетние комплексные исследования экологии заповедной популяции соболя в условиях равнинной тайги Среднего Приобья. Выделены различные типы местообитаний, определена их экологическая емкость и степень привлекательности для соболя. Изучен рацион юганской популяции соболя, а также потенциал и динамика ее кормовой базы. Впервые проведен анализ многолетней динамики численности популяции соболя в различных местообитаниях и выделены факторы на нее влияющие.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования использованы в реализации федеральных Программ "Соболь" (научные исследования и практические мероприятия по сохранению соболя в России) и Летопись Природы, в различных сводках по состоянию фауны охотничьих животных ХМАО, а также в учебной деятельности Сургутского государственного университета (курсы "Зоология", "Животный мир ХМАО", "Региональные проблемы экологии животных". Кроме того, они могут использоваться для сравнения при ведении на территории ХМАО – Югры мониторинга состояния популяции соболя, выступая в качестве эталонных данных. Результаты работы также расширяют знания по экологии соболя, в том числе по механизмам многолетней динамики численности его популяции и факторам, оказывающим на нее влияние. Их применение может быть полезным при разработке стратегии охраны и рациональной неистощимой эксплуатации ресурсов вида на территории региона, в том числе для целей нормирования добычи соболя в условиях интенсивного промысла.

Положения, выносимые на защиту:

1. Различные типы местообитаний соболя, выделенные на территории Юганского заповедника, в соответствии со своими кормовыми и защитными условиями, обладают разной степенью привлекательности для соболя, что в конечном итоге определяет соответствующий им уровень численности популяции и возможности ее перераспределения.

2. Популяция соболя Юганского заповедника находится в стабильном состоянии и способна поддерживать его на протяжении долгого периода времени. Колебания ее численности вызваны естественными причинами, популяция быстро восстанавливает свою численность до уровня, определяемого экологической емкостью местообитаний.
3. На плотность популяции и динамику численности соболя оказывают влияние складывающиеся в предыдущий год погодные условия и обилие отдельных животных и растительных компонентов его кормовой базы.

Апробация работы. Результаты работы были представлены: на Международной научно-практической конференции, посвященной 55-летию факультета охотоведения и 50-летию первого выпуска биологов-охотоведов Иркутского сельскохозяйственного института (ныне ИрГСХА) (Иркутск, 2005 г.); на XI Международной научно-практической конференции "Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики" (Белгород, 2010 г.); на VIII научно-практической конференции, посвященной памяти А.А. Дунина-Горкавича (Ханты-Мансийск, 2012 г.); на Всероссийской научно-практической конференции "Экология и природопользование в Югре", посвященной 15-летию кафедры экологии СурГУ (Сургут, 2014 г.); на Всероссийской научной конференции с международным участием "Современные проблемы ботаники, микробиологии и природопользования в Западной Сибири и на сопредельных территориях", посвященной 10-летию создания кафедры ботаники и экологии растений и кафедры микробиологии СурГУ (Сургут, 2015 г.); на IV Международной научно-практической конференции "Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия" (Чебоксары, 2015 г.); на Международной конференции "Териофауна России и сопредельных территорий" (X съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2016 г.); на II Международной научной конференции «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 2016 г.); на XIV Международной научно-практической

экологической конференции "Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем" (Белгород, 2016 г.).

Публикации. Основные результаты диссертационной работы отражены в 17 публикациях, в том числе 4 статьях в журналах, включенных в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук и 13 публикациях в сборниках материалов научных конференций, а также сборниках научных трудов Сургутского госуниверситета и Юганского заповедника.

Личный вклад автора. Автор лично участвовал в организации и проведении ежегодных зимних маршрутных учетов на протяжении 28 лет. Из 10953 км учетных маршрутов автором пройдено около 1800 км. Лично проведено 15 полных троплений соболя. Автор лично проводил сбор и анализ материала по питанию соболя, состоянию и динамике его кормовой базы, статистическую обработку данных и подготовку публикаций, вел фотосъемку.

Структура и объём диссертации. Диссертационная работа, изложенная на 140 страницах, состоит из введения, 6 глав, выводов, библиографического списка и приложения. Для иллюстрации работы использованы 26 рисунков и 30 таблиц. Библиографический список включает 204 источника, в том числе 20 иностранных источников и 5 электронных ресурсов.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность и благодарность за научное руководство д.б.н., профессору В.П. Старикову, а также всем сотрудникам кафедры биологии и биотехнологии СурГУ за помощь, оказанную в ходе обучения в аспирантуре. Кроме того, автор выражает огромную благодарность всем сотрудникам ФГБУ "Государственный природный заповедник "Юганский" (бывшим и действующим) за помощь в сборе научного материала и те нелегкие, но интересные и полные приключений годы, плечом к плечу проведенные в суровой сибирской тайге.

## Глава 1. СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ СОБОЛЯ И ЕГО ИЗУЧЕННОСТИ В РОССИИ

Соболь – это широко распространенный вид, населяющий обширный спектр лесных местообитаний с преобладанием хвойных пород деревьев. Подавляющая часть его мировых запасов сосредоточена на территории Российской Федерации, в границах которой лежит почти весь его ареал. Кроме России, соболь встречается еще на территории 5 стран – в Монголии (Clark et al., 2006), Китае (Buskirk et al., 1994; Ma, Xu, 1994), Северной Корее (Won, Smith, 1999), Японии (Proulx et al., 2004; Murakami, 2000), а также Казахстане (Тимофеев, Надеев, 1955; Насимович, 1973, В.Г. Монахов, 2015). Численность популяции соболя, в пределах Российской Федерации, в настоящее время составляет около 1,5 млн. особей (Ломанова и др., 2010). Ежегодные заготовки его ценного меха насчитывают сотни тысяч шкурок, достигнув в 2013 г. (только по официальным данным) рекордных 719 000 штук (Вайсман, 2015).

Соболиный промысел ведется сотни лет и достаточно плотно переплетен с историей становления и расширения российского государства. В прошлом пушнина, особенно ценный мех соболя, играла важную роль в экономике, как небольших племен, так и достаточно крупных княжеств, выступая в качестве товара, платежного средства или налогового бремени. Она была востребована не только на внутреннем рынке, но и выступала ценным эксклюзивным товаром в межгосударственных торговых связях развивающегося Московского государства со странами Западной Европы, Скандинавии и Востока. Поскольку соболиные шкурки стоили огромных по тем временам денег, они были доступны только высшей знати, запросы которой обслуживали купцы-путешественники. Для закупки пушнины на территорию современной России направлялись по земле и по воде экспедиции, чьи успешные торговые операции стимулировали рост

промысла соболя. Персидские, турецкие, английские, голландские и прочие купцы скупали соболью пушнину по весьма высоким ценам, которые колебались на русском рынке в зависимости от качества и цвета меха. Стоимость шкурок (наиболее ценился в соболе черный оттенок) менялась от 10 до 300 рублей за "сорок" (связку из 40 шкурок). Самыми ценными были черные соболя с сединой, чьи шкурки стоили от 5 до 20 рублей, при цене хорошего дома в 10 рублей, а средней лошади в 2 рубля (Волынец, 2014).

Прибыль Российского государства от торговли пушниной достигала огромных значений и была сопоставима с доходами современной России от торговли углеводородами. К середине XVII века доля пушнины в формировании доходной части бюджета страны составляла по разным источникам от 20 до 50% (Волынец, 2014; Вайсман, 2015). Все это стимулировало масштабную экспансию десятков тысяч русских первопроходцев на восток за Урал, что повлекло за собой присоединение к Московскому государству обширнейших территорий, в том числе и современного района расположения Юганского заповедника. Походы в Югру и Самоядь Москва организовывала в 1465, 1483, 1499–1500 гг., что повлекло за собой не только подчинение правящих там князей, но и обложение местного населения ясаком, львиную долю которого составляли соболиные шкурки (Павлов, 1972, 1974).

Интенсивный масштабный бесконтрольный промысел привел к резкому снижению численности соболя практически по всему ареалу уже к концу XVII века (Программа "Соболь"..., 2002). Спад численности произошел за сравнительно короткий период. Русский соболиный промысел в северных регионах длился около 90 лет, причем 60 из них он носил хищнический характер, когда уровень добычи многократно превышал уровень воспроизводства (Хлебников, 1977). Обеспокоенные оскудением такого источника дохода российские власти стали предпринимать первые шаги по охране соболя. Указами различного уровня вводились запреты на промысел соболя русскими промышленниками во многих регионах: в 1650 г.

– по реке Кеть, в 1656 г. – по многим притокам р. Ангара, в 1678 г. – в Якутии по рекам Лена, Витим и многим другим (Бакеев и др., 2003). Политика введения запретов добычи соболя в отдельных регионах Российской империи проводилась вплоть до начала XX века.

Изучение состояния популяций соболя, его экологии и биологии в то время носило зачаточный характер. Большинство наблюдений (весьма ценных для того времени) издавалось в виде отчетов и книг авторов, описывавших состояние различных природных ресурсов многих труднодоступных районов России. В отношении изучения обского Севера и Среднего Приобья титаническую многолетнюю работу провел А.А.Дунин-Горкавич (1995, 1996). В трехтомнике "Тобольский Север" имеются интересные данные, характеризующие распространение соболя, специфику его промысла и роль этого вида в экономике края.

На рубеже XIX и XX веков последовала еще более глубокая, чем в XVII веке, депрессия численности соболя (Бакеев и др., 2003). Царским правительством был принят закон о полном запрете промысла соболя и сделаны первые шаги по организации именно соболиных заповедников. Однако, первые эффективные мероприятия по изучению, охране и восстановлению численности соболя были проведены уже в советский период, после окончания революционных событий 1917 г., гражданской войны и окончательного становления СССР. Среди первоочередных шагов в этом направлении предлагалась организация заповедников и заказников, учет районов обитания соболя, а также ограничение промыслового пресса на его популяции в разных районах путем введения многолетних запретов на добычу (Доппельмаир, 1926; Соловьев, 1926; Житков, 1937). Многочисленные заказники и несколько крупных заповедников (Баргузинский, Кондо-Сосьвинский и др.), организованные к 1930 г. в разных частях ареала соболя, не только сыграли свою роль в поддержании численности соболя, но и стали региональными центрами по изучению его экологии и биологии. В них закладывались принципы многолетних

наблюдений за состоянием компонентов природных комплексов, велись регулярные долговременные исследования растительного и животного мира. Изучались как природные комплексы в целом, так и отдельные виды, в том числе и соболь. Огромный и ценный научный материал, раскрывающий особенности местных популяций соболя, собран в таких заповедниках, как Кондо-Сосьвинский (Васильев и др., 1941; Раевский, 1947 и др.), Печоро-Илычский (Юргенсон, 1947; Теплов, Теплова, 1947; Теплов, 1960; Сокольский, 1967 и др.), Баргузинский (Доппельмаир, 1926; Фаворский, 1935; Тимофеев, 1948; Гусев, 1958,1960; Черников, 1974 и др.) и многих других.

Большим открытием послужили опыты и наблюдения профессора П.А. Мантейфеля, организованные в Московском зоопарке. Ему впервые удалось установить, что сроки спаривания соболей приходятся на июнь – июль, а беременность длится около 9 месяцев (Мантейфель, 1929, 1934). К середине 1930-х гг. после почти трехсотлетней депрессии, когда на огромной территории соболь, как вид, был на грани исчезновения, наметились первые признаки улучшения состояния его популяций. На государственном уровне было принято решение о придании задаче увеличения численности соболя до промыслового высокого приоритета. К процессу изучения биологических и экологических особенностей соболя были привлечены большие силы учёных, работавшие практически во всех регионах, где ещё сохранялись популяции соболя. Работы Д.К. Соловьева, Б.М. Житкова, Г.Г. Доппельмаира, П.А. Мантейфеля, В.Н. Скалона и других выдающихся исследователей не только заложили основы советского охотоведения, но и в большой мере способствовали успешности работ по восстановлению численности соболя и организации рациональной эксплуатации его запасов. Также были спланированы и осуществлены масштабные работы по восстановлению ареала соболя путем искусственного расселения на огромных территориях бывшего обитания вида и проведены различные природоохранные мероприятия.

Искусственное расселение соболя было признано одной из необходимых мер по восстановлению его популяций (Гусев, 1971; Бакеев, Г. И. Монахов, 1981). С 1901 по 1970 гг. было расселено 19 187 голов (В.Г. Монахов, 1995). Совместно с начавшимся в 1940-х гг. естественным расширением ареала и ростом численности соболя в сохранившихся природных очагах, вызванным комплексом факторов различного характера, искусственное расселение оказало решающее воздействие в заселении этим видом пустующих таежных угодий.

Проводились реакклиматизационные работы и в нашем регионе. В прошлом с его территории в казну государства поступало немало пушнины (в том числе и соболя), как в виде добычи вольных промышленников, так и в виде ясака (Чугунов, 1915; Дунин-Горкавич, 1996). И именно в глухих труднодоступных местах, в бассейнах рек Конда и Малая Сосьва, Салым, Большой Юган, сохранялись естественные очаги – рефугиумы обитания соболя даже в годы его многолетней депрессии численности. Благодаря ряду природоохранных мер (в том числе многолетним запретам промысла) численность зверька во многих районах Югры, смогла восстановиться естественным путем, за счет расселения аборигенного соболя. И только на правобережье Оби, в очень разреженной вахо-аганской группировке, было проведено расселение восточносибирских соболей (В.Г. Монахов, 1995). К 1970-м гг. ресурсы соболя в пределах страны были, в основном, восстановлены до промысловой численности (Бакеев и др., 2003).

Интенсивная эксплуатация требовала тщательного контроля за численностью и половозрастным составом популяции соболя, а также изучения экологических особенностей региональных группировок. Большую работу в этом направлении провели сотрудники ВНИИОЗ г. Киров в ходе реализации Программы "Соболь" (научные исследования и практические мероприятия по сохранению соболя в России). Основные задачи Программы предусматривали изучение и мониторинг соболиных угодий, оценку ресурсов вида, слежение за динамикой численности, контроль за

использованием запасов соболя и другие вопросы, направленные на неистощительное использование популяции соболя (Синицын, 2006). Анализ собранной информации представлен в ряде публикаций (Бакеев, Синицын, 1998; Синицын, 2007, 2012 и др.).

Численность и состояние популяции соболя на северо-западной границе его ареала изучали сотрудники Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Печоро-Илычского заповедника (Теплов, 1960; Сокольский, 1967; Язан, 1972; Полежаев, 1989 и др., Мельничук, 2007). Западная и южная границы ареала соседствуют с районами, населенными лесной куницей, взаимоотношения которой с соболем интересовали многих исследователей (Бакеев, 1978; Граков, 1981; Полежаев, 1989 и др.) По району Урала и Зауралья также представлено много информации (Павлинин, 1963; Полузадов, 1973; В.Г. Монахов 1983,1995, 2000, 2006, 2007 и др.). Хорошо изучены популяции соболя Обь-Енисейского междуречья (Крючков, 1971; Надеев, Крючков, 1973; Пастухов 2006, 2013 и др.), енисейские и западно-сибирские (Соколов и др., 1962; Соколов, 1979, 1987, 2001, 2007; Хлебников, 1977; Петренко, 2007 и др., Леонтьев, 2006, 2009; Зырянов, 2006, 2012 и др.), алтайские (Надеев, 1973 и др.; Собанский, 1988, 2001;). Много материала по соболю Якутии (Тавровский, 1958, 1973; Сафронов, 2006; Сафронов, Аникин, 2000; Сафронов и др., 2011; Седалищев и др., 2011; Захаров, Сафронов, 2012 и др.), Дальнего Востока (Кучеренко, 1971; Лавов, 1973 и др.), Камчатки (Вершинин, 1948, 1963, 1964).

Состояние популяции и экология знаменитого баргузинского соболя изучалась на протяжении десятилетий (Гусев, 1958, 1960, 1971; Г.И. Монахов, 1966; Черников, 1970, 1974; 2006; Дворядкин, Тронин, 1981; Ипполитов, 2009; В. Г. Монахов, 2012, 2013; Носков, Овдин, 2012 и др.).

В разных литературных источниках рядом исследователей выделяется от 2 до 30 подвидов соболя (Lariviere and Jennings, 2009; Monakhov, 2011; Wozencraft, 2005). В.Г. Гептнер с соавторами (1967), анализируя собранную на тот момент информацию, выделял следующие подвиды соболя:

тобольский, алтайский, кузнецкий, енисейский, саянский, ангарский, тунгусский, илимпийский, баргузинский, витимский, чикойский, якутский, уссурийский, шантарский, камчатский и курильский. В ходе ревизии систематики вида другими учеными оспаривалось такое большое количество подвидов (Тавровский, 1959; Павлинин, 1963). В других источниках выделяется 4 подвида соболя – тобольский, алтайский, сахалинский, камчатский (Бакеев и др., 2003). Большинство исследователей едины во мнении о наличии у тобольского соболя комплекса присущих только ему особенностей, позволяющих выделять его в отдельный подвид.

Тобольский соболь (*Martes zibellina zibellina* Ognev, 1925) относится к самым светлым и одним из самых крупных соболей (Сидоров и др., 2009). В его ареал входит Предуралье, Урал и Зауралье. С востока он ограничивается широкими поймами рек Обь и Иртыш. Именно этот подвид обитает на территории Юганского заповедника, находящегося в 100 км к югу от широтного отрезка Оби. Междуречье рек Большой и Малый Юган (в настоящее время район расположения заповедника "Юганский") лежит в труднодоступной и удаленной от крупных населенных пунктов местности. В прошлом (до организации в 1982 г. в этом районе государственного природного заповедника) на этой площади располагалось около 40 охотничье-промысловых участков, на которых добывалась большая доля соболей, заготавливаемых по всему округу.

Эту огромную площадь можно отнести к малоисследованной в отношении соболя. Из современных ученых, занимавшихся изучением состояния популяции соболя, учетными работами и сбором биологического материала в районе Юганского заповедника, выделяется В.Г. Монахов. Собранные и проанализированные им данные обобщены в ряде публикаций, освещающих распространение, половозрастную структуру популяции соболя и ее краниологические особенности (Монахов, 1984; 1986; 1998; 2000 и др.). Также огромная работа проведена в отношении выявления роли реакклиматизированных в нашем регионе соболей в восстановлении общей

численности этого вида, а также их влияния на морфологические изменения в размерах и окраске меха аборигенных популяций (Монахов, 1984; 1995; 2006).

Тем не менее региональные исследования популяционной экологии соболя, в том числе на среднетаежном Обь-Иртышском междуречье, оставались явно недостаточными. Это определило продолжение и развитие нами таких исследований. Сбор материала по численности и экологии соболя на территории Юганского заповедника начат с организации научного отдела заповедника в 1984 г. С 1988 г. проводятся ежегодные учетные работы, а также ведется наполнение базы данных, позволяющей раскрывать региональные особенности местной популяции соболя. Анализ этих сведений позволил выявить характер динамики численности охраняемой популяции соболя (Переясловец, 2006, 2010; Переясловец, Стариков, 2016 и др.), ее биотопическое распределение (Переясловец, 1998, 1999, 2012). Изучался состав рациона соболя, его кормовая база (Переясловец, 2014, 2015; Переясловец, Стариков, 2016), поведенческие аспекты в различных условиях (Переясловец, 2005, 2007). Кроме того, оценивалось влияние различных факторов на динамику численности популяции соболя (Переясловец, 2015, 2016; Переясловец, Стариков, 2016).

## Глава 2. ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Физико-географическая характеристика района исследований

Наши исследования проводились на территории государственного природного заповедника "Юганский", в пределах его охранной зоны, а также в прилегающих районах.

Идея создания крупного заповедника в Западной Сибири возникла давно и была отражена в различных научных планах. Наиболее актуальным среди них был признан предложенный в 1974 г. профессором Б.А. Кузнецовым крупный таежный заповедник в южной части Сургутского района Тюменской области. В 1976 г. Центральная проектно-изыскательская экспедиция Главохоты РСФСР (при участии З.У. Танкачеева, И.Н. Чернигова, Ф.Р.Штильмарка и др.) обследовала бассейн реки Большой Юган, наметив границы ныне существующего заповедника (Заповедники Сибири, 1999). 31 мая 1982 года Совет Министров РФ постановил учредить Юганский заповедник на площади 648636 га.

Центральная усадьба заповедника находится в с. Угут, в 98 км от районного центра – г. Сургута. Она отстоит от северной границы заповедника на 25 км. Заповедник располагается в южной части Ханты-Мансийского автономного округа на территории Сургутского района. Протяженность его границ – около 540 км. По всему периметру установлена охранная зона шириной 2 км и площадью 98893 га.

Территория заповедника представляет собой единый компактный массив, расположенный в междуречье рек Большой и Малый Юган и

простирающийся с севера на юг на 85 км и с востока на запад – на 76 км. Территория заповедника разделена на три участка – Негусьяхский, Малоюганский и Тайлаковский. На протяжении всех своих границ заповедник соседствует с Юганским лесхозом. На всей территории заповедника запрещены:

- все виды лесопользования;
- изыскательские работы и разработка полезных ископаемых;
- строительство различных коммуникаций;
- охота, рыбалка, сбор дикоросов;
- посещение территории посторонними лицами.

Данный режим обеспечивается сотрудниками отдела охраны. Заповедник "Юганский" служит эталоном типичной средней тайги и способен в течение неограниченного времени функционировать в качестве саморегулирующей экосистемы.

#### 2.1.1. Рельеф и почвы

По схеме геоморфологического районирования исследуемая территория относится к Обь-Иртышскому району Среднеобской области южной геоморфологической провинции в пределах Западно-Сибирской равнины (страны).

Большая часть равнины лежит в пределах герцинской Западно-Сибирской плиты. Геологический разрез на территории заповедника имеет двухъярусное строение. Фундаментом служит толща древних допалеозойских и палеозойских кристаллических пород. Фундамент покрыт относительно рыхлыми морскими и континентальными мезо-кайнозойскими отложениями (глины, песчаники и др.). Их мощность повсеместно превышает 1 км, а в некоторых впадинах достигает 3–4 км (Обоснование организации..., 1981).

В прошлом территория страны подвергалась многократным опусканиям и была областью аккумуляции рыхлых аллювиальных,

ледниковых и озерных отложений, суммарная мощность которых в центральных районах достигает 200–250 метров (Гвоздецкий, 1968).

В четвертичное время часть равнины подвергалась оледенениям. Наиболее мощным из них было самаровское оледенение, из отложений которого сложены междуречья районов, лежащих в промежутке между 58–60° и 63–64° с.ш.

Орографически хорошо выражено опускание плиты к центру (Юганская впадина) и ее приподнятость по краям. Тектоническое движение происходило с малой амплитудой, поэтому максимальные высоты поднятий достигают 200–250 м в периферических частях западносибирской равнины, а в ее центре и на севере они сменяются понижениями до 100–150 м (Раковская, Давыдова, 2001).

Западная Сибирь имеет форму ступенчатого амфитеатра, открытого к северу, к побережью Карского моря. В ее пределах четко выделяются три высотных уровня. Первый уровень, занимающий около половины территории, имеет высоты менее 100 м. Второй гипсометрический уровень располагается на высотах 100–150 м, а третий – преимущественно на высотах 150–200 м с небольшими участками высотой до 300 м. Наиболее высокие уровни приурочены к периферийным частям равнины, к внешнему тектоническому поясу. Он представлен Северо-Сосьвинской, Верхнетазовской и Нижнеенисейской возвышенностями, Приобским плато, Туринской, Ишимской, Кетско-Тымской равнинами.

Территория заповедника расположена в южной части Среднеобской низменности, которая занимает пониженный (с абсолютными высотами 80–100 м) участок центральной части Западно-Сибирской равнины. Местность имеет пологий уклон на север, к долине Оби. Наиболее возвышенной является ее юго-восточная часть с высотами до 102 м (Обоснование организации..., 1981).

Основными элементами рельефа являются широкие плоские междуречья и речные долины. В большинстве районов уклоны междуречий

незначительны, вследствие этого сток выпадающих атмосферных осадков, особенно в лесоболотной зоне, весьма затруднен. Поэтому междуречные пространства сильно заболочены. Для рельефа характерно наличие большого количества ориентированных с юго-запада на северо-восток незначительных возвышенностей – грив, высотой всего 5–6 м. Для приречных участков – увалов, характерны более высокие отметки (до 15 м). Они резко контрастируют в сравнении с водоразделами, которые имеют вид замкнутых впадин.

Вместе с созданием рельефа шло формирование осадочной толщи, старт которому дала неоднократная трансгрессия моря, покрывавшего эту территорию в далекое время. К олигоцену море сильно обмелело, а в конце палеогена окончательно отступило, освободив огромные равнинные площади с толстым покровом морских отложений. Во впадинах рельефа сформировался ряд солонцевато-водных заливов и озер. Со временем их водный режим сменился на пресноводный, этот процесс сопровождался накоплением озерно-солонцеватых отложений. Параллельно, с горных возвышенностей, окружающих низменность, поступал интенсивный поток разнообразного песчано-глинистого материала.

Текущие по равнине реки переносили огромные объемы аллювиальных отложений, но в процессе самаровского оледенения их сток перекрылся. Образовалась огромная система озеровидных бассейнов, в которых поверх аллювиальных лег слой озерных отложений. С возобновлением стока рек, с отступлением ледника, добавились ледниковые отложение. Таким образом, в результате различных по происхождению наслоений сформировалось современное геологическое строение района исследований. В нем преобладают две группы почвообразующих пород – песчаные и суглинистые, каждая из которых вносит существенный вклад в характер почвообразовательного процесса.

Зональный тип ландшафта, тайга, имеет однотипное генеральное направление почвообразования. По почвенному районированию СССР вся

тайга входит в один бореальный почвенно-биоклиматический пояс (Афанасьева и др., 1979). Район исследований лежит в среднетаежной зоне, которая относится к Западно-Сибирской провинции подзолистых и болотных почв Центрально-таежной лесной области. Для нее характерен единственный преобладающий тип почвообразования – подзолистый. Подзолообразование происходит на участках с лесной растительностью с биомассой от 1000 до 3000 ц/га, когда деревья на сотни лет изымают из биологического круговорота органические соединения из почвы (Пармузин, 1985). В почву ежегодно возвращается в виде опавшей хвои, сломанных сучьев и небольшого количества травянисто-кустарниковых остатков лишь небольшая доля органических веществ – до 40–50 ц/га.

Среднетаежные почвы отличаются более сильным оподзоливанием, благодаря повышенному промывному режиму. Это характерно не только для песчаных, но и для суглинистых субстратов. Здесь глубже проникают фульвокислоты. Характерный разрез среднетаежного подзола (Пармузин, 1985) выглядит следующим образом – грубогумусовая, часто торфянистая подстилка (мощностью до 10 см), далее слабо развитый гумусовый горизонт в виде полоски, потом четко выделяющийся подзолистый горизонт толщиной 15–30 см. Верхние почвенные горизонты имеют очень кислую реакцию (рН 3,5–4,5) с большой обменной кислотностью и ненасыщенностью основаниями. Подзолы обычны в приречных и хорошо дренированных местах, особенно на песчаных и супесчаных субстратах. При затруднительном дренаже, дополнительном подпоре грунтовых вод или близком к поверхности положении водоупорной подстилающей породы начинается постепенный переход от подзолистых почв к болотным. В первую очередь проявляется глееобразование. На междуречьях с тяжелым механическим составом материнских пород чаще встречаются торфяно-подзолисто-глеевые, торфяно-глеевые и торфянистые почвы.

На высоких, периодически затапливаемых поймах под травянистой растительностью, либо под пологом разреженных лесов с густым травяным

покровом формируются аллювиальные почвы с хорошо выраженным гумусовым горизонтом (Стрельникова, 1996).

### 2.1.2. Гидрология

Речная сеть заповедника "Юганский" хорошо выражена и, в основном, представлена правыми притоками различного порядка реки Большой Юган, впадающей в реку Обь. Территория заповедника охватывает большую часть бассейна реки Негусьях (около 250 км), часть русла (около 130 км) реки Малый Юган, ограничивающей заповедник с северо-востока, практически весь бассейн реки Вуяяны (113 км) и две трети бассейна реки Колкоченьягун (левых притоков р. Малый Юган). Это основные водные артерии заповедника.

Низменный рельеф и малые уклоны обуславливают невысокий модуль стока рек – среднегодовой уровень 4–6 л/сек км<sup>2</sup> (Пармузин, 1985). Главная роль в питании рек принадлежит атмосферным осадкам, причем большую их часть составляют талые воды от скопившейся за зиму снежной толщи, до 55%. Вклад грунтового питания значительно ниже, около 20%.

Река Большой Юган – левый приток Оби, в верховьях течет на запад, в среднем и нижнем течении – на север. Длина 1063 км, площадь бассейна 34,7 тыс. км<sup>2</sup> (Лёзин, 1999). В бассейне реки насчитывается свыше 1800 водотоков, около 7900 озер и очень много болот. Общая площадь озер 545 кв. км, болот и заболоченных земель – 11,2 тыс. кв. км. Питание реки преимущественно снеговое. Продолжительность половодья колеблется по годам от 2 до 4,5 месяцев и более, составляя в среднем 3 месяца. Вода слабокислая, реже нейтральная (водородный показатель рН у с. Угут обычно колеблется от 6,1 до 7,2, составляя в среднем 6,8), очень мягкая в период половодья (общая жесткость менее 1,5 мг-экв./л) и мягкая, реже умеренно жесткая, в межень. Содержание кислорода в воде даже в безледоставный период обычно ниже нормы насыщения, а зимой снижается до 2,5 мг/л и

менее (15–17% нормы). В воде содержится очень много растворенных органических веществ (Летопись Природы, 2010).

Ширина р. Негусьях составляет в межень 25–35 м, скорость течения 0,5–0,6 м/сек, прозрачность по диску Секки 0,6–0,7 м (Летопись Природы, 2011). Ширина русла Малого Югана в межень достигает 50 м, рек Вуяны и Колкоченьягун – до 15 м. Кроме них охраняемая территория включает вершины рр. Вачемпеу, Липкьях, Айкурусьях, Аймаграмсы, Яккуньях и Энтльпунигль. На всем своем протяжении реки принимают воды десятков различных речушек и ручьев, чьи русла буквально пронизывают всю лесную площадь заповедника. Речные долины формировались в условиях небольших уклонов поверхности, медленного и спокойного течения рек, поэтому русла рек очень извилисты и с относительно медленным течением. Тайга подступает вплотную к урезу воды. Весенний паводок, как правило, очень мощный, подъем воды составляет до 6–7 м. Случается, что поднятый весенним половодьем речной уровень остается высоким долгое время. Весеннее половодье растягивается, захватывая июнь, иногда без перерыва переходит в летние паводки (в особо дождливые годы). Огромная заболоченность способствует поддержанию уровня воды в реках на относительно стабильном уровне, так как мощные толщи болотных мхов постепенно отдают воду рекам. Ледостав наступает, как правило, в первых числах ноября. Лед отличается большой толщиной (до 25–30 см). Вскрытие льда весной на крупных реках происходит, обычно, в середине мая.

Около трети заповедника занимают болота различного типа. По соответствующему районированию территория заповедника относится к Салымо-Балыкскому подрайону Обь-Иртышского болотного района (Болота Западной Сибири..., 1976).

Основные причины болотообразовательного процесса, начавшегося 10–12 тысяч лет назад, это исключительная равнинность территории, превышение осадков над испарением, длительное сохранение сезонной мерзлоты и геологическое прошлое, от которого сохранилось большое

количество послеледниковых озер – очагов заболачивания. Особенно широко распространены болота на плоских междуречьях – водоразделах, где затруднен поверхностный сток воды, а также вдоль окраин широких речных террас. Образуются они и при заилении и зарастании озер. Переувлажнение почвы вызывает появление влаголюбивой растительности, в том числе сфагновых мхов, которые подтягивают воду, повышая уровень грунтовых вод. Отмирая, мхи постепенно превращаются в торф, который прекрасно аккумулирует и долго сохраняет воду. Средняя мощность залежи торфа 2–3 м, максимум – до 10 м. Увеличение обводненности территории вызывает гибель сухолюбивой растительности, а рост мхов продолжается уже поверх образовавшегося торфа. Это приводит к образованию выпуклых торфяников, постепенно расширяющихся в стороны.

Наиболее распространены выпуклые олиготрофные (сфагновые) болота. Годовое количество осадков в зоне расположения этого типа болот составляет в среднем 590 мм, причем на теплый период года приходится 60–70 % их годовой суммы. Норма стока здесь составляет 200 мм, норма испарения – 390 мм (Болота Западной Сибири..., 1976).

Часто междуречные пространства покрываются олиготрофными болотами сплошным массивом, образуя очень крупные болотные системы. В центральной части таких систем находятся крупные озера, сочетающиеся с огромным количеством малых озерков, а также часто встречающимися мочажинами. Озера и мочажины разделяются между собой узкими (2–10 м шириной) грядами, поросшими сфагново-кустарничковой растительностью и угнетенной сосной, образуя грядово-мочажинно-озерковые комплексы. Высота сосен, как правило, не превышает 2–3 м. Встречаются топкие места, особенно в районе мочажин, где моховой покров непрочен. Уровень болотных вод летом на 20–30 см ниже поверхности болота, а в зимнее время опускается до 90 см. Гряды возвышаются над мочажинами на 0,2–0,4 м, поверхность их имеет волнистый и кочковатый микрорельеф (Стрельникова,

1996). Болотообразование продолжается и в настоящее время, что приводит к заболачиванию лесов и сокращению их площади.

В процессе развития болотных систем возникло огромное количество разнообразных по размеру озер, площадь которых может занимать до 50% площади таких ландшафтов. В заповеднике около 15 крупных озер, площадь которых превышает 1 кв. км. Среди них выделяются Онтырлор (301 га) и Кытнелор (231 га). Но подавляющее большинство озер невелики по размеру, имеют округлую или эллипсовидную форму. Все озера болотного генезиса мелководные (0,5–3,5 м), имеют торфяное дно, топкие невысокие берега. Нередко они дают начало небольшим речкам.

Вторым типом озер в заповеднике (порядка 10% от общего числа) являются старицы в поймах крупных меандрирующих рек (так называемые «урьи»), они имеют форму русла реки и долгое время сохраняют связь с ней через ручьи и ложбины.

### 2.1.3. Климат

Климат района отличается влажностью и континентальностью, диапазон значений абсолютных температур  $87,7^{\circ}\text{C}$ . За 25 лет (1988–2012) метеорологических наблюдений в районе исследований среднегодовая температура воздуха составила  $-0,7^{\circ}\text{C}$ , средняя температура января  $-19,7^{\circ}$ , июля  $+18,5^{\circ}\text{C}$  (Летопись Природы, 2013). Среднегодовое количество осадков 583 мм. Диапазон их годовой суммы колеблется от 414 до 817 мм. Основное количество осадков территория заповедника получает благодаря атлантическим воздушным массам. С учетом влаги более сухих юго-западных континентальных воздушных потоков суммарное количество осадков, выпадаемых в этом районе, достигает максимальных для Западной Сибири значений (Обоснование организации..., 1981). Самое большое количество осадков выпадает в августе, наименьшее – в феврале. В течение года наибольшее количество осадков выпадает летом (195 мм), а наименьшее – зимой (89 мм). Около половины годовой суммы осадков приходится на

вегетационный период с постепенным увеличением до августа и уменьшением в сентябре. Продолжительность безморозного периода в среднем 92 дня, вегетационного – 137 дней.

Снеговой покров осуществляет весомый вклад в годовое количество осадков, составляя около трети его значений. Снег ложится, обычно, в конце октября, сходит – в конце апреля. Продолжительность снежного периода составляет в среднем 180 дней. Глубина снегового покрова в лесных биотопах достигает 60–70 см, а в особо многоснежные зимы приближается к отметке в 1 м. В открытых болотных биотопах мощность снегового покрова составляет 80–90 см, достигая иногда значений в 100–120 см. Глубина промерзания почвы 50–150 см. Зима холодная и продолжительная. Морозы иногда достигают  $-50$ – $-55^{\circ}\text{C}$ . Весна и осень относительно короткие (полтора месяца). Лето короткое, но жаркое; господствуют ветры северного направления, сменяющиеся зимой на южные и юго-западные.

#### 2.1.4. Растительность

По геоботаническому районированию территория заповедника относится к подзоне средней тайги, к Салымо-Юганскому округу верховых болот, кедрово-сосновых и темнохвойно-березовых зеленомошных и заболоченных лесов (Обоснование организации..., 1981; Заповедники Сибири, 1999). Для растительности этого округа характерно преобладание на водоразделах елово-кедровых лесов, а менее дренированные центральные участки междуречий заняты выпуклыми олиготрофными болотами. Лесная и болотная растительность тесно взаимосвязаны и постепенно переходят друг в друга.

Наиболее дренированные участки водораздельных пространств заняты елово-кедровыми зеленомошными лесами и их производными. Елово-пихтово-кедровые зеленомошные леса представляют собой конечные стадии смены растительного покрова после пожаров (Байкалова и др., 1998). В их составе имеется значительная примесь мелколиственных пород – березы

повислой (*Betula pendula* Roth) и осины (*Populus tremula* L.). Деревья первого яруса – сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour) или кедр, ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) достигают возраста 280–300 лет. В подросте также доминируют темнохвойные породы с преобладанием кедра. Подлесок представлен рябиной сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.), жимолостью Палласа (*Lonicera pallasii* Ledeb.), шиповником иглистым (*Rosa acicularis* Lindley). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.) и др. Напочвенный покров образует почти сплошной ковер из мхов – гилокомиума блестящего (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.), плевроциума Шребера (*Pleurozium Schreberi* (Bird.) Mitt.) и др.

Лесов такого состава на территории заповедника уцелело очень немного, после катастрофических пожаров, прошедших по району Среднего Приобья в середине XIX века. В настоящее время основная часть водораздельных пространств занята производными лесами. Гари чаще всего зарастают мелколиственными быстрорастущими породами – осиной и березой, которые легко справляются с экстремальными условиями открытых пространств.

Осиновые и осиново-кедровые производные леса занимают большие площади в северо-западной части заповедника. Возраст деревьев первого яруса (осины) достигает 120–140 лет. Это перестойные леса, многие деревья в которых поражены стволовыми гнилями и отмирают. Это благоприятствует росту кедра, преобладающего во втором темнохвойном ярусе. Высота второго яруса в таких производных лесах достигает 10–17 м, при возрасте деревьев около 100–110 лет. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают хвощ лесной, различные плауны, черника, линнея северная, майник двулистный и другие. Моховой покров сомкнут на 60–80% и состоит из

гилокомиума блестящего, плевроциума Шребера, дикранума многоножкового (*Dicranum polysetum* Sw.), политрихума обыкновенного (*Polytrichum commune* Hedw.) и др. (Байкалова и др., 1998).

В восточной части заповедника распространены, в основном, сосновые кустарничково-зеленомошные леса на подзолистых почвах легкого механического состава. Высота сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), занимающей первый ярус, достигает 20–22 м. Подрост представлен, в основном, кедром. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник болотный (*Ledum palustre* L.), черника, брусника и другие. В моховом покрове обычны зеленые мхи, в понижениях – сфагнумы.

Луговая растительность распространена слабо, луга тянутся неширокой полосой вдоль речного русла, их площади в долинах рек малы.

В центральных, более древних частях пойм рек Негусьях, Вуяяны, Колкоченьягун развиты березово-темнохвойные леса. Эти участки хорошо дренированы и только в редкие годы заливаются паводковыми водами. Древостой имеет двухъярусное строение – первый ярус образован березой в возрасте 110–120 лет, второй состоит из ели, пихты и кедра. В подлеске дерен белый (*Swida alba* (L.) Opiz), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Miller), жимолость Палласа, смородина черная (*Ribes nigrum* L.) (Байкалова и др., 1998). В напочвенном покрове часто встречается кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), майник двулистный, кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), воронец красноплодный (*Actaea erythrocarpa* Fisher) и др.

Болотная растительность не отличается разнообразием. Большую площадь мочажин покрывает сфагнум большой (*Sphagnum majus* (Russ.) C.Jens.). Травяной покров редкий, встречаются осока топяная (*Carex limosa* L.), шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris* L.), пузырчатка малая (*Utricularia minor* L.), росянка английская (*Drosera anglica* Hudson) и др. Гряды покрыты сосново-кустарничковой растительностью. Сосны и единичные кедры в возрасте 100–120 лет имеют высоту 2–6 м и средний

диаметр 4–6 см. Из кустарничков на грядах преобладает багульник болотный, подбел многолистный (*Andromeda polifolia* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.). Моховой покров состоит из сфагнома бурого (*S. fuscum* (Schimp.) Klinggr).

Различные сосново-кустарничково-сфагновые ассоциации развиты также на небольших, ограниченных лесом, олиготрофных болотах и по окраинам крупных болот (Байкалова и др., 1998). Высота сосен составляет 6–12 м, в кустарничковом ярусе часто встречается багульник, морошка (*Rubus chamaemorus* L.) и клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.). Характерен сплошной моховой покров, состоящий из сфагнома бурого и магелланского (*Sphagnum magellanicum* Brid.). Низинные болота имеют, как правило, небольшую площадь и распространены, в основном, в долинах рек и на пониженных окраинах верховых болот. Типичный растительный покров представлен березой повислой, хвощом болотным, вахтой трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.) и др.

## 2.2. Современное состояние лесного фонда заповедника "Юганский"

Последнее лесоустройство проведено в 2002 году. На территории заповедника преобладают земли, покрытые лесной растительностью, около 65%. Нелесные земли занимают 35,1% территории, в том числе болота – 34,2%. Фонд лесовосстановления, занимающий 0,1% территории, представлен гарями. Общая картина распределения лесного фонда по категориям земель представлена в таблице 1. Среди лесных насаждений преобладают разнообразные сосновые леса (42,4%). Следующей по обширности произрастания является осина (23,6%). Кедр с березой занимают почти одинаковую территорию – 14,7% и 14,4% соответственно. Еловые леса произрастают на 4,9% лесопокрытой площади. Значительно меньше занимает пихта – 0,08%. Совершенно незначительную часть территории заповедника занимают ивняки – ива древовидная (0,001%) и ива кустарниковая (0,002%).

Таблица 1. Распределение лесного фонда заповедника "Юганский" по категориям земель

Категории земель, предусмотренных статистическим учетом лесного фонда	Площадь по заповеднику, га / %
1	2
общая площадь лесного фонда	625944 / 100,0
лесные земли	406116 / 64,9

Окончание таблицы 1

1	2
покрытые лесной растительностью	405812 / 64,8
не покрытые лесной растительностью	304 / 0,1
несомкнувшиеся лесные культуры	-
естественные редины	-
фонд лесовосстановления	304 / 0,1
в том числе:	
- гари	304 / 0,1
-погибшие насаждения	-
нелесные земли	219828 / 35,1
в том числе:	
-воды	4564 / 0,7
-дороги, просеки	944 / 0,2
-болота	214319 / 34,2

Распределение лесных насаждений заповедника по породам и группам возраста отражено в таблице 2.

На территории Юганского заповедника преобладают спелые и перестойные древостои, занимая 43% лесопокрытой площади. Площади, покрытые средневозрастными и приспевающими лесами значительно ниже – 31% и 24% соответственно. Очень незначительны участки произрастания молодняков, всего 2% лесной территории (Пояснительная записка..., 2002).

По породному составу процентное соотношение разновозрастных групп довольно разнообразно. У сосны преобладают средневозрастные и приспевающие леса – 48,8% и 41,8% занимаемой площади. Спелых и перестойных лесов немного (8,2%), еще меньше молодняков – 1,2%. Сходная картина наблюдается и у ели. Средневозрастные и приспевающие ельники занимают 45,4% и 42,6% соответственно. Спелых и перестойных значительно меньше – 11,9%, и совсем немного еловых молодняков – 0,1%.

Таблица 2. Распределение насаждений заповедника по группам возраста

Порода	Группы возраста (площадь в га/запас в тыс.м <sup>3</sup> )					Всего
	молодняк и	средневоз- растные	приспе- вающие	спелые и перестойные		
				всего	в т.ч. перестойные	
сосна	2054	84125	71969	14104	184	172252
	20,9	9751,7	15072,4	2735,4	36,5	27580,4
ель	7	8944	8384	2347	56	19682
	0,1	1337,3	1519,0	494,9	14,9	3351,3
пихта	20	7	64	237	28	328
	0,6	0,4	16,0	62,5	8,2	79,5
лиственница	-	40	-	23	12	63
	-	6,6	-	5,8	3,2	12,4
кедр	415	31492	16217	11450	-	59574
	21,9	6317,4	3467,1	2392,1	-	12198,5
береза	3897	582	651	53146	51204	58276
	21,7	32,5	72,3	9399,9	9192,6	9526,4
осина	1948	259	83	93334	93121	95624

	20,4	20,1	14,3	21659,2	21628,0	21714,0
ива древовидная	-	-	-	5	-	5
	-	-	-	0,1	-	0,1
ива кустарниковая	-	-	-	8	-	8
	-	-	-	0,1	-	0,1
Всего:	8341	125449	97368	174654	144605	405812
	85,6	17466,0	20161,1	36750,0	30883,4	74462,7

Среди пихтовых насаждений, наоборот, преобладают насаждения старших возрастов. Спелые и перестойные деревья пихты произрастают на 72,3% занимаемой этой породой площади. Площадь приспевающих пихтовых лесов составляет 19,5%, средневозрастных насаждений всего 2,1%. По сравнению с ельниками пихтовых молодняков значительно больше – 6,1% площади.

Большинство кедровых массивов заповедника находится в высокопродуктивном возрасте. Наиболее обширные площади заняты средневозрастными кедрочадами – 52,9%, приспевающие насаждения занимают 27,2%. Процент перестойных кедровых лесов также довольно велик – 19,2% площади, занимаемой этой породой. Мало кедровых молодняков (0,7%), поскольку эта древесная порода поднимается, в основном, под пологом сосновых лесов.

Распределение возрастных групп у мелколиственных лесов (березовых и осиновых) довольно сходно. Максимальные площади заняты спелыми и перестойными деревьями (91,2% и 97,6% соответственно). Как правило, такие деревья в той или иной степени уже поражены различными стволовыми гнилями и слабо противостоят напору ветра. Сломанные и поваленные березы и осины значительно увеличивают защитность таких местообитаний. Молодняки лиственных пород произрастают на площади 6,7% для березы и 2% для осины. Участки, занятые средневозрастными и приспевающими насаждениями, крайне незначительны по площади и не превышают 1% для обеих мелколиственных пород.

В общем же на территории заповедника наиболее распространены насаждения VIII и VII классов возраста, занимающие соответственно 20,2% и 18,4% лесопокрытых земель, а также перестойные древостои XII и старше классов возраста, которые в сумме занимают 33,3% земель, покрытых лесной растительностью.

Характеризуя состояние лесного фонда, следует отметить высокую стабильность на протяжении последних 15-ти лет в распределении по категориям земель и в распределении лесопокрытых земель по большинству преобладающих пород.

Среди древостоев заповедника преобладают насаждения IV класса бонитета (37,8%), насаждения более высоких классов бонитета занимают 29,9% лесопокрытых земель, несколько более широко представлены насаждения V–Vб классов бонитета – 32,3%.

Существенное значение для животного и растительного мира заповедника имеет сомкнутость крон и густота деревьев древесных пологов, определяемые в лесоустройстве полнотой насаждений.

Высокополнотные (0,8–1,0) насаждения занимают 46,3% площади покрытых лесной растительностью земель, среднеполнотные (0,5–0,7) – 40,6%. На долю низкополнотных (0,3–0,4) приходится 13,1% площади лесопокрытых земель.

### Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводили на протяжении 28 лет (1988–2015 гг.) на территории государственного природного заповедника "Юганский" и в его охранной зоне, а также в прилегающих районах (рис. 1). Численность соболя определяли по результатам зимних маршрутных учетов (Приклонский, 1965, 1972, 1973; Кузякин, 1979; Методические рекомендации..., 2014), проводимых ежегодно в феврале – марте. Общая протяженность маршрутов составила 10953 км. Автор участвовал в каждом ежегодном туре учетов и лично прошел на лыжах около 1800 км маршрутов.

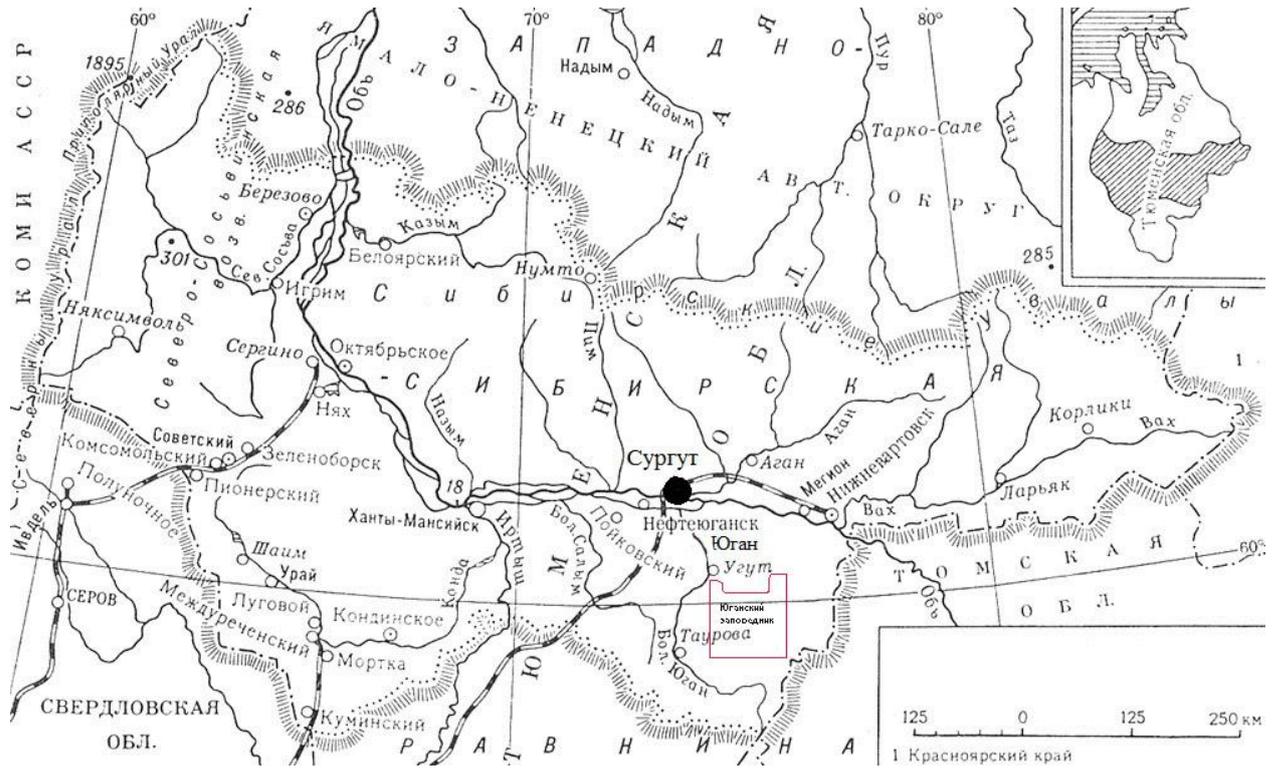


Рис. 1. Географическое расположение территории Юганского заповедника

Зимние маршрутные учеты проводили на постоянных и временных маршрутах, которые закладывались в окрестностях кордонов (далее к.) и научных стационаров (далее н.с.), расположенных на охраняемой территории (рис. 2).

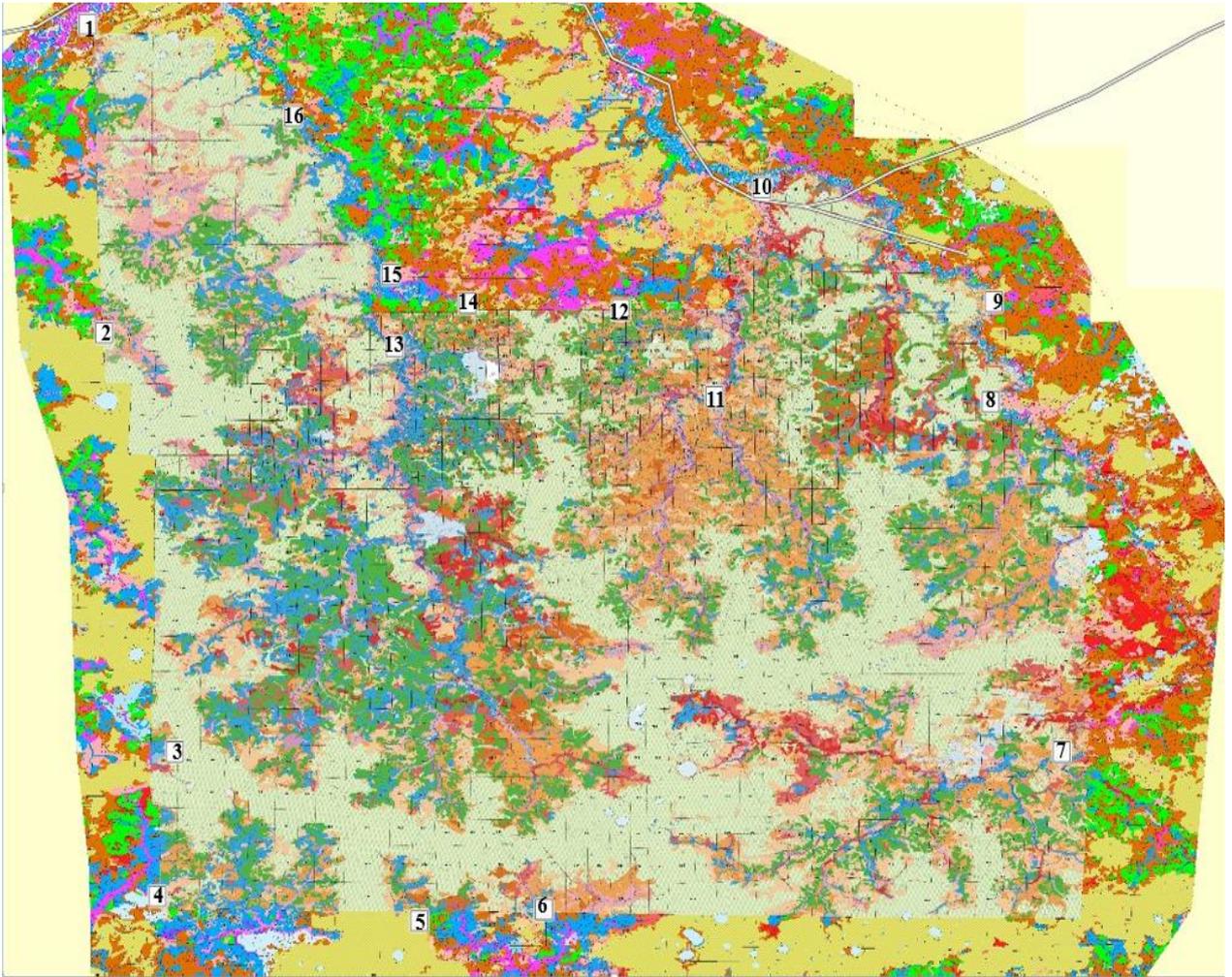


Рис. 2. Район исследования и основные пункты сбора материала (1 – к. Каменный; 2 – к. Липкьях; 3 – к. Курусьях; 4 – к. Медвежий угол; 5 – к. Яккуньях; 6 – к. Энтльпунигль; 7 – к. Восточный; 8 – к. Маальях; 9 – к. Лярыкни; 10 – к. устье р. Вуяяны; 11 – н.с. Вуяяны; 12 – к. 116 квартал; 13 – н.с. Негусьяхский; 14 – к. 98 квартал; 15 – к. Бисаркины; 16 – к. Лунгунигый)

Учет на каждом учетном маршруте проводился в течение двух дней. В первый день затирали все встреченные на маршруте следы. На второй день проводился подсчет пересечений сободем учетного маршрута. Учитывали следы давностью не более суток. Одиночный суточный след принимался за однократное пересечение сободем маршрута, след туда и обратно – за два следа, жировка – за один след (если зверек ушел с нее, не меняя направление движения) или за два следа (если повернул обратно). Подсчет следов соболя вели отдельно по различным типам местообитаний с использованием

крупномасштабной карты растительности заповедника (1:25000). Протяженность маршрутов определяли подсчетом расстояния по карте, а с 2012 г. с помощью спутникового навигатора GPS.

Плотность популяции соболя рассчитывали отдельно для каждого выделенного типа местообитаний. Расчёт вели на 1000 га пригодных угодий. Данные относительного учета для перевода их в абсолютные рассчитывали по формуле А.Н. Формозова (1932) с поправками Малышева – Перелешина (Гусев, 1966). Также применялась формула, используемая группой биологической съемки Окского государственного заповедника (Кузякин, 1979):

$$P = K * \text{Пу},$$

где P – плотность популяции соболя, особей на 1000 га;

Пу – показатель учета: число пересечений следов соболя на 10 км маршрута (Жарков, Теплов, 1958);

K – постоянный пересчетный коэффициент.

При определении плотности популяции соболя использовали пересчетные коэффициенты, рекомендованные для нашего региона (Методические рекомендации ..., 2014). Арена экстраполяции составляла всю территорию заповедника за исключением площади водных объектов (625944 га). К темнохвойной тайге относили местообитания с преобладанием в первом ярусе кедра, ели и пихты (79584 га). К светлохвойной тайге относили местообитания с преобладанием в древостое сосны (172315 га). К мелколиственной тайге относили местообитания с преобладанием в первом ярусе березы и осины, но с обязательным присутствием во втором ярусе темнохвойных пород деревьев (153900 га). Площадь болот составляла 214319 га. Использовали данные по площади различных местообитаний из пояснительной записки по инвентаризации лесного фонда Юганского заповедника за 2002 г. (Пояснительная записка..., 2002). Протяженность суммарной длины учетных маршрутов в различных

местообитаниях, пройденных в 1988–2015 гг. во время зимних маршрутных учетов на территории заповедника "Юганский", отражена в табл. 3.

Для оценки биотопического распределения популяции соболя по изучаемой территории использовали коэффициент предпочтения (Мамонтов, 2009):

$$K = n/l,$$

где  $K$  – коэффициент предпочтения;

$n$  – количество встреч следов соболя в типе местообитаний (%);

$l$  – протяженность маршрута в данном типе местообитаний (%).

Таблица 3. Протяженность ЗМУ по различным типам местообитаний соболя на территории заповедника "Юганский (1988–2015 гг.)

Тип местообитания	Протяженность учетных маршрутов, км
темнохвойная тайга	922,0
светлохвойная тайга	1707,3
мелколиственная тайга	1446,8
болота	1400,4

Коэффициент предпочтения отражает распределение вида на изучаемом участке вне зависимости от колебаний его численности по годам, поэтому результаты разных лет можно легко сравнивать.

С целью определения рациона проводили сбор и анализ содержимого экскрементов соболя (Noninvasive survey..., 2008; Бакеев и др., 2003). Экскременты собирали на маршрутах в течение всего года, а также в ходе троплений суточного хода соболя в зимнее время. Собранные образцы размывали водой, твердые остатки подсушивали и разбирали. Видовую (или групповую) принадлежность кормовых остатков животного происхождения определяли по фрагментам скелета, форме и строению зубов, особенностям волосяного покрова, перьям и роговым фрагментам, остаткам хитиновых

оболочек, растительного – по сохранившимся семенам и оболочкам ягод и орехов. Соотношение различных видов корма в питании соболя и их вклад в его рацион определяли по их встречаемости в содержимом желудков и экскрементов, выраженной в процентах.

Всего собрано и проанализировано содержимое 780 экскрементов соболя. Кроме того, исследовали содержимое желудков ( $n=128$ ) у тушек соболей, добытых охотниками-промысловиками на сопредельной с заповедником территории.

Ежегодно оценивали качественное и количественное наполнение, а также динамику кормовой базы соболя. Учеты мелких млекопитающих проводили в мае – сентябре на постоянных учетных линиях методом отлова давилками, которые устанавливали по 50 штук в различных биотопах с интервалом 5 м и проверяли раз в сутки, приманка стандартная. Всего отработано свыше 26000 давилко-суток (далее д.-с.). Также проводили их учет с использованием стандартных ловчих канавок длиной 50 м, оборудованных 5 цилиндрами (Наумов, 1955; Литвинов, 2001). Всего отработано 1240 цилиндро-суток (далее ц.-с.). Для анализа населения мелких млекопитающих использовали следующие показатели: список видов и суммарное обилие видов на 100 д.-с. и 100 ц.-с. В отношении растительных кормов проводили оценку урожайности кедра по шкале В.Г. Каппера, несколько видоизмененной А.Н. Формозовым (Новиков, 1949). Русские и латинские названия млекопитающих приведены по И.Я. Павлинову, А.А. Лисовскому (2012), птиц – по Л.С. Степаняну (2003), поедаемые сободем растения указаны по определителю растений Ханты-Мансийского автономного округа (Красноборов и др., 2006).

Характеристики различных местообитаний соболя – полнота древостоя, запас валежника и сухостоя, а также проекционное покрытие ягодников определялись при помощи таксационных описаний (Пояснительная записка..., 2002). Для определения статистической значимости различий средних величин плотности населения соболя в

выделенных типах местообитаний использовался t-критерий Стьюдента. Подсчет пригодных для заселения мышевидными грызунами укрытий вели в зимний период на пробных площадях размером 20 на 20 м с экстраполяцией результатов на 1 га соответствующего типа местообитаний.

Для оценки влияния климатических параметров среды обитания на динамику численности популяции соболя и состояние ее кормовой базы использовали данные метеостанции "Угут", расположенной в 25 км к северу от северо-западного угла заповедника.

Статистическую обработку временных рядов численности соболя проводили с использованием стандартных методов вариационной статистики (Лакин, 1990; Рокицкий, 1973), а также программ MS Excel 2013 и Statistica 13.2. В программе Statistica, кроме модуля основных статистик, использовали модули, обеспечивающие проведение автокорреляционного и спектрального анализа. Исходные данные были подвергнуты нормализации (логарифмированию), поскольку распределение некоторых показателей численности соболя отклонялось от нормального. Коррелирование показателей численности ряда между собой при возрастающем временном интервале (лаге) позволяет получить коэффициенты автокорреляции, а их значения, превышающие показатели двух стандартных ошибок, будут указывать на существование циклической составляющей определенной длительности (Бобрецов, 2009). В ряде расчетов использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена, как нечувствительный к нормальности распределения данных (Коэффициент ранговой..., 2017; Непараметрическая статистика..., 2017).

#### Глава 4. ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ МЕСТООБИТАНИЙ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ИХ ПРЕДПОЧТЕНИЯ СОБОЛЕМ

Соболь – эвритопный лесной вид, чья жизнедеятельность жестко не привязана к конкретному узкому типу местообитаний. При выделении типов местообитаний ключевым считается подход, основанный на том, что главным образом растительность определяет их кормовые, защитные и гнездопригодные свойства (Кузякин, 1979). Этот принцип заложен в основе типологии местообитаний. Лесная растительность занимает 64,8% территории заповедника, гари – 0,1%, нелесные земли – 35,1% (в том числе болота – 34,2%). При грубой классификации все местообитания соболя в нашем районе можно разделить на два типа – лес и болото. Болотные местообитания нельзя отнести к типичным местообитаниям соболя, однако эта популяция в наших условиях вполне успешно осваивает не только опушечную зону, но и может проникать вглубь болотных массивов на несколько километров от границы высокоствольного леса. Поэтому считаем целесообразным включить болота в список местообитаний соболя нашего региона и не дробить его на более мелкие биотопы, поскольку комплекс кормовых и защитных условий болот достаточно однообразен по всей площади и, как правило, не обладает хорошими характеристиками.

Лесная типология заключается в типологическом обобщении растительных сообществ, то есть в выделении типов растительности – типов леса, растительных ассоциаций, групп ассоциаций, растительных формаций, групп и классов формаций (Кузякин, 1979). Излишняя дробность выделения типологических единиц малоцелесообразна, поскольку она не только не дает более точной характеристики местообитаний, но и усложняет ее, не обосновываясь ни с экологической, ни с организационно-экономической стороны (Хлебников, 1977; Кузякин, 1979; Федоров, Рабинова, 2007).

Типологические единицы должны достаточно резко отличаться между собой, чтобы каждой из них соответствовал определенный состав и плотность населения фауны (Данилов, 1960; Данилов и др., 1966).

На территории заповедника "Юганский" сотрудниками Западно-Сибирского лесоустроительного предприятия на основе материалов лесоустройства в 1986–87 гг. и аэрофотосъемки составлены карты растительности и таксационное описание выделов, на основе которых и проводили выделение типологических единиц. Нижним пределом дробления типов лесных местообитаний соболя в районе Юганского заповедника была определена группа формаций (темнохвойная, светлохвойная и мелколиственная тайга).

Выделено 4 типа местообитаний соболя: темнохвойная тайга (с преобладанием кедра, пихты и ели), светлохвойная тайга (с преобладанием сосны обыкновенной), мелколиственная тайга (с преобладанием в первом ярусе березы и осины, с обязательным присутствием во втором ярусе темнохвойных пород), болота (переувлажненные безлесные или покрытые угнетенной сосной пространства). Площади, занимаемые в заповеднике конкретными породами деревьев, отражены в табл. 4.

Таблица 4. Площадь типов местообитаний соболя на территории Юганского заповедника

Тип местообитания	Преобладающая порода деревьев, га	Занимаемая площадь, га	Общая площадь, га
темнохвойная тайга	кедр	59574	79584
	пихта	328	
	ель	19682	
светлохвойная тайга	сосна	172252	172315
	лиственница	63	
мелколиственная тайга	береза	58276	153900
	осина	95624	
болота		214319	214319

При выделении типов местообитаний соболя на территории Юганского заповедника учитывали такие их качественные признаки, как состав и структура древостоя и напочвенного растительного покрова, кормовые и защитные условия (урожайность ягод, орехов, основных животных кормов, захламленность, наличие потенциальных укрытий и для исследуемого вида, и для его потенциальных жертв). Дополнительным критерием оценки качества типов местообитаний служили показатели плотности популяции соболя и количество его следов на единицу учетного маршрута (Вершинин, Долгоруков, 1948; Лавов, 1958; Граков, 1981). Показатель учета (число следов соболя на 10 км маршрута), рассчитанный для каждого типа местообитаний, позволяет точнее охарактеризовать распределение вида по угольям и соответственно оценить их ценность для него (Мамонтов, 2009). Обоснованность определения ценности различных типов местообитаний соболя продублирована расчетом коэффициента предпочтения биотопа, позволяющего сравнивать данные за различные годы (Мамонтов, 2009).

К категории лучших местообитаний соболя в пределах всего ареала относятся кедровники, как в монопородном составе, так и в сочетании с другими породами (Бакеев и др., 2003; Переясловец, 2012; Сидоров и др., 2009). На территории заповедника они входят в состав группы формаций темнохвойная тайга, из которой можно выделить следующие станции: материковый кедровник, островной кедровник, елово-кедрово-пихтово-березовые леса. Чистых кедровников в заповеднике практически нет. В материковом кедровнике состав древостоя первого яруса колеблется от 8К2С+Б до 4К1Е1ПЗБ1Ос, диаметр деревьев превышает 40 см, высота составляет 23–25 м. Возраст деревьев достигает 280–300 лет. Второй ярус также представлен темнохвойными породами – от 8К2П до 5К4Е1П, высотой до 10–14 м, возрастом 90–110 лет. Подрост достаточно густой (до 4 тыс./га), высотой до 2,5 м, в основном представлен пихтой. Преобладающее соотношение пород деревьев в подросте – 5ПЗЕ2К, прогноз его выживаемости – неблагоприятный. В подлеске шиповник и рябина.

Внешний вид этой станции своеобразен – разомкнутый древостой (полнота древостоя 0,4–0,6), значительная захламленность, моховой покров на земле, часто встречаются понижения рельефа. Характерны разрывы мохового покрова у основания деревьев, открывающие пустоты под корнями, а также многочисленные дупла в стволах и валежнике, используемые соболями для устройства различного типа убежищ.

Островной кедровник – это покрытые темнохвойной тайгой (типичные формулы 3К1Е4ОС2Б+С или 4К2С2Е2Б) небольшие мысы и гривы, площадью до нескольких квадратных километров, острова или полуострова на водораздельных болотах. Бросается в глаза резко выраженный микрорельеф – высокие бугры с внутренними пустотами.

Одной из лучших станций являются елово-кедрово-пихтово-березовые леса (рис.3). Характерной их чертой является ленточное распределение – они вытянуты узкой полосой шириной 300–400 м вдоль речных русел.



Рис. 3. Темнохвойная тайга – один из лучших типов местообитаний соболя Юганского заповедника

Приблизительный состав древостоя первого яруса – от 6Е1К3Б до 2Е2П2К4Б+ОС. Насаждения высокополнотные (до 0,6), высотой 22–24 м и возрастом до 170 лет. Во втором ярусе преобладают также темнохвойные породы – от 5Е4П1К до 5П3Е2К, высотой 11–12 м и возрастом 110–120 лет.

Темнохвойная тайга Юганского заповедника обладает отличными кормовыми, защитными и гнездопригодными качествами для популяции соболя. Биологическая продуктивность таких угодий по соболю характеризуется наивысшими показателями и достигает в благоприятные годы плотности популяции в 7–8 особей на 1000 га, иногда поднимаясь в отдельных местах до 15 особей.

Кормовая база характеризуется большим видовым разнообразием и значительной численностью основных кормовых объектов животного и растительного происхождения. Численность лесных полевок – красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) и красносерой полевки (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846), составляющих основу рациона соболя, в этом биотопе сравнительно стабильна и достигает, на пике численности их популяции, уровня в 28 ос./100 д.-с. Второстепенное значение играют такие виды млекопитающих, как европейская рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), темная полевка (*Microtus agrestis* L., 1761), полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Liljeborg, 1844), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pallas, 1779), представители семейства землеройковых (Soricidae), а также обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L., 1758) и заяц-беляк (*Lepus timidus* L., 1758), которые достаточно обычны в этом типе местообитаний. Типичные для темнохвойных лесов заповедника куриные птицы – глухарь (*Tetrao urogallus* L., 1758) и рябчик (*Tetrastes bonasia* L., 1758) также разнообразят рацион соболя.

Среди растительных кормов, типичных для этого местообитания, по значению в жизни соболя выделяется кедровый орех, массовые урожаи которого случаются в нашем регионе с приблизительно четырехлетней периодичностью. Проекционное покрытие ягодниками площади этих станций

невелико (для черники не превышает 10 %, для брусники – 5 %), но периодически случающиеся урожаи этих видов ягод (в 2–3 балла по шкале Каппера) значительно дополняют рацион соболя. Период потребления ягод в пищу существенно продляют шиповник и рябина, которые поедаются в течение всей зимы.

Характерной чертой темнохвойной тайги заповедника являются многочисленные завалы деревьев и высокая захламленность (до 30 куб.м / га). Большой процент валежника на территории заповедника обусловлен тем, что 67% древостоя относится к приспевающим, спелым и перестойным лесам (рис. 4).

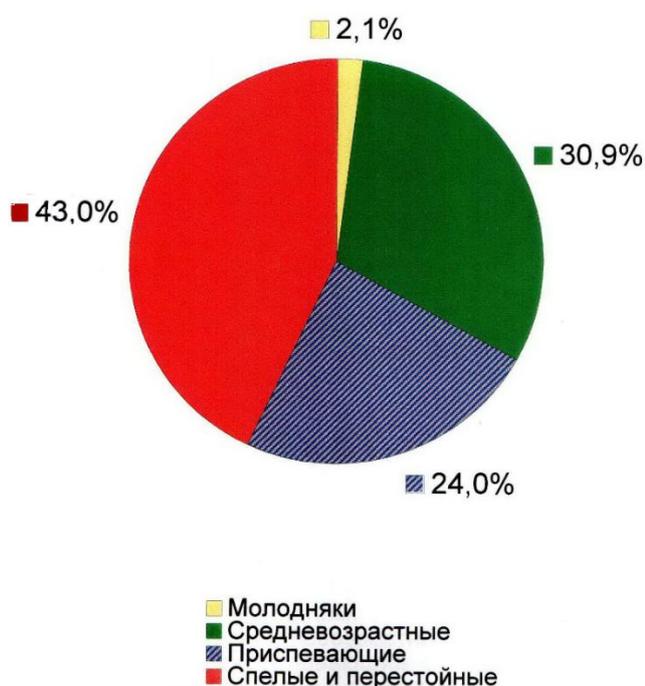


Рис. 4. Распределение площади покрытых лесной растительностью земель заповедника по группам возраста

Значительная захламленность этого типа местообитаний обуславливает его высокие защитные и гнездопригодные качества для соболя. Многочисленные дупла и выгнившие полости в упавших деревьях пригодны для временных и постоянных укрытий соболя. В зимний период под валежником и растущими наклонно деревьями образуются подснежные

полости, облегчающих передвижение не только различных мышевидных грызунов, но и охотящихся на них соболей. Обилие валежника, особенно крупномерной его части, образованной стволами кедра диаметром до 50 см, облегчают соболю добычу мышевидных грызунов в глубокоснежье (Хлебников, 1977), а также существенно затрудняют его преследование на территориях, где ведется промысел. Количество подснежных пустот значительно отличалось в разных биотопах (табл. 5).

Таблица 5. Встречаемость пригодных к заселению мышевидными грызунами подснежных пустот в различных биотопах (в пересчете на 1 га)

Биотоп	Тип укрытий, пригодных для мышевидных грызунов			
	приствольные пустоты	пустоты под валежником	пустоты под упавшими ветками	всего
елово-кедрово-пихтово-березовый мелкотравно-зеленомошный лес	550	325	75	950
сосновый зеленомошно-ягодниковый лес	375	300	25	700

Темнохвойным лесами немного уступает по экологической ценности для соболя светлохвойная тайга, занимающая самую большую по площади часть заповедника. Наиболее привлекательны сосновые зеленомошно-ягодниковые леса (рис. 5). Состав древостоя в них колеблется от 6С1К2ОС1Б до 10С+К. Деревья диаметром до 40 см и высотой до 22–24 м, возрастом до 130–150 лет, образуют высокополнотные сомкнутые насаждения (полнота 0,7–1). Существенно повышает бонитет угодий наличие во втором ярусе темнохвойных пород деревьев, которые представлены в основном кедром и елью (от 6К4Е до 9Ж1Е).



Рис. 5. Светлохвойная тайга – самый обширный по площади тип местообитаний соболя Юганского заповедника

Большинство деревьев второго яруса имеют высоту в 13–15 м и уже достигли репродуктивного возраста (70–90 лет). В благоприятные для семеношения годы кедр в этом типе угодий плодоносил с урожайностью 2–3 балла по шкале Каппера. Хотя количество валежника значительно меньше, чем в темнохвойной тайге, однако защитность местообитаний достаточно высокая. Ее повышает густой подрост с преобладанием кедра (до 3 тыс. штук на га) и подлесок, состоящий из рябины, шиповника и можжевельника.

Довольно высокая плотность населения соболя в сосновых зеленомошно-ягодниковых лесах обусловлена рядом факторов, из которых основным является трофический. Площадь ягодников (черничников и брусничников) составляет до 15–20% проективного покрытия отдельных выделов. Черника плодоносила стабильно с урожайностью не ниже 3 баллов, хорошие урожаи брусники (4–5 баллов) случались приблизительно через год. Обилие корма в период массового урожая ягод способствовало поддержанию

на высоком уровне численности лесных полевок (в частности красной и красносерой полевок), доминирующих в населении мышевидных грызунов заповедника. В годы пика численности их популяции в сосновых зеленомошно-ягодниковых лесах отлавливали до 34 ос./100 д.-с. Второстепенное значение в рационе соболя имели обычные для этого биотопа виды – обыкновенная белка, серые полевки (темная полевка и полевка-экономка), обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788).

В светлохвойных местообитаниях популяция соболя достигала в благоприятные годы плотности населения до 5–6 особей на 1000 га.

Везде по ареалу чистые мелколиственные леса отнесены к наименее пригодным для обитания соболя (Бакеев и др., 2003). Чистых березняков и осинников на территории заповедника практически нет (рис. 6).



Рис. 6. Мелколиственная тайга – второй ярус устойчиво занимают темнохвойные породы деревьев

Мелколиственная тайга представляет собой смешанный лес с участием темнохвойных пород (6Б2Е2П +К +ОС или 6ОС3К1С +Б+П, полнота 0,6–0,7). Высота деревьев первого яруса достигает значений в 20–22 м при возрасте в 140–150 лет. Кроме того, деревья второго яруса представлены исключительно темнохвойными породами (кедром, елью и пихтой) – от 8П2Е до 6К2Е2П. Они достигают высоты в 8–12 м при возрасте в 70–90 лет.

В подросте в основном кедр (8К1Е1П), высотой 0,5–1 м, которого насчитывается до 1 тыс./га. Неустойчивость осины к сердцевинной гнили и, вследствие этого, слабая сопротивляемость изгибу под напором ветра, способствуют образованию завалов, что существенно повышает защитные качества этих угодий. Участие в древостое темнохвойных пород деревьев также способствует улучшению защитности этого типа местообитаний. Кроме того, запас семян хвойных пород деревьев в подстилке наполняет кормовую базу лесных и красносерых полевок, численность которых держится на стабильном уровне (до 15 ос./100 д.-с.). Для мелколиственной тайги обычно значительное участие ягодников в составе напочвенного покрова, проективное покрытие которых может достигать 15% площади выделов. Комплекс кормовых и защитных качеств, характерный для мелколиственной тайги, позволял поддерживать плотность населения соболя до 5–6 особей на 1000 га.

Ценность гарей как местообитаний соболя различна и зависит от давности пожара, характера возобновления, размеров выгоревших участков. Почти не посещались сободем свежие гари. Неблагоприятные для соболя условия создаются после пожаров, захватывающих большие площади. Значительные открытые пространства, возникающие в этом случае, являются для него нетипичными биотопами, которых он старается избегать. Небольшие же по площади пожарища даже улучшают условия существования соболя, поскольку повышают мозаичность угодий, создавая так называемый "опушечный эффект" (Бакеев, 1983). Помимо высоких защитных характеристик таких стадий, они довольно богаты животными

кормами, что позволяет популяции соболя в отдельные годы достигать плотностей населения, сравнимых с лучшими (темнохвойными) биотопами. Характеризуя лучшие станции соболя в пределах ареала, все исследователи отмечают его высокую численность в угодьях с хорошо выраженными защитными условиями в нижнем ярусе растительности (Раевский, 1947; Бакеев и др., 2003). Гари 10–15 летней давности с хаотическим нагромождением упавших деревьев и густым подростом из лиственных и хвойных пород вполне соответствуют таким требованиям. Такие места являлись естественными резервациями соболя в период интенсивного промысла в 20–30-х годах нашего века (Раевский, 1947).

Лесные пожары на территории заповедника возникают, как правило, из-за сухих гроз. Хотя с ними ведется постоянная борьба силами сотрудников заповедника и привлеченными специалистами, остановить их распространение удается далеко не сразу. Способствуют повышенной пожарной обстановке климатические условия весны и лета – высокие температуры воздуха и малое количество осадков. В 1988–89 гг. в Юганском заповеднике выгорело около 2000 га, в 2012 г. – около 1000 га. Вследствие выпадения пострадавшего леса образовались труднопроходимые завалы, которые, однако, предоставляют отличные защитные и гнездопригодные условия для обитания соболя.

Основными кормовыми объектами соболя на возобновляющихся гарях являются мышевидные грызуны, которые довольно интенсивно заселяют пригодные для них укрытия. Учеты в феврале 1989 г. на площадках, заложенных на гарях, показали, что уже спустя полгода после пожара численность популяции полевков резко возросла (всего обследовано 25 площадок общей площадью 1 га). Учеты проводили по снегу. Подсчитывали следы грызунов на поверхности снега, а также под укрытиями различного типа. Для сравнения проводили аналогичный учет (контрольный) в подобном биотопе на нетронутой огнем территории. Результаты учетов отражены в табл. 6.

Таблица 6. Встречаемость следов жизнедеятельности полевков в сгоревших и не тронутых огнем местообитаниях (январь 1990 г.)

Биотоп	Число следов жизнедеятельности (на 1 га)		
	на поверхности снега	под валежником	в приствольных пустотах
кедрово-елово-пихтово-березовый лес (сгорел в июне 1989 г.)	7	33	37
контроль кедрово-елово-пихтово-березовый лес	0	35	62

Площади пожарищ заселялись мышевидными грызунами, как за счет выживших особей, так и за счет мигрантов с сопредельных территорий. Учеты, проведенные на горях спустя год после пожара, показали уровень численности красной и красносерой полевков в 14 ос./ 100 д.-с.

Привлекательность гарей для соболя увеличивается с выпадением и увеличением глубины снежного покрова. Если летом густая травяная растительность затрудняет преследование добычи, то в зимний период упавшие деревья, засыпанные снегом, позволяют свободно перемещаться в многочисленных пустотах. В период подъема численности популяции соболя концентрация его на территориях возобновляющихся гарей была выше, чем в нетронутых огнем биотопах, и достигала 10 ос./ 1000 га, снижаясь до 6–7 ос./ 1000 га в менее благоприятные годы.

Сравнительно мало используются соболями территория болот. Небольшие пойменные болотца, как правило полностью безлесные, шириной 150–200 м, обычно пересекались зверьком во всех направлениях без опаски, хотя при наличии даже узкой полоски деревьев соболь предпочитал передвигаться под их прикрытием (рис. 7). Обширные пространства открытых водораздельных болот малопривлекательны для соболя. Как правило, более часто посещалась опушечная зона и прилегающая к ней полоса болотных местообитаний шириной 250–300 м. Однако при наличии участков угнетенного заболоченного сосняка (9С1К, высотой 5–7 м, полнотой 0,2–0,4) зона посещения расширялась до нескольких километров (рис. 8). Этому способствовало и наличие подроста, состоящего из сосны, высотой до 1 м, численностью до 1 тыс. штук на га.



Рис. 7. Небольшие чистые болота, окруженные лесом, пересекаются соболем без опаски



Рис. 8. По обширным болотам Юганского заповедника соболь чаще всего передвигается под прикрытием угнетенного сосняка

Болота малопродуктивны в кормовом отношении. В опушечной зоне из растительных кормов, наиболее привлекательных для соболя, обычна голубика, занимающая иногда до 5–7 % проекционного покрытия выделов. Клюква и морошка используются в пищу незначительно и их вес в рационе соболя невелик. Из животных на болотах жертвами соболя становятся красная и красносерая полевки (численность которых незначительна, максимум до 2–3 ос./ 100 д.-с.), а также глухарь и заяц-беляк (*Lepus timidus* L., 1758). Плотность популяции соболя на болотах невысока и достигала максимум 1 ос./1000 га.

Показатель учета (число следов на 10 км маршрута) и плотность популяции соболя значительно отличались в различных типах местообитаний. Средние многолетние значения этих показателей в различных типах местообитаний Юганского заповедника отражены в табл. 7.

Таблица 7. Средняя многолетняя численность соболя в различных типах местообитаний Юганского заповедника (1988–2015 гг.)

Тип местообитания	Протяженность маршрута, км	Показатель учета, следов/10 км	Плотность, особей на 1000 га
темнохвойная тайга	922	17,5	5,4
светлохвойная тайга	1707,3	11,0	3,4
мелколиственная тайга	1446,8	10,7	3,3
болота	1400,4	2,5	0,8

Значимость отличий показателей плотности населения соболя в различных лесных местообитаниях соболя отражены в табл. 8.

Таблица 8. Значимость отличий показателей плотности населения соболя в различных лесных типах местообитаний соболя заповедника "Юганский"

Сравниваемые типы местообитаний	Средняя плотность населения ос./1000 га	t	p
темнохвойная тайга светлохвойная тайга	5,4 3,4	<b>4,895</b>	<b>0,000009</b>
темнохвойная тайга мелколиственная тайга	5,4 3,3	<b>5,528</b>	<b>0,000001</b>
светлохвойная тайга мелколиственная тайга	3,4 3,3	0,407	0,685644

Примечание: t – значение t – критерия Стьюдента; p – значимость; жирным шрифтом выделены статистически значимые отличия.

Анализ средней многолетней численности соболя показал резкие статистически значимые отличия ( $p < 0,001$ ) ее уровня в темнохвойных биотопах от других лесных местообитаний (рис. 9, 10). Показатели плотности популяции соболя в светлохвойных и мелколиственных лесах приблизительно близки друг с другом, что свидетельствовало о наличии в обоих типах местообитаний сходного по качеству комплекса экологических

условий для существования популяции соболя (рис. 11). Различия между ними статистически незначимы.

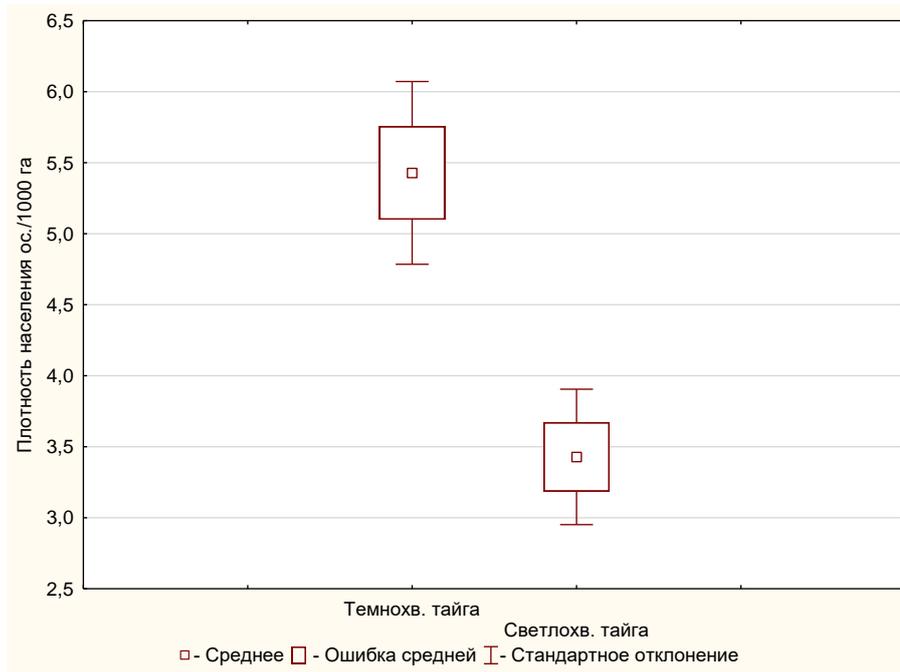


Рис. 9. Отличия средних показателей плотности популяции соболя в темнохвойных и светлохвойных типах местообитаний заповедника

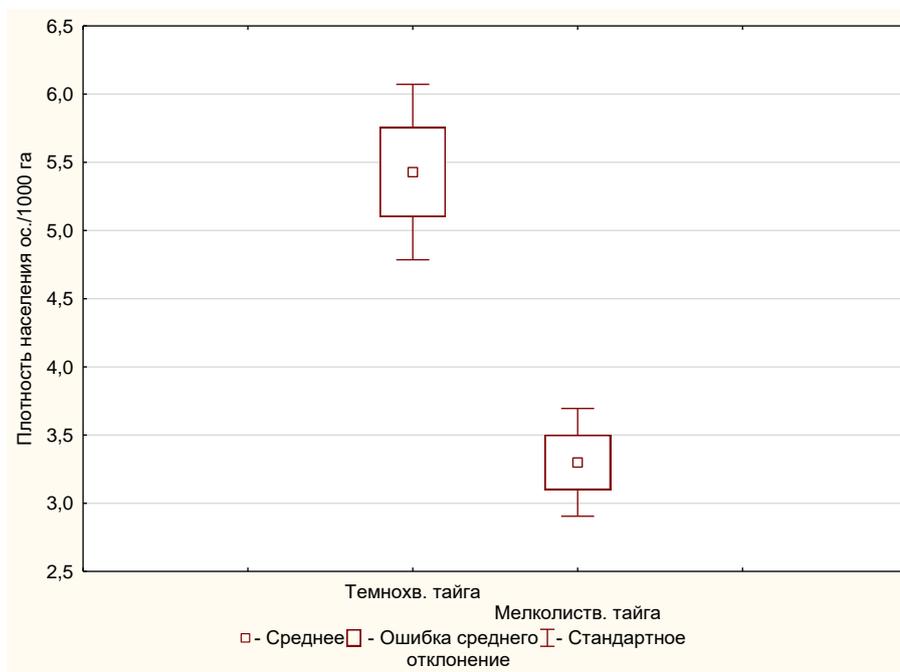


Рис. 10. Отличия средних показателей плотности популяции соболя в темнохвойных и мелколиственных типах местообитаний заповедника

"Юганский"

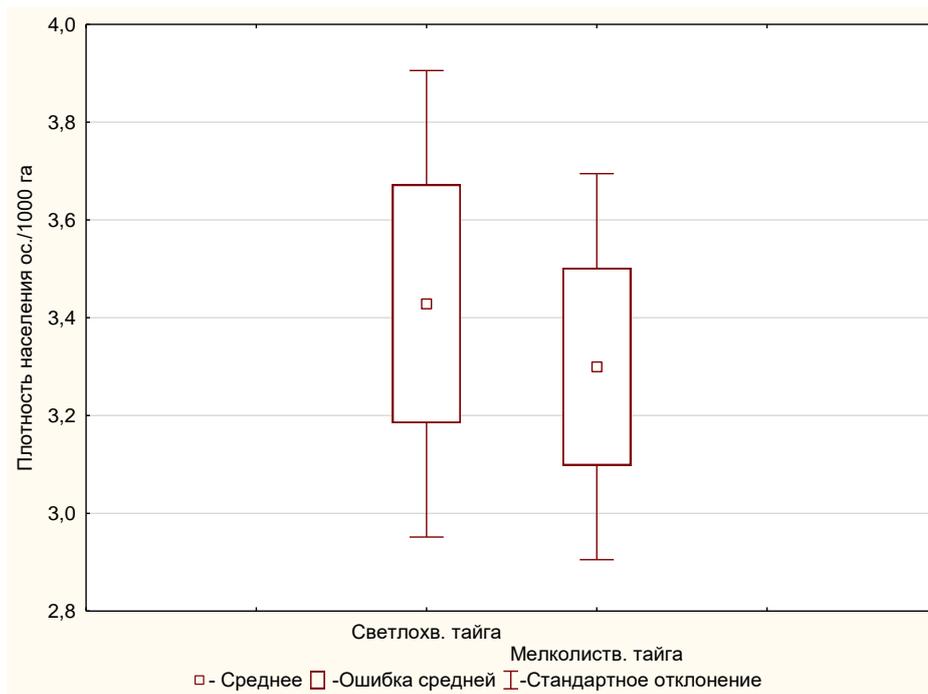


Рис. 11. Отличия средних показателей плотности популяции соболя в светлохвойных и мелколиственных типах местообитаний заповедника "Юганский"

Численность популяции соболя на территории Юганского заповедника ежегодно претерпевала значительные колебания. Соответственно менялось и ее биотопическое распределение. Степень привлекательности для вида различных местообитаний на разных уровнях численности популяции соболя можно определить с помощью коэффициента предпочтения биотопа. Фактически коэффициент предпочтения отражает степень отклонения в распределении вида по местообитаниям от равномерного, которому соответствует значение коэффициента равное 1. Степень отклонения коэффициента, в большую или меньшую сторону от 1, обозначает уменьшение или увеличение ценности биотопа для вида. Приближение значений коэффициента предпочтения к нулю показывает низкую привлекательность биотопа, а достижение нулевых значений свидетельствует о избегании зверями данного типа угодий в связи с его непригодностью для существования вида (Мамонтов, 2009). Также коэффициент предпочтения

биотопа показывает распределение вида на изучаемой площади вне зависимости от колебаний его численности по годам, поэтому результаты разных лет можно легко сравнивать (Sokal, Rohlf, 1981; Мамонтов, 2009).

Коэффициент предпочтения биотопа для соболя рассчитывали на основе данных, собранных в ходе ежегодных зимних маршрутных учетов, проводимых на территории заповедника. Отличительной чертой этого коэффициента является то, что при сборе первичного материала, необходимого для его расчета, нет необходимости закладывать учетные маршруты таким образом, чтобы различные типы угодий были представлены пропорционально их доле на всем обследуемом участке. Необходимо только рассчитать процентную долю частей маршрута по конкретным типам угодий от общей протяженности маршрута и соотнести ее с долей встреч следов соболя в этих же местообитаниях от количества встреч следов на всем маршруте, также выраженной в процентах.

Анализ динамики коэффициента предпочтения биотопа за 1988–2015 гг. (рис. 12) на территории Юганского заповедника показал бесспорную максимальную привлекательность для соболя темнохвойных типов местообитаний.

За всю историю наблюдений (28 лет) только 6 раз (в 1988, 1991, 1999, 2004, 2009 и 2014) значения коэффициента предпочтения в других типах местообитаний были выше, чем в местообитаниях с преобладанием в древостое темнохвойных пород деревьев. Среднее многолетнее значение коэффициента предпочтения в темнохвойной тайге составило 1,79, что более чем на 60% превышало аналогичные значения в других лесопокрытых биотопах. Максимальные значения коэффициента предпочтения также характерны именно для темнохвойных лесов (табл. 9), что указывало на явную их избирательность при выборе сободем оптимальных местообитаний.

Низкопродуктивные болотные массивы малопривлекательны для популяции соболя.

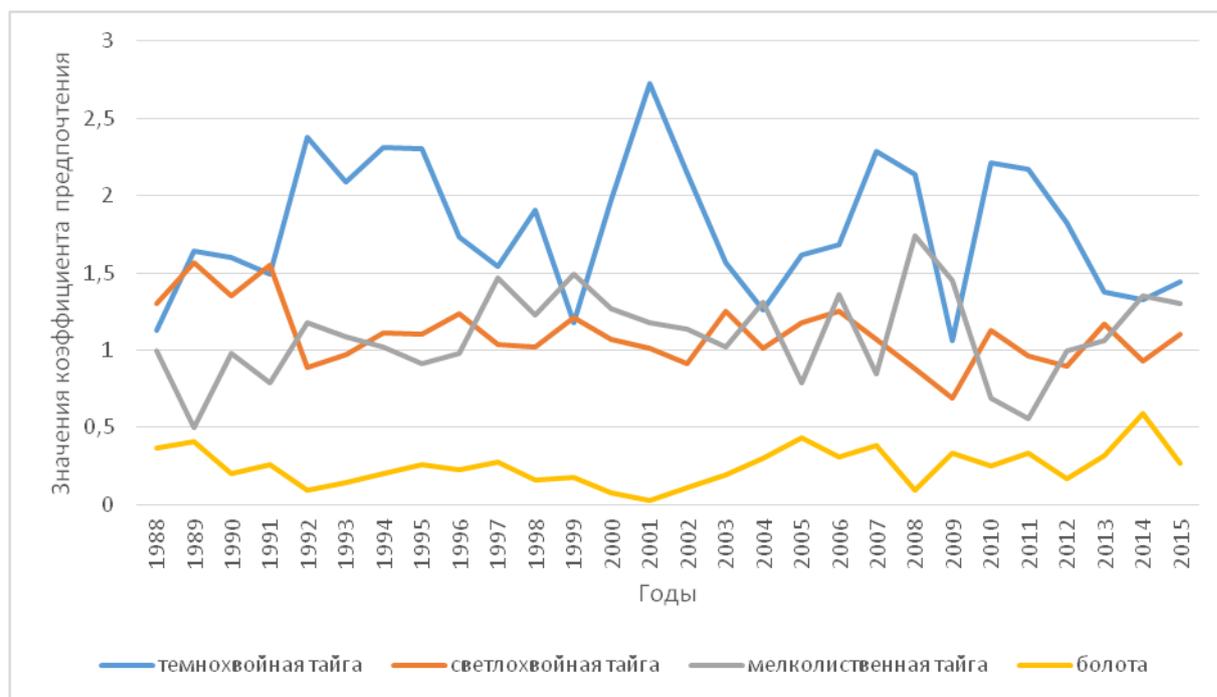


Рис. 12. Динамика коэффициента предпочтения соболем различных типов местообитаний Юганского заповедника (за 1988–2015 гг.)

Таблица 9. Среднеголетние значения коэффициента предпочтения соболем различных типов местообитаний Юганского заповедника (1988–2015 гг.)

Тип местообитания	$M \pm m$	min	max
темнохвойная тайга	1,79±0,08	1,06	2,73
светлохвойная тайга	1,102±0,04	0,69	1,57
мелколиственная тайга	1,097±0,05	0,50	1,74
болота	0,25±0,02	0,03	0,59

Примечание:  $M$  – среднее значение коэффициента предпочтения биотопа;  $m$  – ошибка среднего; min – минимальное значение; max – максимальное значение.

Об этом свидетельствовали низкие значения коэффициента предпочтения, рассчитанные для этого типа местообитаний. Коэффициент предпочтения в ряд лет (1992, 2000, 2001, 2008) вообще находился вблизи нулевых отметок (табл. 10), что указывало на явное избегание соболем

данного типа местообитаний. Как правило, это происходило на фоне подъема или пика численности популяции соболя, что, вероятно, вызывало отток зверьков из малопродуктивных биотопов и их концентрацию в наиболее ценных для вида местообитаниях. Это подтверждалось анализом взаимосвязи значений коэффициента предпочтения в различных типах местообитаний (табл. 11). Установлена отрицательная связь средней силы между значениями коэффициентов предпочтения в темнохвойной тайге и на болотах ( $r=-0,53$ ,  $p \leq 0,05$ ).

Среднемноголетние значения коэффициента предпочтения в светлохвойной и мелколиственной тайге практически одинаковы, размах их колебаний также находился в диапазоне близких значений. Это позволяет утверждать, что в условиях Юганского заповедника эти типы местообитаний обладают одинаковой степенью привлекательности для популяции соболя. Уступая в ценности темнохвойной тайге, они, тем не менее, могут представить весь набор экологических условий, необходимых для жизни соболя.

Таблица 10. Значения коэффициента предпочтения сободем различных типов местообитаний заповедника "Юганский" (за 1988–2015 гг.)

Год	Коэффициент предпочтения биотопа			
	темнохвойная тайга	светлохвойная тайга	мелколиственная тайга	болота
1	2	3	4	5
1988	1,13	1,30	1,00	0,37
1989	1,64	1,57	0,50	0,41
1990	1,60	1,35	0,98	0,20
1991	1,49	1,55	0,79	0,26
1992	2,38	0,89	1,18	0,09
1993	2,09	0,97	1,09	0,14
1994	2,31	1,11	1,02	0,20
1995	2,30	1,10	0,91	0,26
1996	1,73	1,24	0,98	0,23

1997	1,54	1,04	1,47	0,28
1	2	3	4	5
1998	1,91	1,02	1,23	0,16
1999	1,18	1,21	1,49	0,18
2000	1,97	1,07	1,27	0,08
2001	2,73	1,01	1,18	0,03
2002	2,15	0,91	1,14	0,11
2003	1,57	1,25	1,02	0,19
2004	1,26	1,01	1,31	0,3
2005	1,62	1,18	0,79	0,43
2006	1,68	1,25	1,36	0,31
2007	2,29	1,07	0,85	0,38
2008	2,14	0,88	1,74	0,09
2009	1,06	0,69	1,45	0,33

Окончание таблицы 10

2010	2,21	1,13	0,69	0,25
2011	2,17	0,96	0,56	0,33
2012	1,82	0,90	1,0	0,17
2013	1,38	1,17	1,06	0,32
2014	1,33	0,93	1,35	0,59
2015	1,44	1,10	1,30	0,27

Во всей линейке выделенных лесопокрытых местообитаний соболя наблюдался дисбаланс при пространственном распределении вида в сторону наиболее ценных темнохвойных лесов. Рост коэффициента предпочтения в темнохвойной тайге вызывал падение значений аналогичного коэффициента в светлохвойной и мелколиственной тайге ( $r=-0,23-0,25$ ; связь слабая, статистически незначимая). В паре типов местообитаний светлохвойная – мелколиственная тайга также наблюдалась обратная зависимость коэффициентов предпочтения ( $r=-0,50$ ; связь средней силы, статистически значимая,  $p \leq 0,05$ ).

Величина значений коэффициента предпочтения тесно связана с показателями плотности популяции соболя в соответствующих типах местообитаний (табл. 12). В темнохвойной и мелколиственной тайге между этими параметрами наблюдалась связь средней силы ( $r=0,51$  и  $r=0,60$ ,  $p \leq 0,05$ ), в светлохвойных лесах и на болотах – сильная связь ( $r=0,69$  и  $r=0,88$ ,  $p \leq 0,05$ ). Фактически колебания коэффициентов предпочтения указывали на перераспределение части популяции соболя из менее привлекательных в текущий сезон местообитаний в местообитания, обладающие более богатым набором экологических условий.

Таблица 11. Корреляционная матрица сопряженности коэффициента предпочтения соболем типов местообитаний Юганского заповедника (1988–2015 гг.)

Тип местообитания	темнохвойная тайга	светлохвойная тайга	мелколиств. тайга	болота
-------------------	--------------------	---------------------	-------------------	--------

темнохвойная тайга	1,0	-0,25	-0,23	<b>-0,53</b>
светлохвойная тайга	-0,25	1,0	<b>-0,50</b>	0,22
мелколиственная тайга	-0,23	<b>-0,50</b>	1,0	-0,28
болота	<b>-0,53</b>	0,22	-0,28	1,0

Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p \leq 0,05$ ).

Таблица 12. Зависимость величины коэффициента предпочтения биотопа от плотности популяции соболя (1988–2015 гг.)

Коэффициент предпочтения	Плотность популяции соболя			
	темнохвойная тайга	светлохвойная тайга	мелколиственная тайга	болота
темнохвойная тайга	<b>0,51</b>	-0,28	-0,35	<b>-0,50</b>
светлохвойная тайга	-0,02	<b>0,69</b>	-0,24	0,28
мелколиственная тайга	<b>-0,41</b>	<b>-0,47</b>	<b>0,60</b>	-0,35
болота	-0,26	0,18	-0,13	<b>0,88</b>

Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p \leq 0,05$ ).

Формирование в темнохвойной тайге комплекса благоприятных для жизни соболя экологических условий, ведущее к увеличению коэффициента предпочтения, вызывало рост численности популяции в этом местообитании прежде всего за счет зверьков, населяющих пессимальные болотные биотопы. В светлохвойных и мелколиственных лесах в такой ситуации также наблюдалось падение численности соболя, однако выражено оно в значительно меньшей степени, коэффициенты корреляции не достигали высоких значений и были статистически незначимыми. Рост коэффициента предпочтения светлохвойных лесов приводил к увеличению численности соболя не только в этом типе местообитаний, но и в граничащих с ним болотных биотопах. Этот процесс практически не отражался на численности соболя в темнохвойных местообитаниях, в мелколиственных же местообитаниях наблюдалось незначительное ее снижение. Увеличение

коэффициента предпочтения мелколиственной тайги вызывало снижение численности соболя во всех других биотопах, более сильно выраженное в отношении темнохвойных и светлохвойных местообитаний ( $r=-0,41-0,47$ ;  $p\leq 0,05$ ).

При определении качества местообитаний и их емкости по тому или иному виду учитывается множество параметров. Основными критериями разделения угодий по видовым бонитетам являются их кормовые и защитные свойства (Шишкин и др., 2007). В отношении соболя защитные свойства местообитаний определяются характером лесонасаждений – породным составом, ярусностью, возрастом и полнотой древостоя, наличием подроста, захламленностью и т.п. Видовой состав и обилие основных кормовых объектов, их сезонная и годовая динамика, доступность в течение года, определяемая комплексом факторов различного происхождения – основные составляющие кормовых свойств местообитаний. Сочетанное воздействие защитных и кормовых свойств местообитаний определяет основные экологические условия обитания популяции соболя в том или ином биотопе, которые, в свою очередь, связаны с показателями численности популяции и их изменчивостью на протяжении длительного временного ряда.

Каждый тип местообитаний соболя Юганского заповедника представляет свой набор экологических условий для существования его популяции. Степень их оптимальности также отражает величина коэффициента вариации индексов численности (Бобрецов и др., 2000). В пессимальных местообитаниях популяция, как правило, не достигает высоких показателей численности, которая, к тому же характеризуется большей изменчивостью (Майр, 1968; Ивантер, 1975).

Самые низкие коэффициенты вариации численности соболя, свидетельствующие об оптимальности данных биотопов для его обитания, характерны для темнохвойных и мелколиственных лесов – 32%. В светлохвойных лесах коэффициент вариации численности соболя несколько выше – 38%, что, однако, относит их к разряду вполне пригодных для

поддержания численности популяции на высоком уровне, что и подтверждалось результатами учетов. Набор экологических условий для жизни соболя в болотных биотопах достаточно беден. Эти местообитания являются пессимальными для соболя, об этом также свидетельствовал и самый высокий коэффициент вариации его численности – 57%.

Таким образом, типы местообитаний соболя на территории заповедника "Юганский" можно разделить на ряд категорий. Оптимальными являются лесопокрываемые биотопы, как обеспечивающие весь необходимый набор жизненных условий на протяжении всего годового цикла существования популяции соболя. Они являются типичными свойственными виду биотопами, плотность популяции соболя в которых определяется комплексом характерных для них защитных и кормовых условий, а также различными внутривидовыми факторами. В перечне лесных местообитаний соболя наиболее стабильный и высокий уровень его численности характерен для темнохвойных лесов, что ставит их в разряд ключевых для сохранения популяции на территории заповедника. Уровень численности популяции соболя в других лесных местообитаниях (светлохвойных и мелколиственных) приблизительно одинаков, выявленные различия статистически незначимы, однако эти местообитания кардинально отличались по типу растительности, что и позволяет провести между ними линию разделения.

К пессимальным местообитаниям соболя в нашем регионе относятся болота, обладающие самым скудным набором экологических условий, необходимых для вида. Их качественные и количественные показатели проецировались на уровень численности соболя в этом типе местообитаний (самый низкий в линейке выделенных), а показатели численности характеризовались большой вариабельностью от года к году (коэффициент вариации почти вдвое превышал аналогичные величины в лесопокрываемых биотопах).

## Глава 5. КОРМОВАЯ БАЗА И РАЦИОН СОБОЛЯ ЮГАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Для поддержания устойчивого состояния популяции соболя необходима стабильная кормовая база. При анализе содержимого желудков соболя находили остатки 1–2, максимум до 4 полевок (Хлебников, 1977). Кормится соболь, обычно, два раза в сутки (Лавров, 1958; Соколов, 1966). Суточный объем пищи соболя должен составлять около 20% массы его тела. Это соответствует поимке 6–8 полевок в день (Сафронов, 2002). На пике своей численности популяция соболя на территории заповедника насчитывала до 2,5 тысяч особей. Средний вес взрослой красной полевки – основы рациона соболя в районе Юганского заповедника (без деления по половому признаку) составлял 31 г (n=470). Таким образом, суммарное суточное потребление

этого вида корма популяцией соболя заповедника может достигать 460–620 кг в сутки.

Диапазон питания соболя очень широк, в его пределах можно выделить две группы кормов – растительного и животного происхождения. В разные сезоны их соотношение может изменяться в широких границах, но все же в течение года первенствующее значение имели животные корма (Чепрасов, 2011). Такая же картина наблюдалась и в отношении соболя Сургутского Приобья, что отмечали и другие исследователи (Бакеев и др., 2003; Стариков, 2003). Встречаемость растительных кормов в рационе соболя Юганского заповедника по результатам анализа содержимого экскрементов ( $n=780$ ) составила около 62%, в то время как животные корма отмечали в 88% случаев. Анализ содержимого желудков соболей ( $n=128$ ), добытых на сопредельной с заповедником территории, также показал значительное преобладание в спектре питания этого хищника кормов животного происхождения. Однако, состав питания соболя по результатам содержимого желудков, может быть искусственно искажен за счет того, что большинство биоматериала для анализа поступило от зверьков, отловленных в капканы с произвольно выбранной охотником приманкой. Состав питания соболя на территории Юганского заповедника и в прилегающих районах отражен в табл. 13, 14.

Диапазон добываемых соболем животных очень велик – от насекомых до таких сравнительно крупных зверей, как заяц-беляк, и из птиц – глухарь. Среди поедаемых соболем насекомых отмечали жужелиц, ос и шмелей (и их личинок), а также личинок усачей. Следует заметить, что большого значения в питании соболя насекомые не играли, встречаясь очень редко и только в отдельные сезоны (Переясловец, 1999).

Таблица 13. Рацион соболя Юганского заповедника по результатам анализа содержимого экскрементов ( $n=780$ )

Вид корма	Встречаемость, в %
мышевидные грызуны	75,9
землеройки	8,8
обыкновенная белка	0,6
заяц-беляк	0,3
рябчик	0,8
глухарь	0,1
мелкие воробьиные птицы	0,6
яйца птиц	0,3
насекомые	0,9
всего животных кормов	88,3
кедровый орех	26,3
черника	17,7
голубика	4,1
брусника	6,7
рябина	3,1
шиповник	1,7
черемуха	0,9
морошка	0,5
клюква	1,3
всего растительных кормов	62,2

Таблица 14. Рацион соболя Юганского заповедника по результатам анализа содержимого желудков (n=128)

Вид корма	n	Встречаемость, в %
мышевидные грызуны	93	72,7
землеройки	3	2,3
обыкновенная белка	4	3,1
рябчик	6	4,7
глухарь	3	2,3
всего животных кормов	109	85,1
кедровый орех	27	21,1

голубика	2	1,6
брусника	3	2,3
рябина	8	6,3
шиповник	5	3,9
всего растительных кормов	45	35,2

Основу рациона соболя Юганского заповедника составляли мышевидные грызуны. В списке потенциальных жертв (из этой группы) присутствуют 9 видов – красная полевка, красносерая полевка, европейская рыжая полевка, темная полевка, полевка-экономка, лесной лемминг, лесная мышовка, мышь-малютка (*Micromys minutus* Pallas, 1771) и водяная полевка (*Arvicola amphibius* L., 1758). Однако в содержимом экскрементов соболя отмечали остатки только 3 видов (красной и красносерой полевков, а также полевки-экономки).

Главную роль в питании соболя играет красная полевка – доминант в населении мышевидных грызунов заповедника. Ее осенняя численность в различных типах местообитаний отражена в табл. 15.

Таблица 15. Средняя многолетняя осенняя численность красной полевки в различных типах местообитаний Юганского заповедника (1988–2015 гг.)

Тип местообитания	Численность, ос./100 д.-с.	Диапазон колебаний численности	
		min (ос./100 д.-с.)	max (ос./100 д.-с.)
темнохвойная тайга	7,7	0	28
светлохвойная тайга	8,2	0	34
мелколиственная тайга	3,8	0	18

Колебания численности красной полевки в различных типах местообитаний заповедника носили синхронный характер (рис. 13).

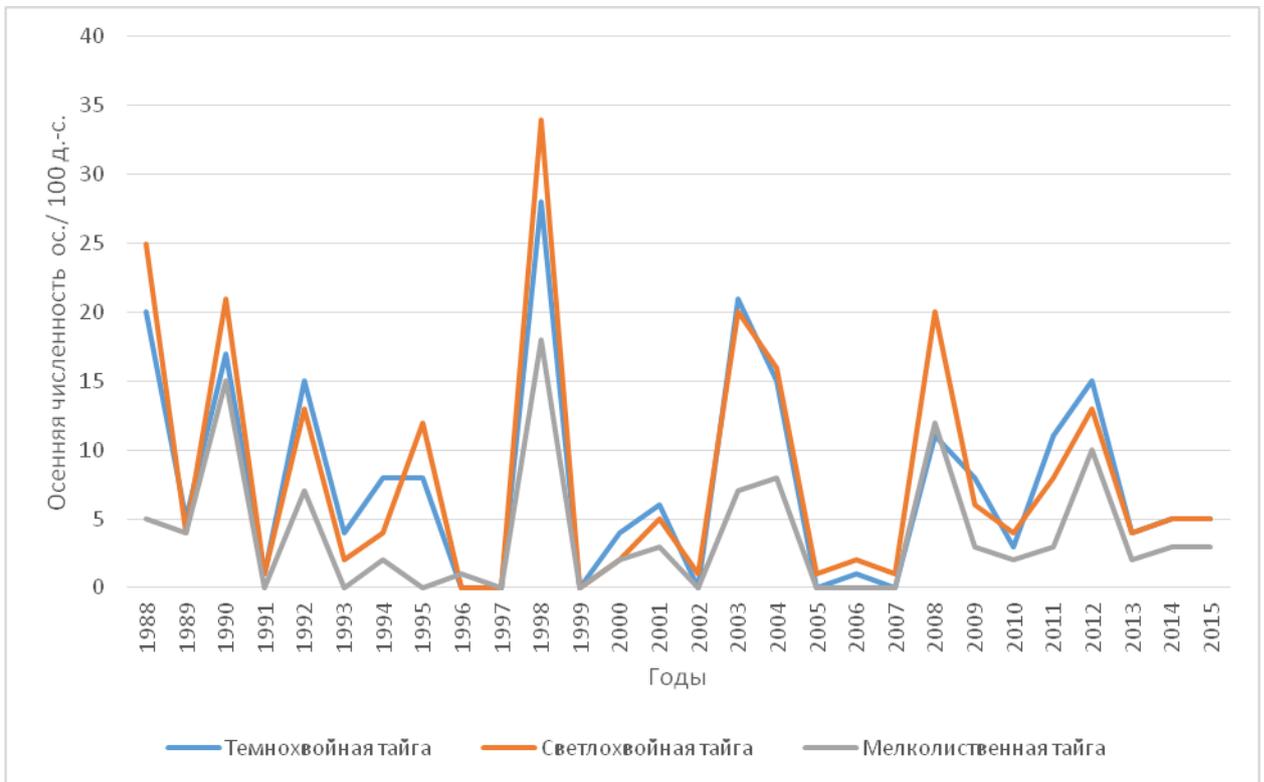


Рис. 13. Динамика осенней численности красной полевки в различных местообитаниях Юганского заповедника

Сопряженность динамики численности красной полевки в различных типах местообитаний подтверждалась и результатами корреляционного анализа (табл. 16).

Таблица 16. Сопряженность динамики численности красной полевки в различных местообитаниях Юганского заповедника (корреляционная матрица)

Тип местообитания	темнохвойная тайга	светлохвойная тайга	мелколиственная тайга
темнохвойная тайга	1,0	<b>0,95</b>	<b>0,85</b>
светлохвойная тайга	<b>0,95</b>	1,0	<b>0,87</b>

мелколиственная тайга	<b>0,85</b>	<b>0,87</b>	1,0
--------------------------	-------------	-------------	-----

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции ( $p \leq 0,05$ ).

Многолетние колебания численности красной полевки носили циклический характер (В. Переясловец, Т. Переясловец, 2004). Во многих частях ареала протяженность ее циклов лежит в интервале 3–5 лет (Henttonen et al., 1984; Henttonen, Wallgren, 2001; Бобрецов, 2009 и др.). Проведенный спектральный анализ показал преобладание периодической составляющей цикла в популяции красной полевки с периодом 3 года во всех исследуемых типах местообитаний заповедника. Типична значительная амплитуда колебаний численности полевок, главным образом за счет депрессий численности, которые затрагивали один и очень редко два сезона подряд. За весь период наблюдений депрессия численности этого вида наблюдалась 7 раз – в 1991, 1996–1997, 1999, 2002, 2005 и 2007 гг., когда численность полевок в оптимальных биотопах падала практически к нулевой отметке. Так, в 1991 на 1100 д.-с. было отловлено всего 2 красной полевки, в 1996 – 1 особь на 1700 д.-с. При такой низкой численности основного кормового объекта популяция соболя вынуждена была переключаться на питание исключительно растительными кормами. В такие годы наличие хотя бы среднего урожая ягод (в районе 3 баллов) сглаживало негативное влияние низкой численности полевок, сохраняя воспроизводственное ядро популяции соболя заповедника в пределах своих участков обитания. Встречаемость различных ягод в содержимом экскрементов соболя составила 96%, их массовая доля в суточном рационе достигала 100%. Как правило, следствием депрессии численности красной полевки при низком урожае ягод на фоне высокой численности соболя, являлись масштабные миграции этого хищника, начинающиеся с приходом зимы. Миграции вызывали резкое снижение численности соболя в заповеднике, в их ходе показатель учета следов соболя падал до отметки 1–2 следа на 1 км маршрута (Переясловец, 2007).

При нижнем уровне осенней численности красной полевки в 6–8 ос./100 д.-с. соболь, как правило, не испытывал трудностей с животной пищей. Это подтверждалось результатами троплений. В такие годы суточный ход зверька представлял собой, чаще всего, замкнутую фигуру, изобилующую разными петлями, и в плане приближающуюся к эллипсу с периметром 3–5 км. Соболь спокойно передвигался в пределах своего участка, обыскивая разнообразные убежища полевков – корневые пустоты, валежник, кучи веток и т.п. При этом он, обычно, совершал около 7 – 10 запусков (нырков) в снег с целью поиска потенциальных жертв. Такая охота мало энергозатратна. Хорошим индикатором благополучной кормовой обстановки служило отношение хищника к пойманной жертве. При хорошей кормовой базе на месте поедания добычи часто оставались ее внутренности, хвост и клочки шкуры. При бедной кормовой базе пойманные полевки, как правило, поедались полностью.

При достижении снежным покровом максимальной глубины (к концу зимнего периода) доступность этого вида корма значительно ухудшалась. Снежный покров является одним из мощных экологических факторов, подчиняющих своему влиянию сезонный ритм жизни популяций многих видов животных, в том числе и соболя (Формозов, 1990).

В районе Юганского заповедника снеговой покров лежит около 200 дней в году. Средняя глубина снега (за 2009–2014 год) к февралю составляла в темнохвойной тайге – 54 см, в светлохвойной тайге – 61 см, в мелколиственной тайге – 58 см, на болотах – 70 см. Глубокий снег не препятствует передвижению соболя, однако может являться преградой, затрудняющей добычу мышевидных грызунов. Сочетание таких экологических факторов, как глубокий снег, уровень которого превышает средние многолетние значения и низкая осенняя численность лесных полевков (около 2–3 ос. на 100 д./с.), может оказать негативное воздействие на численность популяции соболя.

Подобная ситуация отмечена в зимний период 2014–2015 гг. на территории Юганского заповедника. Зима в 2014 г. наступила очень рано, приблизительно на две недели раньше средней многолетней даты. К февралю 2015 г. глубина снега в лесу достигла 80–90 см, а на болотах 100–120 см. Численность лесных полевок (по осенним учетам 2014 г.) составляла в среднем 3 ос./100 д.с. На фоне высокой численности популяция соболя испытывала дефицит корма, к тому же сильно уменьшилась его доступность. По результатам троплений успешность охоты соболя на мышевидных грызунов значительно снизилась. Число запусков в снег за поисковый суточный ход соболя увеличилось до 12–15, при этом добывалась максимум одна полевка. Часть хищников вообще за суточный ход не смогли добыть животного корма, хотя затратили много энергии на пробивание снежной толщи. К концу зимы соболи стали голодать. Голодные зверьки в местах расположения кордонов и стационаров заповедника пытались прокормиться у человеческого жилья, похищая продукты, забираясь в лабазы, дома, посещая помойки и совершенно не опасаясь при этом людей. Часть популяции начала миграцию. В сопредельных с заповедником районах резко возросла добыча соболя охотниками-промысловиками. Любая приманка в капканах привлекала голодающих хищников. Сезонная добыча одного охотника достигала нескольких десятков соболей.

В итоге, зимой 2014–2015 гг. наблюдали повышенную элиминацию соболя, спровоцированную экстремальными зимними осадками и дефицитом корма. Сравнение численности популяции соболя по результатам ЗМУ, проведенных в заповеднике в декабре 2014 г. и в феврале 2015 г., показало 35% падение численности популяции соболя.

Кроме мышевидных грызунов в состав рациона соболя входили и насекомоядные млекопитающие, представленные землеройками. На территории заповедника отмечено обитание 5 видов – обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758), средней бурозубки (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1785), малой бурозубки (*Sorex minutus* L., 1766), крошечной

бурозубки (*Sorex minutissimus* Zimmerman, 1780) и обыкновенной куторы (*Neomys fodiens* Pennant, 1771). В рационе соболя из них достоверно отметили 2 вида, доминирующих в населении землероек заповедника – обыкновенную бурозубку и среднюю бурозубку. Встречаемость их остатков в питании соболя за весь период наблюдения составила 8,8%. Следует отметить, что в рационе соболя Юганского заповедника этот вид корма встречался эпизодически, в отдельные сезоны отдельных лет. Как правило, его доля возрастала в годы с низкой численностью лесных полевок. Осенняя численность бурозубок в основных типах местообитаний заповедника отражена в табл. 17.

Таблица 17. Осенняя численность некоторых видов бурозубок в различных типах местообитаний Юганского заповедника (2007–2015 гг.)

Тип местообитания	Средняя ос./ 100 ц.-с.	Диапазон колебаний численности	
		min (ос./ 100 ц.-с.)	max (ос./ 100 ц.-с.)
Обыкновенная бурозубка			
темнохвойная тайга	14	0	48
светлохвойная тайга	6	0	14
Средняя бурозубка			
темнохвойная тайга	18	4	24
светлохвойная тайга	10	2	36

В содержимом желудков соболя не обнаруживали более одного экземпляра бурозубок. Отношение соболя к бурозубкам специфическое, возможно ему не нравится слабый мускусный запах, присущий этой группе насекомоядных. В сезоны с хорошей кормовой обстановкой при троплении соболя неоднократно находили задавленных и несъеденных бурозубок, иногда съедалась только голова.

Участие в рационе соболя более крупных млекопитающих, чем мышевидные грызуны и насекомоядные, исчислялось долями процента. Как

правило, это случайная добыча, отмечаемая в содержимом желудков и экскрементов очень редко. Вероятно, жертвой соболя может стать азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769). Однако, в населении мелких млекопитающих заповедника бурундук не достигал высокой численности и его остатки в содержимом экскрементов и желудков соболя встречены не были, хотя в рационе соболей других популяций этот вид отмечался (Buskirk et al, 1996; Murakami, 2003).

Обыкновенная белка – обычный, временами многочисленный вид заповедника, обитающий в тех же биотопах, что и соболь. Средняя многолетняя численность популяции белки (за 1988–2015 гг.) в темнохвойной тайге составила 33 ос./1000 га (диапазон колебаний от 1,4 до 133,8 ос./1000 га), в светлохвойной тайге – 20,4 ос./1000 га (диапазон колебаний от 0,7 до 91,5 ос./1000 га), в мелколиственной тайге – 18,4 ос./1000 га (диапазон колебаний от 1 до 100,4 ос./1000 га). Во время охотничьего поиска соболь практически не интересовался встреченными им свежими следами белки. Жертвой соболя белка, скорее всего, становится при случайных встречах на земле, обычно во второй половине зимы. К этому времени, глубина снега составляет от 60 см до 1 м и для того, чтобы добраться до своих кладовых или достать упавшую осенью шишку, грызуну приходится прокапывать глубокие тоннели (рис. 14). Именно в это время он наиболее уязвим. Специальную охоту на белку, по нашим наблюдениям, соболь ведет только в годы с очень бедной кормовой базой, когда его популяция находится на грани голодовки. По результатам многосуточного тропления установили, что соболь в течении двух дней тропил наземные следы белки, пока не поймал ее на выходе из снежной норы.

Доля зайца-беляка в питании соболя Юганского заповедника незначительна. Это отмечено также В.Г. Монаховым (2016), изучавшим спектр питания юганского соболя в 1978 – 1985 гг. Средняя многолетняя численность популяции зайца-беляка (за 1988–2015 гг.) в темнохвойной тайге составила 4,6 ос./1000 га (диапазон колебаний от 0 до 49,2 ос. /1000 га),

в светлохвойной тайге – 2,8 ос. /1000 га (диапазон колебаний от 0,1 до 9,6 ос. /1000 га), в мелколиственной тайге – 3,6 ос. /1000 га (диапазон колебаний от 0 до 10,6 ос. /1000 га).



Рис. 14. Белка уязвима для соболя только во время кормежки на земле

Подъем численности зайца-беляка, наблюдаемый в 1991–1999 гг., сменился затяжной депрессией, продолжающейся и в настоящее время. В содержимом экскрементов и желудков соболя заяц-беляк встречался очень редко. В природе мы дважды воочию наблюдали охоту соболя за этим видом. В обоих случаях зайцев преследовали крупные соболи-самцы. Троплением в пяту установлено, что, учуяв зайца, соболь пытался приблизиться на максимально близкое расстояние к жертве, а затем стремительным броском пробовал ее поймать. В случае неудачи он преследовал зайца на расстоянии до нескольких сот метров.

Различные птицы не играли большой роли в питании соболя Юганского заповедника. Встречаемость их остатков в его рационе находилась на низком уровне. Мелкие воробьиные птицы становились жертвами соболя и летом, и в зимний период. Летом отмечали поедание сободем птичьих яиц. Более или менее заметное значение в рационе местного соболя играли тетеревиные птицы. В орнитофауне заповедника встречаются 4 вида тетеревиных птиц – глухарь, рябчик, тетерев (*Lyrurus tetrrix* L., 1758) и белая куропатка (*Lagopus lagopus* L., 1758). Численность тетеревиных птиц на территории заповедника находится в пределах: для глухаря – 800–900 особей, для тетерева – 900 – 1000 особей, для рябчика – 2–4 тысячи особей, для белой куропатки – 200 особей (Байкалова и др., 1998). В настоящее время популяции тетеревиных птиц Юганского заповедника находятся в состоянии долговременного спада численности, поэтому все их виды повсеместно немногочисленны. Проведенные в 2012 г. на территории заповедника учеты (411 км маршрутов) показали невысокую относительную численность тетеревиных птиц: рябчик – 5 ос./10 км маршрута, тетерев – 1 ос./10 км, глухарь – 1 ос./10 км, белая куропатка в учеты не попала (Летопись Природы, 2012). В рационе соболя из них отметили только глухаря и рябчика. Рябчик встречался в питании соболя значительно чаще (0,8%), благодаря большей, чем у глухаря, плотности популяции. Все встречи остатков рябчиков в экскрементах соболя отмечали только в зимний период, когда жертва становилась легкоуязвимой из-за ночевки в толще снега. Глухарь очень редко (0,1%) встречался в питании соболя по причине невысокой численности и сложности в добыче.

Растительные корма – неотъемлемая часть рациона соболя (Сидоров и др., 2009; Синицын, 2012). Они играли важнейшую роль, поставляя необходимые для организма этого хищника вещества – легкоусвояемые углеводы, клетчатку и различные витамины. Из них лидером по значимости в питании соболя являлись кедровые орехи. Массовый урожай кедрового ореха обеспечивал соболя высококалорийным – 673 ккал на 100 г съедобной части

(Кедровые орехи..., 2017) продуктом, используемым в пищу с конца июля текущего до июня следующего года. Помимо энергетической ценности, орехи, обладая большим набором микро- и макроэлементов, а также витаминов, обеспечивают хорошее физиологическое состояние организма соболя, что повышает успешность размножения (Бакеев и др., 2003). Общая встречаемость этого вида корма в его рационе составила 26,3% (по результатам анализа содержимого экскрементов за 1988–2015 гг.). Хотя потенциально кедр способен давать урожаи орехов ежегодно, однако плодоношение кедровников подвержено значительным колебаниям, главными причинами которых являются погодные особенности года, условия произрастания и возрастная структура древостоев. Периоды семенных лет сменяются несеменными, разными по продолжительности и неравномерными по абсолютным величинам урожаев (Бех и др., 2009). Потребление орехов сободем зависит от размеров урожая и его доступности, сроков плодоношения и конкуренции с другими животными.

Кедровые массивы занимают 14,7% лесопокрытой площади заповедника, большинство деревьев находится в высокопродуктивном возрасте. Наиболее обширные площади кедровых древостоев заняты средневозрастными (52,9%), приспевающими (27,2%), а также перестойными кедрочами – 19,2% (Пояснительная записка..., 2002). При анализе многолетних колебаний урожайности кедра в районе Юганского заповедника наблюдали периодическую составляющую. При расчете автокорреляционной функции оценки урожайности кедра по шкале Каппера (за 1988–2015 гг.) значимыми оказались периоды в 4 и 5 лет. В первом случае коэффициент корреляции составил +0,44, во втором -0,39 (Переясловец, 2012). Это означало, что массовый урожай кедровых орехов случался каждые 4 года, однако на 5-й год наблюдали полный неурожай.

Урожайность кедра в 4–5 баллов (по шкале Каппера) отмечали на изучаемой территории в 1989, 1993, 1997 и 1999, 2003, 2007 и 2011 гг. (Переясловец, 2015). Кроме того, несколько раз наблюдали слабый и

средний урожай (2–3 балла) на локальных участках заповедника. Чаще всего наблюдали полный неурожай кедрового ореха (12 лет), а также очень слабый урожай (6 лет). Повторяемость урожаев кедрового ореха на территории Юганского заповедника отражена в табл. 18.

В годы обильных урожаев кедровых орехов протяженность периода потребления соболями этого вида корма составляла около 10–11 месяцев. Встречаемость ореха в экскрементах соболя возрастала иногда до 90–100%, причем в 56% случаев эта пища выступала в роли единственного компонента питания.

Таблица 18. Повторяемость урожаев кедрового ореха на территории Юганского заповедника за 1988–2015 гг.

Количество лет с соответствующей урожайностью	Баллы по Капперу						Всего
	0	1	2	3	4	5	
n	12	6	2	1	3	4	28
%	43	21	7	4	11	14	100

Слабый урожай орехов утилизируется конкурентами (прежде всего кедровкой) до того, как шишки упадут на землю и станут доступны наземным потребителям (Хлебников, 1977). По некоторым данным, в годы слабого урожая кедрового ореха кедровки изымали из крон до 63 % шишек (Каляев, Криницкий, 1961). Однако, в таких случаях значительно повышался почвенный запас кедрового ореха, солидную часть которого соболю поедал из кладовых кедровки вплоть до весны следующего года. Подтверждением этого факта служил анализ данных тропления суточного хода соболя, проведенного в декабре 2012 г. в Юганском заповеднике в окрестностях научного стационара Вуяяны. Суточный ход соболя-самца тропили на протяжении 4 км. Температура в день тропления держалась на уровне  $-28^{\circ}\text{C}$ . Участок обитания этого экземпляра охватывал часть речной поймы, поросшей кедрово-елово-пихтовым лесом, узкую полосу соснового леса,

примыкающую к болоту и само болото переходного типа площадью около 4 кв. км, полностью окруженное лесом. Покинув свое убежище, оборудованное в завале в пойме реки, соболь направился практически по прямой линии к болоту и вышел к его центру, полностью свободному от древесной растительности. Потом характер его следа из относительно прямолинейного сменился на зигзагообразный, изобилующий многочисленными нырками в снег. Заложив поисковую петлю в центре болота, соболь снова вернулся в пойму реки. Протяженность следа соболя в пределах болота составила 2,9 км (по маршевому компьютеру GPS-навигатора). На этой дистанции зверек 21 раз нырнул в толщу снега глубиной около 50 см, выкапывая кладовые кедровки. Расстояние между соседними нырками составляло от 30 до 150 м. Процент ошибок был незначителен, всего 3 нырка в снег не принесли добычи. Успешность обнаружения кладовой определяли по остаткам ореховой скорлупы на поверхности снега вблизи вылаза. Число обнаруженных в одной кладовой орехов варьировало от 1–2 до 9–10 штук. Анализ оставленных сободем экскрементов ( $n=6$ ), показал, что содержание кедровой скорлупы в них достигало 20 % от объема. Это свидетельствовало о том, что и в предыдущие дни этот экземпляр регулярно использовал в пищу кедровые орехи, добытые из кладовых других животных. При обнаружении запасов кедровки соболь пользуется исключительно обонянием, которое позволяет ему находить кедровые орехи под слоем снега глубиной до 1 м.

Средняя урожайность кедрового ореха в подзоне средней тайги составляет 57,8 кг/га (Нагимов и др., 2014). Биологический запас кедровых орехов в кедровниках Юганского заповедника, имеющих площадь 59655 га, в урожайные годы может достигать около 3,5 тысяч тонн.

Важнейшее место в питании соболя занимали различные ягоды. К ягодным растениям, отмеченным на территории Юганского заповедника, относятся: смородина черная (*Ribes nigrum* L.), смородина колосистая (*Ribes spicatum* E. Robson), жимолость Палласа (*Lonicera pallasii* Ledeb), рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.),

черемуха обыкновенная (*Padus avium* Miller), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindley), шиповник коричный (*Rosa majalis* Herrm.), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), княженика (*Rubus arcticus* L.), морошка (*Rubus chamaemorus* L.), костяника обыкновенная (*Rubus saxatilis* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.). Наиболее часто в содержимом экскрементов соболя встречали чернику, голубику, бруснику, шиповник и рябину, значительно реже черемуху и морошку. Малину и костянику обнаруживали единично. В очень голодные зимы иногда поедалась клюква.

Характерная особенность этого вида корма – его сезонность. Различные виды ягод включались в рацион соболя в течение июля – сентября по мере созревания. Первой ягодой, массово появляющейся в питании соболя, являлась черника. Она же и лидировала по встречаемости в экскрементах соболя. Из собранных в течение июля – августа экскрементов соболя (n=192) 63% имели в своем составе чернику, в массовой доле от 10 до 100%. К сентябрю, с началом заморозков, привлекательность ягод черники для соболя снижалась. Встречаемость остатков черники в его экскрементах в этот период составила около 30%. Урожай черники довольно регулярны. Непосредственно на территории заповедника распространение черники связано с сосновыми лесами, которые занимают 172252 га (42,4% от всех лесопокрываемых земель). Причем группы типов леса, для которых характерно произрастание черники (чернично-зеленомошная, ягодно-зеленомошная), охватывают площадь в 142630 га (Пояснительная записка..., 2002). Средняя урожайность ягод черники для Ханты-Мансийского автономного округа – Югры составила 150 кг\га (Егошина, 2005), поэтому запасы этого вида корма на территории заповедника весьма значительны.

Голубика сходна по своим биологическим качествам с черникой, однако из-за гораздо меньших занимаемых площадей ее вес в рационе соболя значительно скромнее. Средняя урожайность ягод голубики для ХМАО

достигала 300 кг/га (Егошина, 2005). В районе исследований голубика произрастала локально, обычно на опушках по краям болот. В питании соболя появлялась в конце августа – сентябре, встречаемость в экскрементах соболя, собранных на опушках с голубичниками ( $n=23$ ), составила 39%. За счет большей высоты побегов период потребления ягод голубики дольше, чем у черники. С началом зимы, когда черничники уже засыпаны снегом полностью и ягоды, оставшиеся на побегах, недоступны для соболя, ягоды голубики все еще находятся над поверхностью снега и продолжают использоваться соболем в пищу. Это подтверждалось и содержанием экскрементов, и данными троплений соболя, проведенными в ноябре при глубине снега в 20–25 см. Некоторые особи регулярно обходили голубичники, поедая мороженые ягоды.

К концу августа в рацион соболя включалась брусника. Период ее потребления делился на два этапа – осенний (до начала ноября) и весенний (конец апреля – май следующего года). Благодаря своим особенностям ягоды брусники не гниют долгое время и, перезимовав, остаются пригодными в пищу. Встречаемость брусники в экскрементах соболя в осенний период составила около 20%. В весенних сборах экскрементов соболя встречаемость ягод брусники не превышала 9% ( $n=72$ ). Площади брусничников на территории Юганского заповедника достаточно обширны. Бруснично-лишайниковые, бруснично-зеленомошные и ягодно-зеленомошные типы леса занимают 159147 га охраняемой территории. Проведенные на прилегающей к заповеднику территории учеты показали среднюю биологическую урожайность брусники в пределах 100–150 кг/га (Чесноков, 1991).

Одним из главных достоинств рябины и шиповника является длительный период потребления их соболем (до 6 месяцев), однако их урожаи отличались большой нерегулярностью. Поспевая в начале сентября, ягоды висели на кустах вплоть до конца зимы и были доступными для соболя при любой глубине снега. Основные запасы этих ягод сосредоточены в

поймах рек, по берегам которых произрастает темнохвойная и мелколиственная тайга. Популяция соболя в этих биотопах также достигала высокой численности, поэтому они встречались в периоды их хорошего плодоношения в зимнем питании соболя достаточно часто (шиповник – до 10%, рябина – до 17%). Максимальное число ягод рябины, обнаруженных в одном желудке соболя, достигало 34 штук. Зимой при неурожаях кедрового ореха и невысокой численности животных кормов иногда наблюдали местные перекочевки и концентрацию соболей в районах хорошего плодоношения рябины.

Встречаемость в рационе соболя ягод клюквы в годы, когда достаточно других кормов, как правило, не достигала высоких значений (около 1%). Клюква в экскрементах соболя хорошо диагностируется, т.к. очень слабо переваривается во время прохождения через желудочно-кишечный тракт. Эту ягоду обнаруживали только в зимних экскрементах соболя. Клюква играет в рационе соболя заметное значение только в очень голодные зимы – во время масштабного неурожая основных кормов, являясь для части популяции кормом последнего шанса (Переясловец, 1999). Обычно в таких ситуациях большая часть соболей мигрировала в поисках кормных мест, а часть популяции оставалась на месте, выживая за счет случайных кормов. За одним из соболей мы наблюдали 10 дней. Зверек приспособился добывать клюкву на болоте, пробивая шурфы в снегу глубиной 90 см (рис. 15).

Как правило, ориентиром для нырка служили кочки, которые выделялись на поверхности болота даже при глубоком снеге. Жировка происходила на ограниченном участке болота, в 100 м от лесной опушки, что свидетельствовало о знании сободем места расположения ягодника. Постоянное логово зверек устроил себе в лесу вблизи места кормежки (в 400 метрах от кромки болота). У логова и на болоте нами были собраны образцы его экскрементов. Все они содержали клюкву, которая составляла большую долю от общего объема экскрементов (в одной кучке экскрементов

насчитывалось до 40 ягод). Из остатков других видов корма отмечена только шерсть белки.



Рис. 15. Добираясь до клюквы, соболь прокапывает в снегу глубокие тоннели

Таким образом, дикорастущие ягоды являлись неотъемлемым и очень важным компонентом рациона соболя Юганского заповедника. Хотя, как хищник, он, в первую очередь, нуждается в полноценном животном белке и жире, однако для жизнедеятельности организма соболю крайне необходимы и углеводы, и клетчатка, а также витамины и минеральные вещества. При их нехватке в рационе ослабляется деятельность желудочно-кишечного тракта, снижается плодовитость и общая устойчивость организма к заболеваниям. Основным источником поступления этих веществ в организм являлись ягоды (наряду с кедровым орехом). Учитывая то, что урожаи кедрового ореха случались с периодичностью раз в 4–5 лет, а ягодные растения того или

иного вида гарантировано давали урожай разной обильности практически ежегодно, их роль в питании соболя очень важна (Переясловец, 2015).

По характеру питания соболь – один из наиболее пластичных видов, типичный эврифаг. В случае неурожая какого-либо вида корма соболь легко переключается на питание другим, обеспечивая себя необходимыми энергетическими ресурсами. Однако его хорошее физическое и физиологическое состояние, успешность размножения и выкармливания молодняка определяет сбалансированность различных типов корма в рационе.

В районе Юганского заповедника кормовая база соболя включала в себя свыше 20 видов животных и растений. Характер использования сободем кормовых объектов зависел от количества корма и значительно колебался по годам и сезонам. Большой перечень видов корма, используемых в пищу сободем, значительно облегчает существование его популяции. Как правило, недостающему виду корма всегда можно найти доступную альтернативу. Определяющее значение в наполнении кормовой базы соболя играли мышевидные грызуны, в частности красная и красносерая полевки. Прочие животные, отмеченные в рационе соболя, занимали в этом процессе второстепенное место. В годы депрессии численности мышевидных грызунов недостаток животной пищи в рационе соболя компенсировался увеличением потребления разнообразных растительных кормов, которые также играли важную роль в его питании. Различные виды ягодных растений, в той или иной мере плодоносящие практически ежегодно, обеспечивали вариативность в выборе вида корма, в зависимости от его урожайности и доступности. А периодически случающиеся массовые урожаи кедрового ореха, значительно увеличивали как качественную, так и количественную составляющую кормовой базы соболя, поставляя в его рацион высококалорийный корм на протяжении всего следующего после урожая года.

## Глава 6. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ СОБОЛЯ И ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ НА НЕЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

### 6.1. Динамика численности популяции соболя заповедника "Юганский"

Численность соболя в пределах всего ареала значительно различается. Как правило, она уменьшается в направлении с юга на север, с ухудшением защитных качеств местообитаний и оскудением кормовой базы (Хлебников, 1977). Уменьшение численности популяций соболя в северных и северо-восточных областях ареала (по сравнению с более южными районами) достигает, иногда, десятикратных величин. Так, численность якутских популяций колеблется на уровне 0,8–2,9 ос./1000 га (Захаров, 2012), численность соболя в Эвенкии составляет 0,2 – 3 ос./1000 га (Киселев, 1971). Очень низкая численность соболя наблюдалась в 1973–1975 гг. в Магаданской области – 0,7 ос./1000 га (Лукашенко, 1980). В более южных регионах показатели численности соболя значительно выше. Средняя послепромысловая численность соболя на Камчатке колеблется в пределах 1,1–3,5 ос./1000 га (Вершинин, Белов, 1973; Валенцев и др., 2006). Сахалинская популяция достигает уже достаточно высоких плотностей – 5–9 ос./1000 га (Еремин, 2006). Еще выше плотность популяции соболя на юге Дальнего Востока. По данным С.П. Кучеренко (1971) максимальный показатель численности популяции соболя в темнохвойных лесах этого региона достигал значения в 12 ос./1000 га. В Хабаровском крае на пике численности популяции отмечалось до 14–16 зверьков на 1000 га в лучших угодьях (Бакеев и др., 2003).

Высокая численность соболя характерна и для Средней и Восточной Сибири. В кедровых лесах Красноярского края регистрировалось до 8–10 соболей на 1000 га, в лиственных лесах численность соболя была

значительно ниже – 3–5 ос./1000 га (Бакеев и др., 2003). Очень высокая плотность популяций соболя в Бурятии – на Баргузинском хребте средняя плотность популяции соболя составляла 15–18, а некоторых участках и до 20 особей на 1000 га (Бакеев и др., 2003). В условиях особо охраняемых природных территорий этого региона показатель численности соболя достигал рекордных отметок – до 40 зверьков на 1000 га (Черников, 1970, 2006).

В Алтае-Саянском регионе также регистрировались высокие значения численности популяции соболя. В 1960-х годах средняя плотность популяции соболя колебалась в промежутке 15–18 ос./1000 га, а максимальная достигала показателя в 25–30 ос./1000 га (Соколов и др., 1962; Хлебников, 1977; Соколов, 1979).

В западной части ареала соболя, особенно на границе разделения с ареалом лесной куницы, показатели численности его популяций вновь снижаются до небольших величин. Численность соболя в Свердловской области в 1991–2004 гг. колебалась в пределах 0,1–0,9 ос./1000 га (Монахов, 2006). На территории Печоро-Илычского заповедника в 1973–1999 гг. в различных районах отмечалось от 0 до 4,5 зверьков на 1000 га (Бобрецов и др., 2000). В соседних с нашим районом исследований регионах численность соболя подвергалась значительным колебаниям. В 1970–1980 гг. восточные склоны Уральских гор и Приобье были населены сободем с плотностью 0,2–6,4 ос./1000 га (Полузадов, 1980), а в 1980–1990 гг. максимальные показатели снизились до 2,9 ос./1000 га (Монахов, 1995). В Ямало-Ненецком автономном округе средняя плотность популяции соболя составляла 1,2 особи на 1000 га (Пастухов, 2006).

В прошлом, в годы многолетней депрессии численности, труднодоступность и малонаселенность территории Югры помогли популяции соболя нашего региона не только удержаться на краю гибели, но и сохранить свои особенности. Невзирая на бесконтрольный промысел, в глухих участках темной тайги в верховьях рек Большой и Малый

Юган, местная популяция соболя смогла поддерживать необходимую для стабильного состояния численность. Во многом этому помогло наличие у народа ханты, преобладающего в то время в составе сельского населения нашего региона, так называемых "святых мест" – своеобразных минизаповедников, в пределах которых охота категорически запрещалась из-за религиозных убеждений. В ходе масштабных работ по восстановлению популяций соболя в границах бывшего ареала, с установлением многолетних запретов на добычу численность зверька в нашем районе смогла восстановиться естественным путем, за счет расселения аборигенных особей. В западной части ареала (куда входит и район наших исследований), а в частности на левобережье Оби, численность соболя почти везде восстановилась до уровня XVII века уже к концу 1950-х годов (Бакеев и др., 2003).

Уже с 1970-х годов в Сургутском районе велся интенсивный промысел соболя. До организации заповедника в междуречье Большого и Малого Югана располагались охотничьи угодья Угутского отделения Сургутского коопзверопромхоза. В частности, на территории будущего заповедника находилось около 40 промысловых участков. Основной доход промысловикам приносила добыча соболя. Существующая на то время система стимулирования передовых работников, помощь в заброске охотников в отдаленные угодья воздушной техникой, способствовала поддержанию эффективности промысла на довольно высоком уровне. Отдельные промысловики добывали до 100 и более зверьков за промысловый сезон.

В конце 1970-х годов, с началом освоения нефтяных запасов в Приобье, значительно возрос приток пришлого населения, что в свою очередь стимулировало рыночный спрос на шкурки. Стоимость шкурки соболя, проданной на "черном" рынке, более чем в три раза превышала ее закупочную цену в государственных заготовительных организациях. Высокий уровень заработка охотников позволял им приобретать в личное

пользование технику повышенной проходимости (вездеходы, снегоходы), что в свою очередь способствовало расширению осваиваемых участков тайги, увеличению мобильности промысловиков, увеличению интенсивности охоты. Разведка и добыча нефти и газа содействовали коренному изменению и прямому уничтожению местообитаний соболя. Многократное увеличение численности людей, находящихся в тайге круглогодично, способствовало росту фактора беспокойства. Следствием всего этого стала значительно возросшая антропогенная нагрузка на популяцию соболя. Из-за отсутствия действенного контроля за уровнем добычи, на несколько лет таких предельных нагрузок популяция соболя отреагировала значительным снижением своей численности.

Организация заповедника в 1982 г. позволила несколько стабилизировать состояние популяции. Площадь Угутского сельсовета в настоящее время составляет 3 миллиона гектаров, из них около 650 тыс. га отчуждены в пользу Юганского заповедника и изъяты из хозяйственного пользования (Переясловец, 2006). Площадь угодий, на которых ведется промысел соболя, составляет около 2,35 млн. га (за вычетом участков, отведенных под коммуникации и буровые).

Среди местного населения существует конкуренция за промысловые участки, граничащие с заповедником. Наличие крупного природного резервата, занимающего соседнюю территорию, обеспечивает повышенный уровень численности основных охотничье-промысловых животных на участках промысла. Для грамотного неистощительного использования ресурсов соболя крайне необходимо постоянное слежение за состоянием его популяции. Соболю относится к восполняемым природным ресурсам и правильный баланс между ежегодным приростом численности и изъятием послужит основой многолетнего успешного промысла на территории округа.

Единственной формой мониторинга состояния ресурсов соболя в нашем районе являлся зимний маршрутный учет (ЗМУ), проводимый сотрудниками Юганского заповедника на протяжении 28 лет. Учетные работы проводились

на территории заповедника и в его охранной зоне. Средняя многолетняя протяженность ежегодных учетных маршрутов составила 189 км. Учетные маршруты закладывали в районах расположения кордонов и научных стационаров (n=16), в них принимало участие от 3 до 13 человек.

Полученные показатели учета численности соболя методом ЗМУ отражены в табл. 19, показатели плотности популяции соболя в различных местообитаниях – в табл. 20. При определении плотности популяции соболя использовали пересчетный коэффициент, рекомендованный для нашего региона (Методические рекомендации..., 2014).

Таблица 19. Показатели учета соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский" в 1988–2015 гг.

Год	Показатель учета (число следов на 10 км маршрута)				Протяженность маршрута, км
	темнохв. тайга	светлохв. тайга	мелколиств. тайга	болота	
1988	10,0	11,5	8,8	3,3	230,0
1989	19,8	19,0	6,1	4,8	118,2
1990	24,5	20,1	15,0	2,8	195,8
1991	17,9	18,6	9,4	3,2	226,3
1992	23,0	8,6	11,4	0,9	207,2
1993	12,0	5,6	6,3	0,8	237,3
1994	14,8	7,1	6,6	1,3	110,6
1995	17,8	8,5	7,1	2,0	161,8
1996	25,8	18,5	14,6	3,5	303,9
1997	10,4	7,0	9,9	1,9	190,1
1998	18,4	9,9	11,9	1,5	204,8
1999	10,0	10,2	12,5	1,5	190,5
2000	18,9	10,3	12,2	0,8	143,8
2001	16,8	6,2	7,3	0,2	184,0
2002	26,0	11,0	13,8	1,3	145,6
2003	12,6	10,0	8,2	1,5	193,4
2004	13,2	10,8	13,9	3,2	206,6
2005	10,7	7,8	5,2	2,8	152,6
2006	12,7	9,5	10,4	2,4	235,7
2007	21,0	9,9	7,8	3,5	175,8
2008	20,0	8,2	16,2	0,9	67,5
2009	8,0	5,2	11,0	2,5	85,8
2010	22,8	11,7	7,1	2,6	86,9
2011	27,4	12,1	7,0	4,2	53,3
2012	24,8	12,2	13,6	2,3	77,1
2013	19,7	16,6	15,2	4,6	261,1

2014	14,9	10,4	15,2	6,7	333,4
2015	16,8	12,8	15,2	3,1	357,3

Таблица 20. Плотность популяции соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский" в 1988-2015 гг.

Год	Плотность популяции ос./1000 га				Запас, ос.	Длина маршрута, км
	темнохв. тайга	светлохв. тайга	мелколиств. тайга	болота		
1988	3,1	3,6	2,7	1,0	1475	230,0
1989	6,1	5,9	1,9	1,5	2066	118,2
1990	7,6	6,4	4,6	0,9	2550	195,8
1991	5,5	5,8	2,9	1,0	2046	226,3
1992	7,1	2,7	3,5	0,3	1567	207,2
1993	3,7	1,7	1,9	0,3	920	237,3
1994	4,6	2,2	2,0	0,4	1108	110,6
1995	5,5	2,6	2,2	0,6	1321	161,8
1996	8,0	5,7	4,5	1,1	2485	303,9
1997	3,2	2,2	3,1	0,6	1207	190,1
1998	5,7	3,1	3,7	0,5	1622	204,8
1999	3,1	3,2	3,9	0,5	1485	190,5
2000	5,9	3,2	3,8	0,3	1625	143,8
2001	5,2	1,9	2,3	0,1	1066	184,0
2002	8,1	3,4	4,3	0,4	1913	145,6
2003	3,9	3,1	2,5	0,5	1306	193,4
2004	4,1	3,3	4,3	1,0	1745	206,6
2005	3,3	2,4	1,6	0,9	1092	152,6
2006	3,9	2,9	3,2	0,7	1426	235,7
2007	6,5	3,1	2,4	1,1	1656	175,8
2008	6,2	2,5	5,0	0,3	1758	67,5
2009	2,5	1,6	3,4	0,8	1169	85,8
2010	7,1	3,6	2,2	0,8	1638	86,9
2011	8,5	3,8	2,2	1,3	1949	53,3
2012	7,7	3,8	4,2	0,7	2064	77,1
2013	6,1	5,1	4,7	1,4	2387	261,1
2014	4,6	3,2	4,7	2,1	2090	333,4
2015	5,2	4,0	4,7	1,0	2040	357,3

Для динамики показателя учета соболя (числа следов на 10 км маршрута) характерны значительные колебания. В лесопокрытых местообитаниях его амплитуда (размах между минимальными и максимальными значениями) сравнительно одинакова. В каждом из выделенных лесных биотопов показатель учета колебался до 3–4 раз – в

темнохвойной тайге в 3,4 раза, в светлохвойной тайге в 3,9 раз, в мелколиственной тайге в 3,1 раза. В нетипичных для соболя болотных биотопах диапазон колебаний этого показателя значительно шире – до 33,5 раз (табл. 21).

Таблица 21. Диапазон колебаний показателя учета следов соболя на территории заповедника "Юганский" в 1988–2015 гг.

Тип местообитания	Показатель учета (число следов на 10 км маршрута)		
	min	max	среднее
темнохвойная тайга	8	27,4	17,4
светлохвойная тайга	5,2	20,1	11,0
мелколиственная тайга	5,2	16,2	10,8
болота	0,2	6,7	2,5

Уровень численности популяции соболя постоянно колебался, отражая (в отсутствие антропогенного влияния) степень изменения условий среды обитания (рис. 16).

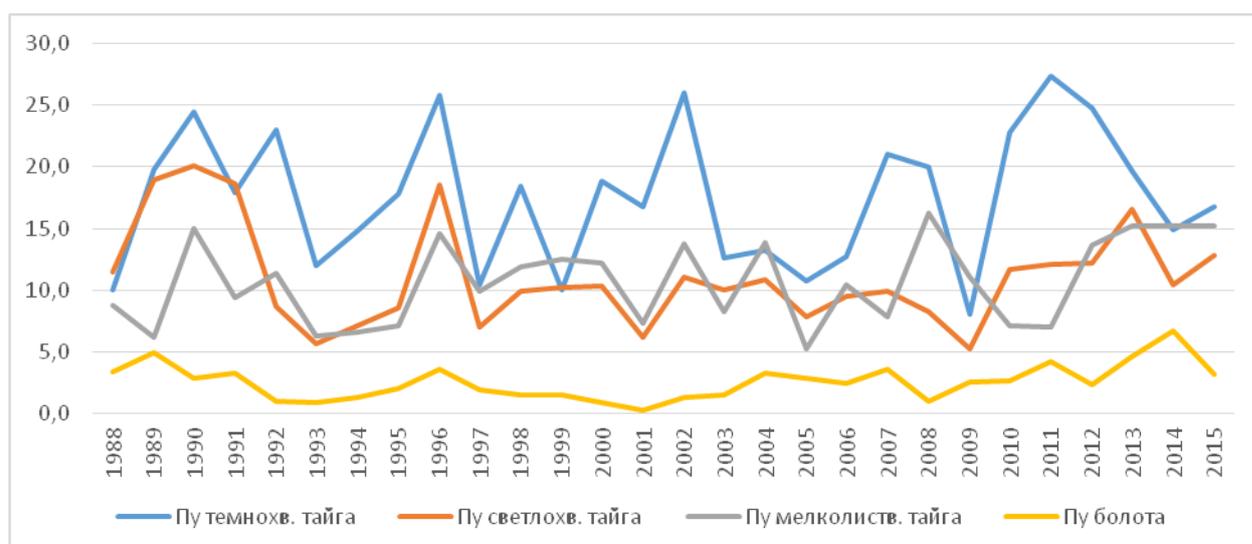


Рис. 16. Динамика показателя учета соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский" (1988–2015 гг.)

Анализируя динамические циклы показателей численности соболя в оптимальных (лесных) местообитаниях заповедника "Юганский" можно выделить несколько периодов с различной амплитудой их колебания. Для анализа динамики численности вида и выявления тенденций ее изменения нужно оперировать данными за 10–15- летний период (Кузякин, 2014). Временной ряд показателей учета популяции соболя за 28 лет наблюдений можно разбить на 3 приблизительно равных промежутка.

В первый промежуток (1988–1995 гг.) численность соболя была относительно стабильна в большинстве лесопокрытых типов местообитаний. Показатель учета в темнохвойной тайге за этот период достиг среднего значения 17,5 следа / 10 км маршрута, в мелколиственной – 8,8 следа / 10 км маршрута. Линейный тренд численности по этим местообитаниям демонстрировал слабый отрицательный угол наклона. В светlohвойной тайге (при среднем показателе учета 12,4 следа / 10 км маршрута) после пика численности в 1990 году происходило резкое снижение показателей численности вплоть до конца ревизуемого периода (рис. 17).

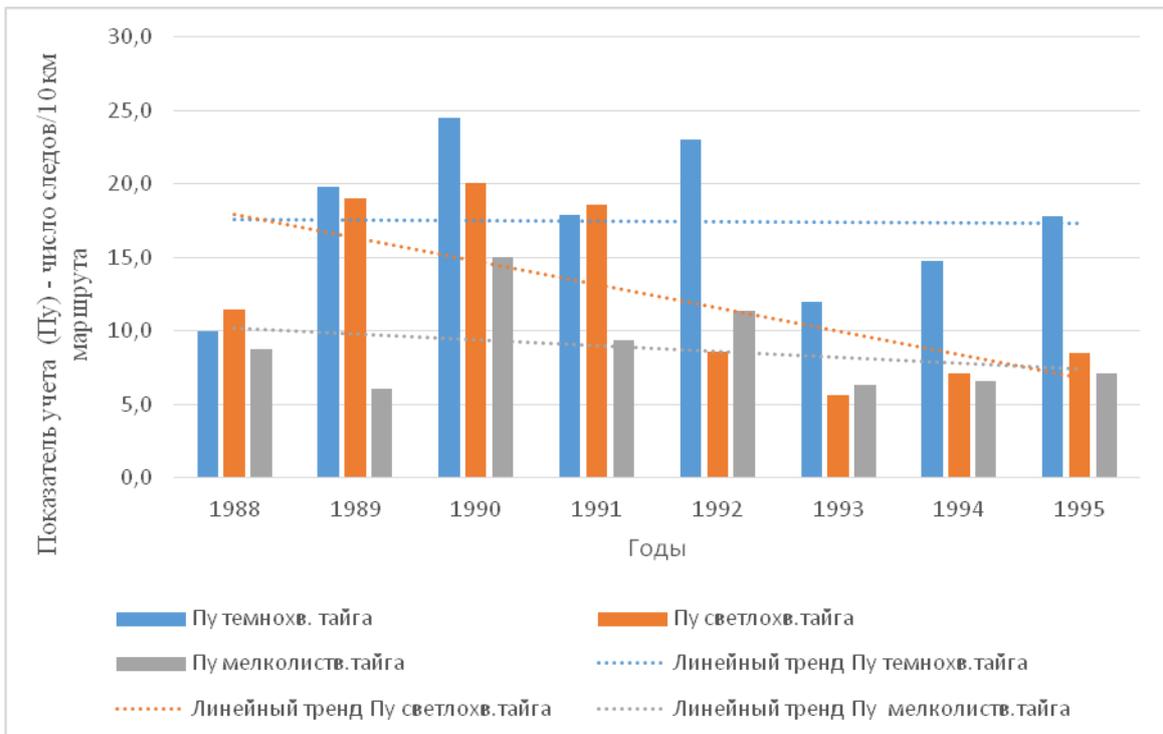


Рис. 17. Динамика показателя учета соболя в лесопокрытых типах местообитаний заповедника "Юганский" (1988–1995 гг.)

В следующий период (1996–2005 гг.) тенденция к снижению значений показателя учета сохранялась вплоть до конца десятилетия во всех лесопокрытых местообитаниях соболя (рис. 18). Угол линейного тренда сохранял отрицательный наклон во всех типах анализируемых местообитаний, однако наблюдалась неодинаковая тенденция изменения величины среднего значения показателя учета. В период с 1996 по 2005 гг. среднее значение показателя учета соболя в темнохвойной тайге снизилось на 7% (по сравнению с предыдущим периодом) и составило 16,3 следа / 10 км маршрута. Продолжалось падение численности соболя в светлохвойной тайге. Средний показатель учета в этом биотопе снизился на 18% – до 10,2 следа / 10 км маршрута. В мелколиственных же биотопах отмечен 25% рост средних значений показателя учета – до 11 следов / 10 км маршрута.

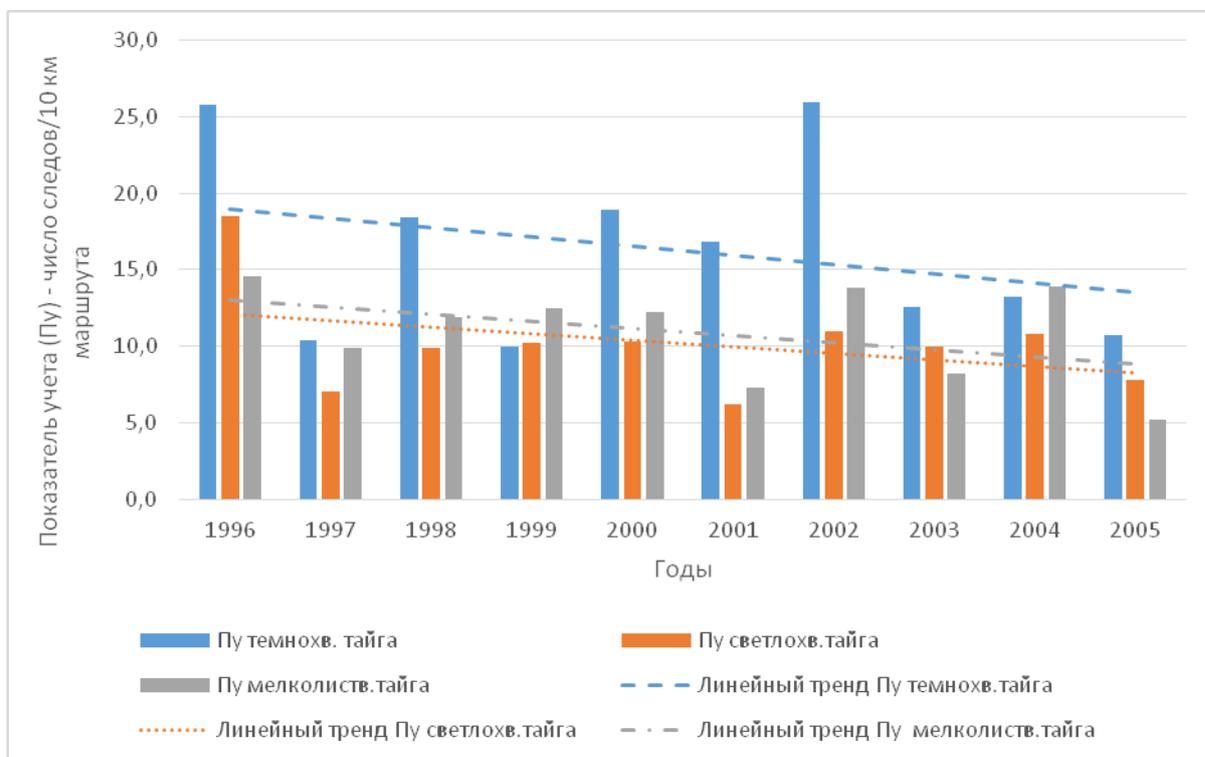


Рис. 18. Динамика показателя учета соболя в лесопокрытых типах местообитаний заповедника "Юганский" (1996–2005 гг.)

Период с 2006 по 2015 гг. характеризовался повышением численности соболя во всех лесопокрытых типах местообитаний. Линейный тренд показателей численности популяции приобрел положительный угол наклона (рис. 19). В темнохвойной тайге среднее значение показателя учета достигло величины в 18,8 следа / 10 км маршрута, в светлохвойной тайге – 10,9 следа / 10 км маршрута, в мелколиственной – 11,9 следа / 10 км маршрута. Прирост средних значений показателя учета (по сравнению с предыдущим десятилетием) составил от 7 до 15% в зависимости от типа местообитания.

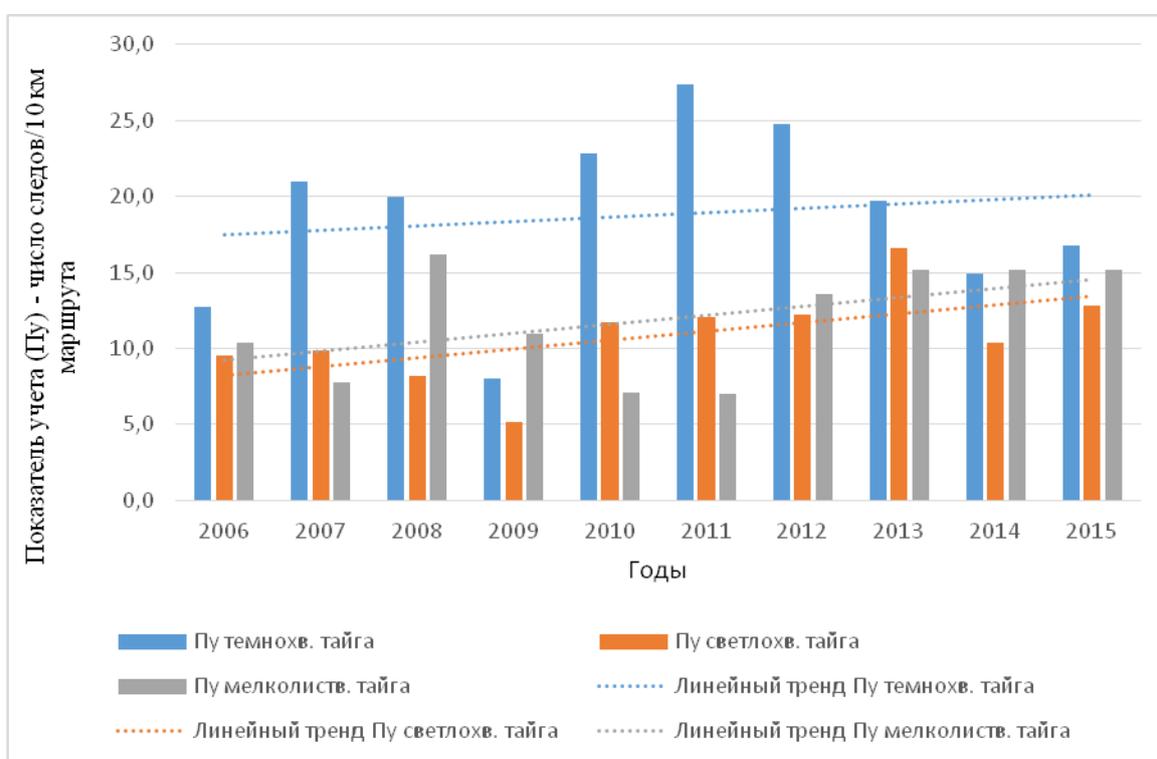


Рис. 19. Динамика показателя учета соболя в лесопокрытых типах местообитаний заповедника "Юганский" (2006–2015 гг.)

Для популяции соболя Юганского заповедника характерна большая амплитуда колебаний показателей численности популяции. Изменения численности популяции соболя в пределах двух смежных сезонов могут достигать 2–3-кратной величины (в зависимости от типа местообитаний), отражая степень изменения экологических условий ее существования (табл. 22).

Потенциальная емкость местообитаний соболя определяется комплексом кормовых, защитных, гнездопригодных и других свойств, обеспечивающих нормальное существование и воспроизводство популяции. Емкость также обеспечивается условиями среды обитания, которые, однако, не могут быть стабильными на протяжении долгого периода времени. Поэтому есть ещё одно понятие, близкое к емкости местообитаний – "экологическая норма" численности, которое больше подходит для оценки состояния популяций хищных млекопитающих (Кузьякин, 2014).

Таблица 22. Динамика плотности популяции соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский"

Тип местообитания	Средняя плотность популяции соболя, ос./1000 га		
	1988–1995 гг.	1996–2005 гг.	2006–2015 гг.
темнохвойная тайга	5,4 (3,1–7,6)	5,1 (3,1–8,1)	5,8 (2,5–8,5)
светлохвойная тайга	3,9 (1,7–6,4)	3,2 (1,9–5,7)	3,4 (1,6–5,1)
мелколиств. тайга	2,7 (1,9–4,6)	3,4 (1,6–4,5)	3,7 (2,2–5,0)
болота	0,8 (0,3–1,5)	0,6 (0,1–1,1)	1,0 (0,3–2,1)

Примечание: в скобках указаны пределы значений (min–max).

Экологическая норма представляет собой баланс между численностью животных и современными условиями среды их обитания. А поскольку условия среды обитания постоянно изменяются, то и численность животных будет постоянно колебаться, отражая степень этих изменений (Ларин, 1969). Анализ данных по динамике численности соболя в Юганском заповеднике за 1988–2015 гг. показывает, что популяция соболя находится в достаточно стабильном состоянии. В перспективе при благоприятных экологических условиях возможен даже небольшой рост максимальных показателей плотности популяции соболя во всех лесопокрытых местообитаниях. Об этом свидетельствует положительный угол наклона линейного тренда временных рядов численности в последнее десятилетие.

Если численность популяции относительно стабильна, то современная экологическая норма, или ёмкость угодий по этому виду, примерно равна средней арифметической численности или слегка (на 5–10 %) выше средней (Кузякин, 2014). Такой тип динамики изменений численности часто наблюдается у мелких хищных млекопитающих.

Ёмкость лесных типов местообитаний Юганского заповедника, оптимальных для соболя, находится в диапазоне 3,6 – 5,9 ос./1000 га (табл. 23). Для бедных в кормовом и защитном отношении болотных местообитаний этот показатель составляет 0,9 ос./1000 га.

Таблица 23. Экологическая ёмкость по соболю различных типов местообитаний Юганского заповедника

Тип местообитания	Средняя плотность, ос. /1000 га (1988–2015 гг.)	Экологическая ёмкость угодий (ос. /1000 га)
темнохвойная тайга	5,4	5,9
светлохвойная тайга	3,4	3,7
мелколиственная тайга	3,3	3,6
болота	0,8	0,9

Как известно, в биотопах с высокой численностью соболя, обеспечивающих хорошие кормовые и защитные условия, усиливается территориальная конкуренция между отдельными особями (Зырянов, 1989). Их высокая численность снижает рождаемость, возвращая популяцию в прежнее стационарное состояние. В связи с этим замедляются темпы воспроизводства, что характерно для стабильных заповедных популяций соболя (Раевский, 1947; В.Г. Монахов, 1983). К тому же конкуренция из-за жизненного пространства и пищевых ресурсов в переуплотненных

неэксплуатируемых популяциях соболя приводит к более заметной цикличности размножения (Литвинов, 1997).

Высокая плотность популяции соболя на территории Юганского заповедника отмечалась в 1990, 1992, 1996, 2002, 2007–2008, 2011 гг. (рис. 20). Очень низкие для нашего региона уровни численности соболя регистрировались в 1993, 1997, 1999, 2003–2005, 2009 гг. Спад численности, как правило, не затягивался на долгий период, в течение 1–2 лет популяция соболя переходила в стадию роста. В отсутствие антропогенного пресса на популяцию соболя заповедника основную роль в колебаниях его численности играют естественные факторы, среди которых важное значение имеют кормообеспеченность и складывающиеся в течение года климатические условия.

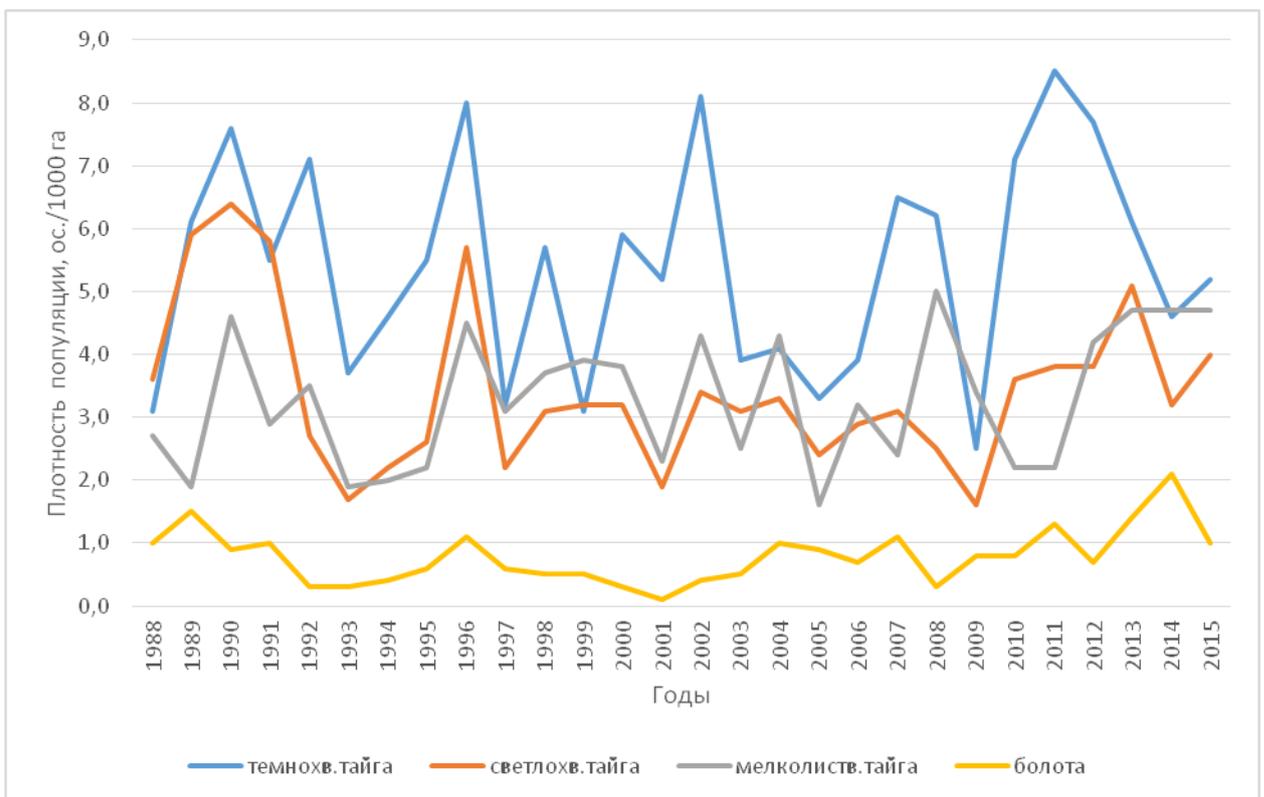


Рис. 20. Динамика плотности популяции соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский"

В динамике плотности популяции соболя на территории Юганского заповедника просматривается циклическая составляющая. Ее значение варьирует в зависимости от типа местообитания. В темнохвойных и мелколиственных лесах, пиковых значений плотность популяции соболя достигала с приблизительно 6-летней периодичностью (рис. 20). На преобладание периодической составляющей с периодом 5–6 лет в численности соболя в этих местообитаниях указывает и анализ спектрограмм (рис. 21–22).

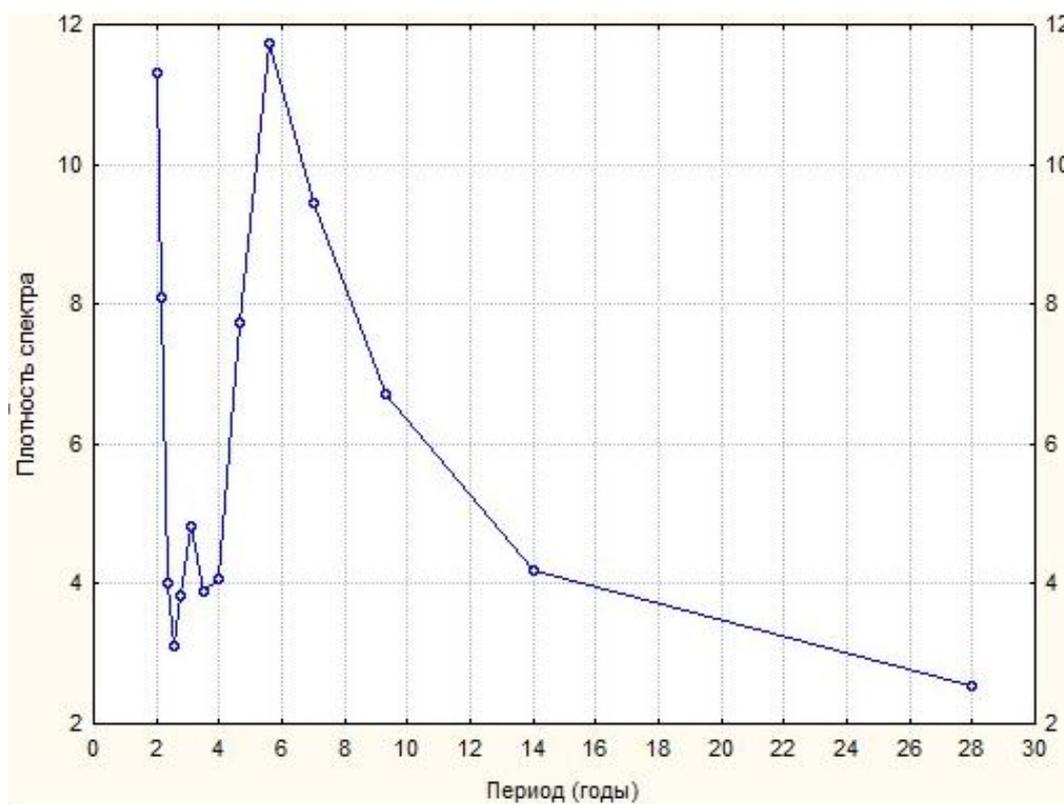


Рис. 21. Спектральная плотность варьирования численности соболя в темнохвойной тайге заповедника "Юганский"

Колебания численности популяции соболя в светлохвойной тайге в целом имеет схожий ритм с картиной, складывающейся в темнохвойных местообитаниях. Фазы роста и спада численности в большинстве лет совпадали в обоих типах местообитаний. Только в 1999 году наблюдалась противофаза – популяция соболя в темнохвойных биотопах находилась на

спаде численности, в то время как в светлохвойных наблюдался ее рост. По отношению к темнохвойным биотопам в светлохвойной тайге наблюдался цикл немного большей протяженности, в границах 6–7 лет (рис. 23).

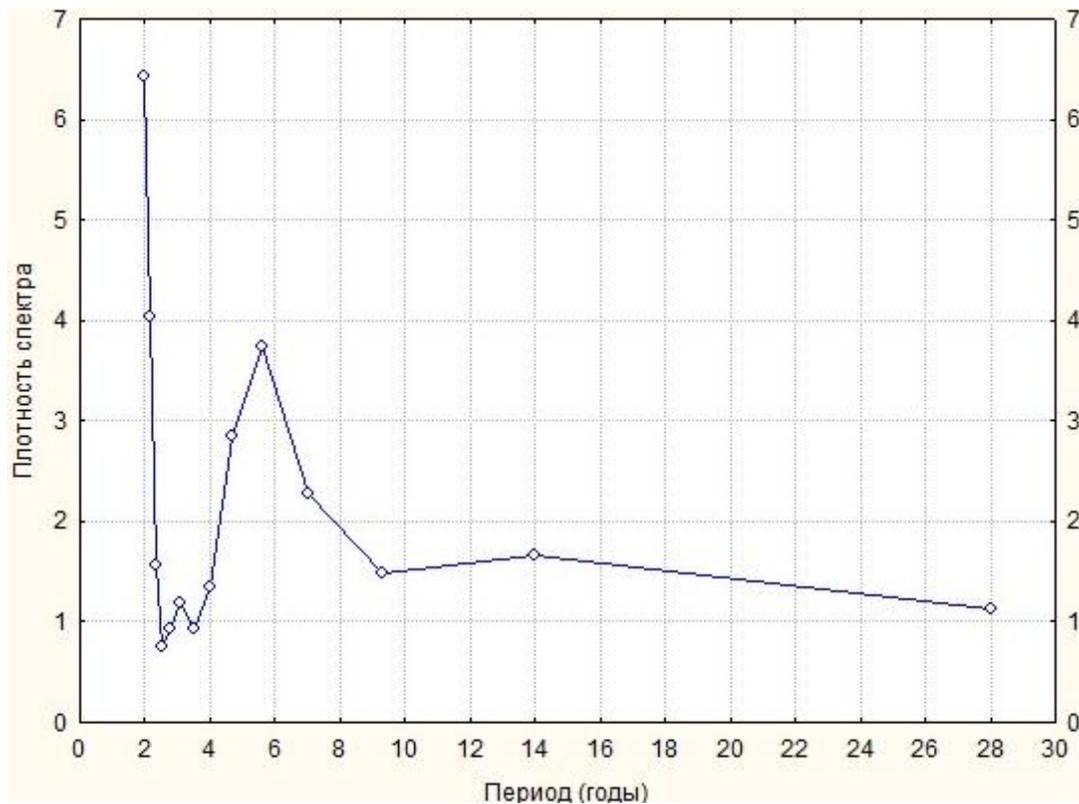


Рис. 22. Спектральная плотность варьирования численности соболя в мелколиственной тайге заповедника "Юганский"

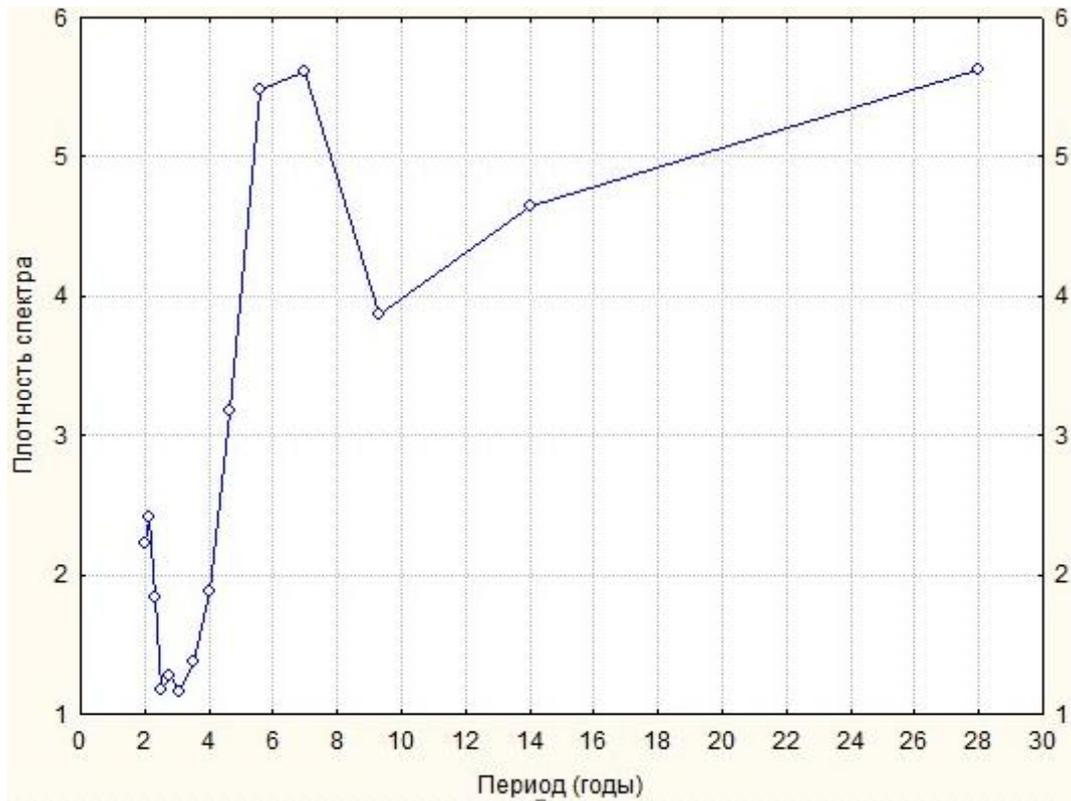


Рис. 23. Спектральная плотность варьирования численности соболя в светлохвойной тайге заповедника "Юганский"

В малопродуктивных болотных местообитаниях диапазон колебаний численности соболя, как правило, имел большой размах. Зарегистрированная максимальная плотность популяции (за весь период наблюдений) в 7 раз превышала минимальную. Однако пики численности не достигали высоких значений. Анализ спектрограммы показывает, что циклическая составляющая динамики численности соболя в этом типе местообитаний находилась в пределах 2–4 лет (рис. 24).

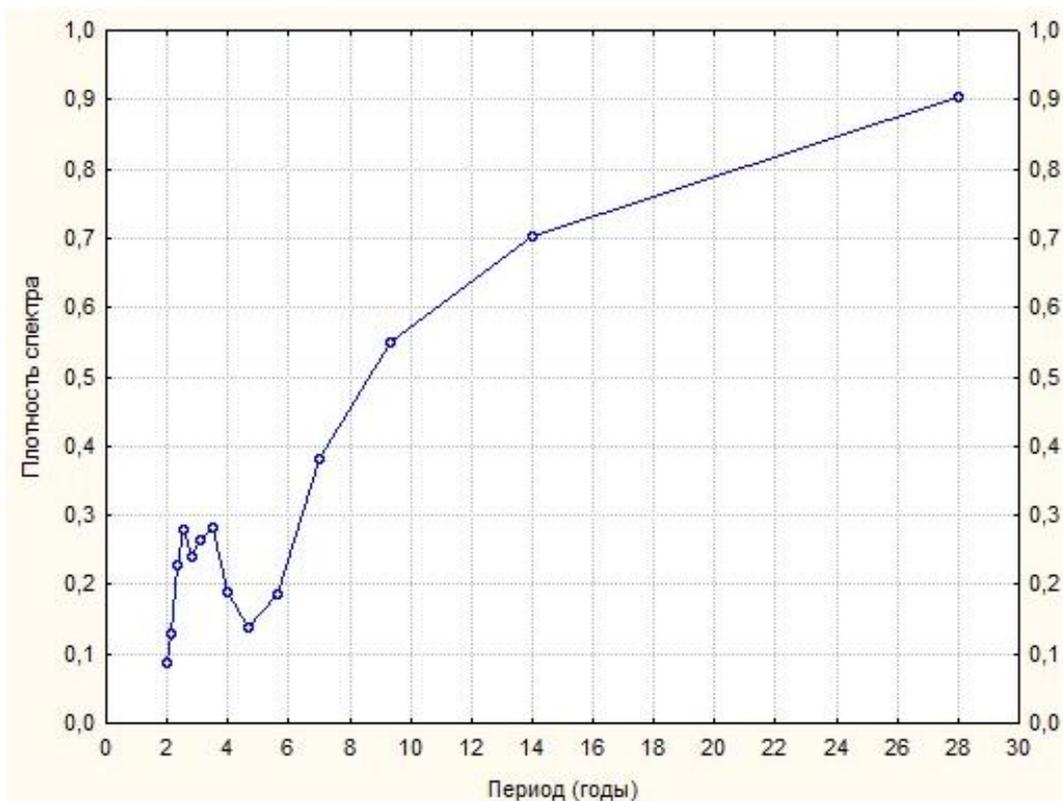


Рис. 24. Спектральная плотность варьирования численности соболя в болотных местообитаниях заповедника "Юганский"

Динамика численности соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский" носила, в некоторой степени, сопряженный характер, синхронно изменяясь по годам. Статистически достоверную связь средней силы отметили между уровнем численности вида в одних из самых оптимальных для обитания соболя темнохвойных и светлохвойных лесах ( $r=0,52$ ;  $p<0,05$ ). Такой же величины ( $+0,52$ ,  $p<0,05$ ) достигал коэффициент корреляции между показателем плотности популяции соболя в светлохвойных лесах и на болотах. Между плотностью популяции соболя в остальных типах местообитаний существовала слабая положительная связь, однако коэффициенты корреляционной матрицы не достигали высоких значений и были статистически незначимыми (табл. 24).

Таблица 24. Сопряженность динамики численности соболя в различных типах местообитаний заповедника "Юганский" (корреляционная матрица)

Тип местообитания	темнохвойная тайга	светлохвойная тайга	мелколиств. тайга	болота
темнохвойная тайга	1,0	<b>0,52</b>	0,25	0,09
светлохвойная тайга	<b>0,52</b>	1,0	0,30	<b>0,52</b>
мелколиственная тайга	0,25	0,30	1,0	0,15
болота	0,09	<b>0,52</b>	0,15	1,0

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции ( $p \leq 0,05$ )

Анализ этой матрицы позволяет предположить наличие некой популяционной волны, распространяющейся от богатых, обеспечивающих наиболее оптимальные условия существования популяции, местообитаний, к более бедным, находящимся на грани привычной для соболя экологической ниши. С ростом численности соболя в оптимальных биотопах часть популяции, скорее всего из младших возрастных групп, выдавливалась за их пределы, оседая в более бедных местообитаниях, которые тем не менее обеспечивали весь набор экологических условий, необходимых для жизни. Как правило, началом такой волны служат темнохвойные биотопы, приуроченные к различной мощности водотокам. Обычно, поймы различных рек и ручьев предоставляют наиболее благоприятные условия для обитания соболя – высокая мозаичность разнообразных стадий, большая плотность населения основных жертв, хорошие урожаи растительного корма и т.п. Все это обеспечивает довольно значительный уровень численности этого хищника. В годы депрессии именно такие биотопы служат местом выживания популяции. Территориально пойменные местообитания граничат или непосредственно с сосновыми (светлохвойными) массивами или между ними находятся участки смешанной (мелколиственной) тайги. Такая картина наблюдалась на большей части заповедной территории. Высота волны численности соболя значительно снижалась с приближением к малопродуктивным биотопам, граничащим с большими открытыми болотными пространствами. Как правило, это разреженные сосновые долгомошные древостои, произрастающие на пониженных участках рельефа,

что обуславливает значительную их заболоченность. Численность соболя на болотах уже совсем невысокая, как правило, менее 1 ос./1000 га, и напрямую зависела от плотности популяции в граничащих с ними светлохвойных местообитаниях.

Территория Юганского заповедника практически полностью изолирована от антропогенного воздействия. Она обеспечивает идеальные условия для существования популяции соболя, которая уже 35 лет не испытывает промыслового пресса и давно обитает в режиме естественного хода природных и внутривидовых процессов.

Наиболее оптимальные местообитания соболя связаны с лесами, обеспечивающими хорошие защитные и кормовые условия. К ним, в Юганском заповеднике, прежде всего, относятся темнохвойные и смешанные (мелколиственные) леса. Динамика численности популяции соболя в обоих этих типах местообитаний имела похожий ритм, протяженность ее циклов также практически одинакова. Коэффициент вариации численности соболя в этих местообитаниях наиболее низкий. Это еще раз подтверждает значимость для существования стабильной популяции соболя присутствия в древостое темнохвойных пород деревьев (кедра, пихты и ели). Суммарная площадь местообитаний такого типа занимает 37,7% территории заповедника. В период депрессии численности соболя они служат станциями переживания, позволяя выжить репродуктивному ядру его популяции. В светлохвойных лесах, под пологом которых идет интенсивное возобновление кедра, также имеется необходимый набор экологических условий для существования популяции соболя. Численность соболя в светлохвойной тайге зависит от численности соболя в темнохвойных лесах. В свою очередь, от уровня численности соболя в светлохвойных местообитаниях зависит количество зверьков в граничащих с ними болотных массивах. Обширные водораздельные болота в Юганском заповеднике обладают сравнительно небольшим объемом кормовых и защитных ресурсов, что относит их разряду пессимальных местообитаний. Численность популяции соболя в таких

условиях не достигает высоких значений и подвержена значительным колебаниям. Коэффициент вариации численности вида в этом местообитании наиболее высок во всей линейке выделенных биотопов.

Емкость по соболю болотных местообитаний составляет около 1 ос./1000 га. Емкость лесопокрытых местообитаний значительно выше – в темнохвойных лесах около 6 ос./1000 га, в светлохвойных и мелколиственных лесах – около 4 ос./1000 га. Анализ хода динамики численности соболя позволяет сделать вывод о стабильности популяции, что характерно для заповедных группировок соболя (Зырянов, 2010).

## 6.2. Влияние факторов среды на динамику численности популяции соболя Юганского заповедника

В Юганском заповеднике скачки численности популяции соболя в течение смежных лет могут достигать трехкратной величины, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. Статус заповедника обуславливает полное изъятие охраняемой территории из хозяйственной деятельности. Поэтому подавляющее большинство причин, вызывающих колебания уровня численности популяции соболя в заповеднике, имеют природное происхождение. Весомый вклад в динамику численности соболя, помимо внутривидовых механизмов регуляции, вносили климатические условия года, а также фактор кормообеспеченности.

Климатические условия играют важную роль в существовании популяции любого вида (Mystkowska, Sidorowicz, 1961; Klomp, 1962). Они оказывают сочетанное воздействие в составе комплекса метеорологических условий (температуры и влажности воздуха, уровня осадков, солнечной радиации и т.п.) не только непосредственно на популяцию вида, но и на состояние растительного и животного мира, тесно связанного с ней, что в свою очередь определяет развитие и размещение животных, как в пространстве, так и во времени (Шульгин, 1978).

Для определения влияния климатических параметров года на плотность популяции соболя провели анализ отклика ее уровня на колебания среднемесячных температур воздуха и количества осадков, фиксируемых на протяжении 28 лет (1988–2015 гг.). Для оценки реакции популяции соболя на складывающиеся в предшествующий год погодные условия временной ряд плотности популяции соболя сдвинули на год назад (лаг -1). По результатам анализа выявили статистически значимую связь между плотностью популяции соболя и среднемесячными температурами некоторых месяцев (табл. 25).

Таблица 25. Зависимость плотности популяции соболя в различных типах местообитаний Юганского заповедника от среднемесячной температуры воздуха (1988–2015 гг.)

Среднемесячная температура воздуха	Плотность популяции соболя			
	I	II	III	IV
1	2	3	4	5
январь	-0,30	-0,12	0,10	-0,26
февраль	-0,26	0,10	0,09	0,03
март	0,14	0,34	0,12	-0,15
апрель	<b>0,54</b>	0,20	<b>0,41</b>	-0,02
май	0,15	0,09	0,29	-0,12
июнь	0,08	0,01	-0,01	-0,03
июль	-0,25	0,26	0,18	0,22

Окончание таблицы 25

1	2	3	4	5
август	0,11	0,23	0,20	0,18
сентябрь	<b>0,47</b>	0,06	0,30	0,0
октябрь	0,26	0,0	0,13	-0,07
ноябрь	-0,12	0,0	0,17	0,41

декабрь	-0,11	0,0	0,21	0,21
---------	-------	-----	------	------

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции ( $p \leq 0,05$ ); I – темнохвойная тайга; II – светлохвойная тайга; III – мелколиственная тайга; IV – болота.

Среднемесячная температура воздуха в апреле, сентябре и плотность популяции соболя в некоторых типах местообитаний положительно коррелировали между собой. Выявили статистически значимую связь средней силы между среднемесячной температурой воздуха в апреле и плотностью популяции соболя в темнохвойной ( $r=0,54$ ,  $p \leq 0,05$ ) и мелколиственной ( $r=0,41$ ,  $p \leq 0,05$ ) тайге. Это наиболее оптимальные типы местообитаний соболя, обладающие всем комплексом экологических условий для его благополучного существования. Апрель – важный месяц в жизни соболя. В этом месяце происходит рождение соболят, и, вероятно, более высокая температура воздуха способствовала большей выживаемости молодняка. Также плотность популяции соболя в темнохвойной тайге положительно коррелирует с температурой воздуха в сентябре ( $r=0,47$ ,  $p \leq 0,05$ ). Теплая осень способствует продлению периода размножения мышевидных грызунов, что благополучно сказывается на обилии кормовой базы соболя и, соответственно, на плотности его популяции.

Связь плотности популяции соболя с количеством осадков значительно слабее (табл. 26). В ходе анализа данных выявили отрицательное влияние уровня осадков в августе на плотность популяции соболя в болотных местообитаниях ( $r=-0,53$ ,  $p \leq 0,01$ ). Вероятно, с увеличением обводненности болот происходило подтопление прилегающих к ним территорий, что негативно сказывалось на обилии кормовых объектов соболя и количестве пригодных для него укрытий.

Таблица 26. Зависимость плотности популяции соболя в различных типах местообитаний Юганского заповедника от количества осадков (1988–2015 гг.)

Количество осадков	Плотность популяции соболя в различных типах местообитаний			
	I	II	III	IV
январь	-0,23	-0,20	0,03	-0,37
февраль	-0,26	-0,27	-0,06	-0,17
март	0,17	-0,04	0,31	0,04
апрель	-0,29	0,03	-0,14	0,38
май	0,24	0,0	0,30	-0,20
июнь	0,08	0,03	-0,15	-0,07
июль	0,34	-0,10	-0,21	-0,31
август	0,0	-0,24	0,17	<b>-0,53</b>
сентябрь	-0,35	-0,15	-0,21	-0,12
октябрь	-0,33	0,06	0,03	0,11
ноябрь	0,25	0,37	0,0	0,37
декабрь	0,22	0,18	0,19	0,16

Примечание: жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции ( $p \leq 0,05$ ); I – темнохвойная тайга; II – светлохвойная тайга; III – мелколиственная тайга; IV – болота.

Качественный и количественный состав кормовой базы соболя также может оказывать существенное влияние на состояние его популяции. Хотя соболь относится к полифагам, основой его рациона является животная пища, львиную долю которой составляют мелкие млекопитающие (Brzezinski, 1994). Наиболее важное значение в питании хищника играли мышевидные грызуны. К основным кормам соболя относились представители группы лесных и красносерых полевков – красная полевка и красносерая полевка, доминирующие в населении мышевидных грызунов Юганского заповедника (Переясловец, 1999). Европейская рыжая полевка, также входящая в группу лесных полевков, на территории заповедника встречалась редко и высокой численности не достигала. Ежегодные учеты численности мышевидных грызунов проводили в период 1988–2015 гг. на территории лесных местообитаний соболя. Представлялось интересным оценить зависимость плотности популяции соболя от урожайности одного из основных видов его корма, а также провести анализ отношений хищник –

жертва по всем выделенным типам местообитаний. Рассматриваемый биотический комплекс составляли сопряженные многолетние ряды обилия лесных полевок (суммарно по 3 видам – красная, красносерая и европейская рыжая полевка) с одной стороны и соболя – с другой. Для получения более ясной картины взаимоотношений хищника и жертвы одновременно использовали три варианта. В первом варианте анализ проводили со сдвигом временного ряда соболя на год назад (лаг -1), что позволило оценить отклик плотности его популяции в ответ на изменение численности жертв в августе – сентябре предшествующего года (Бобрецов и др., 2000). Во втором варианте проводили сравнение в текущем году, без сдвига (лаг 0). Так оценивали влияние плотности популяции соболя, рассчитанной по февральским учетам, на осеннюю (август – сентябрь) численность лесных полевок. В третьем варианте проводили сдвиг временного ряда соболя на год вперед (лаг +1), что позволило выявить вероятное влияние плотности популяции соболя на уровень численности его жертв на следующий год. Результаты анализа отражены в таблице 27.

Проведенный анализ показал, что популяция соболя в целом слабо реагирует на прошлогодний подъем численности лесных полевок. В лесных местообитаниях коэффициенты корреляции невысокие и в большинстве случаев статистически незначимые. Это объясняется тем, что соболь не является узкоспециализированным хищником-миофагом, наподобие ласки (*Mustela nivalis* L., 1766), которая предпочитает добывать преимущественно мелких мышевидных грызунов (Fog, 1969; King, 1980).

Таблица 27. Коэффициенты ранговой непараметрической корреляции Спирмена временных рядов плотности популяции соболя и осенней численности лесных полевок в различных типах местообитаний Юганского заповедника (1988–2015 гг.)

Сопряженные временные ряды плотности	Коэффициент	Уровень
--------------------------------------	-------------	---------

популяции соболя и осенней численности лесных полевков	корреляции Спирмена К	значимости (p)
1	2	3
сдвиг временного ряда соболя на год назад (лаг -1)		
соболь (I) – лесные полевки (I)	-0,12	0,537488
соболь (I) – лесные полевки (II)	-0,11	0,567990
соболь (I) – лесные полевки (III)	-0,26	0,185890
соболь (II) – лесные полевки (I)	0,31	0,113394
соболь (II) – лесные полевки (II)	0,36	0,069002
соболь (II) – лесные полевки (III)	0,24	0,226629
соболь (III) – лесные полевки (I)	-0,10	0,605239
соболь (III) – лесные полевки (II)	-0,07	0,724490
соболь (III) – лесные полевки (III)	-0,03	0,865442
соболь (IV) – лесные полевки (I)	0,37	0,058406
соболь (IV) – лесные полевки (II)	<b>0,47</b>	<b>0,013615</b>
соболь (IV) – лесные полевки (III)	0,32	0,099789
без сдвига временного ряда соболя (лаг 0)		
соболь (I) – лесные полевки (I)	0,05	0,814251
соболь (I) – лесные полевки (II)	0,08	0,679752
соболь (I) – лесные полевки (III)	0,22	0,264276
соболь (II) – лесные полевки (I)	0,02	0,920024
соболь (II) – лесные полевки (II)	0,04	0,848300
соболь (II) – лесные полевки (III)	0,21	0,278364
соболь (III) – лесные полевки (I)	0,09	0,637243
соболь (III) – лесные полевки (II)	0,17	0,378151
соболь (III) – лесные полевки (III)	0,35	0,070860
соболь (IV) – лесные полевки (I)	-0,11	0,549665

Окончание таблицы 27

1	2	3
соболь (IV) – лесные полевки (II)	-0,06	0,743994
соболь (IV) – лесные полевки (III)	0,01	0,969476
сдвиг временного ряда соболя на год вперед (лаг+1)		

соболь (I) – лесные полевки (I)	0,15	0,461268
соболь (I) – лесные полевки (II)	0,11	0,591972
соболь (I) – лесные полевки (III)	0,08	0,701668
соболь (II) – лесные полевки (I)	0,15	0,456217
соболь (II) – лесные полевки (II)	0,11	0,599132
соболь (II) – лесные полевки (III)	0,25	0,207963
соболь (III) – лесные полевки (I)	-0,23	0,255061
соболь (III) – лесные полевки (II)	-0,21	0,304173
соболь (III) – лесные полевки (III)	-0,12	0,546393
соболь (IV) – лесные полевки (I)	0,07	0,746752
соболь (IV) – лесные полевки (II)	0,14	0,470898
соболь (IV) – лесные полевки (III)	0,29	0,136564

Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p \leq 0,05$ ); I – темнохвойная тайга, II – светлохвойная тайга, III – мелколиственная тайга, IV – болота.

В рацион соболя входит много видов различных животных (размером от бурозубки до зайца-беляка), однако значительную его долю составляет также и разнообразная растительная пища. Широкий диапазон потребляемых кормов позволял хищнику легко переключаться между их видами, заменяя малочисленные на более обильные. В оптимальных местообитаниях (темнохвойной, светлохвойной и мелколиственной тайге) кормовая база соболя обладала максимально широким спектром кормов, который обеспечивал потребность зверька в пище независимо от урожайности отдельных ее компонентов. Случаи полного неурожая основных кормов соболя в районе Юганского заповедника очень редки и за 28 лет наблюдений отмечались лишь дважды.

В пессимальных болотных местообитаниях кормовая база значительно беднее, как по качеству, так и по количеству, что вынуждало соболей расширять зону поиска пищи за счет посещения соседних лесных биотопов. Популяция соболя в болотных местообитаниях реагировала увеличением своей плотности на прошлогодний подъем численности лесных полевок в светлохвойной тайге, которая наиболее часто граничит с болотными

массивами (рис. 25). Коэффициент корреляции ( $K=0,47$ ) статистически значим ( $p \leq 0,05$ ).

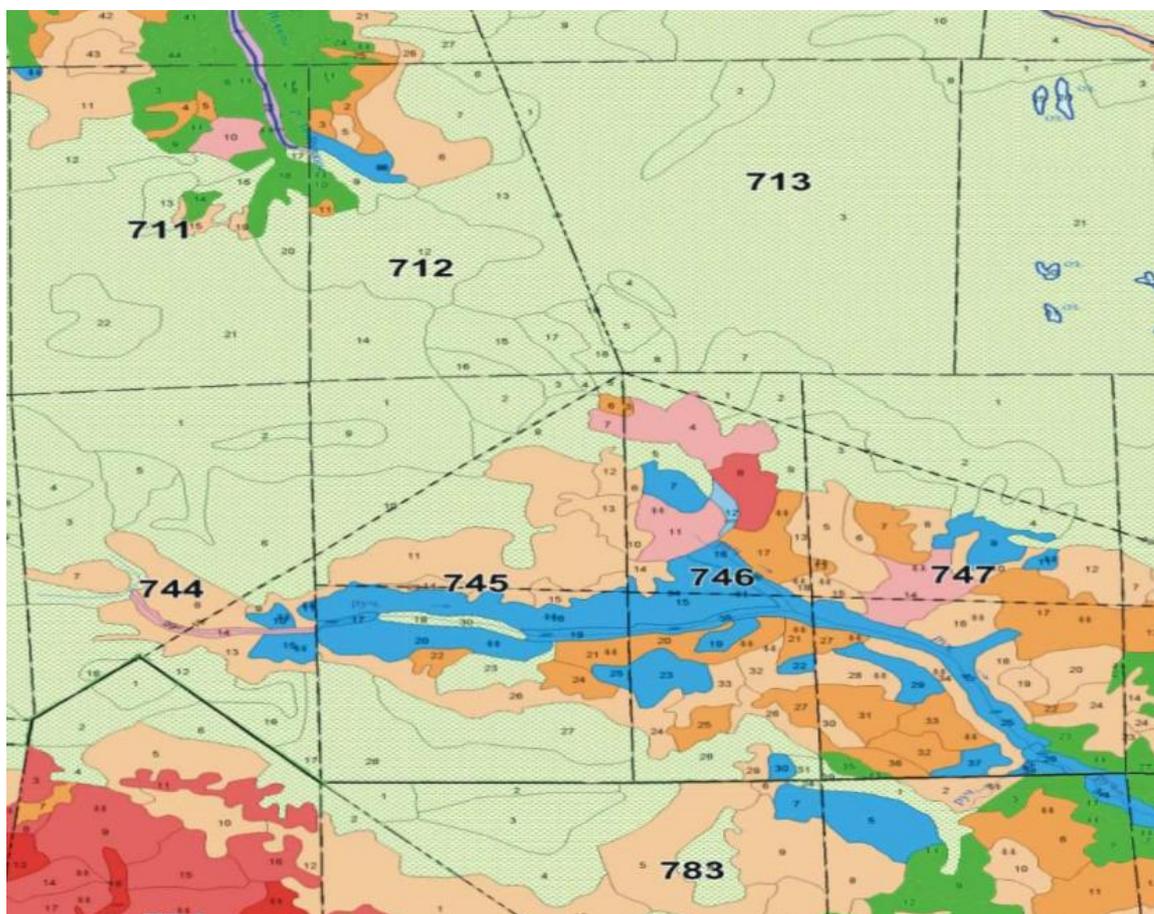


Рис. 25. Среди типов местообитаний соболя, граничащих с болотными массивами Юганского заповедника преобладает светлохвойная тайга (цветом выделены преобладающие в первом ярусе породы деревьев: ■ – сосна, ■ – кедр, ■ – осина, ■ – береза)

Значительного воздействия популяции соболя на численность его основных жертв (лесных полевок) в текущий год сравнения (лаг 0) не зарегистрировали. Также анализ влияния плотности популяции хищника на численность лесных полевок в следующий год (лаг +1) во всех типах местообитаний не обнаружил какой-либо существенной связи между этими параметрами. Коэффициенты корреляции не достигали высоких значений и были статистически незначимы. Очевидно, что плотность популяции соболя

и численность его основных жертв, скорее всего, колеблются независимо друг от друга, что является довольно распространенным вариантом взаимоотношений для пар "хищник – жертва" (Бигон и др., 1989).

Обыкновенная белка также входит в список жертв соболя Юганского заповедника (Переясловец, 1999). Вопросу о влиянии соболя на численность белки (и наоборот) уделяли внимание многие исследователи (Тимофеев, Надеев, 1955; Кирис, 1973 и др.) Степень ее участия в питании хищника отличается по всему ареалу соболя. В Юганском заповеднике встречаемость ее остатков в экскрементах соболя невысока – 0,6%. Объяснением этому может служить то, что основную массу экскрементов для анализа спектра питания этого хищника собирали в весенне-осенний период. А белка наиболее уязвима для соболя в зимнее время, когда она копается в снегу в поисках упавших шишек (Хлебников, 1977). Для изучения зимнего питания соболя, помимо сбора экскрементов, проводили анализ содержимого желудков зверьков, добытых охотниками-промысловиками на сопредельной с заповедником территории (n=128). Встречаемость остатков белки в содержимом желудков соболя значительно выше – около 3%. Это указывает на то, что в отдельные годы белка играет довольно заметную роль в зимнем рационе соболя.

Корреляционный анализ временных рядов плотности популяции белки и соболя показал связь динамики их численности в некоторых типах местообитаний (табл. 28). С целью оценки влияния численности белки на плотность популяции соболя на следующий год, провели сдвиг временного ряда хищника на год назад (лаг -1). Сравнение проводили только по выделенным типам лесных местообитаний, поскольку белка относится к древесным видам и очень редко встречается на территории открытых болотных массивов. Значимую положительную связь плотности популяции соболя с прошлогодней численностью белки отметили только для светлохвойной тайги ( $K=0,40$ ;  $p<0,05$ ). Для этого типа местообитания характерен хороший обзор на уровне снежного покрова за счет

разреженности древостоя и отсутствия сучков в нижней части деревьев. Это, вероятно, повышало шансы на добычу белки соболем за счет более раннего обнаружения жертвы и большего времени на подготовку результативной атаки.

Таблица 28. Коэффициенты ранговой непараметрической корреляции Спирмена временных рядов плотности популяции соболя и плотности популяции белки в различных типах местообитаний (1988–2015 гг.)

Сопряженные временные ряды плотности популяции соболя и плотности популяции белки	Коэффициент корреляции Спирмена К	Уровень значимости (p)
сдвиг временного ряда соболя на год назад (лаг -1) – влияние плотности популяции белки на плотность популяции соболя в следующем году		
соболь (I) – белка (I)	0,19	0,337990
соболь (II) – белка (II)	<b>0,40</b>	<b>0,038867</b>
соболь (III) – белка (III)	0,06	0,756612

Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p \leq 0,05$ );

I – темнохвойная тайга, II – светлохвойная тайга, III – мелколиственная тайга.

Среди растительных кормов, поедаемых соболем, важную роль играли кедровые орехи, составляющие значимую часть его рациона. Однако, кедр в нашем районе плодоносил с периодичностью раз в 4–5 лет, а хорошие урожаи кедрового ореха случались достаточно редко. Тем не менее соболь поедал кедровый орех при малейшей возможности, используя его запасы не только из упавших шишек, но и раскапывая кладовые, сделанные другими видами животных. Для оценки влияния урожайности кедрового ореха на плотность популяции соболя в следующем году провели сдвиг временного ряда соболя на год назад (лаг -1). Результаты корреляционного анализа приведены в табл. 29. Статистически значимую положительную связь между сравниваемыми параметрами наблюдали только в одном типе местообитаний – в темнохвойной тайге. Коэффициенты корреляции в других типах

местообитаний не достигали высоких значений и были статистически не значимыми.

Таблица 29. Коэффициенты ранговой непараметрической корреляции Спирмена временных рядов плотности популяции соболя и урожайности кедра в различных типах местообитаний (1988–2015 гг.)

Сопряженные временные ряды обилия соболя и кедр	Коэффициент корреляции Спирмена К	Уровень значимости (p)
сдвиг временного ряда соболя на год назад (лаг -1) – влияние урожайности кедр на плотность популяции соболя в следующем году		
соболь (I) – кедр	<b>0,46</b>	<b>0,015813</b>
соболь (II) – кедр	0,25	0,205985
соболь (III) – кедр	0,17	0,383848
соболь (IV) – кедр	-0,09	0,669737

Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p \leq 0,05$ ); I – темнохвойная тайга, II – светлохвойная тайга, III – мелколиственная тайга, IV – болота.

Таким образом, в темнохвойном типе местообитаний популяция соболя реагировала на урожай кедрового ореха увеличением своей численности на следующий год. Это также хорошо иллюстрируют графики динамики сравниваемых параметров, отраженные на рис. 26.

Хороший урожай кедрового ореха стимулировал рост численности соболя не только увеличением количества высококалорийного и легкодоступного растительного корма. Соболю не может поедать исключительно растительные корма, даже такие высококачественные, как кедровый орех. Для нормального воспроизводства этому виду необходима полноценная животная пища, содержащая животные белки, жиры, безазотистые экстрактивные вещества и витамины (Бакеев и др., 2003).

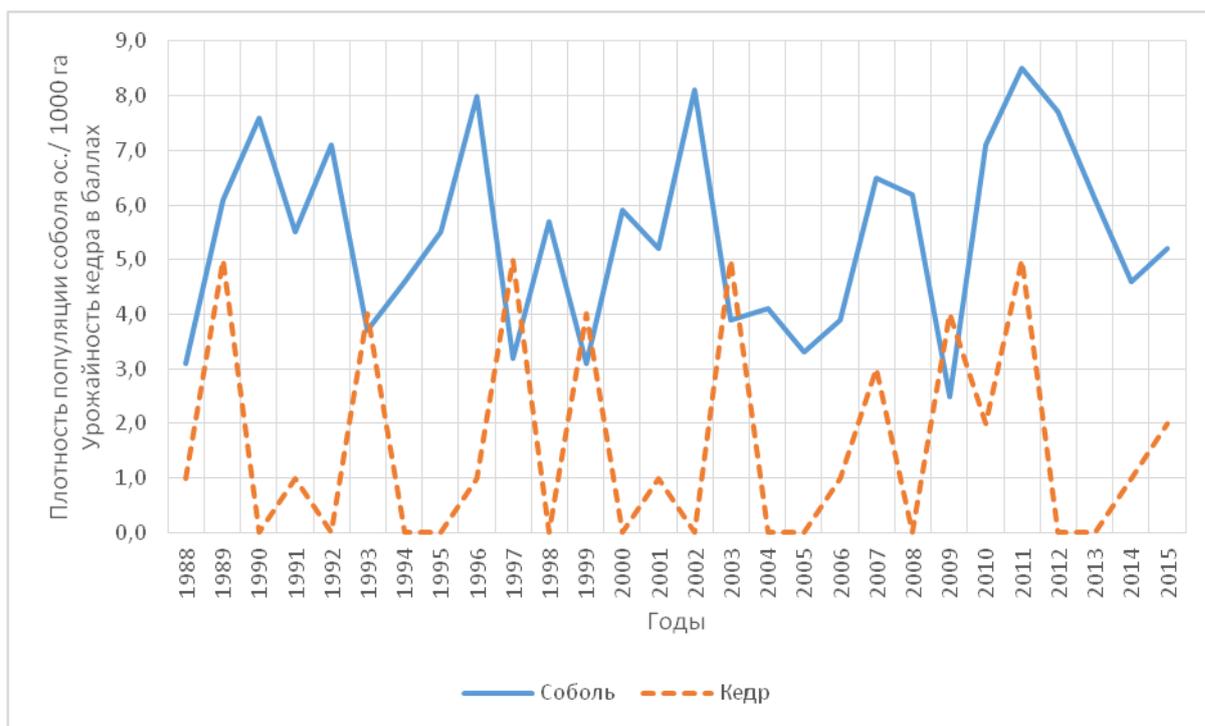


Рис. 26. Динамика плотности популяции соболя и урожайности кедра в темнохвойной тайге Юганского заповедника

Имелся и значительный дополнительный эффект, связанный с хорошей урожайностью кедра. Изобилие кедровых орехов положительно отражалось на численности и выживаемости многих других таежных обитателей, имеющих важное значение в питании соболя. Особенно, это касалось мелких млекопитающих и птиц, составляющих значительную часть кормовой базы соболя и являющихся основным источником животных кормов в его рационе.

Для оценки влияния урожайности кедра на численность лесных полевок на следующий год провели сдвиг временного ряда осенней численности лесных полевок на год назад (лаг-1). Результаты корреляционного анализа приведены в табл. 30. Популяция лесных полевок увеличивала свою численность на следующий год после урожая кедра практически во всех выделенных типах лесных местообитаний Юганского заповедника. Коэффициенты корреляции принимали значение от 0,44 до 0,57, и были статистически значимыми ( $p < 0,05$ ).

Таблица 30. Коэффициенты ранговой непараметрической корреляции Спирмена временных рядов численности лесных полевок и урожайности кедра в различных типах местообитаний Юганского заповедника

Сопряженные временные ряды осенней численности лесных полевок и урожайности кедра	Коэффициент корреляции Спирмена К	Уровень значимости (p)
(лаг -1) – влияние урожайности кедра на осеннюю численность лесных полевок в следующем году		
лесные полевки (I) – кедр	<b>0,46</b>	<b>0,017</b>
лесные полевки (II) – кедр	<b>0,44</b>	<b>0,022</b>
лесные полевки (III) – кедр	<b>0,57</b>	<b>0,002</b>

Примечание: коэффициенты корреляции, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p \leq 0,05$ ); I – темнохвойная тайга, II – светлохвойная тайга, III – мелколиственная тайга.

Динамика численности популяции соболя – процесс многоуровневый и сложный, вызываемый совокупным действием множества факторов. Среди природных факторов, комплексно воздействующих на популяцию соболя Юганского заповедника, весомое значение имели климатические условия, года. Сдвиг временных рядов плотности популяции соболя на год назад по отношению к рядам климатических параметров (среднемесячной температуры воздуха и месячного количества осадков) позволил оценить ее отклик на погодные условия, складывающиеся в предшествующий учетам сезон. Отмечена связь (получены статистически значимые коэффициенты корреляции) плотности популяции соболя в темнохвойных и мелколиственных типах местообитаний и температура воздуха в апреле. В районе Юганского заповедника у соболей в апреле появляются на свет соболята, и более высокая положительная температура в этот месяц, видимо, способствовала лучшей выживаемости молодняка и дальнейшему росту плотности популяции. Влияние количества осадков в прошлый год практически не сказывалось на уровне численности популяции соболя,

населяющей лесные местообитания. В пессимальных болотных местообитаниях плотность популяции соболя негативно реагировала на высокий уровень осадков в августе предшествующего года. Повышение обводненности и так уже заболоченной территории, видимо, снижало привлекательность этого типа местообитаний для жизни популяции соболя.

Качество и обилие кормовой базы также оказывало существенное влияние на плотность популяции соболя в некоторых типах местообитаний. В составе рациона этого хищника преобладали животные корма. Отклик популяции соболя на увеличение численности его основных жертв отметили не для всех типов местообитаний. В светлохвойной тайге популяция соболя отвечала ростом плотности на увеличение численности белки в прошлом году. Нарастание численности лесных полевок в светлохвойных местообитаниях в текущем году вызывало увеличение плотности популяции соболя в граничащих с ними болотных станциях в следующем году. Анализ отношений "хищник – жертва" показал, что соболь не оказывает заметного влияния на численность популяции лесных полевок ни в текущем сезоне, ни на следующий год.

Для наполнения кормовой базы соболя в темнохвойной тайге актуальны урожаи кедрового ореха, которые оказывали заметное влияние на плотность популяции соболя в этом типе местообитания. Период потребления кедрового ореха сободем имеет значительную протяженность (около 10–11 месяцев), поэтому хорошие урожаи кедра положительно сказывались на плотности популяции соболя в темнохвойных лесах уже на следующий год.

## ВЫВОДЫ

1. Наиболее ценным (ключевым) для соболя типом местообитаний на территории Юганского заповедника является темнохвойная тайга,

обеспечивающая максимально благоприятные условия для его жизни. Для нее характерна наиболее стабильная кормовая база, обладающая сбалансированным набором основных животных и растительных кормов, а также высокий уровень защитных качеств, что в конечном итоге позволяет популяции соболя достигать наивысших показателей плотности (до 8,5 ос./1000 га). Максимальные значения коэффициента предпочтения биотопа характерны именно для темнохвойных лесов, что указывает на явную их избирательность сободем среди выделенных типов местообитаний.

2. Светлохвойная и мелколиственная тайга, уступают по значимости темнохвойным местообитаниям, но обеспечивают популяцию соболя необходимым для поддержания ее устойчивого состояния комплектом кормовых и защитных качеств, что позволяет ей поддерживать в этих типах местообитаний уровень плотности 5–6,4 ос./1000 га. По ценности для соболя эти типы местообитаний находятся на одном уровне, что определяет одинаковую степень их привлекательности для его обитания.

3. Малая продуктивность популяции соболя в болотных местообитаниях определяется целым комплексом неблагоприятных факторов, среди которых выделяется низкая защитность и бедная кормовая база. Показатели численности популяции в этом типе местообитаний характеризуются сравнительно низкими значениями (до 2,1 ос./1000 га), а также большой вариабельностью от года к году, что ставит его в разряд пессимальных для обитания соболя.

4. В районе Юганского заповедника кормовая база соболя включает свыше 20 видов животных и растений. В рационе соболя преобладают животные корма, среди которых важнейшее значение играют такие виды мышевидных грызунов, как красная и красносерая полевки. Среди кормов растительного происхождения ключевое значение имеют кедровый орех и наиболее урожайные ягоды (черника, голубика, брусника, рябина).

5. Плотность популяции соболя в темнохвойной и мелколиственной тайге положительно реагирует на складывающиеся в предыдущий год погодные

условия (температуру воздуха в апреле и сентябре), а также обилие отдельных компонентов его кормовой базы (кедрового ореха). В светлохвойной тайге численность соболя также растет в ответ на увеличение численности белки в предыдущем году. В болотных местообитаниях плотность популяции соболя негативно реагирует на высокий уровень осадков в августе предыдущего года.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Афанасьева, Т.В. Почвы СССР / Т.В. Афанасьева, В.И. Василенко и др. – М.: Мысль, 1979. – 380 с.
2. Байкалова, А.С. Юганский заповедник / А.С. Байкалова, Е.Г. Стрельников, О.Г. Стрельникова. – Тюмень: СофтДизайн, 1998. – 160 с.
3. Бакеев, Н.Н. Расширение ареалов и акклиматизация собственно куниц в СССР / Н.Н. Бакеев // Акклиматизация охотничьих животных в СССР: Тез. докл. III Всесоюзн. семинара – совещания по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных. – Минск: Ураджай, 1978. – С.112–114.
4. Бакеев, Н.Н. Соболиные угодья СССР и перспективы повышения их продуктивности / Н.Н. Бакеев, Б.А. Михайловский // Охота и рациональное использование ресурсов соболя. – М.: Наука, 1983. – С. 32–50.
5. Бакеев, Н.Н. Ресурсы соболя и проблемы рационального использования вида в России / Н.Н. Бакеев, А.А. Сеницын // Материалы научно-практической конференции С.-Петербург, июнь 1998 г. – Киров, 1998. –С. 8–18.
6. Бакеев, Н.Н. Соболя. – 2-е изд., перераб. и доп. / Н.Н. Бакеев, Г.И. Монахов, А.А. Сеницын. – Вятка, 2003. – 336 с.
7. Бех, И.А. Кедр – жемчужина Сибири / И.А. Бех, С.А. Кривец, Э.М. Бисирова. – Томск: Изд-во "Печатная мануфактура", 2009. – 50 с.
8. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. Т.1. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
9. Бобрецов, А.В. Закономерности полувековой биоты девственной тайги Северного Предуралья / А.В. Бобрецов, А.Б. Бешкарев, В.А. Басов и др. – Сыктывкар, 2000. – 206 с.
10. Бобрецов, А.В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период / А.В. Бобрецов // Зоологический журнал. – 2009. – Т.88. № 9. – С.1115–1126.

11. Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим / под редакцией К.Е. Иванова, С.М. Новикова. – Л.: Гидрометеиздат, 1976. – 447 с.
12. Вайсман, А.Л. Соболя вы мои соболя / А.Л. Вайсман // Русский охотничий журнал. – 2015. – №8. – С.10–20.
10. Валенцев, А.С. Мониторинг, состояние численности и использование ресурсов соболя на Камчатке / А.С. Валенцев, А.В. Лебедько, Н.А. Транбенкова // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической Интернет-конференции (апрель – декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С. 22–24.
13. Васильев, В. В. Речные бобры и соболь в Кондо-Сосьвинском государственном заповеднике / В.В. Васильев, В.В. Раевский, З.И. Георгиевская // Тр. Кондо-Сосьвинского гос. заповед. – М, 1941. – Вып. 1. – С. 5–98.
14. Вершинин, А.А. Материалы по биологии соболя и соболиному промыслу Камчатской области / А.А. Вершинин, Е.М. Долгоруков // Тр. Всесоюзн. науч.-иссл. ин-та охотничьего промысла. – М., 1948. – С. 37–43.
15. Вершинин, А. А. Динамика воспроизводства и регулирования эксплуатации запасов камчатских соболей / А. А. Вершинин // Тр. ВНИИЖП. – 1963. – С. 8–33.
16. Вершинин, А. А. Камчатский соболь: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Вершинин А. А. – М., 1964. – 21 с.
17. Вершинин, А.А. Соболь. Камчатка и о. Карагинский / А.А. Вершинин, Г.А. Белов // Соболь, куницы, харза. – М., 1973. – С. 118–131.
18. Волынец, А. Как соболь и белка заменяли России нефть и газ. [Электронный ресурс]. – 2014. – Режим доступа:

<http://rusplt.ru/society/kak-sobol-i-belka-zamenyali-rossii-neft-i-gaz-14657.html#> (дата обращения 30.03.2017).

19. Гептнер, В.Г. Млекопитающие Советского Союза / В.Г. Гептнер, Н.П. Наумов, П.Б. Юргенсон и др. – М., 1967. – Т. 2. – С. 507–533.

20. Граков, Н.Н. Лесная куница / Н.Н. Граков. – М.: Наука, 1981. – 108 с.

21. Гусев, О.К. Главные задачи охраны и изучения баргузинского соболя / О.К. Гусев / Охрана природы Сибири: материалы I Сибир. конф. 1958 г. – Иркутск, 1959. – С. 44–46.

22. Гусев, О. К. Научно-исследовательская деятельность Баргузинского заповед. / О.К. Гусев // Тр. Баргузин. гос. заповед. Вып 2. – Улан-Удэ, 1960. – С. 155–174.

23. Гусев, О.К. Следы соболя как основа его изучения и количественного учета / О.К. Гусев // Труды Бурятского. комплексного НИИ. Сер. биолого-почвенная. Вып. 4. – 1960. – С. 69–97.

24. Гусев, О.К. О значении взаимоотношений соболя и белки в охотничьем хозяйстве Восточной Сибири / О.К. Гусев // Известия Иркутского СХИ. Вып. 18. – 1960. – С. 171–175.

25. Гусев, О.К. Экология и учет соболя / О.К. Гусев – М.: Лесная промышленность, 1966. –124 с.

26. Гусев, О. К. Восстановление соболя в СССР / О.К. Гусев // Природа. –1971. – №11. – С. 68–74.

27. Данилов, Д.Н. Охотничьи угодья СССР / Д.Н. Данилов – М.: Центросоюз, 1960. – 284 с.

28. Данилов, Д.Н. Основы охотустройства / Д.Н. Данилов, Я.С. Русанов и др. – М.: Лесная промышленность, 1966. – 330 с.

29. Дворядкин, А.В. Основные черты цикличности динамики численности соболя Северо-Восточного Прибайкалья / А.В. Дворядкин, В.П. Тронин // Охрана и рациональное использование ресурсов соболя в

- РСФСР: тез. докл. науч.-производств. совещ. (20–24 июля 1981 г.). – Красноярск, 1981. – С. 52–53.
30. Доппельмаир, Г.Г. Географическое распространение соболя и районы соболиного промысла / Г.Г. Доппельмаир // Уральский охотник. – 1926. № 4–5. – С. 4–22.
31. Дунин-Горкавич, А.А. Тобольский Север. Общий обзор страны, ее естественных богатств и промышленной деятельности населения. Т.1. / А.А. Дунин-Горкавич. – М.: Либерия, 1995. – 376 с.
32. Дунин-Горкавич, А.А. Тобольский Север. Этнографический очерк местных инородцев. Т.3. / А.А. Дунин-Горкавич. – М.: Либерия, 1996. – 208 с.
33. Егошина, Т.Л. Недревесные растительные ресурсы России / Т.Л. Егошина. – М.: НИА–Природа, 2005. – 164 с.
34. Еремин, Ю.П. Современное состояние и хозяйственное использование соболя в Сахалинской области / Ю.П. Еремин // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической Интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С. 45–48.
35. Жарков, Г.В., Теплов В.П. Инструкция по количественному учету охотничьих животных на больших территориях / Г.В. Жарков, В.П. Теплов. – М., 1958. – 25 с.
36. Житков, Б.М. О прежнем распространении соболя в Европе / Б.М. Житков // Труды Биол. науч.-исслед. ин-та Томского гос. ун-та. Т.4. – Томск, 1937. – С. 24–37.
37. Заповедники Сибири. Т.1 / Под общ. ред. Д.С. Павлова, В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. – М.: Логата, 1999. – С. 48–57.
38. Захаров, Е.С., Сафронов В.М. Экология соболя (*Martes zibellina* L.) в Западной Якутии / Е.С. Захаров, В.М. Сафронов // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2012. – №1 (17). – С. 73–84.

39. Захаров, Е.С. Соболь Южной и Западной Якутии (морфология, экология, структура популяций): дис. канд. биол. наук: 03.02.04 / Захаров Евгений Сергеевич. – Якутск, 2012. – 177 с.
40. Зырянов, А.Н. Воспроизводство, численность, промысел соболя в Красноярском крае / А.Н. Зырянов // Современные проблемы охотничьего хозяйства: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1989. – С. 74–83.
41. Зырянов, А.Н. Адаптивные особенности соболя / А.Н. Зырянов // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С. 49–54.
42. Зырянов, А.Н. Сукцессии лесной растительности и продуктивность соболиных угодий в Средней Сибири / А.Н. Зырянов // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII, №3–4. – С. 247–252.
43. Зырянов, А.Н. К рациональному использованию соболя в Средней Сибири / А.Н. Зырянов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – №1. – С. 529–530.
44. Ивантер, Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э.В. Ивантер. – Л.: Наука, 1975. – 246 с.
45. Ипполитов, М.Д. Особенности динамики численности соболя в Байкало-Ленском заповеднике / М.Д. Ипполитов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – Т.18, №4. – С. 234–237.
46. Каляев, А.И. Биологические основы орехопромысла в кедровых лесах Северо-Восточного Алтая / А.И. Каляев, Криницкий В.В. // Труды Алтайского заповедника. – Горно-Алтайск, 1961. – Вып. 3. – С. 122–132.
47. Кирис, И.Д. Белка / И.Д. Кирис. – Киров, 1973. – 447 с.

48. Киселев, В.А. Состояние численности и промысла соболя в Эвенкии / В.А. Киселев // Материалы к Всесоюзному научно-производственному совещанию по соболю. – Киров, 1971. – С. 92–93.
49. Кедровые орехи [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.calorizator.ru/product/nut/cedar-nut> (дата обращения 29.05.2017).
50. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [http://medinfo.social/statistika\\_894/koeffitsient-rangovoy-korrelyatsii-35379.html](http://medinfo.social/statistika_894/koeffitsient-rangovoy-korrelyatsii-35379.html) (дата обращения 20.03. 2017).
51. Красноборов, И.М. Определитель растений Ханты-Мансийского автономного округа / И.М. Красноборов, М.Н. Ломоносова, Д.Н. Шауло и др. – Новосибирск–Екатеринбург: Изд-во "Баско", 2006. – 304 с.
52. Крючков, В.С. Соболя Западной Сибири и пути рационального использования его популяций / В.С. Крючков // Материалы Всесоюзного науч.-произв. совещания по соболю. – Киров, 1971. – С. 81–86.
53. Кузякин, В.А. Охотничья таксация / В.А. Кузякин. – М.: Лесная промышленность, 1979. – 200 с.
54. Кузякин, В.А. Оценка качества охотничьих угодий (бонитировка) / В.А. Кузякин // Охота. – 2014. – № 2. – С.10–15.
55. Кучеренко, С.П. Состояние популяций соболя на Сихотэ-Алине / С.П. Кучеренко // Материалы Всесоюзн. науч.-произв. совещ. по соболю. – Киров, 1971. – С. 119–125.
56. Лавов, М.А. Оценка лесов как соболиных стаций в Кабанском районе Бурят-Монгольской АССР / М.А. Лавов // Известия Иркутского с.-х. ин-та. – Иркутск, 1958. – Вып. 8. – С. 23–35.
57. Лавов, М.А. Соболя Сахалина и Курильских островов / М.А. Лавов // Соболя, куницы, харза. – М.: Наука, 1973. – С.132–135.
58. Лавров, Н.П. Руководство по расселению пушных зверей / Н.П. Лавров. – М.: Изд-во Центросоюза, 1958. – 91 с.

59. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: "Высшая школа", 1990. – 352 с.
60. Ларин, Б.А. Критерии оптимума в оценке производительности и продуктивности охотничьих угодий / Б.А. Ларин // Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Ч. 1. – Киров, 1969. – С. 183–187.
61. Летопись природы Юганского заповедника. – 2010. – 185 с.
62. Летопись природы Юганского заповедника. – 2011. – 180 с.
63. Летопись Природы Юганского заповедника. – 2012. – 205 с.
64. Летопись Природы Юганского заповедника. – 2013. – 215 с.
65. Лёзин, В.А. Реки Ханты-Мансийского автономного округа / В.А. Лёзин. – Тюмень: Вектор Бук, 1999. – 160 с.
66. Леонтьев, Д.Ф. Использование экологической интерпретации ландшафтной карты в охотничьем хозяйстве Сибири / Д.Ф. Леонтьев // Известия ИГЭА. – 2006. – №1(46). – С. 43–46.
67. Леонтьев, Д.Ф. Размещение промысловых млекопитающих и прогноз их ресурсов на юге Восточной Сибири / Д.Ф. Леонтьев // Лесной вестник. – 2009. – № 4. – С. 63–70.
68. Литвинов, Н.И. Экология: учеб. пособие для студ. фак. охотоведения Иркут. гос. с.-хоз. акад. / Н.И. Литвинов. – Иркутск: ИГСХА, 1997. – 220 с.
69. Литвинов, Ю.Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири / Ю.Н. Литвинов. – Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. – 128 с.
70. Ломанова, Н.В. Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. Информационно-аналитические материалы / Н.В. Ломанова, Б.П. Борисов, О.А. Володина и др. // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). – М.: Центрохотконтроль, 2010. – Выпуск 9. – 219 с.

71. Лукашенко, М.А. Соболь в Магаданской области / М.А. Лукашенко // Ресурсы соболя в РСФСР (1973–1975). – М., 1980. – С. 43–45.
72. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
73. Мамонтов, В.Н. Коэффициент предпочтения и его использование при оценке качества мест обитания диких животных / В.Н. Мамонтов // Экология. – 2009. – № 2. – С. 155–157.
74. Мантейфель, П.А. Размножение соболей и куниц в Московском зоопарке / П.А. Мантейфель // Пушное дело. – 1929. – № 7.
75. Мантейфель, П.А. Соболь / П.А. Мантейфель. – М.-Л.: Всесоюзное кооперативное объединенное издательство, 1934. – 108 с.
76. Мельничук, А.В. Охотничьи ресурсы буферной зоны Печоро-Илычского заповедника / А.В. Мельничук // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С. 284–286.
77. Методические рекомендации по определению численности копытных, пушных животных и птиц методом зимнего маршрутного учета. – М.: ФГБУ "Центрохотконтроль", 2014. – 28 с.
78. Монахов, В.Г. Возрастная структура популяции соболя / В.Г. Монахов // Зоологический журнал. – 1983. – Т. 52. – Вып. 9. – С. 1396–1406.
79. Монахов, В.Г. Состояние популяций соболя в Северном Зауралье, их использование и пути рационализации промысла / В.Г. Монахов // Охрана и рациональное использование ресурсов соболя. – М., 1983. – С. 51–84.
80. Монахов, В.Г. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья: дис... канд. биол. наук. / Монахов Владимир Генрихович. – Свердловск, 1984. – 188 с.

81. Монахов, В.Г. Опыт кадастровой характеристики соболя Урала и Приобья / В.Г. Монахов // Всес. совещ-е по проблемам кадастра и учета животного мира. – М., 1986. – Т.2. – С. 357–358.
82. Монахов, В.Г. Соболя Урала. Приобья и Енисейской Сибири: Результаты реакклиматизации / В.Г. Монахов. – Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. – 156 с.
83. Монахов, В.Г. Репродуктивный процесс в популяциях соболя Урала и Приобья / В.Г. Монахов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 118–124.
84. Монахов, В.Г. Популяционный анализ населения соболя урало-приобской части ареала / В.Г. Монахов // Экология. – 2000. – № 6. – С. 456–462.
85. Монахов, В.Г. О численности соболя в Свердловской области / В.Г. Монахов // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. - Киров, 2006. - С.114-118.
86. Монахов, В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале / В.Г. Монахов. – Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. – 202 с.
87. Монахов, В.Г. Изменчивость морфологических признаков в нативных и интродуцированных популяциях млекопитающих / В.Г. Монахов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С. 300–301.
88. Монахов, В.Г. Зональная продуктивность угодий по хищным млекопитающим Свердловской области за последние 20 лет / В.Г. Монахов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – №1. – С. 59–61.
89. Монахов, В.Г. О временной динамике краниометрических признаков соболя *Martes zibellina* Прибайкалья / В.Г. Монахов, Г.М.

Агафонов, М.Н. Ранюк, В.И. Сутула // Байкальский зоологический журнал. – 2012. – №3. – С. 110–113.

90. Монахов, В.Г. Декадная динамика размеров черепов соболя Прибайкалья / В.Г. Монахов, Г.М. Агафонов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2013. – Вып. 6. – С. 234–242.

91. Монахов, В.Г. К сравнительной морфологии соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) Казахстана / В.Г. Монахов // Зоологический журнал. – 2015. – Т.94. – №4. – С. 466–477.

92. Монахов, В.Г. Сравнительная характеристика зимнего питания соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) в Приуралье / В.Г. Монахов // Зоологический журнал. – 2016. – Т.95. – №9. – С. 1087–1095.

93. Монахов, Г.И. Динамика ареала и численности соболя Восточной Сибири: автореф. дис... канд. биол. наук / Монахов Генрих Иванович. – Томск, 1966. – 24 с.

94. Монахов, Г.И. Соболев / Г.И. Монахов, Н.Н. Бакеев. – М.: Лесная промышленность, 1981. – 240 с.

95. Нагимов, З.Я. Ресурсы кедрового ореха в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре / З.Я. Нагимов, А.А. Бартыш, А.В. Суслов и др. // Аграрный вестник Урала. – 2014. – № 6. – С. 63–67.

96. Надеев, В.Н. Соболев. Региональные особенности динамики запасов, экологии и хозяйственного использования. Нарымская низменность. / В.Н. Надеев, В.С. Крючков // Соболев, куницы, харза. – М., 1973. – С. 59–64.

97. Надеев, В.Н. Соболев. Алтай, Кузнецкий Алатау / В.Н. Надеев // Соболев, куницы, харза. – М.: Наука, 1973. – С. 36–39.

98. Насимович, А.А. Соболев, куницы, харза: Размещение запасов, экология, использование и охрана / А. А. Насимович, В. И. Абеленцев. – М.: Наука, 1973. – 239 с.

99. Наумов, Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н.П. Наумов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М., 1955. – Т.9. – С. 179–202.
100. Непараметрическая статистика [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [http://medinfo.social/statistika\\_894/koeffitsient-rangovoy-korrelyatsii-35379.html](http://medinfo.social/statistika_894/koeffitsient-rangovoy-korrelyatsii-35379.html) (дата обращения 20.03. 2017).
101. Новиков, Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных / Г.А. Новиков. – М.: Советская наука, 1949. – 283 с.
102. Носков, В.Т. Соболь в Бурятии / В.Т. Носков, М.Е. Овдин // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – №1. – С. 320–321.
103. Обоснование организации и землеустроительное дело государственного заповедника "Юганский". – М., 1981. – 108 с.
104. Павлинин, В.Н. Тобольский соболь / В.Н. Павлинин. – Свердловск: Уральский рабочий, 1963. – 112 с.
105. Павлинов, И.Я. Млекопитающие России: систематико-географический справочник / И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. – 604 с.
106. Павлов, П.Н. Пушной промысел в Сибири в XVII в. / П.Н. Павлов. – Красноярск: Красноярский рабочий, 1972. – 360 с.
107. Павлов, П.Н. Промысловая колонизация Сибири в XVII в. / П.Н. Павлов. – Красноярск, Изд-во Красноярского пед. ин-та, 1974. – 238 с.
108. Пастухов, А.М. Современное состояние и использование пушных ресурсов в бассейне реки Таз / А.М. Пастухов // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С.121–125.

109. Пастухов, А.М. Роль заповедника "Верхне-Тазовский" в поддержании биоразнообразия в бассейне реки Таз / А.М. Пастухов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т.22, №4. – С. 152–153.
110. Переясловец, В.М. Качественная характеристика местообитаний соболя в районе Среднего Приобья / В.М. Переясловец // Биологические ресурсы и природопользование: сб. науч. трудов: отв. ред. Ю.В. Титов. – Нижневартовск: Изд-во Нижневартовского пед. ин-та, 1998. – Вып. 2. – С. 61–71.
111. Переясловец, В.М. Питание и биотопическое распределение соболя в заповеднике "Юганский" / Переясловец В.М. // Экология. – №1. – 1999. – С. 49–53.
112. Переясловец, В.М. Динамика численности красной полевки в заповеднике "Юганский" / В.М. Переясловец, Т.С. Переясловец // Биологические ресурсы и природопользование: сб. научных трудов СурГУ. – Сургут: Дефис, 2004. – Вып. 7. – С. 66–74.
113. Переясловец, В.М. Влияние неурожая основных кормов на состояние популяции соболя Сургутского района / В.М. Переясловец // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 55-летию факультета охотоведения и 50-летию первого выпуска биологов-охотоведов Иркутского сельскохозяйственного института (ныне ИрГСХА), г. Иркутск, 26–30 мая 2005 г. – Иркутск, 2005. – С. 287–292.
114. Переясловец, В.М. Динамика численности популяции соболя на территории заповедника "Юганский" / В.М. Переясловец // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С.132–138.

115. Переясловец, В.М. Современная организация промысла соболя в Сургутском районе / В.М. Переясловец // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С.139–144.
116. Переясловец, В.М. Особенности поведения соболя в условиях бедной кормовой базы / В.М. Переясловец // Биологические ресурсы и природопользование: сб. научных трудов СурГУ. – Сургут: Дефис, 2007. Вып. 10. – С.154–158.
117. Переясловец, В.М. Состояние и динамика популяции соболя на территории заповедника "Юганский" / В.М. Переясловец // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: материалы XI Международной научно-практической экологической конференции, г. Белгород, 20–25 сентября 2010 г. – Белгород: ИПЦ ПОЛИТЭРРА, 2010. –С. 47–48.
118. Переясловец, В.М. Кедровые леса как ценные местообитания соболя /В.М. Переясловец // Материалы VIII научно-практической конференции, посвященной памяти А.А. Дунина-Горкавича. – Ханты-Мансийск: Печатное дело, 2012. – С.51.
119. Переясловец, В.М. Роль кедровки в зимнем питании соболя / В.М. Переясловец // Экология и природопользование в Югре: материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 15-летию кафедры экологии СурГУ, г. Сургут, 24–25 октября 2014 г. – Сургут: ИЦ СурГУ, 2014. – С. 46–47.
120. Переясловец, В.М. Влияние экстремальных зимних осадков на состояние популяции соболя / В.М. Переясловец // Современные проблемы ботаники, микробиологии и природопользования в Западной Сибири и на сопредельных территориях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 10-

летию создания кафедры ботаники и экологии растений и кафедры микробиологии СурГУ, г. Сургут, 28–29 мая 2015 г. – Сургут: ИЦ СурГУ, 2015. – С. 172–173.

121. Переясловец, В.М. Роль ягод в питании соболя в заповеднике "Юганский" / В.М. Переясловец // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия: материалы IV Международной научно-практической конференции: научные труды государственного природного заповедника "Присурский". – Чебоксары, 2015. – Т.30. – С. 208–210.

122. Переясловец, В.М. Анализ влияния урожайности кедра на динамику численности соболя Юганского заповедника / В.М. Переясловец, В.П. Стариков // Вестник Сургутского государственного университета. Биологические науки. – 2015. – Вып.3 (9). – С. 38–41.

123. Переясловец, В.М. Влияние климата на динамику численности соболя Юганского заповедника / В.М. Переясловец, В.П. Стариков // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН): материалы международного совещания, г. Москва, 1 – 5 февраля 2016 г. – М.: Товарищество научных изданий КМ, 2016. – С. 320.

124. Переясловец, В.М. Кормовая база соболя Юганского заповедника и ее динамика в многолетнем аспекте / В.М. Переясловец, В.П. Стариков // Использование и охрана природных ресурсов в России. – 2016. – №3. – С. 73–79.

125. Переясловец, В.М. Комплексный анализ многолетней динамики численности популяции соболя заповедника "Юганский" / В.М. Переясловец, В.П. Стариков // Вестник КрасГАУ. Биологические науки. – 2016. – №11. – С. 130–136.

126. Переясловец, В.М. Влияние различных факторов на динамику численности соболя Юганского заповедника / В.М. Переясловец // Популяционная экология животных: материалы II Международной

научной конференции, посвященной памяти академика И. А. Шилова, г. Томск, 10–14 октября 2016 г. // Принципы экологии. – 2016. – Т. 5, № 3. – С.124.

127. Переясловец, В.М. Влияние климатических факторов на динамику численности основных жертв соболя в Юганском заповеднике / В.М. Переясловец // Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем: материалы XIV Международной научно-практической экологической конференции, г. Белгород, 4–8 октября 2016 г. – Белгород: ИД «Белгород» НИУ «БелГУ», 2016. – С.112–114.

128. Петренко, В.Д. Проблемы промысла соболя и организации заготовок пушнины в Красноярском крае / В.Д. Петренко // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С. 338–339.

129. Пояснительная записка по инвентаризации лесного фонда государственного природного заповедника "Юганский". – Новосибирск, 2002. – 332 с.

130. Полежаев, Н.М. Рациональное использование запасов лесной куницы в Коми АССР / Н.М. Полежаев. – Сыктывкар, 1989. – 20 с.

131. Полузадов, Н.Б. Соболя. Урал и прилегающая часть Западной Сибири / Н.Б. Полузадов // Соболя, куницы, харза. – М.: Наука, 1973. – С. 53–58.

132. Полузадов, Н.Б. Учет численности соболя на Урале и в северной части Приобья / Н.Б. Полузадов // Ресурсы соболя в РСФСР (1973–1975). – М., 1980. – С. 11–19.

133. Приклонский, С. Г. Пересчетные коэффициенты для обработки данных зимнего маршрутного учета промысловых животных по следам / С. Г. Приклонский // Бюллетень МОИП. Отд. Биологии. – 1965. – Т. 70 (6). – С. 5—12.

134. Приклонский, С. Г. Инструкция по зимнему маршрутному учету охотничьих животных / С. Г. Приклонский. – М.: Изд-во "Колос", 1972. – 16 с.
135. Приклонский, С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных / С. Г. Приклонский // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. – М., 1973. – С. 35—50.
136. Программа "Соболь" [Электронный ресурс]. – Киров, 2002. – Режим доступа: <http://biodat.ru/vart/doc/gef/sobol1.html> (дата обращения 21.03.2017).
137. Раевский, В.В. Жизнь кондо-сосьвинского соболя / В.В. Раевский. – М., 1947. – 221 с.
138. Раковская, Э.М. Физическая география России: учеб. для студ. пед. высш. учеб. заведений: в 2 ч. / Э.М. Раковская, М.И. Давыдова. – М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. – Ч.1. – 288 с.
139. Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1973. – 320 с.
140. Сафронов, В.М. Экология соболя, *Martes zibellina* (Carnivora, Mustelidae), в северо-восточной Якутии / В.М. Сафронов, Р.К. Аникин // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79. №4. – С. 471–479.
141. Сафронов, В.М. Зимняя экология млекопитающих Якутии: автореф. дис... докт. биол. наук / В.М. Сафронов. – Петрозаводск, 2002. – 47 с.
142. Сафронов, В.М. Эколого-физиологические особенности кунных в зимних условиях Якутии / В.М. Сафронов // Наземные позвоночные Якутии: экология, распространение, численность. – Якутск: ЯФ изд-ва СО РАН, 2006. – С. 50–67.
143. Сафронов, В.М. Соболь в западных отрогах Верхоянского хребта / В.М. Сафронов, Е.С. Захаров, А.П. Захаров // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2011. – Вып. 4. – С. 133–141.

144. Седалищев, В.Т. К экологии соболя (*Martes zibellina* L., 1758) Юго-Западной Якутии / В.Т. Седалищев, В.А. Однокурцев, И.М. Охлопков // Вестник охотоведения. – 2011. – Т.8. №2. – С. 130–138.
145. Сидоров, Г.Н. Пушные звери Среднего Прииртышья (Териофауна Омской области): монография / Г.Н. Сидоров, Б.Ю. Кассал, К.В. Фролов, О.В. Гончарова. – Омск: Издательство Наука; Полиграфический центр КАН, 2009. – 808 с.
146. Сеницын, А.А. Информация о реализации программы "Соболь" / А.А. Сеницын // Проблемы соболиного хозяйства России: сборник материалов V Всероссийской научно-практической интернет-конференции (апрель–декабрь, 2005 г.), ВНИИОЗ, РАСХН. – Киров, 2006. – С. 205–210.
147. Сеницын, А.А. Численность соболя и уровень эксплуатации его запасов в России / А.А. Сеницын, И.М. Сышев // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С.391–393.
148. Сеницын, А.А. Подходы к определению емкости соболиных угодий / А.А. Сеницын // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – №1. – С. 66–68.
149. Сеницын, А.А. Промысел соболя на краю пропасти / А.А. Сеницын // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – №1. – С. 412–422.
150. Собанский, Г.Г. Промысловые звери Горного Алтая / Г.Г. Собанский. – Новосибирск: Наука, 1988. – 160 с.
151. Собанский, Г.Г. Состояние ресурсов и организация хозяйства на соболя на Алтае / Г.Г. Собанский // Рациональное использование ресурсов соболя в России: материалы IV Всероссийской научно-производственной конференции. – Красноярск, 2001. – С. 57–60.

152. Соколов, Г.А. Численность соболя в кедровой тайге Западного Саяна и задачи ее регулирования / Г.А. Соколов, А.И. Хлебников, Ф.Р. Штильмарк // Вопросы экологии. – М., 1962. – С. 147–148.
153. Соколов, Г.А. Охотничье хозяйство в кедровых лесах / Г.А. Соколов. – М.: Наука, 1966. – 108 с.
154. Соколов, Г.А. Млекопитающие кедровых лесов Сибири / Г.А. Соколов. – Новосибирск: Наука, 1979. – 256 с.
155. Соколов, Г.А. Критерии оценки местообитаний соболя в кедровых лесах Сибири / Г.А. Соколов // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 182–192.
156. Соколов, Г.А. Проблема рационального использования соболя в таежных лесах Енисейского региона / Г.А. Соколов // Рациональное использование ресурсов соболя в России: материалы IV Всероссийской научно-производственной конференции. – Красноярск, 2001. – С. 71–81.
157. Соколов, Г.А. Охотопользование на соболя: реалии и перспективы / Г.А. Соколов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – Вып. 1. – С. 408–409.
158. Сокольский, С.М. К экологии куницы, кидуса и соболя в Печорской тайге // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. – Сыктывкар, 1967. – Вып.12. – С.140–166.
159. Соловьев, Д.К. Охота в СССР. Краткий курс охотоведения, читаемый в Ленинградском лесном институте / Д.К. Соловьев. – Ленинград, 1926. – 256 с.
160. Стариков, В.П. Млекопитающие Ханты-Мансийского автономного округа (распространение, экология, практическое значение): учеб. пособие / В.П. Стариков. – Сургут: ГУП ХМАО "Сургутская типография", 2003. – 127 с.
161. Степанян, Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) / Л.С. Степанян. – М.: ИКЦ "Академкнига, 2003. – 808 с.

162. Стрельникова, О.Г. Государственный природный заповедник "Юганский"/ О.Г. Стрельникова // Экосистемы Среднего Приобья. Сборник научных трудов Юганского заповедника. – Екатеринбург: Издательство "Екатеринбург", 1996. – Вып.1. – С. 4–24.
163. Тавровский, В.А. Соболь Северо-Западной Якутии и пути восстановления его промысла / В.А. Тавровский // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии: Тр. ин-та биол. Якут. ф-ла СО АН СССР. – М., 1958. – Вып. 4. – С. 50–142.
164. Тавровский, В.А. Некоторые вопросы географической изменчивости соболя и систематическое положение соболей Якутии / В.А. Тавровский // Труды ин-та биологии Якутск. филиала СО РАН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – Вып. 6. – С. 76–96.
165. Тавровский, В.А. Соболь. Якутия / В.А. Тавровский // Соболь, куницы, харза. – М.: Наука, 1973. – С. 96 – 104.
166. Теплов, В.П. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника / В.П. Теплов, Е.Н. Теплова // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. – М., 1947. – Вып. 5. – С.3–84.
167. Теплов, В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги / В.П. Теплов // Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. – Сыктывкар, 1960. – Вып. 8. – С. 5–221.
168. Тимофеев, В.К. Экология баргузинского соболя / В.К. Тимофеев // Труды Баргузинского гос. заповедника. – М., 1948. – Вып.1. – С. 3–102.
169. Тимофеев, В.В. Соболь / В.В. Тимофеев, В.Н. Надеев. – М.: Изд-во технической и экономической литературы по вопросам заготовок, 1955. – 403 с.
170. Фаворский, В.П. Соболь Восточной Сибири / В.П. Фаворский. – Москва; Иркутск: Огиз, 1935. – 56 с.
171. Федоров, Ф.Ф., Рабинова Т.И. Современный метод выделения типов местообитаний охотничьих животных по лесоустроительным

материалам / Ф.Ф. Федоров, Т.И. Рабинова // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С. 451–452.

172. Формозов, А.Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам / А.Н. Формозов // Зоологический журнал. – 1932. – Т. XI. – С. 66–69.

173. Формозов, А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц / А.Н. Формозов. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 287 с.

174. Чепрасов, М.Ю. Материалы по питанию соболя в бассейне среднего течения реки Колыма / М.Ю. Чепрасов, И.И. Мордосов // Вестник СВФУ. – 2011. – Т. 8. №2. – С. 36–41.

175. Черников, Е.М. Материалы по экологии баргузинского соболя / Е.М. Черников // Труды Баргузинского гос. заповедника – Улан-Удэ, 1970а. – Вып. 6. – С. 7–32.

176. Черников, Е.М. Основные черты экологии баргузинского соболя: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Черников Евгений Михайлович. – Иркутск, 1974. – 24 с.

177. Черников, Е.М. Экология соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) в Баргузинском заповеднике / Е.М. Черников. – Улан-Удэ: Издательство Бурятского госуниверситета, 2006. – 266 с.

178. Чесноков, А.Д. Ресурсы таежных ягод Угутского с/с Сургутского района Тюменской области / А.Д. Чесноков // Информационный отчет по хоздоговору №14-Р с Юганским заповедником. – Киров, 1991. – 36 с.

179. Чугунов, С.М. Природа и люди Сургутского края / С.М. Чугунов // Естествознание и география. – 1915. – №5. – С. 35–45.

180. Хлебников, А.И. Экология соболя Западного Саяна / А.И. Хлебников // Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1977. – 125 с.

181. Шишкин, А.С. Инвентаризация лесных угодий Сибири / А.С. Шишкин, В.И. Канзай, Н.И. Путинцев. – Современные проблемы

природопользования, охотоведения и звероводства. – 2007. – №1. – С. 490–491.

182. Шульгин, А.М. Агрометеорология и климатология / А.М. Шульгин. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 200 с.

183. Юргенсон, П.Б. Кидас – гибрид соболя и куницы / П.Б. Юргенсон // Труды Печоро-Илычского гос. заповедника. – М., 1947. – Вып.5. – С. 145–179.

184. Язан, Ю.П. Охотничьи звери Печорской тайги (биология популяций, механизмы регуляции численности) / Ю.П. Язан. – Киров: Книгоиздат, 1972. – 384 с.

185. Brzezinski, M. Summer diet of sable *Martes zibellina* in the Middle Yenisei taiga, Siberia. / M. Brzezinski // *Acta theriologica*. – 1994. – №39 (1). – P.103–107.

186. Buskirk, S. W. Sables (*Martes zibellina*) in managed forests of northern China. *Small Carnivore Conservations* / S. W. Buskirk., Y. Ma, L. Xu. – 1994. – Vol.10. – P. 12–13.

187. Buskirk, S.W. Diets of and prey selection by sables (*Martes zibellina*) in northern China / S.W. Buskirk, Y. Ma, L. Xu and Z. Jian // *Journal of Mammalogy*, 1996. – Vol.77. – P. 725–730.

188. Clark, E.L. Summary Conservation Action Plans for Mongolian Mammals / E.L. Clark, J. Munkhbat, S. Dulamtseren, J.E.M. Baillie, N. Batsaikhan, S.R.B. King, R. Samiya and M. Stubbe (eds) // *Regional Red List Series*. – London, 2006. – Vol. 2. – 164 p.

189. Fog, M. Studies on the weasel (*Mustela nivalis*) and the stoat (*Mustela erminea*) in Denmark / M. Fog // *Dan. Rev. Game Biol.* – 1969. – Vol. 6, 32. – P. 14.

190. Henttonen, H. Ecology of cyclic rodents in northern Fennoscandia / H. Henttonen, J. Tast, J. Viitala and A. Kaikusalo // *Mem. Soc. Fauna et Flora Fennica*. – 1984. – Vol.60. – P. 84–92.

191. Henttonen, H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia / H. Henttonen, H. Wallgren // Nordic Mountain Birch Ecosystems (ed. Wielgolaski F.E.). – New York: Parthenon, 2001. – P. 262–278.
192. King, C.M. The weasel *Mustela nivalis* and its prey in an English woodland / C.M. King // J. Anim. Ecol. – 1980. – V. 49. < 1. – P. 127–159.
193. Klomp, H. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations / H. Klomp // Arch. Neerland. Zool. – 1962. – Vol. 15, N 1. – P. 68–109.
194. Lariviere, S. Family Mustelidae (weasels and relatives) / S. Lariviere, A. P. Jennings // Handbook of the mammals of the world. Vol. 1. Carnivores (D. E. Wilson and K. A. Mittermeier, eds.). – Barcelona, 2009. – P. 532–563.
195. MA, Y. Distribution and conservation of sables in China / Martens, sables, and fishers: biology and conservation // Y. MA, L. XU (S. W. Buskirk, A. S. Harestad, M. G. Raphael, and R. A. Powell, eds.). – New York: Cornell University Press, 1994. – P. 255–261.
196. Monakhov, Vladimir G. *Martes zibellina* (Carnivora: Mustelidae) / Vladimir G. Monakhov // Mammalian Species. – 2011. – Volume 43, Issue 1. – P. 75 — 86.
197. Murakami, T. Food habits of the Japanese sable *Martes zibellina brachyura* in eastern Hokkaido, Japan / T. Murakami // Mammal Study. – 2003. – V. 28. – P. 129–134.
198. Murakami, T. Current distribution of the sable and introduced Japanese marten in Hokkaido / T. Murakami, N. Ohtaishi // Mammal Study. – 2000. – V. 25. – P. 149–152.
199. Mystkowska, E.T. Influence of weather on captures of Micromammalia / E.T. Mystkowska, J. Sidorowicz // Acta theriol. – 1961. – Vol. 5. – P. 263–273.
200. Noninvasive survey methods for carnivores / edited by Robert A. Long . . . [et al.]. – Island Press. – 2008. – 399 p.

201. Proulx, G. World distribution and status of the genus *Martes* in 2000 / D. J. Harrison, A. K. Fuller, G. Proulx // *Martens and fishers (Martes) in human-altered environments: an international perspective*. – New York: Springer Science+ Business Media Publishers, 2004. – P. 21–76.
202. Sokal, R.R. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research* / R.R. Sokal, F.J. Rohlf. – San Francisco: W.H. Freeman, 1981. – 859 p.
203. Won, C. History and status of mammals of the Korean Peninsula / C. Won and K.G. Smith // *Mammal Review*. – 1999. – 29(1). – P. 3–33.
204. Wozencraft, W. C. Order Carnivora / W. C. Wozencraft // *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). – Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. – P. 532–628.



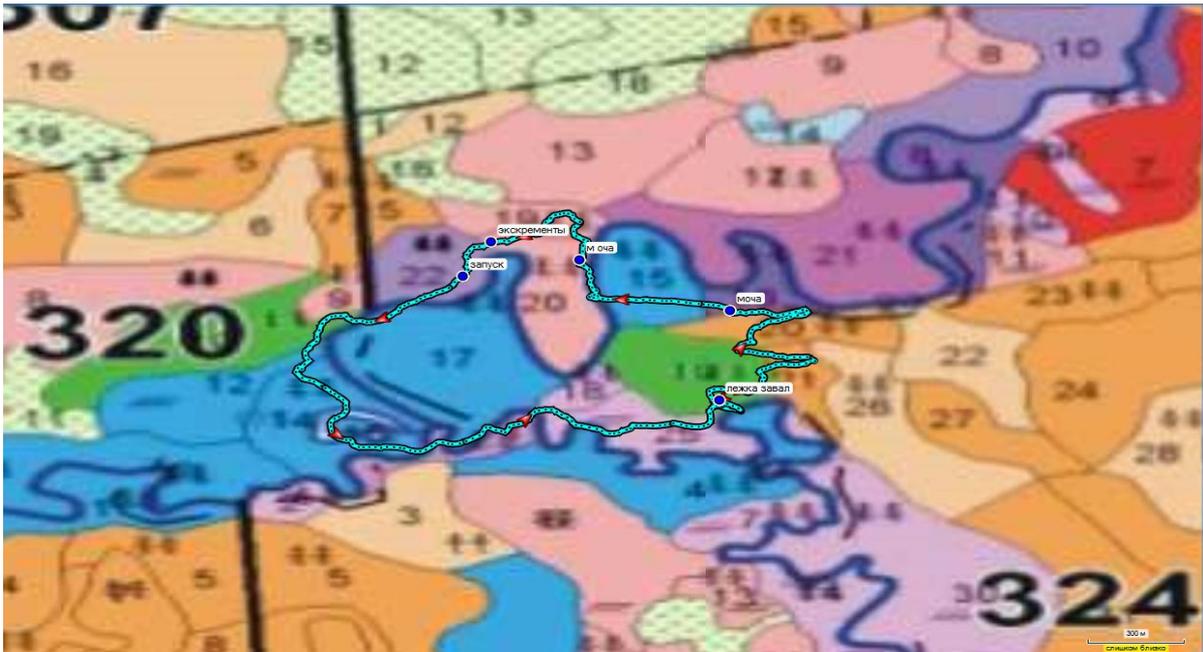


Рис. 28. Электронный трек суточного хода соболя-самца (протяженность 3,9 км – научный стационар Вуяяны, 21.02.2015 г.), выполнил Переясловец В.

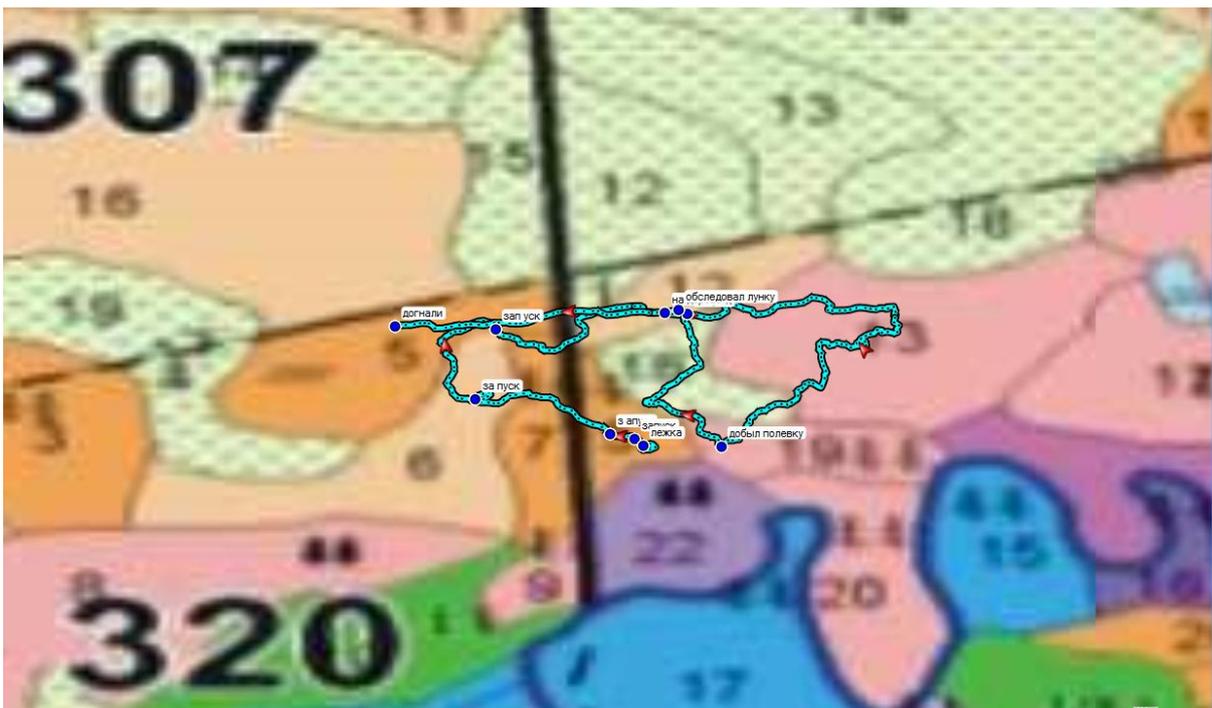


Рис. 29. Электронный трек суточного хода соболя-самки (протяженность 2,7 км – научный стационар Вуяяны, 23.02.2015 г.), выполнил Переясловец В.

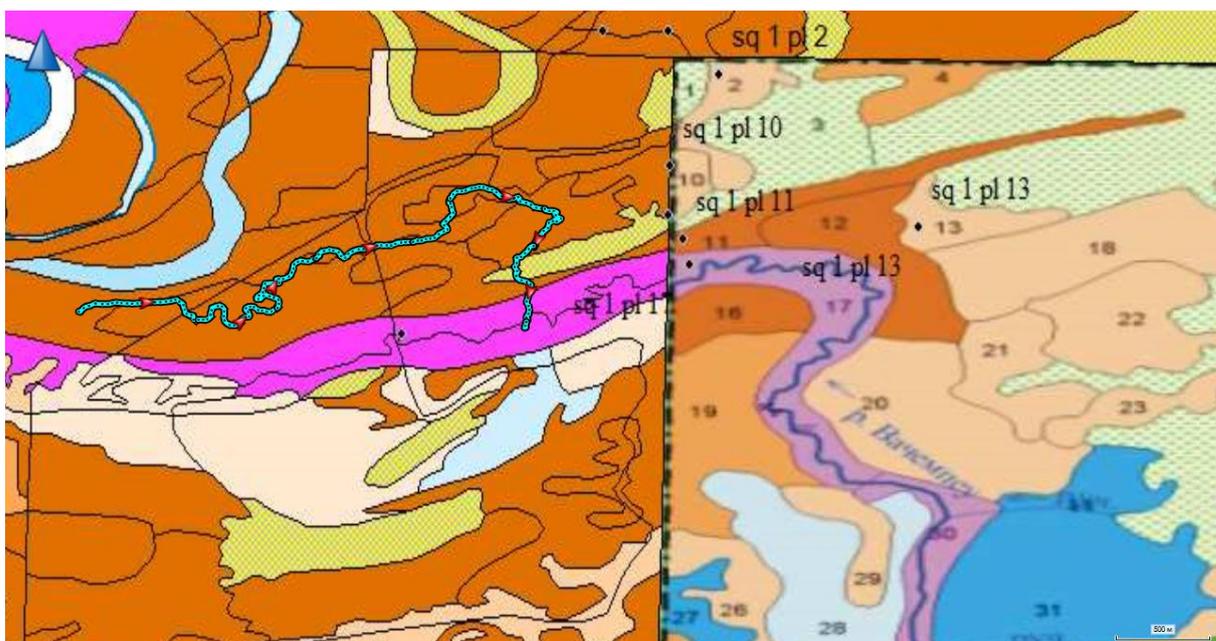


Рис. 30. Электронный трек суточного хода соболя-самки (протяженность 3,6 км – кордон Каменный, 25.01.2017 г.), выполнили Переясловец В. и Бабушкин Е.

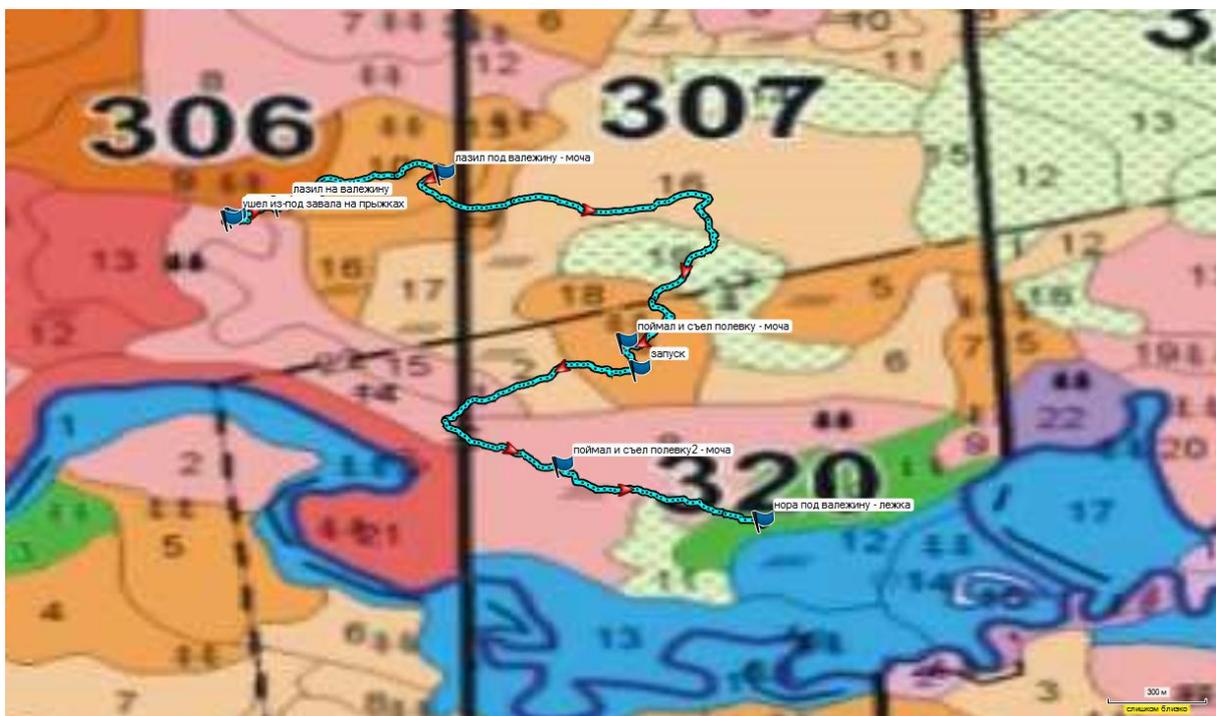


Рис. 31. Электронный трек суточного хода соболя-самца (протяженность 3,4 км – научный стационар Вуяны, 24.02.2017 г.), выполнил Переясловец В.

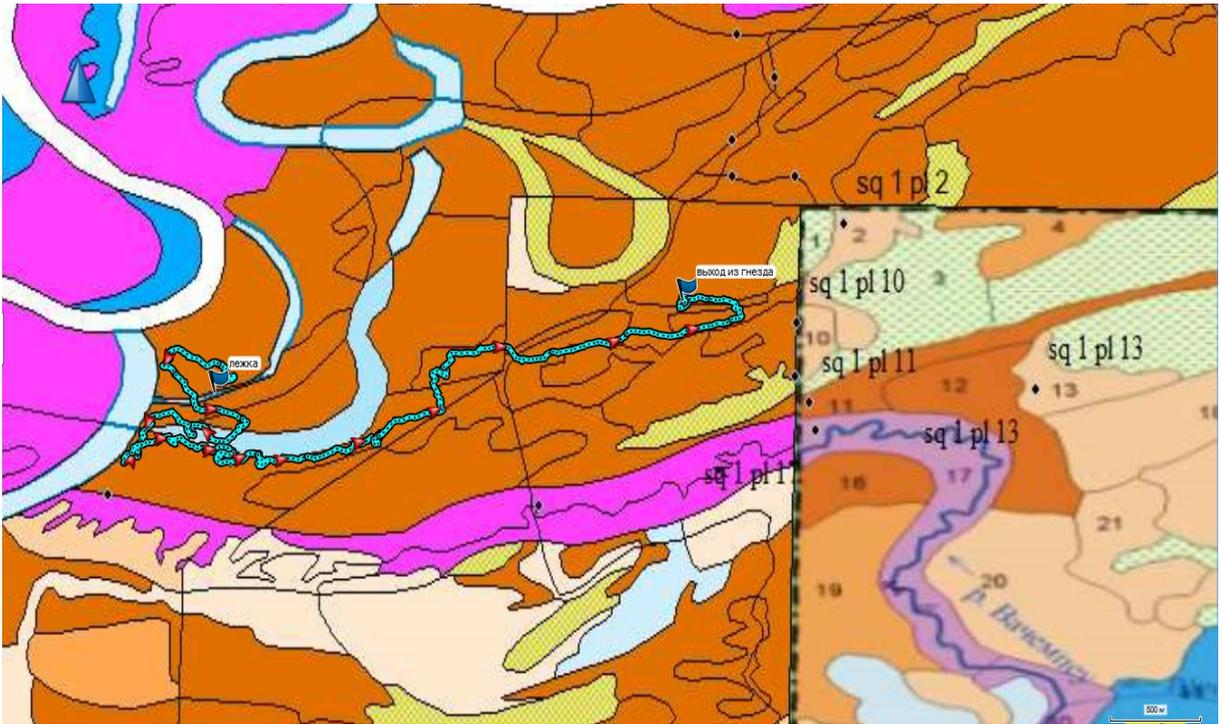


Рис. 32. Электронный трек суточного хода соболя-самки (протяженность 6,8 км – кордон Каменный, 26.01.2017 г.), выполнили Переясловец В., Вагатов В., Марценюк К., Калитин К.

## ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Иллюстрации по теме диссертации (автор Переясловец В.)



Рис. 33. В момент опасности соболь взбирается на ближайшее дерево



Рис. 34. Собо́ль в кроне сосны хорошо виден



Рис. 35. Темнохвойная тайга – наиболее оптимальный тип местообитания соболя в Юганском заповеднике



Рис. 36. Кедр играет важную роль в жизни соболя



Рис. 37. Крупномерный валежник кедра – надежное укрытие для соболя



Рис. 38. Кедровый орех составляет значительную часть рациона соболя



Рис. 39. Мелколиственная тайга обладает всеми необходимыми качествами для жизни соболя



Рис. 40. Завалы способствуют повышению защитности этого типа местообитаний соболя



Рис. 41. Светлохвойная тайга также обладает хорошими защитными и кормовыми качествами для соболя



Рис. 42. Водораздельные болота заповедника слабо населены соболем



Рис. 43. Скорлупа кедрового ореха и черника хорошо диагностируются в содержимом экскрементов соболя

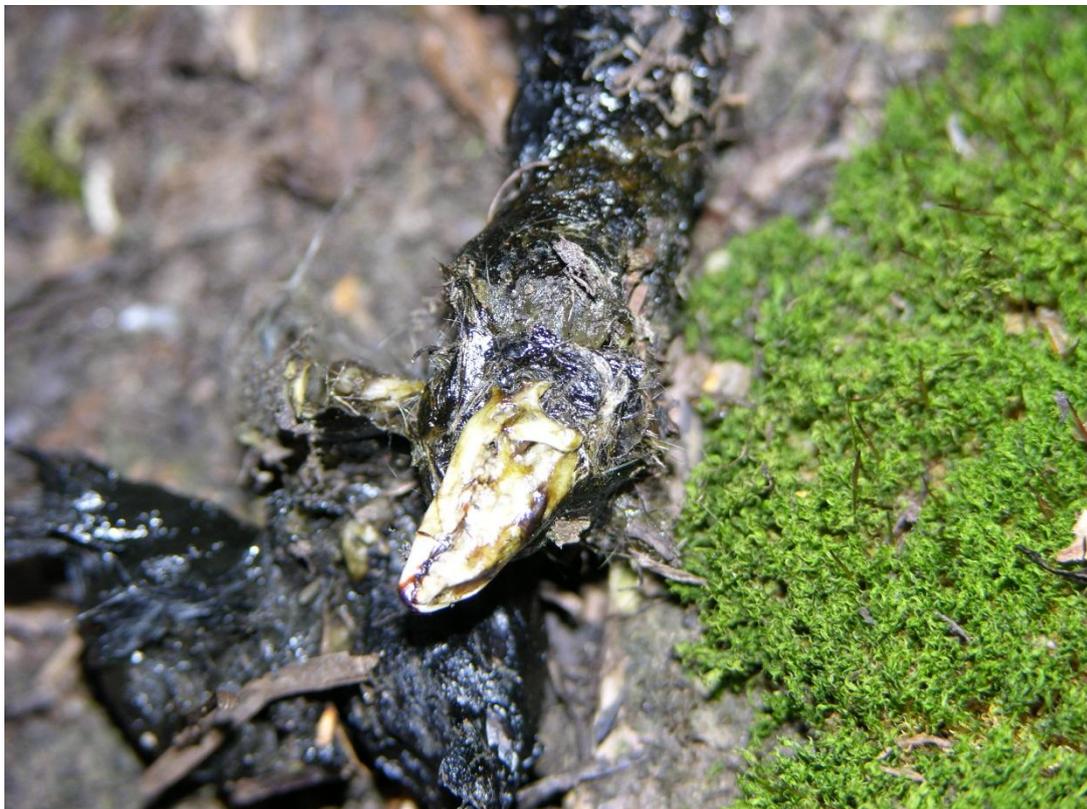


Рис. 44. Практически полностью сохранившийся в экскрементах соболя череп бурозубки облегчает точное определение вида жертвы



Рис. 45. Черника появляется в рационе соболя в конце июля



Рис. 46. Ягоды голубики поедаются соболем вплоть до начала зимы



Рис. 47. Брусника – одна из наиболее часто поедаемых соболем Юганского заповедника ягод



Рис. 48. Рябина – важная составляющая рациона соболя Юганского заповедника