ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ, 2012, № 2, с. 82–95

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ

УДК

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ
(к 40-летию Валдайского стационара Института географии РАН)

© 2012 г. Г.В. Кузнецов*, А.А. Тишков**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
**Институт географии РАН

Поступила в редакцию 25.02.2011

Проведен ретроспективный анализ зоогеографических исследований на Валдайской возвышенности за более чем 100-летний период: от начала XX в. до начала XXI в., включая период работы Валдайского стационара Института географии РАН в 1973–2010 гг. Выделены основные направления и специфические подходы к изучению млекопитающих. Обсуждаются результаты: от первых фаунистических и зоогеографических исследований до современного анализа пространственного распределения млекопитающих, проводимого с использованием современных методов.

Введение. Валдайская возвышенность – водораздел верховьев Волги, Западной Двины и рек бассейна оз. Ильмень, т.е. водораздел бассейнов Балтийского и Каспийского морей. В геологическом строении территории принимают участие коренные породы верхнедевонского и нижнекаменноугольного возраста, а также рыхлые четвертичные породы.

На юго-востоке от Ильменской впадины Валдайская возвышенность образует древний Валдайский уступ высотой 250–300 м, обращенный на северо-запад, и пологую, обращенную на юго-восток Валдайскую покатость. Такая ярко выраженная асимметрия является особенностью макрорельефа Валдайской возвышенности. Ступени уступа расчленены глубокими ложбинами, образовавшимися при спаде озерных вод и ставшими долинами современных рек и озер. Предполагается, что современное положение куэстовых уступов определяется не тектоникой, а длительной денудацией.

Эрозионная сеть долин образовалась здесь в конце плиоцена – начале плейстоцена. Именно в плейстоцене образовались все современные формы рельефа [2]. Мощность четвертичных отложений в пределах плато на водоразделах достигает 120 м, а в древних погребенных долинах до 200 м. Формирование рельефа происходило в течение нескольких ледниковых стадий.

Для всей территории Валдая характерно наличие большого числа озер, в основном гляциально-ложбинного и гляцио-депрессионного типов. Первые, более глубокие, расположены в древних ложбинах стока, переработанных ледником. Вторые, как правило, мелководные, находятся в пониженных участках рельефа. Среди озер наиболее известны и значимы: Валдайское, Ужин, Велье, Боровно и Полновский плес озера Селигер. Однако большинство рек и озер по своей величине и площади водосбора относятся к категории малых и очень малых. Из-за малой водности и неравномерности водного режима озера обладают повышенной чувствительностью к любому воздействию. Здесь расположена зона активного формирования поверхностного и подземного стока, от количественного и качественного состава которого зависят такие крупные реки и озера, как Мста, Пола, Верхняя Волга и оз. Ильмень [23, 37, 38].

Озера, соединенные между собой протоками, образуют значительную по протяженности озерно-речную систему. Питание озер происходит за счет поверхностного стока, который осуществляется через сеть притоков. На ряде малых озер доминирует явное ключевое или болотно-фильтрационное питание. Бессточных озер мало, обычно они закарстованы. Наиболее крупным карстовым озером является оз. Городно. В последние десятилетия в результате хозяйственной деятельности

наблюдается процесс заболачивания малых бессточных водоемов.

Для территории Валдайской возвышенности характерны ярко выраженные формы холмисто-моренного ледникового рельефа. Присутствует практически весь спектр аккумулятивных и аккумулятивно-денудационных форм ледниковой морфоскульптуры (валы и гряды конечных морен, камы, озы, конусы выноса и т.д.). Высота холмов и гряд составляет 20–60 м. Средняя высота над ур. м. 150—250 м. Наивысшая точка над ур. м. 296 м (г. Рыжоха). Самая низшая точка над ур. м. 66 м (долина р. Пологметь в районе д. Яжелбицы).

К важным характеристикам местности относится значительный перепад высот, изменчивость форм рельефа – все это создает общее впечатление холмистости и даже гористости местности.

Климат умеренно-континентальный характеризуется умеренно теплым летом и продолжительной, умеренно холодной, с частыми оттепелями, зимой. Одна из примечательных черт климата Валдая – сравнительная неустойчивость, быстрая переменчивость погоды, обусловленная близостью к Балтике. Среднегодовая температура воздуха составляет + 3.8 °С (по данным наблюдений метеостанции Валдай в 1939–2004 гг.). Средняя температура самого жаркого месяца: июль +17 °С. Средняя температура самого холодного месяца: январь – 9 °С. Продолжительность безморозного периода 128 дней. Среднегодовая норма выпадения атмосферных осадков сильно варьирует в зависимости от периода наблюдений, но даже если оперировать минимальной величиной из этих значений, то можно сказать, что климат в целом характеризуется избыточной влажностью. Минимум осадков приходится на февраль–март, максимум – на июль–август. 53% осадков выпадает в виде дождя, 26% – в виде снега и 21% – в виде снега с дождем. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом – 140 дней. Высота снежного покрова достигает 40–45 см. В течение года преобладают западные и юго-западные ветры [11, 26].

Разнообразие форм рельефа и почвообразующих пород предопределили чрезвычайную пестроту и сложность почвенного покрова. Общие свойства почв – относительная обогащенность минералами (полевой шпат, слюды, биотит и др.) и наличие остаточной карбонатности. На территории Валдайской возвышенности преобладают дерново-слабоподзолистые почвы. Собственно подзолы довольно редки. В понижениях между холмами и лощинах распространены дерново-подзолисто-глеевые почвы. Торфяно-болотные почвы занимают небольшую площадь вследствие хорошей дренированности территории [14]. Под некоторыми типами неморальных лесов формируются буро-псевдоподзолистые почвы.

Особенности рельефа Валдайской возвышенности с присущими ему холмами, моренными грядами, перемежающимися с западинами, зандрами, болотами, озерами, реками и речками создали здесь контрастный спектр растительных сообществ [14]. Расположенный на границе южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Валдай интересен прежде всего своими лесными сообществами. В нем наиболее полно для условий Восточной Европы представлены характерные экосистемы южной тайги восточно-европейского типа. По данным, полученным для территории Валдайского Национального парка, леса занимают 1330 км^2 (84% территории), нелесные земли – 223 км^2 (14%), среди последних почти 20% (около 3%) составляют болота.

Если классифицировать лесные сообщества, исходя из полного флористического состава, то они распадаются на четыре основные группы:

1) бореальные леса (сосняки-зеленомошники, ельники-зеленомошники, сравнительно бедные заболоченные и сухие березняки);
2) неморальные леса (сухие богатые ельники, сухие сероольшаники, осинники, дубравы);
3) заболоченные леса (ельники, березняки, черноольшаники);
4) флористически бедные сосняки и сосново-березовые леса на сфагновых болотах.

Начиная с 70–80-х годов XX в. и до настоящего времени на территории Национального парка проводятся комплексные флористические и геоботанические исследования. В результате планомерного флористического исследования, проведенного сотрудниками ИГ РАН, составлен список сосудистых растений, причем особое внимание уделено исследованию флоры сосудистых растений озер. Всего составленный список включает 746 видов (в том числе гибридогенных) сосудистых растений, отмеченных на территории Национального парка и его охранной зоны [26].

НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ИССЛЕДОВАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ) (1920–1970 гг.)

Начальный этап исследований млекопитающих Валдайской возвышенности можно обозначить как **фаунистический**, поскольку он касался

прежде всего получения общих сведений о качественном составе фауны. И это логично, так как именно знания о фаунистическом составе млекопитающих являются тем фундаментом, на котором можно строить дальнейшие систематические и зоогеографические исследования.

Сведения о населении млекопитающих, населяющих Валдайский регион и прилегающие территории, появились лишь в конце IX в. Они ограничивались фрагментарными сообщениями охотников о численности и состоянии популяций некоторых промысловых видов, например лося, косули, обыкновенного крота.

Первые научные данные по фауне млекопитающих той части территории Валдайской возвышенности, которая входила в Тверскую губернию, можно почерпнуть из достаточно обширной статьи Капланова и Раевского [10]. В ней авторами опубликован повидовой обзор и список видов млекопитающих 11 губерний Центрально-Промышленной области России.

В 1934–1936 гг. появились работы Строганова [31, 32], где более подробно охарактеризована как структура фауны млекопитающих Валдайской возвышенности, так и ее зоогеографические особенности. Автором опубликованы также результаты ценных наблюдений по экологии и численности некоторых видов млекопитающих. Так, например, показано, что лось на этой территории был практически истреблен в период империалистической и гражданской войн. Низкая численность лося сохранялась вплоть до середины XX в., и только в 1950–1960 гг. произошел “взрыв” его численности.

Интересны также и другие фаунистические и экологические наблюдения и находки Строганова [31, 32] по млекопитающим Валдая. В частности, им сообщается о высокой численности крота (*Talpa europaea*), но в местах интенсивного промысла в 1930-е годы его численность резко упала. Строгановым сделана первая находка выхухоли (*Destana moschata*) в верховьях Волги (на реке Малой Коши). Им даны сведения о подвидовой систематике землероек *Sorex araneus* и *Sorex tundrensis.* Приводятся сведения о распространении некоторых представителей отрядов рукокрылых (*Chiroptera*), хищных (*Carnivora*), парнокопытных (*Artiodactyla*) и грызунов (*Rodentia*). Не потеряли своего значения и его данные о таксономическом положении и географическом распространении черных крыс (*Rattus rattus*) на территории Валдайской возвышенности. В фаунистическом отношении представляют интерес находки редких видов, таких как, например, полевая мышь (*Apodemus agrarius*). Строгановым этот вид найден на берегу оз. Селигер, в Луковниковском районе Тверской области, а нами летом 1970 г. на территории Таежного лога у оз. Валдайское [1]. Такая редкая встречаемость полевой мыши, по-видимому, связана с ее большой привязанностью к широколиственным лесным формациям, полям и лугам, а не к таежным лесам Валдайской возвышенности. Строганов отмечал [32] негативное влияние антропогенного фактора на численность таких видов, как *Ursus arctus, Lutra lutra, Meles meles, Sus scrofa, Alces alces, Capreolus capreolus*.

В работах С.У. Строганова впервые сделан важный вывод, что в фаунистическом отношении Валдайская возвышенность – переходная зона между тайгой и смешанным лесом, поэтому фауна млекопитающих этого региона носит сложный, неоднородный характер, и ее нельзя рассматривать как нечто зоогеографическое цельное. В ее состав входят как фаунистические элементы восточноазиатского и западноевропейского происхождения, так и транспалеаркты. Этот вывод подтверждается и современными исследованиями [41–43]. В частности, на Валдайской возвышенности Е.А. Шварцем обнаружена европейская подземная полевка (*Terricola subterraneus transvolgensis*), которая предпочитает открытые места обитания с неморальной растительностью, то есть этот вид характерен для европейских широколиственных лесов. Напротив, обитающая на Валдае красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) обычно предпочитает таежные биотопы, т.е. является фаунистическим элементом восточноазиатского происхождения. Причем, как полагает Юргенсон [44–46], таежные элементы в послеледниковой фауне Среднерусской равнины были не менее, даже, может быть, более древние, чем элементы фауны широколиственных лесов западноевропейского типа.

Интересные сведения были получены в отношении распространения северного оленя (*Rangifer tarandus*). Почти до конца IX века южная граница ареала начиналась у юго-западного берега Ладожского озера, далее она шла к Ильмень-озеру (северное побережье), а от него на территорию Валдайской возвышенности: на озеро Селигер и к Осташкову. Далее она захватывала даже северо-восточную часть Московской области и выходила к Александрову (известно обитание у Плещеева озера). В XX столетии произошло очень резкое и быстрое отступление границы к северу, причем, очевидно, исключительно под влиянием уничтожения и вытеснения зверя. Отступление границы было, естественно, неравномерным, и вообще

представляет собой столь сложный процесс, что об отходе всей линии границы можно говорить только условно. При этом отступлении отдельные, хотя бы небольшие, группы животных могли сохраняться, особенно в глухих, труднодоступных местах. Так, в 1938 г. реликтовые "острова" северного оленя были обнаружены на территориях, прилегающих к Валдаю (Оршанский Мох, болотистая местность к северу от Твери) [3].

Можно сказать, вплоть до 1970-х годов исследования по млекопитающим Валдая и прилегающих территорий касались в основном фаунистики и прикладной экологии [16, 24, 45]. На сегодняшний день по данным фаунистических исследований на территории Валдайского Национального парка обитает около 60 видов млекопитающих, принадлежащих к шести отрядам: насекомоядные (*Insectivora*), рукокрылые (*Chiroptera*), зайцеобразные (*Lagomorpha*), грызуны (*Rodentia*), хищные (*Carnivora*) и парнокопытные (*Artiodactyla*).

В целом, в составе фауны млекопитающих рассматриваемого региона можно выделить два основных фаунистических комплекса: комплекс бореальных хвойных лесов и комплекс неморальных широколиственных и смешанных лесов. Кроме того, существенная доля фауны приходится на широко распространенные эвритопные виды, которые заселяют мозаичные, более открытые лесополевые биотопы.

Ядро первого фаунистического комплекса составляют южно-таежные элементы: лось, бурый медведь, росомаха, заяц-беляк, белка обыкновенная, красная полевка, некоторые виды бурозубок и т.д. Во втором комплексе присутствуют типичные представители европейских смешанных лесов: желтогорлая мышь, рыжая полевка, лесная мышовка, лесная куница, европейский благородный олень и др. Широко распространены такие эвритопные виды, как крот, ласка, лисица обыкновенная, барсук, кабан, темная полевка и др.

На открытых мозаичных ландшафтах встречается заяц-русак. Из хищных на территории Новгородской области зарегистрирована невысокая численность волка обыкновенного (150–200 особей) и достаточно высокая численность лисицы (3–4 тыс. особей).

В антропогенных биотопах преобладают такие типичные виды-синантропы, как домовая мышь, а также серая и черная крысы. Кроме этих видов сюда часто заходят черный хорь, рыжие полевки и обыкновенные бурозубки, а изредка – обыкновенная (восточно-европейская) полевка и полевая мышь. В формировании современного облика антропогенного ландшафта участвуют одичавшие собаки и кошки.

Кроме того, на рассматриваемой территории, начиная с 30-х годов XX в., обитают и "вселенцы" с Дальнего Востока (енотовидная собака и пятнистый олень) и из Северной Америки (американская норка и ондатра), которые неоднократно выпускались в Центральных областях России. "Вселенцы" из Северной Америки хорошо прижились и расселились по многим водоемам, а енотовидная собака стала обычным видом в различных биотопах. Был успешно восстановлен и бобр речной, полностью истребленный в XVII–XVIII вв. В 1952 г. бобры были вновь завезены в Новгородскую область. Первоначально заселялись водоемы Маловишерского, Крестецкого и Валдайского районов. В настоящее время популяция речных бобров расселилась почти по всей территории области. В период полевых исследований эксперты неоднократно отмечали современные бобровые плотины, поселения и погрызы бобров, в том числе и на водотоках, пересекаемых проектируемой автотрассой.

К редким видам млекопитающих Новгородской области отнесено 16 видов. Из них больше половины – представители отряда рукокрылых. Сравнительно редок на рассматриваемой территории парка обыкновенный еж. Из хищных – немногочисленны ласка и медведь, всего отмечено 5 медвежьих берлог, обнаруженных в буреломах ельников и сосняков в районе проектируемой скоростной магистрали. Европейская норка повсеместно стала редким видом и практически исчезла во многих местах. Из копытных редким видом является косуля. Низкая численность косули связана с большой площадью лесов и высоким снеговым покровом зимой. Белка-летяга на всем протяжении своего ареала нигде не имеет высокой плотности. Основным фактором, ограничивающим численность вида, является недостаток спелых смешанных лесов с дуплистыми деревьями, которые должны располагаться внутри лесных массивов.

СОВРЕМЕННЫЕ ЭТАПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (1970–2010 гг.)

Новый этап исследовательских работ на Валдайской возвышенности начался в 70-х годах XX в. с проведения **комплексных исследований продуктивности лесных ландшафтов** в связи с участием наших ученых в Международной биологической программе (МБП). В эти работы вклю-

чились сотрудники целого ряда таких солидных научных организаций, как Валдайский филиал Государственного гидрологического института, биолого-почвенный и географический факультеты МГУ им. Ломоносова, Институт географии АН СССР, Институт проблем экологии и эволюции им. Северцова АН СССР, Институт агрохимии и почвоведения АН СССР, Почвенный институт им. Докучаева.

Одним из важных объектов этих комплексных исследований стали млекопитающие данного региона. Поначалу основное внимание было обращено на изучение **пространственной структуры популяций грызунов,** в частности, рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) как наиболее многочисленного вида грызунов, обитающих на Валдае [1, 15].

Первые данные по определению численности, размещения и плотности населения рыжей полевки были получены Крыловым [15]. Эти исследования, проведенные на обширной территории леса (65 га) осенью и весной 1971 г., позволили автору выявить границы устойчивой "субпопуляции" рыжих полевок, способных самостоятельно поддерживать свое существование. Интересен отмеченный автором факт, что весной рыжие полевки объединяются в группировки (рис. 1), причем плотность полевок внутри группировок (9.1 зверька на 1 га) в 5.4 раза выше, чем их средняя плотность для всей лесной территории (1.7 на 1 га). Возможность существовать в условиях высокой плотности способствует увеличению контактов рыжих полевок в период размножения. Причем зверьки различного возраста, как показано автором, расселяются по-разному. Так, в осенней популяции рыжих полевок обнаружено 85% молодых (2-месячных зверьков) и только 13.3% зверьков "старшего" возраста. Большая часть таких 2-месячных зверьков широко расселяются по территории, тогда как небольшая группировка зверьков старшего возраста остается на местах обитания своих родителей. Еще одно важное наблюдение, отмеченное автором, касается различного обилия блох одного и того же вида (*Ctenophthalmus uncinatus*) на разных группировках рыжих полевок. Это свидетельствует об относительно длительной изоляции выделяемых группировок, а также о том, что зверьки в пределах каждой группировки общаются между собой с большим постоянством, чем зверьки разных группировок.

Таким образом, можно предположить, что территориальные группировки рыжих полевок представляют своего рода "центры" расселения. Конкретные данные по численности и расселительной функции

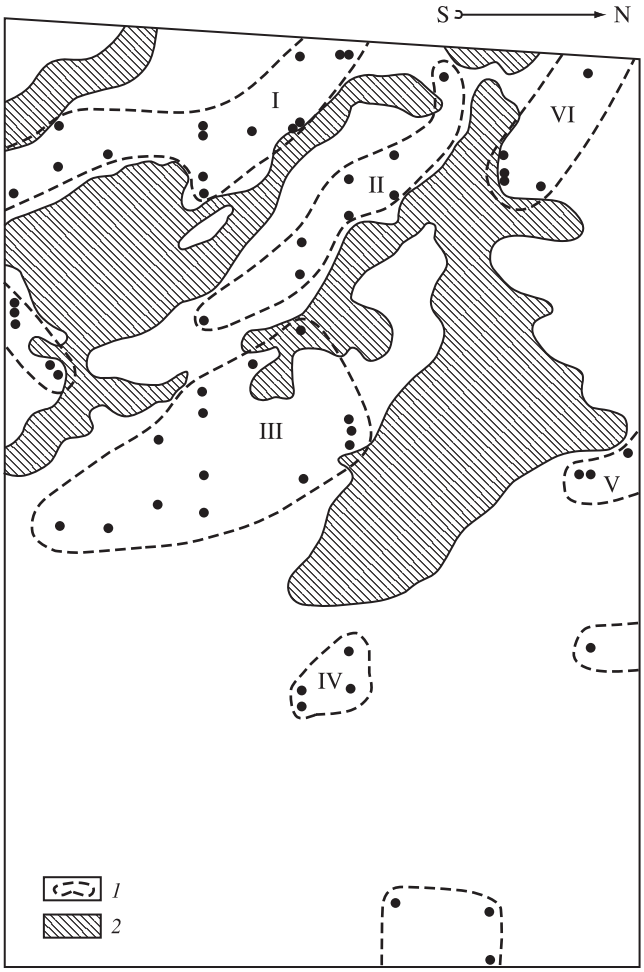

Рис. 1. Места вылова рыжей полевки на площадке 65 га в апреле-мае 1971 г. (Крылов, 1974).

1 – места вылова зверьков; *2* – травянисто-сфагновые болота. Римскими цифрами обозначены номера группировок.

рыжих полевок, полученные Д.Г. Крыловым, очень важны для понимания закономерностей выживания и сохранения устойчивости этих популяций.

Характерные особенности в пространственном распределении рыжих полевок на территории Валдайской возвышенности были отмечены в работе Ватковского с соавторами [1]. На их основе была составлена справочная карта численности рыжих полевок Таежного лога (рис. 2). Из этой карты хорошо видно, что для распределения рыжих полевок характерен своего рода пограничный эффект, а именно приуроченность зверьков к границам двух биогеоценозов. Например, наибольшая численность зверьков прослеживается на границах таких биогеоценозов, как ельник-черничник и травянистое болото с березой и ольхой. Очевидно, рыжие полевки используют преимущества (кормовые и защитные) как одного, так и другого биогеоценоза.

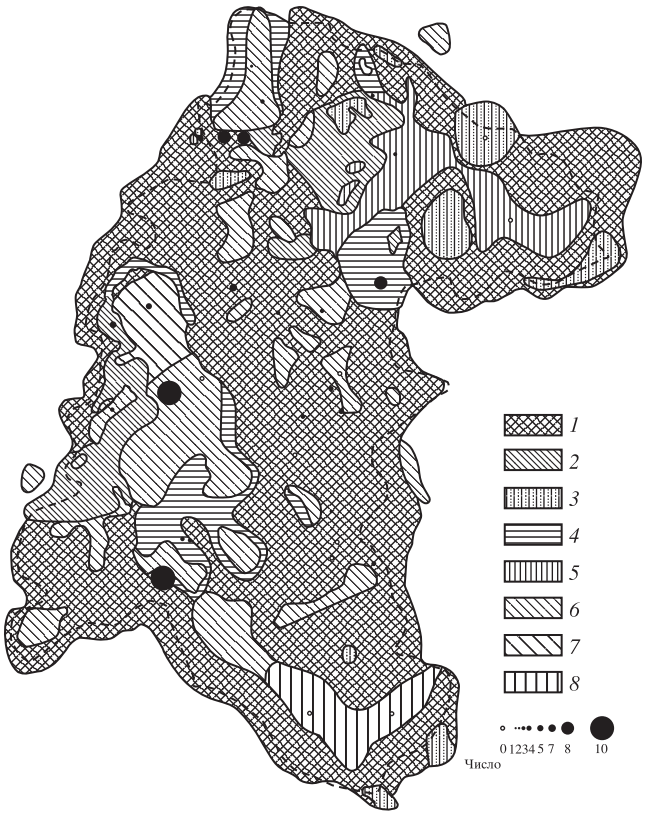

Рис. 2. Значковая справочная карта численности рыжих полевок таежного лога (лето 1970 г., составил Г.В. Кузнецов) [1].

1 – ельник-кисличник; *2* – ельник-черничник; *3* – сосняк орляково-кисличниковый; *4* – ольшаник с березой и елью; *5* – сосняк сфагновый; *6* – травянистые болота с березой и ольхой; *7* – ельник-черничник сфагновый; *8* – сосняк багульниковый.

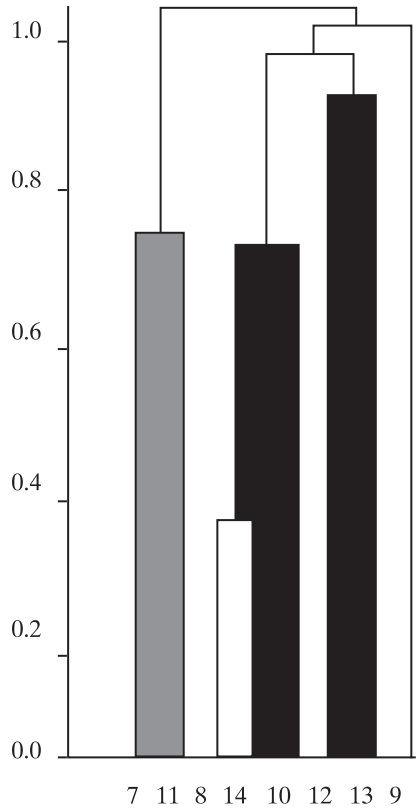

Рис. 3. Дендрограмма сходства стациального распределения мышевидных грызунов Валдайской возвышенности [41].

7 – Migrotus agrestis, *8 – Terricola subterraneus*; *9 – M. oeconomus*; *10 – Clethrionomys glareolus; 11 – Cl. rutilus*; *12 – Sicista betulina*; *13 – Apodemus flavicollis*; *14 – A. sylvaticus.*

Другое направление было связано с изучением **структуры и экологии сообществ мелких млекопитающих.** Целый блок экологических и популяционных исследований был проведен сотрудниками Института географии РАН в 1970-х и 1980-х гг. [4, 5, 39–43], всего к участию в этих работах было привлечено не менее 60 сотрудников. Работы проводились на Таежном стационаре, специально созданном Институтом географии, в них участвовало около двухсот сотрудников различных учреждений и большое количество студентов и аспирантов московских вузов. В указанных работах авторы выявили некоторые закономерности организации сообществ систематически близких видов мелких млекопитающих и провели анализ распределения мелких млекопитающих в соответствии с сукцессионной системой растительных сообществ.

Большой интерес представляют материалы, касающиеся стациального распределения мышевидных грызунов Валдая (рис. 3). Геоботанической основой данной работы послужили сукцессионные схемы С.М. Разумовского [34]. Шварцем с соавторами [42] показано наличие тесных связей видов грызунов с характерными биотопами: желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) с дубравой, лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) с неморальными биотопами и неморально-бореальной растительностью, красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) с таежными биотопами, европейской подземной полевки с неморальной растительностью открытых местообитаний и т.д. Авторы успешно применили систему экологических ниш для отражения структуры населения мышевидных грызунов Валдайской возвышенности.

Кроме того, авторами [42] использован метод экологической ординации, с помощью которого были выявлены определенные межвидовые отношения и биотопические предпочтения у землероек Валдая. Например, стациальное распределение обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) сходно со стациальным распределением как рыжей полёвки, так и малой бурозубки (*Sorex minutus*). Тогда как распределение средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) аналогично стациальному распределению красной полевки. Равнозубая

бурозубка (*Sorex isodon*) предпочитает биотопы влажных лугов, а крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus*) встречается чаще в биотопах таёжного облика, занимаемых средней бурозубкой. Наконец, обыкновенная кутора (*Neomys fodiens*) тесно связана с околоводными биотопами.

Сосуществование большого числа землероек оказывается возможным, как считают авторы, не только за счет биотопической дифференциации, но и за счет расхождения синтопических видов по размерам предпочитаемых кормовых объектов. В связи с этим проведен морфометрический анализ ротового аппарата у сосуществующих видов землероек. Показано, что у родственных видов, сосуществующих в течение длительного времени, имеет место наибольшее расхождение по размерам ротового аппарата. Авторы справедливо полагают, что у крупных видов землероек, питающихся более крупными объектами, на первый план выступает не увеличение абсолютной длины челюстей, а увеличение силы жевательной мускулатуры. На основании большого фактического материала авторы предложили модель организации многовидового сообщества землероек. Из этой модели следует, что доминирует тот вид, который обеспечен оптимальным кормом, т.е. наличием беспозвоночных, отличающихся высокой численностью и нужными размерами.

Одновременно с изучением структуры и экологии сообществ на примере мелких млекопитающих проводились работы по исследованию **роли животных в лесных экосистемах** Валдайской возвышенности. Такая постановка задачи потребовала кроме знания пространственной организации видов уже более глубокого анализа их трофических связей.

Трофические связи подробно исследовались на примере такого крупного млекопитающего, как лось [18–21, 50]. Как уже отмечалось выше, в 50-е годы XX в. наблюдался демографический “взрыв” численности лосей, что было связано с увеличением кормовых ресурсов в результате сплошных концентрированных рубок на больших территориях [19, 30]. Вообще считается, что цикл колебаний численности лосей равен обороту рубки: 60–70 лет для лиственных лесов и 90–100 лет для хвойных [50].

При высокой численности популяции лосей возникает проблема взаимоотношения лосей с лесными фитоценозами. Важно было выяснить, какова устойчивость различных древесных пород к трофическому воздействию лосей. Оказалось, что сосна на Валдае более чувствительна к изъятию лосями ее прироста, чем ива и рябина. Можно считать, что предел допустимого отчуждения фитомассы сосны, при котором продуктивность не снижается, близок к 50%. Лишь некоторые сосны, находящиеся в особо благоприятных экологических условиях, могут выдерживать ежегодное изъятие по 60–80% годичных побегов в течение первых 2–3 лет, полностью восстанавливая запас к концу последующих вегетаций. Важно отметить, что продуктивность зависит не только от количества изъятой фитомассы прироста, но и от того, каким способом она отчуждается. Обрезка 25% массы прироста каждого побега ведет к резкому снижению продуктивности (на 94%). Напротив, обрезка прироста выборочных побегов сказывается на продуктивности гораздо слабее, а именно последнее и имеет место при активном воздействии лосей на древесную растительность. Таким образом, лось как будто выбирает наиболее рациональный способ использования прироста сосен и других пород [22]. Отчужденная фитомасса сосны используется лосями очень полно, и кормовые остатки в среднем составили только 5.2% (рис. 4).

По-иному реагируют на воздействие лосей лиственные породы. Так, ива и рябина могут выдерживать до 70–80% отчуждения годичного прироста на протяжении 10 и более лет, при этом продуктивность поддерживается на относительно постоянном уровне. Особого внимания заслуживает тот экспериментально установленный факт,

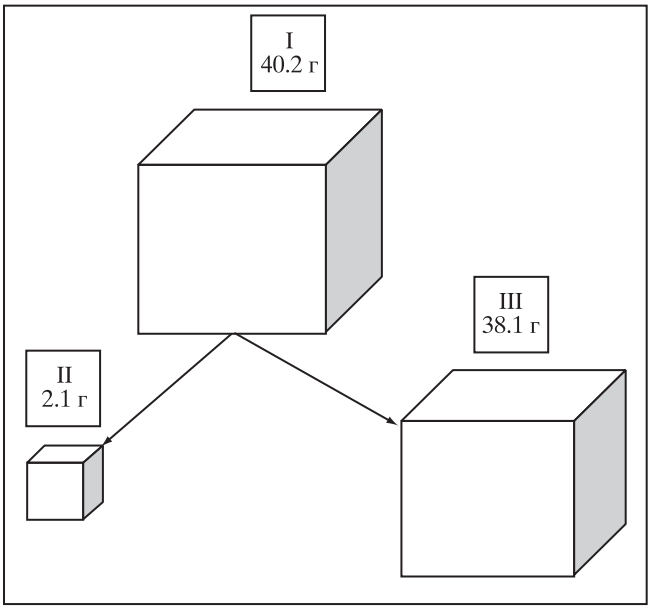

Рис. 4. Использование отчужденной фитомассы сосны лосями за годовой цикл (1979 г.) на Валдае [20]. I – вся отчужденная фитомасса (г/деревце); II – кормовые остатки; III – потребленная фитомасса.

что у рябины и березы в отличие от сосны относительная продуктивность при активном воздействии лосей выше, чем в изоляции от них [20]. Сущность методики заключалась в следующем. Перед началом и в конце вегетации определяли запас доступного корма и массу прироста побегов на изолированных от лосей лесных участках (размером 10 × 10 м) и на неизолированных модельных соснах, рябинах, березах. В основу расчетов была положена масса (сухой вес) 1 см побега. Для оценки потребления корма лосями в природе использовали такие показатели, как коэффициент переваримости пищи и количество экскрементов, выделяемых лосями на определенной территории (1 га) за единицу времени (1 год) [17, 18].

Если же оценить воздействие лосей на продуктивность лесного фитоценоза в целом, то такие характеристики, как годичный прирост, запас многолетней фитомассы травяной растительности и кустарничков, при воздействии лосей несколько больше, чем в изоляции от них. Увеличение прироста травяной растительности и кустарничков составляет 152 кг/га, а потери в приросте сосны под влиянием лосей несколько больше – 187 кг/га. Таким образом, зарегистрированное уменьшение продуктивности сосны вследствие объедания побегов лосями как бы частично компенсируется на уровне фитоценоза увеличением прироста травяной растительности и кустарничков. Следовательно, можно утверждать, что лоси, оказывая влияние на величину годичного прироста у отдельных растений, не могут ощутимо снизить продуктивность фитоценоза в целом [20].

Избирательно воздействуя на возобновление отдельных древесных пород, лоси оказывают влияние на ход сукцессий растительных сообществ. На участке, находившемся под воздействием лосей в течение 20-летнего периода, происходит постепенное замещение сосны не только лиственными породами, но и елью. Ель в условиях Валдайской возвышенности составляет основу субклимаксного сообщества, а сам ход естественной сукцессии направлен на формирование еловых лесов. Вторичные леса большей частью находятся сейчас на разных стадиях восстановления елового древостоя, чему благоприятствует климат и почвенно-грунтовые условия Валдайской возвышенности [35–38]. Лось способствует ускорению этого процесса.

Особое предпочтение лоси отдают сосне и дубу, как кормовым растениям, в зимнее время. Снизить отрицательное влияние лосей и других копытных на культуры ценных древесных пород позволяет использование таких биотехнических мероприятий, как посадка быстро растущих и хорошо поедаемых кустарников и подкормка животных. Следует применять и другие эффективные способы защиты ценных культур, например огораживание. В целом при решении проблемы “лес и лось” нужно исходить не только из оценок продуктивности отдельных видов растений, но и из состояния и перспектив развития экосистемы в целом.

Комплексный экосистемный подход к изучению роли животных в еловых лесах Валдая был осуществлен большим коллективом ученых Валдайского стационара Института географии РАН. В этом аспекте работы велись по следующим направлениям:

- выявление особенностей формирования первичной и вторичной продукции еловых лесов;
- исследование состава и зоомассы населения беспозвоночных животных верхних слоев почвы и подстилки;
- оценка влияния (роли) животных-фитофагов в функционировании таежных экосистем (болотных и лесных);
- изучение деятельности животных-сапрофитов, их влияния на интенсивность деструкционных процессов в лесных и болотных экосистемах;
- оценка воздействия животных – консументов первого и второго порядков на структуру, зоомассу и динамику численности населения беспозвоночных животных и др.

Прежде всего детальнейшим образом была проведена оценка *воздействия фитофагов на вегетативные и генеративные органы ели*. При этом были разработаны новые подходы и методы изучения прироста и его повреждений, проведены измерения тысяч хвоинок, побегов, ветвей разного уровня и разной экспозиции, прямые замеры потерь фитомассы от воздействия хвоегрызущих и хвоесосущих насекомых. Впервые в отечественной полевой экологии на стационаре прошли эксперименты по оценке влияния искусственного отчуждения фитомассы на ели европейской. Оригинальными методами проводились также *учеты беспозвоночных в кронах ели и в почве*, оценки сезонных потерь органического вещества подстилки в условиях изоляции от мезофауны и пр.

Результаты изучения воздействия животных на ретропродукционный цикл ели оказались новыми для науки: удалось проследить зоогенные потери на всех его стадиях – от закладки генеративных почек до созревания семян в шишках, их опадания на землю, сбора птицами и грызунами,

формирования всходов и их гибели в первые годы жизни. Таких “семенных лет” было 5 за 20 лет работы стационара.

Все это позволило получить результаты, настолько интересные и важные для понимания *динамики таежной растительности и роли животных*, что они изменили представление о тайге как о чисто “детритном” типе зональной экосистемы. Например, было показано, что роль животных-фитофагов, кормящихся на ели, меняется в годы с высоким и низким уровнем осадков. Пролонгированное действие весенних засух влияет на такой компонент почвенной мезофауны, как дождевой червь – он выпадает из экосистемы на несколько лет [36].

Хотелось бы более подробно остановиться на некоторых конкретных результатах, связанных с ролью животных-фитофагов, прежде всего млекопитающих, в экосистемах еловых лесов Валдая [6]. Основная часть биомассы позвоночных приходится на млекопитающих, среди которых доминируют насекомоядные и грызуны. В ельниках Валдая продукционный процесс связан с деятельностью двух основных групп животных-фитофагов: потребителей хвои и потребителей генеративных органов пород-эдификаторов.

К потребителям вегетативных органов: почек, хвои и побегов ели, относятся в основном растительноядные насекомые. Только немногие виды млекопитающих (обыкновенная белка, лось) могут поедать хвою и почки ели, используя их как замещающий или второстепенный корм.

Особое значение принадлежит животным, поедающим генеративные органы растений. На основании многолетних наблюдений [8] показано, что в еловых лесах насекомые-конобионты и позвоночные-карпофаги представляют собой основных потребителей генеративных органов и главных конкурентов за этот важный пищевой ресурс. Семеноядные животные уничтожают зародыши растений, поэтому они ближе к хищникам, хотя и питаются растительными тканями. Потребляя часть продукции семян и стробилов, животные оказывают прямое и косвенное воздействие на формирование первичной продукции и естественное возобновление хвойных лесов. Потребление тканей женских стробилов начинается уже с момента роста генеративной почки и продолжается весь период роста и созревания семян. В условиях Валдая самую большую продукцию генеративных органов формируют наиболее продуктивные ельники неморально-кисличные и кисличные в возрасте 100–120 лет.

Из всех млекопитающих, населяющих еловые леса и способных поедать семена ели в качестве основного корма, отмечена только белка, которая является специализированным семеноедом. В отличие от насекомых белки используют в пищу только ядро семени и не питаются тканями женских стробилов. Они начинают поедать семена ели только на стадии их молочно-восковой спелости, которая наступает в конце июня–начале июля. В этот период многие виды личинок насекомых-конобионтов, в первую очередь представители весенней группы, уже покидают шишки. Белки, как активные позвоночные-карпофаги, питаются семенами преимущественно в холодное время года, когда личинки насекомых неактивны. Таким образом, позвоночные-карпофаги (белка и клест) находятся в прямой зависимости от использования пищевого ресурса своими конкурентами – насекомыми-конобионтами, которые первыми начинают использовать основной кормовой ресурс. В годы высоких урожаев насекомые-конобионты используют не более 30–40% семян, а позвоночные-карпофаги – не более 10–15% соответственно. Общие зоогенные потери примерно в 2 раза превышают прямое потребление семян, что связано со сбрасыванием шишек белками и клестами. Указанные животные кормятся на немногих деревьях, локально воздействуя на продукцию шишек. На участках, составляющих всего 5–7% от общей площади ельников, может скапливаться до 40–60% всех сброшенных шишек. Срывая и сбрасывая шишки, позвоночные животные косвенно способствуют росту годичных побегов на отдельных деревьях. Позвоночные-карпофаги оказывают также прямое и косвенное влияние на численность и циклы развития насекомых-конобионтов. Например, белка поедает личинки насекомых, особенно в период неурожая семян, активно используя этот высококалорийный корм. Животные кормятся на немногих деревьях, локально используя продукцию шишек.

Кроме специализированных карпофагов этот высококалорийный и доступный корм используют также различные виды мелких млекопитающих. Некоторые виды мелких млекопитающих поедают семена ели, доставая их из “кислых” шишек или собирая в подстилке [4]. Основными потребителями семян и проростков ели являются мышевидные грызуны.

Выявлены важные закономерности в биопродукционном процессе, связанные с периодичностью плодоношения ели. На территории Валдая ельники обильно плодоносят каждые 3–5 лет, а в промежутках между ними бывают лишь небольшие или средние урожаи семян. Многие группы

позвоночных животных (включая и млекопитающих), как фитофагов, так и хищников, имеют закономерные колебания численности, которые связаны с периодичностью плодоношения. С этим связана и периодичность образования вторичной продукции. В этих процессах основная роль принадлежит мышевидным грызунам и землеройкам. Периодичность плодоношения ели препятствует образованию многолетних популяций грызунов с высокой численностью, так как массовое выпадение семян, как правило, совпадает с периодом депрессии потребителей семян. Такое асинхронное взаимодействие между породой-эдификатором и животными фитофагами способствует образованию новых генераций еловых деревьев [9, 40]. Высокая численность землероек после урожайного года играет важную роль в потреблении почвенных беспозвоночных и создании микромозаики их группировок в подстилке и почве еловых лесов.

За счет периодичности плодоношения происходят постоянные изменения запасов и качества основного кормового ресурса животных. Это создает возможности для существования большого числа потребителей, которые конкурентно не исключают друг друга, одновременно поддерживая процессы устойчивого функционирования экосистем еловых лесов [8].

Таким образом, существует динамическое равновесие между потреблением первичной продукции животными и ее созданием. Деятельность животных не нарушает продукционный процесс, а поддерживает оптимальный уровень продуктивности экосистем. Особенно это ярко проявляется в многолетней динамике биопродукционного процесса, обусловленного периодичностью плодоношения древостоев.

Здесь кратко изложены основные направления исследований, проведенных на территории Валдайской возвышенности в XX в. с помощью традиционных зоологических методов. Хотелось бы отметить, что уже в XX в. в Валдайском регионе появился ряд работ, в которых применялись более точные современные методы, в том числе молекулярные и генетические.

Как известно, некоторые исследователи придерживаются гипотезы Валдайского ледникового щита и предполагают, что флора Восточной Европы сложилась в основном в послеледниковое время, т.е. воздействие последнего валдайского оледенения было для нее катастрофическим. С другой стороны, Серебрянный [31], опираясь в основном на косвенные доказательства, высказал мнение, что Валдай в период последнего оледенения являлся рефугиумом. Гипотеза Валдайского щита вызывала сомнения и у других ученых из-за явлений эндемизма флоры и слишком быстрого восстановления лесов в послеледниковый период, несмотря на низкие темпы их естественного расселения [39].

В начале 2000-х годов было проведено исследование торфяника, расположенного на восточном берегу озера Валдайского, в 14 км к северу от г. Валдай. Мощность торфяной залежи, как было показано ранее [37, 38, 49], составляет 6.5–7.5 м, что подтверждено также бурением и радиолокационным зондированием. Для описания возраста и этапности отложения вскрытых торфяных толщ были взяты 12 образцов и проведен их радиоуглеродный анализ в лаборатории Геологического института РАН. Обработка полученных результатов проводилась информационно-статистическими и математико-статистическими методами [12, 13].

В конечном итоге были получены новые данные по реконструкции растительности и климата Валдая, составлена схема изменений растительности и климата за период позднего послеледниковья и голоцена [37]. Показано, что в этот период происходили неоднократные изменения климата, которые, безусловно, сказывались на формировании и динамике растительного покрова. Причем, по мнению авторов, от позднеледниковья к оптимуму голоцена наблюдался четкий тренд потепления, а от оптимума голоцена к современности тренда похолодания не было обнаружено. Поэтому после оптимума голоцена около 5500 л.н. не происходило, как считают указанные авторы, и изменения границ зональной растительности.

Следовательно, анализ торфяной залежи исследованного болота косвенно подтверждает предположение о том, что в период последнего оледенения Валдай сохранился как видовой рефугиум. На слабую зависимость видового богатства флоры Восточной Европы от ледникового покрова и наличие значительного количества видовых рефугиумов указывается и в монографии [25]. На основании недавно проведенных на Валдае популяционно-генетических исследований ряд других авторов придерживается аналогичной точки зрения [27–29].

В качестве модели своих популяционно-генетических исследований В.Н. Орлов с сотрудниками выбрали насекомоядное млекопитающее, обыкновенную бурозубку (*Sorex araneus L.*), образцы которой были отловлены в 2002–2007 гг. в 19 пунктах Валдайской возвышенности (бассейн Мсты, междуречье Ловати и Западной Двины) и в некоторых прилегающих районах. Многие по-

пуляции этого вида широко распространены в Палеарктике и отличаются наличием двуплечих хромосом, возникших в результате различных комбинаций 10 пар одноплечих хромосом. Отличающиеся хромосомные формы указанного вида обозначают устаревшим таксономическим термином “раса” [44, 48, 51].

В распространении хромосомных рас обыкновенной бурозубки обнаружилась парадоксальная, на первый взгляд, картина. Оказалось, что подавляющее большинство рас (около ¾) сосредоточено в Поздневалдайской ледниковой области или вблизи южной границы ледника. Напротив, во внеледниковой области популяционно-генетическая структура этого вида выглядит обедненной.

Подобная популяционно-генетическая структура плохо согласуется с гипотезой ледникового щита, многократно уничтожавшего экосистемы на огромных территориях севера Европы, и могла формироваться лишь в том случае, если в области покровного оледенения сохранялись рефугиумы (т.е. малые изоляты) тундровых и лесных экосистем.

Авторы зарегистрировали набор определенных рас, распространенных на Валдайской возвышенности, и на основании этих результатов им впервые удалось провести границы распространения указанных хромосомных рас (рис. 5).

Если исходить из гипотезы катастрофического воздействия ледникового покрова на растительность и животный мир, то генофонд популяций ледниковой области должен формироваться преимущественно расами внеледниковой области. Однако влияние последних, как показали данные авторов, практически невелико. Часть тех хромосом, которые могли быть получены от рас внеледниковой области, фиксирована авторами во многих популяциях и, следовательно, должны были пройти определенный, длительный этап эволюции. Поэтому предполагается, что существовали рефугиумы в ледниковой области, островные территории тундровых и лесных экосистем, не затронутые ледником и не затопленные ледниковыми водоемами.

Заключение. В целом можно отметить, что за более чем столетний период изучения млекопитающих Валдайской возвышенности существенно изменялись приоритеты и подходы к исследованиям. Начальный этап можно обозначить как фаунистический, направленный на получение сведений о качественном составе фауны Валдая.

Далее проводились уже более глубокие зоологические исследования по определению популяционных параметров различных видов млекопитающих (70–80-е годы XX в.). Прежде всего это работы, касающиеся особенностей распространения и пространственной структуры грызунов, которые были успешно начаты Д.Г. Крыловым. Они были продолжены большой группой ученых уже на более высоком уровне с изучением экологии сообществ мелких млекопитающих, их результаты обобщены в книге Е.А. Шварца, Д.В. Демина и Д.Г. Замолодчикова “Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса” [42].

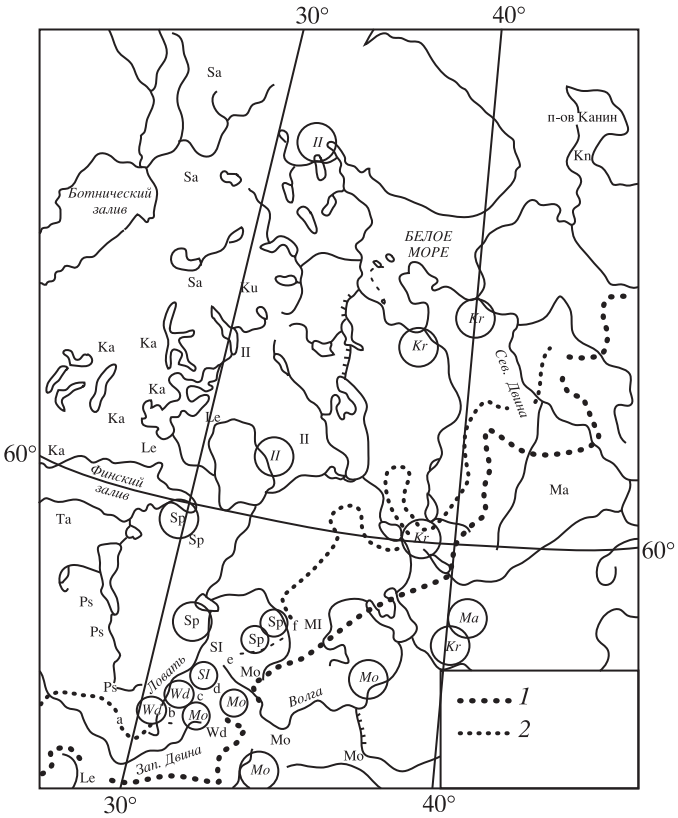

Рис. 5. Места находок хромосомных рас обыкновенной бурозубки в бывшей области покровного оледенения Поздневалдайской эпохи [28].

1 – граница максимального распространения ледниковой области; *2* – граница ледниковой области 16–15 тыс. лет назад.

Хромосомные расы обыкновенной бурозубки: Ma (Мантурово); Mo (Москва); Ka (Kalvista); Kn (Канин); Kr (Кирилов); Ku (Kuhmo); Le (Лепель); Ps (Псков); Sp (С.-Петербург); Sa (Savukoski); Sl (Селигер); Ta (Таллин); Ya (Ягры); Wd (Зап. Двина); Il (Иломантси).

Целый ряд работ в те же годы был посвящен изучению трофических связей такого крупного млекопитающего, как лось, играющего большую роль в таежных лесах Валдая (Г.В. Кузнецов и др.).

И, наконец, были проведены комплексные исследования по выяснению роли животных, в том числе и млекопитающих, в биологическом круго-

вороте еловых лесов Валдайской возвышенности с целью получения, возможно, более полной картины функционирования таких экосистем. Результаты их подробно изложены в монографии [8], которая является итогом многолетних исследований не только самого автора, но и таких ученых, как А.А. Тишков, Н.В. Чернышов, и многих других.

Следует отметить, что наиболее интенсивно полевые исследования на Валдае проводились в период 70–80-х годов XX в. в связи с реализацией Национальной и Международной биологических программ.

В XXI в. начали достаточно активно проводиться исследования, которые расширяют наши знания об эволюционных процессах, протекавших на территории Валдайской возвышенности. Отрадно видеть, что в таких работах успешно применяются более "тонкие" современные молекулярные и генетические методы [27–29].

Сотрудниками Института географии совместно с научным отделом Национального парка начаты важные работы по созданию ГИС Национального парка Валдайский. На основе дешифрирования космических снимков, картографических материалов, анализа распространения некоторых видов растений и животных были созданы оригинальные цифровые карты.

Интересными и важными направлениями, безусловно, являются работы по завершению инвентаризации флоры и фауны Валдайского Национального парка, выявление и локализация местообитаний редких видов и оценка влияния антропогенной деятельности на флору и фауну Валдая.

Смешанность фауны и флоры, ведущая к богатому видовому разнообразию, а также геоморфологические и экологические особенности Валдайской возвышенности – все это вместе составляет уникальный природный комплекс, который необходимо сохранять и изучать.

Можно думать, что взаимосвязь между ботаническими, геоморфологическими и зоологическими исследованиями помогут получить более полную картину истории единого природного процесса на территории Валдайской возвышенности как географического экорегиона северо-запада Европы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ватковский О.С., Головенко С.В., Гришина Л.А. и др.* Экология и продуктивность геохимически автономных ельников Валдая // Сб. "Почвы и продуктивность растительных сообществ". Изд-во МГУ, 1974. Вып. 2. С. 89–141.
2. Геоморфология и четвертичные отложения северо-запада европейской части СССР. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Л.: Наука, 1979. 256 с.
3. *Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. Москва. Изд-во Высшая школа, 1961. 776 с.
4. *Глазов М.В., Тишков А.А., Чернышев Н.В.* Особенности функционирования экосистем ельников южной тайги // Тайга в глобальной экосистеме Земли. Иркутск: Ин-т географии СО АН СССР, 1978. С. 70–73.
5. *Глазов М.В., Тишков А.А., Макридин А.И.* Влияние фитофагов на формирование продукции зеленой массы ели // Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. С. 105–130.
6. *Глазов М.В.* Структура и особенности функционирования биоты ельников южной тайги Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. С. 10–29.
7. *Глазов М.В., Тишков А.А.* Особенности функционирования экосистем ельников южной тайги // 23-й Международный географический конгресс. Т. 12. М.: Наука, 1976. С. 116–118.
8. *Глазов М.В.* Роль животных в экосистемах еловых лесов. М.: Пасьва, 2004. 239 с.
9. *Глазов М.В., Чернышев Н.В.* Плодоношение ели и значение деятельности животных в ее репродуктивном цикле // Организация экосистем ельников Южной тайги. М.: ИГ АН СССР, 1979. С. 131–157.
10. *Капланов Л.Г., Раевский В.В.* Материалы к фауне млекопитающих центральной промышленной области. М., 1928. 32 с.
11. *Кокорева Л.В., Кузнецова Ю.Н., Шалаева Т.А.* Климат Валдая и тенденции его изменения // Исследования природного и историко-культурного комплексов национального парка "Валдайский": материалы региональной научно-практ. конференции, посвященной 15-летию национального парка "Валдайский". 17 мая 2005 г. г. Валдай, 2005. С. 74–77.
12. *Климанов В.А.* К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого. Вестник МГУ. Сер. геогр. 1976. № 2. С. 92–98.
13. *Кожаринов А.В.* Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. 48 с.
14. Краткая географическая энциклопедия. Изд-во Советская энциклопедия, Т. 1. 1960. С. 297.
15. *Крылов Д.Г.* Численность и распределение рыжей полевки в разных типах леса на Валдае // "Почвы и продуктивность растительных сообществ". Изд-во МГУ, 1974. Вып. 2. С. 153–161.

16. *Кузнецов Б.А.* О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по европейской части СССР // Зоол. журн. 1936. Т. 15. Вып. 1. С. 96–127.

17. *Кузнецов Г.В.* Определение потребления растительной продукции лосями по их экскрементам // Сб. Копытные фауны СССР (экология, морфология, использование и охрана). М.: Наука, 1975. С. 176–177.

18. *Кузнецов Г.В*. Роль лосей в переносе энергии в лесных биогеоценозах // Почва и продуктивность растительных сообществ. Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 140–147.

19. *Кузнецов Г.В.* Роль копытных в лесных экосистемах. Некоторые итоги и перспективы исследований // Сб. Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980. С. 88–110.

20. *Кузнецов Г.В.* Влияние лося на лесную растительность южной тайги // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 28–35.

21. *Кузнецов Г.В.* Экскременты как показатели жизнедеятельности и роли лосей в экосистемах // Тез. докл. III Межд. симп. по лосю. Сыктывкар. 1990. С. 64.

22. *Кузнецов Г.В., Лозинов Г.А*. Экспериментальное отчуждение растительной массы как метод изучения воздействия копытных на древесную растительность // Экология. 1983. № 2. С. 34–38.

23. *Моисеев Б.Н.* Лесистость водосборов и сток рек северо-запада и бассейна Верхней Волги // Лесоведение. 1984. № 5. С. 34–38.

24. *Морозов В.Ф.* Результаты акклиматизации енотовидной собаки (Nyctereutes procyonoides) в Ленинградской и Новгородской областях // Тр. Всесоюз. НИИ охотничьего промысла Министерства заготовок СССР. Т. 8. Л., 1948. С. 111–124.

25. *Морозова О.В.* Таксономическое богатство флоры Восточной Европы. Факторы пространственной дифференциации. М.: Наука, 2008. 324 с.

26. *Морозова О.В., Царевская Н.Г., Белоновскя Е.А.* Флора и фауна Национальных парков. Вып. 7. Сосудистые растения национального парка “Валдайский”. М., 2010. 96 с.

27. *Орлов В.Н., Борисов Ю.М., Ирхин С.Ю и др*. Особенности зоны контакта трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки Sorex araneus L. (Mammalia) как показатель конкуренции популяций // Экология. 2010. № 6. С. 459–463.

28. *Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев и др*. Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки Sorex araneus L. (Insectivora, Mammalia) и возможность сохранения рефугиумов в области покровного оледенения Поздневалдайской эпохи // Докл. РАН. 2007. Т. 46. № 6. С. 459–463.

29. *Орлов В.Н., Малашкин А.В.* Изоляция и отбор на рефугиальных этапах эволюции вида // Современные проблемы биологической эволюции. М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 104–135.

30. *Смирнов К.А.* Роль лося в биоценозах южной тайги. М.: Наука, 1987. 112 с.

31. *Серебрянный Л.Р.* Миграция ели на востоке и севере Евразии в поздне- и послеледниковое время // Бюл. КИЧП.1974. № 41. С. 13– 23.

32. *Строганов С.У.* Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Т. 34, Вып. 4. С. 714–730.

33. *Строганов С.У.* Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн. Т. 15. 1936. Вып. 1. С. 128–142; Вып. 3. С. 520–559.

34. *Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 1981. 231 с.

35. *Тишков А.А.* Фитогенные механизмы устойчивости наземных геосистем // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Наука, 1989. С. 93–103.

36. *Тишков А.А.* 1000-летняя история биоты Валдая // Исследования природного и историко-культурного комплексов Национального парка “Валдайский”. Валдай, 2005б. С. 121–125.

37. *Тишков А.А.* К палеоэкологическим реконструкциям развития лесов и болот Валдая в голоцене // Исследования природного и историко-культурного комплексов Национального парка “Валдайский”. Валдай, 2005а. С. 117–121.

38. *Удра И.Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Ботан. журн. Т. 67. 1982. № 8. С. 1047–1059.

39. *Чернышев Н.В., Попов И.Ю., Шварц Е.А.* Динамика численности, стациональное распределение мелких млекопитающих на Валдае и факторы, их определяющие // Сб. Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 100–125.

40. *Шварц Е.А.* О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 90. 1985. Вып. 3. С. 25–31.

41. *Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г.* Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса. М.: Наука. 1992. 127 с.

42. *Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В.* 2008. Распределение обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. двух хромосомных рас в зоне интерградации. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот // Генетика. Т. 44. 2008. № 6. С. 734–745.

43. *Юргенсон П.Б.* Новые данные по распространению красной полевки и лесного лемминга в Европейской части СССР // Зоол. ж. Т. 34. 1955. № 1. С. 235–236.

44. *Юргенсон П.Б.* Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц. М.: Изд-во МСХ СССР, 1956. С. 33–71.

45. *Юргенсон П.Б.* Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. Изд-во Лесная промышленность, 1973. 174 с.

46. *Bulatova N., Searle J.B., Bystrakova N.* The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia. Acta teriol. V. 45. 2000. № 1. P. 33–46.

47. *Gracheva R., Sorokin A., Chichagova O., Tishkov A. et al*. Stages of palaeoenvironmental in the Upper Volga region in the Holocene. In: Holocene Caspian Sea level changes. Oktober 21–22 , Delft University of Technology, NOW. 2002. P. 9–10.

48. *Gracheva R.G., Sorokin A.N., Tishkov A.A.* Evolution of soil and landscapes of the outwash plain: results of interdisciplinary studies. In: Man and environmental in boreal forest zone: past, present and future. Proceedings of the International conference. July 24–29. 2008. P. 39–41.

49. *Kuznetsov G.V.* 1987. Habitats, movement and interaction of moose with forest vegetation in USSR // Swedish Wildlife Research.1987. № 1. P. 201–211.

50. *Orlov V.N., Borisov Ya. M.* Chromosome rases of the common shrew *Sorex araneus* L. (Mammalia, Insectivore) from the south part of Valdai Heights (Russia). Comp. Cytogenetics. V. 1. 2007. P. 101–106.

Development of Zoogeographical and Teriological Studies on the Territory of Valday Highland (toward the 40-th Anniversary of Valday Permanent Station of the Institute of Geography RAS)

G.V. Kuznetsov*, A.A. Tishkov**

** Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS*
*** Institute of Geography, RAS*

Retrospective analyses of zoogeographical studies on Valday highland for the period more than 100 years: from the beginning of 20 century up to the beginning of 21 century, including the working period of Valday permanent station of the Institute of Geography RAS in 1973–2010. Main trends and specific approaches toward the studies of the mammals are revealed. Results from the first fauna and zoogeographical studies up to the modern analyses of spatial distribution of the mammals, conducted with the use of modern methods are discussed.