

УДК 591.9:591.5(1-924.14/.16)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КОРИДОРЫ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ СОВРЕМЕННОЙ ТЕРИОФАУНЫ РЕГИОНА

© 2023 г. П. И. Данилов*, @, Д. В. Панченко*, Ф. В. Федоров*

*Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук” (ИБ КарНЦ РАН), ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

@E-mail: pjoir.danilov@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 27.01.2023 г.

В статье рассматривается функционирование эко-коридоров как проходов, обеспечивающих проникновение в центральные районы Восточной Фенноскандии млекопитающих, для которых характерна пульсация численности, высокая миграционная активность и связанные с этими явлениями расселение животных за пределы их исторических ареалов (кабан, косуля). Обсуждается также инвазия новых видов, появившихся в Восточной Фенноскандии в результате их интродукции и естественного расселения (ондатра, американская норка, канадский бобр, енотовидная собака, белохвостый и пятнистый олени).

Ключевые слова: экологические коридоры, териофауна, новые виды, Восточная Фенноскандия, инвазивные виды, интродукция, ареал

DOI: 10.31857/S102634702260056X, **EDN:** TOSEED

Восточная Фенноскандия — географический регион в границах Балтийского щита, включающий в себя Финляндию и некоторые субъекты Российской Федерации: Мурманскую область, частично территории Ленинградской, Архангельской областей и Республику Карелию (рис. 1). Именно через Восточную Фенноскандию происходит биогеографическая связь Скандинавии с Русской равниной и с Сибирью.

Сухопутное соединение Восточной Фенноскандии ограничено на западе Баренцевым морем и Ботническим заливом Балтийского моря и включает северную Карелию, Кольский полуостров и Финскую Лапландию. Оно занято преимущественно ассоциациями северной тайги и тундры.

На востоке территориальные связи Фенноскандии с Русской равниной имеют вид трех небольших сухопутных пространств, сформировавшихся в процессе отступления последнего ледника. Они расположены между крупными водоемами Европейского Севера России или их частями. Эти пространства, названы Х. Линденом с соавторами (Linden *et al.*, 2000) “лесными коридорами”. По этим коридорам происходил и происходит обмен растениями и животными между Фенноскандией и Русской равниной, что показано в ряде работ (Kopatz *et al.*, 2012; Kangas *et al.*, 2015; Артемьев и др., 2019 и др.). Развитие концепции коридоров, с

акцентом на их эколого-биогеографические функции, продолжили А.Н. Громцев с соавторами (Громцев и др., 2007) и Ю. П. Курхинен с соавторами (Курхинен и др., 2009). В результате за этими пространствами закрепилось название — “экологические таежные коридоры”, которое мы здесь и используем (рис. 1).

Первый эко-коридор (южный) — это довольно узкое пространство между Финским заливом Балтийского моря и Ладожским озером, ограниченное на юге р. Невой. Оно известно под географическим названием “Карельский перешеек”. Растительность здесь представлена преимущественно южно-таежными ассоциациями, сильно трансформированными деятельностью человека. Прежде, эта трансформация выражалась, главным образом в виде дренирования земель и сельскохозяйственном их освоении. В настоящее время деятельность человека проявляется в виде последствий строительства и функционирования многочисленных дачных поселений, последствий, выражающихся в изменении естественного растительного покрова, гидрографии и других структурных элементов ландшафтов. Но главные изменения природы этой территории происходят с начала основания и в процессе развития города Санкт-Петербурга, ставшего серьезным барьером на пути перемещений наземных позвоночных животных.



Рис. 1. Схема Восточной Фенноскандии и размещения таежных экологических коридоров: I — южный коридор; II — центральный; III — северный коридор.

Второй коридор (центральный) располагается севернее. Это межозерное пространство, разделяющее Ладожское и Онежское озера. Оно покрыто среднетаежными лесами, расстроенными интенсивными рубками, строительством г. Петрозаводска, сопутствующих населенных пунктов, т.е. территория, со значительными изменениями среды обитания животных и довольно высокой плотностью людского населения.

Третий (северный) — широкое пространство между Белым морем и Онежским озером. Оно покрыто преимущественно северотаежными лесами, умеренно вырубленными и сохранившимися в естественном состоянии на значительной части благодаря организации на этой территории крупных национальных парков и ландшафтных заказников (рис. 1).

Здесь мы рассматриваем функционирование этих коридоров в наше и ближайшее от нас историческое время как проходов, обеспечивающих проникновение в центральные районы Восточ-

ной Фенноскандии млекопитающих, для которых характерна пульсация численности, высокая миграционная активность и связанные с этими явлениями расселение (выселение) животных за пределы их исторических ареалов. Рассматривается также инвазия новых видов, появившихся в Восточной Фенноскандии в результате их интродукции и естественного расселения.

Функционирование эко-коридоров как путей расселения (естественной экспансии) мы начинаем с анализа этого процесса, происходящего с кабаном — зверем крупным, активным, с ярким проявлением жизнедеятельности.

В последнее столетие наибольшее сокращение численности и ареала кабана (*Sus scrofa* L.) в районах его исторического благополучия на ближайших к Фенноскандии территориях — в Эстонии и на юго-западе Псковской обл. наблюдалось в 1930-е годы. В 1940-е годы началось возрождение населения вида. Наиболее интенсивно оно проходило во второй половине этого десятилетия (Ling, 1955;

Иванов, 1962; Русаков, 1969, 1972, 1979; Тимофеева, 1970, 1975; Новиков, Тимофеева, 1975; Русаков, Тимофеева, 1984).

Обсуждая причины этого явления, многие исследователи (Новиков, Тимофеева, 1975; Русаков, Тимофеева, 1984; Данилов, Панченко, 2012; Данилов, 2017) признают очевидность положительного влияния ряда факторов антропогенного и естественного происхождения, определивших возрождение кабана, таких как:

- формирование высокой плотности населения вида на соседних территориях, выпуски животных в охотничьих хозяйствах, их подкормка;

- климатические изменения – потепление в середине 20 столетия, особенно серия теплых и малоснежных зим на северо-западе СССР в 1960-е – начале 1970-х годов.

Однако, несмотря на очевидность благоприятного сочетания экологических факторов, способствовавших восстановлению кабана в названных регионах в 1940–1950-е годы, наиболее вероятным объяснением начавшегося затем “взрывного” роста численности и расселения животных, следует признать предположение, высказанное Г.А. Новиковым и Е.К. Тимофеевой (1975). В последующем его поддержали О.С. Русаков (Русаков, 1979; Русаков, Тимофеева, 1984) и П.И. Данилов (Данилов, 2003; Данилов, Панченко, 2012). Это предположение объясняет наблюдавшееся явление известной гипотезой о “волнах жизни”, т.е. многолетних (вековых) и вероятно периодических колебаниях численности вида. Подобное явление прослежено для лося на протяжении пяти столетий и наблюдалось, например, на всем пространстве его ареала в 1950–1960-е годы (Данилов 1986, 2005; Nygren *et al.*, 2008).

Первые кабаны появились вблизи границ южного эко-коридора возле: Новой Ладоги, Ломоносова, Петродворца в 1950–1955 гг. (рис. 2). Серьезной преградой, приостановившей продвижение кабана на север, в пределы коридора, стала река Нева. Этот барьер сдерживал кабанов почти десять лет и только в 1965 г. их встречают за р. Невой – севернее Всеволожска. В 1967–1968 гг. звери появились еще севернее – за р. Вуоксой. Почти одновременно они регистрировались в разных местах Карельского перешейка: возле оз. Балахоновского, пос. Мельниково, г. Каменногогорска, в районе пос. Дымово, на территории охотничьего заказника того же названия (Русаков, Тимофеева, 1984) (рис. 2). Местность последнего находится в непосредственной близости от государственной границы с Финляндией и административной границы с Карелией, где вскоре и появились кабаны. Первые животные здесь были замечены в 1969 г. возле станции Хиитола, т.е. всего в 15 км от пос. Дымово. Это была довольно крупная группа из 15–17 зверей (Русаков, 1979; Данилов, 1979). Кабаны стали

быстро осваивать и Карельское Приладожье. Они добрались до оз. Янисъярви, где по всему побережью сохранялись и возделывались сельскохозяйственные угодья. Здесь в районе Соанлахти – Райканкоски сформировался крупный очаг обитания кабана, из которого регулярно расселялись животные, в том числе и в сторону Финляндии.

Немногим позже, в начале 2000-х годов недалеко от этих мест, на западном берегу оз. Янисъярви, в местечке Кирколаhti было создано крупное охотничье хозяйство “Черные камни”, где кабан стал объектом разведения. И в наши дни эта территория сохраняется как источник расселения кабана в северном Приладожье. Активное проведение биотехнических мероприятий в охотхозяйствах Лахденпохского района обусловило формирование устойчивой группировки кабана, которая вероятно, также служит своего рода источником, подпитывающим соседние территории (рис. 2).

В результате Карельский перешеек или южный эко-коридор и ближние к нему карельские территории стали источниками расселения кабана в соседнюю Финляндию, т.е. в центральную часть Восточной Фенноскандии. К аналогичному заключению пришли и финские зоологи, изучавшие вторичное заселение кабаном южной Финляндии (Ukkonen *et al.*, 2015). Известен также случай проникновения кабана в Финляндию из Эстонии через Финский залив (Erkinaro *et al.*, 1982), но исключительность случившегося не позволяет признать возможность возвращение кабана в Финляндию этим путем.

Во время довольно долгого “стояния” у р. Невы кабаны постепенно осваивали северо-восточные территории Ленинградской области, продвигаясь к восточным окраинам центрального эко-коридора. В начале 1960-х годов животных и следы их жизнедеятельности встречали возле населенных пунктов: Чаплино, Новая Ладога, Загубье, Лодейное Поле, Подпорожье (Русаков, 1979). В конце 1960-х животные перешли южную “границу” центрального коридора и были зарегистрированы уже в Карелии (Пай, Шелтозеро, Вехручей) (Данилов, 1974) (рис. 2). Дальнейшая экспансия кабана в пределы Восточной Фенноскандии продолжалась преимущественно по естественным экологическим руслам – долинам рек и побережью крупных озер – Ладожского и Онежского. В результате уже к середине 1970-х годов сформировались устойчивые очаги обитания кабана в Карелии в окрестностях населенных пунктов: Мегрега, Салми, Видлица, Эссойла, Крошнозеро, Святозеро, Петрозаводск, Суоярви, Вяртсиля, на Заонежском п-ове (Данилов, Панченко, 2012). Этот “взрыв” расселения и благополучного существования животных “совпали” с очередной попыткой государственных органов “возродить” сельское хозяйство в Каре-



Рис. 2. Расселение кабана на Европейском Севере России: 1 — северная граница распространения кабана в прошлые годы (по: Русаков, Тимофеева, 1984); 2 — современная граница распространения (Данилов, Панченко, 2012); 3 — места и годы встреч кабана в прошлом; 4 — охотничье хозяйство “Черные камни”; 5 — места встреч и добычи кабанов за пределами области их регулярных зимовок и размножения.

лии и ряде северных районов Ленинградской обл. Были воссозданы ранее существовавшие и созданы вновь на неиспользуемых землях, так называемые подсобные хозяйства сельскохозяйственного назначения, закрепленные за крупными промышленными предприятиями. Многие старые поля засевались овсом или овсяно-гороховой смесью, были расширены площади под картофелем и другими пропашными культурами, строились животноводческие фермы. Это отчасти обеспечило кабанов кормом и позволило им переживать суровые северные зимы.

Названные населенные пункты, возле которых сформировались очаги обитания кабана, располагаются в пределах центрального эко-коридора эти очаги и стали источниками расселения

кабана в разных направлениях, в том числе и на запад к центру изучаемого региона.

За северную границу современного ареала кабана (северной границей распространения мы называем условную линию, очерчивающую территорию, где животные регулярно размножаются и зимуют), проводимую нами (Данилов 2009; Данилов, Панченко, 2012; Данилов и др., 2018) и финскими коллегами (Ermala, 1996; Ukkonen *et al.*, 2015; Ruha, Kunnasranta, 2021; 2022) через населенные пункты: Оулу — Кайяни — Нурмис (Финляндия) — Поросозеро — Медвежьегорск — Челмужи — Куганаволок (Карелия) — Кенозеро — Шалакуша — Ровдино — Красноборск (Архангельская обл.), расселение кабана сейчас не происходит, хо-

тя отдельные заходы зверей и даже их зимовки севернее этой границы случаются в разные годы.

Распределение кабана в Восточной Фенноскандии носит выраженный очаговый характер. В Финляндии самый многочисленный и стабильный очаг находится на юго-западе страны, примерно там же, где кабаны обитали более 7000 лет назад (Ukkonen *et al.*, 2015). В Ленинградской обл. и Карелии — это: Карельский перешеек, Приладожье и Прионежье, что также совпадает с находками костей кабана на стоянках неолитического человека (Иностранцев, 1882; Верещагин, 1979).

Очевидно, можно заключить, что кабан “вернулся” в пределы своего исторического (максимального) ареала на Европейском Севере через семь тысячелетий.

Численность кабана на изучаемой территории подвержена резким колебаниям. Сокращение численности следует за экстремальными зимами — с ранним и глубоким промерзанием почвы и высоким снежным покровом. В Финляндии существенное значение в регулировании населения вида имеет также интенсивность охоты. В целом среднесуточная численность оценивается здесь примерно в 1000 особей (Ukkonen *et al.*, 2015). На Карельском перешейке обитает около 500 зверей (материалы Ленинградского областного охотуправления), в Карелии в разные годы насчитывается от 900 до 1300 кабанов (Данилов и др., 2018).

Функционирование эко-коридоров как путей, способствующих проникновению млекопитающих южного и западноевропейского происхождения из Фенноскандии на восток, мы наблюдаем на примере косули (*Capreolus capreolus* L.), которая, так же, как и кабан, демонстрирует необыкновенный взрыв численности в пределах северо-европейской части своего ареала в 1970–2000 годы, т.е. почти одновременно с кабаном.

Самыми северными находками костей косули среди кухонных остатков на стоянках неолитического человека, в пределах изучаемой территории и датированных 5–6 тыс. лет назад были: оз. Воже (Вологодская обл.) (Верещагин, 1979), Новая Ладога (Иностранцев, 1882), северное побережье Финского залива (Сиивонен, 1979). В прибалтийских губерниях Финляндии косуля была обычна, хотя и немногочисленна до 16 века, пока не наступил так называемый “малый ледниковый период”. Это продолжительное похолодание привело к полному исчезновению косули на территории Финляндии. Она стала возвращаться только в начале 1900-х годов. Первую косулю встретили в 1912 г. возле д. Руоколахти (Siivonen, 1972).

В 1930-е годы значительно возросло число встреч животных в Финляндии на балтийском побережье и на Карельском перешейке, входившем тогда в состав Финляндии.

Одновременно и немногим позже — в 1940-е годы стали появляться — одиночные и небольшие группы косуль и на южном побережье Финского залива в Ломоносовском, Гатчинском, Тосненском районах Ленинградской обл., примыкающим к условной границе первого эко-коридора. Зверей встречали даже в Киришском и Тихвинском районах (Русаков, 1979). Однако исследователи, изучавшие это явление, не предполагают источником их происхождения Карельский перешеек, несмотря на то, что косули обитали там во многих местах. По мнению авторов публикаций, освещавших этот процесс, расселение животных в северо-восточном направлении шло преимущественно из Эстонии, соединяющейся с Ленинградской областью также своеобразным сухопутным коридором, расположенным между Финским заливом и Чудским озером (Соколов, 1959; Русаков, 1969, 1979; Тимофеева, 1970; 1985). Очевидно, основным препятствием проникновения косуль в Лодейнопольский и Подпорожский районы Ленинградской обл. со стороны Карельского перешейка в эту волну подъема численности вида была река Нева. По той же причине и в Карелию первые косули стали заходить из юго-восточных районов Финляндии. Происходило это в пространстве между Пюхьярви и Толвоярви, а самое частое их появление регистрировалось в районе Вяртсиля (рис. 3). Окрестности населенного пункта с таким же названием на финляндской стороне представляют собой весьма благоприятные условия существования для этих животных. Здесь происходила своеобразная временная их концентрация и последующее выселение на российскую сторону.

Почти одновременно косули стали появляться на территории Карелии с юга через “границы” центрального эко-коридора. Далее продвигаясь вдоль побережья Ладожского и Онежского озер, они, вероятно, встретились с представителями своего вида, расселявшимися из района Вяртсиля. Однако на большем пространстве центрального экологического коридора косуля встречается крайне редко и неравномерно. Можно говорить о регулярной регистрации этих зверей только в Приладожье, западном и южном Прионежье. Через эти территории центральный эко-коридор и выполняет функции одного из “зоогеографических мостов” Восточной Фенноскандии, обеспечивая регулярное проникновение косуль в северные районы Ленинградской обл. Однако происходит это главным образом за счет эмиграции животных из Финляндии.

Объяснение мы видим в следующем. Еще в 1950–1960-е годы вследствие бурного роста населения косули в Норвегии и Швеции животные в большом количестве выселялись из Швеции, и одним из путей этого выселения было движение животных на юг вдоль восточного берега Ботнического залива. Этот поток не ослабевал и в по-

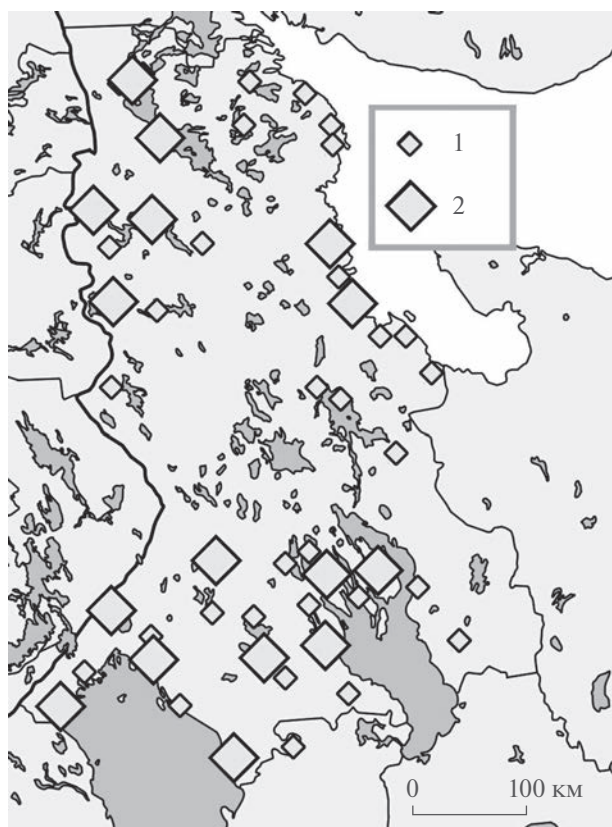


Рис. 3. Места встреч косули в Карелии и Мурманской области (по: Макарова, 2011; Данилов, 2009; Данилов и др., 2018 с дополнениями): 1 — единичные встречи; 2 — три и более встреч.

следующем, поскольку в ряде провинций Швеции в 1990-е годы численность косули достигала 360 экз. на 1000 га (Kjellander *et al.*, 2004). В результате такой эмиграции сформировалась высокая численность животных и в южных провинциях Финляндии. Дополнением к этому процессу стали также выпуски косуль в Финляндии в 1985–1993 гг., когда там в трех провинциях было выпущено 168 зверей. Успешно адаптировавшись к местным условиям и достигнув высокой численности, животные стали довольно быстро расселяться на север и восток. Все это повлекло за собой и рост ежегодной добычи косули — за двадцать лет она увеличилась с 1 тыс. до 22 тыс. особей (Luke, 2022).

В результате косуля встречается теперь на большей части территории Финляндии, местами достигая высокой плотности населения. Это и обеспечивает регулярные заходы животных на соседние территории Карелии и далее на восток по центральному эко-коридору в Ленинградскую и Вологодскую области (рис. 3).

Восточная Фенноскандия — регион, в котором многократно с разными целями выпускали новые виды млекопитающих. Рассмотрим примеры успешной интродукции иноземных зверей,

полностью встроившихся в структуру биоценозов Европейского Севера. К ним относятся (список составлен в соответствии с хронологией интродукции видов): ондатра (*Ondatra zibethicus* L.) (на финляндской стороне впускалась также т.н. черная морфа вида — *O. zibethica macrodon Merriam*), евразийский (европейский) (*Castor fiber* L.) и североамериканский (канадский) (*Castor canadensis* Kuhl) бобры, американская норка (*Neovison vison* Schreber), енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides* Gray), пятнистый (*Cervus nippon* Temminck) и белохвостый (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) олени.

Результаты расселения ряда видов, а также пути их перемещения подробно обсуждались нами ранее (Данилов, 1969, 1972а, 1972б, 1975, 1979, 2003, 2005, 2009, 2017; Данилов, Туманов, 1976; Данилов и др., 1979 и др.). Здесь акцент сделан на использовании интродуцентами экологических коридоров, как путей экспансии.

Ондатра и американская норка самые ранние вселенцы на территории Восточной Фенноскандии. Проследить хронологию и маршруты их расселения можно только ориентируясь на места и даты выпусков. Однако эти материалы в большинстве утрачены, более того, регистрация мест последовательного появления животных осложняется не только невероятно большим количеством водоемов разного типа на изучаемой территории, но и естественными связями этих водоемов, формирующих значительные по протяженности озерно-речные системы.

Появлению и расселению американской норки в изучаемом регионе мы обязаны главным образом многолетнему разведению ее в многочисленных звероводческих хозяйствах по всей Восточной Фенноскандии. В процессе разведения происходили побеги животных в природу, освоение ими естественной среды и повсеместное распространение (Данилов, 1969, 1972б, 1979, 2009; Данилов, Туманов, 1976; Tenovuo, 1963; Westman, 1968; Danilov, 1992).

Речные бобры. Европейского или евразийского бобра, очевидно, нельзя назвать новым видом для региона. Весте с тем, за более чем двухсотлетнее его отсутствие, здесь сформировались устойчивые саморегулирующиеся околотоводные биоценозы. С появлением бобра все их составляющие стали радикально изменяться под влиянием жизнедеятельности этого зверя.

“Лесорубная” и строительная активность этих грызунов часто доставляет много помех человеку в сфере его деятельности. Учитывая значимость бобра в природе и жизни человека, мы включили описание хода расселения обоих его видов в изучаемом регионе.

Восстановление евразийского бобра на Европейском Севере России началось с интродукции

Первые канадские бобры появились в России (в российской части Восточной Фенноскандии) в начале 1950-х годов почти одновременно — на Карельском перешейке Ленинградской обл., в южных и западных районах Карелии (Заикин, 1959; Сегаль, Орлова, 1961, Данилов, 1962, 1972а, 1975; Иванов, 1975). Произошло это в результате их расселения из Финляндии, где этих животных выпускали еще в середине 1930-х годов (Linnamies, 1956; Lahti, Helminen, 1974) (рис. 4). Расселение бобров шло на восток быстро и широким фронтом по всем трем коридорам: в Ленинградской обл. по Карельскому перешейку, в Карелии по северному Приладожью, а в северо-западной ее части по водоемам озерно-речных систем Лиекса—Лендерка, Пенинга—Волома.

В те годы было принято решение сформировать на территории Карелии резерват канадского бобра, с последующим использованием для расселения животных на Дальнем Востоке. С этой целью в южных районах Карелии было выпущено несколько небольших партий канадских бобров (Данилов и др., 2007).

После этих успешных выпусков и расселения животных по окрестным водоемам отдельные очаги обитания канадских бобров слились воедино, а затем сомкнулись с областью, населенной этими животными в результате их естественного расселения из Финляндии. Все эти процессы происходили в пределах центрального эко-коридора.

Почти в то же время европейские бобры, расселяясь вдоль Ладожского и Онежского озер, а также по внутренним водоемам центрального экологического коридора, очень быстро достигли мест обитания канадских бобров (Данилов и др., 2007).

В те годы исходной гипотезой взаимоотношений этих видов было предположение о вытеснении канадским бобром бобра европейского. Такое предположение возникло после знакомства с результатами оценки численности и динамики популяций бобров обоих видов в Финляндии (Данилов, 1975; Lahti, Helminen, 1980; Ermala *et al.*, 1989; Ermala, 1995; Lahti, 1995). По данным этих исследователей расселение и рост численности канадского бобра стали причиной сокращения и локализации очага обитания европейских бобров на юго-западе этой страны.

Однако в начале 2000-х годов, после проведения специальных исследований (Данилов и др., 2007) оказалось, что на юге Карелии происходит обратное, а именно замещение канадского бобра бобром европейским. В настоящее время в южной Карелии на значительной территории произошло замещение североамериканского вида евразийским и этот процесс, по-видимому, продолжается. Южная граница канадского бобра в некоторых местах за 20 лет отступила на 50 км к северу (рис. 4).

Не менее драматичные события происходят на севере Карелии, в северном экологическом коридоре, где в 1980-е годы в Сегежском и Беломорском районах были выпущены две партии канадских бобров. Первоначально расселение животных происходило диффузно и довольно быстро. В 1990-е годы скорость освоения животными новых мест сохранялась, но стали проявляться два вектора продвижения зверей на юго-восток: первый — северный, где их расселение шло по рекам бассейна Белого моря. В результате уже в конце 1990-х годов поселения канадских бобров были обнаружены на левых притоках р. Нюхча, у самой границы Архангельской обл., а в начале 2000-х они проникли в глубь области, где сейчас встречаются уже в 70 км восточнее административной границы Карелии (Данилов, 2009; Danilov, Fyodorov, 2016).

Второй — южный вектор — объединяет пути продвижения животных по водоемам бассейна оз. Выгозера. Расселяясь в этом направлении, канадские бобры в конце тех же 1990-х годов почти достигли Архангельской обл., а в 2005 г. их поселения обнаружены в глубине ее территории, в 25—30 км восточнее карельской границы. После того как животные миновали северный коридор в их продвижении на восток постепенно исчезает выраженность потоков расселения, и этот процесс вновь приобретает диффузный характер (Данилов и др., 2007, 2018) (рис. 4).

Самостоятельного обсуждения заслуживает ситуация с бобрами на Карельском перешейке Ленинградской обл. Здесь, через десять лет после появления канадских бобров из Финляндии, в двух районах — Всеволожском и Выборгском в 1964 г. были выпущены три партии европейских бобров. Затем в 1968 и с 1970 по 1976 гг. во всех районах Ленинградской обл., находящихся в пределах Карельского перешейка, было выпущено 135 канадских бобров. Их отлавливали здесь же на перешейке и выпускали малыми партиями по 2—12 экз.

После открытия охоты на бобров, зверей, принадлежащих к североамериканскому виду, добывали преимущественно в северо-западной части перешейка. В настоящее время ситуация с распространением видов на перешейке неизвестна, однако недавно финские биологи выявили ДНК европейского бобра на материале, собранном с кормовых площадок бобров недалеко от Раутъярви на р. Хийтоланйоки (округ Этели-Карьяла, Финляндия) (Iso-Tougu *et al.*, 2021). В конце 1950-х годов на российской части р. Хийтоланйоки (в России — р. Кокколанйоки) был добыт первый канадский бобр (Данилов, 2005). Поселения этих зверей позже регистрировались на упомянутой реке и ее притоках. Недавняя находка европейского бобра в Финляндии в непосредственной

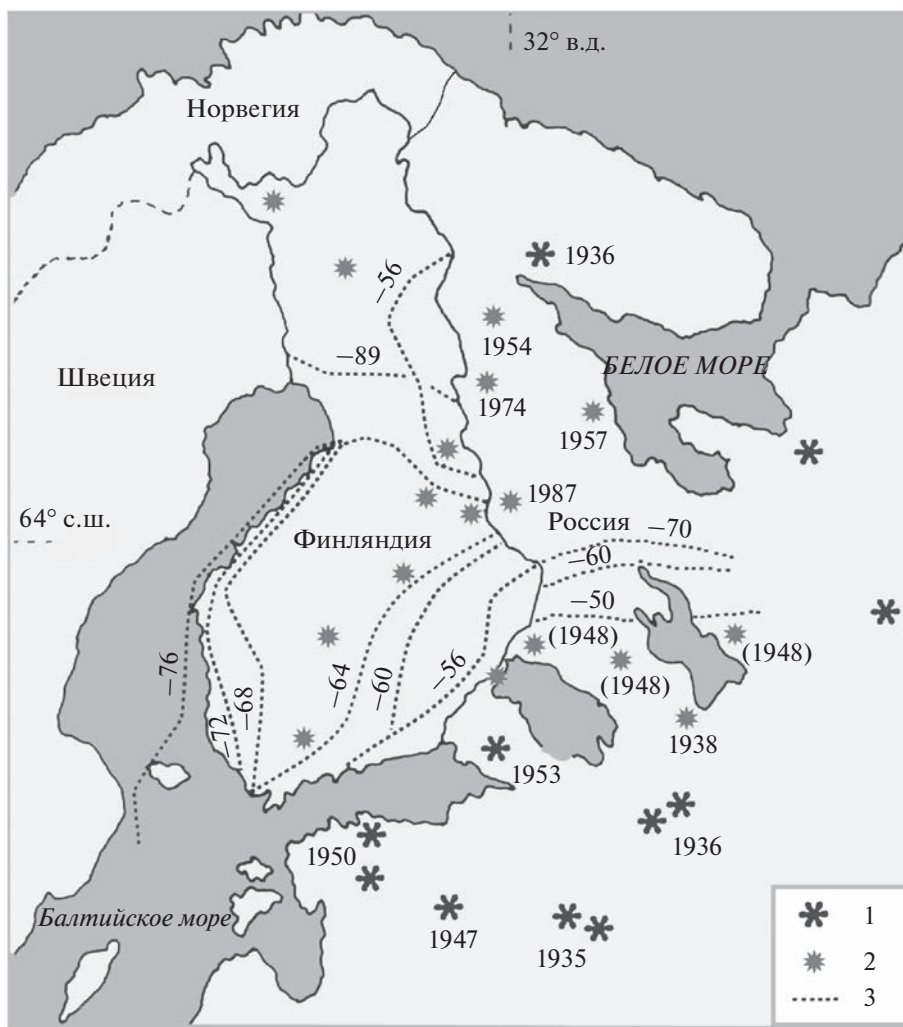


Рис. 5. Расселение енотовидной собаки в Восточной Фенноскандии: 1 — выпуски животных, 2 — встречи и добыча зверей, в скобках — год, 3 — границы распространения в разные годы (по: Лавров, 1971; Helle, Kauhala, 1987; Данилов, 2009).

близости от российской границы, заставляет предположить, что появился он с территории Карельского перешейка, что, возможно, означает “возвращение европейского бобра” в места его исконного обитания и замещение североамериканского вида.

О появлении и существовании канадских бобров за пределами южных границ Карельского перешейка можно рассуждать лишь предположительно. Река Нева не была для них препятствием при расселении на юг, об этом свидетельствуют случаи регистрации бобров в Санкт-Петербурге и в центре города, и в устье Невы, у Финского залива. Однако видовая принадлежность этих животных не установлена. Более того, в Ленинградской обл. южнее первого эко-коридора в Тосненском и в Гатчинском районах в 1969 и в 1971 гг. были выпущены 6 и 3 канадских бобров, что допускает появление животных этого вида и вблизи Санкт-Петербурга.

Таким образом, в пределах Карельского перешейка, и на прилегающих к южному эко-коридору районах, видовая принадлежность бобров не определена и требует ревизии.

Енотовидная собака. Расселение этого хищника в Восточной Фенноскандии прослежено по данным ряда публикаций (Морозов, 1953, 1970; Лавров, 1971; Данилов, 1979; Данилов и др., 1979; Helle, Kauhala, 1987; Kauhala, 1992) и многолетним наблюдениям в Карелии.

Первых 50 зверей выпустили в природу в 1936 г. в 35 км севернее ж/д станции Ефимовская (ныне Бокситогорский р-н Ленинградской обл.) (Морозов, 1970). Место выпуска находится в 160 км от административной границы Карелии, которую можно назвать южной окраиной центрального эко-коридора. Через два года после выпуска, в 1938 г. на самом юге Карелии в окрестностях д. Горное Шелтозеро был добыт первый зверек (Марвин, 1959) (рис. 5).



Рис. 6. Встречи белохвостого оленя на Карельском перешейке в 2016–2020 гг. (ведомственные материалы Комитета по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира Ленинградской области).

В 1953 г. крупную партию зверьков — 82 экз. выпустили на Карельском перешейке Ленинградской обл., в 30 км юго-западнее г. Приозерска. Однако еще раньше в 1948 г. енотовидных собак добывали значительно севернее в Приладожье, в районе оз. Янисъярви и недалеко от Петрозаводска, в окрестностях д. Шуя. В том же году еще один зверек был пойман на противоположном от Петрозаводска берегу Онежского озера, в районе пос. Пяльма (Данилов, 2009) (рис. 5). Не вызывает сомнения, что это были потомки животных из первой выпущенной партии, а расселение их шло по территории центрального эко-коридора.

Добравшись до северо-западного Приладожья, енотовидная собака проникла и в Финляндию. Произошло это, вероятно, в самом начале 1950-х годов, поскольку в середине этого десятилетия границу распространения нового вида в Финляндии проводили уже в 50–70 км вдоль государственной границы с Россией (Helle, Kauhala, 1987; 1989) (рис. 5). В дальнейшем расселение шло диффузно и довольно быстро. В результате уже в 1960-е годы енотовидная собака заселила юго-восточные губернии Финляндии, а в конце 1970-х—в 1980-е годы и всю территорию этой страны, за исключением Лапландии (Helle, Kauhala, 1987) (рис. 5).

Численность хищника в Финляндии, особенно в южных губерниях, достигла такой, что хищник стал серьезным врагом наземногнездящихся птиц. В результате енотовидных собак в Финляндии разрешили добывать круглогодично — в среднем их добывают от 115 тыс. до 180 тыс. особей в год (Luke, 2022).

Белохвостый олень. Возможность расселения и существования белохвостого оленя в Карелии обсуждалась нами ранее (Данилов, Блюдник, 1980; Данилов, 2009). Наше прежнее заключение подтверждается приводимыми здесь данными.

Белохвостый олень был завезен в Финляндию в 1934 г. Стратегия управления ресурсами диких животных в этой стране, способствовала тому, что всего через 50 лет численность белохвостых оленей превысила 60000 особей, а область распространения охватила 11 провинций страны, в том числе и юго-восточные территории, примыкающие к России. В настоящее время численность белохвостых оленей в Финляндии позволяет добывать более 70000 зверей ежегодно (Luke, 2022). В результате уже в начале 2000-х годов белохвостые олени стали появляться на Карельском перешейке, а в последние годы в Лахденпохском районе Карелии (рис. 6).

Следует ожидать постепенного распространения этих оленей по территории южного эко-коридора, расселения в пределы восточных окраин Фенноскандии, и возможно вхождения нового вида в состав териофауны Европейского Севера России.

Пятнистый олень. В пределах южного эко-коридора — на Карельском перешейке Ленинградской обл. в 1958 г. на берегу Ладожского озера, в Сосновском лесохозяйственном хозяйстве, выпустили пятнистых оленей. Благодаря регулярной подкормке и внимательной охране животные существовали здесь до 1990-х годов. Их население в годы наибольшей численности достигало 400 особей. За все годы наблюдений пятнистые олени существовали на перешейке на очень ограниченной территории. К 1996 г. их оставалось всего 40 особей (Павлов, 1999). Дальнейшая судьба неизвестна.

Таким образом, за весьма короткий период (менее 100 лет) фауна млекопитающих Восточной Фенноскандии в результате естественного расселения, а также акклиматизации зверей пополнилась 8 новыми видами. Это: ондатра, североамериканский бобр, енотовидная собака, американская норка, кабан, косуля, пятнистый и белохвостый олени. Все эти животные использовали экологические коридоры их сухопутные и водные пути и пространства для расселения по территории Восточной Фенноскандии и за ее пределы.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН № FMEN-2022-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемов А.В., Лапишин Н.В., Матанцева М.В., Симонов С.А. Изучение роли таежных коридоров восточной Фенноскандии в формировании и поддержании местной орнитофауны // Проблемы региональной экологии и географии (г. Ижевск, 7–10 октября 2019 г.). Матер. междунаrodn. научно-практической конф. (отв. ред.: И.И. Рысин). Ижевск: Издательский центр “Удмуртский университет”, 2019. С. 172–176.
- Верецагин Н.К. Глава — Копытные звери Северо-Запада России в четвертичном периоде // Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1979. С. 5–62.
- Громцев А.Н., Линдхольм Т., Литинский П.Ю., Курхинен Ю.П. Последние массивы первобытной тайги на Северо-Западе России: современное состояние и значение для сохранения охотничьих животных // Динамика популяции охотничьих животных северной Европы. Материалы IV международного симпозиума. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 212 с.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П.И. Акклиматизация и некоторые черты экологии американской норки в Карелии // Вопросы экологии и биоэкологии. 1969. Вып. 9. С. 148–158.
- Данилов П.И. Акклиматизация и некоторые черты экологии канадского бобра в Карелии // Экология. 1972а. № 5. С. 102–104.
- Данилов П.И. Звероводческие хозяйства как источники акклиматизации американской норки в Карелии // Уч. зап. ПГУ. 1972б. Т. 19. Вып. 5. Петрозаводск. С. 129–138.
- Данилов П.И. К истории распространения бобра в Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. С. 113–118.
- Данилов П.И. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лоса. М.: Наука, 1986. С. 87–104.
- Данилов П.И. Исторический обзор фауны охотничьих зверей и их исследований в Карелии // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана. Материалы международной конференции. Петрозаводск. 2003. С. 38–45.
- Данилов П.И. Итоги обследования бобровых поселений Средней и Южной Карелии // Научн. конф. по итогам работ Ин-та биолог. Карельск. фил. АН СССР за 1961 г. Петрозаводск, 1962. С. 133–134.
- Данилов П.И. Новоселы карельских лесов. Петрозаводск: Карелия, 1979. 88 с.
- Данилов П.И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 305 с.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии (экология, ресурсы, управление, охрана). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 385 с.
- Данилов П.И. Появление кабана и косули в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. 1974. С. 158–160.
- Данилов П.И. Состояние и динамика популяций ресурсных видов охотничьих зверей Карелии // Материалы III Межд. Симп. “Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы”, 16–20 июня 2002 г., Сортавала, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск, 2003. С. 49–57.
- Данилов П.И. Состояние резервата канадских бобров в Карельской АССР и его перспективы // Труды Воронежского государств. заповедника. Воронеж, 1975. Т. 1. Вып. 21. С. 105–113.
- Данилов П.И., Блюдник Л.В. О возможности акклиматизации белохвостого оленя на Северо-западе СССР // Хозяйственная деятельность и охотничья фауна. Киров. 1980. Т. 2. С. 155.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: “Наука”, 2007. 200 с.
- Данилов П.И., Панченко Д.В. Расселение и некоторые особенности экологии кабана за северным пределом его исторического ареала в европейской части России // Экология, 2012. № 1. С. 48–54.
- Данилов П.И., Панченко Д.В., Тирронен К.Ф., Федоров Ф.В., Белкин В.В. Изменение фауны млекопитающих Северной Палеарктики и динамика ареалов составляющих ее видов // Известия РАН. Серия Биологическая, 2018. № 3. С. 301–314. <https://doi.org/10.7868/S0002332918030074>

- Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 164 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
- Заикин А.Г. Бобры в Ленинградской области // Охота и охотничье хозяйство. 1959. № 6. С. 23.
- Иванов П.Д. Кабаны под Ленинградом // Наша охота. — Вып. 2. Л.: Лениздат, 1962. С. 445–447.
- Иванов П.Д. Канадский бобр на Карельском перешейке Ленинградской области // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж, 1975. Т. 1. Вып. 21. С. 114–120.
- Иностранцев А.А. Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. СПб, 1882. 241 с.
- Курхинен Ю.П., Громцев А.Н., Данилов П.И., Крышень А.М., Линден Х., Линдхольм Т. Особенности и значение таежных коридоров в Восточной Фенноскандии // Труды Карельского научного центра Российской академии наук “Зеленый пояс Фенноскандии”. Петрозаводск. 2009. № 2. С. 16–23.
- Лавров Н.П. Итоги интродукции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в отдельные области СССР // Учен. записки Моск. гос. заоч. пед. ин-та. 1971. Вып. 29. С. 101–160.
- Макарова О.А. Размещение копытных зверей в Мурманской области в начале ХХI в. // Поведение, экология и эволюция животных: монографии, статьи, сообщения/ под общ. ред. В.М. Константинова. Рязань: НП “Голос губернии”, 2011. Т. 2. С. 185–195.
- Марвин М.Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Государственное изд-во Карельской АССР, 1959. 238 с.
- Морозов В.Ф. Акклиматизация уссурийского енота (*Nyctereutes procyonoides*) как пример успешного преобразования фауны пушных зверей европейской территории СССР // Зоол. журн. 1953. Т. 32. Вып. 3. С. 524–533.
- Морозов В.Ф. Енотовидная собака // Охотничьи звери и их промысел. М., 1970. С. 78–84.
- Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 14–15.
- Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. III. Копытные. Киров: Волго-Вятское книжн. изд-во, 1999. 667 с.
- Русаков О.С. Динамика численности и ареал кабана в северо-западных областях европейской части СССР // Материалы конф. Всесоюз. научн.-исслед. ин-та охотн. звероводства. Вопросы экологии. Киров, 1972. Ч. II. С. 123–126.
- Русаков О.С. Распространение, ресурсы и хозяйственное использование копытных в северо-западных областях европейской части СССР // Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий. М. 1969. С. 149–169.
- Русаков О.С. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. С. 63–293.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 207 с.
- Сегаль А.Н., Орлова С.А. Появление бобров в Карелии // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 10. С. 1580–1583.
- Семенов–Тянь-Шанский О.И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 177–216.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Лесная промышленность, 1979. 231 с.
- Соколов И.И. Копытные звери. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. I. Вып. 3. Издательство АН СССР: Л., 1959, 640 с.
- Тимофеева Е.К. Косуля. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 224 с.
- Тимофеева Е.К. Очерки экологии млекопитающих. Отряд парнокопытные // Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1970. С. 270–322.
- Тимофеева Е.К. К экологии кабана в лесостепных дубравах Белгородской области // Бюллетень МОИП, отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 5. С. 23–34.
- Danilov P.I. Introduction of North American semiaquatic mammals in Karelia and consequentance of it for aboriginal species // Semiaquatische Säugetiere (1992). Wiss. Beitr. Univ. Halle. 1992. P. 267–276.
- Danilov P.I., Fyodorov F.V. The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia // Russian J. Theriology. 2016. V. 15. № 1. P. 43–48. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.15.1.07>
- Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E., Sulkava S. Occurrence and spread of the wild boar (*Sus scrofa*) in eastern Fennoscandia // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1982. V. 58. P. 39–47.
- Ermala A. Reglering och Vård av Bäverstammen i Finland // The Third Nordic Beaver Symposium 15.–17.9. 1992. Helsinki. 1995. P. 17–20.
- Ermala A., Helminen M., Lahti. S. Some aspects of the occurrence, abundance and future of the Finnish beaver population // Suomen Riista. 1989. № 35. P. 108–118.
- Ermala A. Villisika (*Sus scrofa*) // Riistan jäljille / Eds. H. Linden, M. Hario, M. Wikman. Helsinki: Oy Edita ab, 1996. P. 94–96.
- Helle E., Kauhala K. Supikoiran elinikä ja lisääntymisteho Suomessa (Summary: Age structure and reproductivity of the racoon dog population in Finland) // Suomen Riista. Helsinki, 1989. № 35. S. 119–128.
- Helle E., Kauhala K. Supikoiran leviämishistoria ja kantojen nykytila Suomessa (Summary: Distribution history and present status of the racoon dog in Finland) // Suomen Riista. 1987. № 34. P. 7–21.
- Iso-Touru T., Tabell J., Virta A., Kauhala K. A non-invasive, DNA-based method for beaver species identification in Finland // Wildlife Biology. 2021. № 3. P. 1–5. <https://doi.org/10.2981/wlb.00808>
- Kangas V.-M., Kvist L., Kholodova M., Nygren T., Danilov P., Panchenko D., Fraimout A., Aspi J. Evidence of post-glacial secondary contact and subsequent anthropogenic influence on the genetic composition of Fennoscandian moose (*Alces alces*) // J. Biogeography. 2015. V. 42. Issue 11. P. 2197–2208. <http://wileyonlineli->

- brary.com/journal/jbi 1.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12582>
- Kauhala K., Helle E. Supikoirakannan runsauteen vaikuttavista tekijöistä Suomessa (Summary: Factors affecting the size of raccoon dog populations in Finland) // Suomen Riista. Helsinki, 1992. V. 39. S. 102–110.
- Kjellander P., Hewison A.J.M., Liberg O., Angibault J.M., Bideau E., Cargnelutti B. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies // Oecologia, 2004. № 139. P. 478–485.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1529-z>
- Kopatz A., Eiken H.G., Hagen S.B., Ruokonen M., Rodrigo E.-S., Schregel Ju., Kojola I., Smith M.E., Warttinen I., Aspholm P.E., Wikan S., Rykov A.M., Makarova O., Polikarpova N., Tirronen K.F., Danilov P.I., Aspi J. Connectivity and population subdivision at the fringe of a large brown bear (*Ursus arctos*) population in North Western Europe // Conservation Genetics. 2012. V. 13. Number 3. P. 681–692.
<https://doi.org/10.1007/s10592-012-0317-2>
- Lahti S. Bäckerns Utbredning i Finland från 1980-talet fram till idag // The 3rd Nordic Beaver Symposium (15.–17.09.1992). Helsinki. 1995. P. 41–43.
- Lahti S., Helminen M. Suomen majavien istutushistoriasta ja kannan levinneisyys 1960-luvulla (History of reintroductions and present population status of the beaver in Finland) // Suomen Riista. 1969. № 21. P. 67–75.
- Lahti S., Helminen M. The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland // Acta theriol. 1974. V. 19. № 1–13. P. 177–189.
- Lahti S., Helminen M. Suomen majavien levinneisyyden muutokset vuosina 1965–1975 // Suomen Riista. 1980. № 27. P. 70–77.
- Linden H., Danilov P., Gromtsev A., Helle P., Ivanter E., Kurhinen J. Large-scale corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // Wildlife Biology. 2000. № 6. P. 179–188.
<https://doi.org/10.2981/wlb.2000.007>
- Ling H. Metsäse (Sus scrofa) areaalipiiri muutused Nõukoguole Baltimaadel viimastel sajanditel [Changes in the distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the Soviet Baltic region during the last century]. Loodusuurijate Lelsti Aastaraamat. 1955. № 48. P. 176–200.
- Linnamies O. Majavien esiintymisestä ja niiden aiheuttamista vahingoista maassamme // Suomen Riista. 1956. V. 10. P. 63–86.
- Luke, 2022. Wildlife statistics – <https://www.luke.fi/en/statistics>.
- Nygren K., Danilov P., Nygren T. The dynamics and management of North European Moose // Труды VI Межд. симп. по лосю “Лось в девственной и измененной человеком среде”. Якутск, 2008. С. 93–99.
- Ruha L., Kunnasranta M. Suomen villisikakanta tammi-kuussa 2021. Luonnonvara-jabiotalous tutkimus 21/2021. Helsinki: Luonnonvarakeskus, 2021. 16 s.
- Ruha L., Kunnasranta M. Suomen villisikakanta tammi-kuussa 2022. Luonnonvara-jabiotalous tutkimus 15/2022. Helsinki: Luonnonvarakeskus, 2022. 19 s.
- Siivonen L. Peuran suvun levinneisyys ja rodut // Suomen Luonto. 1972. № 31. P. 218–3–233.
- Tenovuo R. Minkki saaristoalueilla // Suomen riista. Helsinki, 1963. N 16.
- Ukkonen P., Mannermaa K., Nummi P. New evidence of the presence of wild boar (*Sus scrofa*) in Finland during early Holocene: Dispersal restricted by snow and hunting? // The Holocene. 2015. V. 25(2). P. 391–397.
<https://doi.org/10.1177/0959683614557575>
- Westman K. Minkkin ja vesikon ecologiasta // Suomen riista. 1968. № 20. S. 50–61.

East Fennoscandian Ecological Corridors and Their Role in the Formation of the Modern Mammal Fauna of the Region

P. I. Danilov^{1, #}, D. V. Panchenko¹, and F. V. Fyodorov¹

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (IB KarRC RAS),
 Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

[#]e-mail: pjotr.danilov@mail.ru

The article deals with the functioning of ecological corridors as passages to central regions of Eastern Fennoscandia for mammals characterized by population oscillations, high migratory activity, and the consequential dispersal beyond the historical distribution ranges (wild boar, roe deer). We also discuss the invasions of new species in Eastern Fennoscandia as a result of introductions and natural dispersal (muskrat, American mink, Canadian beaver, racoon dog, white-tailed and sika deer).

Keywords: ecological corridors, mammal fauna, new species, Eastern Fennoscandia, invasive species, introductions, distribution range