

УДК 591.04.044:[599.735.3 : 574.34](474.2)

Яанус КИЙЛИ

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ПРИЧИН, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ДИНАМИКУ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ В ЭСТОНИИ

В большом многообразии внутривидовых процессов немаловажную роль играет регуляция половой структуры. В. Н. Большаков и С. С. Кубанцев (1984) указывают на непосредственное соотношение половой структуры популяции и ее динамики с расселением и уровнем смертности. Динамика половой структуры популяции лося определяется выборочной охотой на определенную половую группу, величиной выводка и возрастом родителей, зависящей от пола пре- и постнатальной смертностью и внутривидовой миграцией животных. Определенное значение может иметь и минимальная численность локальных группировок.

Материал и методика

Для анализа половой структуры популяции лося использовали сводные данные облавных охот за 1962—1974 и 1979—1980 гг., для характеристики климата — «Метеорологический ежемесячник» 1961—1980 гг. Статистическую обработку данных проводили с помощью корреляционного и регрессионного анализов, влияние зимних и весенних климатических факторов анализировали отдельно. Шаговому регрессионному анализу подвергли 40 наиболее существенных показателей (для зимы — 20, весны — 20), выбранных по результатам предыдущего корреляционного анализа. Вычисляли коэффициенты линейной (r) и множественной корреляции (R) между показателями продуктивности и климатическими факторами, а также соответствующие уравнения регрессии. Достоверность вычисленных показателей или отличие от нулевой гипотезы обозначены следующим образом: O^0 — $0,1 \geq P > 0,05$; * — $0,05 \geq P > 0,01$; ** — $0,01 \geq P > 0,001$; *** — $0,001 \geq P$.

Влияние величины выводка и возраста родителей на пол телят

Изменение плодовитости лосих с возрастом общеизвестно (Markgren, 1969; Тимофеева, 1974; Franzmann, 1980 и др.). В то же время Д. Пимлотт утверждает (Pimlott, 1959), что доля лосих с двумя эмбрионами сильно варьирует не по возрастным классам, а по районам. Половозрелых самок популяции можно разделить на три группы: яловые, самки с одним теленком и самки с двойней. Такое распределение зависит как от возраста животных, так и от конкретной экологической ситуации — от кормовых и погодных условий. Наиболее достоверным фактором распределения взрослых особей по группам является все же их возраст (Кийли, 1982).

Если рождается по одному теленку, в потомстве доминируют или самки (Язан, 1964), или самцы (Haagenrud, Lordahl, 1979). Пол обусловлен, видимо, количеством эмбрионов после оплодотворения (один или два). По половой структуре двоен имеются следующие данные: 71,6% — разнополые, 19,7% — два самца, 6,5% — две самки (Язан, 1972; Верещанин, Русаков, 1979). При этом существенную роль играет возраст матери (Язан, 1964; Филонов, 1983): у молодых лосих обычно рождаются оба самца, у лосих старшего возраста — или разнополые, или обе самки. Последние чаще всего рождаются у средневозрастных лосих, находящихся в расцвете половой потенции (Кубанцев, 1964) или хорошо упитанных. Гибель эмбрионов в пессимальных условиях у них крайне редка. У молодых же лосих один эмбрион (обычно женский) может погибнуть. В связи с этим достоверность наличия новорожденных самцов-одиночек в целом больше.

Половой состав потомства зависит от возраста родителей, особенно от соотношения возраста отца и матери (Юргенсон, 1964, 1968). В гоне участвуют чаще всего самцы среднего или старшего возраста. Они спариваются с лосихами всех возрастных групп. При этом существенным является и время спаривания относительно времени овуляции самок (Reutewall, 1981). Например, у белохвостого оленя, по мере развития эструса, соотношение полов в потомстве изменяется в пользу самцов (Verge, 1981). Молодые самки в популяции оплодотворяются позже других лосих и в их потомстве доминируют самцы, а в потомстве молодых быков — самки. По нашим данным, существует связь между числом самцов через два года, с одной стороны, и числом лосих с одним теленком ($1j. \text{♀♀}$) и самцов минувшего года, с другой ($R: \text{♂♂}(t+2)/1j. \text{♀♀}(t), \text{♂♂}(t-1) = 0,55^*; N=49$). Особенно отчетливо эта зависимость проявляется на территориях с большой плотностью населения и незначительной миграцией. Н. Н. Граков (1980) рассматривает разновозрастное скрещивание как механизм регуляции численности популяции. Известно, что в конце роста и при пике численности популяции среди эмбрионов и новорожденных доминируют самцы (Буров, 1968; Кубанцев и др., 1970; Тимофеева, 1974; Русаков, 1975; Калецкий, 1978; Козло, 1983).

На половую структуру популяции могут оказывать косвенное влияние и социальные отношения. Их действие зависит от внутривидовых передвижений и от плотности населения лосей. При изучении социальной структуры популяции лося установлена (Ling, 1977b) связь между числом самцов и числом групп лосих с одним теленком. При благоприятных условиях и большой плотности населения, когда в гоне участвуют и полторагодовалые лосихи, самцы преимущественно присоединяются к молодым, впервые отелившимся лосихам.

При низкой плотности населения на территориях с высоким уровнем миграции обнаружена статистически достоверная отрицательная связь между количествами самцов данного и следующего года ($r = -0,45^*; N=19$). В то же время доля самцов положительно коррелирует с количеством лосих с одним теленком прошлого года ($r = 0,48^*; N=19$), и отрицательно с плодовитостью лосих, участвовавших в размножении в минувшем году ($r = -0,51^*; N=19$). На территориях с незначительной миграцией тоже имеется связь между количеством лосих с одним теленком и самцами следующего года. Между количеством самок с двойней и долей самцов следующего года существует отрицательная связь ($r = -0,78^*; N=10$). При низкой плотности населения самцы избегают самок с двойней. Они, очевидно, перемещаются на соседние участки, где больше или самок с одним теленком, или самок, потенциально способных к размножению. Вследствие этого доля самцов уменьшается. Другая ситуация наблюдается при большой численности — существует положительная связь между долями самцов предыдущего и следующего годов ($r = 0,33^*$;

$N=49$). Количество самцов прошлого года связано с количеством лосих с одним теленком следующего года ($r=0,49^*$; $N=19$). Осенью самцы присоединяются к самкам и остаются с ними до следующей осени.

Действие климатических условий

Пол животного определяется при оплодотворении яйцеклетки, но неблагоприятные условия жизни сказываются на самках уже перед гоним (Ling, 1977a). У молодых самок, переживших суровую зиму или весну, достижение половой зрелости запаздывает на год, и телят (самцов) они обычно приносят впервые в 3,5-годовалом возрасте. Доля самцов увеличивается в загонах только четвертой осенью, по достижении телятами субадульного возраста.

Половозрелые самки, пережив неблагоприятные климатические сезоны, упитаны плохо и приносят чаще всего бычков, доля которых в таком случае увеличивается в загонах третьей осенью. Суровые зимние и весенние условия могут вызвать гибель эмбриона и, тем самым, сдвинуть половую структуру телят. Повышение доли самцов в загонах наблюдается через два года после пессимальных условий.

Дифференциация смертности эмбрионов по полу. Смертность эмбрионов зависит от общих условий данной зимы и весны (табл. 1 и 2).

Суровая зима ($N=10$). Климат определяет в 94,1% количество рожденных самцов. Изменение доли самцов связано с низкими средними температурами воздуха и частыми метелями в декабре—январе. В это время лосихи очень чувствительны к резким изменениям климата

Таблица 1

Характеристика зим 1961—1980 гг. в Эстонии

Показатель	Месяц	Суровая зима	Умеренная		Мягкая	
			2	1	2	1
Дней со снежным покровом, %	XI	37,0	36,7	20,5	39,5	39,6
	XII	91,2	88,4	82,8	78,7	66,4
	I	100,0	100,0	96,4	81,8	76,8
	II	100,0	100,0	100,0	92,9	91,7
	III	94,1	91,4	78,4	72,5	64,5
	IV	31,9	28,1	14,7	14,5	6,1
	Σ	133	132	118	115	106
Дней со снегопадами, %	XI	31,7	24,7	23,6	35,8	36,8
	XII	62,4	62,5	59,1	49,6	51,2
	II	61,4	53,7	60,2	45,4	51,0
	III	49,3	42,2	27,4	29,2	30,9
	Σ	81	71	69	62	62
Дней с метелью, %	XI	9,7	9,6	2,2	9,4	9,8
	XII	14,1	15,1	19,3	16,7	14,0
	I	17,0	14,6	20,7	16,7	14,7
	II	16,1	19,7	23,1	19,1	19,6
	Σ	22	20	26	22	22
Глубина снежного покрова, мм	XI—III	394	275	190,6	80,3	111
Σ средних температур воздуха, °C	XI—III	-29,9	-29,6	-25,1	-20,8	-13,0
$\Sigma_{abs,max}$, °C	XI—III	22,2	24,3	27,5	26,5	30,5
$\Sigma_{abs,min}$, °C	XI—III	-117,9	-115,1	-105,9	-102,3	-86,5

Показатели	Месяц и декада	Весна			
		1	2	3	4
Количество осадков, мм	IV(2)—VI(2)	19,7	47,8	42,9	69,4
	IV—VI	78,3	126,8	148,8	192,1
	V(2)—VI(2)	34,5	53,1	68,1	67,6
	IV	16,4	37,0	46,5	53,7
	V	22,6	45,0	51,2	68,6
	VI	39,9	45,1	51,8	69,0
Дней с осадками >10 мм, %	VI	0,93	1,33	1,64	3,43
Дней с влажностью воздуха $\geq 80\%$, %	VI	13,5	14,7	15,8	15,5
Дождливых дней, %	IV—VI	16,1	26,8	28,0	31,4
Средняя температура воздуха, °C	IV(2)—V(2)	16,6	16,6	19,5	18,5
	IV—VI	84,5	82,4	92,0	90,0
	V(2)—VI(2)	52,1	49,6	52,5	52,1
	VI(1)	13,9	13,6	14,5	13,5
Средняя минимальная температура, °C	IV	-1,07	-0,76	0,39	0,43
	V	3,4	4,15	5,17	5,44
Дней с заморозками, %		9,4	6,7	3,8	5,3
Температура на поверхности земли, °C		-15,2	-11,5	-6,1	-7,8

(Кудряшова, 1980) (происходит имплантация оплодотворенной яйцеклетки), и поэтому возможна даже гибель одного эмбриона — обычно женского. Отрицательно может повлиять и переходный к весне период. Поздняя весна увеличивает гибель эмбрионов и телят (особенно одного оставшегося). После суровых зим прирост популяции низкий, но процент лосих с двойней — наивысший (19,9%). Очевидно, самцы не присоединяются к самкам с двойней, а перемещаются на соседние территории. Два года после суровых зим самцов насчитывалось только 39,8%.

Умеренная зима II группы ($N=13$). Выявлена зависимость долей самцов (44,2%) от климатических условий и числа лосих с одним теленком (28,2%, $R=0,97^{***}$). Так, изменение числа самцов зависит от низких температур ($r=0,67^{**}$) и частых метелей ($r=0,61^*$) в январе. Вследствие суровой середины зимы один эмбрион гибнет, рождается один бычок.

Умеренные зимы I группы ($N=10$) — холодные и метельные. Количество самцов (45,3%) явно зависит от низких температур и частых метелей в декабре ($R=0,98^{***}$). В отличие от суровых зим смертность эмбрионов ранней весной незначительна.

Мягкие зимы II группы ($N=16$). Половая структура популяции лося тесно связана с климатом ($R=0,90^*$). Падение числа самцов (44,5%) сопровождается уменьшением числа лосих с двойней (13,1%). Мягкие зимы и ранний кратковременный снежный покров способствуют увеличению числа лосих с одним бычком за счет молодых самок, которые тоже начинают участвовать в размножении.

Весны II группы ($N=15$) — засушливый конец апреля—начало мая, прохладный (с частыми заморозками) май—июнь и дождливый июнь. Количество лосих с одним теленком отрицательно коррелирует с долей лосих без приплода ($r=-0,62^*$) и лосих с двойней ($r=-0,73^{**}$).

Число самцов (46,7%) связано с малым количеством осадков в апреле ($r = -0,57^*$). Из-за неблагоприятных вегетационных условий лосихи с двойней (15,7%) страдают от недостатка кормов. Рост эмбриона задерживается, телята рождаются недоразвитыми. Частые заморозки вызывают гибель слабого теленка, обычно самки — существует положительная корреляционная связь между количеством дней с заморозками и долей самцов.

Весны III группы ($N = 18$) составляют 62,4% от общей доли самцов через два года. Количество самцов коррелирует ($r = 0,90^{***}$) со средней минимальной температурой мая. Множество осадков в апреле способствует развитию растительности и увеличению числа лосих с одним теленком ($r = 0,58^{**}$; $N = 22$). Спустя два года после весны II группы самцов было в среднем 56,7%, а после весны III группы — только 43,8%. Очевидно, эта разница связана с малым числом лосих с одним теленком: если после весны II группы они составляли в среднем 30,3%, то после весны III группы их стало только 23,2%. Благоприятной весной молодые самки имеют одного теленка, средневозрастные — два. Итак, изменение доли самцов через два года обусловлено следующими факторами: низкими температурами и частыми метелями в середине зимы, частыми заморозками во время рождения лосят и плохой упитанностью лосих.

Преимущественное рождение самцов. После пессимальных климатических условий взрослые плохо упитанные лосихи приносят обычно телят-самцов. После суровых зим ($N = 7$) число самцов через три года (46,5%) связано с уменьшением количества лосих с двойней ($r = -0,66^0$). Самыми губительными факторами, влияющими на рождаемость самцов, являются глубокий снежный покров ($r = 0,86^*$), частота снегопадов ($r = 0,76^*$) и сумма абсолютно минимальных температур за ноябрь—март. После суровой зимы часто рождается только один самец. В следующем году ослабленная самка приносит только одного теленка-самца.

Умеренные зимы II группы ($N = 13$) также воздействуют на количество самцов через три года (42,9%, $R = 0,89^{**}$). Здесь большое значение имеют глубина снежного покрова ($r = 0,58^*$) и общее число дней со снегопадами. Метелей за всю зиму относительно мало. За мягким декабрем следует холодный январь—февраль. Такая зима приводит лосих к истощению — родившая весной только одного теленка, она и в следующем году приносит одного (вероятно, самца).

Умеренные зимы I группы ($N = 9$). Климатические условия имеют тесную корреляцию с количеством самцов через три года (46,5%, $R = 0,99^{***}$). Снежный покров относительно неглубок и находится в отрицательной корреляции с долей самцов ($r = -0,66^*$), как и сумма средних ($r = -0,74^*$) и абсолютно минимальных температур воздуха за ноябрь—март ($r = -0,62^0$). Участие в размножении и плодовитость лосих зависят от количества и качества весенних и летних кормов.

Мягкие зимы II группы ($N = 11$). Климат и число лосих с двойней статистически достоверно связаны с числом самцов через три года (45,0%, $R = 0,98^{***}$). В связи с благоприятными условиями появляется довольно много лосих с одним теленком (27,7%) и с двойней (13,2%). Лосиха, имеющая в нынешнем году двойню, участвует в размножении и на следующий год. В размножении участвуют и молодые лосихи, при благоприятных условиях они приносят даже двойню самцов. Мягкий январь способствует росту доли самцов через три года ($r = 0,60^*$). Мало метельных дней также приводит к увеличению числа самцов ($r = -0,63^*$).

Мягкие зимы I группы ($N=8$). Снежный покров образуется уже в ноябре, что коррелирует с долей лосих с двойней ($r=-0,63^{**}$; $N=19$). Совместное воздействие погодных условий (мягкая середина зимы) и числа самок с двойней (17,1%) оказывает статистически достоверное влияние ($R=0,98^*$) на половую структуру популяции. Большая сумма абсолютно максимальных температур за ноябрь—март ($r=0,63^0$) и число дней со снегопадами в январе ($r=0,81^*$) коррелируют с количеством самцов (42,9%). Лосихи, имевшие в этом году двойню, приносят на следующий год опять двойню.

Весенние условия тоже могут сказываться на половой структуре популяции через три года.

Весна I группы ($N=17$). Климатические условия совместно с долей лосих с одним теленком (32,2%) оказывают сильное влияние на число самцов через три года ($R=0,86^{***}$). Число самцов (45,9%) коррелирует как с количеством выпавших осадков ($r=0,58^*$), так и со средней температурой воздуха в апреле ($r=-0,63^{**}$). В теплую засушливую весну развитие растительности задерживается, стельным лосихам корма не хватает и поэтому в следующем году они приносят только одного теленка-самца.

Весна II группы ($N=10$). Доля лосих с двойней (15,7%) и погодные условия совместно определяют 93,1% общей вариации числа самцов (46,4%). Засушливый конец апреля — начало мая способствует увеличению количества самцов. Лосихи с двойней, вследствие плохой упитанности, в следующем году приносят только одного теленка.

Весна III группы ($N=18$). Погодные условия определяют 57,8% всей вариации самцов (43,3%). Дождливый апрель воздействует на число лосих с одним теленком ($r=0,58^{**}$; $N=22$). Во время рождения телят заморозков нет. Благоприятный апрель—май способствуют развитию растительности и, тем самым, развитию эмбрионов. В результате — наивысшее количество лосих с двойней (18,3%) по сравнению с их числом в другие весны. Затем наступает обычно теплый, но сухой июнь. Благодаря обилию корма у самок старших возрастных групп в следующем году опять рождаются двойни (самки) и молодые лосихи тоже участвуют в размножении.

Весна IV группы ($N=11$). Климат и доля самок с одним теленком (29,5%) определяют значительную часть ($R=0,96^{***}$) от общей вариации доли самцов через три года (45,3%). Существует положительная связь между температурным режимом во время рождения телят и изменением количества самцов ($r=0,67^*$). Теплый и дождливый май способствует развитию растительности. Хорошо упитанные лосихи приносят обычно двойню (молодые — самцов, другие — разнополых).

Итак, можно сказать, что преимущественному рождению самцов способствуют глубокий и продолжительный снежный покров зимой и засушливая весна.

Задержка половой зрелости у телят. Неблагоприятные условия на первом году жизни могут задержать половое созревание молодых лосих на год. Взрослые половозрелые лосихи могут не участвовать в размножении из-за влияния предыдущей зимы. Наблюдается совместное влияние климатических условий суровых зим ($N=7$) и доли лосих с двойней ($R=0,99^{***}$) на число самцов через четыре года (44%), но нет ни одного т. н. ведущего фактора. Связь между лосихами с одним теленком и с двойней (19,1%) отрицательная ($r=-0,68^0$).

Климат умеренной зимы II группы ($N=9$) определяет 88,4% от общей вариации количества самцов (45,7%). Особенно важную роль

играет общая сумма дней со снегопадами ($r=0,72^*$) и абсолютно минимальными температурами и частыми метелями за всю зиму. Влияние климатических условий умеренной зимы I группы ($N=9$) тоже статистически достоверно ($R=0,96^*$). Здесь, как и при других типах зим, ведущую роль играет общее количество метельных дней за зиму. Существует отрицательная связь между низкими средними температурами февраля и количеством самцов (44,1%) через четыре года ($r=-0,70^*$). Холодная и метельная середина зимы задерживает физическое развитие молодых лосих и отрицательно сказывается на участии лосих в размножении. Таким образом, задержка половой зрелости лосей связана прежде всего с суровостью зим, а не с весенними условиями.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М., 1984.
- Буров В. Н. Плотность популяции как фактор динамики численности. — Зоол. ж., 1966, 47, № 10, 1445—1461.
- Верецагин Н. К., Русаков О. С. Копытные Северо-Запада СССР. Л., 1979.
- Граков Н. Н. Разновозрастное спаривание как механизм регулирования численности популяции. — Вестн. зоол., 1980, № 3, 60—63.
- Калецкий А. А. Лось. — В кн.: Крупные хищники и копытные звери. М., 1978, 87—129.
- Кийли Я. Э. Роль разных возрастных групп лосей в формировании продуктивности популяции. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1982, 31, № 4, 266—270.
- Козло П. Г. Эколого-морфологический анализ популяции лосей. Минск, 1983.
- Кубанцев Б. С. Условия существования и пол у млекопитающих. — Уч. зап. Волгоградск. гос. пед. ин-та, 1964, № 16, 24—34.
- Кубанцев Б. С., Дьяков В. Н., Рыбакова Т. И. Плотность популяции и динамика полового состава у млекопитающих. — Экология, 1970, № 3, 49—57.
- Кудряшова Л. М. Воздействие неблагоприятных погодных условий на плодovitость самок и выживаемость молодняка у лосей. — Экология, 1980, № 5, 63—67.
- Русаков О. С. Структура популяции лосей на разных фазах динамики численности. — В кн.: Копытные фауны СССР. М., 1975, 21—22.
- Тимофеева Е. К. Лось. Л., 1974.
- Филонов К. П. Лось. М., 1983.
- Юргенсон П. Б. Охотничьи звери и птицы. М., 1968, 5—41.
- Язан Ю. П. Плотность населения и показатели плодovitости лосей печорской тайги. — В сб.: Биология и промысел лосей. I. М., 1964, 101—113.
- Язан Ю. П. Охотничьи звери печорской тайги (биология популяций, механизмы регуляции численности). Киров, 1972.
- Franzmann, A. W. Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula, Alaska. — J. Wildlife Manag., 1980, 44, N 3, 764—768.
- Haagenrud, H., Lordahl, L. Sex differential in population of Norwegian moose *Alces alces* (L.). — Medd. norsk. villforsk., 1979, Ser. 3, N 9, 1—19.
- Ling, H. Põdrapopulatsiooni struktuur ja dünaamika Eesti NSV-s. Populatsiooni süsteemse analüüsi katse. I. — TRÜ Toim., 1977a, N 407, 15—125.
- Ling, H. Põdrapopulatsiooni struktuur ja dünaamika Eesti NSV-s. Populatsiooni süsteemse analüüsi katse. II. — TRÜ Toim., 1977b, N 408, 3—105.
- Markgren, G. Reproduction of moose in Sweden. — Viltrevy, 1969, 6, N 3, 127—299.
- Pimlott, D. Reproduction and productivity of Newfoundland moose. — J. Wildlife Manag., 1959, 23, N 4, 381—401.
- Reutewall, C. Temporal and spatial variability of the calf sex ratio in Scandinavian moose *Alces alces*. — Oikos, 1981, 37, N 1, 39—45.
- Verme, L. J. Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. — J. Wildlife Manag., 1981, 45, N 3, 710—715.

Тартуский государственный университет

Поступила в редакцию
5/V 1985

MÕNINGATE PÕDRAPOPOPULATSIOONI SOOLISE STRUKTUURI DÜNAAMIKA T EESTIS MÄÄRAVATE TEGURITE ANALÜÜS

Põdrapopulatsiooni sooline struktuur sõltub otseselt pesakonna suuruselt ja vanemate vanusest. Populatsiooniseste sotsiaalsete suhete mõju on kaudne. Ebasobivad elutingimused (kliima, mis määrab toidu hulga ja kvaliteedi ning loodete ja vastasündinud vasikate suremuse) mõjutavad emasloomi enne jooksuaega, kuid nende mõju ilmneb neljandal (suguküpsuse saabumine hilineb), kolmandal (pullvasikate eelissündimine) või teisel aastal (kindlast soost loodete hukkumine).

ANALYSIS OF FACTORS INFLUENCING THE SEX STRUCTURE DYNAMICS OF MOOSE POPULATION IN ESTONIA

The sex structure of the moose in Estonia directly depends on the litter size and their parents' age. The influence of social relations in a population is indirect. Unsuitable life conditions (climate determining food quantity and quality, mortality of the embryos and new-born calves) influence female animals before the heat season, but their effect will emerge in the 4th year (arrival of sexual maturity is late), the 3rd year (with bull calves dominating) or in the 2nd year (mortality of the embryos of a certain sex).