

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ДОБЫЧИ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ В ПРИУРАЛЬЕ

© 2018 г. В. Г. Монахов*

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: mon@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 15.09.2017 г.

Изучена структура промысловых проб соболя Приуралья. В выборках первой половины сезона доля взрослых зверьков статистически значимо ниже, чем второй, что свидетельствует о преимущественном вылове молодняка. Для расчета величины избирательного вылова (отстрела) выявили соотношение демографических групп в добыче двумя основными способами: ружейным и капканным. Установили существование избирательной добычи соболей-сеголеток как ружейным способом, с коэффициентом $I = 1.49–1.60$ для Приуралья и $I = 2.46–3.37$ для Западного Саяна, так и капканным ($I = 2.80–4.37$), особенно в первую половину зимы. В добыче второй половины сезона превалируют взрослые животные, составляющие репродуктивное ядро популяции ($I = 1.43–2.07$). Предполагается, что репродуктивный процесс в популяциях приуральского соболя в 1960–1980-х годах стимулировался интенсивным промыслом. Для сохранения воспроизводства популяций вида промысловым хозяйствам необходимо сокращать сроки добычи зверька в I квартале года. Явление избирательности промысла предложено использовать для управления популяциями вида, регулирования эксплуатации и повышения хозяйственной продуктивности угодий. Промысел в своем воздействии на популяцию может выступать как вариант сознательного или бессознательного искусственного отбора.

Ключевые слова: промысел, избирательность, соболь, Приуралье, Саян, демографическая структура, популяция, искусственный отбор.

DOI: 10.1134/S0367059718050086

Охота — одно из древнейших занятий человека. Когда-то она была необходима для обеспечения его жизни, со временем охота становится все более развитым родом деятельности, промыслом, профессией сравнительно небольшой группы людей. Для обеспечения профессиональных потребностей охотника-промысловика необходим соответствующий ресурс, которым являются популяции охотничье-промысловых видов животных.

Особенность такого рода ресурса (популяций) состоит в том, что это живой ресурс, существующий по своим биологическим законам, являясь частью более сложной, но также живой системы — биоценоза. Промысловое изъятие животных из популяции — для охотника это добыча, а для популяции — безвозвратная потеря части ее поголовья. Воздействие промысла на популяции животных, как минимум, двояко: прямое — непосредственное уменьшение численности и косвенное — возможное специфическое (избирательное) воздействие на внутривидовые группы, составляющие популяции. Если предположить, что промысел в целом неизбирателен, то состав

промысловых выборок был бы всегда однороден. Однако, как показывает практика, это не так.

Животные разного пола и возраста, как оказалось, играют в популяции разные роли [1, 2]. Соответственно и выборочное их изъятие не может быть для популяции как системы безразличным. Именно выборочностью к животным разных внутривидовых групп принято объяснять один из путей косвенного воздействия промысла на популяции, в частности соболя.

Соболь *Martes zibellina* L. — один из наиболее исследованных видов промысловой фауны России, а в настоящее время — главный вид пушного экспорта страны. Ежегодная реализация шкурок оценивается в 0.5–0.7 млн экз. [3]. Вопросам соболиного промысла посвящена обширная литература, однако его воздействием на популяции зверька исследователи начали интересоваться сравнительно недавно. Отдельные авторы в 1940–1960-е годы указывали на явное влияние промысла на популяцию соболя [4–6]. Об этом же свидетельствовал и большой разброс в результатах более поздних исследований [7–10].

Добыча ряда животных ведется в спортивных либо профессиональных целях: копытные, пушные виды хищных и грызунов, пернатая дичь, рыба. В отношении них рано или поздно вставал вопрос избирательности изъятия животных из популяции — намеренной или спонтанной и ее значения [9, 11–15]. Споры о последствиях регулярного селективного изъятия (охота либо рыболовство) на демографическую структуру популяций, их генетические и фенотипические характеристики, а также темпы воспроизводства не утихают до сих пор.

Цель данного исследования — оценка влияния на структуру популяций соболя (вида как природного ресурса) двух основных используемых сейчас технологий отлова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала в целях выявления особенностей разных способов промысла и связанной с ними преимущественной добычей соболей разного пола и возраста проводился в 1977–1990 гг. в Свердловской (Ивдельский, Гаринский, Таборинский районы), Тюменской (Уватский район) областях и Ханты-Мансийском автономном округе (Сургутский и Нижневартовский районы), объединенных в регион Приуралья ($n = 1769$). Возраст определяли с применением методики Г.А. Клевезаль [16]. В анализ включены промысловые пробы, в которых для каждого зверька известен способ и месяц добычи. Для сравнения использован аналогичный материал по Западному Саяну [17, 18; $n = 1437$].

Для интегральной характеристики возрастного состава выборок использовали показатель среднего возраста, который впервые как популяционную характеристику ввел Г.В. Никольский [19], а позднее В.С. Смирнов [20]. Средний возраст рассчитывали по формуле средней взвешенной [17, 21]: $M_a = \sum f_i x_i / n$, где M_a — средний возраст (годы); f_i — число особей в i возрастной группе; x_i — возрастной класс; n — число особей в выборке. Сеголеткам (прибылым) животным при расчете среднего возраста присвоен балл “0”, годовалым — балл “1” и т.д. Для сравнений демографических распределений использовали коэффициент избирательности I [9, 22], отражающий долевое соотношение демографических групп в выборках.

Один из наиболее доступных методов выявления избирательности — сравнение результатов вылова за ряд последовательных отрезков времени [9, 23]. Однако существенной помехой служит то, что в течение сезона охоты применяется не один, а два и более способов добычи зверька и не только с заменой одного другим, но и одновременно. Поэтому анализ направленности промыс-

ла наиболее корректным методически был бы для каждого из способов.

В Приуралье промысел соболя ведется в основном двумя способами: ружейным с помощью собаки (либо без нее) и самоловами с приманками. На долю каждого из них приходится соответственно 51.9 и 48.1% добычи [24], по нашим данным — 52.6 и 47.4%. Незначительное число охотников добывают зверька, выставляя капканы на следы. Троплением без собаки с применением обмета и ружья занимаются в основном приобские ханты. Анализируемая нами проба на 100% состояла из зверьков, добытых с помощью ружья и самоловами (с приманками), поэтому в дальнейшем мы будем обсуждать избирательность добычи только этими двумя способами.

Цифровые данные подвергали общепринятым методам статистической обработки. Расчеты проведены с использованием программных средств пакета Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным о возрастно-половой структуре промысловых проб были выявлены возрастные спектры для первой (IV квартал года) и второй (I квартал следующего года) половин промыслового сезона. Данные по четырем изученным районам (бассейны рек Лозьва, Вах, Демьянка, Юган) за все промысловые сезоны сгруппированы в общую выборку “Приуралье” и приведены в табл. 1, из которой видно, что средний возраст пробы IV и I кварталов различается почти на один возрастной класс (год), т.е. зверьки в добыче первой половины зимы — это в среднем годовалые, а во второй — почти двухлетки. Доля взрослых в выборках I квартала оказалась равной почти половине добытых соболей — 48.4% у самок и 51.5% у самцов. Как для показателя среднего возраста, так и для доли взрослых межквартальные разности оказались статистически высокосignификантными ($p < 0.0001$).

Наглядное представление о различиях в возрастном составе квартальных выборок дает рис. 1, на котором приведены данные о среднем возрасте в первую и вторую половины промыслового сезона в каждом из изученных районов Приуралья. Различия для каждого из полов оказались в среднем примерно одинаковы (0.74–0.75), однако заметна разница между парами Вах–Лозьва и Юган–Демьянка. На левобережье Оби разности между кварталами как у самцов, так и у самок оказались выше, чем в бассейнах Ваха и Лозьвы (исключение — самки Лозьвы).

Преимущественная добыча молодняка достаточно четко видна уже при сравнении структуры проб за два периода промыслового сезона как в Приуралье, так и в Зап. Саяне: как среди самок,

Таблица 1. Возрастной состав и средний возраст M_a зверьков в промысловых выборках соболей из популяций Приуралья в первую и вторую половины охотничьего сезона

Возрастная группа	Самцы		Самки	
	IV квартал	I квартал	IV квартал	I квартал
0	434	160	449	148
1	68	53	67	41
2	37	25	23	21
3	21	9	15	6
4	22	14	16	14
5	15	17	15	16
6	14	28	18	13
7	8	7	7	9
8	10	3	11	9
9	9	7	3	3
10	5	2	4	2
12	7	5	7	5
Всего зверьков	650	330	635	287
$M_a \pm SE$	1.24 ± 0.10	1.98 ± 0.15	1.09 ± 0.09	1.94 ± 0.17
$P_{\text{кварт}}$		<0.0001		<0.0001
Доля взрослых, %	33.2	51.5	29.3	48.4
$P_{\text{кварт}}$		<0.0001		<0.0001

так и среди самцов (табл. 2) в пробах первой половины сезона значимо больше молодняка, чем второй. Причины данного явления хорошо описаны [25, 26]. В целом по Приуралью не выявлено преимущественного изъятия промыслом самцов соболя (табл. 2, 3; $p > 0.05$), что ранее обнаружил Б.Г. Клиникоу [27] на примере соболя Эвенкии и подтвердилось на нашем материале из Зап. Саяна (см. табл. 2, 3; $p < 0.01$).

Анализ результатов ружейного промысла (см. табл. 3) показал, что и в первую, и во вторую половины сезона самцов в добыче больше, чем самок ($p < 0.05$). При промысле самоловами с приманкой в Приуралье в IV квартале в добыче наблюдается значимое преобладание самок, сменяющееся примерным равенством в I квартале. В Зап. Саяне в конце зимы в отловах незначимо преобладают самки (см. табл. 2, 3). В целом же в процессе промысла в Приуралье происходит незначительное повышение доли самцов в пробах.

Взрослых самцов и самок в Приуралье в первую половину зимы ружьем добывается около 40%, а во вторую – уже более 62% ($p < 0.001$). Капканный способ менее затрагивает взрослое поголовье – доля IV квартала на Урале (22.7%) повышается в I квартале до 40.5% ($p < 0.0001$), на Саяне соотношения примерно такие же (от 22.4 до 36.3%; $p = 0.0001$; табл. 4).

Чтобы оценить избирательность вылова формально, были рассчитаны коэффициенты избирательности (рис. 2). Доли взрослых зверьков, пойманных капканами, в группах самцов и самок в изучаемых регионах почти одинаковы (см. табл. 4). Избирательность капканного отлова на сеголеток (во вторую половину сезона) у самцов $I = 1.14$ на Урале и $I = 1.32$ в Зап. Саяне, у самок – 1.96 и 2.32

Таблица 2. Доли самцов и прибылых соболей ($M \pm SE$), добываемых в разные периоды охотничьего сезона

Параметр	Приуралье ($n = 2001$)	Зап. Саян ($n = 1537$)
Доля самцов, %	51.67 ± 1.12	53.74 ± 1.27
октябрь–декабрь	50.98 ± 1.35 (1375)	55.37 ± 1.49 (1118)
январь–февраль	53.19 ± 1.99 (626)	49.40 ± 2.44 (419)
$P_{\text{сез}}$	0.41	0.036
Доля молодняка в пробе, всего, %	59.52 ± 1.10	73.19 ± 0.99
октябрь–декабрь	64.51 ± 1.29 (1375)	76.65 ± 1.27 (1118)
январь–февраль	48.56 ± 1.12 (626)	63.96 ± 1.27 (419)
$P_{\text{сез}}$	0.0001	0.0001

Примечание. Здесь и в табл. 3 – разности с альтернативной долей значимы: светлый курсив – при $p < 0.05$, жирный курсив – при $p < 0.01$; в скобках – количество зверьков в пробах.

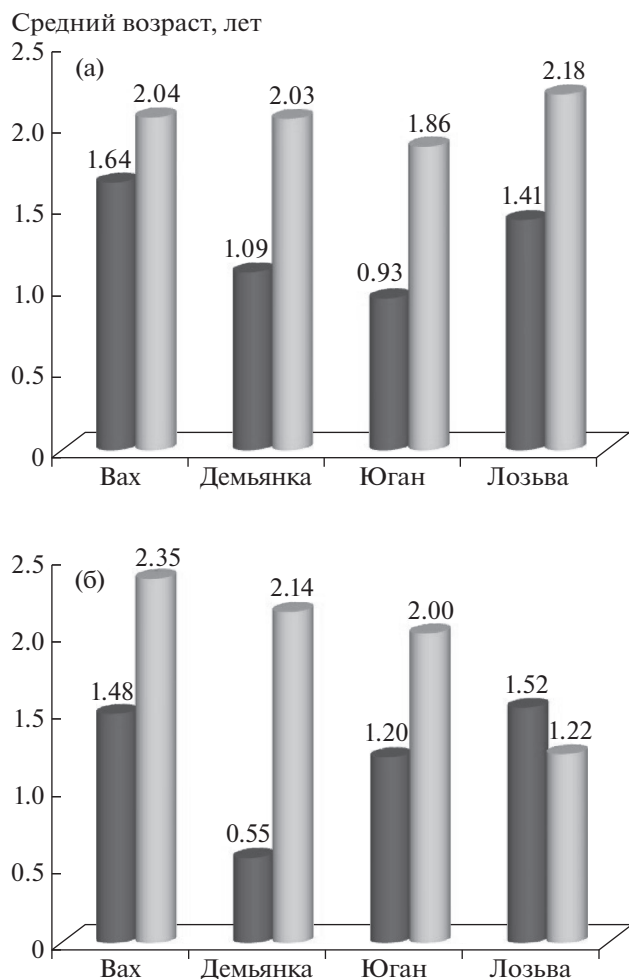


Рис. 1. Средний возраст самцов (а) и самок (б) соболей в выборках Приуралья в первую (IV квартал, слева) и во вторую (I квартал, справа) половины охотничьего сезона.

соответственно, однако в первую половину сезона она еще выше: 2.80; 2.98 и 4.09; 4.37, соответственно (рис. 2). По результатам ружейного промысла в Приуралье, избирательность молодняка у самцов равна 1.49, у самок — 1.60, но в Зап. Саяне 3.36 и 2.46 соответственно.

Одними из первых избирательность как причину несоответствия состава проб структуре популяций у соболя называли Г.Д. Дулькейт [6], В.Н. Надеев [28] и др. Единого мнения относительно степени проявления и направленности избирательности в популяциях соболя среди исследователей не выработано до сих пор.

Наши данные не подтверждают мнение ряда исследователей о том, что промысел избирателен на самцов соболя [6, 27, 29]. Небольшое численное превалирование самцов в добыче — недостаточное свидетельство их преимущественного вылова, и преобладание самцов в отловах нельзя от-

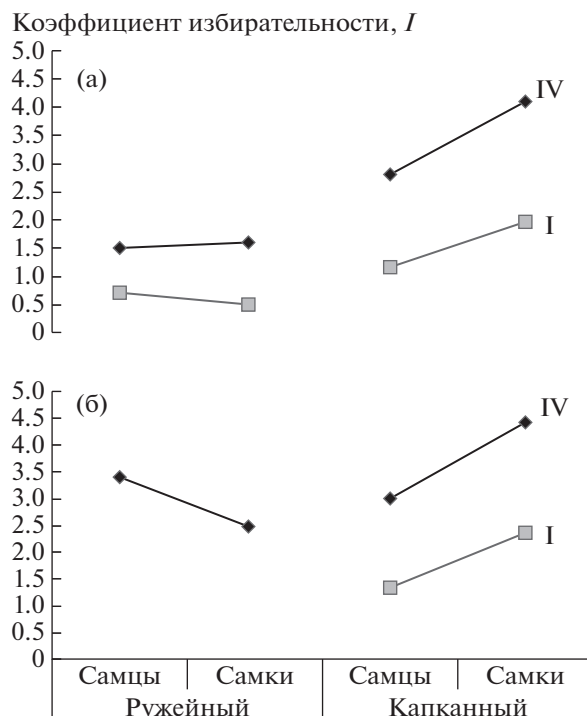


Рис. 2. Коэффициенты избирательности молодняка соболей в Приуралье (а) и Зап. Саяне (б) в IV и I кварталах охотничьего сезона при ружейном и капканном способах промысла.

нести к выборочности способа, имея в виду, что самцы в целом (и в конце зимы особенно) более активны. Так, в среднем самцов среди новорожденных (вторичное соотношение полов) оказалось $52.7 \pm 0.8\%$ [30]. По данным изучения промысловых проб за 1951–1969 и 1978–1990 гг. по Приуралью (4110 зверьков; [31]), доля самцов составила 52.0–52.5%, в Западном Саяне — 50.9–58.7% [32], а в целом по ареалу [25] — $54.5 \pm 0.08\%$. Это позволяет заключить, что для популяций соболя естественно некоторое преобладание самцов [30].

Для промысла соболя в Приуралье характерно преимущественное изъятие из популяции молодняка [24]. Это же показано В.Б. Колычевым [26] для Саян. Человек, осуществляя промысловую эксплуатацию популяций зверька, добывает, независимо от своих желаний и выбираемого метода, в первую очередь молодняк в возрасте 7–10 мес. Наиболее трудно вылавливаются особи, составляющие воспроизводственное ядро популяции и престарелые (senex) [17, 21]. Последние, возможно, из-за малого количества и более высокой естественной смертности.

Качественный состав групп зверьков, добытых обсуждаемыми способами, несколько различен для каждого из них (см. табл. 3, 4). Самоловами с приманкой в целом отлавливается немного больше

Таблица 3. Доля самцов соболей ($M \pm SE$), добытых разными способами по периодам сезона

Способ добычи	IV квартал		I квартал		p_{IV-I}	Всего
	n	%	n	%		
Приуралье ($n = 1769$)						
Ружейный	771	53.44 ± 1.80	301	54.15 ± 2.87	0.768	53.64 ± 1.52
Самоловный	423	45.86 ± 2.42	274	51.46 ± 3.00	0.197	48.06 ± 1.89
$p_{\text{спос}}$		0.021		0.472		
Всего	1194	50.75 ± 1.45	575	52.87 ± 2.08	0.431	51.44 ± 1.19
Западный Саян ($n = 1437$)						
Ружейный	510	53.92 ± 2.21	–	–	510	53.92 ± 2.21
Самоловный	550	58.00 ± 2.10	377	48.01 ± 2.57	0.003	53.94 ± 1.63
$p_{\text{спос}}$		0.190		–		
Всего	1060	56.04 ± 1.52	377	48.01 ± 2.57	0.003	53.93 ± 1.31

Таблица 4. Доли ($M \pm SE$) взрослых самцов и самок соболей, добываемых разными способами по периодам сезона

Период охотничьего сезона	Ружейный способ		Самоловы с приманкой	
	Приуралье	Зап. Саян	Приуралье	Зап. Саян
IV квартал	$n = 771$	$n = 510$	$n = 423$	$n = 550$
Самцы	21.40 ± 1.47	12.35 ± 1.44	12.06 ± 1.58	14.55 ± 1.52
Самки	17.89 ± 1.38	13.33 ± 1.49	10.64 ± 1.52	7.82 ± 1.16
I квартал	$n = 301$	$n = 0$	$n = 274$	$n = 377$
Самцы	31.89 ± 2.69	–	24.09 ± 2.58	20.69 ± 2.09
Самки	30.90 ± 2.66	–	16.42 ± 2.21	15.65 ± 1.89
Весь сезон	$n = 1072$	$n = 510$	$n = 697$	$n = 927$
Самцы	24.34 ± 1.30	12.35 ± 1.44	16.79 ± 1.42	17.04 ± 1.23
Самки	21.55 ± 1.26	13.33 ± 1.49	12.91 ± 1.27	11.00 ± 1.03
Самцы + самки	45.89 ± 1.52	25.68 ± 1.94	29.70 ± 1.74	28.04 ± 1.47

Примечание. Различия между полами значимы: светлый курсив – при $p < 0.05$, жирный курсив – при $p < 0.01$.

самцов, чем ружейным способом (при незначимых статистически разностях, см. табл. 3). В возрастном отношении различий в добыче между двумя способами на Саяне практически нет, однако среди самок, попадающих в самолловы, молодняка больше ($p < 0.01$), чем среди самцов. В Приуралье как тем, так и другим способами добывается статистически значимо ($p < 0.01$) больше молодых самок и самцов в течение всего сезона промысла.

При разделении сезона по периодам для каждого из способов подтверждается закономерность промысла в целом: независимо от метода в первую очередь добывается молодняк (см. табл. 4). В Приуралье ружейным способом добывается примерно пропорционально молодняк обоего пола ($I = 1.49–1.60$), но взрослые зверьки в первом квартале элиминируются с $I_{\sigma} = 1.43$; $I_{\phi} = 2.07$. Избирательность сеголеток самолловами значитель-

но выше: у самцов $I_{IVKB} = 2.8$; $I_{IKB} = 1.14$; у самок – $I_{IVKB} = 4.09$; $I_{IKB} = 1.96$.

В Западном Саяне ружейным способом более интенсивно добываются молодые самцы ($I = 3.37$) по сравнению с молодыми самками ($I = 2.46$). Изъятие молодняка самолловами еще более интенсивное, чем в Приуралье: у самцов – $I_{IVKB} = 2.99$, $I_{IKB} = 1.32$, у самок – $I_{IVKB} = 4.37$; $I_{IKB} = 2.32$.

Таким образом, мы считаем несомненным наличие избирательности обсуждаемых способов промысла в отношении молодых зверьков, преимущественно сеголеток. В целом промыслом изымаются примерно в одинаковой мере соболи обоего пола, но в капканы в основном попадают молодые самки.

Для осуществления грамотного промыслового менеджмента необходимо четкое знание не только характера воздействия конкретных методов добычи в целом, но главное, как они влияют на

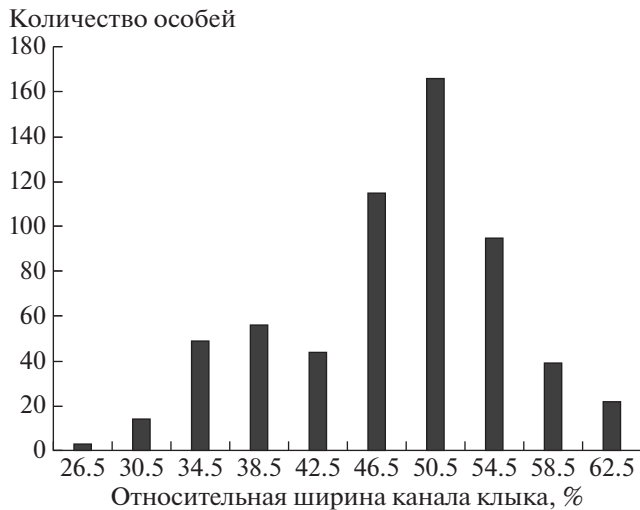


Рис. 3. Распределение сеголеток соболя Приуралья в пробах 1977–1990 гг. по относительной ширине канала клыка.

популяцию в разные периоды охотничьего сезона. Основным здесь представляется выявление избирательности по полу [21, 33] и возрасту [34], т.е. в отношении разных возрастно-половых групп. При оценке воздействия на популяцию предпочтительно анализировать только многолетние репрезентативные данные [35] во избежание ошибочных оценок и угрозы перепромысла [36, 37].

Наибольшие колебания в соотношении возрастно-половых групп отмечены для капканного способа. Замечены также отчетливые тенденции в возрастании процента взрослых животных среди самцов и самок в добыче I квартала обоими способами как в Приуралье ($p < 0.026$), так и на Саяне ($p < 0.014$; см. табл. 4). Возможно, что некоторый недостаток самцов в популяции не отразится на ее воспроизводстве, поскольку в практике соболеводства и 25% самцов обеспечивают процесс размножения стада.

Для пушных зверей промысел — элиминирующий фактор, влияющий не только на численность, но и на пространственную структуру популяций. При этом влияние промысла на численность объекта определяется как прямо, так и косвенно — через изменение демографической структуры эксплуатируемых популяций, в частности соболя. Косвенное влияние промысла принято связывать с его выборочностью к популяционным группам, проявляющим физиологическую неоднородность [1, 10]. Наиболее существенные параметры, характеризующие животных, зависят от возраста и пола [34, 38]. Возрастная структура популяций — наиболее изменчивая их характеристика [25]. Доказано, что различным возрастным группам свойственны разные продолжительность

жизни, смертность, скорость полового созревания [39–42].

Мы провели расчеты выживаемости и смертности соболей разных возрастных групп [17] и выявили, что смертность среди животных 2–7 лет (репродуктивного ядра популяции) равна в среднем 0.286 и соответственно выживаемость (как альтернативный показатель) — 0.714, выживаемость сеголеток — 0.340, годовалых соболей — 0.596. Выживаемость старших (12+ и более лет) возрастных групп из-за их малочисленности не оценивали. Доли групп, составляющих репродуктивное ядро, одинаковы (или близки) и в пробах, и в популяции, что дает возможность оценки фактической структуры последней. Если низкая выживаемость двух младших возрастных групп обусловлена в большей мере влиянием промысла, то для групп старше 8 лет наибольшее значение приобретает фактор естественной смертности [17].

Избирательность промысла непропорционально изменяет структуру промысловых проб. В наибольшей мере это отражается на группе сеголеток: в результате сильной выборочности промысла их доля в пробе завышается независимо от изменений их доли в популяции и от периода отстрела или отлова. Поэтому хочется подчеркнуть, что избирательность промысла (или его способа) — величина неизменная, как справедливо отмечали В.С. Смирнов и Н.С. Корытин [9] и что отрицал Б.К. Павлов [35].

Основываясь на анализе популяций копытных, Ю.И. Рожков и А.В. Проняев [2] приравнивают любой, даже неизбирательный промысел к искусственному отбору, т.е. *любое изъятие может быть избирательным*. С этой точкой зрения согласиться нелегко, поскольку, исходя из априорной уверенности (либо из результатов исследований), что изъятие конкретным способом не избирательно, эколог заключает, что воздействие на популяцию минимально. При этом может не учитываться то, что нам просто не известно, по каким признакам может идти выборочное изъятие, т.е. не до конца понятна экологическая сущность процесса изъятия.

Приведем пример из нашей практики. Одним из результатов изучения структуры промысловых проб Приуралья был факт обнаружения бимодального распределения самцов-сеголеток по признаку ширины канала клыка, на основании которого проба разделяется на молодняк и взрослых (рис. 3). Для выяснения причины данного явления мы проанализировали состав зверьков в каждом из двух модальных классов: 38.5 и 50.5%. Оказалось, что первый из них на 60.7% составлен зверьками, добытыми в январе–марте (в среднем в феврале), а второй — на 84.3% добытыми в октябре–декабре (в среднем в ноябре). Средняя разность в ширине канала клыка между классами

составляет 12%, т.е. примерно соответствует величине зарастания полости пульпы за четыре месяца — с октября по февраль. Из диаграммы видно, что для каждого из пиков численные распределения различны: сеголеток, добытых в начале зимы, намного больше, чем по итогам второй половины сезона (точнее, 430 против 157 — в 2.74 раза).

Полученные данные свидетельствуют о том, что промысловая элиминация молодняка в первую половину сезона значительно выше, чем во вторую, когда прибылые на 3–4 месяца старше (а значит, и опытнее). Кроме того, в январе–феврале в отловах, как отмечалось выше, больше зверьков старше года — 2–4-летки, которые входят в состав репродуктивного ядра популяции и их преобладание в добыче крайне нежелательно с позиций рациональной эксплуатации. Подобное воздействие Ю.И. Рожков и А.В. Проняев [2] объясняют разными сроками внутривидовых миграций. Действительно, осенью мы наблюдаем наивысшую численность промыслового ресурса (сроки охоты на соболя с октября по февраль) — в это время в популяциях соболя еще продолжается активное расселение молодняка. Часто в начале зимы происходят также подвижки животных из-за локального недостатка кормовых ресурсов. Именно поэтому в отловах начала зимы (когда превалирует ружейная добыча) численно преобладает молодняк. Подобные аспекты промысловой элиминации обсуждаются в литературе и по другим видам [43–45].

Мы предполагаем, что обнаруженный ранее [31] статистически значимый тренд демографической структуры приуральских популяций соболя от 1950–1960-х гг. к 1970–1980-м гг. в сторону увеличения потенциальной плодовитости самок (от 3.58 ± 0.10 до 4.25 ± 0.08 желтых тел беременности) и роста доли сеголеток как в целом за период, так и по фазам численности является следствием воздействия промысловой элиминации. Высокая смертность в результате интенсивного отлова [43, 48] стала стимулировать репродукцию, в итоге селективное преимущество получает более высокая плодовитость самок, возрастает прирост поголовья, приходя в соответствие с повышенным уровнем смертности [43, 45]. Мы предполагаем, что выборочный промысел так же, как и отбор, может вызывать смещение распределения самых различных параметров (соотношение полов в популяциях, сдвиги в их генетической структуре, плодовитости самок, сроков гона и щенения, миграционной активности, массы и размеров животных, и других, описания которых встречаются в публикациях) и скоррелированных с ними признаков. Сущность приводящих к этому процессов экологическая, а промысел выступает уже как вариант искусственного отбора [14, 41, 49–51].

На основе подробного изучения демографической структуры популяций соболя и особенностей изъятия зверьков промыслом нами была предложена рациональная схема опромышления, основанная на оперативном анализе возрастно-полового состава промысловых выборок [52]. Ее можно использовать для регулирования промысла в крупных промысловых хозяйствах Приуралья и Приобья, административных образованиях разного уровня. Для рациональной эксплуатации и нормирования были предложены также и другие методы [30, 53–55], связанные с территориальным регулированием, подбором технологий, сроков добычи и размеров промысловых участков и др. Однако они также либо основаны на избирательном отлове, либо учитывают это явление. Как показали исследования на имитационной модели, любой способ вылова, если его интенсивность не выше 53–48% и он не избирателен к одному из полов (особенно к самкам), не будет оказывать разрушающего воздействия на популяцию и даже выгоден, так как в 1.4 раза повышает общую продукцию по сравнению с неизбирательным [22, 35, 56].

Таким образом, при двух основных способах промысла, распространенных в Приуралье, в первую очередь из популяции изымается молодняк, во вторую половину сезона в отловах 40–60% составляют взрослые животные. В связи с этим рекомендуется смещение сроков начала и окончания промысла на более раннее время в первом квартале. Применение разных способов промысла в сочетании со сроками охоты дает возможность регулировать изъятие из популяции животных разных функциональных групп. Промысел может выступать как вариант сознательного и бессознательного искусственного отбора и вызывать направленные изменения структуры популяций.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шилов И.А. Экология. М.: Юрайт, 2011. 512 с.
2. Рожков Ю.И., Проняев А.В. Популяции, виды, эволюция. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. 432 с.
3. Синицын А.А. Роль соболя в экспорте российской пушнины // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров: ВНИИОЗ, 2017. С. 467–470.
4. Бельшев Б.Ф. Материалы по размножению баргузинского соболя // Зоол. журн. 1950. Т. 29. Вып. 6. С. 559–562.
5. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболя. М.: Заготиздат, 1955. 402 с.
6. Дутькейт Г.Д. Вопросы экологии и количественного учета соболя. М.: Главное управление заповедников, 1957. 98 с.

7. Ларин Б.А. Влияние промысла на состояние популяций охотничьих животных // Труды ВНИИОЗ. М.: Экономика, 1972. Т. 24. С. 73–84.
8. Монахов Г.И. Избирательность промысла соболя // Охота и охотничье хозяйство. 1979. № 7. С. 22–23.
9. Смирнов В.С., Корытин Н.С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Свердловск: УрО РАН, 1979. 80 с.
10. Шварц С.С., Михеева К.В. Теоретические основы рационального использования охотничье-промысловых животных. Т. 8. Зоология позвоночных (итоги науки и техники). М.: ВИНТИ, 1976. С. 8–67.
11. Parker H., Rosell F., Hermansen T.A. et al. Can beaver *Castor fiber* be selectively harvested by sex and age during spring hunting? // Abstracts 2nd European Beaver Symposium. Bialowieza, Poland, 2000. P. 30.
12. Milner J.M., Nilson E.B., Andreassen H.P. Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores // Conservation Biology. 2007. V. 21. № 1. P. 36–47.
13. Fenberg P.B., Roy K. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? // Molecular Ecology. 2008. V. 17. № 1. P. 209–220.
14. Mysterud A. Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? // J. of Applied Ecology. 2011. V. 48. P. 827–834.
15. Савельев А.П. Последствия селективной охоты: несколько показательных примеров из Африки, Азии, Америки и Европы // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 121–123.
16. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. 283 с.
17. Monakhov V.G. Age distribution in sable *Martes zibellina* populations // Abh. Ber. Naturkundemus. Gorlitz. 2005. Bd. 76. Ht 2. S. 135–150.
18. Монахов В.Г. Избирательная добыча как деструктивный фактор эксплуатируемой популяции соболя // Докл. РАН. 2012. Т. 443. № 2. С. 265–269. [Monakhov V.G. Selective Capture as a Destructive Factor for Exploited Sable Population. Dokl. Biol. Sci. 2012. V. 443. P. 101–105.] doi 10.1134/S00124966120200812012
19. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 448 с.
20. Смирнов В.С. Динамика возрастной структуры волка в СССР // Тез. докл. III съезда ВТО. Т. 1. М.: Наука, 1982. С. 296–297.
21. Монахов В.Г. Возрастная структура популяций соболя // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 9. С. 1398–1406.
22. Байбииков Е.В., Монахов Г.И. Изучение на математической модели влияния избирательности промысла на популяцию соболя // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 72–83.
23. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с.
24. Полузадов Н.Б. Воздействие способов промысла на популяции соболя северной части Приобья // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 447–448.
25. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболя. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 240 с.
26. Колычев В. Б. Половой и возрастной состав добытых разными способами соболей // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 255–260.
27. Клиникоу Б.Г. Структура промысловой пробы как индикатор численности североенисейской популяции соболя // Охотничье-промысловые ресурсы и их использование. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1982. С. 174–183.
28. Надеев В.Н. Воздействие промысла на возрастной состав соболей в стаде // Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962. Т. 6. С. 107–108.
29. Граков Н.Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 110 с.
30. Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синецын А.А. Соболя. Вятка: ВНИИОЗ, 2003. 336 с.
31. Монахов В.Г. Об изменениях в репродуктивном цикле популяций соболя в Зауралье в конце XX века // Сиб. экол. журн. 2007. № 4. С. 635–637.
32. Зырянов А.Н. Соболя Средней Сибири: экология, промысел, охрана. Красноярск: ИД Сибирские промыслы, 2009. 256 с.
33. Монахов Г.И. Изменчивость и стабильность соотношения полов в популяциях соболя // Бюлл. МОИП. 1975. Т. 80. Вып. 4. С. 61–67.
34. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 364 с. [Caughley G. Analysis of Vertebrate Populations. London, New York, Sydney, Toronto: J. Wiley and Sons, 1977.]
35. Павлов Б.К. Управление популяциями охотничьих животных. М.: Агропромиздат, 1989. 144 с.
36. Harris R.B., Wall W.A., Allendorf F.W. Genetic consequences of hunting: what do we know and what should we do? // Wildlife Society Bulletin. 2002. V. 30. P. 634–643.
37. Virgos E., Lozano J., Cabezas-Diaz S. et al. A poor international standard for trap selectivity threatens carnivore conservation // Biodivers Conserv. 2016. V. 25. P. 1409–1419.
38. Coltman D.W., Festa-Bianchet M., Jorgenson J.T. et al. Age-dependent sexual selection in bighorn rams // Proceedings of the Royal Society B: Biol. Sci. 2002. V. 269. P. 165–172.
39. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
40. Coltman D.W., O'Donoghue P., Hogg J.T. et al. Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep // Evolution. 2005. V. 59. № 6. P. 1372–1382.
41. Festa-Bianchet M. When does selective hunting select, how can we tell, and what should we do about it? // Mammal Review. 2017. V. 47. P. 76–81.
42. Tawes B.R., Kelly C.D. Sex-specific catch-up growth in the Texas field cricket, *Gryllus texensis* // Biol. J. of the Linnean Society. 2017. V. 120. P. 90–101.
43. Palkovacs E.P. The overfishing debate: an eco-evolutionary perspective // Trends in Ecology & Evolution. 2011. V. 26. № 12. P. 616–617.

44. *Milner J.M., Bonenfant C., Mysterud A.* Hunting Bambi-evaluating the basis for selective harvesting of juveniles // *European J. of Wildlife Res.* 2011. V. 57. № 3. P. 565–574.
45. *Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я.* Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле // *Математическая биология и биоинформатика.* 2017. Т. 12. № 2. С. 327–342. doi 10.17537/2017.12.327
46. *Полузадов Н.Б.* Учет численности соболя на Урале и в северной части Приобья // *Ресурсы соболя в РСФСР.* М.: ЦНИЛ Главохоты, 1980. С. 11–15.
47. *Монахов В.Г.* Проблемы рационального использования ресурсов соболя на Урале и в Приобье // *Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы.* Новосибирск: Наука, 1990. 172–173.
48. *Laurian C., Quillet J., Courtois R.* et al. Effects of intensive harvesting on moose reproduction // *J. of Applied Ecology.* 2000. V. 37. № 3. P. 515–531.
49. *Enberg K. Jørgensen C. Dunlop E.S.* et al. Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery // *Evol. Appl.* 2009. V. 2. P. 394–414.
50. *Allendorf F.W., England P.R., Luikart G.* et al. Genetic effects of harvest on wild animal populations // *Trends in Ecology & Evolution,* 2008. V. 23. P. 327–337.
51. *Allendorf F.W., Hard J.J.* Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals // *Proceedings of the National Acad. of Sci. (PNAS).* 2009. V. 106. Suppl. 1. P. 9987–9994.
52. *Монахов В.Г.* Состояние популяций соболя в Северном Зауралье, их использование и пути рационализации промысла // *Охрана и рациональное использование ресурсов соболя.* М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1983. С. 51–64.
53. *Монахов Г.И.* Руководство по прогнозированию и планированию добычи соболя в коопзверопромхозах. Киров: ВНИИОЗ, 1981. 15 с.
54. *Бакеев Н.Н., Мельников В.К., Монахов Г.И.* Методические рекомендации по совершенствованию регулирования промысла соболя. Киров: ВНИИОЗ, 1986. 6 с.
55. *Синицын А.А.* Соболи // *Нормирование использования ресурсов охотничьих животных /* Под ред. Машкина В.И. Киров: ВНИИОЗ, 2008. С. 32–46.
56. *Servanty S., Gaillard J.-M., Ronchi F.* et al. Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management // *J. of Applied Ecology.* 2011. V. 48. P. 835–843.