

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ  
КАК ОСНОВА УПРАВЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТЬЮ

Г.А. Соколов\*

*Приводится анализ подвидовых популяций – саянского и тунгусского соболей, показана динамика их половой и возрастной структур, выявлены закономерности соотношения полов в возрастных классах, у разных генераций и в макрогруппах. На основе построенных моделей дана взаимосвязь популяционных показателей. Обосновывается, что флуктуации половой и возрастной структур обусловлены комплексом факторов, приоритетное значение в котором принадлежит биологическому своеобразию различных популяций.*

Проблема управления численностью охотничьих животных – одна из важнейших в ресурсопользовании. Задача заключается в том, чтобы поддерживать популяции на эксплуатационно высоком уровне. Решение проблемы многими исследователями [29, 31, 32, 7, 10, 6, 8, 5] представляется далеко неоднозначно. Н.Н. Граков, например, полагает, что в популяциях лесной куницы необходим усиленный пресс на сеголетков и селекционный отстрел; многоаспектную систему для группы животных разработал В.В. Дежкин. Составной частью названной проблемы, по нашему мнению [27, 22, 19, 21, 25], следует считать разработку научных основ управления репродуктивным потенциалом путем направленного структурного изменения в популяциях. Возможность этого видится в экологически обоснованных технологиях воздействия на популяции в процессе промыслового прессы, которые были бы идентичны естественным процессам элиминации и выживаемости в популяциях. Это возможно только при условии углубленного изучения экологии совокупностей особей, выявления закономерностей функционирования в популяциях разных половых и возрастных групп, особей различных возрастных классов и генераций. Следуя теоретическим разработкам С.С. Шварца [31, 32], Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.В. Яблокова, Н.В. Глотова, В.Н. Большакова, Б.С. Кубанцева о неоднозначности роли особей различных возрастных групп в популяциях некоторых видов животных, представляется возможным выявить и дать научное объяснение закономерностям динамики половой и возрастной структур в популяциях соболя.

**Материалы и методики исследований.** Научная работа охватывает период с 1962 по 1992 годы. Изучались саянский и тунгусский подвиды [14], или две популяции енисейского подвида [2], размещенные в Западном Саяне и в северной части Енисейского края (Подкаменная Тунгуска). В Западном

Саяне исследования продолжались 11 лет, в бассейне нижнего течения Средней Тунгуски - 12 лет. Изучено размножение 5364 самок, питание и упитанность 27949 особей. Непосредственно автором определен возраст 5120 соболей из западносаянской и 3855 из среднетунгусской популяционных группировок. Эксперимент, суть которого заключалась в полном отстреле соболя на относительно изолированном участке, позволил идентифицировать промысловые пробы с природной популяцией [Соколов, 1979]. Возрастная дифференциация проб устанавливалась по слоистой структуре цемента клыка [9].

Гипотеза о равенстве численности самок и самцов в пробе в целом и макро- и микрогруппировках проверялась с помощью статистики [3]. Подробнее методический подход изложен в нашей работе [23]. Наличие достоверных неоднородностей в соотношении особей разного возраста устанавливалось на основе критерия согласия  $\chi^2$ . Использовалась техника расчета, предложенная С.А. Айвазяном и др.[1]. Зависимость числа прохолоставших самок от количества самцов исследовалась методами корреляционного и регрессионного анализа. При составлении уравнений, описывающих интенсивность размножения соболя, анализировались значения  $R^2$  – коэффициента детерминации, значения статистики  $t$  - критерия Стьюдента для проверки гипотезы равенства нулю коэффициентов регрессии, значения статистики  $F$  – критерия адекватности модели, дисперсионные таблицы, остатки, доверительные интервалы.

**Результаты и обсуждение.** Половая и возрастная дифференциация являются основными популяционными параметрами, определяющими скорость размножения и численность. Исследования свидетельствуют, что соболу при третичном соотношении полов [29] свойственно два значения [20, 23,]. После одних репродуктивных циклов отмечается равное количество особей разного пола, после других - преобладают самцы. Для рассмотренных нами популяционных группировок характерна изменчивость этого параметра (рис. 1). Частота колебаний у разных совокупностей, по существу, одинакова, с той лишь разницей, что в более многочисленной (саянской) группировке превышение самцов ( $t > 2$ ) достигает больших величин. В 50% случаев это сопряжено с преобладанием их в приросте. В совокупности с адаптированно большой численностью механизм регуляции полов в приплоде направлен на воспроизведение и сохранение большего количества самцов. Неоднозначность данного параметра свидетельствует также о том, что разным фазам динами-

\* © Г.А. Соколов, Красноярский государственный университет, 2003.

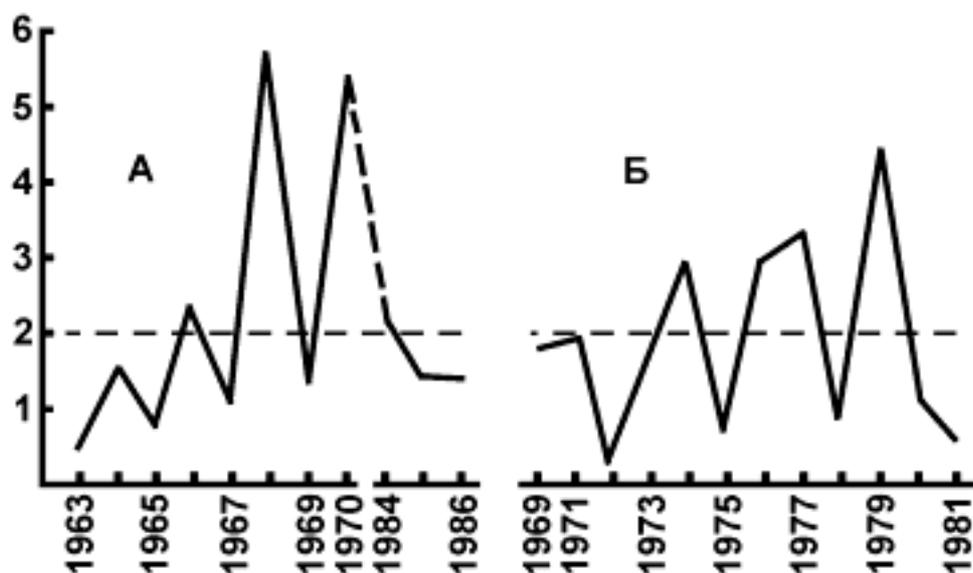


Рис. 1. Число случаев превышения особей одного пола над другими при третичном соотношении: а – западносибирская ( $n=5120$  шт.), б – среднетунгусская ( $n=3855$  шт.) группировки ( $t$  – относительная разность ожидаемой и реальной численности одного из полов;  $t > 2$  свидетельствует о достоверности различий)

ки численности свойственно специфическое соотношение полов. Последнее позволяет отнести соболя к группе млекопитающих, для которых характерно неустойчивое [4] третичное соотношение полов.

В популяциях соболя правомерно выделение трех количественно и качественно неравнозначных группировок [22]. К первой, наиболее многочисленной, следует относить самок и самцов сеголетков и самцов второго возрастного класса\* т.е. неполовозрелых особей.

Вторая макрогруппа, которую мы называем воспроизводительной (ВГ), включает самок 1+ - 7+ и самцов 2+ - 8+ лет. Третья, незначительная по численности, представлена старыми особями. Половая дифференциация свойственна всем макрогруппам. Среди неполовозрелых особей самцы преобладают в подавляющем большинстве временных периодов, особенно в южной популяционной группировке с высокой численностью. У северной, с адаптированной малой численностью, отношение полов 1:1 столь же обычно, как и преобладание самцов. В ВГ количество самцов и самок, как правило, одинаково, хотя на севере в некоторых случаях преобладают самки, что является следствием их большого представительства в приросте. Среди старых особей преобладают самцы.

Соотношение самок и самцов в различных возрастных классах преимущественно 1:1, но в отдельные периоды преобладают самцы, реже самки. Причем в средневозрастных классах, особям которых принадлежит основная роль в воспроизведении потомства, изменчивость соотношения полов больше. Качественное разнообразие полов обеспечивает возможность создания разновозрастных половых пар, что увеличивает гетерогенность популяции. Выявленная неоднозначность соотношения полов в возрастных классах объясняется численностью популяции, что обуславливает неодинаковую программу формирования половой структуры.

Особям разных генераций в возрастных классах присущи те же варианты соотношения полов [25]. У некоторых генераций оно одинаково во всех возрастах, в других в отдельных возрастных классах один пол преобладает над другим. В редких случаях постоянные значения прослеживаются в течение нескольких временных циклов, независимо от различий трофической ситуации. Особенностью северного сообщества стало то, что в нем равное количество особей разного пола встречается в большем количестве генераций. Констатация сказанного позволяет считать, что у разных генераций соболя, так же как у некоторых других млекопитающих [25], формируется специфическая половая структура.

Важнейший элемент демографии популяции соболя – возрастная структура [27, 22, 37, 19, 23, 38]. Для популяции данного вида свойственно большое число возрастных классов, устойчивое количественное превышение младших возрастов над старшими, временная динамика возрастного распределения. Возрастная структура изменяется по сложному закону. Суммарные многолетние данные свидетельствуют, что возрастное распределение имеет вид тангенсоидальной кривой (рис. 2). Наибольший наклон отмечается между 1-м

\* Под возрастным классом мы понимаем самок и самцов одного возраста. Возрастные группы – самки и самцы одного класса.

и 2-м возрастными классами, затем скорость убывания особей уменьшается. Выявляются некоторые популяционные особенности. У среднетунгусской группировки в диапазоне молодых возрастных групп кривая более крутая, что указывает на большую скорость убывания. Напротив, для западносааянской группировки, характеризующейся более высокой численностью, свойственна меньшая скорость убывания в молодом возрасте по сравнению со старыми возрастными классами. Достоверность различий дает основание считать, что северная разреженная совокупность особей отличается большим удельным весом самок и самцов средневозрастных классов. Сходный характер гистограмм распределения свойствен как для самок, так и для самок. Разница лишь в том, что кривые, характеризующие распределение самок, более крутые, т.е. имеет место большая интенсивность их убыли.

Временная динамика возрастного распределения характеризуется большим качественным разнообразием [19, 23]. В некоторые временные периоды, перед уходом популяции в состояние покоя накануне нового репродуктивного цикла, возрастное распределение имеет экспоненциальную зависимость, в другие – соотношением возрастов характеризуется вогнутыми или выпуклыми кривыми. Указанная неоднозначность свидетельствует о разной специфике скорости убывания на анализируемых этапах функционирования популяций. Достоверные различия временного возрастного распределения обнаруживаются среди половых групп как в отдельности, так и в совокупности. Такой вывод подтверждается статистическими гипотезами [23] с высокой степенью вероятности (0,95).

В ВГ возрастное распределение характеризуется убывающей функцией, причем, графически выраженная, она

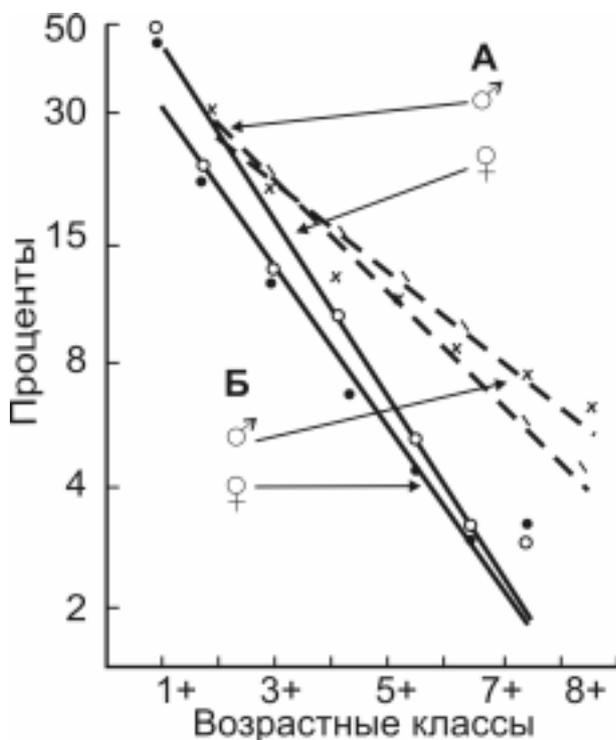


Рис. 3. Возрастное распределение самок и самцов в воспроизводительной группе у западносааянской (А) и среднетунгусской (Б) группировок

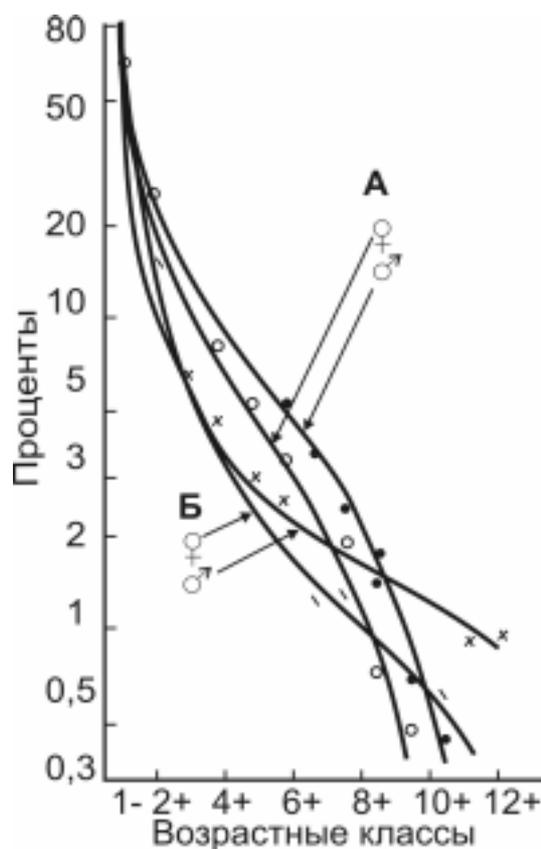


Рис. 2. Распределение возрастных групп у западносааянской (А) и среднетунгусской (Б) группировок (количество самок и самцов соответственно – 2276 и 2843 и 1778 и 2077 шт.). Суммированные данные за 11 и 12 лет соответственно

более пологая для самцов, чем для самок (рис. 3). Как правило, в возрасте 2 – 3 лет относительное обилие полов в группах одинаково, существенные различия выявляются в старших возрастах. Возрастная структура у самок и самцов среднетунгусской популяционной группировки не отличается от таковой в западносааянской, что свидетельствует об однозначности закономерности.

Временной аспект возрастного распределения в популяции соболя Западного Саяна указывает на динамический характер полового и возрастного состава ВГ. Выявленные неоднородности служат следствием изменения структуры популяции в целом. Наиболее отчетливо выделяются те временные значения, для которых отклонения от среднего было результатом повышения среднего возраста самок. В этом случае происходит сдвиг распределения в сторону старших возрастов. Показатели эти сопряжены со сравнительно незначительным приростом в предшествующие годы. В северных условиях состав ВГ более стабилен: временные различия наблюдаются только среди самок, а среди самцов не обнаруживаются. Исследования демографии ВГ позволяет говорить о большей стабильности возрастного распределения по сравнению с таковым в популя-

ции в целом. Есть также основания считать, что существуют пороговые значения, в которые укладываются все временные показатели возрастного распределения в ВГ. Распределение вне данной нормы будет означать, что в популяции произошли изменения, вызванные антропогенным воздействием на совокупность или среду обитания.

Анализ возрастного распределения в популяции позволяет свидетельствовать о существовании наиболее высокой смертности у особей до 2 лет и старше 8. В численно высокой совокупности выживаемость меньше. У молодых особей разного пола этот показатель существенно не различается. Начиная со средне-возрастных классов, отмечается устойчивая тенденция превышения количества самцов над самками, которая к старшим возрастам усиливается вне зависимости от обилия особей в популяции. V.D. Hawley, F.E. Newby [36] считают последнее следствием высоких энергетических затрат у самок в связи с воспроизведением потомства, что они установили на примере американской куницы. Наши исследования подтвердили это на примере соболя.

Таким образом, рассмотренные демографические параметры характеризуются разной степенью изменчивости и стабильности. К числу более непостоянных можно отнести третичное соотношение полов, отношение самок к самцам в возрастных классах, временное возрастное распределение в совокупности в целом. Стабильными есть основания назвать такие параметры, как соотношение полов в макрогруппах неполовозрелых особей и старых, отношение самок к самцам и возрастное распределение в ВГ. В значительной мере стабильность параметров половой и возрастной структур зависит от численности населения – в более многочисленной совокупности изменчивость больше.

Причины количественных изменений в популяциях млекопитающих оцениваются неоднозначно. Ряд теорий связывает этот процесс с физическими и биоценологическими факторами среды, либо с факторами, зависящими от численности популяции [30, 17, 11, 15, 16, 13, 34, 31, 32, 12]. Соболю, как и другим животным, присущи флуктуации численности, в значительной степени обусловленные временной неоднозначностью репродуктивного потенциала. Колебательный процесс последнего – следствие влияния ряда факторов, принципиально отличающихся друг от друга механизмами воздействия на отдельные параметры популяции. Достаточно определенно обозначаются модифицирующий и регулирующий факторы.

Модифицирующим фактором репродуктивного потенциала у соболя служит корм, а точнее – кормообеспеченность особей ВГ в период, когда популяция находится в состоянии покоя перед новым репродуктивным циклом. Исследования свидетельствуют о достаточно четкой зависимости репродуктивного потенциала от обилия основных компонентов пищи соболя зимой и весной [22, 21, 25].

Вместе с тем, сводить процесс динамики репродуктивного потенциала лишь к трофическому фактору было бы упрощением. Механизм регуляции более сложен и является следствием воздействия комплекса факторов, к числу которых следует отнести структуру ВГ, в частности соотношение в ней самок и самцов [26, 25, 18]. Оценка связи между количеством прохолоставших самок, с одной стороны, и соотношением полов в популяциях, запасом корма и другими популяционными параметрами - с другой, показала, что на интенсивность размножения а именно, на самок, принимающих участие в гоне, воздействуют несколько факторов. Их проявление в популяциях, характеризующихся неодинаковой численностью, неоднозначно. Отличительная черта данных о репродуктивных процессах - большая вариация числа прохолоставших самок ( $P_t$ ) и доли половозрелых самцов ( $Q_t$ ) в среднетунгусской популяционной группировке по сравнению с западносибирской (табл. 1). Увеличение вариации наблюдается на фоне примерно равных средних показателей удельного веса прохолоставших самок. Средние уровни количества половозрелых самцов, напротив, очень различаются при равных дисперсиях для популяции. Причем доля половозрелых самцов в западносибирской популяции в среднем в 2 раза больше, чем в среднетунгусской.

Приведенные данные позволяют предположить, что репродуктивная активность самок относительно независима от количества половозрелых самцов. Эта гипотеза проверялась методами корреляционного и регрессивного анализов для числа прохолоставших самок в текущем году ( $P_t$ ), рассматриваемого в качестве зависимого показателя от обеспеченности кормом ( $K_t$ ), количества самцов ( $Q_t$ ) и числа прохолоставших самок в предыдущем году ( $P_{t-1}$ ). Важное значение для оценки этой связи имеют матрицы парных коэффициентов корреляции, а именно первая строка матрицы, характеризующая зависимость числа прохолоставших самок от остальных переменных (табл. 2). Отмечается положительная (прямая) связь этого показателя с численностью прохолоставших самок в предыдущем году и количеством половозрелых самцов текущего года. Для западносибирской популяции авторегрессионная зависимость между исследуемыми параметрами оказывается определяющей. Существенны также переменные  $Q_t$  и  $K_t$ .

Для среднетунгусской группировки  $t$ -статистики коэффициентов регрессии - имеют следующие значения:  $t_{P_{t-1}}=0,36$ ,  $t_{Q_t}=1,73$ ,  $t_{K_t}=1,51$ . Ниже критического уровня, равного 1,37, на 10%-м уровне значимости оказывается статистика  $t_{P_{t-1}}$ . Отсюда следует, что переменную  $P_{t-1}$  – количество прохолоставших самок в предыдущем году - можно исключить из уравнения без существенной потери для предсказания числа прохолоставших самок в текущем году. Следовательно, для западносибирской популяции интенсивность размно-

Параметры репродуктивного потенциала и корм

Западносибирская популяция				Среднетунгусская популяция			
Год	Проходившие самки, %	Половозрелые самцы, %	Корм, балл	Год	Проходившие самки, %	Половозрелые самцы, %	Корм, балл
1964	60,0	47,4	3,0	1971	34,0	27,9	3,5
1965	51,0	27,2	3,0	1972	56,0	29,2	2,5
1966	50,0	49,2	2,0	1973	46,0	23,2	1,5
1967	57,5	47,4	2,0	1974	80,0	23,1	2,0
1968	43,5	39,6	2,0	1975	43,0	20,0	3,0
1969	65,0	48,3	1,0	1976	59,2	19,7	1,5
1970	46,0	32,6	4,0	1977	69,0	37,4	1,5
1984	29,0	48,2	2,5	1978	51,0	21,5	1,5
1985	40,4	49,5	3,5	1979	43,0	46,8	2,5
1986	27,3	21,8	3,0	1980	10,0	12,3	3,0
-	-	-	-	1981	19,0	7,9	2,0
Среднее (x)	47,0	41,1	2,7	-	48,6	24,1	2,4
±d	12,6	10,3	0,9	-	21,8	11,4	0,5
c.v.%	27	25	33	-	45	47	

Таблица 2

Парные коэффициенты корреляции для западносибирской (вверху) и среднетунгусской (внизу) популяций

Переменные	$P_t$	$P_{t-1}$	$Q_t$	$K_t$
$P_t$	1	0,52 0,26	0,38 0,46	- 0,43 - 0,48
$P_{t-1}$	-	1	- 0,22 0,31	0,15 - 0,05
$Q_t$	-	-	1	- 0,42 - 0,00

жения в текущем году существенно зависит от доли проходивших в предыдущем. У среднетунгусской популяции этого эффекта не обнаружено. Наилучшая регрессионная зависимость для среднетунгусской популяции дает коэффициент множественной корреляции  $R=0,66$  и значимость модели на 14%-м уровне. Для западносибирской популяции коэффициент множественной корреляции равен 0,82 со значимостью на 7%-м уровне. Все включенные в анализ переменные являются существенными при построении прогноза репродуктивного потенциала. Можно свидетельствовать, что в популяции, характеризующейся более высокой численностью, интегральные связи сильнее, чем в разреженной.

Одна из проблем при прогнозировании числа проходивших самок - объективное выделение ВГ. Было рассмотрено пять формальных вариантов ее обозначения с последующей оценкой воспроизводственного процесса и сравнением его с натурными наблюдениями. Соотношение полов в этих вариантах было следующим: в первом - самки 1+ - 7+, самцы - 2+ - 8+ лет, во втором - 2+ - 7+ и 2+ - 8+, в третьем - 1+ - 7+ и 1+ - 8+, в четвертом - 2+ - 7+ и 1+ - 8+ соответственно, в пятом - к группе самок 2+ - 7+ лет добавлялась половина особей одного года и к группе самцов 2+ - 8+ лет - половина группы соболей одного года. Численность самок делилась на общее количество особей в группах и тем самым определялась доля самок в репродуктивно активных возрастах. Эти пять коэффициентов, отражающие соотношение полов в ВГ, составляли набор значений для переменных  $P^1, \dots, P^5$ , корреляционные матрицы которых вместе с показателем количества проходивших самок ( $P$ ) для популяций приведены в табл. 3.

Следует отметить отрицательную корреляцию доли проходивших самок и соотношения полов в ВГ в любых вариантах для среднетунгусской популяции. Для западносибирской же отрицательная связь между количеством проходивших самок в текущем году и соотношением полов имеет место только для первого варианта. Этот коэффициент корреляции достоверно не отличается от нуля и в комплексе с основными переменными -  $P_{t-1}$  - число проходивших самок в предыдущем году,  $K_t$  - показатель обеспеченности

Парные коэффициенты корреляции показателей половой структуры для западносибирской (вверху) и среднетунгусской (внизу) популяций

Переменная	$P_t$	$P_t^1$	$P_t^2$	$P_t^3$	$P_t^4$	$P_t^5$
$P_t$	1	-0,04 -0,62	0,30 -0,72	0,34 -0,59	0,46 -0,58	0,36 -0,68

кормом,  $Q_t$  – количеством самцов в популяции,  $P_t^{(1)}$  – доля самок (соотношение полов) в ВГ - играет важную роль для предсказания количества прохолоставших самок.

Корреляционный и регрессионный анализы позволили определить набор главных переменных для каждой популяции при предсказании доли прохолоставших самок. Удалось однозначно установить приоритетность соотношения полов, вычисленного по первому варианту для предсказания количества прохолоставших самок в текущем году. Другие варианты выделения ВГ приводят к существенному снижению качества прогноза числа самок с желтыми телами. Тот факт, что существенной оказалась переменная, имеющая наименьший коэффициент корреляции с долей прохолоставших самок, обусловлен, по-видимому, особенностью взаимосвязей показателя соотношения полов с другими показателями. Доля половозрелых самок в текущем году коррелирует с количеством прохолоставших самок прошлого года, которая в свою очередь оказывается необходимой переменной во всех вариантах вычислений. Из первоначально включенных в анализ переменных только  $Q_t$  – долю половозрелых самцов – можно исключить из рассмотрения, поскольку этот показатель дублирует  $P_t^{(1)}$ . Переменная  $P_{t-1}$  – существенна всегда.

Итак, для западносибирской популяции адекватной оказалась модель  $P_t = 0,85P_{t-1} + 0,42Q_t - 7,01 K_t + 199,0 P_t^{(1)} - 98,2$ , для которой  $R^2=0,81$ . Рис.4 иллюстрирует соотношение между фактическими и предсказанными значениями доли прохолоставших самок. Для среднетунгусской, напротив, для 5%-го уровня значимости все коэффициенты регрессии достоверно неотличимы от нуля во всех возможных моделях, кроме модели  $P_t=108,8 - 148,8 P_t^{(1)}$  с  $R^2=0,52$ . На рис.5 приведен график этой зависимости.

Таким образом, особенности взаимосвязи популяционных показателей репродуктивных процессов в двух группировках состоят в следующем. В западносибирской, характеризующейся высокой численностью, число прохолоставших самок определяется всем набором переменных, т.е. интенсивность размножения в текущем году существенно зависит от доли прохолоставших самок в предыдущем. Наравне с инерционными механизмами важную роль играет количество самцов и кормовые условия. Интегральные связи между рассматриваемыми

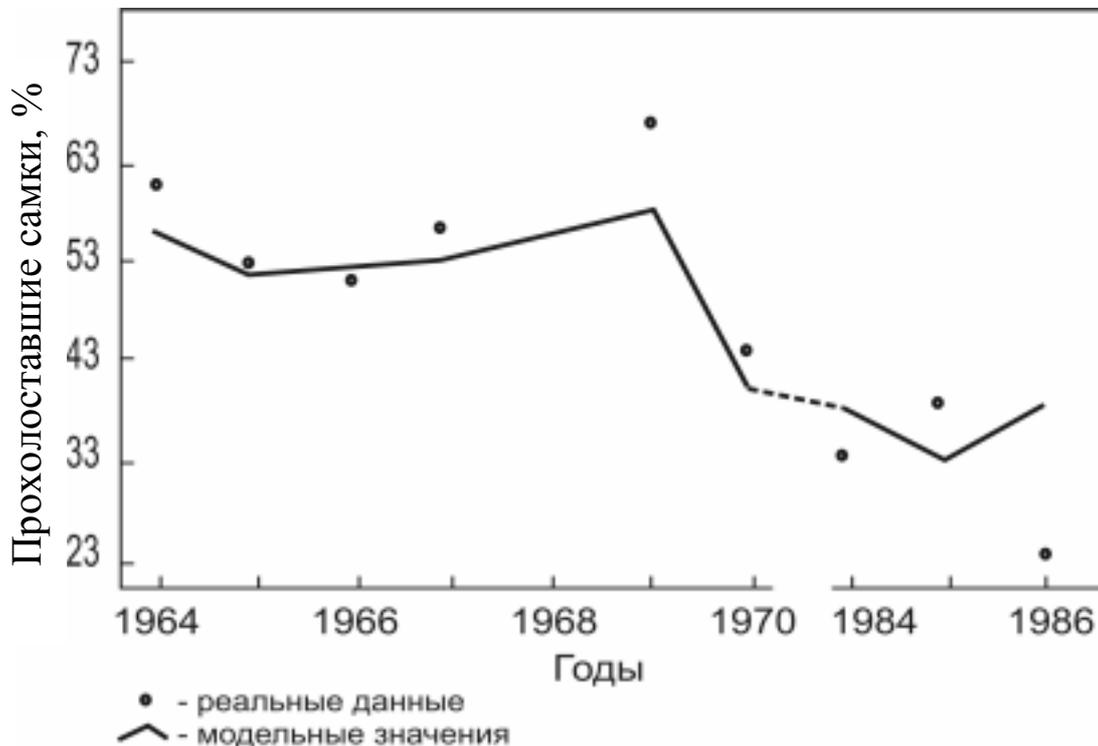


Рис. 4. Соответствие предсказанных по модели и фактических значений доли прохолоставших самок для западносибирской популяции

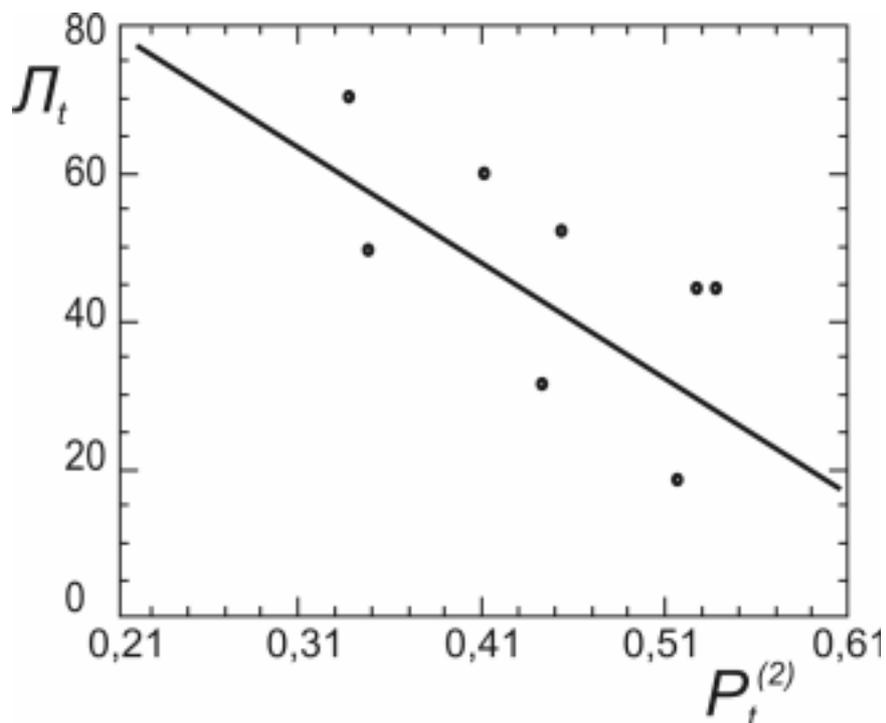


Рис. 5. График зависимости прохолоставших самок от коэффициента соотношения полов ( $P_t^{(2)}$ ) для среднетунгусской популяции

переменными сильнее. В среднетунгусской популяции, которой свойственна меньшая численность, число прохолоставших самок в текущем году в значительно большей степени обусловлено половой структурой ВГ и относительно независимо от числа прохолоставших самок в прошлом году. При этом определяющее значение имеют самки 2+ - 7+ лет, в то время как для западносибирской - самки 1+ - 7+ лет. Выявленные различия свидетельствуют, что для оценки репродуктивного потенциала популяций соболя требуется тем больше популяционных параметров и других факторов, чем выше численность населения популяции.

Установленная закономерность зависимости числа прохолоставших самок от количества половозрелых самцов может быть объяснена возникающей конкуренцией за самок, приводящей к нарушениям процесса спаривания и оплодотворения. Такое явление отмечено И.А. Шиловым [33] в искусственных популяциях грызунов.

Популяции соболя – сложные функциональные системы состоящие из изменяющихся во времени макро- и микрогруппировок. Роль этих группировок в популяции неравнозначна. Наибольшее популяционное значение принадлежит ВГ особей. Половая и возрастная структуры последней - индикатор состояния популяции.

Флуктуации половой и возрастной структур обусловлены комплексом факторов, приоритетное значение в числе которых имеет биологическое своеобразие различных популяционных группировок. Совокупности с адаптированно меньшим численным представительством, в отличие от группировок с большим обилием населения, характеризуются другим уровнем гомеостатических реакций и типом динамики численности.

Репродуктивный потенциал в эксплуатируемых популяциях соболя считается интегральным показателем условий среды и проявлением внутривидовых механизмов. Одним из основных модифицирующих факторов воспроизводственного процесса служит кормообеспеченность в период покоя популяции перед новым репродуктивным циклом. Вместе с тем интенсивность процесса размножения трансформируется через половую и возрастную структуры. Структурное построение ВГ выступает как внутривидовой фактор, проявляющийся на уровне иерархии и реакции напряжения, и играет роль механизма регуляции плодовитости. В экологически неоднозначных популяционных группировках он формируется неоднозначно. Анализ популяционных параметров и функциональная значимость отдельных возрастных групп свидетельствуют, что высокий уровень репродуктивного потенциала может быть обеспечен в том случае, если структура ВГ по окончании промыслового пресса будет представлена всеми возрастными классами.

Разработанный методический подход, в основу которого положена дифференциация популяции на функционально неоднозначные макрогруппы и возрастные классы, позволяющая выявить закономерности, обус-

ловливающие стабильность и изменчивость популяционных параметров, открывает возможности для более глубокого изучения популяций данного вида, а также других хищных млекопитающих.

Представляются правомерными три направления промыслового воздействия на популяцию соболя. Первое заключается в том, чтобы поддерживать разновозрастной состав ВГ. В связи с этим возникает необходимость экологически обоснованного промысла на первый возрастной класс. Норма изъятия сеголетков должна быть увязана со структурой ВГ, которой предстоит формировать следующий репродуктивный потенциал. Обусловлено это в первую очередь тем, что прирост в различные воспроизводственные циклы определяется разными возрастными классами [20]. В отдельные годы наивысшие показатели прироста сопряжены с интенсивностью размножения самок 1 – 3 лет, особи этих возрастов обеспечивают до 85% числа желтых тел от их общей массы. В некоторые репродуктивные циклы, когда интенсивность молодых в размножении несколько уменьшается (иногда они дают только 40% желтых тел), основную часть приплода воспроизводят особи 4 – 7 лет. Отмечаются и другие варианты сочетания беременных самок. Наиболее устойчивый репродуктивный потенциал регистрируется при таком соотношении самок в ВГ, когда особи одного года составляют в ней около 50%, а последующие возрастные группы в численном отношении представлены примерно половиной предшествующей. Промысловый пресс на сеголетков неодинаковой интенсивности продиктован также довольно значительным диапазоном колебаний их представительства в общей совокупности особей. Приведенные выше свидетельства дают основания считать, что в основу режима промысла на первый возрастной класс должно быть положено правило, согласно которому количество добываемых сеголетков равнялось бы величине, равной приросту, за вычетом количества, соответствующего размеру смертности и числу особей, необходимых для формирования второго возрастного класса в будущей ВГ. Второе положение заключается в том, чтобы обеспечить репродуктивно высокий половой состав ВГ к началу гона. Одним из механизмов достижения этой цели может служить интенсивный промысел на избыточное количество половозрелых самцов. При этом в разреженных популяционных группировках контроль за количеством самцов более необходим, чем в совокупностях с высокой численностью. Третье положение исходит из необходимости поддерживать экологически допустимый численный уровень популяции в период покоя перед новым репродуктивным циклом. Одним из путей управления численным составом может служить дифференцированный подход к нормам промысловой нагрузки в соответствии с разной величиной прироста в популяции [25].

Представляется возможным заключить, что высокий воспроизводственный потенциал популяции может обеспечить регламентация степени интенсивности промыслового воздействия на особей разных возрастных групп. Интенсивный равномерный промысел на все группы возможен при высокой численности, равном соотношении самок и самцов и высоком репродуктивном потенциале. Умеренный пресс на всю популяцию правомерен при средней численности и невысоком репродуктивном потенциале. Незначительный по интенсивности промысел на ВГ необходим при ее низком удельном весе во всей совокупности особей. Минимальный пресс на первый возрастной класс требуется в условиях незначительного прироста. Интенсивный промысел на сеголетков возможен при большом приросте, оптимальной численности, а также неудовлетворительной кормообеспеченности при уходе популяции в состояние покоя. Усиленный пресс на самцов ВГ правомерен при их значительном преобладании над самками.

Экологически чистые технологии добычи соболя должны учитывать также три важных концептуальных положения. Первое заключается в обосновании требования равномерного размещения промысловой нагрузки на популяцию [24, 25]. Второе положение заключается в том, что для сохранения высокопродуктивной воспроизводственной группы необходимо обоснованно сочетать различные способы добычи [24, 25]. Самоловный способ охоты, воздействующий избирательно на популяцию, не может быть основным в технологическом приеме при интенсивном ведении хозяйства. Ружейная охота предпочтительней, поскольку лишена или почти лишена избирательности. Весьма важно также изымать промысловую часть популяции за короткое время от начала промысла, что позволит сэкономить корма для ВГ особей.

#### **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Айвазян С.А. Прикладная статистика: Основы моделирования и первичной обработки данных: Справочное издание / С.А. Айвазян, И.С. Енюков, Л.Д. Мишалкин. – М.: Финансовая статистика, 1983. – 472 с.
2. Аристов А.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие / А.А. Аристов, Г.Ф. Барышников. – СПб: Изд-во зоологического института РАН, 2001. – 558 с.
3. Большев Л.Н. Таблицы математической статистики / Л.Н. Большев, Н.В. Смирнов. – М.: Наука, 1983. – 444 с.
4. Большаков В.Н. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика / В.Н. Большаков, В.С. Кубанцев. – М.: Наука, 1984. – 232 с.
5. Глушков В.М. Экологические основы управления популяциями лося в России: Автореф. дис....д-ра биол. наук / В.М. Глушков. – М., 2003. – 44 с.

6. Глушков В.М. Теория динамики численности, концепция цикличности и реальность идеи управления популяциями лося / В.М. Глушков, Н.Н.Граков // Управление популяциями диких копытных животных // Тр. Ин-та Всесоюз.научно-исследоват. ин-т. охотничьего хоз-ва и звероводства. - 1989. - С. 14 - 35.
7. Граков Н.Н. Экологические основы рационального использования ресурсов лесной куницы в СССР: Автореф. дис. ... д-ра биолог. наук / Н.Н. Граков. – Свердловск, 1978. - 36 с.
8. Дежкин В.В. Научные основы рационального использования, охраны и воспроизводства ресурсов охотничьих животных: Автореф.дис. ... д-ра биолог. наук / В.В. Дежкин. - М., 1989. - 57 с.
9. Клевезаль Г.А. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости / Г.А. Клевезаль, С.Е. Клейненберг. – М: Наука, 1967. - 144 с.
10. Коли Г. Анализ популяций позвоночных / Г. Коли. – М: Мир, 1979. - 362 с.
11. Лэж Д. Численность животных и ее регуляция в природе / Д. Лэж. – М: Изд-во иностр. лит., 1957. - 403 с.
12. Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А.А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. - 249 с.
13. Макфедьен Э. Экология животных // Цели и методы: / Пер. с англ. Э. Макфедьен. – М: Мир, 1965. - 375 с.
14. Надеев В.Н. Соболь / В.Н. Надеев, В.В. Тимофеев. – М: Изд-во техн. и эконом. лит. по вопросам заготовок, 1955. - 403 с.
15. Наумов Н.П. Теоретические основы и принципы экологии / Н.П. Наумов. // Всесоюз. эколог. конф. М., 1973. - С. 3 - 20.
16. Наумов Н.П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М: Высш. шк., 1963. - 618 с.
17. Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С.А. Северцов. - М. – Л: Изд-во АН СССР, 1941. – 316 с.
18. Соколов Г.А. Анализ факторов регуляции репродуктивного потенциала соболя / Г.А. Соколов, В.А. Киселев, В.П. Черкашин // Рациональное использование ресурсов соболя: Тез. докл. Материалы III Всеросс. науч. – произв. совещ. 11 – 14 августа 1992. - Дивногорск, 1992. - С. 75 - 78.
19. Соколов Г.А. Временная неоднородность возрастной структуры воспроизводственной группы популяций соболя / Г.А. Соколов, В.П. Черкашин, А.Н. Зырянов // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. 4 – 6 октября 1988. - М., 1988. - С. 112 - 113.
20. Соколов Г.А. Зависимость прироста популяции соболя от ее структуры / Г.А. Соколов // Четвертый съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. - М., 1986. - Т. 2. - С. 217 - 218.
21. Соколов Г.А. К теории управления популяциями соболя / Г.А. Соколов // Экологические и экономические аспекты охраны и рационального использования охотничьих животных и растительных пищевых ресурсов Сибири: Тез. докл. науч. конф. - Шушенское, 1990. - С. 154 - 156.
22. Соколов Г.А. Млекопитающие кедровых лесов Сибири / Г.А. Соколов. – Новосибирск: Наука, 1979. - 256 с.
23. Соколов Г.А. Популяционная изменчивость параметров половой и возрастной структуры у соболя / Г.А. Соколов, В.П. Черкашин // Тр. лабор. / Центр. науч. исслед. лабор. Главохоты РСФСР. - 1989. - С. 59 - 74.
24. Соколов Г.А. Проблема соболиного промысла. Принципы экологического подхода / Г.А. Соколов // Охота и охотничье хозяйство. - М., 1988. - №9. - С. 16 - 17.
25. Соколов Г.А. Экологические основы управления популяциями соболя в кедровых лесах Сибири: Автореф.-дис. ... д-ра биолог. наук / Г.А. Соколов. - Красноярск, 1993. - 41 с.
26. Соколов Г.А. Экологические основы управления репродуктивным потенциалом соболя / Г.А. Соколов // Рациональное использование ресурсов соболя: Тез. докл. Материалы III Всеросс. научн.-произв. совещания. 11 – 14 августа 1992. - Красноярск, 1992. - С.67 - 70.
27. Соколов Г.А. Экологическая структура популяций соболя и пути рационального использования его численности / Г.А. Соколов // Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий: Тез. докл. науч. конф. 22 – 24 октября 1978. - М., 1978. - С. 215 - 217.
28. Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. – М: Наука, 1973. - 277 с.
29. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами / К. Уатт. – М: Мир, 1971. - 463 с.
30. Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных / А.Н. Формозов. - М.-Л: МОИП, 1935. – 107 с.
31. Шварц С.С. Популяционная структура биогеоценоза / С.С. Шварц // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1971. - №4. - С. 485 - 494.
32. Шварц С.С. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства / С.С. Шварц // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов, сентябрь 1970. - М., 1970. - С.74 - 76.
33. Шилов И.М. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И.М. Шилов. – М: Изд-во МГУ, 1977. - 262 с.
34. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора / И.И. Шмальгаузен. – М: Наука, 1968. - 451 с.

35. Шубин Г.Г. Опыт организации и ведения лесопромыслового хозяйства / Г.Г. Шубин, Ю.П. Язан // Тр. зап-ка / Печеро-Ильчский гос. зап-к, 1959. - Вып. 7. - С. 46-65.
36. Hawley V.D., Newby F.E. Marten home ranges and population fluctuations. - J. Mammal., 1957, vol. 38, N 2. – P. 14-28
37. Sokolov G.A., Cherkashin V.P. Reproductive group structure of sable population. // XVII Congress of International union of game biologist. Krakow, Poland 1987. P. 189.
38. Sokolov G.A. Age structure and dynamics of two sable (*Martes Zibellina* L.). // Simposium on the Biology and Management of Martens and Fishers. Laramie. Wyoming. USA, 1991. P. 76.

**DEMOGRAPHIC PARAMETERS OF SABLE POPULATIONS  
AS A BASIS OF POPULATION NUMBER CONTROL**

**G.A. Sokolov**

*The dynamics of sexual and age structures of subspecies populations of sayansk and tungusk sables is shown. On the basis of the constructed models the interrelation of population indexes is displayed. The fluctuations of sexual and age structures are caused by a complex of factors, among which biological peculiarity of populations play the primary role.*