

## Структура ареала обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) в лесной зоне Восточной Европы

Т. В. КИНЕР, В. А. ЗАЙЦЕВ\*

Московский государственный университет  
119992, Москва, Воробьевы горы  
E-mail: Tanya.Kiener@web.de

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: zvit@sevin.ru

### АННОТАЦИЯ

За последние 40 лет обыкновенная лисица распространилась в пределы тундровой зоны, что совпало с увеличением ее численности в Европейской России. Распределение этого хищника имеет зональный характер, при этом численность его возрастает с северо-востока к юго-западу. Зона повышенной плотности популяций приурочена к южной тайге, подтаежным лесам и отчасти лесотундровым ландшафтам Кольского полуострова. Распределение обыкновенной лисицы связано с обилием поедаемых ею животных. Однако большое влияние имеют соотношение лесных и открытых участков, мозаика, фрагментарность местообитаний, структурные свойства леса. Определены оптимальные для вида диапазоны соотношения площадей местообитаний. Обыкновенная лисица представляет собой экотонный вид. Воздействие человека на лесные местообитания способствовало увеличению ее численности и широкой экспансии в тайгу.

**Ключевые слова:** обыкновенная лисица, плотность популяции, соотношение и фрагментация местообитаний, широтная зональность.

Сведения о распространении обыкновенной лисицы (далее лисицы) в европейской тайге представлены в публикациях как прошлых лет, так и современного периода. Однако специальных исследований, характеризующих особенности распределения и факторы, регулирующие его в ареале, сравнительно немного [1–5 и др.]. В российской части ареала детальнее изучено распределение лисицы на северо-западе [6–10 и др.], а в зарубежной – в Скандинавии [11–13 и др.]. Особенности распределения лисицы, такие, например, как динамичность границ ее ареала, быстрое освоение видом

отдаленных участков тайги и тундры, требуют особого исследования. Цель данной работы – анализ распространения лисицы по административным районам на севере Европейской России к концу XX и в начале XXI вв. на основе результатов зимнего маршрутного учета (ЗМУ), а также обобщение литературных сведений и выявление некоторых экологических факторов, влияющих на ее обилие. Исходя из учетных материалов, обобщенных по областям, удастся констатировать самые общие тенденции [5]. Обобщения данных регистрации встреч следов по административным районам дают более полную и наглядную картину географических изменений распределения вида по отношению к зональным рубежам, отчетли-

Кинер Татьяна Владимировна  
Зайцев Виталий Анатольевич

во выраженным на данной территории и близким к правильному широтному простиранию.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Авторы настоящей статьи располагают материалами наблюдений за распределением лисицы с 1984 по 2006 г. на стационарных участках в Мантуровском, Макарьевском и Кологривском районах Костромской области и с 1966 по 2007 г. в Ярославском, Гаврилово-Ямском, Нерехтском районах Ярославской и Костромской областей. Контрольные участки имели площадь ежегодных учетов не менее 200-300 км<sup>2</sup> [14]. Используются данные о ее распределении в местообитаниях вблизи водохранилищ и рек Московской (1999–2002 гг.; 250 км учетов) и других областей.

Материалы сетевого ЗМУ, как и данные для расчета плотности населения лисиц в разных зонах, получены в службе Госохотучета РФ по административным районам Мурманской, Архангельской (без Ненецкого АО), Вологодской, Костромской областей, республик Карелии и Коми. Рассчитан средний показатель встреч следов на 10 км за 1996–1998 гг. для лесоболотных ( $P_{w,s}$ ) местообитаний и открытых – лугов и полей ( $P_f$ ), включая огороды и пустыри у населенных пунктов. Для расчета обилия лисицы (особей/100 км<sup>2</sup>) использованы формула Формозова – Малышева – Перелешина и статистические разработки Н. Г. Челинцева [15], в качестве картографической основы – схема зональных рубежей Г. Н. Огуревой [16].

Для выявления факторов, влияющих на распространение лисицы, к которым относится, например, соотношение площадей местообитаний, использованы данные учетов на контрольных участках. Протяженность зимних маршрутов на них ежегодно превышала 180–300 км. В бесснежное время обследованы предполагаемые места норения и проведены наблюдения за лисицами, “мышкующими” на лугах и полях. В обработке данных использовали непараметрические методы статистики (ANOVA Фридмана; коэффициент  $r$  Спирмена и др.).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Изменение границы ареала, соотношение основных местообитаний в качестве фактора формирования его структуры.* Северная граница ареала, в пределах которого встречены выводковые норы лисицы, в европейской части ареала за последнее столетие изменилась. В середине XX в. она почти совпадала с северной границей распространения древесной растительности и лишь неглубоко проникала в тундру. За последующие 30 лет лисица продвинулась к северу на десятки километров, а на отдельных территориях расширение ареала в зону тундры достигало 200 км [6]. Дальнейшее освоение его европейской тундры продолжается и теперь [17], однако отдаленные от материка острова Ледовитого океана лисица до сих пор не заселила. Причины этой экспансии заключаются, вероятно, и в изменении климата Арктики, и в преобразовании местообитаний человеком [2, 17]. Зона проникновения лисицы в тундру совпадает с распределением кустарниковой растительности, что отмечено М. А. Вайсфельдом [4], характеризующим ее распределение здесь как приречное “ленточно-кружевное”. Похожее распределение вдоль крупных рек лисица имеет при преобладании лесных площадей во всех подзонах тайги. Наблюдения на контрольных участках показали [14], что с 1970-х гг. до начала XXI в. происходило увеличение численности лисицы в европейской части ареала, и это согласуется с данными других авторов. Глубокое проникновение ее в зону тундры связано, вероятно, с “популяционной волной” [18], совпадающей с глобальным изменением климата.

Схема размещения лисицы на севере Европейской России (данные ЗМУ) показывает неравномерность заселения видом этой части ареала. Общая тенденция нарастания показателей учета с северо-востока на юго-запад (примерно в 5–6 раз) отчетливо выражена на картосхемах (рис. 1, 2). Показатель учета следов для лесотундры составил 1,66, северной тайги – 3,96, средней тайги – 6,24, южной тайги – 5,29. Однако показатели учета для открытых и лесных пространств существенно различаются между собой для

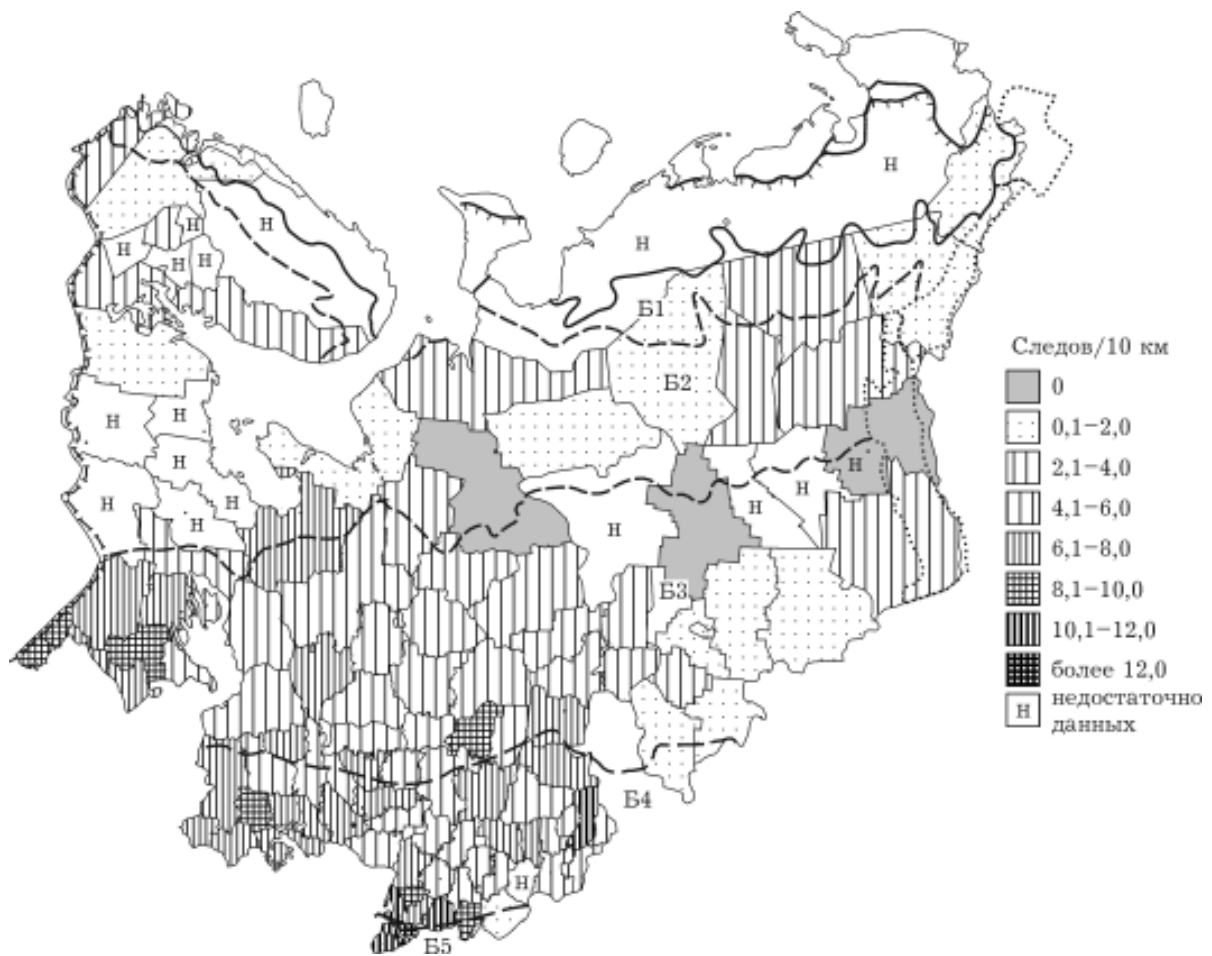


Рис. 1. Размещение лисицы в лугополевых местообитаниях (административные районы Мурманской, Архангельской, Вологодской, Костромской областей, Карелии и Республики Коми). Зоны и подзоны растительности: Б1 – лесотундра; Б2 – северная тайга; Б3 – средняя тайга; Б4 – южная тайга; Б5 – подтайга

всех зон (табл. 1). Квадратичное отклонение ( $SD$ ) изменяется в лесных местообитаниях от зоны к зоне предельно в 4,96 раз, а в открытых местообитаниях в 4,68 раз, т. е. сходно. Показатель учета в полях и на лугах превышает таковой в лесных участках в подтайге втрое, в южной тайге – в 3,5 раз, в средней – в 4,9, в северной – в 3,7 раз. Отличия между показателями для этих основных групп местообитаний во всех подзонах достоверны ( $p < 0,05$ ; табл. 2). На различное использование лисицей лесных и открытых местообитаний каждой подзоны и между ними указывает и сравнение дисперсий (ANOVA Фридмана:  $\chi^2$ ). Для всех сравниваемых диад различия  $\chi^2$  находятся в пределах от 3,9 ( $p < 0,048$ ) до 42,1 ( $p < 0,000$ ). Значимые различия выявлены лишь для лесных местообита-

ний северной и южной тайги ( $\chi^2 = 5,12$ ;  $p < 0,02$ ) и для открытых участков тех же зон ( $\chi^2 = 3,9$ ;  $p < 0,048$ ). Во всех других случаях показатели несущественно отличаются друг от друга ( $p > 0,05$ ).

В подтаежной подзоне, особенно в восточной ее части, показатель учета для открытых местообитаний имеет большее сходство с показателями в лесотундре. Кроме того, в лесотундре при чередовании участков тундры, леса и кустарников частота встреч следов в лесу и на открытых местах отличается друг от друга меньше, чем в других подзонах лесной зоны. Это означает, что повышение фрагментарности местообитаний благоприятно сказывается на обилии вида. Показатели учета в открытых и лесных местообитаниях имеют высокую сопряженность друг

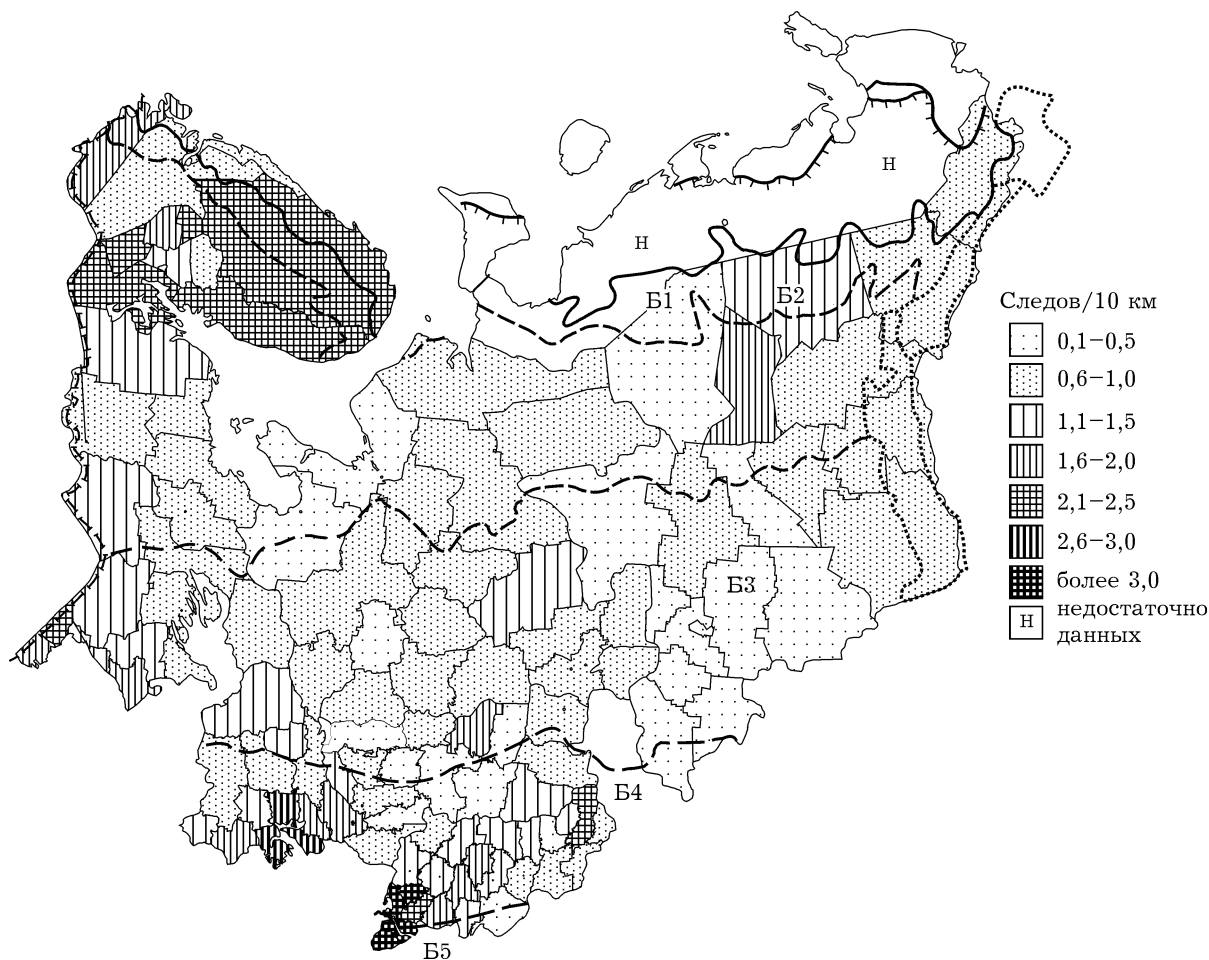


Рис. 2. Размещение лисицы в лесных местообитаниях.

Усл. обозначения как на рис. 1

с другом во всех природных зонах и подзонах (табл. 3). Их соотношение для подтаежных лесов достигает  $r = 0,942$ ;  $p = 0,042$ ; для южной тайги  $r = 0,625$ ;  $p = 0,000$ ; для средней  $r = 0,266$ ;  $p = 0,002$ ; для северной тайги  $r = 0,380$ ;  $p = 0,074$ . Это свидетельствует о зависимости показателей учета и, следовательно, плотности населения зверей в каждой выделенной группе местообитаний от общей численности лисицы. Однако взаимосвязь показателей зависит от общей структуры местообитаний, выраженной в соотношении разных выделов (доли открытых, лесных участков и др.).

В средне- и северотаежных лесах Архангельской области и Республики Коми, где массивы леса имеют значительные площади, показатели учета наиболее низки (от 0,1 до 1,0 следов/10 км). Область повышенной численности лисицы приурочена к южным рай-

онам Архангельской области, Карелии и всей территории Вологодской и Костромской областей, где поля и луга занимают существенные площади и имеют мозаичное, а в лесных районах нередко интразональное распределение вдоль долин крупных рек, протекающих в меридиональном направлении (в междуречьях обычно расположены крупные лесные массивы). Эта область повышенной плотности популяции вида охватывает юго-западную часть средней тайги и всю южную. В комплексных местообитаниях, где площадь, покрытая лесом, превышает 60 %, неравномерность размещения лисицы по территории увеличивается, что отражают, в частности, уменьшение показателя для открытых и залесенных территорий и квадратичное отклонение значений (рис. 3). Однако этот показатель в целом выровнен, заметно снижается лишь при доле леса свыше 80 %. Максималь-

Результаты учета лисицы и соотношение лесных и открытых местообитаний (%) на маршрутах 1996–1998 гг.

Показатель	Местообитания								
	подтаежные		южно-таежные		среднетаежные		северотаежные и тундровые		
	лесные	открытые*	лесные	открытые*	лесные	открытые*	лесные	открытые*	
Следов /10 км:									
в среднем за три года	1,57	4,74	1,3	4,5	1,06	5,18	1,13	4,17	
квадратичное отклонение (SD)	2,763	4,867	2,533	10,464	0,565	2,235	0,615	2,804	
Доля местообитаний, %:									
в среднем за три года	66,9	28,7	77,7	16,2	75,6	9,4	66,6	13,6	
квадратичное отклонение (SD)	23,433	25,738	14,373	18,042	17,608	8,408	12,969	11,242	

П р и м е ч а н и е. Звездочкой помечены данные без учета на болотах.

ных значений показатель учета в открытых местообитаниях достигает при доле леса от 35 до 85 %, особенно 60–80 % по квадратичной регрессии. На схожую зависимость указывает и связь показателя в лесных участках с долей открытых местообитаний (рис. 4). Неравномерно население лисиц распределено при доле открытых местообитаний 40–50 %. Для общего показателя открытых и залесенных территорий наибольшие вариации квадратичное отклонение имеет при доле открытых местообитаний от 5 до 35 %, далее уменьшаясь. Снижение общего показателя для всех местообитаний при увеличении доли полей свыше 40–45 % свидетельствует о тенденции рассредоточения лисиц в условиях преобладания открытых пространств, происходящей, вероятно, в результате внутривидового ограничения плотности (см. рис. 4). Нечеткий максимум показателей в лесоболотных местообитаниях отмечен при доле открытых мест 30–50 %. В сравнении с изменением показателя для открытых и закрытых местообитаний изменение общего показателя учета свидетельствует об отрицательной зависимости плотности населения лисиц от площади болот, исключая некоторые регионы. На это указывает и соотношение показателя для открытых мест с долей болот ( $r = -2,038$ ;  $p = 0,044$ ). Показатель для лесных участков неопределенно связан с их общей площадью ( $r = -1,681$ ;  $p = 0,094$ ).

Таким образом, в лесной зоне преобладание открытых мест (свыше 80 %) отражается на ограничении плотности населения лисиц. Еще больше снижает обилие вида преобладание сплошных лесных массивов (свыше 60–80 % общей площади) с сомкнутым древостоем, особенно таежных лесов, в первую очередь еловых. Благоприятный для лисиц экологический диапазон находится в широких пределах показателя лесопокрываемой площади – от 30 до 80 %, особенно при доле открытых мест 30–60 %. С увеличением площади лесных массивов лисицы все более и более концентрируются вблизи открытых участков. Увеличение площади болот, особенно низинных, приводит к перераспределению лисиц. Значительные площади верховых болот, распространенных в лесной зоне, неблагоприятны для зверей, однако некоторые типы болот у окраин леса они используют,

Соотношение ( $r$  Спирмена) показателей учета следов лисицы в лесных и открытых местообитаниях

Показатель	Подтайга	Тайга		
		южная	средняя	северная
$r$ Спирмена	0,829	0,0696	0,6096	0,4807
Достоверность отличий $p$	0,0416	0,000	0,000	0,0202

переходя с полей и лугов. В лесной местности лисицы обычно посещают экотонные участки между лесом, полем или лугом, территории рядом с ними, а также перелески. Лес и кустарники необходимы зверям в качестве мест укрытий и устройства нор, а открытые – для поиска пищи. Снижение обилия вида в полях при возрастании их доли свыше 40–45 % указывает на перераспределение лисиц в лесные, болотные участки и экотоны. Определенные зависимости между показателями учета сетевого ЗМУ и долей групп местообитаний в основном совпадают с результатами аналогичных сравнений по стационарным участкам. Выявлено, что изменения плотности населения хищника в таежной зоне Европейской России имеют подзональный характер. Усредненная по подзо-

нам плотность изменяется с севера к югу в 12–13 раз. Возрастание плотности населения лисицы с северо-востока к юго-западу хорошо заметно даже в пределах сравнительно небольших регионов.

**Зональное распределение лисицы в ареале.** Известно, что в периферийной части ареала лисица редка. Так, в тундрах на полуострове Канин в 1970 г. ее насчитывали всего 0,3 особи/100 км<sup>2</sup> [3]. Некоторое увеличение плотности населения лисицы отмечено в южной полосе предтундровых редколесий [7], причем на Кольском полуострове это выражено отчетливее (до 2,5 следов/10 км), чем на северо-востоке Европейской России (до 1,5 следов/10 км). Есть сведения об увеличении численности зверя в недавнее время в южных тундрах Скандинавии [17].

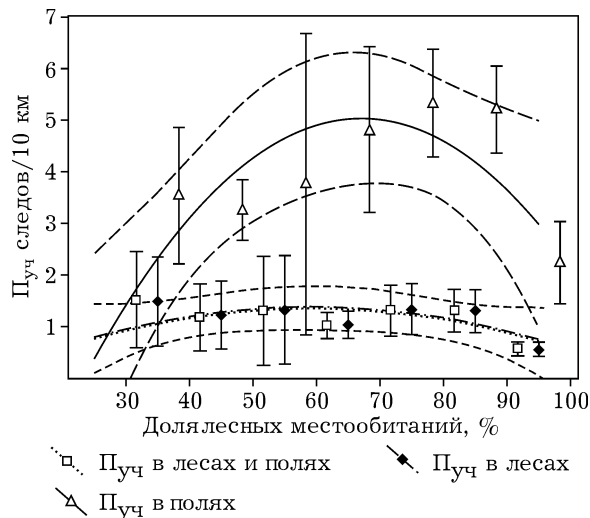


Рис. 3. Изменение показателей учета ( $P$ ) следов лисицы (среднее и 95 % доверительный интервал) в связи с долей площади леса на северо-европейской части ареала.

Регрессия для общего показателя учета в лесах и в полях:  $P_{w,f} = 0,0573x - 0,0005x^2 - 0,261$ ; для лесных местообитаний:  $P_w = 0,061x - 0,0005x^2 - 0,418$ ; для открытых:  $P_f = 0,3675x - 0,0026x^2 - 7,7798$

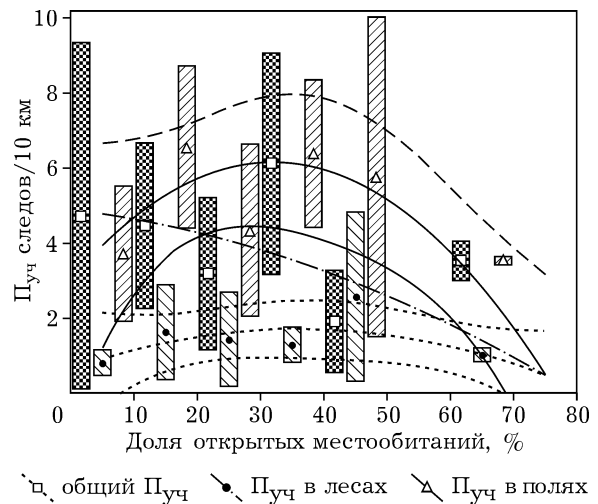


Рис. 4. Изменение показателей учета следов лисицы (среднее  $\pm SD \times 0,75$  и 95 % интервал, пунктир) в связи с долей площади открытых местообитаний на северо-европейской части ареала.

Регрессия для общего показателя учета:  $P_{w,f,s} = 4,8386 - 0,023x - 0,0005x^2$ ; для лесных местообитаний:  $P_w = 0,662 + 0,0581x - 0,0008x^2$ ; для открытых:  $P_f = 2,5001 + 0,2112x - 0,0031x^2$

На обширных пространствах северной тайги показатель учета в открытых местообитаниях изменяется от 2 до 4, а в облесенных не превышает 2,5 следов/10 км. Высокополотные, сомкнутые леса Архангельской области и Республики Коми представляют собой пессимальные стадии для лисицы. Здесь отмечены самые низкие показатели учета по всей европейской тайге. На территории Республики Коми, расположенной в наиболее глубоководной части Европейской России [19], условия существования вида в зимнее время наименее благоприятны. Одни из самых низких плотностей населения и темпов воспроизводства популяции в сравнении с другими частями ареала отмечены в Печоро-Илычском заповеднике [20]. Плотность популяций лисицы повышается на западе северотаежной подзоны, особенно в районах, прилегающих к Белому морю, и на его островах. В Карелии плотность популяции увеличивается с севера на юг приблизительно вдвое [8, 10]. При этом отмечаются «очаги» повышенной плотности, соседствующие со слабозаселенными видами территориями: подавляющее число встреч лисицы приурочено к окрестностям крупных населенных пунктов и вдоль железной дороги [9]. Еще заметнее нарастание обилия с северо-востока на юго-запад в Карелии, Финляндии [12] и Швеции [13]. Здесь лисица увеличивает свою численность в мозаике умеренно нарушенных хозяйственной деятельностью человека бореальных лесов [11].

Рубки в прошлом столетии сосредоточены в среднетаежной промышленно-эксплуатационной подзоне. В последнее время наблюдается тенденция восстановления лесов. Показатель учета в открытых местообитаниях возрастает с северо-востока на юго-запад от 4 до 8–10 следов/10 км, в то время как в лесных участках средней тайги лисица так же редка, как и в северотаежных лесах. Лишь на западе подзоны, вблизи Ладожского и Онежского озер, с увеличением мозаичности местообитаний показатель учета в лесных участках возрастает вдвое по сравнению с северо- и среднетаежными лесами Архангельской области и Республики Коми. Так, например, показатель учета в Кижских шхерах Онежского озера относительно высок и составляет 3,3 следа/10 км [21], что объясняется преоб-

ладанием здесь лиственных пород в древостое, вырубок и зарастающих полей. В почти сплошном лесном массиве первичного, в основном хвойного, леса заповедника Кивач, расположенного у северной границы среднетаежной подзоны, лисица крайне редка [22]. В среднетаежных лесах Финляндии показатели ЗМУ в 5 раз и более выше, чем в соседней Карелии, что принято связывать с благоприятными для млекопитающих трофическими условиями [11, 23].

В южной тайге намечается полоса повышенной численности вида, которая простирается, главным образом, по территории Вологодской и Костромской областей, но включает в себя также южную часть Архангельской области и Карелии, охватывая юго-западные пределы средней тайги. Сведения о размещении здесь лисицы в середине XX в. показывают увеличение ее обилия в Вологодской области почти вдвое по сравнению с таковой в Архангельской области и Республике Коми [3]. Южные районы Костромской области – Нерехтский и Красносельский, находящиеся на границе с подтаежными лесами, а также районы Ярославской области характеризуются наивысшими показателями учета – 12 и более следов/10 км. В годы пика численности хищника (1990-е) для подтайги Ярославской и Костромской областей плотность населения вида достигала 20–30 особей/100 км<sup>2</sup> [14]. В лесных районах южной тайги, особенно в ее центральной и северной частях, большое значение для лисиц имеют прибрежные участки крупных рек [14]. В Кологривском, Мантуровском и Макарьевском районах Костромской области с 1983 по 2007 г. в сомкнутых хвойных лесах лисица не отмечена ни разу. В обширных лесных массивах, произрастающих в междуречьях рек Унжи и Ветлуги, Неи, ее отметили всего один раз на вырубке в 1 км от поля. Наиболее заселенная лисицей часть долин рек летом представлена оврагами вдоль их боковых притоков, пограничной полосой полей, лугов и леса. Здесь мышкующие молодые лисицы обычны. При значительно меньшей общей численности плотность населения лисицы в обычные годы в прибрежной полосе и на террасах вдоль рек сравнима с таковой во фрагментарных подтаежных лесах [14].

**Общее влияние преобразования местообитаний человеком.** Широкое распростра-

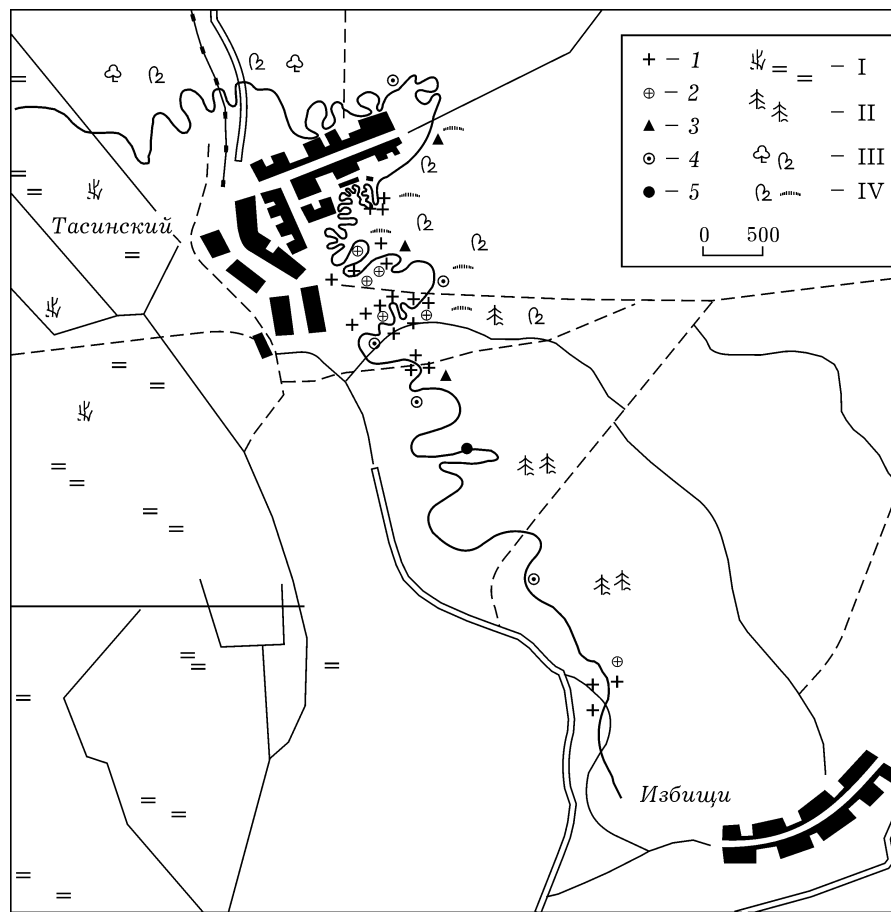


Рис. 5. Схема тропления лисицы в Национальном парке “Мещера” Владимирской области в 1998 г.; 1 – прикопки в снегу; 2 – места поимки полевок; 3 – места дефекации; 4 – мочевая точка; 5 – лежка; I – торфяник; II – сомкнутый ельник; III – мелкий лиственный лес; IV – зарастающие поляны

нение вида и использование им разнообразных местообитаний основаны на его трофической пластичности. Он характеризуется и как миофаг – хищник, питающийся преимущественно мелкими млекопитающими (мышевидными грызунами), и как “мусорщик” и падальщик [14, 24 и др.]. В неблагоприятных условиях отмечен каннибализм (наши данные). Повышенная плотность населения лисицы как хищника и факультативного падальщика у берегов всех обследованных нами искусственных и естественных водоемов (водохранилища Московской области, Углическое, Рыбинское, Горьковское и др.) характерна для Европейской России. Количество следов лисицы у берегов Можайского и др. водохранилищ почти в 10 раз больше, чем в нескольких километрах от него (2000–2003 гг.). Колебания уровня воды способствуют доступу лисицы в зону осушки, где после сработки уровня водохранилища скапливаются многочисленные вод-

ные животные. Высокая рекреационная нагрузка на прибрежную часть водохранилищ, вследствие которой образуются многочисленные свалки мусора и пищевых отходов (особенно в Московской области), создает устойчивую трофическую базу для лисицы и других “мусорщиков”. Во многих областях выявлена зависимость ее численности от обилия мышевидных грызунов, в том числе и от географических различий в их плотности, в некоторых регионах – от численности зайца беляка (*Lepus timidus*) [9, 25, 26 и др.]. Обилие полевок (*Microtus*) как одного из основных компонентов пищи хищника возрастает в сельскохозяйственных местообитаниях у населенных пунктов. Поэтому сочетание сельских населенных пунктов, сельскохозяйственных угодий, лесных и кустарниковых местообитаний оказывает положительное влияние на численность лисицы. Заметна приуроченность распределения лисицы к окрестностям поселений



человека в лесных районах, особенно в зимний период, что, вероятно, характерно для ее распределения во всех зонах. Наглядно демонстрирует это суточный ход лисицы (9,6 км), прослеженный в феврале 1998 г. в Национальном парке “Мещера” (рис. 5). Много подобных фактов можно привести и для восточных районов Костромской и Ярославской областей. Привлекают лисиц скотомогильники (особенно до середины 1990-х гг., когда гибли много скота), лесные кладбища с окружающими их помойками, окрестности железнодорожного полотна.

Фрагментация местообитаний с чередованием небольших по площади участков леса, полей и лугов в южной тайге и подтайге определяет сравнительно равномерное использование лисицей всего их комплекса. То же на фоне общей невысокой плотности населения хищника характерно для лесотундры (Кольский полуостров) и местами для северной тайги. В подтайге фрагментация местообитаний особенно высока (лесом покрыто всего 40–50 % площади). Например, на контрольном участке в Ярославском районе, где на площади 130 км<sup>2</sup> расположено 26 лесных массивов разного размера, лисица распределена сравнительно равномерно ( $P_{w,f,s} = 5$  следов/10 км;  $SD = 3,75$ ). Звери обычны в массивах лиственных и смешанных лесов площадью до 21 км<sup>2</sup>. Наиболее посещаемы ею кромки леса и кустарника (12 следов/10 км), перелески (76 следов/10 км), в брачный период – приспевающие сосняки и прилегающие к ним кустарники. В спелых и приспевающих ельниках центральной части массивов показатель учета уменьшается до 1 следа/10 км. В некоторых случаях перераспределение лисиц по группам местообитаний, в частности концентрация в кустарниках среди полей, откуда звери могут контролировать окрестности, происходит в связи с их преследованием охотниками и собаками [14].

В лесной зоне географическое распределение лисицы, структура ее ареала, а также многолетние изменения ее численности существенно зависят от преобразования местообитания человеком: от вырубок леса с образованием мозаичных и фрагментарных местообитаний (благоприятны также ранние стадии сукцессии лесной растительности, особенно у пограничной полосы с лесом), раз-

вития дорожной сети. Визуальное сравнение наших данных (см. рис. 1, 2) со схемой освоения территории человеком (Human Impacts on the Biosphere Europe // GLOBIO – Global Methodology for Mapping Human Impacts on the Biosphere. <http://www.globio.info/>) указывает на глубокую связь между особенностями структуры ареала лисицы в современную эпоху и деятельности человека.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последнее столетие ареал лисицы значительно расширился в пределы тундровой зоны, что совпало с периодом увеличения ее численности и в других регионах Европейской России. В пределах лесной зоны отмечено общее нарастание обилия вида с северо-востока на юго-запад.

На северном пределе распространения для лисицы оптимальны лесотундровые ландшафты. Типичные тундры не обеспечивают зверю достаточного количества участков для размножения. Сомкнутые древостои типичной европейской тайги представляют пессимальные станции с небольшим обилием кормов.

В значительной степени распространение и распределение лисицы в ареале определяют структурные свойства местообитаний: соотношение лесных и открытых пространств, их фрагментация, состав и сомкнутость древостоя. Для лисицы в лесной зоне наиболее благоприятны местообитания при доле открытых участков 30–60 % общей площади. С уменьшением или увеличением этой доли возрастает неравномерность распределения. Соотношение разных групп местообитаний в их комплексе определяет равномерность распределения этого зверя. Фрагментация местообитаний приводит к росту общей численности.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. Хищные млекопитающие. М.; Л., 1931.
2. Чиркова А. Ф. К вопросу о взаимоотношениях песца и лисицы на Крайнем Севере. Проблемы Севера // Промысловая фауна Крайнего Севера и ее использование. 1967. Вып. 11. С. 111–113.
3. Чиркова А. Ф. Динамика заготовок и ресурсов обыкновенной лисицы в лесной зоне и на северных окраинах СССР // Труды ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства. 1975. Вып. 25. С. 111–142.
4. Вайсфельд М. А. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. С. 73–115.

5. Михайлова Т. В. Картографический анализ размещения лисицы в Европейской России // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2001. № 6. С. 26–33.
6. Скрябин В. Д. О взаимоотношениях песца и лисицы в тундрах Ненецкого национального округа // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 3. С. 973–979.
7. Чиркова А. Ф. Лисица: биология, практическое значение // Млекопитающие Советского Союза. М., 1967. Т. 2., ч. 1. С. 343–383.
8. Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Лисица (*Vulpes vulpes* L.) // Хищные звери Северо-Запада СССР. Л., 1979. С. 67–90.
9. Ивантер Э. В. Закономерности и причины многолетних изменений численности лисицы в Карельской АССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 184–186.
10. Семенов-Тянь-Шанский О. И. Звери Мурманской области. Мурманск, 1982. С. 78–84.
11. Kurki S., Nikula A., Helle P., Linden H. Abundances of Red Fox and Pine Marten in Relation to the Composition of Boreal Forest Landscapes // J. of Animal Ecology. 1998. Vol. 67, N 6. P. 874–886.
12. Helle P., Wikman M., Danilov P., Bljudnik L., Belkin V. Snow track counts in Finland and Russian Karelia in 2000 // Game Research Note 169. Helsinki, 2000. P. 1–14.
13. Englund J. The red fox. Symposium on Behaviour and Ecology, The Hague; Boston; London, 1980. P. 107–121.
14. Зайцев В. А. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России. М.: КМК, 2006.
15. Челинцев Н. Г. Математические основы учета животных. М., 2001. С. 1–431.
16. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта масштаб 1 : 8 000 000 / Отв. ред. Г. Н. Огурева. М., 1999.
17. Killengreen S. T., Ims R. A., Yoccoz N. G., Bråthen, K. A., Henden J. A., Schott T. Structural characteristics of a low Arctic tundra ecosystem and the retreat of the Arctic fox // Biological Conservation. 2007. Vol. 135. P. 459–472.
18. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. Н. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. С. 1–277.
19. Формозов А. Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц. М.: МГУ, 1990.
20. Нейсфельд Н. Д. Обыкновенная лисица // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2004. С. 311–316.
21. Федоров Н. В., Каньшиев В. Я. Охотничьи животные Кижских шхер Онежского озера // Биоразнообразие Европейского Севера: теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны. Петрозаводск, 2001. С. 181.
22. Ивантер Э. В., Тихомиров А. А. Заповедник “Кивач” // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. I. М.: Мысль, 1988. С. 100–128.
23. Linden H., Danilov P., Gromtsev A. N., Helle P., Ivanter E., Kurhinen J. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // Wildlife biology. 2000. N 6 : 3. P. 179–188.
24. Selva N., Jedrzejewska E., Jedrzejewski W., Wajrah A. Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland // Canadian J. of Zoology. 2005. Vol. 83, N 12. P. 1555–1581.
25. Русаков О. С., Русакова Н. Н. Материалы по численности и промыслу некоторых охотничьих животных Ленинградской области // Рационализация охотничьего промысла. М., 1968. Т. XIV. С. 51–62.
26. Коновалов А. Ф. Млекопитающие Вологодской области. Вологда: Русь, 2005.

## Population Density and Dispersal of the Red Fox (*Vulpes vulpes* L.) in the Forest Biom of Eastern Europe

T. V. KIENER, V. A. ZAITSEV\*

*Moscow State University*

*E-mail: Tanya.Kiener@web.de*

\*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow

*E-mail: zvit@sevin.ru*

The data of the snow track counts and own field observations were used. During the last 40 years the red fox has penetrated into the tundra and this has combined with an increase in its population density in European Russia. There is a general trend of the population growth from the north-east south-westward according to zonal regularities. The highest indexes of the census are associated to the southern taiga, subtaiga and partly to the Kola Peninsula. The distribution of the red fox as a carnivore depends on the abundance of its prey. Nevertheless, the ratio of the forested to open lands, mosaic and fragmentation of the habitats and the forest structure has the major influence on the species dispersal. The optimal correlation of the area sizes for the species habitat was determined. The red fox is typical for ecotones. The anthropogenic change of the forests provides the inhabit diversity, increases the population density and also positively affects the wide expansion of the species into taiga.

**Key words:** red fox, snow track counts, population density, zonal regularities, fragmentation of the habitats.