

ISSN 0367-0597

Номер 3

Май - Июнь 2002



ЭКОЛОГИЯ

<http://www.maik.ru>



“НАУКА”

МАИК “НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА”

УДК 574.3:591.52:599.6

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ИЗБИРАТЕЛЬНость ДОБЫЧИ КОПЫТНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2002 г. Н. С. Корытин, В. Н. Большаков, Н. И. Марков, Н. Л. Погодин

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, 8 Марта, 202*

Поступила в редакцию 21.08.2000 г.

Проанализированы движение численности и изменение доли самок в добыче у лося, кабана и косули на Среднем Урале. Показано, что для всех трех видов копытных характерна слабая избирательная добыча самок. С течением времени это приводит к снижению доли самок в популяции и уменьшению репродуктивного потенциала.

Ключевые слова: динамика, численность, соотношение полов, избирательность добычи, лось, кабан, косуля.

Проблема адекватности структуры выборки структуре популяции у копытных многократно обсуждалась в литературе. Многие авторы признают факт искажения структуры выборки преимущественным выловом животных того или иного пола или возрастного класса (Бутурлин, 1934; Язан, 1967, 1975; Юргенсон, 1968; Глушков, 1975, 1982; Тимофеева, 1974; Верещагин, Русаков, 1979). Большинство исследователей считает, что взрослые животные у копытных млекопитающих при отсутствии отдельных квот на добычу молодых и взрослых добываются избирательно. При анализе избирательности добычи по полу общепринятой точкой зрения является признание преимущественной добычи самцов по крайней мере для одного вида – лося. Некоторые авторы (Briedermann, 1986; Червонный, 1980; Простаков, 1996) указывают на возможную избирательную добычу самцов при отстреле кабана.

Преимущественное изъятие представителей одной внутривидовой группы должно рано или поздно приводить к преобладанию других, в частности отмеченная выше преимущественная добыча самцов в популяциях лося и кабана рано или поздно должна привести к повышению доли в популяции самок.

Исследователи, занимавшиеся оценкой соотношения полов у лося, показывают весьма противоречивую картину динамики соотношения полов у данного вида. В период, охваченный исследованиями (порядка 30 лет, 50-е, 60-е, 70-е гг.) на значительной части ареала вида в соотношении полов как в выборке, так и в популяции не произошло существенного сдвига в пользу самок. И только примеры крайнего выражения избирательной добычи одного из полов (законодательный запрет добычи самок, практиковавшийся в

ряде стран, в том числе и в России в начале века) приводят к резкому преобладанию другого пола в популяции. Е.К. Тимофеева (1974), анализируя такие случаи, отмечает, что подобные меры могут весьма быстро приводить к существенному искажению структуры популяции в пользу самок (до соотношений 1 : 2.4; 1 : 3 и даже 1 : 9), что в свою очередь при отсутствии ярко выраженной склонности к полигамии у лося приводит к снижению репродуктивного потенциала и деградации популяции. Сравнивая современные данные о соотношении полов в добыче (55.5% самцов) и по визуальным наблюдениям (52.1% самцов, 1960-е гг., Ленинградская обл.), Е.К. Тимофеева (1974) приходит к заключению о преимущественной добыче самцов, а анализируя материалы других авторов, делает вывод о том, что преобладание самцов в популяции наблюдается только на части ареала вида.

По данным В.Н. Большакова и Б.С. Кубанцева (1984), в популяции лося преобладали самки, однако различия в соотношении полов в основном не превышали полутора кратного порога (доля самок не более 60%). В литературных источниках, проанализированных Н.Л. Лебедевой (1986), самки среди взрослых животных преобладали в пяти случаях из девяти. В.Д. Херувимов (1969) отмечает, что преобладание самок в популяции лося в Тамбовской области фиксируется как по данным визуальных встреч, так и по результатам сплошного отстрела.

В целом, исходя из приведенных выше данных, можно полагать, что преимущественный отстрел самцов у лося не приводил к существенному искажению структуры популяции. Некоторое преобладание самцов у эмбрионов (в среднем 53–54% с колебаниями от 46 до 58% – Тимофеева, 1974;

Таблица 1. Количество животных, информация о добыче которых использована в работе

Вид	Промысловый сезон, годы									
	1983/84	1984/85	1985/86	1988/89	1990/91	1991/92	1992/93	1993/94	1994/95	1995/96
Лось	>2000	>2000	>2000	1897	–	–	2823	2799	1689	1213
Кабан	–	–	–	–	289	–	255	358	261	260
Косуля	–	–	–	–	–	565	530	593	–	–

Верещагин, Русаков, 1979) компенсировалось преимущественной добычей взрослых самцов и при существовавшей в те годы сравнительно невысокой интенсивности промысла приводило к относительно небольшому преобладанию самок в популяции.

Соотношение полов в популяциях европейской и сибирской косули также сдвинуто в пользу самок. На большей части европейской территории России доля самок среди косуль колеблется от 54 до 68% (Гептнер и др., 1961). Согласно данным Т. Рандвеэра (1989), в Эстонии этот показатель равен 64.5%, а в Дании соотношение самцов и самок составляет 1 : 2 (Strandgaard, 1972, цит. по Филонов, 1993). Преобладание самцов среди взрослых животных было отмечено только в популяции косули в Швеции (Vorg, 1970, цит. по Филонов, 1993).

Ситуация в популяциях сибирской косули практически идентична таковой для европейской. Данные о соотношении полов у косули Ильменского заповедника (Южный Урал) говорят о том, что начиная с середины 40-х годов там преобладали самки (Ушков, 1947; Аверин, 1949), к концу 60-х годов их доля составляла 69% (Дворников, 1984). В Хинганском заповеднике (Дальний Восток России) доли самцов и самок составляли соответственно 45 и 55% (Дарман, 1986). Аналогичные сведения по Западному Забайкалью (Южная Сибирь) приводит М.Н. Смирнов (1978). В подтверждение тенденции к преобладанию самок в популяциях косули следует отметить, что данные, приводимые А.А. Данилкиным (1992), говорят о том, что, независимо от плотности населения животных, доля самок в популяциях всегда равна или выше доли самцов.

Соотношение полов в популяциях кабана в Европе и на европейской части России близко к 1 : 1 (Briedermann, 1986; Простаков, 1996) или наблюдается преобладание самцов (Иванова, 1980; Ватолин, 1980). Анализ промысловых выборок, выполненный указанными авторами, показал безусловное преобладание в них самцов (соотношение полов чаще всего не менее 2 : 1). Изучая многолетнюю динамику соотношения полов в природе и промысловых выборках, Н.Н. Простаков (1996) обнаружил повышенную долю самцов в добыче по сравнению с долей особей данного пола в популяции, что позволило автору сделать заключе-

ние о наличии избирательности в добыче самцов. К аналогичному выводу пришел и Л. Бридерман (Briedermann, 1986), сравнивая соотношение полов среди отловленных и отстрелянных животных. Однако О.С. Русаков и Е.К. Тимофеева (1984), проанализировав изменения в соотношении полов в промысловых выборках кабана из северо-западных районов России на разных фазах динамики популяции вида, отметили постоянство преобладания в них самцов и отсутствие сдвига в пользу самок. На основании этого они предположили, что преобладание самцов является вообще характерным для популяций кабана, существующих вблизи северной границы видового ареала, и преобладание данного пола в выборке не свидетельствует об их избирательной добыче.

В настоящей работе мы попытаемся проанализировать изменения соотношения полов во взрослой части популяции у трех видов копытных, обитающих на территории Свердловской области, оценить направление избирательности добычи, возникающей по тем или иным причинам, а также последствия возможной преимущественной добычи одного из полов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Система эксплуатации популяций копытных млекопитающих основана на выдаче индивидуальных или групповых лицензий¹, которые в советский период подразделялись на “спортивные” и “заготовительные”. До 1996 г. основным управляющим фактором была величина изъятия, которая для всех видов копытных в среднем не превышала 10–15% для лося и косули и 20–30% для кабана от уровня численности. В рассмотренный период не вводилось законодательных ограничений на добычу животных по полу и возрасту.

В анализе использованы содержащиеся в лицензиях сведения о дате добычи, поле и возрасте животного. Количество проанализированных лицензий приведено в табл. 1. Факт наличия преимущественной добычи одной из структурных

¹ При охоте по заготовительной лицензии охотник был обязан продать мясо добытого животного государственной заготовительной организации, при охоте по спортивной лицензии охотник платил деньги за добычу животного, а мясо имел возможность использовать по своему усмотрению.

групп популяции определяли по методу, предложенному В.С. Смирновым и Н.С. Кобытиным (1979). Сущность метода заключается в том, что об отсутствии избирательного вылова будет говорить случайное либо не изменяющееся соотношение структурных групп популяции среди добытых в начале, середине и конце сезона охоты, о преимущественной добыче – факт снижения доли какой-либо структурной группы в течение сезона промысла. Наиболее ярко искажение структуры популяции проявляется в выборке, взятой в начале сезона добычи при общем высоком уровне промысловой нагрузки. Основным предположением при таком подходе к анализу будет являться допущение о постоянной величине превышения вероятности добычи животного из избирательно добываемой группы над вероятностью добычи животного из неизбирательно добываемой группы на протяжении всего сезона охоты. Сезон промысла мы делили на три равные части, но не по хронологическому принципу, а по числу добытых животных с целью выравнивания промысловой нагрузки в течение сезона охоты, а также в связи с разной продолжительностью охотничьих сезонов в разные годы.

Начиная с 1997 г. для всех трех видов введен запрет добычи взрослых самок и отдельные квоты на добычу молодых и взрослых животных, которые перераспределены существенно в сторону молодых животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменения численности копытных млекопитающих в Свердловской области анализируются на основе официальных данных, полученных при проведении зимнего маршрутного учета. Численность лося в Свердловской области изменялась следующим образом. Достигнув сравнительно высоких значений (порядка 20 тыс. особей) в конце 50-х – начале 60-х годов, она резко упала к концу 60-х (рис. 1а). Затем наблюдался длительный, медленный рост численности до начала 80-х годов. К 1983 г. численность достигла пика и составляла 27 тыс. особей (по другим данным – 40 тыс.). В середине 80-х снова произошел спад численности до уровня примерно 20 тыс. особей. В конце 80-х – начале 90-х годов она медленно возрастала, пик был достигнут в 1992 г. С этого времени мы наблюдаем резкий обвал численности, нарушенный некоторым повышением в 1995 г. В целом к 1997 г. уровень численности лося составил порядка 55–60% от максимального.

Численность косули длительное время оставалась низкой, на уровне 4000 особей (авторы располагают сведениями начиная с конца 60-х годов, рис. 1б). Бурный рост численности начался с 1990 г., а пик в 15 тыс. особей был достигнут в 1994 г. Этот рост совпал с подъемом численности

Численность, шт.

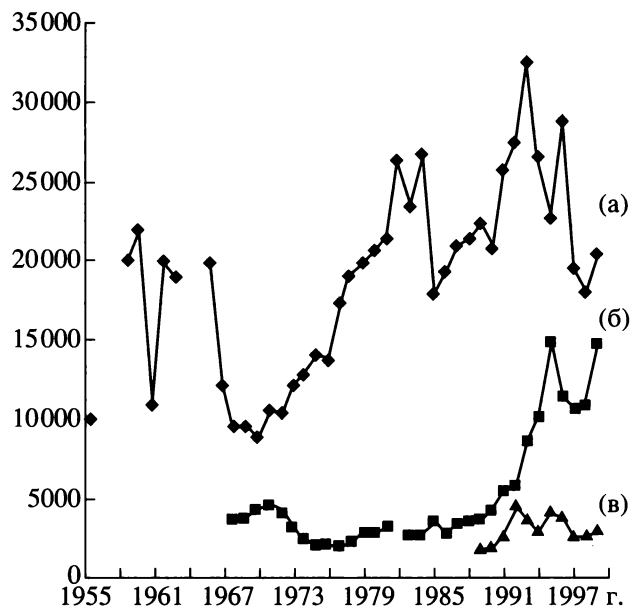


Рис. 1. Динамика численности лося (а), косули (б) и кабана (в).

косули в расположенных к югу от Свердловской Курганской и Челябинской областях.

Кабан является новым для области видом. Он появился как в результате работ по интродукции, так и благодаря естественной экспансии в новые для него северные и северо-восточные районы европейской части России и за Уральский хребет. Работы по интродукции проводились в 70-х годах, в это же время стали отмечать отдельные случаи самостоятельных заходов кабана в область (Киселев, 1986; Марков, 1997а, б). После пика в 1991 г. численность кабана постепенно снижается (рис. 1в). Охота была открыта в 1987 г.

Результаты наших исследований показали, что соотношение полов в добыче лося в Свердловской области также существенно сдвинуто в пользу самцов, что полностью согласуется с материалами многих авторов. Некоторое отличие заключается в том, что доля самок среди добытых взрослых животных (табл. 2) за период с 1983 по 1996 гг. имела тенденцию к монотонному снижению, несколько нарушенную в сезоны 1992/93 гг. и 1993/94 гг. В целом доля самок в добыче снизилась с 45.6% в сезон 1983/84 гг. до 37.2% в сезон 1995/96 гг., иными словами, за 12-летний период доля самок снизилась на 9%. Достоверность наблюдаемого процесса не вызывает сомнения в силу большого объема проанализированных выборок.

Аналогичный процесс наблюдается и в популяции кабана, возможно, только его интенсивность еще выше, чем в популяции лося. Начиная с 1990 г. за шесть промысловых сезонов доля са-

Таблица 2. Соотношение полов у лося среди добытых взрослых животных в Свердловской области

Показатели	Промысловый сезон, годы							
	1983/84	1984/85	1985/86	1988/89	1992/93	1993/94	1994/95	1995/96
Доля самок в добыче	0.456	0.438	0.427	0.415	0.437	0.438	0.392	0.372
<i>N</i>	>2000	>2000	>2000	1897	2823	2799	1689	1213

Таблица 3. Соотношение полов у кабана среди добытых взрослых животных в Свердловской области

Показатели	Промысловый сезон, годы				
	1990/91	1992/93	1993/94	1994/95	1995/96
Доля самок в добыче	0.374	0.345	0.3	0.28	0.258
<i>N</i>	289	255	358	261	260

мок среди добытых животных снизилась с 37.4% в первый год до 25.8% в сезон 1995/96 гг., иными словами, за шестилетний период на 11% (табл. 3).

Возникает вопрос, действительно ли мы наблюдаем процесс снижения доли взрослых самок в популяции, либо низкая доля самок в выборках является артефактом, вызванным избирательной добычей самцов.

Рассмотрим, как изменяется доля самок в добыче в течение промыслового сезона. Напомним, что отсутствие каких-либо изменений либо случайные колебания доли самок будут свидетельствовать об отсутствии избирательной добычи, а снижение доли самок в добыче будет указывать на избирательный вылов последних. На рис. 2а показано изменение доли самок лося в добыче в начале, середине и конце промыслового сезона. Как видим, на протяжении всех пяти рассмотренных промысловых сезонов наблюдается незначительное, но отчетливое снижение доли самок к концу сезона охоты. Эти результаты в целом оказались идентичными полученным ранее при несколько ином способе обработки материала (Погодин, Корытин, 1997). Практически такие же данные по снижению доли самок в выборке получены нами при анализе материалов из соседнего региона – Пермской области.

Также достаточно отчетливая картина снижения доли самок наблюдается в популяции косули (рис. 2б). В течение трех охотничьих сезонов наблюдается тенденция снижения доли самок к концу сезона, что бесспорно свидетельствует об их избирательной добыче.

Несколько более противоречивая ситуация наблюдается при рассмотрении данных по кабану (рис. 2в). В первый сезон анализируемого периода наблюдается повышение доли самок к концу охотничьего сезона, что определенно указывает на преимущественную добычу самцов. Во второй

сезон доля самок оказывается практически постоянной на протяжении всего периода. Три последующих сезона охоты демонстрируют отчетливое снижение доли самок в выборке к концу периода.

Таким образом, у двух из рассмотренных трех видов копытных млекопитающих, обитающих на территории Свердловской области, а именно у лося и косули, мы наблюдаем бесспорную картину снижения доли самок в добыче на протяжении промыслового сезона. Анализ материалов лицензий, выданных на добычу кабана, показал, что в трех из рассмотренных пяти сезонов охоты также наблюдается снижение доли самок к концу сезона и только в одном отмечено снижение доли самцов.

Полученные результаты позволяют нам сделать вывод об избирательной добыче самок в популяциях копытных млекопитающих на территории Свердловской области. Наблюдаемое снижение доли самок к концу сезона промысла весьма невелико, что свидетельствует о низкой величине избирательности добычи. Иными словами, превышение вероятности добычи самки в случае избирательного вылова над вероятностью добычи самки при неизбирательной элиминации в нашем случае незначительно (по сравнению, скажем, с подобными процессами, протекающими в популяциях хищных млекопитающих, см. Смирнов, Корытин, 1979), и последствия этого процесса могут сказаться только спустя годы. Этому также способствует общая относительно низкая интенсивность изъятия копытных, которая для лося составляла в Свердловской области в среднем не более 10–15%.

Анализ результатов исследований соотношения полов у лося в 1960-е–70-е годы показывает, что в тот период, скорее всего, избирательно добывались самцы. На снижение доли самцов к концу сезона промысла указывали О.С. Русаков (1982) и В.М. Глушков (1985). Видимо, на процесс

формирования выборки оказывает влияние большой набор факторов, и итоговый результат будет зависеть от их соотношения.

Все факторы, оказывающие воздействие на процесс формирования выборки, можно объединить в три большие группы. В первую группу, следуя за В.С. Смирновым и Н.С. Кориным (1979), включим факторы естественного характера. К ним могут относиться различия в осторожности животных разного пола, длине суточного набега и др. Так, немногочисленные опубликованные материалы (Тимофеева, 1974; Никулин, 1978) свидетельствуют о несколько большей длине суточного хода у взрослых самцов лося. С другой стороны, Н.М. Гордиук (1993, 1994) на значительно большем материале показал, что в условиях заповедника суточный ход самок почти вдвое больше, чем у самцов. Е.С. Канаков (1985) обнаружил существенную разницу в стациальных предпочтениях половых групп: соотношение полов среди лосей, обитавших в сосновых лесах, было существенно сдвинуто в пользу самцов, а среди лосей, обитавших в лиственных лесах, существенно больше было самок.

Для косули также показано различие в поведении самцов и самок. Ряд авторов (Flint, Krzywinsky, 1978; San Jose et al., 1997) констатируют большую подвижность самцов по сравнению с самками в период гона и в зимний период и большую склонность самцов к ведению одиночного образа жизни.

А.А. Воронин (1980) приводит данные о том, что длина суточного хода группы кабанов, состоящей из взрослых самок, подсвинок и яловых самок, составляет 10–12 км, в то время как суточный ход взрослых самцов не превышает 4.2 км вместе с жировкой. В случае беспокойства длина перехода группы указанного типа возрастает до 15–20 км, тогда как самец отходит только на 1–2 км, а затем возвращается на старый участок.

Таким образом, для всех проанализированных видов характерны связанные с полом различия в подвижности и биотопическом распределении, которые могут определять разную вероятность добычи самца или самки в ходе охоты.

Во вторую группу факторов мы объединяем способы охоты, которые могут приводить к преимущественному вылову той или иной структурной группы. Так, при охоте на вабу добываются почти исключительно самцы лося. Охота с собакой приводит к преимущественной добыче самок как у лося, так и у кабана (Слудский, 1956; Русаков, Тимофеева, 1984; Загузов, 1988; Варнаков, 1988; Смирнов, 1994, цит. по Данилкину, 1998), особенно, если с самкой находятся молодые. На облавных охотах чаще отстреливают самок (Данилкин, 1998). В.М. Глушков (1982) приводит данные, свидетельствующие о преимущественной добыче са-

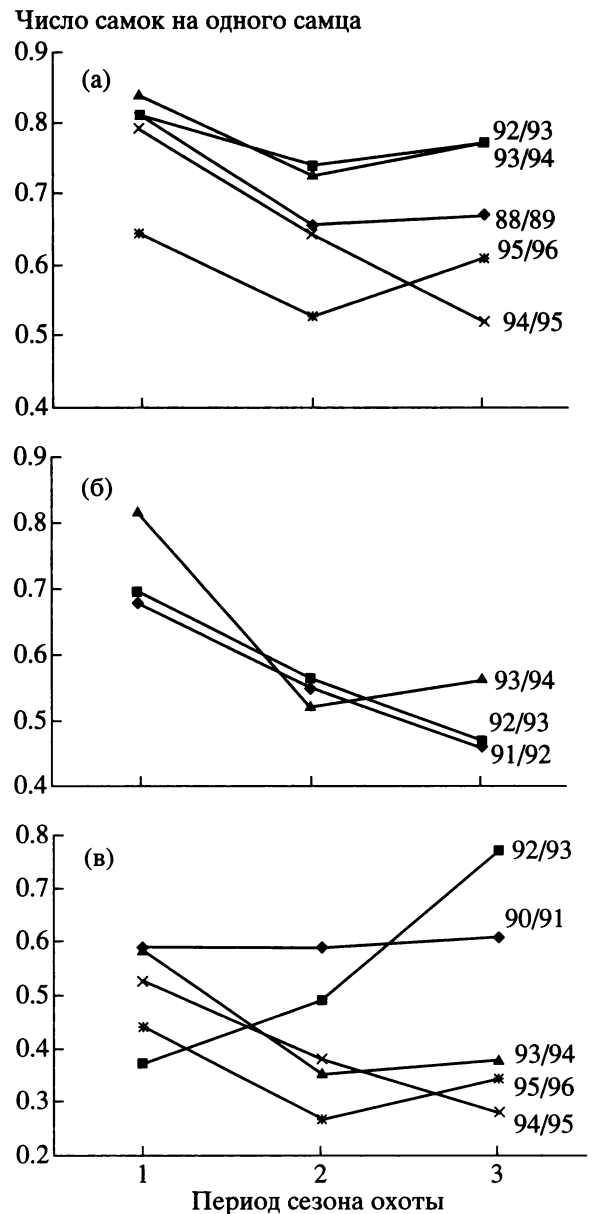


Рис. 2. Изменение соотношения полов среди добытых лосей (а), косуль (б) и кабанов (в).

мок лося при использовании всех основных способов охоты: окладом, с подхода и с лайкой.

К третьей группе факторов мы относим прямое преднамеренное предпочтение охотником к добыче той или иной структурной группы. Это касается в первую очередь трофейной охоты. Кроме того, эффекты такого типа проявляются при анализе результатов добычи копытных по так называемым “спортивным” и “заготовительным” лицензиям.

Различное сочетание факторов в каждом конкретном случае будет определять соотношение полов в выборке. Н.К. Верещагин и О.С. Русаков (1979) показали, что при добыче лося в спортив-

Таблица 4. Соотношение полов у лосей, добытых в спортивных целях и для мясозаготовок

Сезон промысла	Число проанализированных лицензий	Доля самок в добыче	
		по спортивным лицензиям	по заготовительным лицензиям
1993/94	2686	51.2	40.0
1994/95	1720	40.7	36.0

ных целях соотношение полов сдвинуто в пользу самок (57.4%), а при добыче по заготовительным лицензиям доля самок составляет только 39.8%. Аналогичные материалы получены этими авторами и для кабана. Анализ соотношения полов у лося, проведенный нами отдельно для спортивных и заготовительных лицензий, показал (табл. 4), что в Свердловской области наблюдается сходная картина. Хотя полученные нами различия не такие яркие, как у Н.К. Верещагина и О.С. Русакова, общая тенденция остается той же: по заготови-

тельным лицензиям добывается больше самцов, по спортивным – относительно больше самок.

Однако более детальное рассмотрение соотношения полов в добыче по периодам промысла показало (рис. 3а), что число самок лося на одного самца, добытых по заготовительным лицензиям, в 1993/94 гг. осталось примерно тем же как в начале сезона, так и в конце. В 1994/95 гг. эта величина несколько снизилась к концу сезона охоты. Динамика соотношения полов среди лосей, добытых по спортивным лицензиям, демонстрирует значительное снижение доли самок от начала сезона к его концу (рис. 3б). Причем в 1994/95 гг. в начале сезона добывалось в среднем по 2.5 самки на одного самца, а в конце сезона охоты по спортивным лицензиям не было добыто ни одной самки. Полученный результат свидетельствует о сильно выраженной преднамеренной добыче самок охотниками при охоте на лося по спортивным лицензиям.

Аналогичный анализ данных по кабану нам удалось провести только по одному сезону охоты – 1990/91 гг. Доля самцов среди кабанов, добытых по заготовительным лицензиям, оказалась равной 67.5%, по спортивным – несколько ниже, а именно 58.9%. В течение сезона промысла доля самок, добытых по спортивным лицензиям, снижалась (рис. 4а), а по заготовительным – увеличивалась, соответственно снижалась доля самцов (рис. 4б). Следует отметить, что начиная с сезона 1993/94 гг. для охоты на кабана выдавались только спортивные лицензии, что, видимо, и определило ярко выраженную преимущественную добычу самок кабана в эти сезоны.

Таким образом, результаты проведенных исследований позволяют считать, что снижение доли самок среди добытых лосей и кабанов в Свердловской области с 1983 по 1996 г. и с 1990 по 1996 г. не является артефактом и действительно имеет место. Происходит это в результате общей слабо выраженной преимущественной добычи самок. Преимущественная добыча этого пола характерна также и для популяции косуль. Постепенное накопление дефицита самок у лося началось, по-видимому, раньше рассмотренного периода. Вполне возможно, что на части территории области соотношение полов в популяции лося сдвинуто в пользу самцов еще сильнее, чем наблюдаемое по промысловой выборке. Несомненно, что длительное, многолетнее накопление дефицита самок в популяции лося явилось одной из причин снижения численности этого вида в Свердловской области, произошедшего в последние годы.

Несколько противоречивым представляется тот факт, что избирательная добыча самок косули в начале 90-х годов сочеталась с быстрым ростом численности популяции в данный период. Мы полагаем, что причина этого состоит, во-первых,

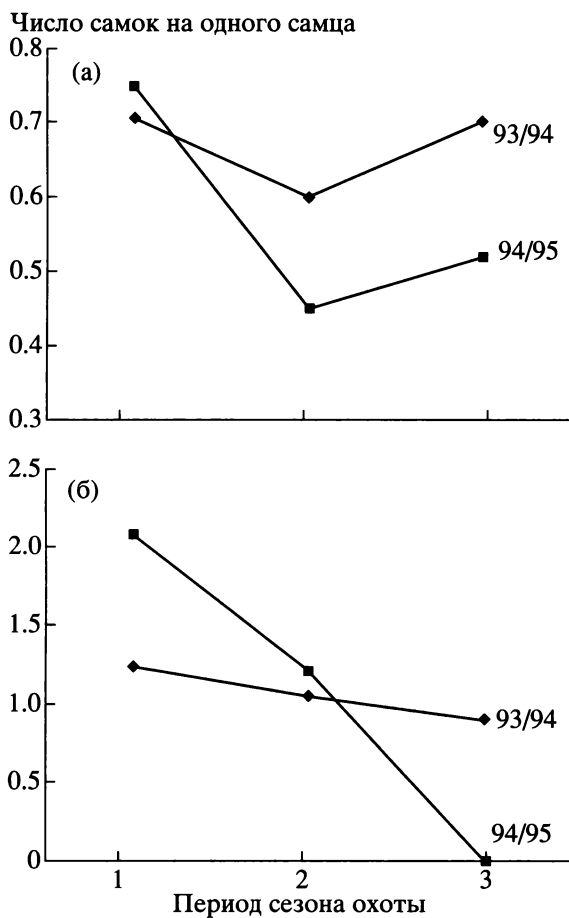


Рис. 3. Изменение соотношения полов в течение сезона промысла среди лосей, добытых по заготовительным (а) и спортивным (б) лицензиям.

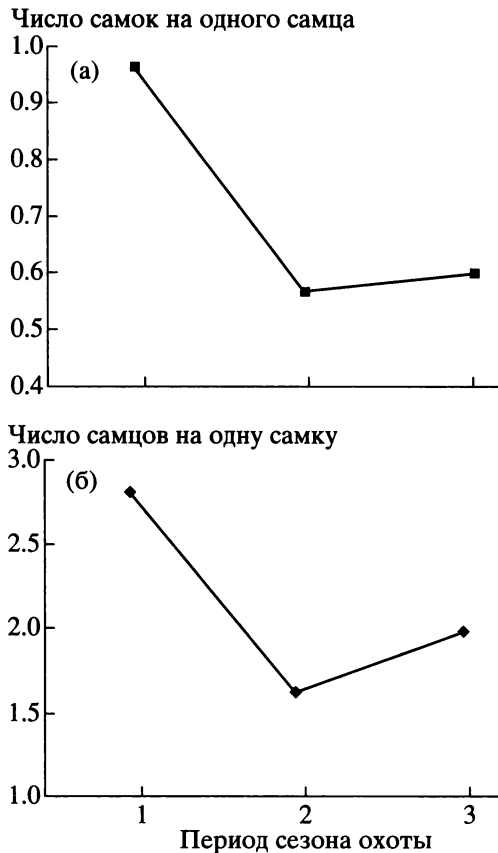


Рис. 4. Изменение соотношения полов у кабана в добыче по спортивным (а) и заготовительным (б) лицензиям (сезон 1990/91 гг.).

в низкой доле изъятия животных из популяции, а, во-вторых, в том, что репродуктивный потенциал популяции мог восстанавливаться за счет косуль, мигрировавших в пограничные районы Свердловской области из лесостепной зоны, где плотность населения косули была и остается очень высокой.

Отсутствие полной синхронности изменения доли самок в добыче у кабана среди всех рассмотренных пяти сезонов охоты определяется, видимо, различным соотношением выданных спортивных и заготовительных лицензий. Так, начиная с сезона 1993/94 гг., когда на кабана стали выдавать только спортивные лицензии, мы наблюдаем отчетливое снижение доли самок в течение сезона охоты. В сезон 1990/91 гг., когда в общей выборке соотношение полов оставалось постоянным (рис. 2в), доля самок среди добытых по спортивным лицензиям также снижалась (рис. 4а), а среди добытых по заготовительным лицензиям снижалась доля самцов (рис. 4б). При этом доля реализованных заготовительных лицензий в этот сезон составляла 68% от всех выданных.

Таким образом, можно уверенно полагать, что формирование структуры выборки при добыче

копытных определяется соотношением числа выданных спортивных и заготовительных лицензий. Доля спортивных лицензий всегда была ниже доли заготовительных, и этим объясняется достаточно слабое проявление преимущественной добычи самок. Вполне вероятно, что в регионах, где доля заготовительных лицензий была подавляющей, общий эффект воздействия мог выражаться в преимущественной добыче самцов. Представляется необходимым отметить, что формирование структуры выборки при добыче копытных происходит практически исключительно под воздействием преднамеренного выбора охотника в отличие от других групп охотничьих животных, при добыче которых нет прямого контакта, либо внешние различия между структурными группами популяции не столь ярки.

Важно также отметить, что эффект относительно небольшой избирательности добычи самок усиливается наблюдаемой для всех видов копытных тенденцией к повышенному прессу охоты на взрослых животных. Совокупный эффект такого воздействия приводит к общему снижению репродуктивного потенциала популяций лося, кабана и косули, что особенно существенно для последних двух видов в связи с относительно низкой плотностью их населения вблизи северной границы ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверин Ю.В. Экология косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall) в Ильменском заповеднике // Тр. Ильменского заповедника. 1949. Вып.4. С. 9–62.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Бутурлин С.А. Лоси. М.–Л., 1934. 68 с.
- Варнаков А.П. Об изменении сроков охоты на кабана // Научно-технический прогресс – в практику перестройки охотничьего хозяйства. (Мат-лы науч. конф., ноябрь 1988). М., 1988. С. 100–102.
- Ватолин Б.А. Распространение, численность и влияние экологических факторов на кабана в Брянской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 131–132.
- Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-Запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное значение). Л.: Наука, 1979. 307 с.
- Воронин А.А. Суточная активность кабана на юге Нечерноземья // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 285.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк., 1961. С. 776.
- Глушков В.М. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяции лосей и их размещение // Сборник НТИ ВНИИОЗ. Вып. 5 (8). Киров, 1975. С. 40–44.

- Глушков В.М.* Структура популяции лося Вятской тайги и ее регулирование промыслом // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 127–135.
- Глушков В.М.* Управление популяциями лося: биологические предпосылки и практические возможности // Управление популяциями диких копытных животных. Сб. научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1985. С. 5–13.
- Гордюк Н.М.* Особенности питания и использования территории лосями разного пола и возраста на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1993. Т. 98. Вып. 3. С. 80–91.
- Гордюк Н.М.* Зимняя экология лося на Южном Урале // Вопросы экологии и охраны охотничье-промысловых животных на Южном Урале. Миасс, 1994. С. 29–42.
- Данилкин А.* Лось в России: использование ресурсов // Охота и охотничье хозяйство. 1998. № 9. С. 8–11.
- Данилкин А.А.* Структура популяции // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 160–168.
- Дарман Ю.А.* Биология косули Хинганского заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 24 с.
- Дворников М.Г.* Экология и биоценологическая роль копытных в Ильменском заповеднике. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984. 24 с.
- Загузов А.В.* О возможностях рациональной эксплуатации лося в среднетаежном Зауралье // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 30–31.
- Иванова Г.И.* Динамика численности кабана в европейской части РСФСР // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 161–162.
- Канаков Е.С.* Биологические основы рационального использования ресурсов лося // Управление популяциями диких копытных животных. Сб. научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1985. С. 14–27.
- Кнорре Е.П.* Экология лося // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Сыктывкар, 1959. Вып. 7. С. 5–122.
- Лебедева Н.Л.* Структура популяции // Биология и использование ресурсов лося. Обзор исследований. М.: Наука, 1986. С. 106–109.
- Марков Н.И.* Современное состояние популяции кабана в Свердловской области // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства (Мат-лы науч. конф., посвященной 75-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова, 27–28 мая 1997 г.) Киров, 1997а. С. 158–159.
- Марков Н.И.* Динамика численности кабана в Свердловской области и ее связь с климатическими факторами // Экология. 1997б. № 4. С. 305–310.
- Никулин В.Ф.* Длина суточного хода лосей в верхнем Прикамье // Информационные материалы Института экологии растений и животных (отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск, 1978. С. 63.
- Погодин Н.Л., Корытин Н.С.* Избирательность отстрела лося в Свердловской области // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Екатеринбург, 1997. С. 167–175.
- Простаков Н.Н.* Копытные животные Центрального Черноземья. Воронеж, 1996. 373 с.
- Рандвезер Т.Э.* Экологические особенности и хозяйственное значение популяции косули (*Capreolus capreolus* L.) в Эстонии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.
- Русаков О.С.* Региональные особенности промысла диких копытных на Северо-Западе СССР // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзного териол. об-ва. М., 1982. Т. 2. С. 247.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К.* Кабан (экология, ресурсы, хозяйственное значение на Северо-Западе СССР). Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 207 с.
- Слудский А.А.* Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотическое значение, промысел). Алма-Ата, 1956. 220 с.
- Смирнов М.Н.* Косуля в западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978. 189 с.
- Смирнов В.С., Корытин Н.С.* Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Препринт. Свердловск, 1979. 78 с.
- Тимофеева Е.К.* Лось. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 167 с.
- Ушков С.Л.* Промысловая фауна Ильменского заповедника // Тр. Ильменского заповедника. 1947. Т. 3 (1). С. 87–159.
- Филонов К.П.* Оценка состояния популяций оленей. М.: Наука, 1993. 271 с.
- Херувимов В.Д.* Лось. Воронеж, 1969. 432 с.
- Червонный В.В.* Индивидуальный участок обитания кабана зимой // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 216.
- Юргенсон П.Б.* Охотничьи звери и птицы (прикладная экология). М.: Лесная пром-сть, 1968. 308 с.
- Язан Ю.П.* Влияние промысла на популяцию лосей // Охота и охотничье хозяйство. 1967. № 10. С. 18–19.
- Язан Ю.П.* Некоторые последствия избирательности промысла лосей // Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас–Гириопис, 1975. С. 136–138.
- Briedermann L.* Schwarzwild. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1986. 540 S.
- Flint A.P.F., Krzywinski.* Sex differences in time budgeting in roe deer during the rut // Acta Theriol. 1997. V. 42(3). P. 312–320.
- San Jose C., Lovari S., Ferrari N.* Grouping in roe deer: on effect of habitat openness or cover distribution // Acta Theriol. 1997. V. 42(2). P. 235–239.