

Корытин Николай Сергеевич

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ
ПРОМЫСЛОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ АНТРОПОГЕННЫХ
ВОЗДЕЙСТВИЯХ**

03.02.08 – экология

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор, академик РАН
Большаков Владимир Николаевич

Официальные оппоненты: **Курхинен Юрий Павлович**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса Карельского научного центра РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем

Оленев Григорий Валентинович, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной экологии

Дворников Михаил Григорьевич, доктор биологических наук, Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства, ведущий научный сотрудник отдела охотничьих ресурсов

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «26» марта 2013 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «___» февраля 2013 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное воздействие на природу будет продолжаться до тех пор, пока существует цивилизация. С одной стороны, человек не может обходиться без использования ископаемых и возобновимых ресурсов. При этом он существенным образом изменяет статус-кво биосферы, нарушает структуру и функции отдельных популяций, сообществ и целых экосистем (Горшков, 1995; Большаков, 2005; Павлов, Букварева, 2007; Букварева, 2010 и др.). С другой стороны, человек способен существовать только в достаточно узких физических условиях, во многом создаваемых биосферой. Используя ископаемые и сокращая продукционный потенциал возобновимых ресурсов, цивилизация своим развитием создает угрозу существования человечества. В этом аспекте очевидным становится необходимость гармонизации взаимоотношений между человечеством и биосферой, а одной из центральных проблем экологии – исследование процессов антропогенного воздействия на все уровни организации живого, и осуществление научного обеспечения устойчивого развития человечества и биосферы (Горшков, 1995). Эксплуатация возобновимых ресурсов (лесное, сельское, охотничье хозяйство) остается мощнейшим фактором преобразования экосистем, соответственно, качество управления этим процессом в значительной мере будет определять состояние среды обитания человека и возможность устойчивого развития цивилизации (Павлов, Стриганова, Букварева, 2010).

Теми или иными аспектами воздействия антропогенной трансформации ландшафта на животных занимались многие отечественные исследователи – А.Н. Формозов (1937, 1959, 1962), С.В. Кириков (1966), М.Н. Керзина (1952, 1956), Н.Ф. Реймерс (1972), П.Б. Юргенсон (1968, 1973), Д.Н. Данилов (1963, Данилов и др., 1966), Б.А.Ларин (1955), И.П.Лаптев (1966), Б.Б. Лебле (1959) М. А. Вайсфельд (1985), Г. А. Соколов и А.И. Хлебников (1962, Соколов, 1980), Г. Н. Бурдуков (1975, 1980), В.М. Козлов (1979), Д.В. Владышевский (1980), Ю.П. Курхинен (2001), Ю.П. Курхинен, П.И. Данилов, Э.В. Ивантер (2006) и другие.

Значительная часть крупных и средних по размеру млекопитающих испытывает двойное антропогенное воздействие. С одной стороны, трансформация экосистем существенным образом меняет структуру сообществ, трофические и другие связи между видами. С другой стороны, охотничьи виды млекопитающих испытывают дополнительный пресс в виде прямого истребления. В течение XX века в составе фауны промысловых млекопитающих и распространении видов на Среднем Урале произошли существенные изменения (Большаков и др., 2009). Представляется важным осуществить общий анализ произошедших изменений в

качестве основы для дальнейшего изучения состава сообществ и процессов антропогенного воздействия. Воздействие того или иного антропогенного фактора на популяции или сообщества хищных и копытных млекопитающих известно, как правило, только на качественном уровне, количественные зависимости изучены недостаточно подробно. Теоретические гипотезы регуляции численности млекопитающих в подавляющем большинстве показаны на примерах, в которых объектами исследований являлись мелкие млекопитающие, r-стратеги. Каковы механизмы естественной регуляции численности у K-стратегов известно в основном на уровне общих различий видов в r-K-континууме. Кроме того, для многих долгоживущих видов популяционно-демографические параметры оценены на уровне, точность которого низка; отсутствуют исследования сопряженных изменений рождаемости и смертности

Актуальность проблемы. Актуальность исследования определяется необходимостью детального изучения процессов сопряженных изменений рождаемости и смертности, механизмов регуляции численности у промысловых млекопитающих, испытывающих одновременное воздействие добычи и антропогенной трансформации местообитаний; необходимостью изучения основных характеристик и изменения состава сообществ в трансформированных угодьях, поиска факторов и зависимостей, определяющих распространение и численность видов. Остается актуальным изучение влияния промысла, его избирательности и интенсивности как фактора непропорциональной искусственной элиминации животных; ревизии современных и созданию новых стратегий управления популяциями промысловых видов.

Цель исследования. Изучение рождаемости и смертности, свойств и особенностей популяций и внутривидовых групп с целью поиска механизмов естественной регуляции численности и создания новых методов управления промысловыми видами из разных частей r-K-континуума. Изучение свойств сообществ и поиск зависимостей изменения численности и распространения промысловых млекопитающих при разном уровне антропогенной трансформации местообитаний с целью создания теоретической основы комплексной системы управления возобновимыми ресурсами в лесной зоне.

Исходя из поставленной цели были сформулированы следующие **задачи исследования:**

1. Определить современные особенности и тенденции изменения численности и распространения некоторых промысловых видов млекопитающих со второй половины XIX века по настоящее время.

2. Охарактеризовать основные свойства и разнообразие сообществ промысловых видов млекопитающих в крупных регионах Среднего Урала, различающихся по параметрам антропогенной трансформации местообитаний.
3. Дать количественную оценку степени воздействия на плотность населения млекопитающих наиболее мощных антропогенных факторов в регионах со слабой и сильной трансформацией угодий.
4. Оценить степень антропоотолерантности видов, уровень допустимых изменений в структуре ландшафта, дать количественную характеристику функциональных связей между видами в угодьях с разной степенью трансформации.
5. Проанализировать некоторые фундаментальные демографические характеристики видов млекопитающих из разных частей г-К-континуума. Для 4-х модельных видов (ондатра, лисица, волк, лось) дать характеристику основных демографических параметров, других популяционных свойств в условно стационарном состоянии и на фазах роста и снижения численности (лисица); изучить демографические особенности когорт (ондатра, лисица), рождающихся в разных условиях.
6. Изучить влияние некоторых абиотических, биотических и внутривидовых факторов на демографические параметры популяций модельных видов с целью отыскания механизмов естественной регуляции численности.
7. На основе литературных и собственных материалов описать феноменологию и причины избирательного вылова млекопитающих; исследовать воздействие избирательности и интенсивности промысла; на модельных видах (лисица, лось, кабан, косуля) определить характер воздействия, величину избирательности и оценить последствия применения разных способов отлова.
8. Выявить морфологические особенности обыкновенной лисицы, добываемой разными способами; охарактеризовать хронографические изменения некоторых внутренних органов и размеров черепа.
9. На имитационных моделях изучить особенности поведения популяции при разных режимах промысла; на основе результатов исследований механизмов регуляции численности сформулировать новые принципы и стратегию управления ресурсами промысловых млекопитающих, обосновать необходимость комплексного ведения хозяйства на возобновимых ресурсах, дать рекомендации по ведению охотничьего хозяйства в этих условиях.

Положения, выносимые на защиту.

1. В результате антропогенной трансформации местообитаний и промысла произошли значительные изменения в составе фауны промысловых

млекопитающих и редких видов животных, что подтверждается количественными зависимостями плотности населения промысловых и числа редких видов от антропогенных факторов.

2. При высокой степени трансформации угодий нарушаются функциональные связи между видами, преимущество получают антропотолерантные виды, суммарная плотность промысловых видов снижается. Слабая степень трансформации способствует повышению плотности населения ряда промысловых видов.
3. Колебания численности обыкновенной лисицы происходят в результате сопряженного изменения рождаемости и смертности под воздействием абиотических, биотических, внутривидовых и антропогенных факторов. Обнаруженные авторегуляторные механизмы только частично компенсируют воздействие остальных факторов.
4. Многочисленные когорты обыкновенной лисицы по сравнению с малочисленными обладают более высокой плодовитостью и выживаемостью и сохраняют эти свойства в течение всей жизни когорты. Третьей когорте ондатры, по сравнению с двумя первыми, также свойственны наивысшая выживаемость и репродуктивная ценность.
5. Способы добычи животных характеризуются разным индексом избирательности отлова структурных групп популяции. Избирательный отлов приводит к значительным изменениям послепромысловой структуры популяции. Животные одной структурной группы, добываемые разными способами, отличаются по размерам тела.
6. Интенсивность промысла средних по размеру видов изменяется синхронно с численностью, но с годовым лагом запаздывания, сходно с колебаниями численности в некоторых системах «хищник-жертва».
7. Обнаруженные на имитационной модели высокий и низкий устойчивые равновесные уровни численности обыкновенной лисицы отличаются разной длительностью перехода с одного уровня на другой. «Мгновенный» переход с высокого уровня численности на низкий обуславливает несовместимость требований максимального и постоянного уровня добычи.
8. Разработанные новые способы управления промыслом мелких и средних по размеру млекопитающих, учитывающие пространство, обеспечивают сохранность репродуктивного ядра популяции, дают возможность не устанавливать допустимый уровень промысловой нагрузки и не вести текущий мониторинг состояния популяций.

Научная новизна и теоретическая значимость. Разработаны новые методики оценки β -разнообразия местообитаний на больших территориях и оценки абсолютных размеров гибели крупных млекопитающих от основных факторов смертности. Описаны изменения в составе фауны промысловых млекопитающих Среднего Урала за последние 150 лет и получены количественные зависимости изменения плотности населения промысловых млекопитающих и редких видов животных от наиболее мощных факторов антропогенной трансформации местообитаний. Впервые для Среднего Урала получены зависимости, характеризующие роль фактора в распространении и плотности населения промысловых млекопитающих при слабой и сильной трансформации местообитаний. Определена степень антропотолерантности 13 видов промысловых млекопитающих. Впервые дано описание сопряженных изменений демографических параметров популяции лисицы на полном цикле численности, получены зависимости изменения численности и демографических параметров от абиотических, биотических и внутривидовых факторов. Показано комплексное воздействие гельминтозов желудочно-кишечного тракта на демографические параметры разных структурных групп хозяина (на примере обыкновенной лисицы). Впервые для хищного млекопитающего показано существование обратных зависимостей веса надпочечника и параметров плодовитости от плотности популяции. На имитационной математической модели впервые показана возможность существования трех равновесных уровней плотности населения лисицы: двух устойчивых и одного неустойчивого. Впервые определены демографические различия разных когорт ондатры и лисицы, оценен уровень их приспособленности. Получены оценки величины абсолютной гибели лося от основных факторов смертности. Описана феноменология степени распространения явления избирательности отлова, показаны причины явления, получены индексы избирательности Смирнова при добыче структурных групп популяции, показаны морфологические различия животных одной структурной группы, добываемой разными способами. На длительном отрезке непрерывных наблюдений (20 лет) обнаружен феномен увеличения размеров черепа обыкновенной лисицы.

Практическая значимость. На имитационной математической модели показано, что требования максимизации добычи и ее устойчивости во времени несовместимы, что доказывает несостоятельность стратегии МПУД – максимального постоянного уровня добычи. Для средних по размеру животных разработана новая стратегия ведения промысла, основанная на естественном стремлении территориальных животных к расселению, заключающаяся в создании

сети чередующихся заказников и промысловых участков, что позволяет достичь максимального уровня добычи без дополнительных управленческих решений и не подрывая репродуктивных потенций вида. Для мелких по размеру животных разработана стратегия, основанная на регулировании величины промыслового участка охотника, что также позволяет отказаться от текущего управления и постоянного мониторинга состояния промыслового объекта. Для видов с демографическими параметрами, характерными для срединной части r-K-континуума, на имитационной модели рассчитаны разные варианты величин избирательности и интенсивности промысла, позволяющие максимизировать добычу. Разработанная нами методика оценки абсолютных размеров гибели крупных животных позволяет также определить абсолютную величину браконьерской добычи. Для Среднего Урала разработаны показатели экологической и хозяйственной емкости среды для лося. Определены средние параметры плодовитости и продолжительности жизни лося, кабана и косули.

Апробация работы. Основные результаты и положения работы доложены на научных сессиях и семинарах Института экологии растений и животных УрО РАН (1977 – 1982); конференции «Охрана и рациональное использование природных ресурсов Урала» (Челябинск, 1978); конференции «Проблемы экологии Прибайкалья» (Иркутск, 1979); Всесоюзном экологическом семинаре памяти Д.Н. Кашкарова (Свердловск, 1979), конференции «Млекопитающие Уральских гор и прилегающих территорий (Свердловск, 1979) Всесоюзной конференции «Актуальные проблемы экологии» (Свердловск, 1982); конференции «Обогащение фауны и разведение охотничьих животных» (Киров, 1982); III Всесоюзном совещании по акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных (Минск, 1978); III, IV, VII, IX съездах Всесоюзного териологического общества (1982, 1986, 2003, 2011); конференции «Экология, человек и проблемы охраны природы» (Свердловск, 1983); конференции «Регистрирующие структуры и определение возраста млекопитающих» (Москва, 1984); Всесоюзной конференции «Математическое моделирование в экологии» (Петрозаводск, 1985); XI Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Якутск, 1986); XVIII и XXIX международных конгрессах биологов-охотоведов (Краков, Польша, 1987; Москва, 2009); международной конференции по популяционной математике (Шверин, Польша, 1987); Десятой школе по математическому моделированию сложных биологических систем (Пушино, 1988); VII Всесоюзном совещании по грызунам (Нальчик, 1988); конференции «Научно-технический прогресс – в практику охотничьего хозяйства» (Москва, 1988); Всесоюзном совещании по проблеме

кадастра и учета животного мира (Уфа, 1989); III международном симпозиуме по лосю (Сыктывкар, 1990); юбилейных конференциях ВНИИОЗ (Киров, 1997, 2002, 2007, 2012); IV Международном симпозиуме по кабану (Португалия, 2002); III международном симпозиуме «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы». (Петрозаводск, 2002), Первом Европейском симпозиуме по лосю (Польша, 2003); международной конференции «Проблемы современного охотоведения» (Москва, 2002); конференции «Проблемы Красных книг регионов России» (Пермь, 2006); международной конференции «Антропогенные изменения ландшафта и сообщества млекопитающих» (Германия, 2007); международной конференции «Болезни, паразиты, эпидемиология охотничьих животных» (Германия, 2009); конференции «Современное состояние охотничьего хозяйства Курганской области. Проблемы и пути решения» (Курган, 2009); международной конференции «Популяционная экология хищных млекопитающих» (Германия, 2011); российско-финских семинарах «Взаимосвязь изменений окружающей среды и биоразнообразия: долгосрочные и широкомасштабные данные по биологическому разнообразию европейских бореальных лесов» (Екатеринбург, 2011; Финляндия, 2012); международной конференции памяти А.А. Слудского (Казахстан, Алматы, 2012).

Работа поддержана Фондом Джона Д. и Кэтрин К. Макартуров (грант №98-52255), РФФИ (грант №02-04-96426), Программой Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития»; Программами ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», «Биологические ресурсы России, оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; Программами УрО РАН «Программа междисциплинарных фундаментальных исследований», «Программа межрегиональных и межведомственных фундаментальных исследований, выполняемых совместно с СО и ДВО РАН», «Программа ориентированных фундаментальных исследований».

Личный вклад автора. По большинству направлений исследований автор самостоятельно формулировал идею, собирал, обрабатывал и анализировал материал, писал тексты публикаций. Личный вклад автора изложен в таблице 1. Во всех случаях использования в диссертации материалов совместных публикаций указаны фамилии соавторов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 87 работ, в том числе 5 монографий, а также 11 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Рукопись общим объемом 473 стр. состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы из 505 наименований,

4 приложений, содержит 180 рисунков и 80 таблиц в основном тексте, а также 86 таблиц в приложениях.

Благодарности. Автор искренне признателен научному консультанту В.Н. Большакову за поддержку и ценные советы. Автор благодарен В.С. Смирнову, научившему тщательному анализу материала и вниманию к деталям, соавторам работ, особенно И.Е. Бененсону, Ф.В. Кряжимскому, А.Г. Васильеву, Л.М. Морозовой, В.В. Ширяеву за продуктивное и конструктивное обсуждение материалов исследований; всем коллегам, передавшим мне собственные материалы; всем лицам, оказывавшим в разные годы помощь в сборе, обработке и анализе материала, в том числе большому числу охотоведов, егерей, охотников-промысловиков, а также В.А. Мокрушиной, О.А. Лукьянову, А.Ю. Ендукину, Ю.М. Малафееву, Г.Ф. Борискину, Н.И. Маркову, Н.Л. Погодину.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ. КОРРЕКЦИЯ ПРЕЖНИХ И РАЗРАБОТКА НОВЫХ МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1 Объем материала, общепринятые методы. Материалом для настоящей работы послужили собранные самостоятельно, либо совместно с другими исследователями тушки, черепа или другие части тела хищных и копытных млекопитающих в Свердловской, Тюменской, Кировской, Курганской областях за период с 1966 по начало 2000-х гг. (табл. 1, 2).

Кроме собственных сборов, в работе использованы музейные коллекции (преимущественно Зоологического музея МГУ), материалы, предоставленные соавторами совместных публикаций (в частности по ондатре), сведения, взятые из архивов, а также опубликованные данные других авторов.

У каждой взятой у охотников тушки лисицы в Свердловской, Тюменской, Курганской областях оценивали упитанность, измеряли размеры тела, черепа, массу тушки и внутренних органов.

Материалы по численности животных, данным в корешках лицензий получены в Управлениях охотничьего хозяйства (и последующих преемниках) Свердловской и других анализируемых областей (табл. 2).

Кроме этого, широко использовали опросный и анкетный методы исследования, в частности, при сдаче части нижней челюсти лося охотник заполнял прилагаемую анкету. Опросный метод использован нами при оценке численности лисицы и ряда других видов в Свердловской области, ежегодно анализировали от 30 до 50 анкет, в которых была указана по пятибалльной шкале численность лисицы в

нынешнем и предыдущем году. Оценки некоторых показателей, в частности, сроков гона лисицы, получены из анкет охоткорреспондентов ВНИИОЗ.

С помощью опросного метода оценена структура смертности копытных млекопитающих. Анкетирование корреспондентов осуществлялось совместно с Управлением охотничьего хозяйства Свердловской области в 1998-2003 гг. (Корытин, 2003; Корытин, Марков, Погодин, 2003; Корытин, Марков, Погодин, 2007). Всего было зафиксировано 1456 случаев гибели лося, косули и кабана.

Таблица 1 – Объем материала, использованный в работе

Вид животного	Вид материала	Число экземпляров	Место сбора или хранения материала	Годы сбора	Участие автора
Обыкновенная лисица	тушки, черепа, анкеты	839	Свердловская, Курганская, Тюменская области	1976-1985	сбор у охотников тушек и черепов, обработка, измерение признаков, определение возраста, набивка данных на компьютер, анализ материала, написание текстов
	тушки, черепа	1400	Кировская область	1966-1985	измерение признаков черепа, определение возраста, набивка данных на компьютер, анализ материала, подготовка текстов
	черепа	484	Коллекция музея ИЭРиЖ, Челябинская, Оренбургская области	конец 1950-х - начало 1960-х	определение возраста, набивка данных на компьютер, анализ материала, подготовка текстов
Серый волк	черепа	1180	Коллекция Зоомузея МГУ, коллекции частных лиц, территория бывшего СССР	1910-1980	Сбор образцов зубов, определение возраста, набивка данных на компьютер, анализ материала, подготовка текстов
Лось	части нижней челюсти, анкеты	550	Свердловская, Пермская области	1989-2005	Сбор частей нижней челюсти, определение возраста, набивка данных на компьютер, анализ материала, подготовка текстов
Ондатра	тушки, черепа	2027	Коллекция В.В. Ширяева		анализ материала, подготовка текстов

При анализе распространения и динамики численности млекопитающих пользовались официальными сведениями о численности в административных образованиях Свердловской области, полученными с помощью зимнего маршрутного учета.

Таблица 2 – Объем лицензионного материала. Количество копытных животных, информация о добыче которых использована в работе (материалы корешков лицензий)

Вид	83/84	84/85	85/86	88/89	90/91	91/92	92/93	93/94	94/95	95/96
Лось	>2000	>2000	>2000	1897	-	-	2823	2799	1689	1213
Кабан	-	-	-	-	289	-	255	358	261	260
Косуля	-	-	-	-	-	565	530	593	-	-

Численность обыкновенной лисицы и ондатры оценивали также с использованием других методов, в частности суммирующих таблиц В.С. Смирнова (1964, 1967). В некоторых случаях (применение горизонтального демографического анализа, имитационное моделирование динамики популяции обыкновенной лисицы) материал за несколько лет объединяли с учетом средней скорости роста численности. Выделенные таким образом объединенные массивы данных назвали Предуралье I, Предуралье II (периоды с разной скоростью снижения численности популяции лисицы из Кировской области), Зауралье (период роста численности в Свердловской, Тюменской, Курганской областях).

Территория Свердловской области разделена на пять регионов, выделенных по сходству характера динамики численности и средней плотности лося (Погодин, 1996). Границы регионов на 80% совпали с границами лесорастительных подзон и провинций, а также в значительной степени с териогеографическим делением Среднего Урала (Большаков и др., 2000).

Возраст животных определен по методикам В.С. Смирнова (1959), Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберга (1967; Клевезаль, 1988). Плодовитость лисиц оценивали по числу эмбрионов и плацентарных пятен. При подсчете средней плодовитости количество пятен и эмбрионов согласовывали по времени рождения щенков. При оценке реализуемой плодовитости (m_x) принимали, что соотношение полов у новорожденных равно 1:1. Демографические таблицы составлены общепринятыми методами, изложенными Г.Коли (1979) и другими авторами (Seber, 1973; Боярский, Валентей, Кваша, 1980; Венецкий, 1981; Пианка, 1981; Skalski, Ryding, Millsbaugh, 2005).

В формулах использованы общепринятые обозначения:

n – число особей в выборке;

S_x – оценка численности возрастного класса x виртуальной популяции;

p_x – удельная выживаемость животных возрастного класса x (доля животных в возрасте $x-1$, доживших до возраста x).

Оценка численности возрастного класса (S_x) получена по формуле (1):

$$S_x = \sum f'_x; \quad (1)$$

где f'_x – число погибших животных в каждом возрастном интервале.

Дальнейшие вычисления демографической таблицы при горизонтальном анализе осуществляли по методу 6 (Коли, 1979); собственно оценка удельной выживаемости (p_x) получена по формуле (2):

$$p_x = 1 - (l_x - l_{x+1}) / l_x \quad (2)$$

где l_x – выживаемость, или вероятность новорожденного дожить до возраста x , которую оценивали по формуле (3):

$$l_x = l_0 / S_x e^{rx} \quad (3)$$

где r – скорость роста численности популяции, оцененная (Коли, 1979) по формуле (4):

$$r = \frac{\sum Nt - (\sum N)(\sum t)/n}{\sum t^2 - (\sum t)^2/n} \quad (4)$$

где N – натуральный логарифм численности или относительной численности; t – порядковый номер года; n – число лет.

Оценка численности нулевого возрастного класса (приплода, численности новорожденных) осуществлена по формуле (5):

$$S_0 = \sum S_x m_x, \quad (5)$$

где m_x – число самок, рожденное каждой самкой в возрастном интервале x . В случае, когда численность новорожденных рассчитывали для всей популяции, принимали, что соотношение полов при рождении равно 1:1, соответственно, численность новорожденных оценена по формуле (6):

$$S_0 = \sum 2S_x m_x \quad (6)$$

Для оценки численности новорожденных лосят принимали в качестве значения плодовитости m_x значение плодовитости в возрастном классе $x-1$ в связи с длительным периодом беременности у лося, при этом полагая, что такая оценка будет более точной в связи с закономерной смертностью самок в течение периода беременности.

Средняя удельная выживаемость взрослых животных вычислена как средняя геометрическая.

Конечную скорость роста численности (λ , Пианка, 1981) оценивали по формуле (7):

$$\lambda = e^r \quad (7)$$

Репродуктивную ценность животных (Пианка, 1981) вычисляли по формуле (8):

$$v_x = m_x + \sum (l_{x+1} / l_x) m_{x+1} \quad (8)$$

Материал обработан в пакетах Statistica и Excel; применяли корреляционный, регрессионный, дисперсионный, кластерный и факторный анализы.

1.2 Коррекция известных методов исследования, разработка новых методов.

Разработаны или откорректированы следующие методы: определение возраста сеголетков путем сравнения возрастных распределений, получаемых методами В.С. Смирнова и Г.А. Клевезаль; определение наиболее эффективного красителя для окрашивания срезов зубов хищных; корректировка рецепта краски; коррекция способа определения возраста волка; разработка нового метода и сравнительный анализ оценок упитанности животных, получаемых разными методами; сравнение оценок возраста и веса лося, получаемых разными способами; оценка достоверности методов определения численности крупных млекопитающих; коррекция метода расчета демографической таблицы при горизонтальном анализе; разработаны метод оценки величины абсолютной гибели копытных млекопитающих; методика оценки бета-разнообразия местообитаний.

1.3 Определение используемых терминов и обозначений. Приведен перечень и определения используемых терминов.

Глава. 2. ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

В главе рассмотрены изменения этих показателей за последние 150 лет. Анализ проводили путем сопоставления современных данных с информацией из литературных источников (Сабанеев, 1988; Куклин, 1937; Кириков, 1966 и др.). За этот период в составе фауны и распространении видов произошли существенные изменения. Исчезли два вида (благородный олень, выхухоль) и один подвид – западно-сибирский бобр. Ареал северного оленя, россомахи и соболя существенно сократился к северу, а область распространения лося, косули и лисицы расширилась к югу и юго-востоку. Многочисленный ранее северный олень обитал

на Среднем и в горных лесах Южного Урала, в настоящее время олень полностью исчез на Южном Урале, а на Среднем и Северном обитает отдельными небольшими очагами в наиболее глухих и малодоступных местностях. Россомаха в настоящее время постоянно встречается только в северо-западном и северо-восточном регионах.

Лось, косуля и лисица расширили область обитания к югу и востоку, заняв подзону предлесостепных сосново-березовых лесов и северную лесостепь.

В середине XX в. в фауне копытных и хищных появились три новых вида-интродуцента: кабан, американская норка и енотовидная собака. Причем последнюю на территории Свердловской области не выпускали, она самостоятельно заселила южные и юго-восточные районы области (Малафеев, Корытин, 1978). Интродукция и расселение американской норки совпало по времени с сокращением области распространения европейской норки. Достоверных находок европейской норки на территории Свердловской области нет уже в течение последних двух десятилетий (Красная книга Свердловской области, 2008).

Промысел соболя, куницы и лисицы существенным образом ограничивал уровень их численности. В период развитого промысла численность этих видов медленно снижалась. После прекращения действия фактора промысла численность соболя, куницы и лисицы возросла втрое в течение 15 лет, и в последние годы находится на достаточно высоком уровне. Промысел не оказывал сколько-нибудь существенного влияния на численность горностая и колонка. Колебания их численности определяют другие факторы, общие для обоих видов. За последние 15 лет численность этих видов в Свердловской области снизилась до минимальной отметки.

Численность рыси в период 1970-1996 гг. уменьшалась с наивысшей скоростью (среди 6 проанализированных видов хищных). В последние 15 лет на большей части территории Свердловской области численность рыси продолжает медленно снижаться.

Глава 3. ОЦЕНКА РОЛИ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ В ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Основной задачей этого раздела мы видим количественную оценку степени воздействия наиболее мощных факторов преобразования местообитаний на ряд видов млекопитающих на больших территориях: доли сельскохозяйственных угодий, доли лесопокрытой площади, плотности населения человека, мозаичности

лесных угодий, доли молодняков в структуре леса. Интерес к большим территориям вызван тем, что: во-первых, на локальном уровне многие эффекты антропогенной трансформации изучены достаточно хорошо; во-вторых, на больших территориях, в пределах подзоны, зоны или провинции всегда можно найти местообитания, где плотность многих видов различается очень существенно. Вопрос заключается в следующем: можно ли характеризовать большую территорию какими-то усредненными показателями и сохранятся ли зависимости, наблюдаемые на локальном уровне, в пространстве мезо- или макроландшафта. Используемая нами степень генерализации ландшафта в целом соответствует максимальной степени генерализации, которую использовал Ю.П. Курхинен (2001) при анализе воздействия лесозаготовки на состав фауны и структуру сообществ в Финляндии.

Сообщества северной половины Свердловской области трансформированы антропогенной деятельностью существенно в меньшей степени, чем сообщества южной половины (табл. 3).

Таблица 3 – Характеристика регионов Свердловской области с разной степенью антропогенной трансформации местообитаний

Показатель	Северо-восток	Северо-запад	Юго-запад	Центр	Юго-восток
Суммарная плотность видов, ос/1000 га	15,6	29,9	19,4	15,5	13,3
Суммарная биомасса, кг/1000 га	270,0	470,0	512,3	617,8	566,1
Число видов	13	13	12	10	13
Индекс разнообразия Симпсона, $D=1/\sum(n_i/N)^2$	2,98	2,55	2,80	3,19	4,02
Мозаичность лесных угодий (выделов на площадку)	8,0	13,0	14,5	17,9	21,5
Доля с/х угодий, %	5,1	6,2	27,5	17,0	33,6
Плотность сельского населения человека/ 1 кв. км	0,9	3,4	4,9	11,3	7,0

Кривые разнообразия-доминирования на севере, особенно в горной части, типичны для слабонарушенной тайги: доминируют два вида, – белка и заяц-беляк, – плотность остальных достаточно низка. В то же время суммарная численность видов имеет наивысшие значения, а суммарная биомасса – промежуточные и низкие значения. Доля сельхозугодий и плотность человека здесь также значительно меньше, чем на юге.

В южной части области кривые разнообразия-доминирования имеют более сглаженный вид, индекс разнообразия Симпсона здесь существенно выше, суммарная плотность видов ниже, а суммарная биомасса – больше. Доля сельхозугодий и плотность сельского населения человека на юге существенно больше, чем на севере.

Выделены три антропотолерантных вида – косуля, лисица, кабан – которые положительно реагируют на увеличение доли сельхозугодий как в южной, так и в северной половине области (табл.4).

Лось занимает промежуточное положение, на севере области плотность лося положительно связана с мозаичностью местообитаний ($r = 0,67$, $p = 0,006$), плотностью сельского населения человека ($r=0,64$; $p<0,01$) и лесистостью ($r=0,54$; $p<0,05$). На юге связи с мозаичностью и плотностью человека, которые здесь существенно выше, чем на севере, исчезают, остается связь с лесистостью ($r=0,79$; $p<0,01$). Для большинства видов получены конкретные зависимости изменения плотности от тех или иных факторов антропогенной трансформации местообитаний. В частности, в северной половине обнаружены тесные положительные связи плотности населения с долей молодняков у зайца-беляка ($r = 0,51$, $p = 0,05$) рыси ($r = 0,58$, $p = 0,02$) и горностая ($r = 0,68$, $p = 0,005$).

Таблица 4 – Корреляции плотности населения антропотолерантных видов с факторами антропогенной трансформации на севере и юге области ($p<0,05$ и выше)

Показатель	Север			Юг		
	Кабан	Косуля	Лисица	Кабан	Косуля	Лисица
Доля с/х угодий	0,90	0,75	0,50	0,60	0,69	0,73
Доля лесов	н.з.	н.з.	н.з.	-0,66	-0,73	-0,79
Плотность сельского населения человека	н.з.	н.з.	0,54	н.з.	н.з.	н.з.
Мозаичность угодий	0,54	0,55	0,56	н.з.	0,46	н.з.

Примечание – н.з. – не значимо

Перечень значимо действующих факторов на севере и юге может быть различным, зависимость, обнаруженная на севере, в южной половине области может отсутствовать. Так на севере обнаружены положительные связи с плотностью населения человека у пяти видов (горностай, заяц-беляк, лось, лисица, рысь), на юге ни у одного вида из 13 нет положительных связей с этим показателем.

Слабые антропогенные воздействия у ряда видов стимулируют рост численности, сильные – снижают численность. При слабой антропогенной трансформации сохраняется функциональная зависимость в паре «рысь-заяц», при сильной – в южной половине области – эта зависимость исчезает. Запасы лося на единицу общей площади растут по мере увеличения доли сельхозугодий до 25%, затем, при дальнейшем увеличении доли сельхозугодий, – снижаются.

Число редких видов животных в региональных Красных книгах прямо зависит от плотности населения человека в регионе (Корытин, Морозова, Погодин, 2011). Между удельным числом (на единицу площади региона) редких видов животных в 8 административных образованиях Уральского региона обнаружена сильная прямая связь ($r=0,87$; $p=0,005$). При добавлении в анализ 12 административных образований из Европейской части России, выбранных случайным образом, связь сохраняется с некоторым снижением силы ($r=0,55$; $p=0,012$), но остается на высоко значимом уровне. Зависимости становятся сильнее, если в анализ добавить и редкие виды сосудистых растений (Корытин, Морозова, Погодин, 2011). Наличие подобной связи позволяет говорить о том, что и удельное число редких видов и плотность человека могут служить интегральными показателями степени антропогенной трансформации местообитаний в регионе.

Глава 4. ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ r- K-КОНТИНУУМА

Анализ особенностей 15 видов, расположенных в разных частях r-K-континуума, показал, что целому ряду мелких видов свойственна выпуклая форма кривой выживания, что не согласуется с общими представлениями о свойствах r-K-отобранных видов. Особенно неожиданным оказалось обнаружение выпуклой кривой у ондатры. В какой-то мере это вероятно связано с характером выживания ее третьей когорты, продолжительность жизни которой максимальна. При наличии общей тенденции увеличения продолжительности жизни и удельной выживаемости с увеличением веса тела, обращают на себя внимание существенные отклонения некоторых видов от наблюдаемой закономерности. Значительно выше линии регрессии оказались соболь и бобр, а ниже – ондатра и кабан.

Отметим, что выявленные нами антропотолерантные виды – косуля, кабан и лисица – располагаются в срединной части континуума, откуда следует, что средние значения плодовитости и выживаемости способствуют большей устойчивости видов к антропогенным воздействиям.

Для ряда модельных видов – ондатры, лисицы, волка и лося – получены сопряженные оценки демографических параметров популяции: выживаемости, удельной выживаемости, плодовитости разных возрастных классов в условно стабильном состоянии.

Проанализировано изменение демографических параметров лисицы на разных фазах цикла численности. Подъем численности начинается при одновременном увеличении среднего числа плацентарных пятен и эмбрионов у размножающихся самок, увеличении доли участвующих в размножении самок, увеличении выживаемости всех возрастных групп, в том числе и сеголетков. Снижение численности происходит также при одновременном уменьшении как плодовитости так и выживаемости. Такое поведение демографических параметров свидетельствует о том, что популяция существует в весьма жестких рамках внешних условий, сила воздействия внешних факторов существенно больше силы компенсаторных механизмов, на сравнении которых мы остановимся ниже.

Выявлены специфические особенности разных когорт у полициклического вида – ондатры. Появляющаяся в конце сезона размножения, при общей высокой плотности населения, наименее многочисленная третья когорта характеризуется существенно более высокой выживаемостью (табл.5), большей, чем у первых двух когорт, репродуктивной ценностью (рис.1), и в итоге приносит наибольшее число потомков.

Таблица 5 – Удельная выживаемость (p_x) ондатр, принадлежащих к разным когортам

Возраст	1-я когорта		2-я когорта		3-я когорта	
	S_x	p_x	S_x	p_x	S_x	p_x
0+	94	0,65	206,7	0,36	180	0,44
1+	61	0,087	74,3	0,22	79,7	0,49
2+	5,3		16	0,021	39,3	0,026
3+			0,3		1	

Это позволяет говорить о более высокой приспособленности животных третьей когорты, которая вероятно объясняется не генетическими, а эпигенетическими механизмами, связанными с зимним замедлением роста и отнесением на более поздний хронологический возраст первого участия в процессе размножения. Процесс в целом сходен с происходящим в популяциях более мелких полевок (Шварц, 1980; Оленев, Колчева, 1986; Оленев, 1990).

Выявлены специфические особенности разных когорт у моноциклического вида – лисицы. Появляющаяся в годы высокой численности родителей когорта обладает большей продолжительностью жизни и более высокой плодовитостью, чем когорта, появляющаяся в годы низкой численности родителей (табл. 6, рис.2, 3).

Таблица 6 – Среднее число плацентарных пятен у размножавшихся самок лисиц из когорт, рожденных при высокой и низкой численности

Численность	Возраст	n	Среднее	Ошибка	F	Критерий	
Высокая	1+	16	5,88	0,35	p=0,07	t-критерий для малых выборок	p<0,05
Низкая		22	4,68	0,48			
Высокая	2++	20	6,6	0,56	p=0,07	t-критерий	p=0,05
Низкая		24	5,33	0,34			

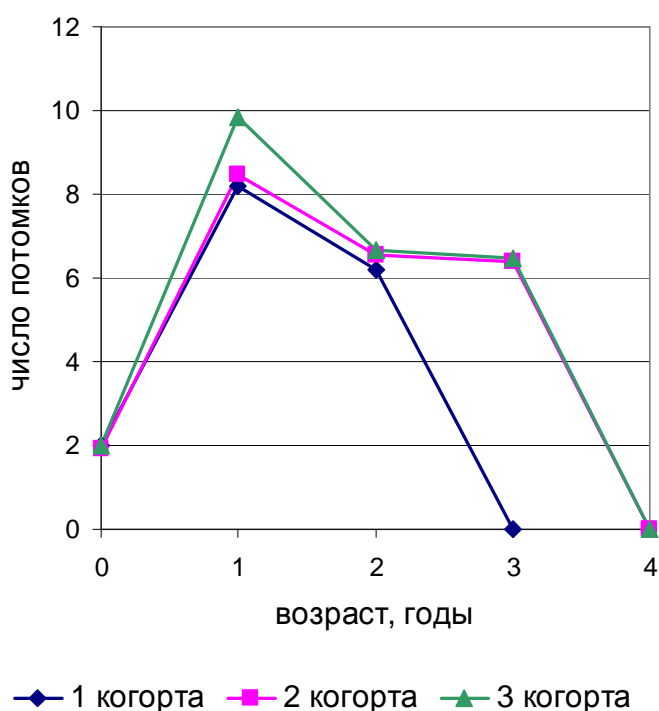


Рисунок 1 – Репродуктивная ценность разных когорт ондатры

В итоге бóльшая репродуктивная ценность, бóльшая общая продукция потомков свойственна первой когорте. Соответственно, можно говорить и о бóльшей приспособленности когорты, рожденной при высокой плотности населения родителей.

Для лисицы характерно наличие двух устойчивых (высокого и низкого) и одного неустойчивого (промежуточного) уровня численности, что обнаружено на имитационной модели (Корытин, Бененсон, Кряжимский, 1989) с

зависимостями, полученными по эмпирическим данным (рис.4). Переход с верхнего на нижний равновесный уровень может происходить «мгновенно», в то время как для возвращения на верхний уровень требуется длительный промежуток времени.

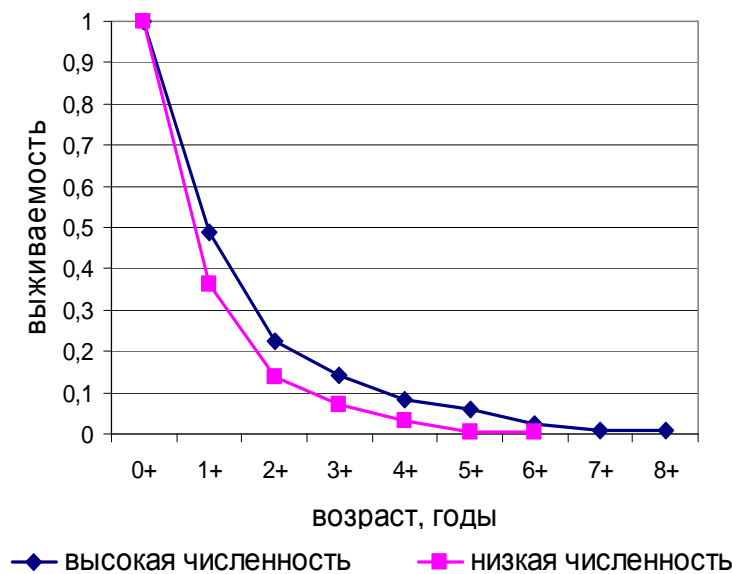


Рисунок 2 – Кривые выживания (l_x) когорт самок лисиц, рожденных при высокой и низкой численности

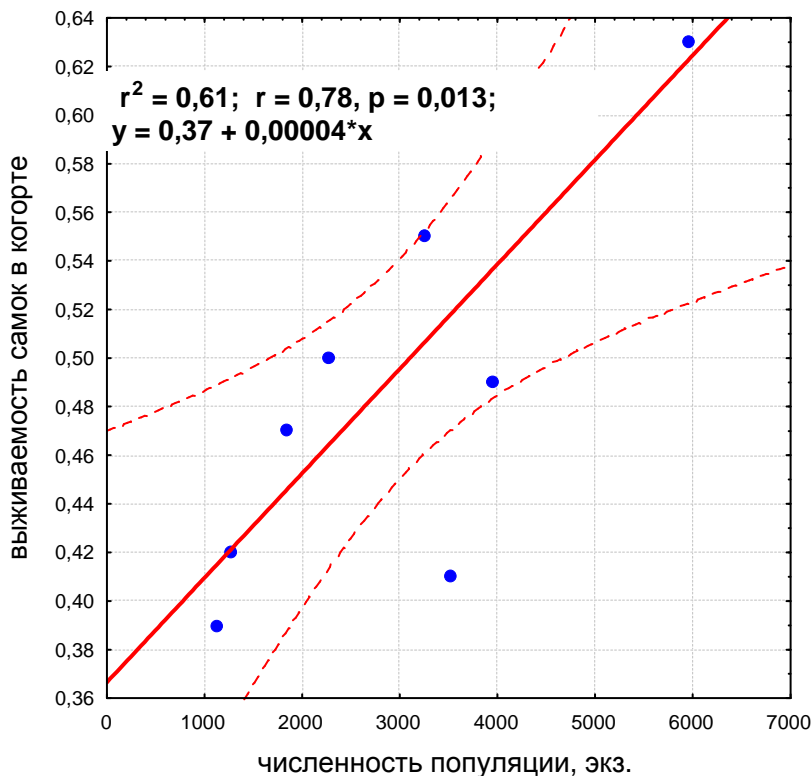


Рисунок 3 – Зависимость изменения удельной выживаемости самок в когорте от численности популяции лисицы

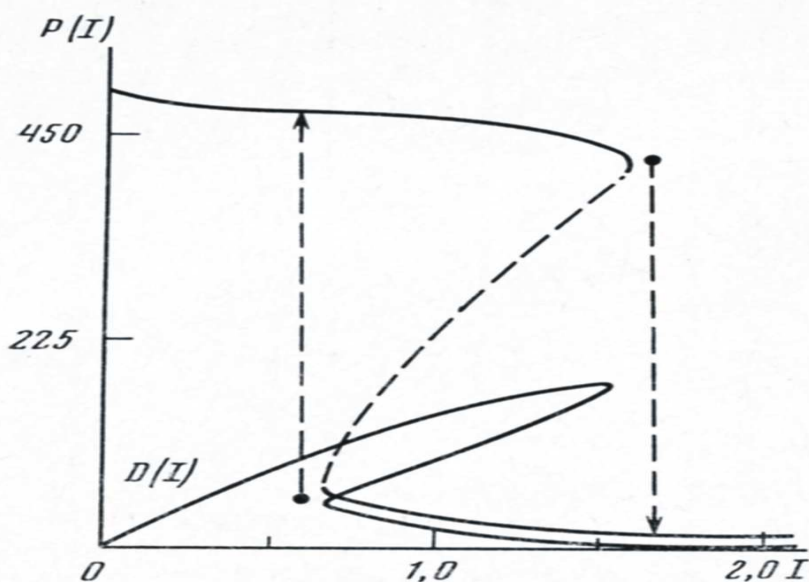
может быть многократно выше скорости роста популяции лося. Этот факт позволяет говорить о существовании теоретической возможности ограничения волком роста численности популяции лося.

Существование двух равновесных уровней численности подтверждается длительными периодами депрессий заготовок шкуроч продолжительностью в 10-15 лет.

Демографический потенциал волка существенно превосходит таковой лося. Значения выживаемости у обоих видов находятся на сходном уровне, в то время как потенциальная плодовитость волка существенно больше потенциальной плодовитости лося. Средний размер выводка волка по большому числу данных равен 6,6 (Волк, 1985), в то время как максимальная средняя плодовитость (число телят на всех взрослых самок) лося фактически колеблется вокруг значения в 1- 1,5 теленка на самку. При такой разнице в репродуктивных потенциалах скорость роста популяции волка (при отсутствии какой-либо внутрипопуляционной плотностно-зависимой регуляции)

Глава 5. ОЦЕНКА РОЛИ РАЗНЫХ ФАКТОРОВ В ИЗМЕНЕНИИ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И ЧИСЛЕННОСТИ КОПЫТНЫХ И ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Среди большого числа абиотических факторов удалось выявить влияние летних погодных условий на численность сеголетков и взрослых лисиц. Прямая связь между количеством осадков и суммой температур отсутствует, однако при преобразовании данных на основании понятия «нормы – не нормы» (Зайцев, 1984; Алтухов, 2003) появилась сильная связь между численностью и погодными факторами (за период апрель-октябрь), которые изменялись в направлении от средних значений температур ($r^2 = 0,6$; $r = 0,77$, $p = 0,015$; $y = -4615 + 1536 \cdot x$) и осадков ($r^2 = 0,48$; $r = 0,69$, $p = 0,039$; $y = -2921 + 1387 \cdot x$) → к аномальным – жарким



По оси абсцисс — интенсивность промысловой нагрузки I ; по оси ординат — предпромысловая плотность лисицы $P(I)$ (число животных на 900 км^2 территории) и число добытых $D(I)$ на этой территории за год

Рисунок 4 – Равновесные уровни плотности и добычи обыкновенной лисицы в зависимости от интенсивности промысловой нагрузки

попросту исключают возможность добычи полевок из-под снега.

Среди внешних биотических факторов изучено воздействие гельминтозов желудочно-кишечного тракта на демографические параметры лисицы. Экстенсивность и интенсивность инвазии у самцов практически всегда выше, чем у самок. Интенсивность инвазии круглыми гельминтами у самцов с возрастом растет,

или холодным, дождливым или сухим. Среди зимних факторов существенным оказалось отрицательное влияние на численность как молодых ($r^2 = 0,63$; $r = -0,79$, $p = 0,01$; $y = 1061,3 - 17,5 \cdot x$), так и взрослых лисиц частоты возникновения оттепелей и, соответственно, образования настов, затрудняющих мышкование, или

у самок – снижается, что мы связываем с самолечением самок глистогонными растениями.

Зараженность нематодами снижает долю участвующих в размножении самок и несколько снижает удельную выживаемость животных. Общее токсическое воздействие на хозяина можно охарактеризовать как слабое. Соответственно, и роль круглых гельминтов в популяционной динамике хозяина невелика. Интенсивность инвазии нематодами находится в прямой зависимости от численности популяции лисицы (т. е., не оказывает сколько-нибудь существенного воздействия на популяцию хозяина. Сходная ситуация показана и для других видов хищных млекопитающих, зараженных нематодами (Туманов, 2003).

Инвазия цестодами снижает среднее число эмбрионов (плацентарных пятен), существенно снижает долю размножающихся животных, и очень сильно – удельную выживаемость больных животных (табл. 7). Общую токсичность можно охарактеризовать как сильную. Высокий уровень смертности является причиной относительно слабого распространения этого заболевания в популяциях лисицы. Экстенсивность инвазии находится в обратной зависимости от численности хозяина, т. е., инвазия цестодами способна ограничивать численность популяции лисицы. Иными словами, инвазия плоскими гельминтами может выполнять роль биогенного регулятора численности хозяина.

Таблица 7 – Демографические параметры лисиц, инвазированных разными типами гельминтов

Комбинация инвазии	Обозначение комбинации инвазии	Экстенсивность (индекс встречаемости)	Число плацентарных пятен	Доля яловых	Удельная выживаемость, р
Только плоскими гельминтами	(1)	0,079	5,09±0,21	0,46	0,33
Только круглыми гельминтами	(2)	0,381	5,9±0,35	0,4	0,451
Вместе плоскими и круглыми	(3)	0,162	4,83±0,58	0,5	0,354
Все плоские	(3 + 1)	0,241*			0,335
Все круглые	(3 + 2)	0,543**			0,425
Все заражённые	(1+2+3)	0,622***	5,59±0,27	0,4	0,416
Здоровые		0,378	5,71±0,21	0,24	0,512

Примечание – * Сумма значений экстенсивности в строках 1 и 3, ** Сумма значений экстенсивности в строках 2 и 3, *** Сумма значений экстенсивности в строках 1, 2 и 3

Численность лисицы высока при незначительном распространении инвазии в популяции хозяина и снижается по мере увеличения доли зараженных животных.

Собственная плотность населения лисицы также оказывает воздействие на ряд популяционных параметров. При увеличении плотности происходит уменьшение доли участвующих в размножении молодых самок (рис. 5). Кроме того,

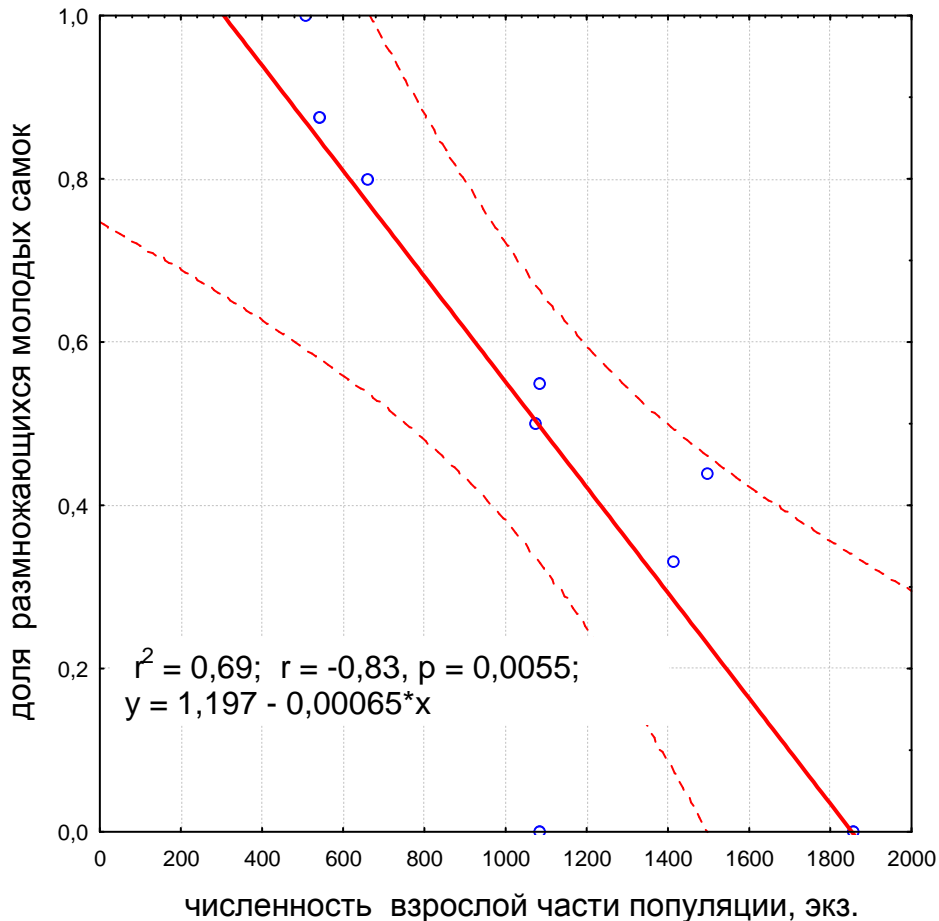


Рисунок 5 – Зависимость доли размножающихся молодых самок от численности взрослой части популяции

высокая плотность населения способствует более раннему началу гона и раннему рождению молодых, что в такие годы приводит к повышенной смертности молодых в период до начала промысла ($r = -0,7$; $p < 0,05$). Среди абиотических факторов, воздействующих на популяции копытных, нам удалось выявить влияние суровых и многоснежных зим на смертность косули и кабана, достигавших значений 23% у косули и 30% у кабана от величины промысловой смертности. Аналогичный результат показан и ранее рядом авторов (Дворников 1982, 1984; Данилкин, 1999; и др.). Из вероятных биотических регуляторов основное влияние оказывают хищники, следующие по уровню воздействия после браконьеров.

Основной хищник у лося – волк, и основной хищник у косули – рысь, изымали из популяций в среднем по 19% животных от общего числа погибших. Причем воздействие этих хищников, как волка, так и рыси достаточно стабильно. В течение 5 лет уровень воздействия волка на лося колебался от 15,4 до 21,9% для области в целом, а хищничество рыси – от 14,4 до 23,8%. Для волка нам удалось установить, что такой уровень воздействия будет составлять от 2 до 5% изымаемых волком

лосей от общей численности популяции, что следует оценивать как достаточно слабое влияние. Определено критическое значение соотношения численностей «лось:волк», равное 20:1, при котором воздействие волка можно признать слабым. А.А. Данилкин (2006) аналогичным считает соотношение 30:1.

Подробно рассмотрена динамика численностей волка и лося в пространстве и времени. Оказалось, что на малонарушенном антропогенной трансформацией севере области (северо-западный и северо-восточный регионы) волк оказывает максимальное воздействие на популяцию лося на фазах пика (или высокого уровня численности) и снижения численности. В южной половине области (юго-восточный и центральный регионы), угоды которой существенно трансформированы, а плотность человека значительно выше, максимальное воздействие приходится на фазы снижения и депрессии численности лося. Однако следует особо отметить, что соотношения численностей, близкие к критическому (20:1) или меньше,

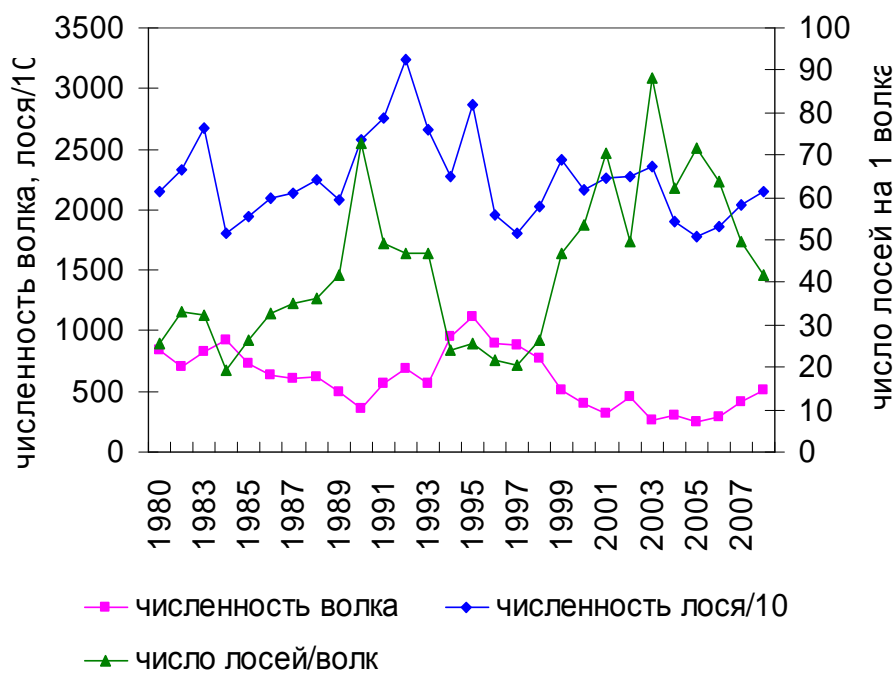


Рисунок 6 – Динамика численности лося и волка и соотношение численности лось/волк в Свердловской области

было определено выше) намного превышают таковые лося.

Обнаружено, что существенно более мощным фактором непромысловый смертности у копытных является браконьерство, приблизительно втрое превышающее уровень хищничества волка в случае с лосем (табл. 8).

зафиксированы в основном только на севере области. При этом за 20-летний период они отмечены 3-5 раз (рис.6).

Таким образом, волк может периодически оказывать влияние на популяцию лося, но вряд ли волка можно считать полноценным регулятором численности лося, несмотря на то, что демографические тенденции волка (как

Таблица 8 – Сравнение основных популяционных параметров и значений абсолютной гибели лося в сезонах 1988/89 и 1995/96 гг.

Наименование	Сезон 1988/89	Сезон 1995/96
Численность лося, шт.	21000	19600
<i>Удельная выживаемость*</i>	0,76	0,70
<i>Прирост численности, %</i>	14,5	26,7
Легальная добыча, шт.	2848	1266
Численность волка, шт.	500	900
<i>Добыто лосей волком всего, шт.</i>	472	1027
<i>Удельная добыча на одного волка, шт.</i>	0,94	1,14
<i>Соотношение численностей лось/волк, шт.</i>	41,6	21,8
<i>Добыто лосей браконьерами, шт.</i>	1540	3353
<i>Добыто браконьерами лосей на одного официального, шт.</i>	0,54	2,65

Примечание – * - курсивом выделены расчетные показатели.

В последние два десятилетия уровень браконьерства существенно возрос. Если в 1989 г. браконьеры добывали примерно одного лося на двух, добытых легально, то в 1995 г. на одного легально добытого лося пришлось 2,7, добытых нелегально, а в начале 2000-х это соотношение еще более увеличилось, достигнув значения в 9:1.

Разработанная нами методика позволяет определить абсолютное количество добытых волками и браконьерами лосей, что снимает значительную часть нерешенных вопросов в исследовании экологии лося и волка.

Плотностно-зависимые реакции двух параметров плодовитости лося не выявлены.

Глава 6. ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА

Анализ литературных сведений и собственных материалов показывает, что явление избирательности отлова имеет практически всеобщее распространение. И не только у промысловых животных, а также и у мелких грызунов, которые отлавливаются в научных целях для получения информации о составе популяции. Обобщена информация, касающаяся причин избирательности отлова, которая может возникать как по воле человека, так и, в основном, без его участия, в результате биологических особенностей самцов и самок, молодых и взрослых животных. Неожиданные соотношения структурных групп в выборках могут достигать 36 самцов на одну самку и 256 молодых на одного взрослого. При помощи

математической модели избирательного вылова, разработанной В.С. Смирновым, получены значения величины избирательности отлова («И») лисицы, добываемой разными способами. При добыче капканом у привады величина избирательности отлова молодых самцов по сравнению с самками равна 6, т.е. вероятность добычи самца в 6 раз превышает вероятность добычи самки. У взрослых животных, добываемых этим способом, «И» равна 2. При добыче капканом на следах «И» молодых самцов равна 3. При добыче ружьем «И» молодых самцов равна 2. Добыча взрослых лисиц ружьем, скорее всего, происходит неизбирательно. Наличие избирательного вылова можно определить по монотонному снижению доли

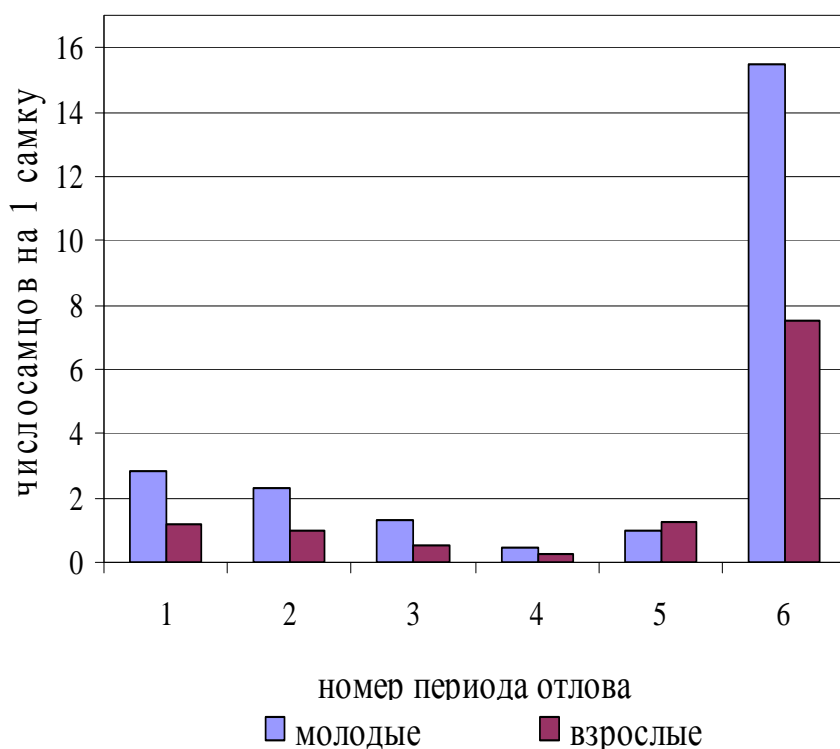


Рисунок 7 – Изменение соотношения полов у лисицы по периодам отлова

избирательно добываемой группы в течение сезона промысла. При возникновении каких-то событий, связанных со сменой двигательной активности животных (в основном это гон или ложный гон), монотонное снижение может нарушаться (рис. 7). Так у лисицы в период гона монотонное снижение соотношения полов нарушается и с началом гона (периоды 5 и 6 на рис. 7) достигает значения среди молодых 15,5 самцов на одну

самку, а среди взрослых 7,5:1. До начала гона, на опромышляемой в течение основного времени промыслового сезона (ноябрь, декабрь, январь) территории, за счет избирательной добычи, возникает существенный дефицит самцов, который, вероятно, восполняется подкочевкой самцов в период гона с неопромышляемых угодий.

Если при добыче мелких и средних млекопитающих избирательность отлова возникает не по воле человека, а в силу биологических особенностей животных из

разных структурных групп, то при добыче копытных избирательность проявляется в результате преднамеренного выбора охотника.

По спортивным лицензиям значительно чаще добываются самки лося и кабана, по заготовительным – самцы. Общее воздействие добычи определялось соотношением выданных спортивных и заготовительных лицензий. В 1980-е годы соотношение было таковым, что приводило к слабой избирательной добыче самок у лося, кабана и косули. Это в свою очередь способствовало медленному накоплению определенного дефицита самок в популяции (в основном у лося).

Обнаружена стихийно сложившаяся зависимость интенсивности промысла от численности популяции (на примере песца и лисицы). Зависимость похожа на запаздывающую реакцию хищника в системе «хищник-жертва». Интенсивность промысла следует за изменениями численности, но с запаздыванием на год.

Глава 7. ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ

В популяциях лисицы, несмотря на достаточно мощное действие промысла, существует механизм авторегуляции численности по гипотезе Кристиана, Дэвиса (Christian, Davis, 1964). По мере увеличения численности увеличивается масса надпочечника ($r^2 = 0,78$; $r = 0,89$, $p = 0,0015$; $y = 79,18 + 0,0069 \cdot x$) и уменьшается доля участвующих в размножении молодых самок (рис.5).

Попадающее в капкан и погибающее не сразу животное теряет в массе тела. Об этом свидетельствует потеря общей массы тела, массы жира вокруг почки и массы органов желудочно-кишечного тракта. Попадание животного в капкан является мощнейшим стрессирующим фактором. Ситуацией сильного стресса можно объяснить увеличение размера надпочечника, масса которого возрастает на 10-18% от первоначальной. В этом же диапазоне увеличивается масса печени и легких. Масса желчного пузыря с содержимым возрастает на 100 и более процентов. Увеличение веса легких, печени и желчного пузыря, вероятно, связано с интенсификацией общего обмена веществ в организме животного, стремящегося освободиться от капкана и укрыться от опасности. Учитывая, что между попаданием в капкан и гибелью животного проходит всего несколько дней, скорость увеличения массы органов следует признать огромной. Полученные данные в какой-то мере позволяют оценить мобилизационные резервы организма.

В связи с обнаруженным феноменом, при сравнении по массе тела животных, попавших в капкан и добытых ружьем, может возникнуть ложное впечатление о

том, что в капкан попадают более мелкие звери, а ружьем добываются более крупные. В действительности, при сравнении с помощью многомерного однофакторного дисперсионного анализа ряда размерных признаков тела, характеризующих длину тела и размеры конечностей, оказалось, что капканом добываются несколько более крупные животные (различия высоко значимы как для самцов, $p=0,026$; так и для самок, $p=0,014$). То есть разные способы добычи действуют избирательно не только на уровне структурных групп популяции (молодые-взрослые; самцы-самки), но и, фактически, на индивидуальном уровне, добывая разных по размеру животных.

Капканым и ружейным способами добывается приблизительно по 50% лисиц. В условно стабильной популяции, в течение одного сезона, промыслом (вкпе с незначительной естественной смертностью) изымается порядка 50% от первоначальной численности. То есть можно полагать, что крупных животных в оставшейся после промысла части популяции должно быть меньше, чем было перед началом промысла. Соответственно, этот процесс может приводить к постепенному измельчанию лисиц. Однако на протяжении всего двадцатилетнего периода исследований происходит не уменьшение, а увеличение размеров черепа лисиц (рис.8, 9; табл. 9).

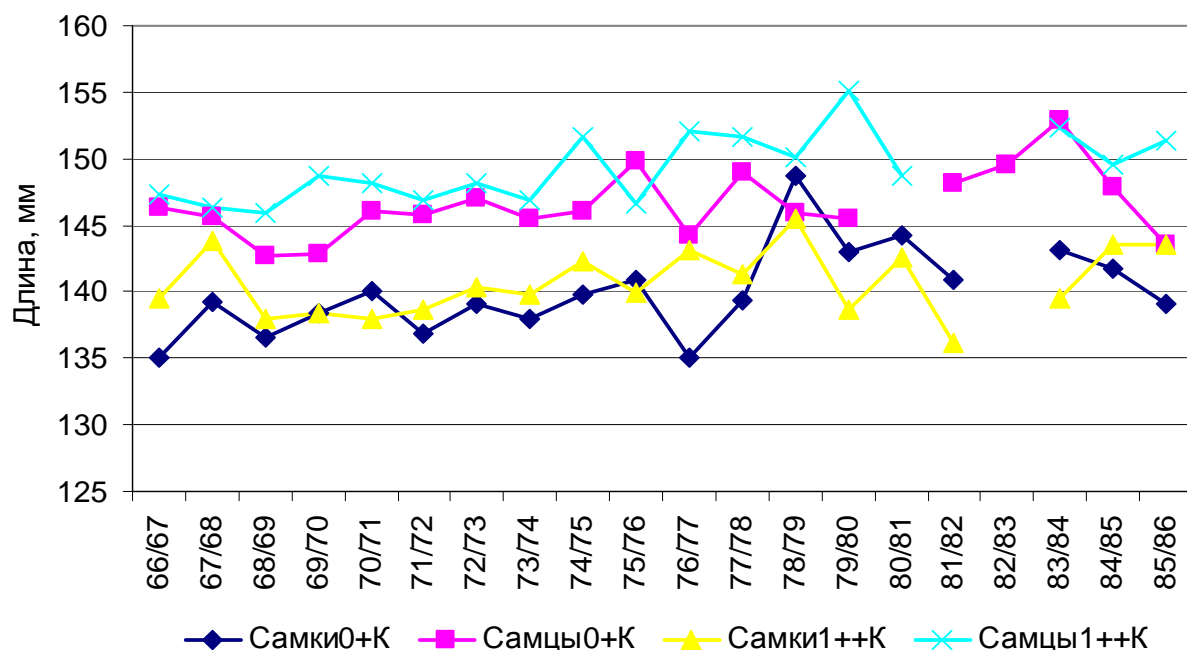


Рисунок 8 – Хронографические изменения кондилобазальной длины черепа обыкновенной лисицы у животных, добытых капканом

Причем увеличение размеров фиксируется во всех половых и возрастных группах, разделенных по способу отлова. Углы наклонов линий регрессий в 6 из 8 случаев практически идентичны, и только в двух (в одном при добыче капканом и в одном при добыче ружьем) линии регрессии имеют несколько другой угол наклона.

Большое сходство трендов увеличения размеров черепа у добываемых ружьем и капканом свидетельствует о том, что процесс добычи более крупных животных капканом не оказывает существенного влияния на общее увеличение размеров черепа животных в течение непрерывного двадцатилетнего ряда. Значимое увеличение размеров зафиксировано для всех признаков, перечисленных в таблице 9. Увеличение размеров черепа в течение XX века обнаружено также у волка (Раменский, 1982) и ряда других животных. С.Е. Раменский объясняет увеличение размеров волка процессом акселерации, аналогичным происходившей у части этнических групп человека (Алтухов, 2003).

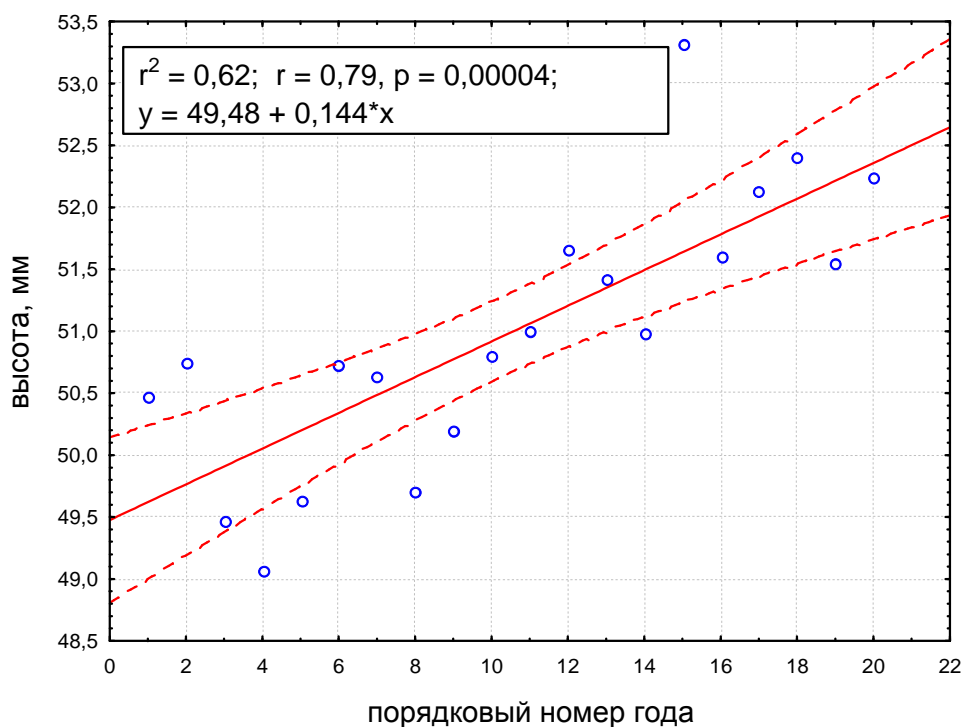


Рисунок 9 – Увеличение кондилобазальной длины черепа у самцов обыкновенной лисицы за двадцатилетний период

многочисленные примеры «промысловой селекции» приводят к уменьшению размеров тела.

Воздействие промысла, показанное в большинстве случаев на рыбах, является мощнейшим процессом, приводящим к измельчанию животных, снижению численности, нежелательному изменению генофонда популяции (Ricker, 1981; Алтухов, 2003; Алтухов и др., 2004).

Однако акселерация у человека сопровождалась уменьшением возраста полового созревания. Связано ли обнаруженное у лисицы увеличение размеров черепа с воздействием промысла – однозначно ответить на этот вопрос пока невозможно, необходимы дополнительные исследования. Известные

Таблица 9 – Приросты средних значений признаков черепа за двадцатилетний период у обыкновенной лисицы.

Признак	Самцы			Самки		
	Абсолютный прирост в год, мм	Относительный прирост в год, %	Общее увеличение размера, %	Абсолютный прирост в год, мм	Относительный прирост в год, %	Общее увеличение размера, %
кондилобазальная длина	0,199	0,144	102,88	0,152	0,115	102,31
длина лицевого отдела	0,158	0,178	103,57	0,131	0,156	103,12
длина мозгового отдела	0,086	0,128	102,56	0,054	0,082	101,65
скуловая ширина	0,175	0,236	104,72	0,115	0,162	103,24
мастоидная ширина	0,048	0,102	102,04	0,044	0,099	101,98
высота черепа в области слуховых капсул	0,137	0,291	105,82	0,126	0,275	105,5

Как правило, начало этого процесса связано с непропорциональным выловом крупных самцов. Измельчание животных под воздействием «промысловой селекции» зарегистрировано начиная только с 1975 г. для примерно 80 видов рыб, 40 видов морских беспозвоночных, 20 видов наземных позвоночных (Fenberg, Roy, 2008).

В нашем случае, один из способов отлова приводит к некоторому преимущественному изъятию самцов с более крупным черепом. Тем не менее, в течение 20 лет мы наблюдаем обратный процесс – увеличение размеров черепа лисицы. Обнаруженный процесс нуждается в дальнейшем, более глубоком исследовании.

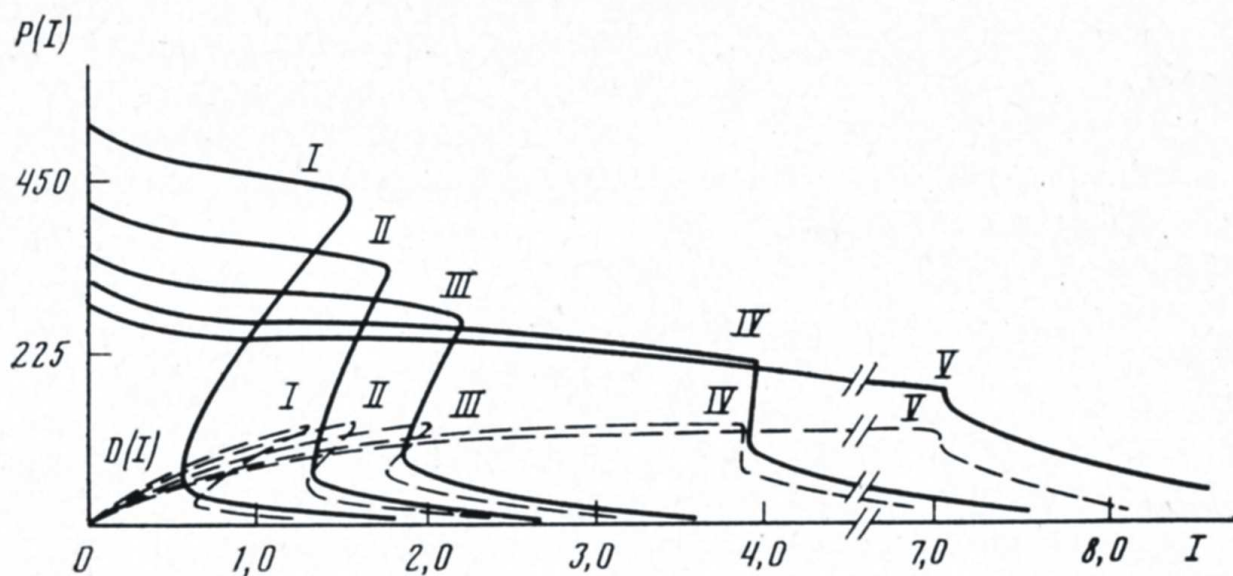
Глава 8. ПОИСК ОПТИМАЛЬНЫХ РЕЖИМОВ ПРОМЫСЛА. РАЗРАБОТКА РЕКОМЕНДАЦИЙ

Имитационное моделирование теоретически возможных вариантов ведения промысла без учета пространства (участки охотников равномерно распределены по территории) показало, что для успешного управления необходимо знать два параметра процесса добычи – интенсивность и избирательность промысла, а также направление изменения численности промыслового объекта. Так, при заданной слабой интенсивности промысла, на подъеме численности, удачным будет применение способов с высокой избирательностью на молодых животных. Способы

добычи с меньшим коэффициентом избирательности, но при той же интенсивности промысла будут менее выгодны. Однако максимальный урожай на фазе подъема численности, можно снять, резко увеличивая интенсивность изъятия и используя способы неизбирательной элиминации.

На фазе снижения численности следует уменьшать интенсивность изъятия, при этом максимальный эффект будет достигнут также при использовании неизбирательных способов добычи.

Таким образом, при традиционном подходе необходимо знать фазу численности, интенсивность и избирательность промысла. Если последнюю можно установить, анализируя текущие пробы из популяции, как это предлагалось рядом исследователей, то интенсивность изъятия можно определить только постфактум, оценив по возрастной структуре выборки удельную выживаемость. Иными словами, достижение максимального уровня добычи при использовании приемов текущего мониторинга (маневрирование сроками и способами отлова) невозможно. Об этом же свидетельствуют и результаты второй, более сложной имитационной модели (рис.13).



I — для охоты открыта вся территория; II — для охоты закрыто 10% территории; III — закрыто 30%; IV — закрыто 50%; V — закрыто 70%. Остальные обозначения, как на рис. 4

Рисунок 10 – Равновесные уровни плотности и добычи (экз/900 км²) обыкновенной лисицы в зависимости от интенсивности промысловой нагрузки при изменении доли закрытой для охоты территории

Требования максимальной и устойчивой во времени добычи несовместимы, поскольку точка максимального урожая неизвестна, а постепенное увеличение интенсивности добычи после превышения допустимого уровня приводит к неадекватно мощному и быстрому снижению численности. Возврат на прежний уровень численности требует значительно большего интервала времени, что связано с переходом популяции с нижнего устойчивого равновесного уровня численности на верхний устойчивый уровень (рис.4). Таким образом, стратегия МПУД не может быть использована для видов из срединной части r-K-континуума. Для таких видов нами разработаны две стратегии добычи.

Первая основана на естественном стремлении молодых животных к расселению. Параметры скорости и масштабов расселения взяты из реальных данных по меченым лисицам (Storm et al., 1975). Стратегия заключается в создании на части территории заказников. Наилучшее соотношение площади заказников и зоны открытой для охоты составляет 1:1 (рис. 10). При этом на промысловых участ-

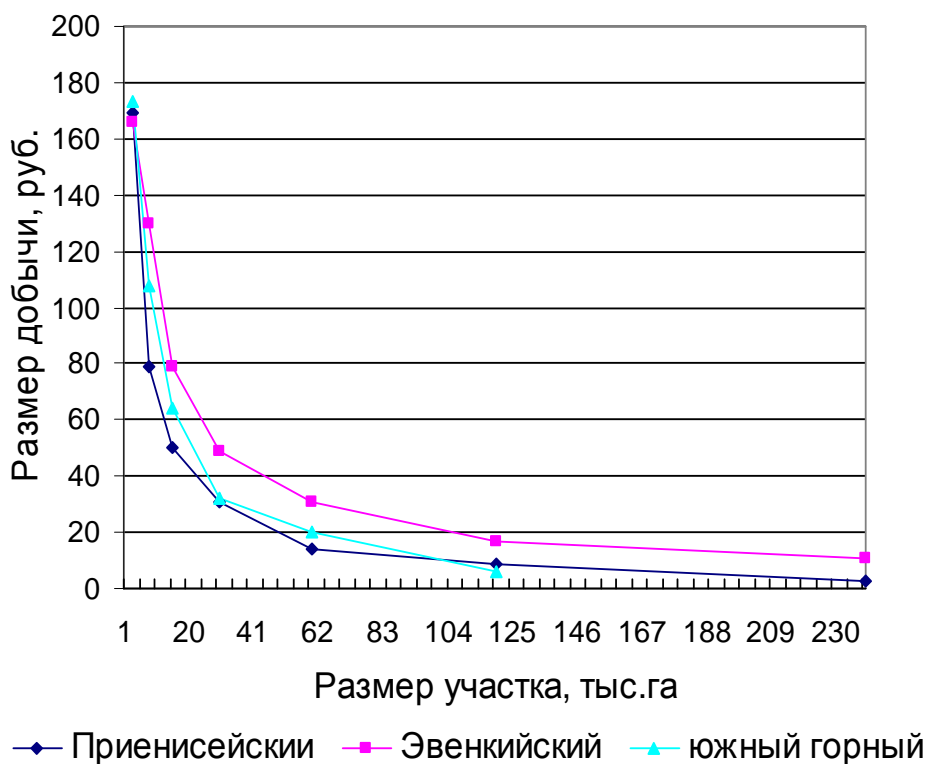


Рисунок 11 – Выход пушнины (в рублях) с единицы площади участка (по материалам В.Б .Колычева, С.Е. Колычевой, 1985). На примере охотников-соболятников

большой скоростью (рис. 11). Площадь угодий, приходящаяся на 1 день охоты сильно различается на участках разного размера и

ках интенсивность охоты может никак не регулироваться, такое соотношение площади создаст достаточные гарантии от краха популяции, а уровень добычи будет близок к максимальному. Второй вариант стратегии с использованием пространства заключается в регулировании размеров промысловых участков охотников. Выход пушнины (соболой) с единицы площади участка убывает с

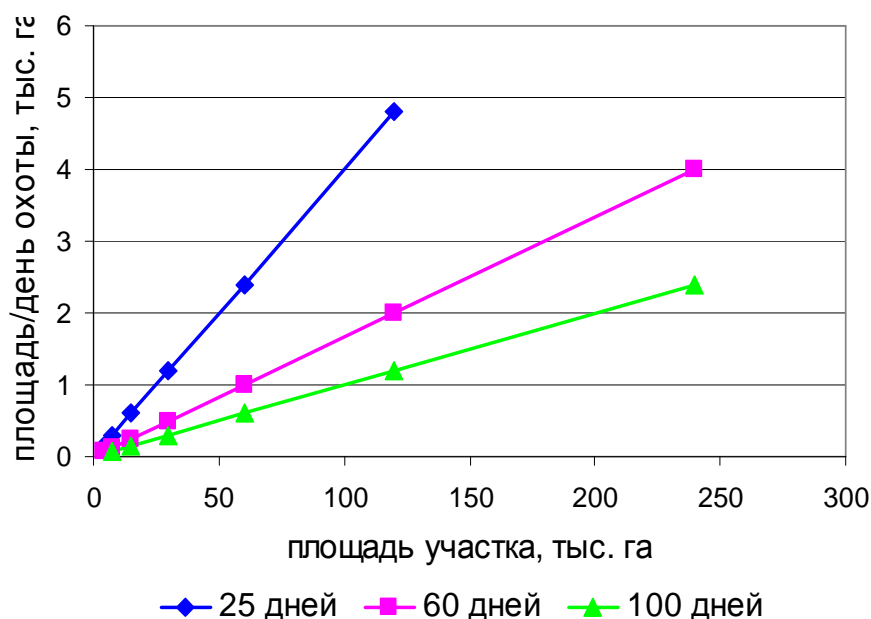


Рисунок 12 – Количесство гектаров, приходящихся на один день охоты при разном времени экспозиции капканов и разной площади промысловых участков (по материалам В.Б. Колычева, С.Е. Колычевой, 1985)

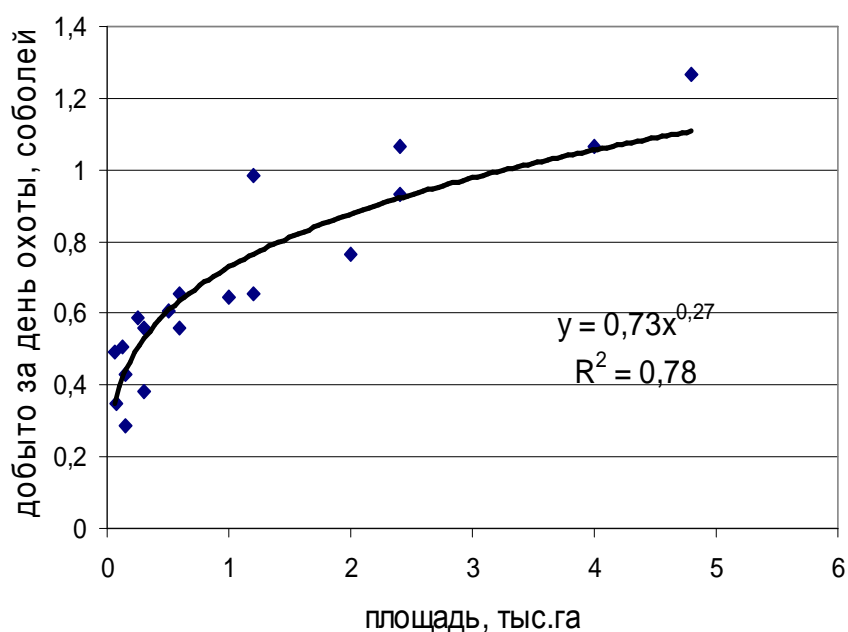


Рисунок 13 – Зависимость числа добытых за день охоты соболей от площади угодий приходящихся на один день охоты (по материалам В.Б. Колычева, С.Е. Колычевой, 1985)

при разном времени пребывания на промысле (рис. 12). В свою очередь добыча за один день охоты прямо зависит от площади угодий, приходящихся на один день охоты (рис. 13). Для более мелких по размерам млекопитающих (в частности для соболя) получено критическое значение размера промыслового участка (для соответствующей на момент сбора материала транспортной обеспеченности), при котором также будет гарантирована защита репродуктивного ядра.

Для соболя такой размер будет составлять 25-30 тыс.га. Обе стратегии позволяют не проводить текущего мониторинга состояния популяций промысловых видов и осуществлять какие-то корректирующие

действия в течение промыслового сезона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении обсуждаются основные результаты, полученные в каждой из восьми глав работы. Обращено внимание на наиболее важные с точки зрения автора детали исследований и обнаруженные процессы и явления. Воздействие на промысловых млекопитающих начинается на индивидуальном уровне – добываются наименее осторожные. Добыча капканом по сравнению с ружьем приводит к изъятию более крупных животных. У хищных млекопитающих преимущественной добыче в первую очередь подвергаются молодые животные и самцы, соответственно, нарушается структура популяции и первоначальный состав животных на индивидуальном уровне. Слабая трансформация местообитаний приводит к получению преимуществ и увеличению численности одних видов, сильная – к увеличению численности антропоотолерантных видов, снижению численности других, нарушению функциональных связей между видами, увеличению числа редких видов. В целом антропогенное воздействие имеет многосторонний характер, скорость преобразований связана с плотностью населения человека. При примерно двукратной разнице в плотности населения человека, изменения в составе сообществ копытных на Среднем Урале, произошедшие за последние 150 лет, сопоставимы с изменениями, произошедшими на юге Дальнего Востока за гораздо более длительный промежуток времени – с начала голоцена (Шереметьев и др., 2011).

ВЫВОДЫ

1. В течение последних 150 лет на Среднем Урале существенно сократились ареалы северного оленя, россомахи, соболя; расширили область обитания лось, косуля, лисица.
2. Кривые разнообразия-доминирования в сообществах северной половины Свердловской области характеризуются крутым наклоном, доминированием двух видов – белки и зайца-беляка – и низкой плотностью остальных, что свидетельствует о слабой антропогенной трансформации местообитаний. Суммарная плотность видов здесь наивысшая, суммарная биомасса низкая, индекс разнообразия Симпсона существенно меньше, чем в сообществах южной половины области.
3. Полученные зависимости изменения плотности населения промысловых видов млекопитающих, а также редких и исчезающих видов животных, от основных антропогенных факторов позволяют утверждать, что изменения в плотности

населения и распространении видов произошли в результате нерационального промысла и антропогенной трансформации местообитаний.

4. Высокая степень трансформации местообитаний приводит к изменению состава сообществ, преимущество получают антропотолерантные виды – лисица, косуля и кабан. Нарушаются функциональные связи между видами, суммарная плотность промысловых видов снижается, а суммарная биомасса растет. Запасы лося на единицу площади возрастают по мере увеличения доли сельскохозяйственных угодий до 25%, затем начинают снижаться. Перечень значимо действующих факторов на севере и юге может быть различным, зависимость от одного и того же фактора в трансформированной части области может отсутствовать.

5. Численность популяций обыкновенной лисицы в летне-осенний период находится под воздействием суммы температур и количества осадков; в зимний – числа дней с оттепелью. Гельминты желудочно-кишечного тракта оказывают негативное воздействие на все демографические параметры лисиц; слабое – нематоды; сильное – цестоды. Как подъем, так и спад численности лисицы сопровождается соответствующим изменением всех демографических параметров, что свидетельствует о жестких рамках внешних условий, в которых функционирует популяция. Обнаруженный механизм регуляции плотности населения по принципу обратной связи путем изменения доли участвующих в размножении самок, не обладает достаточной компенсаторной эффективностью.

6. Обнаружен феномен разной приспособленности когорт лисицы, рожденных при разной плотности популяции. При высокой численности родителей рождаются когорты с большей продолжительностью жизни и плодовитостью; при малой численности родителей – рождаются когорты с низкой выживаемостью и низкой плодовитостью. Соответственно приспособленность первых выше, чем у вторых.

7. Популяциям обыкновенной лисицы свойственны три равновесных уровня численности – два устойчивых (верхний и нижний) и один неустойчивый (промежуточный) – характеризующиеся разной скоростью перехода с одного уровня на другой. «Мгновенный» переход с высокого уровня на низкий обуславливает несовместимость требований максимального и постоянного уровня добычи.

8. Обнаружен феномен увеличения размеров черепа обыкновенной лисицы в течение двадцатилетнего периода. Увеличение отмечено как для самцов и самок, так и для молодых и взрослых животных. Скорость увеличения отдельных признаков черепа различна, у самцов она несколько выше, чем у самок. В целом, общее

увеличение размеров разных признаков за весь период составило от 1,65 до 5,82 процентов.

9. Среди трех когорт ондатры, рождающихся в течение сезона размножения, наивысшая выживаемость и репродуктивная ценность характерны для третьей, наименее многочисленной когорты.

10. Средний уровень плотности населения и распространение копытных млекопитающих определяется факторами антропогенной трансформации местообитаний, аномальными погодными условиями зимнего периода (косуля, кабан), уровнем развития браконьерства. Хищничество волка оказывает втрое меньшее, чем браконьерство, воздействие на популяцию лося. При соотношении численностей «лось-волк» 20:1 и менее, волк может оказывать определенное негативное влияние на популяцию лося.

11. Подавляющее большинство способов добычи характеризуется разной степенью избирательности отлова. Индексы избирательности Смирнова могут многократно различаться как у разных видов, так и у разных структурных групп популяции одного вида. Среди хищных млекопитающих преимущественной добыче на уровне структурных групп популяции подвергаются самцы как среди молодых, так и среди взрослых животных. На индивидуальном уровне капканные способы добычи лисицы (по сравнению с ружейными) приводят к преимущественному отлову более крупных по размерам тела животных, как самцов, так и самок.

12. Разработаны две новые стратегии ведения промысла, основанные на естественном стремлении территориальных животных к расселению, одна из которых заключается в создании сети чередующихся заказников и промысловых участков (для средних по размеру животных); вторая основана на регулировании величины промыслового участка охотника (для мелких по размеру животных), что в обоих случаях позволяет достичь максимального уровня добычи без дополнительных текущих управленческих решений и постоянного мониторинга состояния промыслового объекта.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. **Корытин Н. С.** Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц // Экология. 1983. № 2. С. 79-81.
2. **Бененсон И.Е., Большаков В.Н., Корытин Н.С., Кряжимский Ф.В.** Моделирование динамики популяций хищных млекопитающих при разных

- режимах промысла (на примере обыкновенной лисицы) // Докл. АН СССР. 1988. Т.301, №5. С.1269-1273.
3. **Корытин Н.С.**, Кряжимский Ф.В., Бененсон И.Е. Исследование динамики эксплуатируемой популяции обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes L.*) с помощью математической модели // Журн. общ. Биологии. 1989. Т. 50, N 1. С. 60-71.
 4. **Корытин Н.С.** О распространении северного оленя на Среднем и Северном Урале // Экология. 2001. № 1. С. 64-66.
 5. **Корытин Н.С.** Демографический анализ популяции лося на Среднем Урале // Зоол. журн. 2002. Т. 81, №11. С.1382-1388.
 6. **Корытин Н.С.** Анализ выживаемости обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes L.*) на фазах роста и снижения численности // Экология. 2002. №3. С.201-208.
 7. **Корытин Н.С.**, Большаков В.Н., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Состояние популяций и избирательность добычи копытных млекопитающих на Среднем Урале // Экология. 2002. № 3. С. 193-200.
 8. **Корытин Н. С.** Изменения численности хищных млекопитающих на Среднем Урале под воздействием антропогенных факторов // Экология. №3. 2011. С.205-210.
 9. Шереметьев И. С., Журавлев Ю. Н., **Корытин Н. С.**, Большаков В. Н.. Структура сообществ копытных // Экология. 2011. N 6. С. 436-440.
 10. **Корытин Н. С.**, Морозова Л. М., Погодин Н. Л. Региональные Красные книги Урала: содержание и факторы, влияющие на число охраняемых видов // Проблемы региональной экологии. 2011. №6. С.230-238.
 11. **Корытин Н.С.** Влияние гельминтозов на демографические параметры популяции хозяина (на примере обыкновенной лисицы) // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. №6. С.652-657.

Монографии:

12. Смирнов В. С., **Корытин Н. С.** Возрастная структура и соотношение полов // Волк: Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 389-408.
13. Ширяев В.В., **Корытин Н.С.** Выживаемость и смертность // Ондатра: морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. С.386-388.
14. Головатин М.Г., Добринский Н.Л., **Корытин Н.С.**, Пасхальный С.П., Сосин В.Ф., Штро В.Г. Наземные позвоночные животные // Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. Екатеринбург: Аэрокосмоэкология, 1997. С. 153-178.

15. **Корытин Н.С.**, Добринский Л.Н., Данилов А.Н., Добринский Н.Л., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Павлинин В.В., Сосин В.Ф., Шиляева Л.М. Млекопитающие // Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. Гл.12. С.226-270.
- 15а. **Корытин Н.С.**, Богданов В.Д., Быков В.В., Жарков А.М., Магомедова М.А., Матвейчук С.П. Традиционное использование биологических ресурсов // Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. Гл.17. С.383-406.
16. Большаков В.Н., **Корытин Н.С.**, Марков Н.И., Погодин Н.Л. Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 160 с.
- Публикации в других изданиях:**
17. Смирнов В.С., **Корытин Н.С.** Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях: препр. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1979. 78 с.
18. **Корытин Н.С.**, Соломин Н.Н. Оценки выживаемости и скорости роста численности в популяциях лисиц из Предуралья и Зауралья // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 19-28.
19. Большаков В.Н., Садыков О.Ф., Бененсон И.Е., **Корытин Н.С.**, Кряжимский Ф.В. Актуальные проблемы популяционного мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1987. Т.10. С. 47-63.
20. **Корытин Н.С.** Анализ возможности регуляции промыслового усилия путем оптимизации размера промыслового участка // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы международной науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002. С.271-275.
21. **Корытин Н.С.** Сравнение оценок возраста и веса лося, получаемых разными способами. // Проблемы современного охотоведения: материалы междунар. науч.-практ. конф. М., 2002. С. 133-138.
22. **Корытин Н.С.** Погодин Н.Л. Опыт мониторинга популяции лося в Свердловской области // Проблемы современного охотоведения: материалы междунар. науч.-практ. конф. М., 2002. С 125-132.
23. **Корытин Н.С.** Северный олень в Свердловской области // Северный олень в России. 1982-2002. М.: Триада-фарм, 2003. С.135-138.
24. **Корытин Н.С.** Достоверность оценок численности крупных млекопитающих, получаемых разными способами // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: материалы III междунар. симп. Петрозаводск: Ин-т биологии КарНЦ РАН, 2003. С. 117-118.

25. **Корытин Н.С.**, Марков Н.И., Погодин Н.Л. Мозаичность угодий как фактор определяющий уровень плотности населения копытных // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: материалы III междунар. симп. Петрозаводск: Ин-т биологии КарНЦ РАН, 2003. С. 119-122.
26. **Корытин Н.С.** На численность лосей в России больше всего влияют браконьерство и волки // Eesti Jahimees. 2003. N 11. С. 15-17.
27. **Корытин Н. С.**, Марков Н. И., Погодин Н. Л. Структура смертности копытных на Среднем Урале // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы междунар. науч.-практ. конф. 22-25 мая 2007 г. Киров, 2007. С. 220-221.
28. **Корытин Н.С.** Лось: причины снижения численности // Охота и охотничье хозяйство. 2008. №6. С. 1-4.
29. **Корытин Н.С.** Проблемы применения теоретической модели управления популяциями охотничьих животных // XXIX конгресс биологов-охотоведов: сб. материалов. М., 2009. Часть 1. С. 324-325.
30. **Корытин Н. С.** Проблемы управления промыслом млекопитающих // Гос. управление ресурсами. 2011. Специальный выпуск. С.350-363.
31. Большаков В. Н., **Корытин Н. С.** Антропогенная трансформация экосистем и проблемы охотничьего хозяйства // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. Б. М. Житкова. Киров, 2012. С. 6-7
32. **Korytin N. S.**, Bolshakov V. N., Markov N. I., Pogodin N. L. The effect of hunting on sex ratio in populations of ungulates in Middle Urals // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung. / Gesellschaft fur Wildtier- und Jagdforschung. 2000.Vol. 25. P.49-61.
33. Bolshakov V. N., **Korytin N. S.** Effect of landscape alteration on the dynamics of mammal communities // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung / Gesellschaft fur Wildtier- und Jagdforschung. 2008.Vol.32. P. 251-256.
34. **Korytin N.**, Bolshakov V. Cestoda and Nematoda Helminthiasis Effect on the Red Fox Demographics // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung .2009. Vol. 34. P.285-289.
35. **Nikolay S. Korytin**, Vladimir N. Bolshakov, Wolves impact on the moose population // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung / Gesellschaft fur Wildtier- und Jagdforschung. 2011. Vol.36. P. 87-92.

Подписано в печать 25.12.2012 г. Формат 60x84 1/16

Усл.п.л. 2. Тираж 120 экз. Заказ №

Отпечатано в типографии