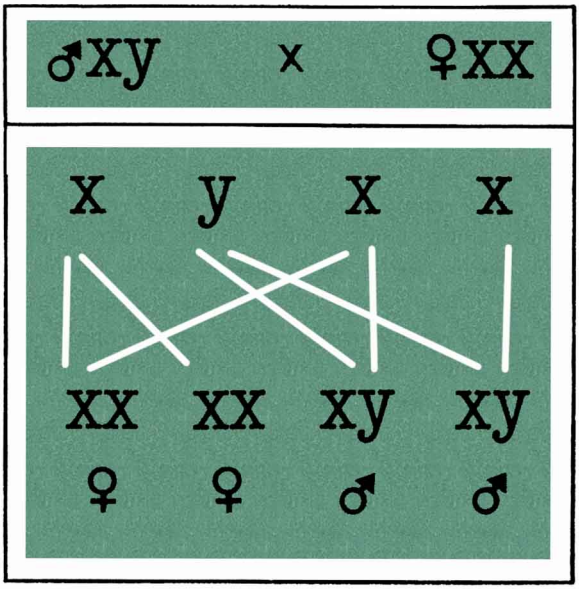
В. Н. БОЛЬШАКОВ,
Б. С. КУБАНЦЕВ

Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

В. Н. БОЛЬШАКОВ
Б. С. КУБАНЦЕВ

Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Н. Н. ДАНИЛОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1984

УДК 599+591.16+591.52

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984.

Многолетние исследования авторов и обобщения литературных материалов положены в основу современных представлений о половой структуре популяций млекопитающих. Анализируются особенности соотношения полов в популяциях млекопитающих разной таксономической принадлежности, принципы динамики полового состава и механизмы регуляции этого процесса, роль изменений половой структуры популяций в колебаниях численности животных и влияние антропогенных факторов на внутрипопуляционные преобразования.

Для широкого круга биологов, работников сельского хозяйства и студентов биологических факультетов университетов.

Рецензенты:
Л. Н. ДОБРИНСКИЙ, А. Г. МАЛЕЕВА

Владимир Николаевич Большаков, Борис Сергеевич Кубанцев

Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика

Утверждено к печати
Институтом экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Редактор издательства Т. Н. Маркова. Художник Ю. В. Шлеппер
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Т. С. Жарикова
Корректоры Т. С. Козлова, В. С. Федечкина

ИБ № 27804

Сдано в набор 28.10.83. Подписано к печати 20.03.84. Т-05628. Формат 84×108¹/₃₂
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая
Усл. печ. л. 12,18 Уч.-изд. л. 14 Усл. кр. отт. 12,39 Тираж 1150 экз.
Тип. зак. 3476 Цена 2 р. 20 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

К $\frac{2005000000\text{-}183}{042(02)\text{-}84}$ 254-84—II

© Издательство «Наука», 1984 г.

Введение

Одной из существенных проблем современной экологии несомненно следует считать проблему популяционной регуляции. Изучение закономерностей, определяющих популяционную структуру и ее динамику, движение численности различных животных и устойчивость их популяций уже давно находятся в поле зрения экологов различного профиля. Так как именно популяция является основной формой существования организмов и элементарной единицей эволюционного процесса, только на базе детального изучения популяционных процессов возможна научно обоснованная эксплуатация природы, рациональное и экономически выгодное управление численностью животных.

Вся история и успехи популяционной экологии убедительно свидетельствуют о том, что практические меры по охране, воспроизводству и рациональному использованию животных в природе, равно как и регулирование численности вредителей, должны основываться на детальном изучении особенностей их популяций и популяционных регуляционных процессов, в том числе и в условиях интенсивных антропогенных воздействий на среду обитания животных.

В большом многообразии сложнейших внутрипопуляционных процессов немаловажную роль играет регуляция половой структуры популяций. Соотношение полов и его динамика имеют непосредственное отношение к размножению животных и в какой-то мере определяют его интенсивность. Темп расселения популяции, общее физиологическое состояние животных и уровень смертности также не свободны от влияния половой структуры популяции, а изменение полового состава по возрастным группам — один из существенных механизмов микроэволюционных преобразований и адаптации животных к среде, включая и антропогенные факторы. Исходя из вышесказанного, невозможно достаточно точно прогнозировать динамику численности массовых вредителей, как и про-

мысловых животных, без достаточно детального изучения половой структуры их популяции и ее динамики. Более того, соотношение полов в популяции в каждом конкретном месте может иметь индикационное значение, поскольку динамика этого показателя носит регуляционный характер и отражает общее состояние популяции в каждый отрезок времени.

Вместе с тем именно половая структура популяций животных и ее динамика — наименее изученный аспект популяционной регуляции. Существует большое число работ, в которых фиксируется соотношение полов в популяциях различных животных, но очень часто, к сожалению, даже без учета возрастных групп. Гораздо реже исследуется динамика полового состава популяции отдельных видов, обычно на небольших временных отрезках. В мировой экологической литературе нет ни одной сводки, обобщающей исследования по этой проблеме, хотя бы в пределах одного класса животных. Не делалось до сих пор и попыток анализа роли динамики половой структуры в популяционном гомеостазе. Рядом авторов рассматривалась лишь взаимная зависимость изменений полового состава популяций и их численности, но главным образом на примере отдельных видов, а поэтому с весьма противоречивыми результатами.

В этой связи авторы, работавшие над данной проблемой много лет, поставили перед собой задачу, на основе собственных 25-летних исследований и литературных материалов подготовить обобщающую сводку, где будут рассмотрены:

1) особенности соотношения и динамики половой структуры в популяциях млекопитающих в связи с их таксономической принадлежностью;

2) внутрипопуляционные причины и механизмы динамики половой структуры как элемента популяционной регуляции у млекопитающих разных видов;

3) роль антропогенных воздействий на среду и популяции млекопитающих в динамике их половой структуры;

4) роль изменений половой структуры популяций в процессах популяционного гомеостаза и динамики численности животных.

Перечисленные задачи определили и структуру книги. Б. С. Кубанцев работал в 1953—1955 гг. в Западном Казахстане в составе экспедиции ВИЗР, возглавлявшейся проф. И. Я. Поляковым, работа позднее была продолжена в Астраханской и Волгоградской областях, на тер-

ритории Краснодарского края и Северо-Осетинской АССР, в Балхашском ондатровом хозяйстве, на животноводческих и звероводческих фермах, при этом он наблюдал за размножением сельскохозяйственных и пушных животных. В. Н. Большаков проводил исследования преимущественно по структуре популяций мелких млекопитающих в различных районах Урала, Сибири и Казахстана. Кроме того, по некоторым аспектам проблемы данные получены в виварии Волгоградского педагогического института и Института экологии растений и животных УНЦ.

Авторы считают своим приятным долгом поблагодарить коллег, участвовавших в накоплении фактического материала и в проведении ряда работ, в первую очередь Н. Н. Свистухину, В. Н. Дьяконова, Т. И. Рыбакова, Б. Н. Спирина, Э. А. Гилеву, А. В. Покровского, Н. Г. Евдокимова, О. Ф. Садыкова.

ГЛАВА 1

Понятие о популяциях и их половой структуре у млекопитающих

В связи с огромным многообразием и большой подвижностью биологических явлений и процессов важное значение в изучении живой природы, особенно в обсуждении полученных материалов, всегда имела и имеет четкость понятий и терминов, которыми оперируют исследователи, как и ясность позиций авторов в трактовке спорных проблем науки. В данной работе это в первую очередь относится к пониманию термина «популяция».

Хотя представление о популяционном строении видов у животных, во всяком случае у млекопитающих, в настоящее время утвердилось в экологии достаточно прочно [1], единого понимания термина «популяция» у экологов пока нет, даже по отношению к какой-либо одной достаточно крупной таксономической группе организмов, в том числе и классу млекопитающих. Вследствие этого и биохорологическая структура вида у животных разными исследователями трактуется также далеко не однозначно.

Известно, что в последние 12—15 лет в отечественной популяционной экологии развивались две основные и существенно различные системы взглядов на этот вопрос: концепция иерархии популяций (Наумов Н., 1963, 1966, 1977, 1979; Попов, 1968; Пантелеев, 1966, 1968; Новиков, 1979; и др.) и представление о популяции как о единственной устойчивой внутривидовой группировке особей, объединенных территориально, имеющих единый жизненный цикл, а применительно к животным с перекрест-

[1] Для животных типа «простейших», для многих паразитических и планктонных животных, для любых организмов, размножающихся партеногенетически, гиногенетически, бесполым путем или способных к самооплодотворению, описанные ниже представления о популяционной структуре вида, как и половой структуре популяций, по-видимому, не применимы, поскольку и само содержание понятия «популяция» у таких организмов в значительной мере специфично.

Кроме того, в связи с особенностями биологии объектов и задачами разных наук понятие «популяция», как известно, неоднозначно трактуется зоологами и ботаниками, микробиологами, генетиками и другими специалистами.

ным оплодотворением — и единый генофонд, в какой-то мере репродуктивно изолированной от других аналогичных группировок и обладающей способностью к гомеостазу в изменяющихся условиях существования (Шварц, 1960, 1967, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Майр, 1974; Одум, 1975; Яблоков, Юсуфов, 1976; Флинт, 1977; и др.). Хотя в пределах этой последней концепции имеются многочисленные вариации трактовок как рассматриваемого понятия, так и биохорологической структуры вида в целом, во всех случаях популяция признается элементарной единицей эволюции, с необратимого изменения генофонда которой начинается эволюционный процесс.

В нашу задачу, посвященную рассмотрению лишь одного из аспектов популяционной проблемы, не входит подробный анализ различных точек зрения в толковании термина «популяция». Такой анализ вряд ли вообще возможен в настоящее время, принимая во внимание, что вариантов в понимании этого термина, вероятно, почти столько же, сколько в мире активно работающих биологов. Кроме того, для существа исследования не имеют значения некоторые разногласия, в рамках второй из упомянутых концепций, в трактовке содержания термина «популяция» и в представлениях разных авторов о биохорологической структуре видов в целом.

Наше понимание указанного термина (Кубанцев, 1973; Большаков, 1973) в основном совпадает с точкой зрения С. С. Шварца, А. В. Яблокова и других авторов, отрицающих концепцию иерархии популяции. Такая точка зрения на популяционную структуру вида отнюдь не противоречит признанию того, что микроэволюционный процесс, представляющий собой необратимое генетическое преобразование популяции в рамках видовых критериев, осуществляется в большой зависимости от межпопуляционных контактов, в какой-то мере на их базе, и в связи с динамикой экосистем (Наумов, 1979). При этом важно отметить, что большая подвижность границ популяционных ареалов у огромного числа видов животных, обусловленная такими процессами, как изменение численности, периодические миграции, разобщение в определенные сезоны мест обитания самцов и самок или расселение молодняка и другие периодические и непериодические перестройки пространственной структуры, с нашей точки зрения, ни в коей мере не являются препятствием для приведенного выше понимания термина «популяция». Они, эти процессы, лишь затрудняют для исследователя

практическое выделение отдельных популяций животных. Представляя собой особые формы экологической адаптации к изменяющимся условиям существования, процессы эти в то же время обеспечивают единство вида как системы популяций и играют определенную роль в качестве экологических механизмов микроэволюции (Шварц, 1969). Кроме того, продолжающиеся в настоящее время поиски исчерпывающих критериев, отличающих одну популяцию от другой, и на их основе попытки установить четкие границы отдельных популяций, вообще вряд ли могут быть успешными. Совершенно правы С. С. Шварц (1977) и Н. П. Наумов (1979), утверждая, что популяции не имеют свойственной организмам постоянной четкой отграниченности друг от друга.

В максимальной мере популяции бывают изолированы одна от другой, как правило, в периоды размножения, т. е. как раз во время обмена генетической информации между особями, чем и обеспечивается единство и специфика генофонда каждой популяции, а на этой основе единство важнейших биологических характеристик особей популяции и их жизненных циклов в сравнительно однородных условиях среды и вместе с тем возможность популяционного гомеостаза. Другими словами, экологическое и генетическое единство особей популяции во всех случаях остается на порядок выше, чем межпопуляционная общность в пределах вида, что и заставляет нас, как и многих других исследователей, рассматривать популяцию как важнейшую и единственную сравнительно постоянную внутривидовую группировку особей, обладающую гомеостазом и являющуюся начальной эволюирующей единицей.

В этой связи есть все основания согласиться с В. Е. Флинтом (1977) в том, что использование термина «популяция» с различными прилагательными вряд ли приемлемо. Вместе с тем для практической деятельности экологов правомерно выделение таких внутривидовых совокупностей особей, как «экологические», «географические» и некоторые другие «популяции», поскольку они отражают группировки особей в пределах почти каждого вида. Несомненно и существование ряда иных внутривидовых групп организмов, например хозяиноспецифических рас у некоторых паразитических животных. Но такие внутривидовые группировки по своей сущности и роли в жизни вида принципиально отличны от понятия «популяция»: они не могут рассматриваться в качестве этапов или звеньев в единой биохорологической структуре

вида, отражающих уровни интеграции жизни наряду с особью и популяцией. Для таких совокупностей организмов должны быть разработаны другие термины в соответствии с принципиально иной ролью каждой из таких групп как в структуре вида, так и в генетико-эволюционных процессах. Однако здесь, как и в любом другом правиле, неизбежны, видимо, некоторые исключения.

Известно, что весьма перспективной формой исследования многих внутрипопуляционных процессов у насекомых, рыб, грызунов и некоторых других животных оказалось создание их искусственных поселений в вольерах, клетках, садках и аквариумах. Такие искусственные поселения в какой-то мере имитируют естественные популяции этих организмов. К созданию искусственных поселений некоторых видов грызунов прибегали и мы при проведении данного исследования.

Разумеется, как и любое искусственное воссоздание природных структур, поселения эти лишь в определенной степени в соответствии с целями эксперимента воспроизводят процессы, протекающие в естественных популяциях, взятых для изучения видов. Поэтому популяциями эти искусственные образования, строго говоря, не являются, хотя и обладают многими их структурными и функциональными чертами и свойствами. Но в настоящее время в экологии нет специального термина для обозначения таких искусственных поселений животных, которые, по существу, могут рассматриваться как созданные исследователями модели природных популяций различных видов.

Поэтому нам кажется возможным в дальнейшем, в том числе и в этой книге, для обозначения упомянутых искусственных поселений животных использовать условный термин «модельные (или вольерные) популяции», тем более что он давно вошел в употребление экологов в изложенном значении. Второе исключение касается внутренней пространственной структуры популяций. Видимо, вполне приемлем термин «мерус», предложенный и обоснованный В. Е. Флинтом (1977) для обозначения внутрипопуляционных территориальных группировок, хотя при этом следует иметь в виду, что состав и организация внутрипопуляционных группировок животных, как и связи между ними, весьма разнообразны и видоспецифичны (Шилов, 1977). Кроме того, этим термином вряд ли можно обозначить те временные внутрипопуляционные территориальные образования, которые С. С. Шварц (1960)

назвал «микропопуляциями». Эти временные образования представляют собой скорее совокупности мерусов, формирующиеся на участках, чем-то отличающихся от обычных мест обитания данной популяции и поэтому доступных для заселения лишь в наиболее благоприятные для популяции годы или сезоны. Наряду с высоким уровнем фенотипической, экологической и этологической интеграции организмов в пределах каждого меруса, отмеченных Флинтом, и особой ролью информационных связей между животными внутрипопуляционных группировок (Шилов, 1977), следует по-видимому, иметь в виду и более высокий уровень генотипической общности организмов не только мерусов, но и их временных совокупностей, т. е. микропопуляций, по сравнению с животными, принадлежащими к разным территориальным внутрипопуляционным группировкам.

В этом отношении взгляды С. С. Шварца (1969) на эколого-генетические процессы, обусловленные образованием и динамикой микропопуляций, как и трактовка Н. П. Наумовым (1979) роли «временных поселений» в популяционной динамике, достаточно точно воспроизводят картину объективной действительности, и поэтому нет никаких оснований отказываться от прочно вошедшего в экологическую науку термина «микропопуляция», или временная популяция, верно отражающего процессы, происходящие в живой природе.

Следует, видимо, высказать и некоторые предварительные соображения в связи с понятием «половая структура популяций». Этим определением обычно обозначают численные соотношения самцов и самок в популяции. Разногласий в понимании сущности данного выражения, кажется, нет. Сложность, однако, заключается в том, что практически любая популяция млекопитающих слагается из особей нескольких, а иногда и многих возрастных групп, т. е. поколений или генераций и приплодов в понимании этих терминов, например Н. В. Тимофеевым-Ресовским и его соавторами (1973)[1]. При этом каждая возрастная группа играет в жизни популяции свою экологическую и даже эволюционную роль в связи со специфичностью своего генофонда (Шварц, 1969, 1980) и возрастными особенностями физиологии и биохимии особей. Различны в зависимости от возраста животных интенсивность метаболиз-

[1] В известной книге С. С. Шварца (1969) и в работе Б. С. Кубанцева (1973) дается несколько иная и, пожалуй, менее удачная трактовка этих понятий.

ма и степень их воздействия на кормовые ресурсы, особенности поведения, отношения к процессам размножения и т. п. В то же время разные возрастные группы одной и той же популяции, как известно, могут существенно отличаться друг от друга по численности и соотношению самцов и самок (Кубанцев, 1972). Имея все это в виду, легко представить себе две или несколько популяций одного и того же вида с одинаковым общим численным соотношением самцов и самок, в которых, однако, при анализе полового состава по возрастным группам половая структура может быть заметно разной.

Таким образом, половая структура популяции, в нашем понимании, это не просто численное соотношение самцов и самок в популяции в целом, а сложная система соотношений числа особей того и другого пола по возрастным группам. Понятно, что половая структура популяции в силу различий в физиологии самцов и самок в какой-то мере определяет ее энергетический баланс. Самцы и самки у многих видов отмирают с разной интенсивностью и нередко под воздействием разных экологических причин, причем эти различия в разных возрастных группах проявляются не в одной и той же мере. Соотношение полов в определенном возрасте имеет прямое отношение к темпам размножения популяции. Все это в совокупности, несомненно, сказывается на изменениях численности популяции, а следовательно, в какой-то степени определяет роль данной популяции в экосистеме. Таким образом, две или несколько популяций одного вида с примерно одинаковым общим численным соотношением самцов и самок, но имеющие неодинаковое распределение полов по возрастным группам, т. е. разную половую структуру, будут отличаться как по многим внутрипопуляционным «параметрам», так и по своему значению в сообществе.

При изучении внутрипопуляционных процессов и в первую очередь размножения и динамики численности популяции принято выделять следующие две ступени половой структуры популяции: а) вторичное соотношение полов, т. е. соотношение числа самцов и самок среди новорожденных, и б) третичное соотношение полов, под которым имеется в виду этот же показатель, но среди взрослых животных. В качестве первичного соотношения полов у млекопитающих принимается численное соотношение самцов и самок, складывающееся при оплодотворении.

Некоторые авторы (Пианка, 1981) выделяют не три,

а четыре ступени половой структуры, а именно: первичное соотношение полов в момент оплодотворения, вторичное — к концу родительской опеки, третичное — перед половым созреванием и четвертичное — среди взрослых размножающихся особей.

Известно, что хромосомно-генетический процесс формирования пола у высших позвоночных животных обеспечивает в основном (без учета действия аутосом и весьма многочисленных отклонений) расщепление потомства по полу в отношении 1 : 1. Однако, в частности, у млекопитающих, во-первых, существуют хромосомно-генетические механизмы, обеспечивающие у некоторых видов первично неравное соотношение полов (Гилева, 1975, 1979), а во-вторых, теоретически весьма вероятна как избирательность яйцеклеток к X-, Y-сперматозоидам, так и разная, к тому же изменяющаяся с возрастом, способность у этих сперматозоидов к оплодотворению (Кубанцев, 1970а, б; и др.). То и другое может, по-видимому, возникать или при формировании половых элементов, или в процессе оплодотворения под воздействием возрастных особенностей физиологии родителей, а может быть и под влиянием внешних факторов и вызванных ими внутренних причин биохимической или физиологической природы. Кроме того, возможна и разная частота имплантации XX и XY-зигот (Kirby et al., 1967).

Экспериментально эти процессы в настоящее время почти совершенно не изучены, и о их существовании свидетельствуют лишь некоторые косвенные материалы, например неравное первичное соотношение полов у человека. Последние показаны многими исследователями на громадном материале в различных медицинских учреждениях, в том числе на основании изучения пола абортированных плодов по половому хроматину в первые недели беременности (Шумейко, 1964; Маккьюсик, 1967; Кухаренко, 1970; Бочков, Кострова, 1971; Szontagh et al., 1961; Hněvkovsky et al., 1963; Hathout, 1963). Слабо изучены и физиологические механизмы, определяющие вторичное соотношение полов у млекопитающих как следствие неравного отмирания зародышей и эмбрионов женского и мужского пола. Несомненно лишь, что и вторичное соотношение полов у большинства видов млекопитающих, как правило, отличается от единицы и от первичного соотношения, и иногда весьма существенно. Особенно показательны в этом отношении материалы, полученные на человеке в связи с их массовостью и высокой точностью

(Маккьюсик, 1967; Харрисон и др., 1968; Головачев, 1969; Кухаренко, 1970, 1971; Каугилл, 1971; Бочков, Кострова, 1971; Trichopoulos, 1967).

Очевидно, что общий эффект суммарных изменений первичного и вторичного соотношения полов может иметь немаловажное значение в динамике половой структуры популяции в целом. Следует также заметить, что для анализа внутрипопуляционных процессов, в которых половая структура популяции и ее динамика играют какую-либо роль, нельзя считать достаточным выделение лишь вторичного и третичного и даже четвертичного соотношения полов. Для понимания некоторых процессов, происходящих в популяции, как это будет очевидно из содержания следующих глав, весьма важно соотношение полов среди молодняка, живущего с родителями; самостоятельных, но еще не готовых к размножению особей, и особей старших возрастных групп. Поэтому правильнее было бы выделять не три, а, во всяком случае, пять ступеней половой структуры популяций у млекопитающих:

а) первичное соотношение полов, возникающее при оплодотворении;

б) вторичное — при рождении или непосредственно перед рождением, поскольку в природе у ряда млекопитающих это последнее можно наиболее точно диагносцировать по эмбрионам;

в) ювенальное, т. е. соотношение полов среди молодняка перед его расселением и переходом к самостоятельному существованию;

г) субтретичное, т. е. соотношение полов среди самостоятельного, но еще не участвующего в размножении молодняка;

д) третичное — среди взрослых особей.

Каждая из названных ступеней половой структуры популяции связана с определенной возрастной группой животных, а поэтому изменения соотношения полов в пределах каждой из этих ступеней происходят, во-первых, в какой-то мере независимо от динамики полов в других возрастных группах, а во-вторых, они имеют в каждый период существования популяции совершенно разное значение для ее размножения, использования энергетических ресурсов популяционного ареала, физиологического состояния особей популяции, их поведения и выживания.

Иногда имеет смысл выделение и шестой, конечной ступени половой структуры популяции, т. е. соотношения числа самцов и самок среди наиболее старых особей, уже

не участвующих в размножении (Новиков, 1979). Однако в природе таких животных, как правило, бывает очень немного, их роль во внутрипопуляционных процессах у большинства млекопитающих не очень существенна, а влияние на энергетические ресурсы популяции мало. Поэтому в большинстве случаев этой ступенью половой структуры популяции у млекопитающих можно, по-видимому, пренебречь, за исключением, может быть, некоторых крупных животных, у которых неразмножающиеся особи играют иногда заметную роль в определении направления кочевок и миграций стад или стай, в охране и воспитании молодняка.

ГЛАВА 2

Численное соотношение полов у млекопитающих разной таксономической принадлежности и его изменчивость

Исследование численного соотношения полов среди самостоятельно живущего молодняка, и особенно среди взрослых животных, большинства видов млекопитающих связано со значительными трудностями. Причина этих трудностей заключается, во-первых, в том, что у многих видов мелких млекопитающих изучение полового состава популяций может базироваться и базируется главным образом на результатах их выборочного вылова или отстрела. Двигательная же активность и поведение самцов и самок этих животных нередко бывают весьма различными и к тому же могут очень существенно изменяться в зависимости от сезона и этапа биологического цикла, плотности популяции, характера мест обитания и ряда других причин, что и приводит к неравномерному вылову особей разного пола. Во-вторых, у некоторых млекопитающих, например в отрядах рукокрылых, копытных, ластоногих и китов, популяция на протяжении значительной части года распадается на территориально обособленные стада или колонии особей разного пола и возраста, и это вносит дополнительные трудности в изучение численного соотношения полов в популяциях у этих видов. Поэтому

данные по половому составу старших возрастных групп многих млекопитающих обычно дают лишь относительную картину численного соотношения полов, ограниченную рамками сезона и конкретного места добычи или визуального учета этих животных. Лишь сопоставление массовых материалов, полученных в разные сезоны, в первую очередь при стационарных исследованиях могут дать достаточно объективное представление о половом составе старших возрастных групп и пролить свет на хронологическую изменчивость этого показателя в исследуемой популяции. Сопоставление же достаточно массовых данных, полученных в разных ареалах и в одни и те же периоды жизнедеятельности животных, позволяет исследователю составить представление о хорологической вариабельности полового состава в названных возрастных группах. Несколько проще обстоит дело с изучением вторичного и ювенального соотношения полов. В первом случае, как уже упоминалось выше, наиболее точные данные могут быть получены в результате анализа полового состава эмбрионов перед рождением. Достаточно точные представления о половом составе названных возрастных групп животных дает и изучение состава пометов при вскрытии гнездовых убежищ у ряда видов или анализ полового состава молодняка, следующего за матерями у номадных млекопитающих.

Не менее сложно исследование смертности животных дифференцировано по полу. Чаще всего об относительной смертности самцов и самок приходится судить по изменениям их численных соотношений с возрастом, т. е. по соотношению полов в разных возрастных группах одной и той же популяции. Однако при этом возможны ошибочные результаты, поскольку, как уже упоминалось, разные поколения и пометы могут заметно различаться уже по вторичному соотношению самцов и самок в каждом поколении в дальнейшем. Только относительно длительное исследование указанным методом одной и той же популяции может дать более или менее объективные данные по вопросу о различиях в темпах отмирания самцов и самок, а следовательно, и в целом об этом аспекте динамики половой структуры популяции. Прямые же сведения о гибели самцов и самок в природе исследователи получают иногда по некоторым крупным млекопитающим.

Возможно, конечно, изучение относительной смертности особей разного пола у млекопитающих в условиях лаборатории и в модельных популяциях. Однако в первом

случае результаты могут существенно отличаться от того, что происходит в природе. Создание же модельных популяций — метод, как известно, вообще весьма сложный, трудоемкий, требующий особых условий и больших временных промежутков.

Видимо, в силу этих причин опубликованные материалы по динамике полового состава популяций у млекопитающих довольно скудны. Недостаточность такого рода сведений и слабая изученность проблемы в целом неоднократно отмечалась различными исследователями (Лэк, 1957; Шилов, 1977). Гораздо многочисленнее материалы, характеризующие общее соотношние полов в популяциях некоторых видов млекопитающих в какой-то конкретный «момент» исследования и относительное число самцов и самок в отдельных возрастных группах. Но и эти данные, рассредоточенные во многих работах, отчасти не сопоставимы даже в рамках одних и тех же видов и в большинстве своем получены исследователями попутно при изучении размножения или других особенностей биологии животных какого-то региона или биотопа. Никаких сводок, хотя бы в какой-то степени обобщающих имеющиеся сведения о численном соотношении полов и о динамике этих соотношений у разных видов млекопитающих, нет, и поэтому мы попытались дать такую сводку в этой главе.

ОТРЯД СУМЧАТЫХ

Нам известны лишь три работы, в которых на достаточно большом материале анализируется половой состав отдельных возрастных групп в популяциях пяти видов одного подотряда, причем сведения о половом составе самостоятельно живущего молодняка и взрослых животных содержатся лишь в одной из этих работ, посвященной изучению половой структуры кистехвостого поссума (Hope, 1972). По данным Хопа, в 13 пунктах Южной Австралии среди животных указанных выше возрастных групп оба пола представлены в популяциях, как правило, примерно равным числом особей. Лишь в изолированной популяции на о-ве Кенгуру самцы постоянно и статистически достоверно преобладают в числе со средним суммарным соотношением 239 самцов на 100 самок. Иначе выглядит у этого вида ювенальное соотношение полов. В этой возрастной группе самцы среди взятых из сумок животных преобладают повсеместно со средней частотой 120 самцов на 100 особей женского пола. С увеличением

возраста доля самцов в популяциях снижается, и уже среди животных старше 50 дней число особей того и другого пола выравнивается (кроме о-ва Кенгуру), по-видимому, в результате более интенсивного отмирания молодых самцов.

У гигантских кенгуру (Macropus canguru) в Центральной Австралии (также взятых из сумок в возрасте нескольких дней) численное преобладание самцов оказалось еще бóльшим (Canghley, Kean, 1964). У этого вида, на массовом материале, на 100 самок приходилось 136 самцов. К сожалению, изменение соотношения полов с возрастом в этом случае не изучалось, как и динамика этих соотношений у трех других видов кенгуру (Setonix brachyurus, Megaleia rufa, Macropus robustus). Но ювенальное соотношение полов у этих последних видов оказалось иным, близким к единице, лишь с небольшим и статистически недостоверным преобладанием самцов у M. rufa (Newsome, 1965).

Таким образом, уже эти материалы свидетельствуют, во-первых, о вариабельности соотношения полов в разных популяциях одного вида (M. canguru), во всяком случае в старших возрастных группах, и о изменчивости этих соотношений с возрастом у животных одной и той же популяции. Во-вторых, они позволяют предполагать видовую специфику ювенального соотношения полов как в пределах подотряда двурезцовых, так и в рамках одного семейства кенгуру и даже у разных видов одного рода.

ОТРЯД НАСЕКОМОЯДНЫХ

В состав этого отряда, как известно, входят многие виды относительно стенобионтных специализированных животных, адаптированных к существованию в сравнительно однородной среде с узкими пределами колебания факторов как во времени, так и в пространстве. Видимо, этим и объясняется относительное хорологическое постоянство половой структуры популяций всех тех специализированных видов отряда насекомоядных, о которых имеются по данному вопросу достаточно массовые достоверные сведения.

Взрослых животных у насекомоядных, как правило, незначительно, но статистически достоверно преобладают самцы. Так, из 1666 взрослых выхухолей (Desmana moschata), проанализированных В. П. Тепловым (1954) в разные сезоны в пойме Оки, самцы составляли 53%.

Точно такое же третичное соотношение полов в популяции выхухолей в низовьях Камы в течение двух лет вне периода размножения наблюдал В. А. Попов (1960). В пойме Волги, в районе села Тарханы, самцы среди взрослых выхухолей составляли в этот же период года 54,8%, а в выхухолевом хозяйстве в пойме Камы — 52,6%. В летние месяцы (май — август) относительное число взрослых самцов в уловах, как правило, несколько снижается. Так, по данным Попова, из 213 выхухолей, отловленных летом в низовьях Камы в 1938 и 1939 гг., самцы среди взрослых особей составляли лишь 48,7%. Автор склонен считать это результатом снижения двигательной активности, а соответственно и попадания в капканы самцов в связи с затуханием размножения. Однако сезонное изменение третичного соотношения полов, по материалам указанного автора, статистически недостоверно, а по суммарным данным отлова 2107 взрослых выхухолей в Татарии за ряд лет (с 1938 по 1952 г.) в разные сезоны самцы составляли в среднем 52,4% с небольшими отклонениями по годам. Статистически достоверная разница в числе самок и самцов в популяции среди взрослых особей составляла, таким образом, в среднем около 5%. Еще более значительно у этого вида численное преобладание самцов среди молодняка (ювенальное и субтретичное соотношение полов). В среднем самцы в этих двух возрастных группах суммарно составляют, видимо, около 60% животных. Так, из 624 молодых выхухолей, просмотренных В. П. Тепловым в пойме среднего течения Оки, самцов оказалось 60% (Теплов, 1954), а в низовьях Камы среди 800 молодых выхухолей самцы составляли 61,6% (Попов, 1960). Объяснить разницу в относительном числе самцов и самок молодняка их неодинаковой двигательной активностью в связи с размножением, разумеется, невозможно.

К сожалению, по имеющимся в литературе материалам дать анализ изменения соотношения полов с возрастом среди молодых выхухолей не представляется возможным. Однако относительно меньшее, чем у молодняка, число самцов во взрослой части популяции, стабильно наблюдаемое в разных частях ареала вида, достаточно убедительно свидетельствует о преимущественном отмирании с возрастом у выхухоли особей мужского пола.

Довольно постоянно и близко к единице, иногда с небольшим преобладанием самцов, третичное соотношение полов в популяциях европейского крота. Так, по данным А. П. Кузякина (1935), изучавшего биологию этого жи-

вотного в широколиственных лесах недалеко от г. Тулы, из 1130 отловленных особей среди взрослых самцы составляли 52,4%. Поскольку вылов проводился главным образом в конце лета и осенью (с 15 июля по 1 ноября), т. е. после окончания массового размножения кротов в данном регионе, разная степень двигательной активности самцов и самок, наиболее резко проявляющаяся в период размножения, не могла существенно повлиять на соотношение полов среди отловленных животных. Цифры, близкие к приведенным выше, были получены и В. Н. Павлининым (1956), изучавшим размножение кротов в течение ряда лет в трех районах Урала. По данным этого автора, проанализировавшего половой состав 8104 кротов, выловленных как в период их интенсивного размножения, так и во время его затухания (до октября включительно), самцы среди взрослых животных составляли в разные месяцы и в разных районах от 53 до 62%. Но в этом случае более высокий процент самцов был обусловлен, по-видимому, тем, что животные отлавливались и в период интенсивного размножения, когда самцы подвижны и чаще попадаются в ловушки.

Значительные материалы по возрастной и половой структуре популяций крота в Ленинградской и Псковской областях были получены в 1960—1963 гг. О. С. Русаковым (1967). Исследователем собрано и обработано более 2 тыс кротов разного возраста, отловленных в течение всех сезонов. Автор приходит к выводу, что соотношение полов у крота в указанном регионе близко к единице во всех возрастных группах и колеблется очень незначительно как во временном, так и в пространственном аспектах. Лишь в тех отловах, которые осуществлялись в период интенсивного размножения кротов, т. е. с марта по июнь, среди взрослых животных, как правило, заметно преобладали самцы. По-видимому, совершенно правильно он объясняет это преобладание самцов большей подвижностью последних во время размножения при сниженной подвижности беременных самок. Аналогичные материалы были получены П. П. Григорьевым (1961) в результате трехлетнего отлова в течение всех сезонов, 1150 кротов в Белоруссии, Н. С. Башкировым и И. В. Жарковым — в Татарской АССР (Теплов, 1954), В. П. Тепловым в Печоро-Илычском заповеднике и рядом других исследователей.

Соотношение полов среди молодняка (субтретичное) у этого вида несколько отличается от третичного, хотя также довольно постоянно в разных популяциях. По

данным А. П. Кузякина, например, среди молодняка кротов в районе г. Тулы в 1933 г. самцы составляли 49%. На Урале среди молодых животных самок в среднем было около 60% с колебаниями от 52 до 73% в разных районах и в разные годы (Павлинин, 1956). В Белоруссии (Григорьев, 1961), в Ленинградской и Псковской областях (Русаков, 1967) субтретичное соотношение полов, как и третичное, в период исследований близко было к единице, а на Среднем Урале и в Татарской АССР среди молодых кротов доля самцов колебалась от 37 до 47% (Теплов, 1954). Исходя из приведенных выше материалов можно, по-видимому, утверждать, что в популяциях крота среди неполовозрелого молодняка самки, как правило, несколько преобладают или число самцов и самок в этой возрастной группе бывает примерно одинаковым. Но смертность самок у кротов, видимо, выше, чем среди самцов. Поэтому среди взрослых животных в числе обычно преобладают самцы даже с учетом их большей подвижности в период размножения.

Хронологические же колебания в соотношении полов в каждой возрастной группе в пределах популяции и варианты этих показателей в разных популяциях у этого вида насекомоядных, как правило, невелики. К сожалению, как и в случае с выхухолью, дать более глубокий анализ изменения в соотношении полов с возрастом в популяциях крота, по имеющимся данным, невозможно, поскольку в них не содержится никаких материалов о вторичном соотношении полов у этого животного.

Сведения о половом составе популяций землероек, самого богатого видами семейства отряда насекомоядных в нашей фауне, еще также скудны. Тем не менее по имеющимся материалам можно судить, во-первых, о значительно большей хронологической изменчивости и хорографической вариабельности этого показателя у отдельных видов землероек в сравнении с рассмотренными выше более специализированными представителями этого же отряда. Во-вторых, динамика полового состава популяций у землероек разных видов в значительной мере специфична. Например, в Башкирском заповеднике (табл. 1), суммарно в течение 3 лет, среди взрослых средних бурозубок (Sorex caecutiens) самцов было 53,4%, но по годам третичное соотношение полов в этом случае заметно изменилось (Снигиревская, 1947). Судя по данным этой таблицы, взрослые самцы средней бурозубки отмирают гораздо интенсивнее самок, в результате чего среди наиболее

Таблица 1. Численное соотношение полов у средней бурозубки в Башкирском заповеднике в 1937–1939 гг. (Снегиревская, 1947)

Возраст	1937 г.		1938 г.		1939 г.	
	Просмотрено особей	Самцы, %	Просмотрено особей	Самцы, %	Просмотрено особей	Самцы, %
Средневозрастные	230	41,8±3,25	203	50,8±3,51	**67**	62,7±5,91
Старые	21	13,7±7,5	16	25,0±10,8	16	25,0±10,8

старых особей самки стабильно преобладают и иногда более чем в 4 раза. Кроме того, в отдельные годы (1937) самки статистически достоверно преобладают среди всей взрослой популяции, тогда как в другие (1939) бывает существенным численное преобладание в популяции взрослых самцов, т. е. хронологическая изменчивость третичного соотношения полов у этого вида осуществляется в довольно широких пределах и за сравнительно короткие сроки.

Подтверждают это в какой-то мере и материалы других авторов. В. П. Теплов (1954), например, в том же Башкирском заповеднике среди 554 взрослых средних бурозубок, отловленных в разные сезоны, обнаружил лишь 46% самцов, а в Раифском лесу Татарской АССР В. А. Попов наблюдал среди взрослых бурозубок довольно заметное численное преобладание особей мужского пола, составлявших 57,5% этой возрастной группы. Весной же, в период размножения бурозубок, когда беременные самки ведут скрытый малоподвижный образ жизни, а самцы максимально активны, их процент в уловах повышается даже до 74 (Попов, 1960).

В тайге Европейского Севера СССР И. Ф. Куприянова (1978) в течение 6 лет в большинстве случаев наблюдала в летние месяцы (с мая по сентябрь) численное преобладание самцов среди перезимовавших бурозубок этого вида. Но в отдельные годы (1975 и 1976) даже в самый разгар размножения землероек, в августе, среди взрослых особей самцы составили лишь 25–29%. Относительно устойчиво, хотя и с заметными изменениями по годам, преобладают численно самцы у этого вида землероек среди молодых животных. По данным В. П. Теплова, например, молодые самцы в Башкирском заповеднике составляли 83% из 236 просмотренных особей этого возраста, по материалам Е. М. Снигиревской — от 79,5 до 91,4% в разные годы

Таблица 2. Численное соотношение полов у обыкновенной бурозубки в Башкирском заповеднике в 1937–1939 гг. (Снигиревская, 1947)

Возраст бурозубок	1937 г.		1938 г.		1939 г.	
	Просмотрено особей	Самцы, %	Просмотрено особей	Самцы, %	Просмотрено особей	Самцы, %
Средневозрастные	398	57,1±2,5	472	75,5±1,98	70	62,9±5,8
Старые	36	58,4±8,2	36	94,5±3,8	10	70,0±14,5

(по 236 экземплярам), а по наблюдениям И. Ф. Куприяновой — в среднем около 52% (по 2075 особям). Таким образом, доля самцов в популяциях у этих землероек с возрастом обычно сокращается, но в разные годы в разных популяциях в неодинаковой степени. Весьма изменчив половой состав популяций и у обыкновенной бурозубки (S. araneus), однако эти изменения в возрастном аспекте у данного вида носят совсем иной характер.

По материалам Е. М. Снигиревской (1947), например, в Башкирском заповеднике у обыкновенной бурозубки среди взрослых в течение 3 лет стойко преобладали в числе самцы, хотя и не в одинаковой мере в разные годы (табл. 2). Кроме того, с возрастом численное преобладание самцов у этого вида не только не снижалось, но, как правило, даже возрастало, что свидетельствует о более интенсивном отмирании взрослых самок обыкновенной бурозубки, во всяком случае в условиях Башкирского заповедника.

Многолетние исследования, проводившиеся на Южном Урале О. Ф. Садыковым, позволили сделать заключение о том, что у взрослых бурозубок самцы преобладают в различных высотных поясах, особенно значительно (до 80%) в горной тундре на высотах более 1500 м. Стойкое количественное преобладание самцов среди взрослых землероек этого вида обнаружил Э. В. Ивантер в таежных биотопах Северо-Запада СССР, а И. Ф. Куприянова — в средней тайге Европейского Севера нашей страны. По этим данным в апреле — мае самцы среди отловленных взрослых бурозубок составляют на массовом материале от 51 до 77% в разные годы, но в дальнейшем численное преобладание самцов в уловах, как правило, несколько уменьшается, по-видимому, как в результате их повышенной гибели в период размножения, так и вследствие снижения их под-

вижности (Ивантер, 1978; Куприянова, 1978). Более того, в отдельные годы в конце лета самки среди взрослых отловленных животных могут даже несколько преобладать (август 1975 г., по данным И. Ф. Куприяновой).

Таким образом, у обыкновенной бурозубки обычно численное преобладание самцов среди взрослых животных и наблюдается оно повсеместно в разных частях ареала этого вида, хотя степень такого преобладания варьирует как в хронологическом, так и в хорологическом аспекте. Несколько иначе выглядит соотношение полов у молодых обыкновенных бурозубок. В Башкирском заповеднике, например, среди молодых землероек в течение 3-летних исследований Е. М. Снигиревской, в популяции постоянно существенно и статистически достоверно преобладали самки, хотя по годам доля самцов изменялась от 27,2 до 46,6% (просмотрен 561 зверек). Таким образом, в Башкирском заповеднике постоянно увеличивалось с возрастом относительное число самцов. На горе Иремель соотношение полов у молодых зверьков во всех высотных поясах было равно 1 : 1, кроме горной тундры, где оно было сдвинуто в пользу самцов — 3 : 1. Условия существования бурозубок в Башкирском заповеднике в 1937—1939 гг., по свидетельству Е. М. Снигиревской, довольно сильно различались по годам, однако не наблюдалось закономерности динамики полового состава популяции. Более того, хотя в наименее благоприятном для землероек 1939 г. вместе с падением их численности несколько увеличился процент самок среди взрослых животных, видимо, в результате более интенсивного отмирания самцов, но в то же время возросла относительная численность самцов среди молодняка.

В северо-западных районах СССР среди молодых обыкновенных бурозубок самцы преобладают почти всегда, хотя и с колебаниями численности по месяцам. Только в августе в отдельные годы наблюдается незначительное численное преобладание самок в этой возрастной группе (Ивантер, 1978). По мнению автора, в данном районе ареала обыкновенной бурозубки для нее свойственно численное преобладание самцов во вторичном соотношении полов, но гибель самцов в постэмбриональный период нередко превышает темпы отмирания самок.

Неустойчивый по годам и месяцам каждого года половой состав сеголеток обыкновенной бурозубки, с колебаниями от 45,7 до 65,2% самцов, наблюдала в средней тайге севера европейской части СССР И. Ф. Куприянова (1978). Из приведенных примеров очевидна существенная

Таблица 3. Численное соотношение полов у малой бурозубки в Башкирском заповеднике в 1937–1939 гг. (Снигиревская, 1947)

Возрастная группа	1937 г.		1938 г.		1939 г.	
	Просмотрено особей	Самцы, %	Просмотрено особей	Самцы, %	Просмотрено особей	Самцы, %
Молодняк	19	52,7±11,5	32	59,4±8,7	17	47,1±12,1
Средневозрастные	54	33,3±6,4	76	59,3±5,6	25	72,0±8,98
Старые	12	33,3±13,5	8	75,0±15,3	6	83,4±15,2

хронологическая, в том числе возрастная, изменчивость полового состава каждой популяции обыкновенной бурозубки и специфика возрастных изменений полового состава у этой землеройки в разных частях ее ареала. Вероятна также зависимость этих изменений от уровня численности или плотности популяций. По-видимому, не менее изменчив половой состав популяций и у бурозубки малой (S. minutus). Изменения половой структуры популяций этого вида в Башкирском заповеднике за 3 года, с учетом возраста по данным Снигиревской (1947), приведены в табл. 3.

К сожалению, объем материала по некоторым возрастным группам, полученного указанным автором, невелик, не всегда статистически достоверен и поэтому может рассматриваться лишь как ориентировочный, особенно в возрастном аспекте. Однако общая изменчивость полового состава популяции по годам прослеживается на материалах Е. М. Снигиревской довольно четко, причем в отдельные годы (1937) в популяции малых бурозубок, как и у средних бурозубок, среди особей старших возрастных групп заметно преобладают в числе самки, тогда как в другие годы (1938, 1939) — самцы. Наличие значительной хронологической изменчивости полового состава популяций землероек этого вида подтверждают и материалы В. А. Попова (1960), проанализировавшего 525 особей малой бурозубки в течение 8 лет на территории Раифского леса Татарской АССР. Хотя землеройки отлавливались автором ежегодно в одни и те же сроки, в уловах 6 лет в разной степени в числе преобладали самцы (от 67 до 83%), а 2 года — самки, причем в одном из этих 7 лет (1949) численное преобладание самок в популяции не достигало статистически достоверного уровня, т. е. реальное соотношение полов было примерно одинаковым.

Аналогичные материалы содержатся в уже упоминавшейся нами работе И. Ф. Куприяновой. В среднем за 6 лет исследования самцы среди молодняка в сборах составляли 53,8%, но в хронологическом аспекте этот показатель колебался в значительных пределах.

Весьма изменчивой хронологически оказалась и половая структура популяций малой белозубки (Crocidura suaveolens). Следует оговориться, что имеющиеся в литературе сведения о размножении и вообще о биологии этого вида довольно скудны, никаких данных о половом составе популяций у этой землеройки мы не нашли, и поэтому наши представления по вопросу о половой структуре популяций у этого вида базируются исключительно на небольшом оригинальном материале. Летом 1958 и 1959 гг. бывшим аспирантом одного из авторов, Н. Н. Семеновой, на Дамчикском участке Астраханского заповедника было отловлено 115 взрослых и 97 молодых малых белозубок. По данным 2 лет самцы среди взрослых животных составляли 59,0±4,59, а среди молодняка 53,6±5,06%. Однако соотношение это резко различалось по годам. Если в летние месяцы 1958 г. самцы во взрослой части популяции составляли лишь 36, то в этот же период 1959 — 64%.

Эти годы в условиях Волжской дельты были существенно разными по гидрорежиму, погодным условиям и численности землероек. В 1959 г. паводок в дельте был на 1,5 месяца короче, чем в 1958 г., гораздо ниже по уровню воды, и на Дамчикском участке наблюдалось обсыхание значительных площадей, регулярно затоплявшихся до этого во время разлива реки. На этом фоне численность землероек к августу 1959 г. возросла по сравнению с тем же периодом 1958 г. почти в 10 раз. При этом в августе 1959 г. в популяции заметно преобладал в числе молодняк, чего не наблюдалось в 1958 г. В августе 1958 г. среди отловленных взрослых самок беременных было 87%, а в 1959 г.— только 60%. Поэтому объяснить значительное преобладание взрослых самцов в уловах 1959 г. более скрытым образом жизни размножающихся самок не возможно.

Изменение погоды и гидрорежима Волги летом 1959 г. по сравнению с 1958 г. обусловило быстрый и значительный рост численности, а вероятно, и плотности белозубок в местах исследования, что и послужило причиной существенного сдвига в соотношении полов в популяции в первую очередь как следствие увеличения доли самцов в пометах. Не исключена и повышенная гибель беременных самок

в условиях большой плотности популяции в 1959 г. Исследования свердловских зоологов в разных районах Урала свидетельствуют о значительном преобладании в отловах самцов куторы (Neomys fodiens). Так, в горных районах Южного Урала доля самцов составляла от 70 до 80%.

Значительное увеличение доли самцов с возрастом, свидетельствующее о более интенсивном отмирании самок, отмечено у североамериканских короткохвостых землероек (Blarina brevicauda) в штате Нью-Йорк (США). Среди 443 особей этого вида, отловленных в течение 18 месяцев, у молодняка до 4-месячного возраста самцы составляли около 49%, а в группе особей старше 13 месяцев было 68,5% самцов (Dapson, 1968). В группах землероек 5—8 и 9—12 месяцев соотношение полов имело промежуточный характер, с постепенным увеличением с возрастом доли самцов. Из изложенного очевидно, что в отряде насекомоядных наблюдается значительная видовая специфика как половой структуры популяций в целом, так и характера ее изменений в пространстве и времени. Иногда различие в половой структуре популяций и ее изменчивости четко прослеживается даже у близких видов одного рода и в одном и том же регионе (род Sorex в Башкирском заповеднике, например).

У большинства рассмотренных видов заметно колеблется по годам и бывает разным в разных популяциях вторичное, ювенальное и субтретичное соотношение полов. Однако у крота, у обыкновенной бурозубки и, по-видимому, у североамериканской короткохвостой землеройки в этих возрастных группах наблюдается довольно стойкое, а иногда и весьма существенное преобладание в числе самок, а среди молодняка выхухоли всегда преобладают самцы. Из всех упомянутых выше видов у крота, у обыкновенной бурозубки и, возможно, у короткохвостой землеройки и куторы гибель самок более или менее постоянно превышает гибель самцов. У других насекомоядных отмирание самцов с возрастом происходит быстрее, чем отмирание самок, но относительные темпы этого процесса могут существенно изменяться в зависимости от конкретных условий существования животных, состояния самой популяции и в связи с видовой спецификой биологии животных.

У видов, наиболее специализированных и относительно стенобионтных (крот и особенно выхухоль), половая структура популяций в целом и половой состав отдельных возрастных групп в наименьшей степени изменяются по

годам, и довольно однородны в разных популяциях. Однако изменение относительного числа самцов и самок с возрастом наблюдается у всех без исключения видов насекомоядных, а у большинства исследованных видов этот показатель колеблется как по годам, так и в хорографическом аспекте в значительных пределах. У некоторых землероек при значительных колебаниях их численности и плотности, что свойственно многим видам этих животных (Гуреев, 1971), наблюдается зависимость между этими изменениями и динамикой половой структуры их популяций (см. главу 7).

ОТРЯД РУКОКРЫЛЫХ

Сведения о половом составе популяций у животных этого отряда крайне скудны как по объему материала, так и по числу исследованных в этом отношении видов. О многих видах рукокрылых, в том числе вполне обычных, по интересующему вопросу нет абсолютно никаких сведений, а в тех случаях, когда такие сведения имеются, они чаще всего фрагментарны и не всегда достаточно убедительны. С бóльшим привлечением данных, характеризующих соотношение полов у ряда видов летучих мышей и динамику этих соотношений, знакомят известная книга А. П. Кузякина (1950) и Ж. Файрона (Fairon, 1967). Имеющиеся в литературе сведения позволяют утверждать, что для многих видов летучих мышей характерны существенные колебания полового состава популяций с возрастом и заметна разница в численном соотношении полов в разных частях их видовых ареалов.

Например, в популяциях большой ночницы (Myotis myotis) нередко среди взрослых особей преобладают самцы. Так, из 1415 особей этого вида, просмотренных на зимовках в различных районах СССР А. П. Кузякиным (1950), самцов оказалось 814, или 57,5%. Среди новорожденных, по данным того же автора, самцов в среднем было 55%. На зимовках в северо-западных районах ФРГ в 1957 г. самцы этого вида составляли 61% популяции (Engländer, Johnen, 1971). Однако среди 2547 взрослых больших ночниц, отловленных и окольцованных в Бельгии, самцов оказалось лишь 48,5% (Fairon, 1967). Более того, отлов летучих мышей здесь проводился только в подземных укрытиях. Часть самок, как известно, в летние месяцы эти укрытия покидают. Поэтому автор не без основания считает, что истинный процент самцов в попу-

ляциях названных животных еще меньше указанных выше цифр. Среди 924 экз. взрослых прудовых ночниц (M. dasycneme) в этом же регионе самцы составляли 44,5% (Fairon, 1967), несколько севернее, в Нидерландах — около 4% (Sluiter et al., 1971), а под Москвой, по свидетельству А. П. Кузякина (1950), одна самка этого вида приходилась на 15—20 самцов. Среди молодняка, по данным голландских авторов, число самок и самцов у этого вида ночниц примерно одинаково. В. Н. Большаков в течение 17 лет вел наблюдение за уникальной зимовкой прудовых ночниц в Смолинской пещере (Свердловская область). В 1960 г., когда в пещере насчитывалось более 400 зимующих животных, самцы составляли 62%, а в 1977 г., когда зимовка была практически уничтожена туристами, из 12 зарегистрированных зверьков 11 были самцами.

Заметная возрастная и хронологическая изменчивость полового состава популяций имеет место, по-видимому, и у американской ночницы (M. lucifugus) (E. Smith, 1957). Из 3768 взрослых обследованных особей этого вида Смитом было обнаружено лишь 39 самцов. Однако среди нескольких сотен новорожденных этих ночниц среднее число особей того и другого пола оказалось примерно одинаковым, но со статистически значимыми колебаниями по годам от 85 до 137 самцов на 100 самок. Причины этих колебаний автору не ясны. У ночницы M. grisescens в штате Миссури, из 20 тыс. особей в зимних колониях самцы в среднем составляли около 37%, но с колебаниями от 23 до 51% в разных колониях и в разное время (Elder, Gunier, 1978). И еще у одного вида американских ночниц (M. sodalis) отмечены колебания полового состава по годам среди взрослых особей. В среднем за ряд лет 717 ночниц этого вида, отловленных в двух пещерах близ г. Уотертауна (штат Нью-Йорк, США), самцов было 49%, но в разные годы это соотношение различалось заметно и статистически достоверно. В 1965 г., например, среди 214 взрослых ночниц самцы составляли 43%, а в 1966 г. среди 503 животных того же возраста — 51,4% (Fenton, 1966). В популяциях ночницы Наттерера (M. nattereri), водяной и усатой ночниц (M. daubentoni и M. mystacinus), ушанов (Plecotus auritus), подковоносов (Rhinolophus hypposideros, R. ferrumequinum), нетопыря-карлика (Vespertilio pipistrellus) и у европейской широкоушки (Barbastella barbastellus), по данным Ж. Файрона (1967), число самцов стойко превышало число самок (табл. 4).

Таблица 4. Соотношение полов среди летучих мышей некоторых видов в подземных укрытиях летом на территории Бельгии (Fairon, 1967)

Вид мыши	Просмотрено особей	Самцы, %	Вид мыши	Просмотрено особей	Самцы, %
Ночница Наттерера	691	73,0	Подковонос 1	5048	64,0
Водяная ночница	582	53,0	Подковонос 2	1992	54,5
Усатая ночница	3498	65,7	Нетопырь-карлик	535	66,0
Ушан	1192	55,0	Европейская широкоушка	526	63,0

В связи с возможным выселением из обследованных убежищ части беременных самок процент самцов в данном случае, видимо, несколько завышен. Тем не менее, принимая во внимание, что обследование проводилось в течение всех летних месяцев и учитывались особи всех возрастных групп, общее численное преобладание самцов указанных видов Бельгии сомнения не вызывает. Число самцов превышало в среднем число самок в популяциях малого подковоноса и ушана на Украине (Абеленцев и др., 1969), у длиннокрылов (Miniopterus schreibersi) в Бахарденской пещере в Туркмении (Базыкин и др., 1968), среди взрослых длинноухих ночниц (Myotis bechsteini) в зимнее время в Дорсете (Stebbings, 1966). Самцы заметно преобладают в числе и среди молодняка нетопыря-карлика как в Англии, так и в Румынии. Из 389 особей этого вида, отловленных в конце июня — в первой половине июля в известковой пещере в Румынии, самцов оказалось 204. Небольшое численное преобладание самцов у этого вида установил в Азербайджане и Д. В. Гаджиев (1965) при анализе пола эмбрионов перед рождением (39 эмбрионов). Вместе с тем для некоторых видов, в том числе и упомянутых выше, отмечалось и иное соотношение полов. У длинноухих ночниц, по данным того же Р. Е. Штеббинга (Stebbings, 1966), рождается примерно одинаковое число самцов и самок, и такое же соотношение полов среди новорожденных обычно у рыжей вечерницы в Западной и Центральной Европе, а среди новорожденных ушанов самцы составляют лишь 36,1—38,2%.

При обследовании Бахарденской пещеры А. Д. Базыкиным, Н. Н. Воронцовым и Е. А. Ляпуновой, кроме длиннокрылов, отлавливались остроухие ночницы, трехцветные ночницы и большие подковоносы. Самки у всех этих видов

значительно преобладали в числе. 57% из 438 обследованных особей составляли самки трехцветной ночницы в подземных убежищах в Бельгии (Fairon, 1967). И еще в большей степени, по данным того же автора, преобладали особи женского пола в популяции позднего кожана (Vespertilio serotinus; 73,5% и 329 особей). Заметное численное преобладание самок в популяциях большого подковоноса, длиннокрыла, обыкновенного ушана на Украине отмечают В. И. Абеленцев, И. И. Колюшев, Ю. И. Крючко, К. А. Татаринов (1969). Огромный материал, собранный этими авторами, в частности по длиннокрылым (1150 особей), и постоянство указанных выше соотношений полов у данного вида (в 4 случаях из 4) убедительно свидетельствуют о том, что картина соотношения полов, полученная названными исследователями, достаточно точно отражает объективную действительность. Преобладают в числе самки и у летучих мышей Hipposideros fulvus в Индии. Так, среди 624 экз. этого вида, отловленных в штате Махараштра с сентября 1964 г. по октябрь 1966 г., самцов оказалось 204 (32,6%), а самок 420 (Madhavan et al., 1978). Фрагментарность приведенных материалов не позволяет с достаточной достоверностью говорить о возрастной и хронологической изменчивости, как и о хорологической вариабельности полового состава популяций у всех, даже упоминавшихся нами видов летучих мышей. Эти материалы, однако, позволяют утверждать, что у летучих мышей, как и у насекомоядных, половая структура популяций имеет видовую специфику. Кроме того, для некоторых видов, например для прудовой ночницы, территориальная вариабельность и хронологическая изменчивость половой структуры популяции вполне очевидны.

ОТРЯД ЗАЙЦЕОБРАЗНЫХ

Даже в отношении таких, казалось бы, хорошо изученных животных, как зайцы, имеющиеся материалы по половой структуре популяций нельзя назвать особенно обширными. Судя по литературным источникам, у зайца-беляка (Lepus timidus) взрослые самки нередко превосходят по числу взрослых самцов. Например, из 352 взрослых беляков, пойманных во время весеннего половодья в пойме Камы, самцов было 44,9% (Попов, 1960). По условиям отлова невозможно в данном случае объяснить статистически достоверное преобладание самок разной двигательной активностью особей разного пола. Приведенные

цифры достатоточно точно, по-видимому, отражают действительное соотношение полов среди взрослой части популяции зайцев в пойме Камы в год их вылова (1929). Однако Д. И. Асписов (1940) наблюдал, что в период промысла беляков в Татарии явно преобладают самцы. Они, как правило, составляют около 60—70% добываемых животных. В этом случае сказывается, по-видимому, эффект разной подвижности взрослых самцов и самок. В летнее время, по данным того же автора, в числе преобладают самки. В отдельные летние месяцы самки среди добытых беляков суммарно составляют до 80%. Аналогичные показатели получены и при изучении состава популяций этого вида в Шотландии. Здесь из 565 беляков, добытых в течение 15 лет разными способами, самки среди животных всех возрастных групп составляли 53,6% (Flux, 1970).

Однако, по данным ряда авторов, среди молодняка у беляков, как правило, преобладают самцы (Теплов, 1954; Ивантер, 1969; Шаталова, 1970). Вторичное соотношение полов, по мнению Ивантера и Шаталовой, в значительной мере определяется общим состоянием популяций и, в частности, этапом динамики ее численности. В годы подъема численности популяции самцов рождается заметно больше, чем самок (Шаталова, 1970), тогда как в годы низкой численности, судя по полу эмбрионов перед рождением, бывает больше самок (Ивантер, 1969). По наблюдениям Д. И. Асписова (1940) и В. А. Попова (1960), вторичное соотношение полов у зайца-беляка зависит также от порядкового номера помета: как правило, самцов бывает больше во втором помете, а самок в первом и третьем. Это хорошо коррелируется с величиной пометов. В условиях Татарии второй (летний) помет обычно самый большой, в среднем 5,5 молодых. Весенний помет в среднем — 4,1, а осенний — 3,8 молодых. Эти авторы объясняют разницу в половом составе молодняка разных пометов преимущественной резорбцией эмбрионов мужского пола при худших условиях питания зайчих весной и осенью. По наблюдениям Асписова резорбирующиеся эмбрионы в первом и третьем пометах составляют 21% от их общего числа, а по данным С. П. Наумова — около 14% (Наумов, 1974; Попов, 1960).

Обобщая сказанное выше о половом составе популяции у зайца-беляка, можно констатировать, что среди взрослых животных этого вида число самок, как правило, превышает число самцов, хотя, если судить по результатам промысла, иногда может создаваться и обратное впе-

чатление. Среди молодняка соотношение полов у данного вида значительно колеблется. Численное преобладание самок среди взрослых особей обычно и в популяциях зайца-русака (L. europaeus). Например, из 582 взрослых русаков, спасенных во время весенних разливов Камы, самок было 65,6% (Попов, 1960; цит. по: Анисимов и Тихвинский, 1929).

Незначительно преобладают самки и в популяциях калифорнийского зайца (L. californicus). В штате Айдахо, например, а в 70-х годах на 100 взрослых самцов приходилось 107 самок (Feldhamer, 1979). Однако и у этого вида в отдельных случаях, по данным того же автора, число самцов может превосходить число самок в третичном соотношении полов. К сожалению, имеющиеся в нашем распоряжении материалы по вторичному соотношению полов у этого вида крайне скудны. Из 78 эмбрионов, пол которых был установлен названным выше исследователем, самцы составляли 60,2%. Можно также отметить, что во вторичном соотношении полов и у русака незначительно преобладают в числе самцы. Еще более скудны и отрывочны имеющиеся в литературе материалы по численному соотношению полов в естественных популяциях других видов зайцеобразных (дикие кролики, пищухи). Причем по имеющимся данным, у этих животных в отличие от зайцев не наблюдается преобладания самок среди взрослых животных. Так, в популяции дикого кролика в Новой Зеландии среди взрослых животных самцы составляют в среднем 53% (Watson, 1957).

В Новом Южном Уэльсе на огороженной территории в 280 га процент самцов среди диких взрослых кроликов изменялся в течение 4 лет от 50,64 до 46,23. За время наблюдения плотность поселения кроликов изменялась довольно существенно, однако и при одинаковой плотности в 1967 и 1970 гг. процент самцов в популяции был различным. Кроме того, почти все различия в соотношениях полов в период наблюдения не достигали статистически значимых величин (Parer, 1977).

Широкие возможности для анализа вторичного соотношения полов представляет содержание этого вида в условиях кролиководческих ферм и особенно исследовательских лабораторий. В последнем случае, при строгом учете условий содержания животных, вполне возможно сравнение полового состава новорожденных разных сроков, мест и условий рождения. По данным В. М. Шимкевича (1917), например, у домашних кроликов на каждые 100 новорож-

денных самок рождается в среднем 104,6 самцов, что составляет 51,1% от общего числа новорожденных. В лаборатории генетики ЛГУ А. Д. Курбатовым и Е. А. Мамзиной (1953) по анализу 2050 новорожденных крольчат в пометах 1951—1952 гг. в контрольных пометах, мужское потомство кроликов составляло около 51%. В виварии Украинского института тканевой терапии среди нескольких сотен контрольных кроликов самцов в пометах было 54,9% (Черняк, 1958). Ф. Хатт (1969) приводит цифры колебаний числа мужских особей среди новорожденных кроликов от 50 до 57%. В наших исследованиях на экспериментальной кроличьей ферме Волгоградского пединститута по анализам 265 окролов контрольных животных (1136 крольчат) в течение 6 лет самцы составляли в среднем 45,8% со статистически достоверными колебаниями по годам от 42,7 до 55,5%. Примеры такого рода могут быть умножены, но в совокупности все эти цифры говорят о том, что у одомашненных кроликов вторичное соотношение полов в среднем довольно постоянно и близко к единице, хотя и наблюдаются небольшие, но достоверные различия этого показателя в разных хозяйствах и колебания соотношения полов при рождении в одной и той же лаборатории по годам; чаще в числе преобладают самцы.

У пищух разных видов половая структура популяции, по-видимому, имеет свою специфику. Однако материалы по этой группе животных еще более отрывочны и в значительной мере случайны. По данным А. Д. Бернштейн (1964), например, проанализировавшей в течение 1959—1962 гг. 301 взрослую особь красной пищухи (Ochotona rutila) с северных склонов Заилийского Алатау, самцов в способной к размножению части популяции было 53,2%. Среди молодняка самцы составляли 52,2% (анализ 415 зверьков), что свидетельствовало о несколько большей гибели самок. Пищухи отлавливались автором в течение всех сезонов года и примерно с одинаковой результативностью по соотношению полов среди отловленных животных. Кроме того, в период размножения не наблюдалось сколько-нибудь заметного изменения двигательной активности зверей.

Автором был использован также полный отстрел пищух на пробных площадках. Поэтому есть все основания считать, что приведенные выше цифры достаточно точно отражают соотношение полов в популяциях красной пищухи в местах исследования.

У малой пищухи (O. pusilla) в третичном соотношении

полов также преобладают в числе самцы, составляя в среднем около 58% взрослых особей. Однако по годам этот показатель испытывает заметные колебания. В годы низкой численности (и плотности) пищух процент самцов снижается, а в годы повышенной численности заметно возрастает (Шубин, 1965). Вторичное соотношение у этого вида как по эмбрионам перед рождением, так и по новорожденному молодняку близко 1 : 1. У этого вида пищух обычна резорбция эмбрионов у 5—10% и даже до 19,7% самок, однако говорить о возможном при этом преимущественном отмирании особей одного из полов нет достаточных оснований. У рыжеватой пищухи (O. rufescens) в популяциях среди взрослых животных иногда преобладают самки.

В сборах В. М. Фомушкина и соавторов (1967) в Туркмении, например при отлове этих пищух в течение весны и всего лета среди 279 особей самцов было лишь 123, т. е. 44%, однако материалов для суждения о динамике половой структуры популяций у этого вида пищух, к сожалению, нет.

ОТРЯД ГРЫЗУНОВ

Материалы по численному соотношению полов у грызунов наиболее обычны в зоологической литературе, но в большинстве своем по каждому виду данные отдельных авторов носят фрагментарный характер, и поэтому картина динамики половой структуры популяций у отдельных видов может сложиться лишь при условии совокупного анализа и сопоставления сведений, полученных разными исследователями. Кроме того, значительная часть имеющихся в литературе сведений по половому составу популяций многих видов грызунов вообще малопригодна для оценки истинного соотношения полов в разных возрастных группах животных, так как условия отлова не обеспечивали пропорционального изъятия из популяций особей разного пола и не содержат возможностей оценки степени преимущественного изъятия особей одного из полов. Тем не менее уже накоплены обширные материалы, которые в совокупности позволяют составить достаточно полное представление о динамике половой структуры популяций у ряда видов грызунов разной экологии и различной систематической принадлежности.

На основе имеющихся в литературе сведений можно утверждать, что у белок численное соотношение полов испытывает заметные хронологические колебания во всех

возрастных группах и бывает существенно различным в разных популяциях. Так, из 95 взрослых особей этого вида, добытых в промысловый период в Печоро-Илычской тайге В. П. Тепловым (1954), самцов оказалось 55%. Аналогичные результаты (56% самцов) были получены Г. К. Гольцмайром в 1935 г. при анализе случайной выборки из 249 взрослых особей белки-телеутки на Нижней Тунгуске (Теплов, 1954). Сильно преобладали в числе самцы среди взрослых белок, добытых в 1971—1975 гг. в Брянской области. Здесь из 904 добытых особей взрослые самцы составляли 24,3%, взрослые самки лишь 8,1%, а остальное молодняк.

При анализе 196 366 белок, добытых в Финляндии в течение промысловых сезонов 1946—1963 гг., установлено, что в среднем по стране самцы составляют около 51% от общего числа взрослых зверей. Показано, что при отстреле оба пола добываются пропорционально их соотношению в природе и, следовательно, их относительная численность в промысловых выборках соответствует истинному соотношению полов в популяциях. Установлено, что кроме того, от хищников и случайных причин самцы белок в Финляндии погибают почти в 2 раза чаще, чем самки (65 самцов на 35 самок; Lampio, 1965, 1967). Т. е. в целом, судя по этим данным, число взрослых самцов белок достоверно превышает число самок. Среди нескольких тысяч бельчат, пол которых был определен в различных районах Финляндии, самцов в среднем оказалось 57,1%. Судя по этим очень убедительным материалам, самцы у белок, как правило, отмирают интенсивнее самок, поскольку среди молодняка мужские особи всегда преобладают в значительно большей степени, чем среди взрослых животных.

Такие же соотношения полов у молодняка этого вида были обнаружены в Якутии В. И. Белык (1970), однако по данным этого автора, среди взрослых особей всегда преобладают самцы. Значительные колебания полового состава популяций у белок отмечались и другими исследователями (Наумов, 1934; Иванов, 1967).

Падение численности грызунов — обычное следствие ухудшения условий существования популяции, принимая во внимание как экзогенные, так и внутрипопуляционные процессы. При этом у белок, как и у многоплодных млекопитающих, заметно уменьшается величина пометов. Выше уже отмечалось, что в маленьких пометах у многоплодных животных чаще преобладают в числе самки,

возможно в результате преимущественного отмирания мужских зигот при ухудшении общего физиологического состояния беременных особей.

Данные, близкие к рассмотренным материалам, достаточно убедительно свидетельствующие о хронологической и возрастной изменчивости и хорографической вариабельности полового состава популяций белок, содержатся также в работах Ю. Н. Киселева (1967) и М. В. Онуфреня (1982) по Окскому заповеднику, Ю. А. Грачева по ленточным и островным борам Казахстана (1970), А. Н. Куликова по Среднему Сихотэ-Алиню (1982) и в работах ряда других исследователей. Интересно отметить, что нередко колебания по годам вторичного соотношения полов превосходят таковые во взрослой части популяции (Киселев, 1967; Куликов, 1982). Например, в 1962 г. в Окском заповеднике среди молодняка белок самцы составляли 60%, в 1963 и 1965 гг.— соответственно лишь 33,8 и 34,8%, а в 1964 г. самцов и самок среди бельчат было примерно одинаково (Киселев, 1967). Таким образом, можно уверенно констатировать, что для белки характерен значительный диапазон изменчивости полового состава популяций как в целом, так и по возрастным группам и заметная пространственная вариабельность этого показателя.

Не менее изменчивой и вариабельной оказалась половая структура популяций у некоторых видов сусликов. Довольно убедительные материалы по половому составу популяций малого суслика (Citellus pygmaeus) были получены с нашим участием в Западном Казахстане в 1953—1955 гг. экспедицией Всесоюзного института защиты растений. Суслики отлавливались в процессе учетов их численности на больших площадях и при этом с учетных площадок вылавливались все зверьки. Последнее исключало влияние на результаты вылова разной активности самцов, взрослых животных и молодняка (Поляков и др., 1957). Полученные материалы приведены в табл. 5.

Принято считать, что у малого суслика среди взрослых особей число самцов и самок примерно одинаково (Ралль и др., 1933; Лавровский, Шатас, 1948). Это соответствует действительности, если рассматривать соотношение полов в целом для вида или для отдельных популяций в среднем за достаточно большое число лет. Но, как видно из табл. 5, в течение 3 лет в Западном Казахстане у малого суслика происходило достаточно достоверное колебание в соотношении полов и среди молодняка, и среди взрослых живот-

Таблица 5. Половая структура популяций малого суслика в Западном Казахстане в 1953–1955 гг.

Район исследования	Год	Плотность популяций (особей на 1 га)	Плотность молодых (сеголетки)	Плотность взрослых	Молодняк, %♂♂	Взрослые, %♂
Теректи́нский (ковыльно-злаковая степь)	1953	11	553	1094	44,7±2,11	47,5±1,51
	1954	11	81	—	60,1±5,44	–
Зелено́вский и Чапаевский (полынно-злаковая степь)	1953	32	510	632	46,6±2,2	42,4±1,97
	1954	37	121	1863	57,9±4,5	46,6±1,16
	1955	20	622	2122	46,0±1,99	57,7±1,07

ных. Так, в 1955 г. третичное соотношение полов резко отклонилось от наблюдавшегося в 1953 и 1954 гг. Более того, даже в пределах одного года и района, но на относительно изолированных друг от друга участках с разными условиями существования, численное соотношение полов среди взрослой части популяции отличалось весьма заметно. На тех участках, где плотность сусликов была особенно высокой (60 и более особей на 1 га до выхода из нор молодняка), всегда заметно преобладали самцы. Например, из 589 взрослых сусликов, отловленных на толоках у коне- и овцеферм, где, как правило, плотность их поселений была особенно высокой, самцы в 1953 и 1954 гг. составляли 56,3±2,04%, т. е. примерно на 11% больше, чем в среднем в эти годы.

В 1954 г. суслики в Западном Казахстане залегли на спячку в хорошем состоянии, зима 1954/55 г. была обычной, а весна 1955 г. благоприятной для сусликов; животные вышли из спячки в хорошей форме и размножилось в этом году более 80% самок (Кубанцев, 1961). Поэтому нет никаких оснований предполагать, что высокий процент взрослых самцов в 1955 г.— следствие повышенной гибели самок в течение осени 1954 и зимы 1954/55 г. Главной причиной увеличения доли самцов в третичном соотношении полов в 1955 г., несомненно, было существенное снижение относительного числа самок в приплодах 1954 г., что и привело к заметному численному преобладанию самцов среди молодняка в этом году (табл. 5).

Погодные условия в районах исследования осенью 1953 г. и в течение зимы были крайне неблагоприятны для малого суслика (Поляков и др., 1957; Кубанцев, 1953, 1961), что сильно повлияло на численность, общее со-

стояние животных, их размножение и структуру популяций в 1954 г. Это говорит о том, что соотношение полов у малого суслика может существенно изменяться как среди взрослых, так и среди молодняка, и колебания эти в какой-то мере зависят от изменения плотности популяции и общего состояния животных, в свою очередь зависящих от условий их обитания как в данном году, так и в предшествующий период.

В дальнейшем, при изучении структуры популяции сусликов на территории Волгоградской области, были получены аналогичные результаты. В условиях полного вылова зверьков на изолированных площадях, доля самцов среди взрослых животных статистически достоверно колебалась по годам в течение 5 лет в среднем от 44 до 48,5% и еще более значительными были хронологические вариации полового состава среди молодняка (от 42,4 до 51% самцов). При этом максимальный процент самцов среди сеголеток наблюдался в замкнутой популяции сусликов на небольшом участке целинной степи с плотностью поселения более 40 особей на 1 га, подвергавшейся воздействию интенсивного выпаса скота. Изменчивость вторичного соотношения полов у этого вида, как правило, с некоторым численным преобладанием самок при невысокой плотности популяции установлена и на основе анализа новорожденных и полового состава эмбрионов. В Оренбургской области, например, в условиях сравнительно низкой плотности поселения сусликов, небольшой их численности и при размножении 78,5—100% самок на массовом материале показано, что среди эмбрионов перед рождением самцы составляют лишь 30,3%, но показатель этот испытывает колебания по годам (Руди, 1975, 1979). Самки в этих условиях в постэмбриональный период отмирали интенсивнее самцов. Среди сеголеток число самок, как правило, еще превышало число самцов, но среди особей 2-летнего возраста соотношение полов, по данным указанного автора, почти не отличалось от единицы (100 самок на 102 самца). Однако в дальнейшем в старших возрастных группах смертность самцов, по-видимому, возрастает в большей мере, чем смертность самок, и среди 3—5-летних сусликов на 100 самок остается лишь по 62,9 самца.

Кроме того, как и в наших собственных исследованиях, по данным В. Н. Руди, половой состав всех возрастных групп сусликов Оренбуржья был заметно различен в разных биотопах (пастбище, целина, придорожные участ-

ки). О заметных колебаниях полового состава молодняка малых сусликов по годам свидетельствуют также многолетние данные М. П. Демяшева (1977), изучавшего структуру популяций и размножение этого вида в Зауральском природном очаге чумы в 1942—1975 гг., а о повышенной гибели самцов малого суслика на изолированных целинных участках в Ставропольском крае — материалы П. Ф. Емельянова и его соавторов (1979). Аналогичный характер имеет динамика половой структуры популяций и у крапчатого суслика (C. citellus). По данным С. И. Огнева (1947), например, самцы среди новорожденных у этого вида составляют 54% (анализ 18 пометов, состоящих суммарно из 100 суслят). В. А. Попов (1960), со ссылками на И. М. Смирнова и В. И. Тихвинского, также отмечает некоторое численное преобладание самцов в пометах крапчатого суслика (51—55%) в разных популяциях.

Однако анализ половой структуры популяций в разных частях ареала вида при сопоставлении данных, полученных многими авторами, показал, что дело обстоит гораздо сложнее (табл. 6). Значительный объем собственных материалов Ю. Т. Петровского обеспечивает достаточную статистическую достоверность данных, а оригинальная методика, применявшаяся этим автором для отлова сусликов на учетных площадках, гарантировала полный вылов зверьков и исключила возможность попадания в капканы пришлых животных. Таким образом, разная степень двигательной активности животных разного пола не могла повлиять на учетные показатели Ю. Т. Петровского, приведенные в табл. 6. Даже если принимать во внимание высокодостоверные материалы только этого автора, можно утверждать, что половая структура популяций крапчатого суслика столь же изменчива в хронологическом аспекте и так же вариабельна хорографически, как и у предыдущего вида. Это же вытекает из материалов других авторов (Лобков, 1980; и др.). Более того, размах колебаний полового состава у молодняка крапчатого суслика превосходит изменчивость и вариабельность третичного соотношения полов и, по данным Ю. Т. Петровского, достигает только в пределах БССР 40%.

По-видимому, изменчива половая структура популяций и у других видов рода Citellus и у сусликоов вообще. Известно, например, что у желтого суслика (C. fulvus) половой состав взрослых особей сильно различается в разных частях ареала вида и в довольно широких преде-

Таблица 6. Половой состав популяций крапчатого суслика в разных частях видового ареала (Петровский, 1961, с дополнениями)

Район исследования	Годы	Процент самцов		Источник информации
		сеголетки	взрослые	
Саратовская обл.	1929	53	54	Семенов (1930)
	Разные годы	37–40	–	Браунер (1912)
Чувашская АССР	1932	55	45	Тихвинский, Соснина (1939)
БССР, Копыльский р-н	1924	46	50	Яцентковский (1925)
БССР, Несвижский р-н	1947	78	–	Петровский (1961)
	1948	50	50	Тот же
	1954	–	33	»
Мирский р-н	1949	38	33	»
	1954	59	47	»
	1955	44	50	»
Окрестности г. Барановичи	1951	42	56	»
Северо-Западное Причерноморье	1973–1978	50	Изменчив по биотопам	Лобков (1980)
		–		

Таблица 7. Соотношение полов в выводках большого суслика

Суслики	Число в выводке				
Всего молодых	6	7	8	11	12
самки	4	2	6	6	4
самцы	2	5	2	5	8

лах колеблется по годам в каждом регионе (Бажанов, 1948; Тристан, 1978). Очень интересные материалы были получены Е. С. Некрасовым при участии В. Н. Большакова на северной границе ареала большого суслика (Citellus major) в Свердловской области. На участке площадью 20 га в течение 4 лет проводился абсолютный учет всех животных, причем была прослежена судьба каждого экземпляра. Данные Е. С. Некрасова свидетельствуют о значительном колебании самцов и самок в зависимости от числа молодых в выводке (табл. 7).

Заметно различный половой состав новорожденных в

разные годы на массовом материале в эксперименте наблюдали у суслика C. richardsoni Д. Р. и Г. Р. Майченер (D. R. Michener, G. R. Michener, 1971). Группа же канадских ученых, изучавших соотношение полов у этого суслика в природных популяциях провинции Альберта в 1975—1977 гг., установила, что среди половозрелых животных почти всегда преобладают самки, но это преобладание колеблется по годам от 2 до 10 раз (Schmutz и др., 1979). Колебания в численном соотношении полов по годам среди взрослых животных отмечены и у бурундуков (Eutamias sibiricus).

По данным В. П. Теплова (1954), например, проанализировавшего 176 взрослых бурундуков, добытых зимой в Печоро-Илычском заповеднике, самцы составляли лишь 43%. В бассейне же р. Томь тоже зимой, но в 1962 г., среди добытых 128 взрослых бурундуков самцов оказалось около 67% (Шубин, 1964). В Татарии среди 294 взрослых животных этого вида, добывавшихся ежемесячно с апреля по сентябрь (по 42—61 особи), соотношение полов было в среднем близко к единице (Попов, 1960).

Во вторичном соотношении полов та же картина: в одних популяциях число самцов превосходит число самок, а в других в те же периоды самок бывает заметно больше, чем самцов. Например, по данным В. П. Теплова (1954), в Удмуртской АССР среди новорожденных бурундуков самцов было 80%, а среди неполовозрелых, но несколько более старших по возрасту зверьков (субтретичное соотношение полов) — 60%. Такое же субтретичное соотношение полов (60% самцов) наблюдал в лесах Татарской АССР В. А. Попов (1960). В Якутии же молодые самцы бурундука составляли даже 78% всех отловленных неполовозрелых зверьков (Шубникова, 1962).

Иначе выглядело субтретичное соотношение полов у бурундука в бассейне р. Томь в 1959 и 1961 гг. (Шубин, 1964). В 1959 г. у пос. Темир-Тау среди 252 молодых бурундуков самцов оказалось только 113 или 44,8%, а в 1961 г. из 221 молодого животного самцов было лишь 99, т. е. опять-таки 44,8%. При определении пола у 63 эмбрионов перед рождением в этой популяции в 1961 г. выяснилось, что среди эмбрионов особи женского пола статистически достоверно преобладают в числе, составляя около 61% всех эмбрионов (Шубин, 1964). Автор отмечает при этом, что резорбция эмбрионов у бурундука — явление крайне редкое и наблюдается лишь у отдельных самок, поэтому объяснить преобладание в по-

томстве у этого вида особей какого-либо из полов преимущественным рассасыванием эмбрионов противоположного пола, по-видимому, нельзя. Принимая во внимание разное субтретичное соотношение полов в разных популяциях при отлове молодняка в одни и те же сезоны, вряд ли возможно объяснить эту разницу неодинаковой двигательной активностью неполовозрелых животных разного пола.

Таким образом, в популяциях всех упоминавшихся выше грызунов семейства беличьих наблюдаются существенные хронологические возрастные колебания полового состава популяций и вариации этого показателя в разных частях видового ареала. Аналогичные процессы происходят и у других видов названного выше семейства, например у длиннохвостого сурка (Marmota caudata) (Исматов, 1974). Правда, по усредненным сведениям за ряд лет или же в пределах одного года, но при суммировании материалов по половой структуре разных популяций, число самцов и самок у любого из названных выше видов как среди молодняка, так и среди взрослых особей может выглядеть как примерно равное. Однако такие усредненные данные, которыми иногда оперируют отдельные авторы, лишь скрывают действительную половую структуру популяций и не имеют никакого отношения к происходящим в природе внутрипопуляционным процессам.

У большинства видов семейства мышиных, по которым имеются фактические материалы, пригодные для соответствующего обсуждения, половая структура популяций не менее сложна и изменчива, чем у рассмотренных выше представителей семейства беличьих. Однако характер изменчивости половой структуры популяций грызунов этого семейства еще более многообразен в связи со значительным экологическим разнообразием этих животных.

Кроме того, среди мышевидных грызунов имеются и виды с весьма стабильной половой структурой популяций. Большинство исследователей считают, например, что у серой крысы (Rattus norvegicus) среди взрослых особей незначительно, но довольно устойчиво преобладают самки. Так, в Батуми из 40 тыс. этого вида, добытых за 18 лет исследований (с 1927 по 1945 гг.), самцов было выловлено 18 244, или 45,6%, а самок 21 756, т. е. 54,4% (Степанов, 1946). К сожалению, автор не сообщает ни возрастной состав добытых крыс, ни их половой состав в разных местах обитания.

Аналогичные цифры для Москвы содержатся в работе

А. П. Кузякина (1952). Здесь в 1944—1946 гг. самки составляли среди взрослых крыс 55,1%. В Ленинграде в 1933 г. соотношение полов среди отловленных крыс несколько изменялось по месяцам. Самки составляли от 36,7 в октябре до 83,4% в июле от числа отловленных грызунов. В целом же определение пола у 963 пасюков, выловленных в Ленинграде, показало, что число самцов и самок, попадающих в ловушки в течение года, примерно одинаково (Гамбарян, Дукельская, 1955). В противоположность Гамбаряну и Дукельской, по наблюдениям А. В. Жирнова (1980), соотношение полов среди взрослых серых крыс в Ленинграде не изменяется по сезонам, обычно в этой возрастной группе в числе незначительно преобладают самцы, но в отдельные годы отмечается и обратное соотношение полов. Наблюдения А. В. Жирнова продолжались в течение 30 лет (1948—1979), заключения базируются на анализе 192 612 особей серых крыс. По данным этого же исследователя, среди молодых крыс чаще преобладают самки, но в этом случае соотношение полов испытывает колебания по сезонам в зависимости от сроков размножения. Весной соотношение полов среди молодняка, как правило, близко к 1 или же преобладают самцы, а во все другие периоды года больше бывает молодых самок. Небольшое численное преобладание самок среди отловленных взрослых пасюков в дельте Волги на массовом материале за ряд лет наблюдал Г. А. Кондрашин (54% от числа добытых животных), в Татарии — В. А. Попов (1960), а в районах освоения целинных земель Северного Казахстана — А. Н. Козлов (1980). В последнем случае среди 26 200 взрослых серых крыс, добытых исследователем, самцы составляли 49%. Однако в Закавказье из 1217 серых крыс, обследованных Н. К. Верещагиным (1949), самцов оказалось более половины (50,7%), а среди взрослых пасюков в западных областях Украины самки составляли лишь 46,5% (Рудышин, 1962).

Только одна работа, проведенная под руководством В. Н. Большакова, содержит некоторые сведения о возрастной изменчивости полового состава популяций у данного вида грызунов. По материалам А. Н. Козлова (1980), среди 2 тыс. эмбрионов, просмотренных в течение нескольких лет, самцы составляли 52,8±1,0%, причем при высокой плотности популяции доля самцов среди эмбрионов возрастала до 54,3% (анализ 805 эмбрионов). Среди молодых животных в гнездах (1300 крысят) самцов было 52,0±1,5%, т. е. доля самцов в популяциях серой крысы

с возрастом в этом случае снижалась, а вторичное соотношение полов в какой-то мере зависит от плотности популяции. Можно также констатировать, что, хотя в большинстве случаев среди взрослых пасюков в той или иной мере преобладают самки, встречается и обратное соотношение полов, причем половая структура популяций может быть существенно различной в разных частях видового ареала и в разные годы.

У черной крысы (R. rattus) соотношение полов в популяциях, по-видимому, близко к таковому у пасюка, однако интересующих материалов по этому виду очень немного. Известна лишь одна работа, содержащая достаточно статистически достоверные и обширные сведения по половому составу популяций этого вида крыс. Материалы эти получены в г. Батуми И. В. Степановым (1946). Из 5093 черных крыс, отловленных здесь в течение 18 лет, самцов было 46,3%.

Никаких сведений об изменчивости этого показателя у данного вида в нашем распоряжении нет, так же как нет каких-либо сведений об интенсивности отмирания самцов и самок черных крыс в естественных условиях. Известно лишь, что в лабораториях самки этого вида грызунов выживают лучше, чем самцы, и продолжительность их жизни больше (Лэк, 1957), чем, возможно, и объясняется их относительно стабильное преобладание в природных популяциях. Имеющиеся в литературе материалы по половому составу популяций различных видов мышей свидетельствуют о значительной подвижности этого показателя у грызунов данной группы.

Так, В. А. Попов (1960), проанализировавший на протяжении 15 лет половой состав популяций полевой мыши (Apodemus agrarius) на территории Татарии по большому числу особей, считает, что в среднем численность самцов и самок у этого вида одинакова (50,4% самцов), но может заметно варьировать по годам. В неблагоприятные годы, по его данным, больше бывает самок, в том числе и среди молодняка. Предположительно автор объясняет это избирательной резорбцией эмбрионов мужского пола как следствия плохих условий существования родителей. Суммарно процент самцов в популяциях полевой мыши изменялся от 33,3 в 1939 г. до 73,0 в 1953 г. В результате 8-летнего изучения размножения полевых мышей в Силезии (анализ 1307 особей) было показано заметное изменение соотношения полов среди отлавливаемых животных по сезонам. Весной и летом самцы

составляли в уловах в среднем 56,8%, а к концу лета их доля среди выловленных полевок падала до 47,8%, по-видимому, в результате преимущественной гибели самцов во время размножения. По годам процент самцов к концу периода интенсивного размножения колебался от 31,2 до 49 (Pelikan, 1966). Аспирантка Н. Н. Семенова при участии студентов Волгоградского педагогического института изучала биологию полевой мыши в дельте Волги на Дамчикском участке Астраханского заповедника. Из 110 взрослых полевок, добытых здесь в летние месяцы, самцов оказалось 69,7%. Цифра эта в значительной мере отражает повышенную двигательную активность самцов во время интенсивного размножения. Но принимая это во внимание, можно тем не менее отметить значительно более высокий процент самцов полевой мыши в дельте Волги по сравнению с силезской популяцией, хотя отлов зверьков осуществлялся в те же годы и сезоны одинаковыми стандартными методами и в условиях примерно одинаковой интенсивности размножения мышей.

Из материалов видно, что половой состав популяции у полевой мыши, как и у ряда ранее рассмотренных грызунов, весьма изменчив во временном аспекте и различен в разных частях ареала вида. Также изменчиво относительное число самцов и самок в популяциях лесных мышей (A. sylvaticus). Например, на полях озимой пшеницы, люцерны и в лесополосах совхоза им. Щорса Луганской области из 835 отловленных особей самцы в 1949—1957 гг. в среднем составляли 51,6% популяции (Сахно, 1959). Но при этом в лесополосах самцов было лишь 49,7% от общего числа отловленных мышей, а на полях пшеницы и люцерны 69 и 62,5% соответственно. Различия эти по биотопам статистически достоверны. Автор объясняет их тем, что лесные мыши — жизненная форма леса и на поля выселяются преимущественно самцы. Однако никаких практических доказательств, свидетельствующих об интенсивном выселении самцов из лесополос на поля, в работе не содержится. Кроме того, известно, что лесные мыши нормально размножаются на полях сельскохозяйственных культур и могут достигать в благоприятные годы значительной плотности.

Так, среди 432 лесных мышей, отловленных в течение апреля — августа 1965 г. в степных биотопах, в пойме Дона и на полях зерновых культур Волгоградской области аспирантами и студентами Волгоградского пединститута, самки в среднем составляли 61,3%. Они преобла-

дали в числе как среди взрослых, размножающихся особей во всех указанных местах обитания, так и среди неполовозрелого молодняка. В последнем случае процент самок был даже выше (65%), чем в среднем в популяции. Наиболее высокий процент самок наблюдался в пойменных биотопах. Из 236 мышей, отловленных здесь в период активного размножения, самок было 69%. Но самки, хотя и менее заметно, преобладали в среднем и в степи и на полях. В этих биотопах мыши размножались не менее интенсивно, плотность их поселения здесь была почти такой же, как и в пойме, но при этом лишь статистически достоверно на отдельных участках степи и полей зерновых культур, хотя и незначительно, среди взрослых особей преобладали в числе самцы.

Несколько иное численное соотношение самцов и самок в популяциях полевой и лесной мыши мы наблюдали в лесополосах, на полях люцерны и зерновых культур в Лабинском районе Краснодарского края и в Северной Осетии. Материал собирался аспирантами В. Н. Дьяконовым и Т. И. Рыбаковой в феврале — марте, мае — июне, сентябре — октябре 1967—1968 гг. и в феврале — марте 1969 г. Было добыто 296 взрослых и 306 неполовозрелых мышей двух названных видов, причем все показатели, касающиеся половой структуры популяций обоих видов, оказались почти одинаковыми как в целом, так и по биотопам. Среди взрослых особей доля самцов в Лабинском районе колебалась от 20—33% в сентябре — октябре до 64—69% в мае — июне разных лет. В последнем случае высокий процент самцов был, несомненно, обусловлен их повышенной двигательной активностью в период интенсивного размножения. Среди молодняка соотношение полов у обоих видов варьировало не столько по сезонам, сколько по годам. В 1967 г. и летом, и осенью у обоих видов в числе преобладали самки, хотя статистически достоверным это преобладание было только в мае — июне (42% самцов), осенью самцы в этой возрастной группе составляли около 49%, и при небольшом числе отловленных животных (53 особи двух видов) можно говорить лишь о тенденции к численному преобладанию самок среди молодняка. Совершенно иная картина наблюдалась в 1968 г., когда и летом, и осенью среди молодых мышей обоих видов статистически достоверно в числе преобладали самцы (57—58%). В Северной Осетии (Октябрьский район) исследования проводились только в июне 1967 г., и в это время в уловах здесь заметно преобладали в чис-

ле самцы у обоих изучавшихся видов мышей и во всех возрастных группах (от 53,5 до 64,2% самцов).

К сожалению, объем изложенного материала не позволяет провести анализ полового состава популяций мышей в биотопическом аспекте, но изменчивость полового состава с возрастом и во времени просматривается на этих материалах довольно хорошо. Некоторые колебания в соотношении полов лесной мыши, особенно в связи с плотностью популяций наблюдал в Восточном Закавказье Ю. К. Эйгелис (1980), хотя в среднем соотношение полов в этом случае близко к единице.

В отношении домовой мыши (Mus musculus) интересующие нас материалы более обширны. В 18-летних сборах дератизационной лаборатории г. Батуми среди 44 771 домовой мыши самцы составляли лишь 45,7%, т. е. по средним многолетним данным их было статистически достоверно меньше, чем самок (Степанов, 1946). К сожалению, возрастной состав этих мышей, как и соотношение полов по годам и местам обитания, автором не анализируется.

Изменение полового состава домовых мышей с возрастом отмечает Н. П. Наумов (1948). Среди молодых мышей весом до 12 г самцы в материалах этого исследования составляли 51,4%, у средневозрастных животных от 12 до 20 г доля самцов была 51,6%, а среди старых особей весом более 20 г самцов оказалось лишь 47,1%. Снижение относительного числа самцов в старшей возрастной группе автор объясняет их большей гибелью от хищников, главным образом, в связи с повышенной подвижностью взрослых самцов в период размножения. Это подтверждается еще и тем, что в местах с плохими защитными условиями, по данным Н. П. Наумова, падение относительного числа самцов наиболее заметно.

Кроме того, процент взрослых самцов среди отловленных особей, как правило, убывает в течение периода размножения, что также свидетельствует о их повышенной гибели. Чем интенсивнее размножение, тем в большей мере уменьшается относительное число самцов. В течение зимы соотношение полов у мышей, по наблюдениям Н. П. Наумова, выравнивается, по-видимому, за счет большей гибели самок в зимний период. Такие же, и даже более резко выраженные изменения в половом составе указанный исследователь наблюдал у некоторых видов полевок. Следует, однако, отметить, что во всех этих исследованиях и заключениях совершенно не принима-

Таблица 8. Численное соотношение полов среди взрослых домовых мышей в Сальских степях в 1944–1946 гг. (Лисицин, 1953)

Биотоп	1944 г.		1945 г.		1946 г.	
	Всего особей	% самцов	Всего особей	% самцов	Всего особей	% самцов
Населенные пункты	39 434	50,1±0,25	31 447	47,5±0,28	22 145	52,9±0,34
Скирды	13 334	51,1±0,43	10 721	49,1±0,48	6 382	50,2±0,63
Степь	5 649	49,9±0,67	2 816	49,9±0,94	2 924	51,4±0,92
Всего	58 417	50,3±0,21	44 984	48,0±0,23	31 451	51,9±0,28

ются во внимание весьма вероятные изменения и вариации численного соотношения полов у грызунов при рождении, объясняющие, в частности, неравное число самцов и самок уже среди молодняка, отмечавшиеся и самим Н. П. Наумовым. Пожалуй, наиболее обширные и убедительные материалы по половой структуре популяции домовой мыши содержатся в работах А. А. Лисицина, исследовавшего размножение и смертность этих грызунов в Сальских степях в 1944–1946 гг. (Лисицин, 1953). Огромный материал, полученный этим исследователем, и использованная им методика полевых сборов дают возможность с высокой статистической достоверностью анализировать динамику и вариации полового состава мышей как в хронологическом, так и в хорографическом отношении. Численное соотношение полов в разных биотопах по годам, по материалам А. А. Лисицина, приводится в табл. 8.

Из приведенных в таблице цифр видно, что даже на очень большом усредненном материале соотношение полов среди взрослых домовых мышей в большинстве случаев отличается от единицы и варьирует по годам и биотопам. Интересно, что максимальная амплитуда колебаний полового состава мышей, по данным А. А. Лисицина, имела место в поселениях человека, где экзогенные условия их существования наиболее стабильны. А это, в свою очередь, косвенно свидетельствует о том, что в динамике половой структуры популяций первоочередное значение имеют ее плотность и другие связанные с нею популяционные характеристики (например, интенсивность размножения).

Интересные материалы, свидетельствующие о биотопической вариабельности динамики полового состава популяций у домовых мышей, приводит и И. И. Сахно (1959). По его данным, в Луганской области самцы численно преобладают над самками в большинстве изучавшихся биотопов: в лесополосах, на полях озимой пшеницы и люцерны, на зяби и черных парах. Но на посевах кукурузы самок бывает заметно больше, чем самцов, которые в среднем составляют здесь лишь 45,3% всех мышей. При этом на кукурузе средние показатели полового состава в подавляющей степени зависят от субтретичного соотношения полов, поскольку молодняк здесь постоянно составляет более 70% популяций. В целом из 1449 домовых мышей в сборах Сахно за ряд лет самцов было 781, или 53,9%, с вариациями по биотопам от 45,3% на кукурузе до 59,9% на черных парах. Биотопические различия в половом составе популяций у домовых мышей в Восточном Закавказье наблюдал Ю. К. Эйгелис (1980). По данным этого исследователя у домовых мышей самцы в среднем составляют 47,6%, но по мере продвижения от равнины к высокогорьям процент самцов увеличивается. Если в полупустыне и низинном лесу самцы составляют 46,1%, то в предгорной степи и горном лесу их доля возрастает до 50,0—51,2%, а в субальпике — до 54. По мнению автора, нарастание относительного числа самцов в популяции происходит по мере снижения температур и увеличения влажности в местах обитания этого вида мышей. К сожалению, половой состав мышей в данном случае анализируется без учета возрастной структуры популяций.

Довольно стойкое, хотя и изменяющееся в возрастном, хронологическом и биотопическом аспектах преобладание самцов у домовой мыши отмечали некоторые другие исследователи. З. В. Прокофьева (1968), например, располагая огромным материалом в 510 тыс. домовых мышей, отлавливавшихся в Ставрополье в течение 20 лет, пишет, что при стандартных способах отлова мышей ежегодно в одни и те же сроки доля самцов в уловах колеблется в среднем от 54 до 67%. Еще в бóльших пределах варьирует этот показатель по биотопам. Среди молодняка, по данным автора, соотношение полов ближе к единице, чем среди взрослых животных, но с ухудшением условий существования мышей у них во вторичном соотношении полов закономерно возрастает доля самцов. Аналогичным оказалось соотношение полов

у домовых мышей в различных биотопах Волгоградской области и Лабинского района Краснодарского края. При отлове мышей в этих регионах в течение всех сезонов самцов в среднем было 55,6%. По годам средние показатели, характеризующие половой состав популяции в наших исследованиях, изменялись незначительно, но по сезонам и биотопам — существенные колебания. В летние месяцы (май-июнь) процент самцов среди отловленных взрослых животных всегда был наибольшим, обычно больше 60, что, вероятно, объясняется максимальной подвижностью зверьков мужского пола в это время в связи с интенсивным размножением. Но в сентябре-октябре, даже в условиях еще интенсивно продолжавшегося размножения, самцов отлавливалось лишь немногим более 20% от всех взрослых зверьков. Причины этого рассматривались нами ранее при анализе материалов Н. П. Наумова. Интересно, что во вторичном и субтретичном соотношении полов, как в Волгоградской области, так и в Краснодарском крае, как правило, в числе преобладали самки, составлявшие в среднем 66—67% этих возрастных групп. Различия в половом составе молодняка по годам и биотопам были заметнее, чем среди взрослых мышей. Например, в одних и тех же местах обитания в Лабинском районе Краснодарского края в мае-июне и сентябре-октябре 1967 г. самцы среди взрослых животных составляли в среднем 55%, а среди молодняка 45%. В 1968 г. эти же соотношения выражались цифрами 54 и 40%. Аналогичной была картина и при сравнении полового состава мышей по биотопам, однако в этом случае из-за небольшого объема сравниваемого материала статистическая достоверность различий была невелика. Все это в совокупности свидетельствует о значительной лабильности полового состава популяций домовой мыши как в возрастном и хронологическом, так и хорологическом аспекте. Судя по некоторым из приведенных выше данных (Лисицин, 1953; Прокофьева, 1968; Сахно, 1959), в худших условиях существования относительное число самцов у домовых мышей в первую очередь среди новорожденных, как правило, перекрывает средние показатели для данной возрастной группы или в целом для региона.

Из приведенных материалов видно, что половой состав популяций у всех рассматриваемых нами видов мышей и крыс весьма непостоянен, различен в зависимости от конкретных условий обитания популяции, как и у предста-

вителей семейства беличьих, колеблется в довольно широких пределах в обе стороны от средних показателей во всех возрастных группах в каждой популяции. При этом изменения полового состава по годам и сезонам, а также с возрастом имеют специфический характер у разных видов или экологически близких групп видов этих животных.

Известные нам пригодные для анализа литературные материалы по половой структуре популяций у хомяков довольно ограниченны и позволяют составить представление о степени подвижности показателя лишь у некоторых видов этого обширного подсемейства. Для серого хомячка (Cricetulus migratorius), например, характерно некоторое численное преобладание самцов среди самостоятельно живущих зверьков всех возрастов. В Восточном Закавказье, например, число самцов превышает число самок в летние месяцы на 18% и несколько в меньшей мере в течение всех других сезонов, кроме осени, когда соотношение полов выравнивается (Эйгелис, 1980). Так как размножение хомячков в этом регионе происходит почти круглогодично (беременные самки не встречаются только в декабре), изменения в соотношении полов по сезонам трудно объяснить динамикой подвижности особей разного пола в связи с размножением. В других частях ареала данного вида также наблюдается довольно стойкое преобладание в числе самцов, но с существенными вариациями в зависимости от конкретных особенностей биотопа.

Так, из 1546 хомячков этого вида, отлавливавшихся в течение всех сезонов на полях сельскохозяйственных культур и в лесополосах совхоза им. Щорса Луганской области, самцов оказалось 804, т. е. 52% (Сахно, 1959). При этом на полях люцерны и в лесополосах статистически достоверно в числе преобладали самки (53,4 и 57,9% соответственно), а во всех других типах сельхозугодий в те же сроки относительно больше было самцов (от 57,6% на озимой пшенице до 52,6% на черном паре). Если судить о возрастном составе хомячков по весовым показателям, как это и сообщает Сахно, то среди старших по возрасту животных процент самцов был гораздо больше, чем у молодняка. Наиболее крупные хомячки весом более 50 г составляли 74%. В какой-то мере последнее может рассматриваться как свидетельство более интенсивного отмирания самок с возрастом у этого вида грызунов. Соотношение полов в популяциях серого хомячка

по данным вылова изменяется по сезонам года, причем весной (май) и осенью (ноябрь) самок в среднем отлавливается больше, чем самцов. Причина этого не вполне ясна. В мае на Украине происходит интенсивное размножение хомячков, двигательная активность самок в это время гораздо ниже, чем самцов, и взрослые самки должны бы реже, чем самцы, попадаться в ловушки. Поэтому есть основание рассматривать высокий процент самок в уловах в этот период как результат их относительно большей численности в популяции.

Заметные вариации в половом составе популяций наблюдаются и у американских хомячков рода Peromyscus. По суммарному вылову 8941 хомячка этого рода, принадлежащих к 7 видам, установлено, что самцы в среднем среди самостоятельно живущих зверьков составляют 54%. Однако из 1873 особи P. maniculatus самцов было 55%, а среди 552 отловленных одновременно с первыми P. leucopus самцов оказалось лишь 50,2% (Terman, Sassamen, 1967). Указанная разница достигает статистически значимой величины. Несомненно, что численное преобладание самцов в уловах хомячков рода Peromyscus, по данным Термана и Сассмана, в какой-то мере объясняется повышенной двигательной активностью особей мужского пола, особенно в период размножения. Однако это обстоятельство, во-первых, не объясняет видовой специфичности соотношения полов у хомячков. Во-вторых заметное преобладание самцов, по данным тех же авторов, наблюдается и в выводках этих видов хомячков в условиях их лабораторного содержания. Так, в 564 выводках P. maniculatus самцы составляли 54%. Такой же процент самцов (54%) в выводках P. maniculatus наблюдал в лабораторных условиях Р. П. Кенхем. В естественных же условиях на севере Канады самцы среди новорожденных преобладали только в периоды нарастания численности популяции (Canham, 1970). По данным М. Х. Смита (M. Smith, 1967), в 274 лабораторных выводках хомячка P. poltonotus также устойчиво и достоверно в числе преобладали самцы (52,9%), но в природе, по материалам того же исследователя, соотношение полов у этого вида хомячков существенно варьирует во всех возрастных группах. Примерно в одно и то же время и при одинаковой численности молодняка на разных участках отлавливалось от 45,8 до 64,1% самцов, а среди взрослых животных самцов было от 46,3 до 51,7%. Среднее суммарное субтретичное соотношение полов оказа-

лось на уровне 52,6% самцов, т. е. очень близко к вторичному, полученному в лаборатории. В дальнейшем с возрастом процент самцов снижается в среднем до 50,1%, однако в разных биотопах возрастная динамика полового состава имеет далеко не одинаковый характер.

Таким образом, у хомяков, как и у мышей, наблюдаются довольно значительные колебания полового состава как среди взрослых особей, так и среди молодняка. Колебания эти несколько различны у разных видов хомяков, имеют биотопические особенности и, вероятно, связаны с движением плотности каждой популяции. Но при этом, особенно среди новорожденных, гораздо чаще в числе преобладают самцы, хотя степень их численного преобладания может быть весьма различной. Гораздо реже соотношение полов у молодняка сдвигается в сторону численного преобладания особей женского пола.

У большой песчанки (Rhombomys opimus) половая структура варьирует в широких пределах в зависимости от возрастного состава популяций, места и условий обитания, сезона и плотности поселения животных (Васильев и др., 1963; Сидорова, 1967; Бурделов и др., 1978). На очень большом многолетнем материале, полученном в разные годы в разных частях ареала вида Васильевым, Сидоровой, Бурделовым и другими независимо друг от друга, с высокой статистической достоверностью было показано, что в среднем вторичное и субтретичное соотношение полов у большой песчанки как в целом, так и в каждой популяции близко к единице. Об этом свидетельствуют как массовые сборы молодняка, так и анализ эмбрионов на последних этапах их развития. Однако при более детальном анализе этого показателя оказывается, во-первых, что относительное число женских особей во вторичном соотношении полов, в том числе и по анализу эмбрионов, закономерно и статистически достоверно нарастает в течение периода размножения, например, в условиях Северного Прикаспия от 92 ♀♀ на 100 ♀♀ в апреле до 117 в июне и 112 в июле (Бурделов и др., 1978). Во-вторых, соотношение полов среди молодняка заметно различается по годам и неодинаково в разных популяциях в одни и те же годы и периоды жизненного цикла. Кроме того, С. В. Васильев с соавторами (1963) на Красноводском полуострове, а Л. А. Бурделов, Б. С. Варшавский и В. К. Гарбузов (1978) в Северном Прикаспии наблюдали, что с ухудшением условий существования песчанок (повышенная увлажненность, депрессия чис-

ленности) в пометах заметно увеличивается относительное число самцов.

Среди взрослых животных соотношение полов также определяется конкретными условиями существования популяции. Например, по данным Г. А. Сидоровой (1967), изучавшей биологию большой песчанки в течение 6 лет в оазисах Узбекской ССР, как правило, среди взрослых зверьков преобладают особи женского пола (от 0,5 до 27,8% преобладания в разные годы и сезоны). Но на отдельных участках в этих же оазисах число самцов стойко превосходило число самок от 3% в летние месяцы до 11% осенью.

Обратную картину, т. е. сокращение относительной доли взрослых самок в популяции в течение ряда весенне-летних сезонов, наблюдали Л. А. Бурделов с соавторами в четырех районах Северного Прикаспия. Однако в 1966 г. этими исследователями отмечено увеличение к осени относительного числа животных женского пола. В связи с неожиданностью этого явления авторы предположили даже возможность ошибки при обработке полученных материалов данного года.

Не менее изменчиво и соотношение полов в популяциях песчанок рода Meriones. Например, по данным Х. М. Алекперова и С. Н. Ерофеевой (1978), на равнинах Азербайджана в популяциях краснохвостой песчанки (M. erythrourus), как правило, во всех возрастных группах стойко преобладают самки. Но при этом степень преобладания взрослых самок в популяциях, во-первых, заметно изменяется по сезонам, а, во-вторых, эти изменения в разных популяциях не совпадают во времени. На Ширванской равнине среди взрослых краснохвостых песчанок весной и летом доля особей женского пола составляет 52,6—53,8%, а осенью снижается почти до 50%. В мильской же популяции численное преобладание самок среди взрослых особей бывает особенно заметным весной и осенью (57,9—76,9%), тогда как в летние месяцы третичное соотношение полов приближается к единице.

Иной половой состав популяций у этого же вида песчанок наблюдали на Красноводском полуострове С. В. Васильев и его соавторы (1963), а в целом в пустынных районах Восточного Закавказья — Ю. К. Эйгелис (1980). На протяжении всего периода размножения в течение 8 лет исследований С. В. Васильева с соавторами и 10 лет Эйгелиса, среди отлавливаемых песчанок в чис-

ле преобладали самцы, что, конечно, в какой-то мере может быть следствием их большой подвижности. Только осенью, по данным Эйгелиса, самок иногда отлавливается больше, чем самцов. Среди молодняка на Красноводском полуострове, так же как в Азербайджане, чаще преобладали в числе самки и только после депрессии, при крайне низкой численности песчанок, во вторичном и субтретичном соотношении полов резко возрастала доля самцов.

У тамарисковой песчанки (M. tamariscinus) в Зайсанской котловине, по данным И. Г. Шубина и А. Бекенова (1971), среди взрослых животных постоянно преобладают в числе самцы, но с колебаниями от 59 до 70% в разных районах и в разные годы. Среди молодых же в этой популяции заметно преобладали самки. К сожалению, относительно небольшой объем материала авторов и отсутствие других сведений по данному виду исключают возможность более подробного анализа половой структуры популяции у этого вида песчанок. В популяциях песчанки Виноградова (M. vinogradovi) в Восточном Закавказье половой состав заметно изменяется по сезонам, во всяком случае по данным вылова (Эйгелис, 1980). Весной, как правило, преобладают в числе самцы (на 1—8%), летом больше отлавливается самок (на 2—17%). Равное число особей того и другого пола наблюдается очень редко, и за 10 лет исследований указанного автора осенью самцы преобладали в числе 6 лет, а самки — 4; зимой самцов было больше в 5 раз и столько же лет в числе преобладали самки, причем во всех случаях численное преобладание того или иного пола было значительным (от 5 до 25%). На большом (12 тыс. особей) и многолетнем (10 лет) материале установлены заметные колебания полового состава популяций как в целом, так и по возрастным группам у персидской песчанки (M. persicus) в Восточном Закавказье (Эйгелис и др., 1970; Эйгелис, 1980). В связи с разными сроками и интенсивностью размножения в четырех выделенных авторами популяциях персидской песчанки в Восточном Закавказье неодинаковой была и динамика их полового состава.

Наконец, известны заметные изменения полового состава индейской песчанки (M. hurrianae) по возрастным группам (Jain, 1970). При круглогодичном отлове этих песчанок в пустыне Раджастхан на массовом материале было установлено, что у эмбрионов перед рождением число самок в 3,6 раза превосходит число самцов, среди молодых зверьков в гнездах число самцов и самок при-

мерно одинаково, субтретичное соотношение полов — 1,8 самцов на 1 самку, а третичное — вновь приближается к единице.

В целом можно констатировать, что соотношение полов у песчанок и его динамика носят видоспецифический характер, как и у большинства рассмотренных выше млекопитающих, и варьируют в зависимости от конкретных условий обитания популяции, а также в связи с возрастом животных. Однако наибольшая пространственная вариабельность и хронологическая изменчивость половой структуры популяций свойственна, пожалуй, подсемейству полевок.

Как показали исследования в виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, соотношение полов у рыжей полевки (Clethrionomys glareolus) из новорожденных составляет 1 : 1 (изучено 57 пометов). Однако среди отлавливаемых взрослых особей почти всегда преобладают самцы, в среднем от 51 до 59% (Наумов, 1948; Огнев, 1950; Попов, 1960; Наумов и др., 1969; Адольф, 1972; Ивантер, 1978; Куприянова, 1978). В какой-то мере это, несомненно, отражает бóльшую двигательную активность животных мужского пола. Однако в разных биотопах и популяциях, даже в одни и те же периоды биологического цикла, соотношение полов среди взрослых животных бывает заметно и статистически достоверно различным. Да и в каждой из популяций этот показатель нередко изменяется в довольно широких пределах, причем далеко не всегда в соответствии с интенсивностью размножения грызунов, от которой, как известно, в значительной степени зависит разная подвижность самцов и самок. С. П. Наумов с соавторами (1969), например, на большом и высоко достоверном материале показали, что при отлове полевок указанного выше вида, осуществлявшемся с примерно одинаковой интенсивностью в течение всех сезонов каждого года на протяжении 4 лет на стационаре в Марийской АССР, доля самцов суммарно в третичном и субтретичном соотношении полов изменяется по годам от 58 до 49%. По данным И. Ф. Куприяновой (1978), изменения этого показателя по годам в таежных районах Европейского Севера достигают еще бóльших масштабов (от 48,5 до 59,2% самцов).

По свидетельству тех же исследователей, существенные изменения притерпевает половой состав всех возрастных групп полевок по сезонам и в пределах ряда

лет. Заметные различия в динамике половой структуры популяций в течение нескольких лет в зависимости от характера биотопов, заселенных полевками (дубрава, болото, ельник), наблюдала Т. А. Адольф (1972). Н. П. Наумов (1948) считает, что половой состав взрослых полевок данного и ряда других видов в значительной мере определяется кормностью и защищенностью мест их обитания. По его мнению, на участках с хорошими защитными условиями и высококормных чаще преобладают в числе самцы. В местах с худшими кормовыми и защитными условиями число самок может превышать число самцов за счет постоянно повышенной гибели последних, и особенно в период размножения. Все это, несомненно, в какой-то мере влияет на половую структуру популяций полевок, однако не объясняет в полной мере причин ее динамики по годам. Кроме того, имеются весьма убедительные материалы, свидетельствующие о значительной изменчивости уже вторичного полового состава у этого грызуна. Так, в Печоро-Илычском заповеднике В. П. Тепловым и Е. Н. Тепловой был определен пол у 232 молодых рыжих полевок. Самцы при этом составляли 64% (Теплов, 1954).

В. А. Попов (1960) на основании оригинальных материалов, полученных в результате изучения биологии рыжей полевки в Татарии в течение ряда лет, приходит к выводу, что соотношение полов у эмбрионов на последних стадиях развития близко к единице, у полевок в гнездах самцов в среднем бывает около 52%, а среди молодых самостоятельно живущих, но неполовозрелых зверьков-самцов — 53%. Т. е., по данным этого автора, новорожденные самки отмирают интенсивнее самцов. Значительные (от 38 до 64% самцов) колебания полового состава эмбрионов по годам и сезонам, а также в связи с плотностью популяций и этапами динамики ее численности, на массовом материале наблюдали в Марийской АССР С. П. Наумов с соавторами (1969). По данным этих исследователей, относительное число самцов во вторичном соотношении полов существенно возрастает при высокой плотности популяции одновременно со снижением общей интенсивности ее размножения, и особенно с уменьшением величины пометов. Число самцов по эмбрионам в материалах Попова и Наумова довольно устойчиво превышает число самок, хотя, как уже отмечалось, со значительными колебаниями во времени. И лишь в отдельные годы и сезоны, например при глу-

бокой депрессии численности полевок в течение относительно продолжительного времени (весь 1965 г. и до середины лета 1966 г.), самки во вторичном соотношении полов (по эмбрионам) численно превалировали над самцами. Аналогичные материалы, свидетельствующие о весьма стойком численном преобладании самцов в пометах у рыжих полевок и о возрастании доли особей мужского пола во вторичном соотношении полов с повышением плотности популяции, приводит и Э. В. Ивантер (1978). Материалы Н. Ф. Куприяновой (1978) также свидетельствуют о численном преобладании особей мужского пола среди новорожденных рыжих полевок, но с возрастом еще до половозрелого состояния, по наблюдениям этого исследователя, соотношение полов у сеголеток, как правило, приближается к единице, т. е. в противоположность наблюдениям В. А. Попова наблюдалось более интенсивное отмирание молодых самцов. Однако в отдельные годы численное преобладание особей мужского пола сохраняется и среди молодняка более старшего возраста. Естественно, что все эти варианты и колебания вторичного соотношения полов у рыжих полевок, в том числе и в зависимости от плотности популяций, в какой-то мере, по данным всех названных авторов, определяют и варианты полового состава взрослых животных.

У красных полевок (C. rutilus) соотношение полов в популяциях заметно отличается от описанного выше. В виварии свердловскими исследователями (В. Н. Большаков, А. В. Покровский, М. С. Шляпникова) было установлено, что соотношение самцов и самок этого вида достоверно сдвинуто в пользу самцов (1,00 : 0,95).

По данным ряда исследователей, у этих полевок, в отличие от рыжих, среди взрослых особей в числе нередко преобладают самки. Например, даже в разгар размножения, т. е. при максимальной подвижности взрослых самцов и минимальной — беременных и кормящих самок, среди отловленных В. П. Тепловым (1954) в Печоро-Илычском заповеднике 67 взрослых полевок этого вида самцов было лишь 22%, а из 85 особей, добытых В. А. Поповым (1964) на территории Татарии,— 42%. Но и у этого вида по годам соотношение полов меняется весьма заметно. Так, в сборах Е. М. Снигиревской (1967) на Амуро-Зейском плато в 1957 и 1958 гг. самцы составляли 55—55,5% от всех отловленных животных. Но уже в 1959 г., при отлове полевок в те же сроки и теми же

способами, самцов среди пойманных зверьков оказалось лишь 35%. На большом материале, собранном на Урале В. Н. Большаковым и его сотрудниками (более 10 тыс. особей), видно, что в целом у этого вида соотношение полов близко 1 : 1, хотя в отдельных районах численно преобладали самцы, в других — самки.

В сборах И. Ф. Куприяновой за 6 лет в августе, например, доля самцов среди перезимовавших красных полевок колебалась по годам от 33 до 80%, правда, при невысокой статистической достоверности этих различий. Однако среди неполовозрелых особей у красной полевки численное преобладание самцов бывает еще более существенным по сравнению с рыжей. Так, из 400 неполовозрелых зверьков, собранных в Печоро-Илычском заповеднике В. П. Тепловым, самцы в среднем составляли 63%. Принимая во внимание приведенные данные этого автора по половому составу взрослых полевок, следует сделать вывод о том, что в период исследования полового состава красных полевок самцы этих животных в Печоро-Илычском заповеднике отмирали гораздо интенсивнее самок. В горах Южного Урала в разных высотных поясах, по данным свердловских зоологов, молодые самцы летом 1979 г. преобладали существенно (от 2 : 1 до 9 : 1), причем эта разница была статистически достоверной. В сборах Куприяновой среди молодняка красной полевки самцов в среднем было 56,8% (по 378 особям).

По данным С. П. Наумова и его соавторов, изучавших половой состав двух популяций полевок в Кемеровской области в 1963—1966 гг., среди самостоятельного молодняка самцы составляли в среднем около 60% с колебаниями по годам и биотопам от 55 до 70% (по отлову более 4 тыс. зверьков). Однако среди 201 эмбриона, пол которых был определен исследователями, особи мужского пола составляли лишь 43,6—47,2%. Иное соотношение полов в популяциях этого вида наблюдали на крайнем Северо-Востоке Сибири Ф. Б. Чернявский и Г. Е. Короленко (1979). По их данным, среди взрослых особей заметно преобладали в числе самцы, тогда как среди молодняка это преобладание было гораздо меньшим (табл. 9).

Судя по данным, можно заключить, что в экстремальных условиях крайнего Северо-Востока самки красной полевки отмирают интенсивнее, чем самцы, и особенно в условиях высокой плотности популяции (1974 г.). Та-

Таблица 9. Изменение полового состава популяции красной полевки на крайнем Северо-Востоке Сибири (среднее течение р. Омолон) (Чернявский, Короленко, 1979)

Год	Особей на 1 га	Перезимовавшие		Сеголетки	
		всего особей	%♂♂	всего особей	%♂♂
1972	40	206	68,0	402	53,7
1973	20	65	66,1	83	59,0
1974	60	266	71,1	680	55,9
1975	30	216	68,1	383	51,1
1976	30	76	64,5	354	53,5

ким образом, у красной полевки соотношение полов как в возрастном, так и в биотопическом отношении не менее вариабельно, чем у предыдущего вида, хотя динамика полового состава популяции у этого вида имеет несколько иной характер.

Не менее изменчиво, по-видимому, соотношение полов в популяциях и у красно-серой полевки (C. rufocanus). Для этого вида на большом и многолетнем материале рядом авторов показано, что молодые самцы с возрастом, как правило, отмирают гораздо интенсивнее самок. Если при рождении самцов и самок бывает поровну или незначительно преобладают в числе особи того или иного пола (Abe, 1976; Шляпникова, 1980), то в дальнейшем соотношение полов среди молодых полевок заметно сдвигается в сторону относительного снижения в популяции числа самцов (Kalela Olavi, 1971; Abe, 1976). Первый из указанных исследователей наблюдал, например, как в полезащитной полосе на равнине Исикари (о-в Хоккайдо) доля самцов среди молодых красно-серых полевок упала от 50% при рождении до 29% за сравнительно короткий период. Видимо, поэтому среди взрослых особей данного вида самок, как правило, бывает больше, чем самцов, хотя степень такого преобладания колеблется по годам, сезонам и местам обитания в широких пределах (Kalela Olavi, 1971; Abe, 1976; Бердюгин, 1978). В горах Южного Урала, например, у красно-серых полевок соотношение самцов и самок у молодых особей составляло в разные месяцы 1 : 1 или 3 : 1, в то время как у взрослых самки, несомненно, преобладали (1 : 4).

У азиатских горных полевок серебристой (Alticola roylei) и плоскочерепной (A. strelzovi) во вторичном и

субтретичном соотношении полов число самцов в среднем превосходит число самок. Например, среди 370 плоскочерепных полевок, рожденных в лабораторных условиях, самцы составляли 55, а среди серебристых — 56% (Покровский, Большаков, 1968, 1979).

Статистически значимое численное преобладание самцов среди 653 молодых плоскочерепных полевок на Алтае наблюдал К. П. Прокопов (1978). Самцы в этом случае составляли 54,9% всех особей данной возрастной группы. Но среди 414 взрослых животных этого вида, отловленных автором в тех же биотопах, самцов оказалось заметно меньше, чем самок (47,3%). Приведенные выше цифры позволяют считать, что у плоскочерепной полевки, как и у красной, самцы в природе отмирают в среднем интенсивнее, чем самки.

У степной пеструшки (Lagurus lagurus), так же как и у большинства видов полевок вообще, в пометах, как правило, преобладают в числе самцы. Однако степень этого преобладания зависит от многих факторов, например от конкретных условий обитания популяции, а возможно даже от подвидовой специфичности грызунов. Оказалось, что процент самок в пометах у пеструшек может увеличивать инбридинг. Так, при содержании степных пеструшек двух подвидов с 20-дневного возраста в совершенно одинаковых условиях лаборатории, в одном случае на каждые 100 особей потомства было получено 72 самца, а в другом — 62 (Гладкина, Мокеева, 1970). В лабораторных экспериментах Н. Ю. Ченцовой (1969) в контрольных пометах среди новорожденных степных пеструшек статистически достоверно в числе преобладали самцы. Но при содержании пеструшек в условиях низких температур и в результате инбридинга, сопровождавшегося заметным снижением интенсивности размножения грызунов, относительное число самок в пометах возрастало (табл. 10). В природе среди молодых животных этого вида также относительно больше бывает самцов, в среднем в пределах 53—56% (Наумов, 1948).

Кроме того, соотношение полов у этого вида полевок заметно изменяется с возрастом. Так, на Южной Украине в 1934—1938 гг. из 1019 степных пеструшек самцы среди молодняка составляли 53,9, у средневозрастных животных самцов было 48,4, а среди наиболее старых особей на долю самцов приходилось лишь 31,6% (Наумов, 1948). То же самое наблюдал в Целинном крае Казахстана Н. П. Козлов (1967). Здесь пеструшки отлавливались

Таблица 10. Соотношение полов в пометах степной пеструшки при разных условиях содержания и спаривания (Ченцова, 1969)

Условия содержания и спаривания	Число пометов	Число новорожденных	Самок в пометах (суммарно), %
Контроль	133	598	48±2
Аутбридинг в условиях низких температур	91	396	51±3
Инбридинг	42	146	57±3

ежегодно с апреля по октябрь в течение 6 лет (1959—1964 гг.), причем отлов в значительной мере проводился с раскопкой или заливанием водой всех нор на учетных площадках. Это обеспечивало полный вылов грызунов и исключало влияние на показатели половой структуры разной подвижности самцов и самок. Всего было отловлено 4130 зверьков. В целом оказалось, что среди наиболее молодых пеструшек в числе незначительно преобладают самцы. С возрастом соотношение полов сдвигалось в сторону относительного увеличения числа самок, а среди размножавшихся животных самцы составляли лишь 16—38% в зависимости от биотопа. Особенно низким процент самцов был на участках с сильно разреженной растительностью, где интенсивность их гибели от хищников, особенно пернатых, предположительно была значительно выше, чем менее подвижных самок. Реальность же такого предположения, высказанного Н. П. Наумовым еще в 1948 г., была в дальнейшем показана рядом исследователей для различных видов мышевидных грызунов, например И. В. Дорогой (1981) и др.

Таким образом, как и у некоторых ранее упоминавшихся видов полевок, соотношение полов у пеструшек в значительной мере определяется в каждый конкретный момент возрастным составом популяции и условиями ее обитания и размножения, в частности защитными особенностями биотопа.

Интересно, что в зависимости от видовой специфики биологии грызунов, одни и те же факторы и процессы могут вызывать прямо противоположные результаты динамики полового состава популяции. В опытах Н. Ю. Ченцовой, например, воздействие сниженных температур в тех же пределах, что и для степной пеструшки, почти не повлияло на половой состав потомства узкочерепной

Таблица 11. Соотношение полов в пометах узкочерепной полевки в разных условиях ее содержания и спаривания (Ченцова, 1969)

Условия содержания и спаривания	Число		Самки в пометах (суммарно), %
	пометов	новорожденных	
Аутбридинг			
контроль	142	708	48±2
сниженные температуры	72	392	48±3
Инбридинг			
контроль	34	126	40±4
сниженные температуры	15	56	45±3

полевки (Microtus gregalis), а инбридинг, который у этого вида осуществляется заметно легче, чем у пеструшек, дал увеличение процента самцов в потомстве (табл. 11).

Как видно из приведенных в табл. 11 материалов, и у этого вида полевок среди молодняка, как правило, преобладают в числе самцы и даже более устойчиво, чем у некоторых из ранее рассмотренных грызунов. К сожалению, материалов по возрастной динамике полового состава популяций у узкочерепной полевки в природе нам найти не удавалось. Лишь в докторской диссертации Т. С. Гладкиной (с. 265)[1] отмечается, что у этого вида полевок в агробиоценозах Северного Казахстана среди взрослых особей, как правило, в числе преобладают самки. Следовательно, отмирание самцов у узкочерепной полевки после рождения и в дальнейшем происходит, видимо, интенсивнее, чем гибель самок. Но в засушливые годы после депрессий численности у этого вида, по данным Т. С. Гладкиной, имеет место заметное увеличение относительного числа взрослых самцов. Имеющиеся в литературе сведения о половой структуре популяций леммингов также довольно фрагментарны, и только у лесного и копытного леммингов процесс динамики полового состава популяций может быть рассмотрен более или менее подробно.

Уникальная система определения пола, детерминирующая сдвиг соотношения полов в пользу самок, была обнаружена у грызунов 3 родов — Myopus, Dicrostonyx, Akodon (Gricetidae).

[1] Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по теме «Биологические основы многолетнего прогноза распространения и численности мелких грызунов в связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства» (Свердловск, 1981).

Лесной лемминг Myopus schisticolor Lilljeborg. Преобладание самок в природных популяциях лесного лемминга было отмечено еще в прошлом веке (Leche, 1873; цит. по: Kalela, Oksala, 1966). С тех пор практически все полевые зоологи, занимавшиеся лесным леммингом, наблюдали у этого вида статистически достоверный избыток самок. Так, Новиков (1941) сообщил, что в 1938 г. на Кольском полуострове среди мигрирующих лесных леммингов доля самцов составляла 0,30 (n=97). Франк (Frank, 1966), обобщив литературные сведения, пришел к выводу, что в разных местностях от Швеции до Урала доля самцов в популяциях M. schisticolor колебалась от 0,33 до 0,22 (в среднем 0,29, n=642). На Южном Урале (г. Иремель), по данным свердловских зоологов, она составляла 0,70 (n=139). По Чернявскому и соавторам (1978), среди 117 сеголеток лесного лемминга в среднем течении р. Омолон самцы составляли лишь 23,1%. Несколько выше была пропорция самцов в Карелии (0,42, n=107) и на Алтае (0,36, n=66) (Ивантер, 1975; Марин, 1981).

В лабораторных колониях лесного лемминга, основатели которых были отловлены в Швеции и Северной Финляндии, среди новорожденных наблюдали 18 (n=503) и 24,8% (n=1073) самцов (Frank, 1966; Kalela, Oksala, 1966). Эти факты получили объяснение в результате исследования, проведенного группой шведских, немецких и американских ученых. Оказалось, что у лесного лемминга, наряду с самками, имеющими 2 X-хромосомы, бывает значительное число фертильных и фенотипически нормальных самок с мужским кариотипом, т. е. несущих X-хромосому и Y-хромосому (Fredga et al., 1976). Было высказано предположение, что в X-хромосоме самок XY, обозначенной как X*, находится мутантный генетический фактор, подавляющий маскулинизирующее действие Y-хромосомы. Действительно, у самок XY не был обнаружен N—Y антиген — белок, детерминирующий у всех млекопитающих дифференциацию гонад по мужскому пути и обычно экспрессирующийся в присутствии Y-хромосомы (Wachtel et al., 1976).

В результате двойного нерасхождения половых хромосом в ходе оогенеза все гаметы самок X*Y содержат X*-хромосому, и поэтому у таких самок рождаются только дочери. Часть самок с двумя X-хромосомами также несет X*-хромосому. Согласно схеме наследования X*-хромосомы (рис. 1), в потомстве самок X*X дочери составляют

Тип скрещивания	♂XY × ♀XX	♂XY × ♀X*X	♂XY × ♀X*Y
Гаметы	X Y X X	X Y X* X	X Y X* X*
Потомки	XX XX XY XY ♀ ♀ ♂ ♂	XX* XX X*Y XY ♀ ♀ ♀ ♂	X*X X*X X*Y X*Y ♀ ♀ ♀ ♀
Соотношения полов	1:1	3:1	4:0

Рис. 1. Схема наследования половых хромосом у лесного лемминга (Fredga et al., 1977)
X* — мутантная X-хромосома, в присутствии которой особи XY становятся самками

75%. Лишь среди потомков самок XX соотношение полов не отличается от 1:1. Ясно, что, чем выше частота X*-хромосомы в популяции, тем сильнее должен быть сдвиг соотношения полов в пользу самок (Fredga et al., 1977).

В лабораторных колониях лесного лемминга, полученных Калела и Оксала (Kalela, Oksala, 1966) и Франком (Frank, 1966), наблюдалось большое число самок, рождавших только или преимущественно дочерей. В колонии Франка, исследованной цитогенетически, почти половина самок имела конституцию половых хромосом XY (Gropp et al., 1978). Частота самок XY в природных популяциях изучалась лишь на малых выборках. В Северной Швеции среди 13 исследованных самок 4 относились к типу XY (Fredga et al., 1976); на Урале (данные по 2 популяциям объединены) Э. А. Гилевой, В. Н. Большаковым было обнаружено 7 самок XY среди 12 кариотипированных. По-видимому, самки XY широко распространены в природных популяциях лесного лемминга.

Анализируя популяционно-генетические модели, Булл и Булмер (Bull, Bulmer, 1981) показали, что в равновесной популяции при равной фертильности самок XX, X*X и X*Y самки каждого типа и самцы должны встречаться с равной частотой, т. е. доля самцов должна составлять 0,25. Как было указано выше, соотношение полов, близкое к ожидаемому на основании популяционно-генетического анализа, наблюдалось в большинстве изученных природных популяций при суммировании данных по всем возрастным группам. Однако большинство авторов пришли к выводу, что доля самцов ниже среди

молодых лесных леммингов, чем среди взрослых животных (Skaren 1963; Кривошеев, 1971, цит. по: Марин, 1981; Ивантер, 1975; Чернявский и др., 1978; наши данные). В то же время Марин (1981) наблюдал на Алтае, что пропорция самцов была выше среди перезимовавших животных, чем у сеголеток; автор связывает этот результат с особенностями методики отлова. Надо отметить, что в большинстве упомянутых случаев различия в соотношении полов между молодыми и взрослыми животными не были статистически достоверны. Все же совпадение результатов ряда независимых исследований позволяет предполагать, что возрастная структура популяций лесного лемминга действительно оказывает влияние на соотношение полов у этого грызуна, а отсутствие статистической достоверности различий в каждом отдельном случае связано с малым объемом выборок.

Возможно, что соотношение полов у лесного лемминга зависит также от фазы популяционного цикла, а также от относительной численности оседлых животных и мигрантов, однако для окончательных выводов по этим вопросам пока недостаточно фактических данных (Kalela, Oksala, 1966; Skaren, 1963).

Копытный лемминг Dicrostonyx torquatus Pall. Систематика р. Dicrostonyx до сих пор неясна; мы будем придерживаться номенклатуры, предложенной Раушами (Rausch, Rausch, 1972). В природных популяциях копытного лемминга не наблюдается такого постоянного и значительного преобладания самок, как у лесного лемминга. Так, по данным Маннинга (Manning, 1954), в суммарной выборке D. torquatus groenlandicus и D. hudsonius с Аляски и из Канады самцы составляли 50,0% (n=436), хотя в отдельных местностях их доля была достоверно меньше, чем 0,5. Фуллер и сотрудники (Fuller et al., 1975) сообщили, что для объединенного за разные годы и по разным возрастным группам материала, собранного на о-ве Девон (Канадский арктический архипелаг) доля самцов была равна 0,503 (n=292), но наблюдались достоверные различия между размножающейся и неразмножающейся частями популяции (во втором случае доля самцов была заметно меньше). В то же время, что у D. t. chionopaes в тундрах нижнего течения р. Оленек доля самцов была равна 0,402 (n=328); отклонение от 0,5 достоверно (χ^2=12,49, p<0,001)[1]. При объединении

[1] Вычисление соотношения полов и его статистическая оценка проведены нами.

				Самки					
				Сома					
				X^mX^m		X^mX^f		X^fO	
				Гаметы					
				X^m	X^m	X^m	X^f	X^f	O
Самцы									
Сома	X^mO	Гаметы	X^m	X^mX^m ♀	X^mX^m ♀	X^mX^m ♀	X^mX^f ♀	X^mX^f ♀	X^mO ♂
			O	X^mO ♂	X^mO ♂	X^mO ♂	X^fO ♀	X^fO ♀	OO
Соотношение полов				1:1		3:1		2:1	

Рис. 2. Схема наследования половых хромосом у копытного лемминга (Gileva, Chebotar, 1979)
OO — нежизнеспособные зиготы

обширного материала, собранного Ф. Б. Чернявским и Г. В. Кирющенко (1979) на о-ве Врангеля в течение ряда лет, соотношение полов у D. t. vinogradovi оказывается равным 0,452 (n=1816) (отклонение от 0,5 достоверно χ=15,06, p<0,001).

В лабораторных колониях копытного лемминга избыток самок более очевиден. В экспериментах Маннинга (Manning, 1954) доля самцов D. t. groenlandicus в 25—60-дневном возрасте была равна 0,31 (n=119), достоверно отличалась от 0,5. Рауши (Rausch, Rausch, 1972) сообщили, что в лабораторной колонии D. t. stevensoni пропорция самцов составляла 0,42, (n=213); отклонение от 0,5 достоверно, χ^2=51, p<0,05. В лабораторной колонии D. t. torquatus вторичное соотношение полов равнялось 0,41 (n=233), а в случае D. t. chionopaes — 0,27 (n=316) (Гилева, 1973, 1975). И наконец, у D. t. groenlandicus в лабораторной колонии (Hasler, Banks, 1975) в 19-дневном возрасте было 37,5% самцов (n=923, p<0,005).

Как и у лесного лемминга, сдвиг соотношения полов у Dicrostonyx связан с существованием аберрантной си-

стемы детерминации пола. Наряду с самками XX у копытного лемминга также наблюдаются многочисленные плодовитые и фенотипически нормальные самки с мужским кариотипом. В отличие от лесного лемминга они имеют конституцию половых хромосом XO, так как Y-хромосома не обнаружена ни у самок, ни у самцов. Было выдвинуто предположение, что у копытного лемминга в X-хромосоме имеется генетический mf-фактор, участвующий в контроле половой дифференциации. В присутствии нормальной X^m-хромосомы особи XO (X^mO) становятся самцами, а при наличии мутантной X^f-хромосомы (X^fO) — самками. Самки XX делятся на два генетически различающихся типа X^mX^m и X^mX^f (Gileva, Chebotar, 1979; Gileva, 1980). Было показано, что в соответствии с гипотезой в лабораторных колониях D. t. torquatus и D. t. chionopaes в потомстве у самок X^mX^m вторичное соотношение полов не отличается достоверно от 0,5, у самок X^mX^f — от 0,25, а у самок X^fO — от 0,33 (Гилева и др., 1980). Среди потомков самок с мужским кариотипом одну треть составляют самцы, так как у этих самок отсутствует цитогенетический механизм, обеспечивающий появление лишь женского потомства, который был обнаружен у лесного лемминга. Этим объясняется меньший сдвиг вторичного соотношения полов в пользу самок в лабораторных колониях копытного лемминга по сравнению с лесным, и с этим же, вероятно, связана, хотя бы отчасти, меньшая частота самок в природных популяциях копытного лемминга. Ясно, что суммарное соотношение полов в популяциях копытного лемминга должно зависеть от относительных частот самок X^mX^m, X^mX^f, X^fO или, другими словами, от частоты X^f-хромосомы. Равновесное соотношение полов при равной фертильности самок всех трех типов должно равняться 0,42 (Bull, Bulmer, 1981). Изучение репродуктивных параметров самок X^mX^m, X^mX^f и X^fO в лабораторных колониях D. t. torquatus и D. t. chionopaes показало, что средняя численность помета у самок XO не ниже, чем у самок XX (Bull, Bulmer, 1981; Gileva et al., 1982). Нужно подчеркнуть, что на основании схемы наследования половых хромосом у D. torquatus следовало ожидать, что у самок XO четверть зигот должна погибать из-за нуллисомии по половым хромосомам. По-видимому, потеря части зигот компенсируется благодаря повышенной скорости овуляции, наблюдаемой у самок XO (Gileva et al., 1982) (рис. 2).

О высокой частоте X^r-хромосомы в природных популяциях свидетельствует широкое распространение самок XO. Среди 30 кариотипированных самок из пяти районов Палеарктики 13 относились к типу XO (Gileva et al., 1982). Эффект присутствия X^r-хромосомы сказывается прежде всего на соотношении полов в младших возрастных группах. Как было указано выше, общепопуляционное соотношение полов колеблется у копытного лемминга от 0,4 до 0,5. Однако большинство авторов отмечают различия в соотношении полов между возрастными группами. Обычно сдвиг соотношения полов в пользу самок более значителен у молодых животных, чем у взрослых (Дунаева, 1948; Fuller et al., 1975). Лишь у копытных леммингов из тундр нижнего течения р. Оленек было заметно больше самок среди взрослых и старых, чем среди молодых и полувзрослых (Дунаева, 1968).

По-видимому, соотношение полов в популяциях копытного лемминга зависит и от фазы популяционного цикла. Чернявский и Ткачев (1982) проанализировали изменения соотношения полов у копытного лемминга на о-ве Врангеля в течение 8 лет. Складывается впечатление, что увеличение численности сопровождается возрастанием доли самок в популяции. Возможно, что вариации частоты X^r-хромосомы, влекущие за собой изменения вторичного соотношения полов, участвуют в регуляции численности лемминговых популяций. С помощью математических имитационных моделей было показано, что сдвиг соотношения полов в пользу самок может сокращать длину популяционного цикла и увеличивать плотность в год пика.

Южноамериканские полевые хомячки р. Akodon. У A. azarae и A. mollis недавно была обнаружена система определения пола, близкая к описанной выше, для лесного и копытного леммингов. Судя по всему, у этих видов часть самок также имеют конституцию половых хромосом XY. При разведении в виварии самки XY A. azarae рождали преимущественно дочерей — доля самцов в потомстве составляла 0,37 (Lizarralde et al., 1982; Lobato et al., 1982). По предварительным данным такая же система определения пола существует и у других видов р. Akodon.

Иная половая структура популяции характерна для водяной крысы (Arvicola terrestris). Соотношение полов в популяциях этого грызуна, как и у большинства мышевидных грызунов вообще, заметно варьирует в зависимости от места обитания, в широких пределах изменяется

по сезонам и по возрастным группам. Например, В. А. Попов (1960) наблюдал в Татарии в апреле и мае заметное преобладание в числе самцов среди отловленных взрослых особей (56,7% из 141 животного) и некоторое численное преобладание женского пола среди эмбрионов (45,8% самцов из 72 эмбрионов) и среди молодняка (47,9% самцов из 46 зверьков). Однако преобладание в числе самцов среди взрослых животных в этом случае в какой-то мере, по-видимому, результат их большей подвижности во время размножения. Почти такие же соотношения полов наблюдала у водяной полевки и М. В. Тихвинская (1965), изучавшая размножение этого грызуна в Волжско-Камском регионе. По данным автора, у эмбрионов мужской и женский пол встречались почти с одинаковой частотой, а среди взрослых животных заметно чаще отлавливались самцы.

Несколько иные материалы были получены П. А. Пантелеевым в различных частях ареала этого вида (табл. 12).

Таблица 12. Половой состав популяций водяной крысы (Пантелеев, 1968)

Место и время исследования	Взрослые животные		Молодняк	
	число особей	самцы, %	число особей	самцы, %
Волго-Ахтубинская пойма (гривы и половодье)	199	48,24	93	53,8
Западная Сибирь, Бараба, конец периода размножения, 1959 г.	37	43,24	482	51,87
Там же, в безводный период, 1951 г.	31	29,0	239	55,2

Во всех случаях исследователь наблюдал численное преобладание самок среди взрослых особей и самцов среди молодняка, причем различия в процентном соотношении полов как среди взрослых, так и среди молодых животных разных популяций достигали статистически значимых величин. Есть основания полагать, что соотношения полов среди взрослых животных, показанные П. А. Пантелеевым, в большей мере соответствуют таковым в популяциях, чем материалы названных авторов, поскольку отлов животных последним исследователем осуществлялся в условиях, ограничивающих влияние разной двигательной активно-

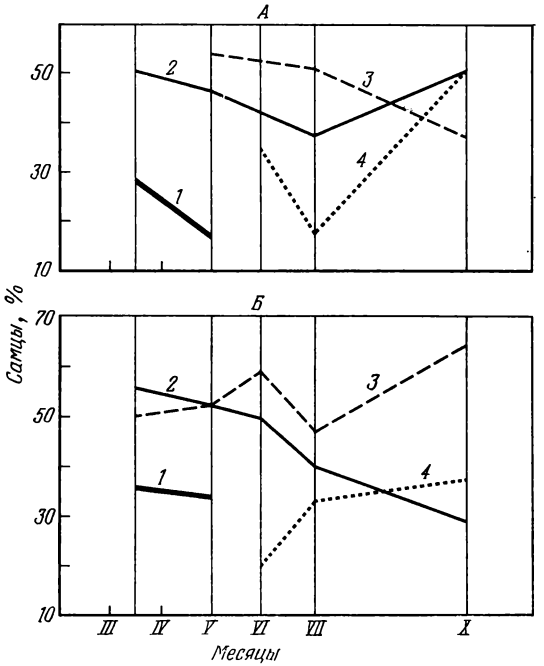


Рис. 3. Сезонная динамика половой структуры возрастных групп в популяциях общественной полевки на целине (*А*) и на посевах зерновых культур (*Б*)

1 — перезимовавшие особи; *2* — juv; *3* — subadultus; *4* — adultus, Закавказье, 1964 г. (Гладкина, 1980)

сти особей разного пола (отлов во время разлива, в конце периода размножения).

Интересно, что вторичное соотношение полов по материалам Пантелеева и казанских авторов оказалось совершенно различным, что, видимо, отражает объективную вариабельность этого показателя в популяциях водяной крысы. Даже в одном и том же регионе, в Западной Сибири (Тюменская область) соотношение полов у водяной крысы существенно изменяется по годам, хотя в большинстве случаев (в течение 10 лет из 13), как это видно из приведенных ниже цифр, в той или иной степени преобладали самцы: в 1965 г. 1,04 самки на 1 самца, в 1966 г.— 0,46, в 1967 г.— 1,08, в 1968 г.— 0,88, в 1969 г.— 1,5, в 1970 г.— 0,79, в 1971 г.— 0,9, в 1972 г.— 0,77, в 1973 г.— 0,73, в 1974 г.— 0,76, в 1975 г.— 0,79, в 1976 г.—

0,64, в 1977 г.— 0,88 (Попов, 1980). Аналогичные материалы по Новосибирской области за 1950—1954 гг. приводит А. А. Максимов (1959).

Вылов полевок с апреля по октябрь каждого года указанными исследователями и массовость полученного при этом материала делают приведенные выше цифры весьма достоверными. Сведений о половой структуре популяции общественной полевки (Microtus socialis) в литературе мало и наиболее интересны в этом отношении материалы Т. С. Гладкиной (рис. 3; докт. дис., 1980, с. 309—311). Материалы свидетельствуют, во-первых, о значительной изменчивости полового состава популяций общественной полевки как с возрастом, так и по сезонам. Принимая во внимание, что по сезонам изменяется половой состав всех возрастных групп, причем в существенно разной мере и даже в разных направлениях, это трудно объяснить дифференцированной по полу гибелью зверьков, в том числе в связи с разной и изменяющейся подвижностью особей разного пола. Во-вторых, половой состав и его динамика имеют заметно разное выражение на целине и на посевах зерновых культур.

Из всех мышевидных грызунов наиболее полно, пожалуй, изучена половая структура популяций видов — двойников обыкновенной полевки (Microtus arvalis и M. subarvalis). Рядом авторов с высокой достоверностью показано, что в популяциях этих грызунов среди взрослых особей в числе нередко и заметно преобладают самки. В Восточном Закавказье, например, за 10 лет исследований (1961—1970 гг.) самцы в вылове составляли только 41%, и по годам, сезонам и ландшафтам численное преобладание колебалось от 10 до 26% (Эйгелис, 1980).

Убедительные материалы, характеризующие половую структуру популяций этого вида полевок, содержатся в работе А. А. Максимова (1948). Из 20 216 взрослых полевок, добытых этим исследователем в 1940—1943 гг. в Ступинском районе (бывший Михневский) Московской области самцов было 8498, или в среднем 42%, но среди наиболее старых особей число самок резко возрастало достигая 95%. Полевки отлавливались при раскопке нор и переборке соломы в течение всех сезонов приблизительно с одинаковой интенсивностью. Вылавливались все зверьки, и возможность преимущественного попадания в руки исследователя самцов или самок была исключена. Таким образом, по данным Максимова, самцы среднего

и старшего возраста у обыкновенной полевки отмирают значительно интенсивнее самок и мужская часть популяции обновляется быстрее, чем женская. Однако это возможно только в том случае, если самцов рождается больше, чем самок, и именно об этом свидетельствует численное преобладание особей мужского пола среди молодняка.

По материалам Максимова, как правило, самки среди молодых полевок были в меньшинстве, однако в разные годы и в разных местах обитания это численное преобладание самцов далеко не одинаково. Например, среди 6732 молодых полевок из Подмосковья, отловленных им в течение нескольких лет, самцы в среднем составляли 55%, но показатель этот изменялся по годам от 69,7 в 1940 г. до 52,8% в 1943 г. Варьировало соотношение полов среди новорожденных и по сезонам. В среднем самый высокий процент самцов наблюдался в наиболее жаркое (август) и в наиболее холодное время года. В январе самцов среди новорожденных было 69,4%, в феврале и марте — около 60, а в августе — 60,2%. С октября по декабрь самцы составляли около 59% всего молодняка, а в апреле—июне и в сентябре — лишь немногим больше половины всех рождающихся зверьков.

У обыкновенной полевки рядом авторов отмечалась довольно большая эмбриональная смертность. В. А. Поповым, например, при вскрытии 474 беременных самок этого вида в течение 18 лет обнаружена резорбция эмбрионов у 59% особей с колебаниями по годам от 60% обследованных особей до нуля (объем материала, обрабатывавшегося ежегодно был существенно разным). В среднем, по мнению Попова, у обыкновенной полевки резорбируется 1,4% всех эмбрионов, но опять-таки с колебаниями по годам и биотопам от 14% до нуля. Аналогичные материалы по четырем различным областям приводит и Н. В. Башенина (1962), причем последняя отмечает, кроме того, колебания числа резорбцирующихся эмбрионов по сезонам года. Нашим аспирантом В. Н. Дьяконовым резорбция эмбрионов у обыкновенной полевки была обнаружена у 38 самок из 261 беременной в Краснодарском крае (Лабинский район) и у 12 особей из 51 беременной самки в Северной Осетии, что составляет соответственно 14,6 и 23,5% от числа самок. При этом число рассасывающихся эмбрионов в среднем приближалось к 3% у вскрытых полевок в Краснодарском крае и к 6% в Северной Осетии с некоторыми различиями по годам и биотопам. Т. е. дифференциро-

ванная по полу смертность эмбрионов у обыкновенных полевок в принципе может иметь некоторое значение в определении вторичного соотношения полов. Однако говорить о преимущественной резорбции эмбрионов женского пола как возможной причине преобладания в числе самцов среди новорожденных обыкновенных полевок можно лишь предположительно. Более того, хорошо известно, что, например, у человека на всех этапах зародышевого и эмбрионального развития плоды генетически мужского пола отмирают в большем числе, чем женские, и тем не менее мальчиков в среднем рождается несколько больше, чем девочек (Шумейко, 1964; Харрисон и др., 1968; Кухаренко, 1970; Бочков, Кострова, 1971).

А. А. Максимов обращает внимание на некоторое общее возрастание удельного веса самок в популяции в период снижения численности полевок в 1942 и 1943 гг. по сравнению с периодом роста их численности в 1940 и 1941 гг. Следует отметить, что процент самок в годы падения численности повышался только за счет относительного увеличения особей женского пола в приплоде, тогда как относительное число самок среди взрослых животных в это же время даже несколько снижалось. Падение численности полевок в 1942 и 1943 гг. в местах исследования Максимова происходило как следствие эпизоотии, и самки, продолжавшие в это время довольно интенсивно размножаться, погибали, по-видимому, несколько в большем числе, чем самцы.

О значительной изменчивости полового состава популяций обыкновенной полевки свидетельствуют и работы ряда других авторов. По данным Н. П. Наумова, например проанализировавшего половой состав 669 особей этого вида, среди молодых животных самцы составляли 47,2%, в средневозрастной группе грызунов весом от 16—17 до 26 (самки) и 29 г (самцы) на долю самцов приходилось 34,3%, а среди старых животных больше указанного веса самцов было 38,5%. Снижение доли самцов в старших возрастных группах Наумов всецело объясняет деятельностью хищников и высокой подвижностью взрослых самцов.

По данным И. И. Сахно (1959), самки обыкновенной полевки на полях Луганской области составляют в среднем 59% всех зверьков этого вида (анализ 103 экз.). Но по биотопам процент самок колебался от 10 на зяби до 70 на озимой пшенице, хотя следует оговориться, что статистическая достоверность этих различий была невы-

сокой. По его мнению, у обыкновенной полевки в худших условиях существенно возрастает процент самцов. Как и Максимов, Сахно отмечает особенно высокий процент самок среди полевок старших возрастных групп. Об этом же свидетельствуют и материалы И. Т. Сокура (1970), полученные в агроценозах степной и лесостепной зон Украинской ССР. Последний автор обращает внимание также на то, что особенно заметно самки преобладают среди старых полевок при неблагоприятных условиях обитания, по-видимому, способствующих и без того более интенсивному отмиранию самцов старших возрастных групп. Напомним, что именно при наименее благоприятных условиях, по данным Максимова, а также по свидетельству З. В. Прокофьевой (1968), у полевок рождается максимальное число **самцов.**

Кроме того, рядом исследователей показано, что разница в половой структуре популяций мышевидных грызунов по биотопам может быть следствием миграционных процессов (Сахно, 1959; Лапшов и др., 1972; Myers, Krebs, 1971). В. А. Лапшовым и его соавторами установлено, что в пойме Волги зимой, в лесных биотопах, представляющих собой в этом регионе стации проживания обыкновенной полевки, число самцов в 2,5 раза превосходит число самок, причем почти во всех возрастных группах. Лишь у животных весом 21—26 г численное преобладание самцов было несколько меньшим. Видимо, более подвижные самцы при ухудшении условий существования в сезонном аспекте заселяют лесные участки наиболее активно и хорошо здесь выживают. На лугу же число самцов и самок в среднем бывает примерно одинаковым. Численное преобладание самок (54,25%) среди взрослых, и особенно старых, полевок в западных областях Украины отмечает М. П. Рудышкин (1962). Со ссылкой на ряд источников такие же сведения приводит Н. В. Башенина (1962), и на огромном фактическом материале, полученном в течение нескольких лет в Ставропольском крае (31 тыс. полевок), констатирует З. В. Прокофьева (1968). По ее данным, процент самцов среди взрослых полевок колеблется по годам и биотопам от 36 до 48, но самки, как правило, преобладают в числе и среди молодняка, хотя и в меньшей степени. И только при ухудшении условий существования полевок в пометах возрастает доля самцов.

Небольшой материал, свидетельствующий о численном преобладании самок, постоянном среди взрослых особей

и периодическом у молодняка, был получен нашей аспиранткой Т. И. Рыбаковой в северных районах Астраханской области, на целинных землях. Здесь самцы во взрослой размножавшейся части популяции постоянно в течение 2 лет составляли 21,7—34,5%, а среди молодняка процент самцов колебался по годам и сезонам от 42,8 до 55,3% (Рыбакова, 1974). Общая численность и плотность поселения полевок в местах исследования в этом случае была невысокой по ряду специфических причин, достаточно подробно рассмотренных в диссертации Т. И. Рыбаковой, но при этом с повышением плотности полевок к осени увеличивался и процент самцов во вторичном соотношении полов. Материалы Т. С. Гладкиной по Калининградской области за 7 лет (1967—1973; 1980, с. 368—340) также свидетельствуют об общем преобладании самок в популяции 46 хромосомных полевок, причем с возрастом это преобладание всегда увеличивается. Весной среди взрослых полевок самцы, по наблюдениям указанного автора, в разные годы составляли лишь от 10 до 38%, да и среди лета их доля в уловах никогда не поднималась выше 45%, несмотря на максимальную подвижность самцов в разгар размножения. Но среди слепых детенышей в гнездах и среди неполовозрелого молодняка, а в отдельные годы (1973) и среди полувзрослых 2—3-месячных полевок доля самцов иногда достигала 60%. В 1973 г. число самцов в младших возрастных группах заметно превышало число самок в течение всего года и соотношение полов в популяции в целом в результате было равно единице. В 1973 г., по данным Т. С. Гладкиной, численность полевок интенсивно возрастала, хотя средняя плотность популяции не была особенно большой. По мнению автора, в период нарастания численности у полевок рождается больше самцов, что и приводит к указанному выше результату. В годы же падения численности в популяциях полевок увеличивается относительное число самок. В этом отношении материалы Т. С. Гладкиной полностью совпадают с данными А. А. Максимова. Более того, максимальное число самцов в Калининградской области, так же как и в Подмосковье, рождается у обыкновенных полевок в наиболее жаркое время года. В августе 1972 г. самцы в приплодах в Калининградской области, по данным Гладкиной, составляли 51, а в августе 1973 г.— 63% при средних показателях для этих лет 47 и 58% соответственно. Аналогичных показателей за другие годы в диссертации

Гладкиной нет, как нет и данных о размножении полевок в наиболее холодное время.

Наряду с этими сведениями некоторыми исследователями были получены результаты, существенно отличающиеся от только что рассмотренных. Так, Е. М. Снигиревская (1947) наблюдала довольно стойкое преобладание в числе особей мужского пола среди взрослых животных в популяции полевок на территории Башкирского заповедника в 1937 и 1938 гг. В первый год наблюдений самцов было 54,5, а на второй — 52,4% от общего числа взрослых зверьков. Примерно такое же соотношение полов (51,7% самцов) было в сборах В. А. Попова по суммарным данным за 18 лет исследования. На конкретном материале этот автор показывает, что в период размножения возможна преимущественная гибель беременных самок от хищников и это может приводить к относительному росту в популяции доли самцов. Равное число самцов и самок обыкновенной полевки наблюдал на территории горного Крыма в летний и осенний сезоны И. Г. Емельянов (1978). Однако к весне самок здесь оказалось в 3 раза больше, чем самцов, что автор объясняет преимущественной гибелью самцов в течение зимы.

Половой состав популяции обыкновенной полевки целенаправленно изучался нами в течение ряда лет в степных сельскохозяйственных угодьях Волгоградской области, в Краснодарском крае, в Северной Осетии. Материалы эти приведены в табл. 13. Так как исследования на Северном Кавказе проводились в течение ряда лет в одних и тех же биотопах и ежегодно в одни и те же периоды биологического цикла полевок, оказался возможным анализ изменений полового состава популяций полевок по годам и сезонам. Бросается в глаза при этом, что, хотя в летние и осенние месяцы полевки в местах исследования интенсивно размножались (табл. 14) и подвижность самцов в связи с этим, несомненно, была выше, чем двигательная активность кормящих и беременных самок, последние вылавливались постоянно в гораздо большем числе. Это достаточно убедительно говорит о том, что в обоих регионах на Северном Кавказе среди взрослых животных самок было заметно больше, чем самцов. Значительно многообразнее выглядел половой состав молодых зверьков. И среди неполовозрелого молодняка, и среди эмбрионов на последних этапах эмбрионального развития на Северном Кавказе чаще преобладали в числе особи мужского пола, но иногда соотношение полов и в этих возрастных

Таблица 13. Половой состав обыкновенных полевок в Волгоградской области, в Краснодарском крае и Северной Осетии *

Район исследования	Год и месяц	Состав популяций			
		взрослые		неполовозрелый молодняк	
		всего особей	самцы, %	всего особей	самцы, %
Волгоградская обл.	IX–X 1974	–	–	1159 **	49,4
	XI–XII 1974	–	–	649 **	48,1
	IX–X 1975	–	–	121 **	50,2
	XI–XII 1975	–	–	55 **	45,5
	IX–X 1976	–	–	142 **	51,3
	XI–XII 1976	–	–	118 **	45,0
Краснодарский край	V–VI 1967	91	38,7±5,1	107	60,7±4,94
	IX–X 1967	88	27,3±4,7	151	43,8±4,1
Лабинский р-н	II 1968	45	46,6±7,4	–	–
	V–VI 1968	276	36.9±2,9	305	68,2±2,7
	IX–X 1968	175	16,0±2,8	350	62,8±2.6
	V–VI 1969	175	36,2±3,2	183	46,8±5,0
Северная Осетия	VI 1967	62	48,4±6,49	62	46,7±6.33
	VI 1968	90	44,9±5,33	83	55,4±5,45

* Полевой материал получен при активном участии В. Н. Дьяконова.
** Число просмотренных эмбрионов.

Таблица 14. Размножение обыкновенной полевки на Северном Кавказе

Район исследования	Год и месяц	Всего взрослых самок	Беременные, %	Среднее число эмбрионов (плацентных пятен)
Краснодарский край	V–VI 1967	39	66,7±7,5	5,3±0,33
	IX–X 1967	58	38,4±5,9	3,8±0,14
	II 1968	21	–	–
	V–VI 1968	174	85,0±2,7	5,9±0,08
	IX–X 1968	147	51,6±4,6	4,1±0,15
	V–VII 1969	105	68,5±4,2	5,1±0,1
Северная Осетия	VI 1967	27	70,0±8,0	5,7±0,42
	VI 1968	47	70,2±6,67	5,0±0,35

группах полевок сдвигалось в сторону преобладания женских особей. В Волгоградской же области в среднем — противоположное соотношение полов (по анализу эмбрионов на последних стадиях развития), но в этом соотношении наблюдалась некоторая специфика в зависимости от места обитания полевок (поля пшеницы или многолетние травы; Дьяконов, Кубанцев, 1978).

Заметно изменялся половой состав каждой из популя-

ций по сезонам и по годам в одни и те же сезоны и существенно различался в одни и те же периоды жизненного цикла в разных популяциях. Разными в течение исследования и по регионам были численность и плотность популяций полевок. Как выяснилось, это оказывало влияние и на половую структуру популяций, однако эту зависимость целесообразно рассмотреть несколько позже. Приведенные выше материалы по совокупности свидетельствуют о большой подвижности полового состава популяций у обыкновенных полевок как в зависимости от возраста животных, так и в пределах каждой возрастной группы в связи с этапом динамики численности и условиями существования животных в целом. При этом в большинстве случаев прослеживается тенденция к возрастанию доли самцов среди особей старшего возраста, хотя и выраженная в разных популяциях заметно в разной мере. Половой состав молодняка у этих грызунов более изменчив и пространственно более вариабелен, чем половой состав старших возрастных групп. К сожалению, имеющиеся материалы не дают возможности для выяснения специфики изменения полового состава у каждого из названных видов — двойников.

У снежной полевки (Microtus nivalis) тоже имеются хронологические колебания полового состава популяции, но, во-первых, в большинстве случаев, по крайней мере на Кавказе, суммарно среди отловленных животных преобладают самцы (табл. 15), а во-вторых, колебания относительной численности самцов и самок у этого вида в данном регионе, по имеющимся в нашем распоряжении материалам, в каждой из популяций гораздо меньше, чем, например, у обыкновенной полевки. Полевки в течение всех указанных в таблице лет отлавливались одним и тем же способом с апреля по сентябрь каждого года, главным образом на стационаре в Севанском районе.

Несомненно, что высокий процент самцов среди отловленных особей, указанный в табл. 15, в какой-то мере является результатом их повышенной подвижности в пе-

Таблица 15. Половой состав популяции снежной полевки в Армении (Мартиросян, 1964)

Год	Всего особей	Самцы, %	Год	Всего особей	Самцы, %
1960	64	50,0±6,25	1962	162	61,1±3,83
1961	287	53,3±2,94	1963	242	51,4±3,22

риоды размножения. Но в то же время эти данные достаточно объективно свидетельствуют, с одной стороны, о том, что, как правило, численное соотношение полов у этого вида в течение ряда лет сохраняется в относительно стабильном состоянии (1960, 1961 и 1963 гг.), а с другой — о возможности существенных изменений этого показателя в отдельные годы (1962 г.). К сожалению, условия существования, изменения численности и плотности популяций, общее состояние полевок исследовавшейся популяции и их возрастной состав не анализировались указанным выше автором. Других же материалов по половому составу популяций снежной полевки на Кавказе нам отыскать не удалось. В украинских же Карпатах (Черногорский массив) наблюдается совершенно иное соотношение полов в популяциях этого вида полевок: зимой и весной самки составляют $^4/_5$ популяции, осенью же, когда в популяции преобладает молодняк, общее соотношение полов сдвигается до 1 : 3 в пользу самок, но к зиме число самцов и самок выравнивается (Рогатко, 1980). Таким образом, динамика полового состава популяций этого вида заметно специфична в разных частях видового ареала.

Значительно больше материала получено и опубликовано разными исследователями по половому составу популяций у ондатры (Ondatra zibethicus). Тем не менее, несмотря на довольно детальные исследования биологии этого вида как в СССР, так и за рубежом, в связи с широкой акклиматизацией и интенсивной эксплуатацией этого грызуна вопрос о половой структуре популяций и ее естественной динамики у ондатры до сих пор нельзя считать исчерпывающе изученным. В капитальной работе А. А. Слудского (1948), со ссылкой на ряд источников в предположительной форме говорится, например, о равном числе самцов и самок у этого грызуна. Однако из 476 особей ондатры, отловленных указанным автором в низовьях р. Или в 1940 г. перед началом промысла, т. е. уже после периода размножения, самцов оказалось 260, или 54%. По моей просьбе был определен пол у 4238 взрослых ондатр, добытых охотниками-промысловиками Балхашского ондатрового хозяйства в промысловый период 1951/52 г. Самцов в этой пробе было 2373 особи, или 56%. Так как в зимнее время подвижность самцов и самок бывает, примерно, одинаковой, и самцы в предшествующий период размножения, как правило, погибают в большем числе, чем самки, в силу своей очень высокой активности во время гона, можно с достаточной уверен-

ностью полагать, что в промысловых пробах соотношение полов взрослых ондатр весьма близко к таковому в популяции.

Близкие к приведенным выше цифры, характеризующие соотношение полов среди взрослых ондатр, фигурируют и в работе Л. Х. Сатера (Sather, 1958), изучавшего биологию этого животного в штате Небраска (США) в 1948—1952 гг. Среди взрослых зверей самцы составляли в среднем 52,6%. Более высокий процент самцов по сравнению с самками исследователь объясняет преимущественным отмиранием последних до годовалого возраста. По данным других американских исследователей (Parker, Maxwell, 1980), изучавших популяционную биологию ондатры в Канаде, в Нью-Брансуике на территории в 665 га в течение 2 лет посредством кольцевания (322 особи при 303 повторных попаданиях), оказалось, что самцы среди взрослых животных составляют 55—60%. Примерно это же соотношение полов наблюдалось в популяциях ондатры в штате Айдахо в 1949—1950 гг.: самцы составляли 59%, однако в этом случае принималось во внимание все поголовье, включая 68 выводков молодняка (Reevs, Williams, 1956). По данным Э. В. Ивантера (1966), в карельской популяции ондатры число взрослых самцов всегда несколько превосходит число взрослых самок. Среди годовалых зверей самцы составляют в среднем около 60%, а среди особей двух лет и старше — 54,3%. Преобладают, как правило, взрослые самцы и в дельте Амударьи — в период промысла отлавливается в среднем 52,1% их от числа всех взрослых животных (Реймов, 1968). По данным этого автора, соотношение полов среди отловленных взрослых ондатр заметно колеблется по сезонам. В марте-апреле самцов отлавливается гораздо больше, чем самок, а именно 60—64%, что объясняется наиболее интенсивной в это время подвижностью взрослых самцов. Именно в марте и апреле в условиях дельты Амударьи максимально интенсивно протекает размножение ондатр, о чем свидетельствует, в частности, самый большой в это время вес семенников у этих грызунов. Но уже в мае—сентябре самцы составляют лишь 54—56,3% отлавливаемых здесь взрослых ондатр, а зимой снижаются до 52%. Однако количественное преобладание самцов среди взрослых животных, по данным Реймова, сохраняется постоянно.

Принимая во внимание массовость материала и сроки вылова животных, высказанные выше соображения о роли

двигательной активности зверей разного пола и устойчивость показателя соотношения полов среди отлавливаемых взрослых ондатр, можно считать, что постоянное преобладание самцов среди вылавливаемых взрослых животных соответствует (особенно в зимний период) третичному соотношению полов в популяциях ондатры в природе.

Аспирант одного из авторов Б. Н. Спирин изучал биологию ондатры, включая и половую структуру популяций этого грызуна, в северных районах Нижнего Поволжья в течение 1969—1973 гг. Было обследовано русло 23 рек с суммарной протяженностью береговой линии в 558 км, 83 озера с общей площадью 5212 га и 4 устьевых разлива площадью 7600 га (Спирин, 1975; Кубанцев и др., 1978). Установлено существование в данном регионе пяти изолированных популяций ондатры, несколько отличающихся друг от друга по срокам и интенсивности размножения, некоторым аспектам популяционной структуры, динамики численности и даже, в отдельных парах популяций, по некоторым анатомоморфологическим характеристикам. Всего отловлено 1503 ондатры разного возраста и проанализирован, кроме того, возрастной и половой состав 332 семей. Животные отлавливались периодически во все сезоны каждого года. Среди сеголеток в возрасте до 6 месяцев самцы составляли от 54,3 до 59,8%, причем различия между числом самцов и самок в этой возрастной группе в каждой популяции, как и разница в половом составе сеголеток надежно разобщенных популяций ондатры в пределах региона (например, в Сарпинских озерах и на р. Еруслан — левом притоке Волги), были статистически высоко достоверны. Среди особей второго года жизни самцов в среднем было около 51%, а среди более старых животных, составлявших ежегодно лишь 9—10% от общей численности грызунов, доля особей мужского пола снижалась до 40—41%. При этом половой состав взрослых животных очень незначительно изменялся по годам и мало варьировал в пределах обследованной территории.

Таким образом, опираясь на совокупность приведенных данных, можно говорить, что, как правило, среди взрослых ондатр устойчиво, хотя и незначительно с небольшими колебаниями по годам и пространственным вариантам преобладают самцы, за исключением возрастной группы наиболее старых особей.

Однако, как показали исследования в последние годы, размах колебаний в соотношении полов среди взрослых

ондатр может резко возрастать, а численные соотношения принимать противоположный характер в результате изменений среды обитания популяции ненаправленной деятельностью людей. Из весьма убедительных многолетних и массовых материалов многих авторов следует, например, что искусственное изменение ондатровых угодий на р. Или в последние годы в сторону снижения их обводненности и общего ухудшения условий существования ондатр имеет следствием постоянное уменьшение доли самцов среди взрослых животных (Корсаков, 1977; Мараков, Ширяев, 1977; Ширяев, Нелаев, 1977; Ширяев, 1982). По мнению С. В. Маракова и В. В. Ширяева, с ухудшением гидрологического режима снижается защищенность ондатровых угодий и соответственно возрастает гибель ондатр от хищников, причем в наибольшей степени взрослых самцов в период размножения как максимально подвижных в этот период. Причина эта вполне вероятна. Однако, как это видно из их же материалов, с ухудшением условий изменяется не только половой состав взрослых ондатр, но и возрастной состав популяции, общая численность и плотность, пространственное распространение особей. Все эти перестройки несомненно, в свою очередь, могут существенно изменять взаимоотношения между членами популяции и тем самым влиять на дифференцированную по полу смертность животных. Но какими бы ни были причины рассматриваемого процесса, очевидно, что ухудшение условий существования, т. е. искусственное, хотя и неумышленное приближение условий к экстремальным, имеет следствием изменение численных соотношений полов у ондатр, по крайней мере среди взрослой части популяции, и возрастание колебаний этих соотношений по годам. Интересно отметить в этой связи, что в лесотундре Приобья условия существования ондатры в силу естественных причин тоже, по-видимому, далеки от оптимальных для этого вида, и размах хронологических колебаний полового состава популяций здесь гораздо больше, чем в средней или южной части ареала. Процент самок в этих условиях среди взрослых животных изменяется по годам от 33,6 до 66,7% (Бойкова, 1970).

Что же касается молодняка, то в среднем у ондатры соотношение полов в этой возрастной группе довольно постоянно, но, как правило, с небольшим, а иногда и значительным преобладанием в числе самцов. Например, наблюдая размножение ондатр в течение двух лет на фермах США, Ф. Смит приходит к выводу о равном

Таблица 16. Половой состав молодняка на р. Или (Мараков, Ширяев, 1977)

Годы	Отловлено сеголеток	Самцы, %	Годы	Отловлено сеголеток	Самцы, %
1963–1969	11 002	56,4	1972	838	53,7
1970	2 360	56,4	1974	410	53,2
1971	1 670	53,0	1975	140	60,4

вторичном соотношении полов у этого грызуна (Smith F., 1938). Однако в зимнем отлове ондатр в штате Небраска в 1948—1952 гг. среди всех неполовозрелых зверьков самцов было 59,9%, среди самостоятельно живущего месячного молодняка самцы составляли 50,5%, а в 34 гнездах новорожденных самцов ондатры оказалось лишь 49% (Sather, 1958). Как уже отмечалось, автор пришел к заключению, что самки до 1 года отмирают интенсивнее самцов. Аналогичные материалы были получены и другими исследователями. Так, у 76 эмбрионов, пол которых был определен у ондатр, выловленных в Бельгии в 1953—1960 гг., самцов оказалось 52,6% (Moens, 1962); в Карелии среди новорожденных ондатр, взятых из гнезд, самцов было 51,2% (Ивантер, 1966); по данным Р. Реймова (1968), в дельте Амударьи в период промысла среди сеголетков особи мужского пола составляют в среднем 51,3% (вылов около 64 тыс. молодых ондатр). Среди 62 ондатрят, просмотренных Реймовым в 9 хатках в дельте Амударьи, самцов оказалось 54,8%. Еще в большей мере самцы среди молодняка по данным меченья преобладали в Нью-Брансуике (Канада). Их доля здесь среди молодых особей составляла 59—71% (Parker, Maxwell, 1980). В мае—июне 1951 г. В. С. Кубанцевым был определен пол у 74 новорожденных ондатр из 11 гнезд-хаток в Балхашском ондатровом хозяйстве в дельте р. Или. Самцов при этом было обнаружено 40 особей, или 54%, а из 69 неполовозрелых, но самостоятельных зверьков, отловленных здесь же в июле—сентябре, особи мужского пола составляли 56,5%. Численное преобладание самцов среди молодых ондатр на р. Или постоянно сохранялось и в последующие годы (табл. 16). Судя по приведенным данным, хорографические варианты и хронологические колебания в соотношении полов у молодняка ондатр, как правило, невелики, и лишь в отдельных случаях, напри-

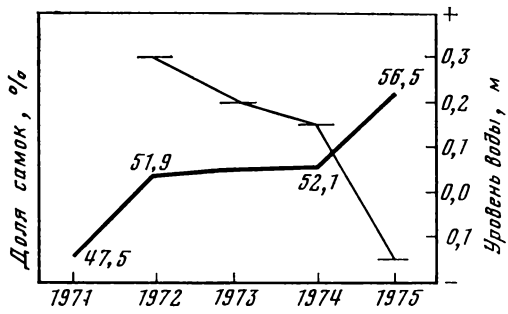


Рис. 4. Динамика полового состава взрослых ондатр в связи с обводненностью поймы дельты р. Или (Ширяев, Нелаев, 1977) в мае в разные годы

мер, в условиях, близких к экстремальным, могут достигать статистически значимых величин (рис. 4). Наиболее существенные колебания полового состава молодняка ондатр наблюдала в условиях лесотундры Приобья Ф. И. Бойкова (1970). В этом случае процент самцов среди сеголетков изменялся по годам от 43,4 до 56,2 (достоверность разницы по Стьюденту, согласно расчетам автора, 2,09).

Таким образом, половой состав популяций ондатры в естественных условиях, как правило, изменяется незначительно во всех возрастных группах. Обычно и среди молодняка, и среди взрослых животных незначительно, хотя и в разной степени в связи с сезонностью, по годам и местам обитания, преобладают самцы, и лишь в условиях, близких к экстремальным, в том числе и индуцированным деятельностью людей, колебания полового состава, особенно среди взрослых особей, возрастают и в числе могут получать преобладание самки.

Специальные исследования по структуре популяций слепушонки (Ellobius talpinus) были проведены на Урале и в Зауралье Н. Г. Евдокимовым и В. П. Позмоговой, сотрудниками В. Н. Большакова. В течение 6 лет на определенных территориях было проведено полное мечение животных, что позволило абсолютно точно выявить особенности половой структуры популяций этого вида. Установлено статистически достоверное преобладание самцов во всех изученных районах (от 56,6 до 64,7%; изучено 1382 слепушонки).

Численное преобладание самцов во всех возрастных группах, как правило, имеет место и у сонь, однако у

Таблица 17. Половой состав молодых орешниковых сонь (Лихачев, 1966)

Район исследования	Годы	Число особей	Самцы, %
Тульские засеки			
в гнездах	1950–1952	70	56,0±5,58
вне гнезд		178	67,0±3,52
Московская обл.			
в гнездах	1953–1962	87	52,0±5,36
вне гнезд		256	52,0±3,12

представителей этого семейства преобладание в числе самцов среди взрослых животных менее устойчиво, чем у ондатр и слепушонки, и третичное соотношение полов, во всяком случае у орешниковой сони (Muscardinus avellanaeius), заметно варьирует в зависимости от условий года и конкретного места обитания популяции (Лихачев, 1966). Так, по данным названного выше исследователя, в Тульских засеках в 1950—1952 гг. самцы среди взрослых орешниковых сонь устойчиво составляли около 55%. В Московской же области в течение 7 лет третичное соотношение полов у этих сонь хотя и было в среднем близко к указанному выше (56,2% самцов), но заметно и статистически достоверно изменилось по годам от 64% в 1956 до 40 в 1961 г. Самцы преобладали в числе в течение 4 лет, в 1960 г. число самцов и самок было одинаковым, а в 1961 и 1962 гг. больше было самок.

Так как отлов сонь Г. Н. Лихачевым проводился главным образом в искусственных гнездовьях равномерно в течение всего периода активности зверьков каждого года, можно с уверенностью считать, что приведенные выше цифры достаточно точно характеризуют изменения полового состава взрослых животных в местах исследования. Среди молодых зверьков в сборах Лихачева преобладали животные мужского пола. Автор определил пол у 166 молодых орешниковых сонь 38 выводков, находившихся еще в гнездах при самках, и у 434 неполовозрелых сонь, отошедших от матерей (табл. 17). Численное преобладание самцов в обеих возрастных группах молодых сонь сохранялось постоянно, но в разной мере как в хронологическом, так и хорографическом аспекте.

Видимо, аналогично выглядит половая структура популяций и у сони полчка (Glis glis), сведения о которой, имеющиеся в нашем распоряжении, ограничиваются, од-

Таблица 18. Половой состав популяции речного бобра (Сафонов, 1966)

Район исследования	Численное соотношение полов			
	взрослые		молодняк	
	число особей	самцы, %	число особей	самцы, %
р. Белая Халуница (Кировская обл.)	45	47,2±7,44	21	50,0±10,9
р. Керженец (Горьковская обл.)	15	46,6±12,88	19	42,1±11,3 *
р. Березина				
1963–1964	170	42,3±4,13	64	56,2±6,2
1965	146	47,9±3,79	39	51,2±8,0
р. Вайоминг (США)	125	45,9±4,46	56	57,1±8,0

* Разница в числе самцов и самок статистически недостоверна в связи с малым объемом выборки.

нако, лишь одной работой В. П. Теплова (1954). Среди 64 взрослых полчков, добытых этим исследователем на территории Кавказского заповедника в течение летнего периода, самцов — 54, а среди 124 неполовозрелых зверьков — 60%. Несмотря на огромную литературу о бобре (Castor fiber), сведения о половой структуре популяций этого животного сравнительно немногочисленны, хотя иногда весьма подробны и убедительны. На основании собственных исследований и обобщения литературных материалов В. Г. Сафонов (1966) отмечает некоторое различие в половой структуре разных популяций этого грызуна. При этом, по его данным, среди взрослых животных чаще преобладают самки и лишь изредка самцы, а среди молодняка — преимущественно особи мужского пола (табл. 18).

Некоторое различие полового состава бобров воронежской популяции по возрастным группам отмечает также В. В. Дежкин (1962). По данным этого автора, основанным на результатах просмотра 341 выводка бобров, содержавших 648 бобрят, самцы среди молодняка в гнездах составляют около 53%. Среди полувзрослых особей (субтретичное соотношение полов), отлавливавшихся в течение 15 лет в Воронежском заповеднике, самцов было 50,2%, а среди 833 взрослых бобров, отловленных в это же время, самцов оказалось лишь 49,2%. В целом размах колебаний в соотношении полов у бобров Воронежского заповедника по годам и возрастным группам в течение 15 лет наблюдений был очень небольшим. Отдельные авторы

(Гравцов, 1979) отмечают у бобров увеличение доли самцов в потомстве, в том числе и по половому составу эмбрионов перед родами, по мере возрастания плотности поселения этого грызуна. Б. Н. Спириным в течение ряда лет (1969—1973) впервые изучалась биология бобра, акклиматизированного в северных районах Нижней Волги на территории Волгоградской области (Кубанцев и др., 1978). Оказалось, что среди молодых животных данного года рождения и годовиков в числе, как правило, несколько преобладают особи мужского пола (до 60%), а среди бобров старше года число самцов и самок примерно одинаково, с небольшими колебаниями по годам. Приведенные выше материалы по половой структуре популяций бобра в своей совокупности свидетельствуют, во-первых, о преимущественном рождении у этого вида особей мужского пола, видимо, на всем протяжении обширного ареала этого вида, во-вторых, о большей гибели самцов в постэмбриональный период, в том числе еще до их полового созревания, и, в-третьих, о сравнительно незначительной вариабельности полового состава каждой из возрастных групп и популяций в целом у этого вида в разных частях ареала, а также от относительном постоянстве полового состава каждой из популяций по годам.

Сведения по половому составу популяций представителей семейства тушканчиков и мышовок весьма скудны, фрагментарны, и касаются лишь некоторых видов. По данным О. Ю. Орлова (1957), например, определившего пол у 438 взрослых и у нескольких десятков молодых особей малого тушканчика (Allactaga elater) в Западных Кызылкумах, самки незначительно преобладали в числе среди взрослых животных (259 ♀ на 229 ♂) и очень заметно среди молодняка (60%). В противоположность этому, в Восточном Закавказье в течение большей части года в вылове преобладают в числе самцы (процент преобладания от 1,8 до 32) и меньше всего самок отлавливается во время интенсивного размножения (Эйгелис, 1980). Однако, весьма вероятно, что это является следствием большей подвижности самцов, особенно в период размножения.

С. И. Огнев (1948) со ссылкой на Ю. М. Казанцеву и Б. К. Фенюка приводит следующие цифры, характеризующие половую структуру у мохноногих тушканчиков (Dipus sagitta): среди новорожденных 45% самцов, у полувзрослых — 48,5%, а среди взрослых зверьков самки лишь незначительно преобладают, причем в последнем

случае разница в числе самцов и самок, по материалам С. И. Огнева (119 ♂ и 126 ♀), статистически недостоверна. Примерно одинаковое число самцов и самок тарбаганчика (Alactagulus acantion) в Калмыцких степях наблюдала Н. И. Ларина в пробе из 158 добытых животных (Огнев, 1948). Некоторое преобладание самцов карликового тушканчика (Salpingotus crassicauda) в Зайсанской котловине отмечают И. Г. Шубин и М. И. Исмагилов (1969). Из 5-летних сезонов самцы преобладали в числе в течение четырех, а самки только в 1965 г. Однако авторы располагали каждый год лишь небольшим числом добытых тушканчиков (от 99 до 28), и поэтому статистическая достоверность всех различий по годам невелика. Таким образом, судя по приведенным выше, хотя и обрывочным, небольшим по объему материалам, соотношение полов, по крайней мере у некоторых видов тушканчиков, заметно изменяется с возрастом животных и, видимо, по годам, но в старшей возрастной группе чаще всего бывает близко к единице.

Гораздо более изменчивым выглядит соотношение полов в популяциях у мышовок. Так, в разные годы среди взрослых особей лесной мышовки (Sicista betulina) в Татарии в сборах В. А. Попова (1960), насчитывающих около 500 особей, средний процент самцов колебался от 66,4 в 1949 г. до 74,2% в 1948 г. Материал собирался в течение всех сезонов, чем в какой-то мере сглаживалось влияние на показатели полового состава большей подвижности самцов во время размножения. В течение каждого года численное соотношение полов в пробах очень сильно колебалось по сезонам, но, по-видимому, в первую очередь, как следствие изменений в двигательной активности самцов и самок в зависимости от этапа биологического цикла животных. Среди молодняка самцы в Татарии довольно стабильно составляли 51—52%.

В Башкирском заповеднике в среднем за 3 года исследований, в массовых сборах лесной мышовки самцы также составляли более 70% (72,8%) взрослой части популяции, но колебания численного соотношения полов по годам здесь были еще бóльшими. В 1938 г. среди взрослых лесных мышовок доля самцов заметно превышала средний показатель, а в 1939 г. их было лишь 53,1% (Снигиревская, 1947). Аспирантка Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР А. А. Цветкова в течение 3 лет изучала лесную и степную мышовку на Урале. Она установила также преобладание самцов у обо-

их видов (53,6—60%). Самцы преобладали и среди зверьков, рожденных в виварии Института. Суммируя все изложенное о половом составе популяции лесной мышовки, есть основание говорить о заметном преобладании самцов среди взрослых животных и о более интенсивном отмирании самок в постэмбриональный период. Преобладание самцов у лесной мышовки испытывает колебания по годам и варьирует в зависимости от места обитания популяции.

Из приведенных материалов, характеризующих половую структуру популяций более 40 видов грызунов, принадлежащих к 5 семействам, видно, что половой состав популяций и его динамика у каждого вида специфичны. Число самцов и самок у большинства видов, как и в ранее рассмотренных отрядах, почти никогда не бывает одинаковым как в целом в популяциях, так и в каждой из возрастных групп. В большинстве случаев заметны вариации колебания полового состава как у вида в разных частях его ареала, так и во времени в каждой из популяций. У многих видов из тех, по которым мы имели возможность использовать достаточно обширные и достоверные материалы, подвижность половой структуры популяций как хронологическая, так и хорографическая, выступает весьма наглядно (белки, малый и крапчатый суслики, бурундук, некоторые виды мышей и полевок и др.). У многих видов грызунов в одних популяциях могут преобладать в числе самцы, а других — самки, и даже в пределах одной популяции соотношение полов как в целом, так и в отдельных возрастных группах может иногда изменяться на противоположное за относительно короткие промежутки времени.

У некоторых видов, например у обыкновенной, красной, по-видимому, снежной полевок, у ондатры, у некоторых мышей и хомяков, у ряда других грызунов, среди молодняка, как правило, преобладают в числе самцы, а среди взрослых животных — самки. При этом как в том, так и в другом случае степень преобладания в числе особей одного из полов в каждой из популяций или в одной популяции, но в разные годы, бывает очень различной: значителен и общий размах колебаний полового состава популяций у этих видов животных, но лишь очень редко у обыкновенной полевки, например самок, бывает больше и во вторичном соотношении полов.

У других грызунов, например у сонь, лесной мышовки и некоторых других, наблюдается довольно стойкое, хотя и изменяющееся во времени и пространстве, преобладание

самцов как среди новорожденных и молодых, так (хотя у сонь и в меньшей степени) и среди взрослых зверьков. Такое соотношение полов может складываться, по-видимому, в процессе отбора как биологически целесообразное для видов, не образующих, как правило, популяций большой плотности. При относительно невысокой плотности поселения, свойственной упомянутым животным, вовлечение в процесс размножения максимального числа самок возможно лишь при наличии достаточно большого, так сказать, избыточного числа самцов, составляющих, как известно, у подавляющего большинства млекопитающих наиболее подвижную часть популяции в период размножения. Это подтверждается еще и тем, что у грызунов-полигамов, постоянно образующих популяции большой плотности (лемминги, например), как среди новорожденных, так и среди взрослых особей в числе обычно заметно преобладают самки и даже сформировались особые хромосомно-генетические механизмы, обеспечивающие численное превосходство самок в популяциях. У таких животных для обеспечения интенсивного размножения популяции при наиболее рациональном использовании жизненных ресурсов местности нужно сравнительно немного самцов. Поэтому увеличение до определенных пределов относительной доли самок для таких видов биологически целесообразно. Однако в тех случаях, когда плотность популяций превосходит оптимальную, соотношение полов может изменяться и сдвигаться в сторону, ослабляющую интенсивность размножения, а соответственно в какой-то мере и плотность перенаселенной популяции. К таким результатам ведет, в частности, увеличение в популяции доли самцов, поскольку в одних случаях они позже вступают в размножение, а в других обладают большей способностью к выселению за пределы популяции. Кроме того, возрастающая конкуренция самцов в переуплотненной популяции снижает их воспроизводительную потенцию и усиливает давление естественного отбора.

Более подробно влияние плотности популяций на их половую структуру будет рассмотрено несколько ниже. Рассмотренные нами изменения полового состава популяций у грызунов могут быть результатом как изменений относительных темпов смертности животных разного пола в течение их постэмбриональной жизни, так и следствием вариации в первичном и вторичном соотношении полов. Из материалов, изложенных выше, видно, что у многих

грызунов относительная и абсолютная скорость отмирания животных разного пола может довольно сильно изменяться в зависимости от условий сезона, года и биотопа. Однако это лишь одна из сторон регуляции полового состава популяции у млекопитающих. Она изучена достаточно хорошо у многих видов этого класса животных и описана многими исследователями (Н. Наумов, 1948; Петровский, 1961; Башенина, 1962; Sather, 1958; и др.).

Однако уже при рождении у подавляющего большинства видов грызунов число самцов и самок обычно бывает неодинаковым и испытывает иногда значительные колебания во времени в каждой популяции и в зависимости от места обитания. У некоторых видов, например в семействе беличьих, изменения вторичного соотношения полов нередко даже превышают колебания этого показателя среди взрослых животных. Лишь у отдельных видов грызунов, конкретные условия обитания которых, несмотря на огромные подчас масштабы их ареалов, сравнительно однородны (бобр), половой состав популяции более или менее стабилен.

ОТРЯД ХИЩНЫХ

Материалы по половому составу популяций различных хищников в природе также отрывочны и фрагментарны, как и у представителей ранее рассмотренных отрядов. Лишь у небольшого числа видов зверей, имеющих промысловое значение, половая структура популяций исследовалась на значительном по объему материале и многими авторами. Кроме того, при содержании хищников в условиях звероферм есть возможность получения точных сведений о их вторичном половом составе, причем в зависимости от ряда контролируемых человеком факторов (состав родительских пар, качество и обилие их кормов и т. д.). Из семейства собачьих наиболее полно, пожалуй, половой состав популяций и вторичное соотношение полов изучены у обыкновенной лисицы, песца и волка. Имеются некоторые сведения и по половому составу популяций лисицы-корсака, шакала и енотовидной собаки. Из работ казахстанских зоологов известно, например, что среди взрослых корсаков (Vulpes corsac) во все сезоны года среди добытых особей заметно преобладают самцы. Так, в Целиноградской области зимой 1962—1968 гг. из 79 отловленных взрослых корсаков самцов было 56,9, а зимой 1963/64 г.— 64,3%. Самцов было больше, чем самок, и среди неполо-

возрелых животных: 53,4% из 28 зверьков (Слудский, Лазарев, 1966). К сожалению, этим и исчерпываются наши сведения о половом составе популяций у данного вида.

Несколько обширнее материалы, особенно по вторичному соотношению полов, у обыкновенной лисицы (Vulpes vulpes). Изолированная дикая популяция лисицы изучалась в течение 1962—1966 гг. в районе г. Магдебурга (ГДР). В поле зрения исследователя находились все особи этой популяции. Среди взрослых животных самцы составляли 61,5%, а среди новорожденных в 33 выводках (153 щенка) — 56,4% (Stubbe, 1967). Почти такие же результаты были получены в эти же годы при анализе полового состава бернских лисиц. В этой популяции среди полувзрослых и взрослых животных самцов было 60%, а среди поворожденных в 145 выводках и среди эмбрионов у ряда взрослых самок особи мужского пола составляли 53%. Эмбриональная смертность достигала 5%, погибшие эмбрионы, к сожалению, не анализировались (Wandeler, 1968). При клеточном разведении лисиц в их приплоде, как правило, также преобладают самцы. Так, при анализе по производственным журналам 3226 пометов серебристо-черных лисиц в Пушкинском зверосовхозе за 1956, 1959—1961, 1964 и 1965 гг. выяснилось, что самцы в пометах составляют в среднем 54,6% всех новорожденных, причем показатель этот колебался незначительно, хотя и статистически достоверно, от 52 до 56,1%. Несколько различным в среднем было соотношение полов в пометах, полученных от родителей разного возраста (Зенов, 1969).

Половой состав щенков у этого хищника исследовался нами с помощью ассистента Л. М. Смеловского в условиях трех звероферм: по данным производственных журналов Судзухинской звероферм за 1958 и 1959 гг., звероферм облпотребсоюза в г. Волгограде в 1962 г. (ферма затем была ликвидирована) и в 1966—1968 гг. в пос. Светлый Яр Волгоградской области (табл. 19). В результате приведенного выше обзора можно констатировать, что у обыкновенной лисицы обычно наблюдается численное преобладание самцов как во вторичном, так и в третичном соотношении полов, хотя оба показателя и испытывают колебания по годам в зависимости от конкретных условий существования и размножения животных. В пределах одной популяции относительное число самцов в третичном соотношении полов может, по-видимому, превышать относительную долю самцов среди молодняка. Аналогичное соотношение полов наблюдается в большинстве

Таблица 19. Половой состав новорожденных лисиц на Судзухинской, Волгоградской и Светлоярской звероферм

Звероферма	Число		Самцы в пометах, %	
	пометов	щенков		
Судзухинская, 1958–1959 гг.	195	1531	53,3±1,27 50,6±3,8	53,09
Волгоградская, 1962	38	232	51,7±3,28	
Светлоярская, 1966	13	60	61,6±6,28	
1967	21	93	53,5±5,2	54,4
1968	54	242	52,7±3,2	

случаев и у песцов (Alopex lagopus). Так, на Ямале в начале 30-х годов среди взрослых животных самцов добывалось во время промысла около 55%; в Большеземельской тундре в начале зимы 1956/57 г. самцы составляли 56,4% добытых взрослых зверей, а среди 2182 взрослых песцов с Командорских островов самцов оказалось 53,8% (Ивантер, 1962). Этим же автором был проанализирован половой состав 21 350 щенков песца от 2480 самок и 430 самцов в Салтыковском совхозе под Москвой и в трех зверосовхозах Карельской АССР. Исследование показало, что во всех хозяйствах довольно стабильно преобладание в числе самцов во вторичном соотношении полов у данного вида хищников. Колебания составляли от 1,7 до 4,4% преобладания числа самцов над числом самок в разных совхозах и в каждом из них по годам. Из 283 щенков, составивших отход молодняка при рождении и после рождения в период исследования (1949—1954 гг.) в названных выше хозяйствах, особей женского пола было 51,5±2,97%, т. е. гибель новорожденных обоего пола оказалась почти одинаковой. Автор отмечает также, что в больших пометах преобладание в числе самцов особенно заметно, и большие пометы существенно отклоняют средний показатель вторичного соотношения полов в пользу самцов. Увеличение удельного веса потомства мужского пола в больших пометах у различных млекопитающих неоднократно отмечается и другими исследователями (Жегалов, 1950; Кубанцев, 1959).

Колебания полового состава новорожденных песцов по годам мы наблюдали на Светлоярской звероферме Волгоградской области в 1966 и 1967 гг. Среди 363 щенков из 45 пометов в эти годы самцов было 54,7%, но в 1966 г. этот показатель составлял лишь 51,1, а в 1967 г. доля

самцов в пометах поднялась до 56,6%, причем различие по годам достигало статистически значимых величин. Значительный размах колебаний в половом составе популяций европейского песца в природе отмечает Л. М. Шиляева (1971); при изучении структуры популяций европейского песца в 1956—1968 гг. как по результатам промысла, так и в вылове зверей вне промыслового периода, колебания полового состава у песца в значительной мере определяются этапом динамики численности популяции и соотношением в ней различных возрастных групп. Автор отмечает также влияние на общую половую структуру популяций разной продолжительности жизни зверей обоих полов, принадлежавших к разным генерациям. Однако во взрослой части популяции, по данным этого исследователя, в среднем число самцов и самок у песца примерно одинаково. У волков (Canus lupus) в третичном соотношении полов также, как правило, преобладают в числе самцы (Теплов, 1954; Макридин, 1959; Гурский, 1969, 1978; Корытин, 1982; и др.).

Следует отметить, что во всех случаях, указанных в табл. 20, волки добывались главным образом зимой и с использованием способов, обеспечивающих неизбирательную добычу особей обоих полов (отстрел с самолета, например). Все это в какой-то мере снижало влияние на результаты дифференцированной по полу подвижности и осторожности животных. Кроме того, и в Причерноморье, по данным И. Г. Гурского, и по нашим данным в Волгоградской области, численное преобладание самцов среди взрослых добытых животных было очень постоянным в течение всех лет исследования, хотя степень этого преобладания несколько варьировала по годам. Интересны в этом отношении исследования сотрудника Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР Н. С. Корытина (1982), проанализировавшего половой состав по музейным экспонатам практически во всех музеях страны (1180 экз.). Среди прибылых животных самцов оказалось 53,7% (498 особей); с возрастом доля самцов возрастала, и среди наиболее старых животных (7 лет и старше) они составляли 69,3%. Расчет удельной выживаемости самцов и самок, осуществленный автором, показал, что у прибылых она соответственно равна 0,605 и 0,556, у переярков — 0,753 и 0,737, у взрослых волков — 0,827 и 0,732. Таким образом, в естественных популяциях волков преобладание самцов, наблюдающееся при рождении, уси-

Таблица 20. Третичное соотношение полов в популяциях волка

Район исследования	Годы	Число особей	Средний % самцов	Источник информации
Кавказский заповедник	1938	26	62±9,5	Теплов (1954)
Окский заповедник	1938	55	65±5,4	Тот же
Ненецкий автономный округ	1951–1953	31	71±8,2	Макридин (1959)
	1954	30	67±8,6	
	1955	72	50±5,9	
Украина и юг Молдавии	1954–1967	–	–	Гурский (1969, 1978)
		8585	55,2±0,5	
Волгоградская обл.	1962	132	61,4±4,2	Отчеты Волгоградской облохотинспекции
	1966	–	–	
	1979	87	55,2±5,3	

ливается с возрастом из-за большей смертности самок (табл. 20).

Аналогичные по результатам материалы приводят и Д. И. Бибиков и К. П. Филонов (1980), проанализировавшие динамику численности и структуру популяций волка в заповедниках СССР начиная с 30-х годов до настоящего времени. По данным этих авторов, среди взрослых волков заповедника самцов бывает, как правило, около 55%.

Как уже отмечалось, число самцов превышает число самок у этого вида хищников и во вторичном, и в ювенальном соотношении полов. В Северо-Западном Причерноморье, например, среди 474 щенков волка из 93 пометов, самцов было 54,6% (Гурский, 1969, 1978). Почти такое же вторичное и ювенальное соотношение полов наблюдали у волков в Красноярском крае и Новосибирской области В. В. Козлов, в Беловежской пуще В. Ф. Гаврина и С. С. Донаурова (Гурский, 1978), а в Тувинской АССР М. Н. Смирнов и В. В. Шурыгин – 56,0±5,2% (1982). В заповедниках СССР среди молодняка волков число самцов в среднем в 2 раза превышает число самок (Бибиков, Филонов, 1980). 52,7% самцов в 316 выводках волков, содержавшихся в неволе, получил М. Л. Давид (David, 1975). По его наблюдениям, соотношение полов в приплоде у волков диких популяций зависело от плотности последних. При высокой плотности популяций волков в Северо-Западной Миннесоте (США) среди 87 щенков самцов оказалось 66%. В других местах при небольшой

плотности поселения волка ювенальное соотношение полов, по данным Давида, было близко к единице.

Как правило, и у домашних собак самцов в приплоде бывает в среднем заметно больше, чем самок. Многими исследователями начиная с Ч. Дарвина в 1871 г. на огромном материале показано, что у собак при рождении, независимо от их породной принадлежности, число самцов превышает число самок на 2—7% (Жегалов, 1950; Богомолов, 1952; Астанин, 1958; Ilančič, 1968; Хатт, 1969; и мн. др.).

Сведения по половому составу популяции у шакала (Canus aureus), к сожалению, очень скудны и ограничиваются лишь двумя известными нам источниками (Тарянников, 1977; Литвинов, 1978), к тому же содержащими небольшой по объему материал. По данным В. И. Тарянникова, проанализировавшего половой состав 28 неполовозрелых и 64 половозрелых шакалов в долине Сырдарьи, среди молодых особей почти в 2 раза преобладают самцы (18 на 10 самок), а среди половозрелых зверей их было меньше — 27 на 37 самок. К сожалению, различия в обоих случаях не достигают статистически значимых величин вследствие недостаточного числа просмотренных животных. Из 66 половозрелых шакалов, добытых в Восточном Азербайджане в 1972—1977 гг., самцов среди неполовозрелых животных было 53%, а среди взрослых зверей число самцов превосходило число самок более чем на 15%. Однако статистическая достоверность этих материалов очень невелика.

Несколько более убедительны материалы по половому составу популяций у енотовидной собаки (Nyctereutes procyonoides). У этого вида собачьих хищников число самцов в выводках также несколько превосходит число самок (Ю. Попов, 1956; Геллер, 1959; Обтемперанский, 1958; Гептнер и др., 1967). По данным Ю. К. Попова, например, в Татарии в среднем самцы составляют 50,9% новорожденных енотовидных собак. В северных областях европейской части РСФСР самцов у этого вида хищников рождается 51,7% (Геллер, 1959), а в Воронежской области, по данным С. И. Обтемперанского, этот показатель достигает даже 59% (63 щенка из 12 выводков), а при клеточном содержании в зверосовхозах число новорожденных самцов превосходит в среднем число рождающихся самок у енотовидной собаки, причем весьма устойчиво, примерно на 4%.

Таким образом, у всех представителей семейства со-

бачьих, половой состав популяций которых достаточно освещен в настоящее время в научной печати, совершенно четко прослеживается численное преобладание самцов как среди взрослых зверей, так и среди молодняка всех возрастных групп. Однако степень этого преобладания бывает разной у разных видов, у одного вида в разных популяциях и в пределах одной популяции в разные годы. Неодинаков размах колебаний численных соотношений полов в популяциях у разных видов этого семейства. Есть основание полагать, что самцы преобладают в числе и у различных видов медведей. У этих животных количественные материалы нередко бывают результатом их абсолютного учета.

В настоящее время в большинстве мест обитания медведи не опромышляются, и все это обеспечивает бóльшую достоверность материала несмотря на небольшие абсолютные показатели численности этих зверей.

По мнению известного знатока биологии белого медведя (Thalasarctos maritimus) С. М. Успенского, самцов у этого животного среди взрослых особей постоянно и закономерно бывает больше, чем самок. Например, из 69 медведей, учтенных в течение трех лет на Восточном Таймыре Л. Н. Поповым (сообщение в книге С. М. Успенского), самцов оказалось 58 или 84%. За каждой половозрелой самкой нередко ходит в период гона 6—7 самцов. Но среди новорожденных число самцов и самок бывает примерно одинаковым как в природных популяциях, так и при размножении этих медведей в зоопарках (Успенский, 1977).

У бурого медведя (Ursus ursus) самцы превалируют в числе, по-видимому, не только среди взрослых особей, но и среди молодняка. В Туруханской популяции этого хищника, например, и среди взрослых особей, и среди сеголетков самцы составляют в среднем более 60% (Завадский, 1975). Около 70% в каждой возрастной группе составляли в период исследования самцы в популяции бурого медведя Румынских Карпат (Алмзшан, 1962). Довольно однородны материалы, полученные разными исследователями, по половому составу и его динамике у отдельных видов семейства куньих.

У горностая (Mustela erminea), например, почти всегда преобладают в числе самцы, причем это прослеживается во всех возрастных и в самых различных частях обширного видового ареала. Так, из 11 250 горностаев, добытых на Ямале в промысловые сезоны 1959/60 г. и 1960/61 г.,

самцы преобладали в течение обоих сезонов и составляли в среднем 69,5%, хотя по годам процент этот был несколько различным (Копеин, 1961). Почти такое же соотношение полов (60% самцов) наблюдалось, по массовым материалам промысла, в 30-х и начале 40-х годов в 10 областях Сибири, Северного Казахстана и севера европейской части РСФСР (Лавров, 1944). Сведения о численном преобладании взрослых самцов горностая в Печоро-Илычском заповеднике (64%) приводит В. П. Теплов (1954).

Анализ 6586 шкурок горностая, добытых в период промысла в Тюменской области, также свидетельствует о существенном преобладании самцов среди промышленных животных (Кукарцев, 1970). По данным последнего автора, число добытых самцов особенно сильно превышает число самок в начале промыслового периода, а к концу промысла среди добытых зверей несколько возрастает относительная доля особей женского пола. Последнее свидетельствует о том, что в начале промысла самцов добывается относительно больше их истинной доли в популяции. Но постоянство их количественного преобладания в промысловой добыче говорит о том, что и в природе самцы в популяциях в какой-то мере преобладают в числе. Стойкое преобладание самцов в популяциях горностая констатирует Н. Н. Граков (1980). Все авторы отмечают и некоторую изменчивость в соотношении полов среди добываемых животных по годам и регионам, но, как правило, при сохранении ежегодного преобладания в числе самцов. Небольшие материалы, свидетельствующие о некоторой изменчивости соотношения полов у горностая в зависимости от возраста, условий года и биотопа, содержатся также в работах Ю. С. Лобачева (1970). Нет сомнения в том, что разная подвижность и осторожность самцов и самок в какой-то мере отражаются на соотношении полов среди добываемых животных, в том числе и в промысловый период. Однако промысел горностая в перечисленных выше районах (кроме Печоро-Илычского заповедника) осуществляется давно, ежегодно и с довольно большой интенсивностью, и тем не менее ежегодное преимущественное изъятие самцов не вызывало сколько-нибудь заметного сдвига в соотношении полов среди добывавшихся зверей в сторону увеличения числа самок в последующие годы, хотя такой сдвиг становился заметным иногда даже в пределах одного промыслового периода. Объяснить такое положение можно лишь двумя причинами: во-первых,

абсолютно большим числом самцов в субтретичном и третичном соотношении полов в популяциях данного вида хищников, и, во-вторых, постоянным превышением в среднем числа самцов над числом самок в пометах у этого животного. Последнее подтверждается еще и тем, что среди молодых, неполовозрелых, как правило, преобладают самцы (Теплов, 1954; Soest, Bree, 1970). К сожалению, нам неизвестно ни одной работы, кроме очень небольших материалов нидерландских ученых (Svest, Bree), в которых бы у горностая исследовалось вторичное соотношение полов.

У колонка (Mustela sibirica) соотношение полов почти не изучалось, но нам известны две работы, в которых соотношение самцов и самок в популяциях этого вида куньих рассматривается на довольно большом и статистически достоверном материале. По этим наблюдениям у колонка, так же как и у горностая, соотношение устойчиво, и, повидимому, во всех возрастных группах в числе преобладают самцы (Сапаев, 1968; Sheng, Lu Hauji, 1975). В. М. Сапаев сообщает, например, что в Приморье в массовом промысле 1964/65, 1966/67 и 1967/68 гг. среди взрослых колонков самцы составляли 76,62 и 75% соответственно, а среди сеголетков — 66 и 61%.

В Китае, в течение восьми промысловых сезонов, среди взрослых животных относительное число самцов заметно и статистически достоверно превышало число самок: в дельте Янцзы самцы в промысле в эти годы в среднем составляли 54,9±2,68%, в Чжаньцзяне — 60,7± ±2,6%, в провинции Цзянсу — 66,7±1,78, а в провинциях Сычуань, Шэньси и Ганьсу число самцов среди добытых животных достигало 78% (Helin, Hauji, 1975). Так же, как и у горностая в начале промысла самцов повсюду добывалось гораздо больше, чем самок, но в конце промысловых сезонов в отдельные годы среди добытых животных самки иногда даже преобладали. И тем не менее в последующие годы самцов ежегодно и повсеместно добывалось гораздо больше, чем самок. Авторы считают, что в молодом возрасте в природе самки колонка отмирают интенсивнее самцов, и это приводит к численному преобладанию последних в третичном соотношении полов. Однако к такому же результату может приводить и численное преобладание самцов в пометах при одинаковой или даже преимущественной в определенных пределах смертности молодых зверьков мужского пола. К сожалению, мы не нашли никаких сведений о вторичном соотно-

шении полов у колонка. При невысокой плотности популяций, свойственной данному хищнику, для нормального воспроизводства потомства и поддержания оптимальной численности, по мнению Хелина, среди размножающейся части популяций самцы должны составлять 58—60%.

Сведения о половой структуре популяций у соболя (Martes zibellina) гораздо обширнее. В подавляющем большинстве случаев отмечают численное преобладание самцов как в третичном и субтретичном, так и во вторичном соотношении полов, в том числе и в условиях клеточного содержания этих животных, когда соотношение самцов и самок среди новорожденных можно фиксировать абсолютно точно. Так, из 114 взрослых соболей Кондо-Сосвинской тайги, добытых В. В. Раевским вне периода размножения, самцов оказалось 56%, и точно такое же соотношение полов (56%) было установлено Б. Ф. Бельшевым по анализу 1139 взрослых соболей в Баргузинском заповеднике (цит. по: Теплов, 1954). В обоих случаях половой состав изучался в неопромышлявшихся популяциях соболя на территории заповедников, и поэтому антропогенные влияния на структуру этих популяций были минимальными.

Убедительные материалы по рассмотренному вопросу содержатся в работе К. Д. Нумерова (1966). Из 90 000 соболей, добытых с 1948 по 1964 г. в енисейской тайге, самцы составляли 63%. В собственных сборах Нумерова среди 1233 соболей было 774 самца, т. е. 62,8%. Процент самцов среди добытых соболей был весьма постоянным и мало изменялся по годам. Принимая во внимание большой объем материала и устойчивость полученных показателей в течение многих лет, автор не без основания считает, что приведенные выше цифры — в основном это третичное соотношение полов у соболей в природе.

Аналогичное соотношение полов в популяциях соболя наблюдали и другие исследователи. Так, С. М. Сокольский (1967) отмечает, что в неопромышляемых или слабо опромышляемых районах Печорской тайги самцы соболя, как, впрочем, и других куньих (куницы и кидуса), преобладают во всех возрастных группах, включая и молодняк, хотя особенно заметны среди животных старшего возраста. Г. И. Монахов (1968а, б, 1975) изучал результаты промысла соболя на Урале, в Западной Сибири, Забайкалье и Предбайкалье, в Эвенкийском автономном округе, на Камчатке и Алтае. Исследование показало, что по многолетним данным число самцов среди добываемых

животных колеблется по годам и регионам от 50 до 70%, лишь на Алтае снижаясь до 49%. В среднем по стране самцы в промысле соболя составляют постоянно около 55%.

По мнению автора, с которым трудно не согласиться, высокий процент самцов в промысле не может быть лишь результатом большей подвижности и меньшей осторожности особей мужского пола. В этом случае там, где промысел продолжается много лет подряд, выборочный ежегодный отстрел и отлов самцов должен был бы в конце концов привести к заметному нарастанию, а затем и преобладанию самок. Это, по-видимому, наблюдается в действительности в ряде районов страны, например в Приморье, в Томской, Свердловской, Кемеровской и Иркутской областях, в Алтайском крае и ряде районов Якутии, где промысел соболя осуществляется в течение многих и многих лет с высокой интенсивностью (Монахов, 1968а, б; Мартынов, Бухменов, 1974). Однако, по данным тех же авторов, это происходит далеко не везде и в гораздо меньших масштабах, чем можно было бы ожидать. Так, по данным Г. И. Монахова (1968), например, несмотря на многолетний и ежегодный промысел соболя в Предбайкалье и Забайкалье, здесь постоянно сохраняется численное преобладание самцов среди добытых животных с колебаниями от 54,3 до 59,9% в разных районах этого региона. Численное преобладание самцов в промысле стойко сохранилось в 1964—1970 гг. на уровне 54—60% в Хакасии, Тувинской АССР, Красноярском крае, на Камчатке и в Тюменской области, а в Магаданской, Читинской, Омской областях и в Бурятии в этот же период было добыто примерно одинаковое число самцов и самок соболя.

Такая ситуация может иметь две причины. Во-первых, есть основание полагать, что численное преобладание самцов среди взрослых соболей, как и у некоторых других хищников, может быть следствием более интенсивного и раннего отмирания самок в связи с их большими энергозатратами на размножение и особенно выкармливание потомства, что для хищников в большинстве случаев сопряжено с огромными трудностями (Язан, 1962; Залекер, 1962; Нумеров, 1966; Гептнер и др., 1967; Монахов, 1968б). Во-вторых, весьма вероятно, как уже отмечалось выше, что для животных с невысокой плотностью популяций, свойственной хищникам, избыточное число самцов служит определенной гарантией для вовлечения в размножение максимального числа взрослых самок, чем и обес-

печивается поддержание численности популяций на достаточно стабильном уровне. Последнее предполагает существование регуляции полового состава зверей в эмбриональный период, т. е. относительно высокий процент самцов в популяциях соболя может обеспечиваться преимущественным рождением потомков мужского пола. Это предположение подтверждается наблюдениями многих исследователей.

По данным В. П. Теплова (1954), например, среди 70 молодых соболей, пол которых был определен в Баргузинском заповеднике, самцов оказалось 60%. Преобладание самцов среди новорожденных соболей К. Д. Нумеров (1966) наблюдал в Красноярском зверосовхозе в 1961—1963 гг. Из 1116 зверей, родившихся в указанные годы, самцов было в среднем 53,6%. Однако по годам были и некоторые статистически значимые различия: в 1961 г. самцы составляли 56,5% новорожденных, а в 1962 г.— лишь около 50%. Как известно, случаи резорбции эмбрионов у соболей очень редки, и поэтому дифференцированная по полу эмбриональная смертность, даже если она и наблюдалась, никак не может быть причиной преобладания самцов во вторичном половом составе у этого вида. В Салтыковском зверосовхозе в период с 1954 по 1964 г. в 1057 выводках родилось 3622 соболенка. В 43,2% выводках было больше самцов, в 35,5% преобладали в числе самки, в 21,3% пометов обоего пола присутствовали в равном числе. В среднем за 6 лет самцы в приплоде составляли 52,7% и преобладали в пометах 5 лет из 6. Все эти различия статистически высоко достоверны. Лишь в 1963 г. самок и самцов родилось одинаково (Монахов, 1968а, б, 1975).

Таким образом, относительно стабильное преобладание в числе самцов у соболя как среди взрослых особей, так и среди новорожденных по имеющимся в настоящее время данным прослеживается довольно четко, но в ряде случаев может, по-видимому, существенно нивелироваться многолетним промыслом. Как и у большинства других млекопитающих, у соболя имеют место и изменения полового состава популяций, зависящие от естественных причин.

У лесной куницы (Martes martes) число самцов среди взрослых животных, как правило, также несколько превышает число самок. Так, из 188 взрослых куниц, добытых В. П. Тепловым (1954) в Печоро-Илычском заповеднике, самцов было 54%. По данным Ю. П. Язана (1962),

в Печорской тайге число самцов лесной куницы среди взрослых зверей всегда и значительно превосходит число самок. На Северном Кавказе относительное число самцов в популяциях куницы колеблется по годам от 54 до 58%, а среди сеголеток в этом регионе самцов бывает больше, чем самок, в 2—2,5 раза (Гептнер и др., 1967). Анализ литературы о половой структуре популяций лесной куницы и собственные наблюдения Н. Н. Гракова (1969, 1980) показали, что на огромных пространствах северной части СССР, на Урале, в Приуралье, на Северном Кавказе, в Литве и Кировской области постоянно и ежегодно в промысле лесной куницы самцов добывается в среднем 60,5±1,9%. Еще выше доля самцов бывает в Башкирии и Татарии.

Однако среди молодых зверей этого вида самцы и самки встречаются или в одинаковом числе, или больше бывает самок. Среди сеголеток, например, по суммарным данным, охватывающим бóльшую часть ареала лесной куницы в СССР, самцов добывается 48,9±1,7% к общему числу добытых особей этой возрастной группы (Граков, 1969). Близкие показатели полового состава молодых куниц были получены рядом авторов и в неопромышляемых популяциях этого вида, например в Печоро-Илычском заповеднике. Из 179 молодых куниц, добытых здесь В. П. Тепловым (1954), самцов и самок было одинаковое количество, а среди 203 молодых зверей, пол которых был определен Ю. П. Язаном (1962), самцов оказалось только 42,2%.

Как и в отношении колонка, мы не располагаем никакими материалами по вторичному соотношению полов у данного вида куньих, и это затрудняет обсуждение динамики соотношения полов в связи с возрастом зверей у лесной куницы. Основываясь на приведенных выше материалах можно, однако, предположить, что естественная смертность полувзрослых и взрослых самок у этого вида превосходит смертность самцов. Аналогичное соотношение полов имеет место, по-видимому, у американской куницы (M. americana) в таксономическом отношении, как известно, весьма близкому как к предыдущему виду, так и к соболю. Например, из 123 взрослых куниц этого вида, отлавливавшихся живоловками в районе оз. Мусхед (штат Мэн) в течение 1974—1977 гг., самки составляли лишь 34,1%. Меченье животных после первой поимки и многократное повторное попадание в ловушки тех же самых зверей (602 раза) свидетельствовало о полном отлове всех взрослых куниц в обследовавшемся районе.

Половую структуру популяций у норки (Mustela lutreola) в естественной среде можно считать совершенно неизученной. Нам не удалось обнаружить ни одной работы, посвященной этому вопросу. Однако огромные материалы, характеризующие содержание и разведение норки на звероферме, позволяют получить определенное представление о вторичном соотношении полов и у этого представителя семейства куньих. Так, в Пушкинском зверосовхозе в 1964—1967 гг. в 10 754 пометах норок нескольких генотипов самцов в среднем было 50,8±0,21% с колебаниями по годам и генотипам от 49,1 до 52,1%. В Салтыковском зверосовхозе в это же время (1967) в 1162 пометах самцы составляли лишь 47,0±0,48%, но в зависимости от возраста, генотипа и плодовитости самок этот процент колебался от 45 до 49 (Зенов, 1969). По нашим данным, на Светлоярской звероферме Волгоградской области в 1967 и 1968 гг. самцы составляли суммарно 48,2±1,3% приплода стандартной норки, но в 1967 г. среди 697 щенков самцов было 51,8±1,93%, а в 1968 г. из 691 щенка — лишь 45,3±1,8%.

Таким образом, у норки (а возможно, и у лесной куницы, судя по субтретичному соотношению полов) в отличие от ряда других куньих хищников не наблюдается стабильного преобладания в пометах особей мужского пола. Вторичный половой состав у норки колеблется, по-видимому, в довольно ограниченных пределах около 50%-ного уровня, и преобладание в числе особей одного из полов зависит в значительной мере от состава родительских пар и конкретных условий их содержания.

Крайне мало сведений о половом составе популяций у представителей семейства кошачьих. В нашем распоряжении интересующие нас материалы есть лишь в отношении львов (Panthera leo). В 1974—1976 гг. в двух частях национального парка Крюгера был проведен абсолютный учет этих зверей с помощью их отлова и меченья на площади в 5560 км². В результате было установлено, что среди взрослых львов на 1 самца в разных частях парка приходится 1,7—2,4 самки, а в целом по всем возрастным группам (347 особей) самцы составляли лишь 41,7—37% популяции (Smuts, 1976). Аналогичные результаты были получены и при изучении состава популяции львов в национальном парке пустыни Калахари (Mils et al., 1978). В этом случае из 357 взрослых и полувзрослых львов самцы в разные годы составляли 36—40%. Судя по общему состоянию зверей и интенсивному раз-

множению, популяция львов в национальном парке процветала.

Среди молодняка у львов соотношение полов, по-видимому, бывает близко к единице с небольшим преобладанием самцов, но продолжительность жизни самцов значительно меньше, чем самок. Например, в результате изучения размножения ряда видов млекопитающих в Наданкананском биологическом парке (Орисса, Индия) в 1960—1975 гг. было установлено, что у львов, как правило, во вторичном соотношении полов в числе преобладают самцы (Acharjyo, Mohapata, 1977). Фрагментарность сведений и резко различные условия, в которых были получены приведенные материалы, делают невозможным какие-либо заключения о динамике полового состава популяций у данного представителя кошачьих. Эти сведения могут служить лишь основой для предположения о более интенсивном отмирании самцов у львов, что вполне соответствует форме брачных отношений и в целом особенностям биологии этого хищника. В прайдах львов в парке Крюгера, насчитывающих от 4 до 21 голов, число взрослых самцов ограничивалось 1—2 (до 5) и в среднем составляло 2,1 особи (Smuts, 1976).

Принимая во внимание все сведения о половом составе популяций и отдельных возрастных групп у представителей отряда хищников, можно констатировать, что у этих животных половой состав и его изменения заметно отличаются от того, что мы видели у большинства зверей ранее рассмотренных отрядов. У всех хищников, рассмотренных выше, кроме львов, в естественных популяциях среди взрослых животных практически всегда преобладают самцы, иногда значительно, и лишь интенсивный регулярный промысел может вносить существенные коррективы в это количественное соотношение полов. Однако размах колебаний в третичном соотношении полов видоспецифичен, как и средний уровень преобладания самцов в этой возрастной группе. Среди молодняка как в природных популяциях, так и в условиях звероферм также у большинства видов хищников в среднем преобладают в числе самцы, но отклонения в сторону преобладания самок и вообще колебания во вторичном и ювенальном соотношении полов бывают иногда довольно существенными, особенно у некоторых видов (песец, например). В каждой из популяций этот показатель, как правило, изменяется по годам незначительно, но в разных условиях обитания (или при разном содержании) у одного и того

же вида хищников вторичный половой состав может быть существенно разным. Только у белых медведей и норок, возможно у куниц, число новорожденных самок в среднем незначительно превышает число потомков мужского пола. У всех рассмотренных хищников (кроме львов) самки отмирают под воздействием естественных причин интенсивнее, чем самцы, что, по-видимому, обусловлено сложностью выкармливания молодняка у этой группы млекопитающих и решающей ролью самок в этом процессе. Вместе с преимущественным рождением самцов это и приводит в конечном итоге к заметному преобладанию особей мужского пола среди взрослых животных. Последнее дает материал для естественного отбора и в условиях невысокой плотности популяций, моногамии и более позднего полового созревания самцов, свойственного многим хищникам, обеспечивает участие в размножении максимального числа половозрелых самок.

ОТРЯД ЛАСТОНОГИХ

Сведения о половом составе популяций у представителей этого отряда весьма скудны. В наибольшей степени численное соотношение полов изучено, по-видимому, у котика (Callorhinus ursinus) в северном и северо-западном районах Тихого океана. Так, в 1958—1973 гг. в северной части Тихого океана советскими и японскими исследователями и промысловиками было добыто 22 тыс. котиков всех возрастных групп. В течение 1958—1965 гг. самцы суммарно составляли 41,3% всех добытых животных, и колебания этого показателя по годам были несущественными. С 1969 г. наблюдалось значительное снижение относительной численности самцов среди взрослых особей, по-видимому, в результате избирательной добычи котиков-холостяков мужского пола, и за весь период исследования с 1958 по 1973 г. их относительная численность упала в 2 раза. В последние годы на о-ве Тюленьем в период размножения на 1 секача приходилось в среднем около 100 самок, тогда как в 50-х годах это соотношение было 1 : 40 (Кузин, Панина, 1975, 1978).

О постоянном численном преобладании самок в популяциях котика свидетельствуют также работы В. А. Арсеньева (1971) и В. М. Когай (1982). Первым из исследователей был изучен половой состав котиков, добытых в тихоокеанском бассейне восточнее Японии в зимнее время. Из 2979 зверей, добытых в течение 10 лет с 1958

по 1968 г. в этом регионе, самцов оказалось 1004, а самок 1975, или 33,7 и 66,3% соответственно. По данным В. М. Когай, из 3623 котиков, добытых в Охотском море в 1961, 1964 и 1972—1978 гг., самцы составляли в 60-х годах 30%, а в 70-х — лишь от 20 до 8%. В приплоде же число самцов и самок было в эти годы в среднем примерно одинаковым. Известный нам материал по половому составу популяций у взрослых настоящих тюленей ограничивается двумя работами. Половой состав взрослых охотских тюленей, по данным Г. А. Федосеева (1965), представлен в табл. 21. Среди взрослых животных у кольчатой нерпы в Белом и Баренцевом морях отношение числа самцов к числу самок, видимо, близко к единице, хотя и наблюдаются вариации этого соотношения, например в горле Белого моря в разные сезоны и в одно и тоже время, но в разных частях данного бассейна (Тимошенко, 1978).

Почти столь же немногочисленны сведения о соотношении полов у молодняка этого отряда млекопитающих. У тихоокеанского моржа (Odobenus rosmarus), например, в зал. Святого Лаврентия в 1960 г. среди 41 эмбриона особей мужского пола было 48,8%, а по данным Н. Г. Никулина, исследовавшего половой состав эмбрионов у моржей в 1952 г., самцы составляли 55,2% (Крылов, 1962). К сожалению, статистическая достоверность этих материалов невысока, и они могут рассматриваться лишь как ориентировочные.

На лежбищах у северо-восточного побережья Австралии был определен пол у 3 тыс. новорожденных серых тюленей (Halichoerus grypus). Самцы при этом составили 47,0±0,9%. По годам число самцов колебалось в пределах 12%, т. е. в отдельные годы в приплоде преобладали самки, а в другие, но реже—самцы. Каулсон отмечает также, что среди молодняка имеет место очень высокая смертность (до 50% новорожденных), но смертность эта дифференцирована не по полу, а по весу детенышей. Погибают в первую очередь мелкие особи и выживают более крупные независимо от пола зверей (Caulson, 1964). Самки в среднем преобладают в числе среди молодых у некоторых видов настоящих тюленей. Так, в 1963—1964 гг. в окрестностях австралийской антарктической станции определили пол у 60 новорожденных тюленей Уэдделла. Самцов среди них было 28 особей, т. е. 46,7%. В противоположность серому тюленю смертность молодняка среди

Таблица 21. Третичное соотношение полов у охотских тюленей (Федосеев, 1965)

Вид тюленя	Время исследования	Число особей	Самцы, %
Акиба, или кольчатая нерпа (Pusa hispida)	Март-апрель Май-июнь	383	52–53 44–49
Лахтак (Erignathus barbatus)	Март-апрель Май-июнь	1640	50–46 48–43
Крылатка (Histriophoca fasciata)	Июнь	292	60,7

тюленей Уэдделла в указанном районе его ареала незначительна (Lugg, 1966).

Незначительно преобладают в числе самки среди новорожденных и у тюленя акибу в Охотском море среди сеголеток, а у лахтака в этом бассейне число самок превосходит число самцов почти в 3 раза (Федосеев, 1965).

Однако у каспийского тюленя (Pusa caspica) соотношение полов имеет, видимо, обратный характер. Среди исследованных новорожденных зверей этого вида в 1965–1967 гг. самцы составляли 53,8, а самки – 46,2% (Тимошенко, 1971). Масштабы и содержание материалов по соотношению полов в популяциях разных видов ластоногих не позволяют рассмотреть более подробно динамику этих соотношений, хотя бы у одного из видов этого отряда. Опираясь на приведенные данные, можно говорить лишь о видовой специфичности половой структуры популяций у животных указанного отряда, о некоторой изменчивости в соотношении полов у большинства упомянутых видов как во времени, так и в пространстве и о преобладании в числе самок у ушастых тюленей (котиков) среди взрослых особей, а у большинства настоящих тюленей (из числа рассмотренных) — среди молодняка (кроме каспийского).

ОТРЯДЫ НЕПАРНОКОПЫТНЫХ И ПАРНОКОПЫТНЫХ

Сведения о половом составе популяций и смертности животных разного пола у копытных, особенно у парнокопытных, несколько более обширны, чем у предыдущего отряда, и, как правило, отличаются довольно высокой

точностью. В связи с тем что популяции многих видов копытных включают в себя в настоящее время весьма ограниченное число особей, а половой диморфизм у большинства видов хорошо выражен, для исследователей возникает возможность в ряде случаев основываться не на выборочных материалах, а в гораздо большей мере, чем у животных других отрядов, базироваться на данных абсолютного учета как живых, так и павших животных.

Многие популяции диких копытных, а иногда и целые виды находятся в настоящее время под охраной и не промышляются. Нередко под охраной находятся и места обитания отдельных популяций, в результате в значительной мере снимается весьма возможное, судя по некоторым видам хищных и ластоногих, влияние антропогенных воздействий на половой состав популяций у этих животных. Громадный материал высокой точности по вторичному половому составу получен при изучении размножения одомашненных копытных. Однако эти преимущества изучения половой структуры популяций у копытных распространяются далеко не на все виды этих отрядов.

У единственного представителя диких непарнокопытных в СССР — кулана (Equus hemionus) — среди взрослых животных стойко преобладают самки. В 1959 г., например, в Бадхызском заповеднике, на одного взрослого самца приходилось в среднем 4,5 самки, т. е. самки составляли 81,8% взрослой части популяции. Среди годовиков доля самцов бывает бóльшей, и в этой возрастной группе в Бадхызе самки составляют около 61%. Дальнейшее увеличение относительного числа самок происходит в связи с более интенсивной гибелью молодых и средневозрастных самцов (Соломатин, 1964). По мнению указанного автора, самцы кулана рождаются несколько чаще самок. Во вторичном соотношении полов в Бадхызе особей мужского пола в 60-х годах было около 52%. Однако на о-ве Барсакельмес из 100 новорожденных куланов самки составляют 56%, а в Аскания Нова из 58 жеребят кулана, родившихся в 1963—1975 гг., самцов было только 28 особей (Банников, 1981). Видимо, вторичное соотношение полов у кулана колеблется в связи с конкретными условиями обитания, составом и состоянием популяции около 50%-ного уровня. Однако материалов такого рода слишком мало для окончательного заключения. У домашних лошадей самцов и самок рождается примерно одинаково с небольшими колебаниями вокруг 50%-ного показателя. В. М. Шимкевич (1921), например, приходит к

выводу, что самцы в приплоде у лошадей составляют в среднем 49,6%. Почти такие же соотношения полов у домашних лошадей наблюдали Г. П. Сахаров (1924) и С. Б. Жегалов (1950), а Ф. Хатт (1969) называет 52% самцов.

Обширны материалы по половому составу популяций некоторых видов диких и домашних парнокопытных. Известно, например, что половой состав взрослых диких свиней (Sus scrofa) довольно постоянен, и чаще всего третичное соотношение полов у этих животных близко к единице, лишь с небольшим преобладанием в числе самок (Гептнер и др., 1961). В Кавказском заповеднике, например, из 1101 взрослой особи этого вида, по данным В. П. Теплова (1954), самцов было 48%, а среди новорожденных свиней самцы составляли здесь лишь 31%. Преобладание самок среди новорожденных диких свиней с ссылкой на ряд источников отмечают также В. Г. Гептнер и его соавторы, и по оригинальным материалам исследователи диких кабанов в национальном парке Рухуна в Шри-Ланка (Santiapillai, Chambers, 1980). По данным Сантиапилла и Чамберса, среди новорожденных поросят самцов бывает в среднем 49,5%, но гибнут особи мужского пола в значительно бóльшем числе, и среди 304 взрослых свиней, учтенных в национальном парке в 1979—1980 гг., самцов было лишь 81, т. е. около 27%. По данным Г. Ф. Бромлея (1961), изучавшего биологию кабана в Уссурийском крае, самцы и самки у этого животного рождаются примерно с одинаковой частотой, во всяком случае на Дальнем Востоке.

Не вполне однородны и сведения о смертности диких свиней разного пола. В. Г. Гептнер с соавторами утверждают, что в раннем возрасте самки диких свиней погибают в большем числе, чем самцы, и в результате среди взрослых животных соотношение полов почти выравнивается, однако А. Паркс (Parkes, 1926) приводит прямо противоположные данные.

По-видимому, эти материалы свидетельствуют о некоторой, а может быть и о значительной изменчивости в темпах отмирания свиней разного пола по годам, периодам их жизненного цикла, регионам и биотопам. На Кавказе, например, самки свиней чаще гибнут от хищников, а самцы — от инфекционных заболеваний (Теплов, 1954). У домашних свиней соотношение полов при рождении заметно различается в разных хозяйствах и изменяется иногда в довольно широких пределах по годам в каждом из хозяйств (табл. 22).

Таблица 22. Вторичное соотношение полов у домашних свиней

Порода	Хозяйство	Год	Число новорожденных	Самцы, %	Источник информации
Разнопородные	—	—	—	52	Шимкевич (1917)
	—	—	—	51	Сахаров (1924)
	Совхоз «Волго-Дон» Волгоградской обл.	1957	328	47±2,76	Наши данные
		1958	379	53±2,56	Тот же
	—	—	—	60 (по эмбрионам)	Parkes (1926)
Крупная	Совхоз «Федоровское»	1950	202	47±3,51	Мамзина (1953)
	Племсовхоз «Венци	1951	140	49±4,22	Тот же
	Зари» Краснодарского края и свиноферма Ин-та животноводства УССР	1948–1952	16 697	51,2±57,5	Смирнов и Лысенко (1957)
—					
Беркшир	Совхоз «Федоровское»	1950	210	46,5±3,44	Мамзина (1953)
		1951	55	43,6±6,68	Тот же
Ландрос	То же	1950	317	55±2,79	»
		1951	247	51,2±2,18	»
Брейтовская	»	1950	133	47,6±4,33	»
»	»	1951	60	43,5±6,4	»
Разнопородные	Югославия	—	12 205	50,74±52,99	Jlančič (1968)
	»	—	—	52	Хатт (1969)
Йоркшир	Опытная станция	1922	От 17 606 маток		Нисида Синти и др. (1969)
	Таканава (Япония)	1967		52	
Ланрис	»	1967	От 1813 маток		

Некоторые из упомянутых авторов обращают внимание на зависимость вторичного полового состава у свиней от возраста родителей (смотри ниже), в отдельных случаях от сезона года (Нисида Синти с соавторами, у беркширских свиней) и от величины пометов. Последняя зависимость уже отмечалась нами в отношении некоторых других видов млекопитающих.

У оленей, как правило, в третичном соотношении полов также преобладают в числе самки, хотя разница относительного числа самцов и самок у каждого вида колеблется в зависимости от конкретных условий года, биотопа и особенностей биологии вида. У косули (Capreolus capreolus), судя по многолетним наблюдениям в Беловежской пуще, Ильменском и Крымском заповедниках, численное соотношение полов среди взрослых животных складывается в пользу самок, составляющих в среднем 54—68% этой возрастной группы. Но при рождении, как и у большинства других оленей, самцы, по данным ряда авторов, несколько преобладают (Гептнер и др., 1961). По результатам учетов косуль в Чехии, Моравии и Словакии в 1959—1971 гг. из 590 взрослых и полувзрослых животных самок было больше, чем самцов, на 18%, но среди эмбрионов у нескольких десятков самок в числе преобладали особи мужского пола (Novákova, Hanzl, 1973). В Швеции, по многолетним данным (1948—1969 гг.), среди нескольких сотен обследованных самок эмбрионов мужского пола было 58,9%, но уже среди телят и первогодков самцы составляли лишь 44,4% этой возрастной группы животных (Borg, 1970). Колебания этих показателей по годам были незначительными.

Наблюдения за размножением косули, осуществлявшиеся в Баварии в течение 6 лет (1971—1977 гг.) как в условиях вольерного содержания, так и в природе, показали, что существует зависимость между условиями жизни животных перед гоном, во время гона и половым составом потомства. При хорошей обеспеченности косуль кормами в указанные периоды среди новорожденных преобладают в числе самки, причем иногда значительно. В плохих условиях соотношение полов в потомстве бывает противоположным (Ellenberg, 1978). Последнее явление аналогично преобладанию в пометах особей мужского пола у грызунов в периоды падения их численности, если при этом часть особей сохраняет еще способность к размножению (см. выше).

У пятнистого оленя (Cervus nippon) в Судзухинском заповеднике из 270 взрослых животных во время учета их численности самок оказалось 216, или 80%, а примерно в то же время в Окском заповеднике самки в третичном соотношении полов составляли 67%. Однако среди эмбрионов перед рождением и среди новорожденных число самцов заметно превосходит число самок, составляя в среднем почти 75% всего приплода (Гептнер и др., 1961). В Хоперском заповеднике при численности пятнистых оленей от 500 до 1000 голов самцы старше 2 лет составляют 18% популяции, а самки того же возраста около 40% (Козневский, 1974). В акклиматизированной на территории Азербайджана в 1952 г. популяции оленей этого вида среди 180 особей в 1980 г. взрослых самцов было 29,4%, взрослых самок 50% (Алекперов, Кулиев, 1982).

У благородных оленей (C. elaphus) также происходят изменения полового состава по возрастным группам, но среди взрослых животных опять-таки устойчиво преобладают в числе самки (табл. 23). Существенное преобладание в числе самок среди взрослых изюбрей и маралов на Сихотэ-Алине, в лесах Джунгарского Алатау и в Туве отмечают соответственно С. П. Кучеренко (1970), В. И. Филь (1970) и М. Н. Смирнов (1982). Но во вторичном соотношении полов у этого вида оленей в среднем самцов и самок бывает примерно поровну с постоянными колебаниями в соотношении числа самцов и самок по годам и популяциям (Krönung, Vorreyer, 1957; Lowe, 1969; Кучеренко, 1970; Blaxter, Hamilton, 1980). Например, по данным Кронунга, из 864 эмбрионов, исследованных в Австрии и Германии в 1939—1942 гг., особей мужского пола оказалось 437, или 50,6%, с небольшими колебаниями по годам. При определении пола у 1381 новорожденного оленя самцов оказалось лишь 46,6%, причем автор отмечает влияние возраста родителей на половой состав телят (Lowe, 1969).

По данным С. П. Кучеренко, на Сихотэ-Алине у изюбрей рождается примерно одинаковое число телочек и бычков, а у благородных европейских оленей в Шотландии (северная часть о-ва Рам) самцы среди новорожденных в 1971—1976 гг. составляли 53,5% (около 200 отелов) (Guinness et al., 1978). Повышенную гибель самцов маралов от естественных причин на Алтае и в Туве, особенно при ухудшении условий существования популяции, отмечают Г. Г. Собанский (1979) и М. Н. Смирнов (1982).

Таблица 23. Третичное соотношение полов у благородных оленей

Район исследования	Годы	Самцы, %	Источник информации
Беловежская пуща	1945–1949	45	Гептнер и др. (1961)
Воронежский заповедник	1941–1953	38,5	Тот же
	1955	36	»
Крымский заповедник	1945–1950	38,5	»
Кавказский заповедник	1927–1935	37–20	»
Боржомский заповедник	до 1946	23,6	»
Закатальский заповедник	1953	21,3	»
Сихотэ-Алинский заповедник	1936–1941	25	»
Большехехцирский заповедник		49	Казаринов (1968)
Калининградская обл.	1974–1976	24	Беляков и др. (1978)
Шотландия, о-в Скарба	1974	38,8	Mitchell, Crisp (1981)

У американских оленей, по имеющимся литературным сведениям, среди взрослых животных самки также преобладают в числе. Например, в неотстреливаемой в течение многих лет популяции североамериканских вапити (Cervus elaphus amer.) в Скалистых горах среди нескольких сотен животных лишь 21,5% взрослых особей составляют самцы (Cowan, 1950). Рождается же, как правило, и у этого оленя самцов больше, чем самок (табл. 24).

У чернохвостого оленя (Odocoileus hemionus) в штате Юта (США) зимой 1959/60 г. насчитывалось около 18 000 животных, самцов среди взрослых зверей было лишь 27–30% (Richens, 1967). Во вторичном же соотношении полов у этого вида оленей или слегка преобладают в числе самцы (Salwasser et al., 1978), или число самцов и самок бывает примерно одинаковым (Hudson, 1959). Шалвассер на основании исследования значительного числа самок чернохвостого оленя в 1971–1975 гг. в горах Сьерра-Невада (Калифорния, США) показал, что среди эмбрионов имеет место довольно стабильное и статистически достоверное преобладание особей мужского пола (в среднем 53%). В результате определения пола у эмбрионов чернохвостого оленя в 1955–1956 гг. на территории бизоньего заказника в штате Монтана, оказалось, что число мужских и женских особей во вторичном соотно-

Таблица 24. Вторичное соотношение полов у североамериканских вапити (по анализу пола эмбрионов)

Район исследования	Годы	Число особей	Самцы, %	Источник информации
Скалистые горы	–	–	53	Cowan (1950)
Штат Вайоминг	1935–1936	2790	50,2±0,95	Murie (1957)
Йеллоустонский парк	1943	130	52,3±4,38	Тот же

шении полов отличается лишь несущественно. Анализ 1408 эмбрионов этих оленей на западе США показал, что в среднем на долю самцов приходится 51–52% от общего числа потомков непосредственно перед их рождением, но показатель этот несколько варьирует по годам (Robinette et al., 1957).

У белохвостых оленей (O. virginianus) разница между числом новорожденных самцов и самок бывает, по-видимому, более значительной, чем у видов оленей, упомянутых выше. Так, среди новорожденных белохвостых оленей в штате Джорджия в 1950–1965 гг. самцы составляли в среднем и довольно стабильно 80% (Hesselton et al., 1965; Downing, 1965), а в охотничьи сезоны 1940 и 1950 гг. по 10 штатам США среди телят этого вида на долю самцов приходилось 52% (Clarke, Severinghaus, 1979). В то же время в третичном соотношении полов и у этого вида оленей в числе постоянно преобладают самки. Там же, в Джорджии, среди оленей старше 1,5 лет самцов было в среднем 44% (Downing, 1965), в заказнике Уэлдер (Штат Техас) при учете оленей с самолета на 155 маршрутах среди 24 142 животных, учтенных в 1961–1963 гг., самцов зарегистрировано 28,1% с небольшими колебаниями по годам и сезонам; в Южной Каролине среди 5 тыс. оленей этого вида, добытых в течение 1965–1971 гг. на двух смежных и несколько различных в биотопическом отношении участках, самцы составляли 36,6 и 48,9%, причем численное преобладание самок на обоих участках сохранялось постоянно (Dapson et al., 1979).

Из всех видов оленей половой состав популяций и его динамика наиболее полно изучены, пожалуй, у лося (Alces alces). Сводные материалы по половому составу взрослых лосей разных популяций, по данным ряда авторов, представлены в табл. 25. Судя по материалам табли-

Таблица 25. Третичное соотношение полов у лося

Район исследования	Годы	Число взрослых особей	Самцы среди взрослых животных, %	Источник информации
Печоро-Илычский заповедник	1938	2617	52±0,98	Теплов (1951)
	1948	2330	52±1,04	Жарков (1952; цит. по: Гептнер и др., 1961)
Тот же	1958–1959		50	Язан (1961)
Бузулукский бор	–	133	55±4,3	Кнорре (1954)
Приокско-Террасный заповедник	1953	24	38±9,9	Александрова (1957)
	1954	53	47±6,86	
	1955	44	41±6,86	Тот же
Литовская ССР	–	–	42	» Бергас, цит. по: Гептнер и др. (1961)
Латвийская ССР	–	980	40±1,56	Северцев (1941)
Ивановская обл.	1943	–	39	Данилов (1949)
Рязанская обл.	1943	–	39	Тот же
Московская обл.	1943	–	40	»
Горьковская обл.	1943	–	42	»
Кировская обл.	1943	–	43	»
Калининская обл.	1943	–	44	»
Удмуртская АССР	1943	–	44	»
Пермская обл.	1943	–	44	»
Челябинская обл.	1943	–	45	»
Костромской заповедник	1943	–	44	Данилов (1949)
Карельская АССР	1958	–	48,6	Ивантер (1969)
	1964	–	43,5	Тот же
Ленинградская обл. (встречи)	1963–1968	570	52,1	Тимофеева (1974)
Ленинградская обл. (отстрел)	1963	13 950	55,6	Тот же
	1964		55,6	»
	1965		55,3	»
	1966		55,1	»
	1967		55,9	»
	1968		55,5	»
Норвегия	1968–1974	47 605	58	Haagenrud, Lordahl (1979)
Калининская обл.	1976	2 000	47,6	Романов, Беляков (1980)
Дальний Восток	–	–	45,4	Кучеренко (1981)

цы, у лося не наблюдается такого постоянного преобладания самок среди взрослых особей, как у других видов оленей. Возможно, что это следствие менее резко выраженной полигамии данного вида. Тем не менее и у лося самки чаще преобладают в числе в третичном соотношении полов, в том числе и в неопромышленных популяциях, например в заповедниках, заказниках и национальных парках. В таблице, например, самцы преобладают в числе лишь в 12 случаях из 34, и еще в одном случае число самцов и самок одинаково. Кроме того, повышенное число самцов в выборках добытых животных нередко объясняется преимущественной добычей особей мужского пола (Тимофеева, 1974; Червонный, 1980). Однако вряд ли верно объяснять численное преобладание самок среди взрослых особей в популяциях только повышенным изъятием из них самцов, как это пытаются делать некоторые исследователи.

Более того, в некоторых случаях достоверно показано, что добыча самок оленей как в абсолютных показателях, так и в процентах может быть больше, чем добыча самцов (Смирнов, 1982). Вероятно, что такая ситуация может быть и у лося. Естественная гибель самок лося также иногда может превышать смертность самцов (Haagenrud, Lordahl, 1979). Несомненно лишь то, что третичный половой состав лосей варьирует в разных регионах в довольно широких пределах, хотя в каждой из популяций по годам, как правило, изменяется незначительно. Значительны у этого вида оленей колебания и вторичного соотношения полов. В Печоро-Илычском заповеднике, например, В. П. Тепловым (1954) был определен пол у 40 новорожденных лосят. Самцов среди них оказалось 62%. Через несколько лет в Печоро-Илычской тайге половой состав лосей исследовал Ю. П. Язан (1961). При определении пола этим автором у 68 эмбрионов число самцов и самок в среднем оказалось одинаковым. Хотя по годам вторичное соотношение полов по этим данным изменялось от 43,6 до 56,5% самцов, различия эти, однако, не достигали статистически достоверных величин в связи с недостаточным объемом материала.

Ю. П. Язан считает, кроме того, что в годы, благоприятные для лося, у него рождается несколько больше самок, а в неблагоприятные — самцов. По мнению указанного исследователя, имеет место и зависимость между возрастом самок и половым составом их потомства.

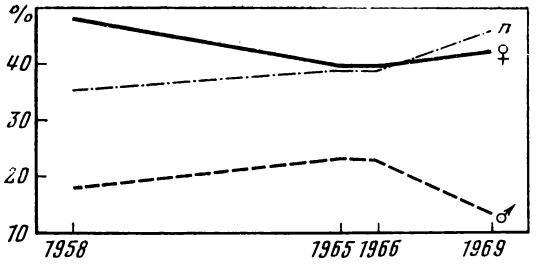


Рис. 5. Изменения половой структуры (в %) взрослых и относительного количества молодняка (n) диких северных оленей на п-ве Таймыр

Разное число самцов и самок среди молодняка лося в Печоро-Илычском заповеднике наблюдал также Е. А. Кнорре (1959). По данным Е. К. Тимофеевой (1974), исследовавшей 60 эмбрионов лося в Ленинградской области, особи мужского пола составляли 55,7%.

У дикого северного оленя (Rangifer tarandus) среди взрослых животных самок постоянно бывает больше, чем самцов. Так, в Лапландском заповеднике в стадах северного оленя во взрослой части популяции самцов бывает лишь 17—26%, а на о-ве Белом в Карском море — 21% (Гептнер и др., 1961). В Канаде, в провинции Саскачеван, на основании учета здесь всего поголовья арктических карибу в течение 1957—1958 гг. было установлено, что среди взрослых животных самцы составляют лишь 39% (Kelsall, 1960).

Интересные материалы получены в результате многолетнего изучения рядом исследователей полового состава самой большой в СССР таймырской популяции дикого северного оленя. По данным абсолютного авиаучета в 1966 г. эта популяция (или совокупность популяций на п-ве Таймыр) достигала численности в 333 тыс. голов (Павлов и др., 1971). Динамика полового и возрастного состава оленей на п-ве Таймыр приводится на рис. 5.

Несмотря на довольно существенные хронологические колебания в третичном соотношении полов у оленей на Таймыре, преобладание самок в числе сохраняется постоянно и весьма значительно. Так же выглядит соотношение полов среди взрослых диких северных оленей на территории Якутской АССР. По данным авиаучетов в 1963—1965 гг. и 1975 г. это соотношение колебалось здесь

от 10 : 20 до 10 : 30. В неопромышлявшейся индигиросундунской популяции на 1 самца приходилось в среднем 2,3 самки. Увеличение численности оленей в Якутии за указанные 10 лет до 181 тыс. голов, т. е. почти в 2 раза, не отразилось существенно на соотношении полов среди взрослых животных, хотя и наблюдались некоторые колебания этого показателя по годам. Поскольку указанное выше соотношение полов обеспечивает нормальное размножение и рост численности популяции, его можно рассматривать как близкое к оптимальному для местных условий (Мордосов, Сантаев, 1979).

Почти точно такое же соотношение полов наблюдалось во взрослой части популяции одичавших северных оленей на о-ве Врангеля, где они также не промышлялись — на 1 взрослого самца при общем числе 3400 зверей приходилось 2,8—3 самки (Новиков, 1980). Соотношение же полов при рождении у этого вида оленей, судя по одомашненным животным, обычно близко к единице, чаще с небольшим преобладанием самцов (Гептнер и др., 1961). Такие же материалы были получены при изучении размножения дикого арктического карибу в 1957—1958 гг. в Канаде, в провинции Саскачеван. Но уже через 3—4 месяца самцов остается, как правило, не более 40%, что убедительно свидетельствует о более интенсивном отмирании животных мужского пола (Kelsall, 1960). О. И. Семенов-Тян-Шаньский (1977), основываясь на всей совокупности материалов по численности и возрастному составу северного оленя в СССР, приходит к выводу, что самцы у этих животных отмирают в 2 раза интенсивнее самок, чем и объясняется значительное преобладание последних среди взрослых оленей. Старые же самцы, по мнению указанного автора, погибают в 16 раз чаще самок того же возраста. О преимущественном отмирании самцов с возрастом в популяциях дикого северного оленя свидетельствуют наблюдения в Якутии многих авторов. По данным И. И. Мордосова и В. Г. Сантаева, среди молодняка оленей в числе, как правило, преобладают самцы, в среднем как 1,5 : 1. Преимущественная гибель самцов всех возрастных групп от воздействия неблагоприятных условий существования и еще более повышенная гибель взрослых самцов во время гона наблюдаются у большинства видов оленей. Лишь от хищников самки иногда погибают в большем числе, чем самцы. Так, из 164 косуль, задранных рысями и волками в течение ряда лет в Карпатах, Моравских Баскидах, в Швеции, Воронежском и

Сихотэ-Алинском заповедниках, самок было в 2 раза больше, чем самцов, а из 207 благородных оленей, погибших в этих же местах от волков за период исследования, самок оказалось в 8 раз больше (Bubenik, 1967). По данным Бубеника, гибель самцов оленей от хищников значительно возрастает в суровые зимы и при бескормице, когда истощенные гоном самцы становятся более доступными в первую очередь для волков. Самцы оленей вообще, по-видимому, хуже переносят бескормицу, особенно в условиях низких температур зимой. Так, из 160 благородных оленей, погибших в Воронежском заповеднике в суровую зиму 1955/56 г., 35% составляли взрослые самцы и лишь 15% взрослые самки. Остальное поголовье павших животных приходилось на молодняк, среди которого особей обоих полов было примерно одинаковое количество (Жарков, 1957). Но о-ве Бирючьем в холодную и малокормную зиму 1953/54 г. погибло 33 благородных оленя, или 18% поголовья, в том числе взрослых самцов 14 и только 7 взрослых самок (Ишунин, 1956). На преимущественную гибель самцов косули и благородного оленя в неблагоприятные зимы указывают В. Г. Гептнер и его соавторы (1961) и ряд других исследователей.

В. Л. Робинет с соавторами (Robinette et al., 1957), исследовавшие на большом материале смертность чернохвостого оленя на западе США, установили, что самцы у этого вида погибают заметно в большем числе, чем самки, во всех возрастных группах, и даже эмбрионы мужского пола при неблагоприятных условиях резорбируются чаще, чем женского. Однако имеются материалы и противоположного характера. Из 560 белохвостых оленей, например павших от истощения в штате Нью-Йорк в 1957—1966 гг., взрослых самцов было 21 особь и молодых самцов 208, т. е. всего около 40% погибших животных. Самок же пало за это же время 64 взрослых особей и 268 молодых (Hasselton et al., 1965).

Все эти материалы в совокупности свидетельствуют о том, что половая структура популяций у каждого вида оленей изменчива во времени, имеет видоспецифический характер и варьирует в разных частях видового ареала. Но при этом среди взрослых особей почти всегда преобладают самки, а среди новорожденных чаще самцы, хотя у некоторых видов оленей среднее вторичное соотношение полов близко к единице с колебаниями в обе стороны в зависимости от конкретных условий существования, а возможно и состава стада. Самцы у оленей обычно отмирают

интенсивнее самок во всех возрастных группах, особенно при возникновении неблагоприятных условий существования популяции, хотя в отдельных случаях гибель самок, по-видимому, может быть большей, чем самцов. В большей степени, например, страдают самки иногда от деятельности хищников. Преимущественная гибель самок оленей от хищников объясняется тем, что они составляют бóльшую часть взрослых животных и нередко превосходят в числе молодых особей в популяции. Естественно, что животные наиболее многочисленной группы в составе популяций чаще становятся объектом охоты хищников.

У антилоп, так же как и у большинства оленей, среди взрослых животных самки постоянно и иногда значительно преобладают. Так, по свидетельству А. А. Слудского, у джейранов (Gazella subgutturosa) самцы во взрослой части популяции обычно составляют около 20%, но в резко неблагоприятные годы, например после джута, число самцов в результате их преимущественной гибели падает до 3—5,5% (Гептнер и др., 1961).

В стадах сайгака (Saiga tatarica) в калмыцких степях в декабре 1957 — январе 1958 г. из 1832 учтенных взрослых животных самцов было 509, а самок 1823. В мае-июне 1959 г. в этих же местах учтено 146 взрослых самцов и 564 взрослые самки. Т. е. в 1958 г. самцы составляли 27,8% всех взрослых животных, а в 1959 г.— 20,6% (Банников и др., 1961). Аналогичное и даже большее преобладание в числе взрослых самок в стадах сайгака, с некоторыми колебаниями этого показателя по годам, наблюдали в Казахстане А. А. Слудский (1955), в Нижнем Поволжье Т. А. Адольф (1954), на о-ве Барсакельмес В. Л. Рашек (1965) и другие исследователи. По данным А. А. Слудского, например, после суровых зим доля взрослых самцов в популяциях самцов сайгака падает до 3—5%. Лишь в отдельных случаях число самцов и самок взрослых сайгаков приближается к единице (зимой 1954/55 г. и весной 1955 г. в восточной части у стюрта, по данным А. Мамбетжумаева, 1966).

Вторичное соотношение полов у сайгака приводится в табл. 26. Судя по цифрам этой таблицы, полученным на достаточно массовом материале разными исследователями в разных частях ареала вида, можно считать, что у сайгака в среднем самцов рождается несколько больше, чем самок, с вариациями по годам и местам обитания. Отмирание же самцов сайгака, по общему мнению многих исследователей, происходит гораздо интенсивнее, чем от-

Таблица 26. Вторичное соотношение полов у сайгака

Район исследования	Год	Число особей	Самцы, %	Источник информации
Калмыцкая АССР	1957	3905 новорожденных	50,0±0,8	Банников (1958)
Тот же	1958	10 165 новорожденных	52,3±0,49	Фандеев (1957, 1959)
Бетпак-Дала	1957	99 эмбрионов	51,5±5,02	Чагиров, Литвинова (1960)
Плато Устюрт	1966	Сеголетки	64	Мамбетжумаев (1966)

мирание самок, но разница эта проявляется главным образом у полувзрослых и взрослых особей. Особенно большой бывает гибель самцов названных возрастных групп во время гона, засух и в суровые зимы (Лавровский, 1950; Адольф, 1954; Слудский, 1955; Банников и др., 1961; Рашек, 1963, 1965). Принимая во внимание резко выраженную полигамию сайгаков, можно не без основания полагать, что большая смертность самцов у этого вида парнопалых полезна для популяции, так как повышает интенсивность естественного отбора и служит средством регуляции напряженности внутрипопуляционных отношений, а в резко неблагоприятных условиях и в какой-то мере — средством «рационализации» в расходовании кормовых ресурсов и воды.

У некоторых других южных антилоп самки, по-видимому, преобладают во вторичном соотношении полов. К сожалению, материалы, которыми располагали по этой группе парнокопытных, очень ограниченны. Так, у 58 беременных самок чернопятой антилопы (Aepyceros melampus) при вскрытии было обнаружено 25 эмбрионов мужского пола (42%) и 34 — женского (A. Massmen, H. Massmen, 1962). Из 259 антилоп гильнау (Boselaphus tragocamelus), родившихся в Аскании-Нова с 1893 по 1958 г., самцов было 45,4% (Слесь, 1963). У антилопы куду (Tragelophus strepsiceros) в Трансваале самцы среди взрослых животных составляли в 1972—1974 гг. 35,4% (Underwood, 1978).

У бубала Свейна (Alcelaphus buselaphus) к югу от Аддис-Абебы среди 289 особей, учтенных с ноября 1975 по февраль 1976 г., во взрослой части популяции один самец приходился на 1,68 самок, а среди неполовозрелых

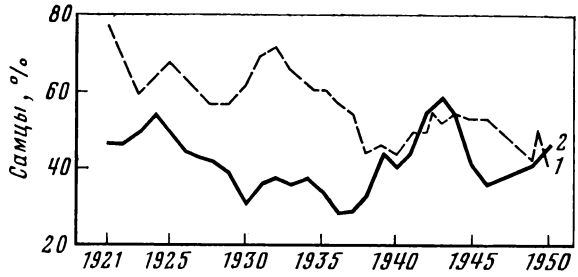


Рис. 6. Динамика полового состава взрослых зубров кавказской (*1*) и беловежской (*2*) популяций (Заблоцкий, 1957)

животных это соотношение было 1 : 2,6 (Lewis, Wilson, 1979). У антилопы гарны (Antilopa cervicarpa) в национальном парке штата Гуджарат (Индия) в мае 1977 г. из 1493 взрослых животных самцов было лишь 369, т. е. 1 самец на 3 самки. Однако оптимальным для размножения и выживания животных этого вида специалисты считают соотношение полов среди взрослых особей 10 : 600 (Rashid, 1978).

Таким образом, динамика полового состава антилоп имеет, по-видимому, существенную видовую специфику, но, как правило, самки среди взрослых животных значительно преобладают. У представителя семейства быков среди взрослых животных самцов в среднем, так же как и у оленей, бывает обычно несколько меньше, чем самок. Но численное преобладание особей женского пола у этих животных невелико, а иногда бывает и обратное соотношение полов.

Так, в Беловежской пуще в 1909 г. самцов зубров (Bison bonasus) в возрасте 3 лет и старше было 256, или 43,8%, всех животных этого возраста. К 1914 г. эта цифра упала до 231, и самцов оказалось лишь 40% всех взрослых особей. Принимая во внимание, что официальной охоты на зубров в пуще в эти годы почти не было, а браконьерам всегда легче убить самку, чем самца, нельзя объяснить происшедшие за 5 лет изменения в половом составе зубров выборочным уничтожением самцов людьми. Видимо, наблюдалась бóльшая естественная гибель самцов. О более интенсивном отмирании самцов зубров в условиях загонного содержания свидетельствуют и многолетние наблюдения М. А. Заблоцкого (1957). По данным этого автора, продолжительность жизни зубров-сам-

цов не превышает 16—22 лет, тогда как самки в тех же условиях живут 22—27 лет. В целом третичное соотношение полов у зубров может, во-первых, довольно заметно изменяться с годами в каждой популяции, а, во-вторых, бывает существенно разным в хорографическом аспекте. М. А. Заблоцкий (1957) изучил половой состав зубров и его изменения с 1921 по 1954 г. в беловежской и кавказской популяциях. Эти материалы приводятся на рис. 6. Хотя статистическая достоверность изменений третичного полового состава зубров указанных популяций по годам не всегда достаточна из-за небольшой численности животных, не вызывает сомнения, во-первых, что относительное число самцов в кавказской популяции в среднем находилось в течение 30 лет на заметно более высоком уровне, чем в Беловежской пуще, хотя с 1938 г., когда общая численность зубров на Кавказе выросла выше 50 голов, число особей того и другого пола примерно уравнялось. Во-вторых, в обеих популяциях наблюдались существенные колебания полового состава взрослых животных по годам, в Беловежской пуще вокруг среднего уровня, составляющего 42% самцов, а в кавказской — с тенденцией к снижению процента самцов по мере роста популяции от 12 зубров в 1923 г. до 92 в 1951 г.

Так же непостоянно, по-видимому, и вторичное соотношение полов у этого вида парнокопытных (табл. 27).

Таблица 27. Вторичное соотношение полов у зубров

Место исследования	Число телят	Самцы, %	Источник информации
Кавказский заповедник	125	52,8±4,47	Калугин (1958)
Беловежская пуща и Приокско-Террасный заповедник	48	43,8±7,16	Заблоцкий (1957)
Англия	25	40,0±9,79	То же
	Зоопарки		
Амстердам, Шерборн, Франкфурт (ФРГ)	35	51,4±8,45	»
Лейпциг, Гамбург,	31	54,8±8,94	»
Бойтценбург (ГДР)	41	46,3±7,79	»
Берлин	46	60,9±7,2	

Принимая во внимание небольшое в каждом случае число отелов и невысокий уровень достоверности различий в чис-

ле телят мужского и женского пола, можно полагать, что в среднем у зубров самцы и самочки рождаются примерно с одинаковой частотой с некоторыми колебаниями в обе стороны от средних показателей. По мнению Л. Н. Корочкиной (1968), изучавшей размножение зубров в Беловежской пуще в 1952—1965 гг. и проанализировавшей родословные книги зубров пущи с 1946 по 1961 г., на половой состав приплода заметно влияют условия года и содержания животных. В неблагоприятные для зубров годы процент самцов в приплоде увеличивается. М. А. Заблоцкий, кроме того, обращает внимание на зависимость полового состава телят у зубров от возраста родителей.

Примерно так же, как у зубра, выглядит половой состав популяций и у других видов этого семейства. По наблюдениям Мак Хью (McHugh, 1959), например, у американского бизона (Bison bison) среди 1465 телят, родившихся в течение нескольких лет, бычки составляли 50,4%, но по годам число самцов среди новорожденных изменилось от 42 до 57%.

У болотного буйвола (Bubalus depressicornus) в Малайзии в 1954—1957 гг. был изучен половой состав 97 107 новорожденных телят, среди которых самцы составляли 50,3%, но по годам, как и у бизонов, доля мужского пола статистически достоверно изменялась в обе стороны от среднего в пределах 20% (Fischer, 1966). Примерно то же самое наблюдалось в отелах болотного буйвола на пяти фермах в Индии в течение 20 лет. В 10 363 отелах от 3096 самок бычки составляли в среднем 53,74% со статистически значимыми колебаниями по годам и на разных фермах в пределах 7—9% как в сторону преобладания самцов, так и потомков женского пола (Coswami, Naer, 1968). По данным Ф. Хатта (1969), у зебовидных коров рождается в среднем 51% бычков. Но наиболее многочисленные и точные материалы по вторичному соотношению полов у этой группы млекопитающих получены в процессе изучения размножения крупного рогатого скота европейских пород. Еще в 20-е годы В. М. Шимкевич (1917) и Г. П. Сахаров (1924) писали, что в среднем у крупного рогатого скота рождается 51,1—51,7% бычков. Среди нескольких тысяч телят, родившихся в Финляндии в 1946—1955 гг., бычков было 51,4%, однако по годам доля потомков мужского пола статистически колебалась от 46,6 в 1952 г. до 57,1% в 1954 г. (Suvenvuo, 1957).

К. М. Лютиков (1935) обратил внимание на то, что у крупного рогатого скота разных пород в одинаковых усло-

виях содержания и в пределах одной породы, но в разных хозяйствах и в разные годы вторичное соотношение полов бывает разным. Этим автором на большом материале было показано, что в тимирязевском стаде швидского скота бычки в отелах составляли в среднем 55%, а в кинельском стаде этой же породы — 51,8%. У бестужевского скота в усольском стаде бычков рождалось 54%, в аненнском стаде того же породного состава — 50, а в безенчукском лишь 47,3% бычков. Аналогичные показатели вторичного полового состава у крупного рогатого скота разных пород (44—52%) бычков в разные годы и в разных хозяйствах приводит Хатт (1969). Еще бóльшие колебания в составе приплода крупного рогатого скота по годам мы наблюдали в одном из стад симментальской и остфризской пород совхоза «Волго-Дон» Волгоградской области в 1957—1959 гг. (табл. 28).

Содержались животные в течение всех трех лет и до этого в одних и тех же помещениях по 100—104 особи в коровнике. Выпас проводился ежегодно с начала мая по сентябрь на одних и тех же последовательно сменявшихся пастбищах и культурах. Одинаковой в течение трех лет была подкормка животных концентратами в летний период. Оплодотворение коров производилось весь период наблюдения путем естественного покрытия с использованием одних и тех же быков.

Таблица 28. Вторичное соотношение полов у крупного рогатого скота в совхозе «Волго-Дон»

Год	Число новорожденных	Самцы, %
1957	157	24,2±3,47
1958	155	41,2±3,95
1959	196	53,9±3,56

Однако в стойловый период кормление коров и быков-производителей в 1957 г. было более обильным, чем в 1958 и 1959 гг. В 1957 г. животные получили в 1,5—2 раза больше силоса и сена при одинаковом количестве концентратов и комбикормов. Отличался по годам и возрастной состав стада как коров, так и производителей. Суммируя приведенные материалы, можно констатировать, что у быков наблюдаются относительно небольшие колебания полового состава как среди взрослых особей диких видов, так и среди новорожденных и у диких и у домашних животных. При этом в третичном соотношении полов у диких быков чаще, хотя и незначительно, преобладают в числе самки, особенно среди наиболее старых особей. Однако встречается и противоположное соотношение по-

лов, в частности в малочисленных и охраняемых популяциях зубров. Вторичное соотношение полов у этой группы млекопитающих также колеблется в обе стороны от единицы и иногда даже в большей степени, чем соотношение полов среди взрослых животных. Вариации в соотношении полов среди новорожденных в относительно широких пределах наблюдаются и у крупного рогатого скота. Вероятные причины колебаний вторичного соотношения полов у сельскохозяйственных животных — условия их содержания и возрастной состав.

В популяциях диких быков самцы, как правило, отмирают интенсивнее самок. Материалы по другим видам диких парнокопытных крайне фрагментарны. У серн (Rupicapra rupicapra) на Кавказе, например, при очень невысокой плотности и численности популяций, по данным А. Д. Капанадзе (1970, 1978), среди взрослых животных в числе преобладают самцы. Из 132 серн взрослых самцов, указанных исследователем, было учтено 49, а самок 32,19 (неполовозрелые сеголетки и 32 новорожденных). К сожалению, вторичное соотношение полов в данном случае не исследовалось, а статистическая достоверность наблюдаемых различий недостаточна. Совершенно иное соотношение полов у серн наблюдал в течение 1964—1966 гг. в Швейцарских Альпах А. Кремер (Krämer, 1969). В заказнике на площади в 2040 га взрослые самцы составляли лишь 20% популяции, самки 37, сеголетки 18 и новорожденные обоего пола 25%. В данном случае устойчиво преобладали самки. Вторичное соотношение полов не исследовалось и в этом случае. Еще более скудны сведения о половом составе популяции у горала (Nemorhaedus goral). По-видимому, взрослых самок у этого животного бывает больше, чем самцов. По данным Г. Ф. Бромлея, например, на одного взрослого самца, как правило, приходится от 1,3 до 2,3 самок (1965).

У восточно-кавказского тура (Capra cylindricornis) в высокогорных районах Дагестана из 7856 учтенных особей взрослые самцы составляли 27,6, самки 44,7 и молодняк 27,7% (Абдурахманов, 1979). В охраняемых популяциях этого животного при крайне ограниченных масштабах его добычи значительное численное преобладание самок среди взрослых животных вряд ли можно в полной мере объяснить стремлением охотников добыть более крупных рогачей.

У сибирского горного козла (Capra sibirica) среди взрослых животных, как правило, также в числе преоб-

ладают самки. В Джунгарском Алатау, например, по многолетним данным самцы составляли 30% от числа взрослых животных (Савинов, 1962), на Восточном Памире 40,5—42,5% (Гептнер и др., 1961), а в резервате Хушир в Монгольском Алтае из 1000 обитающих там козлов летом самцы составляют 21, самки 45 и козлята 34%, а зимой соответственно 21,46 и 33%. Таким образом, среди взрослых животных самцов в резервате бывает 31—32%. Так, среди новорожденных козерогов самцы, по наблюдениям Е. В. Савинова, составляют 54,2%, а в отдельные годы даже 62%, указанная доля самцов среди взрослой части популяции свидетельствует о большей гибели особей мужского пола с возрастом в сравнении с самками.

Известно, что козерогам значительный урон наносят хищники: волк, ирбис, крупные орлы. При этом их добычей из взрослых животных чаще всего становятся старые самцы 4—5 лет, ослабевшие после гона и плохо переносящие трудности зимнего периода или засухи (Гептнер и др., 1961). Видимо, в условиях гор ослабевшего тяжелого козла хищники догоняют легче, чем имеющих меньший вес, хотя и более многочисленных самок.

У домашних коз число самцов среди новорожденных также превышает число самок. Анализ племенных записей по 9 тыс. зааненнских коз показал, например, что самцы в приплоде коз этой породы составляют в среднем и с небольшими колебаниями 65,8% (Buechi, 1957).

У диких баранов (Ovis ammon) третичное соотношение полов складывается, как правило, тоже в пользу самок. В значительной мере это является, видимо, следствием избирательной гибели самцов от хищников так же, как и у козлов. О. В. Егоров (цит. по: Гептнер, 1961) констатирует, что в некоторых районах Западного Памира в отдельные зимы только от волков погибает до 20% поголовья архаров, и при этом в первую очередь жертвами хищников становятся взрослые самцы. Истощенные после гона обладатели тяжелых рогов не в состоянии развивать скорость бега более 45—50 км/ч, тогда как более легкие самки уходят от преследователей со скоростью до 60 км/ч (Гептнер и др., 1961). В популяциях аргали, например, в резервате Хушир в Монгольском Алтае из 600 животных взрослые самцы составляли в летние месяцы 28, самки 41 и ягнята 31%, а зимой соответственно 38, 45 и 17%, т. е. доля самцов среди взрослых особей колебалась от 40,6 до 46,9%.

У муфлонов же в Крыму самцы в среднем составляют 46,6% от числа всех взрослых животных (Гептнер и др., 1961), а на Корсике и юге Франции — около 25%, хотя в последнем случае в места исследования муфлоны были завезены только в 1956—1960 гг. в соотношении 1 : 1 (Pfeffer, Genest, 1969). К сожалению, никакими сведениями о вторичном соотношении полов у архаров и муфлонов мы не располагаем.

Несколько лучше изучена половая структура популяций у снежного барана (O. canadensis). Материалы по соотношению полов у взрослых животных в популяциях этого барана на Камчатке представлены в табл. 29 и на рис. 7.

Таблица 29. Третичное соотношение полов у снежного барана на Камчатке

Район исследования	Годы	Число особей	Самцы, %	Источник информации
Корякское нагорье	1962	183	47,0±3,1	Филь (1977)
Срединный хребет	1972	76	46,0±5,7	Тот же
Восточный хребет	1970—1975	612	37,9±0,9	»
Центральная Камчатка	—	178	50,3±3,8	Грибков (1969)

И в целом на Камчатке, и в большинстве популяций среди взрослых особей самки преобладают устойчиво. Следует заметить, что в последнем случае автору (Грибков, 1969) удалось определить пол и возраст лишь у 178 особей из 234 учтенных, а так как определить пол взрослого самца-барана в процессе учета численности гораздо легче, чем разделить взрослых самок и молодняк, можно полагать, что среди 56 особей, не вошедших в табл. 28, взрослых баранов нет, а присутствие взрослых самок возможно. При таком вполне реальном допущении и в Центральной Камчатке число самцов среди взрослых снежных баранов в действительности, видимо, несколько меньше, чем число самок того же возраста. Известно, что в стадах американских снежных баранов число самок также превосходит число самцов, и среди взрослых особей бараны составляют здесь в разных популяциях от 25 до 40% (Гептнер и др., 1961). По годам третичный половой состав популяции баранов на Камчатке также испытывает некоторые колебания (см. рис. 5), но с постоян-

ным преобладанием самок. И опять-таки нет никаких сведений о вторичном половом составе популяции и у этого вида парнокопытных. Лишь у домашних овец вторичный половой состав изучен достаточно подробно. По мнению В. И. Шимкевича (1917) и Г. Н. Сахарова (1924), соотношение полов в приплоде у овец разных пород в среднем близко к единице, но в разных стадах, в зависимости от породной принадлежности овец и условий их выпаса, это соотношение колеблется от 48,9 до 53,9% самцов.

Примерно такое же соотношение полов у каракульских овец наблюдали на массовом материале А. М. Лысов и Р. Т. Письменская (1951) в совхозах «Нур-Ата» и «Ак-Чипчигай» УзССР, а В. В. Шулов (1968) — у овец этой же породы в Задарьинском племсовхозе Казахстана. Колебания (приблизительно в тех же пределах) вторичного

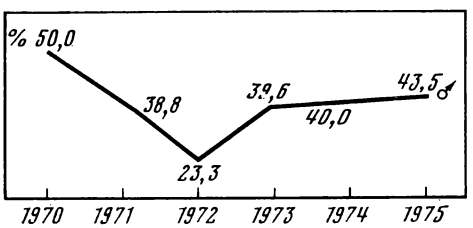


Рис. 7. Динамика третичного соотношения полов у снежного барана на Камчатке (Филь, 1977)

соотношения полов у овец разных пород в различных хозяйствах юга СССР, в Японии, Югославии и других регионах иногда на огромном числе окотов наблюдали многие исследователи (Аверьянов и др., 1952; Тимченко, 1954, 1955; Kuroki, 1955; Epstein, Herz, 1964; и др.).

У одногорбого верблюда (Camelus dromedarus) по известным нам фрагментарным данным число самцов во вторичном соотношении полов, во всяком случае в Судане, существенно превосходит число самок. Исследование эмбрионов у 482 самок одногорбого верблюда показало, что доля потомства мужского пола составляет 56,16% от общего числа эмбрионов (Musa, Abu Sineina, 1976).

Из изложенного очевидно, что у большинства диких копытных среди взрослых животных, как правило, преобладают самки. У многих видов преобладание это бывает весьма значительным и устойчивым как в хронологическом, так и в хорографическом аспекте. Его основная причина — более интенсивное отмирание самцов, особенно в полувзрослой и взрослой возрастных группах, что

в условиях резко выраженной полигамии копытных может, по-видимому, рассматриваться как одна из важных форм регуляции внутрипопуляционных отношений, микроэволюции и рационализации использования природных ресурсов популяций.

Как и у большинства видов млекопитающих других отрядов, соотношение полов среди взрослых особей у копытных изменяется в каждой из популяций во времени, и в одно и то же время неодинаково в разных популяциях, специфично для каждого вида и в какой-то мере отражает особенности биологии видов в связи с их таксономической принадлежностью. Во вторичном соотношении полов у большинства копытных число самцов в среднем незначительно превышает число самок, но в зависимости от конкретных условий обитания и состояния популяции может возникать и обратная ситуация. Однако лишь у диких свиней и некоторых видов антилоп самки в пометах преобладают чаще, чем самцы. У одомашненных копытных вторичное соотношение полов более подвижно, чем у соответствующих диких видов, что, по-видимому, определяется разнообразием их породного состава и биологическими особенностями разных пород, а также возрастным подбором родительских пар и многообразием условий содержания животных.

ОТРЯД ХОБОТНЫХ

Нам известны лишь три работы, в которых обсуждается соотношение полов у одного из представителей отряда хоботных — у африканских слонов (Loxodonta africana). Среди взрослых животных преобладание самок у этих слонов довольно заметно, и они составляют 53—60% своей возрастной группы (Laws, 1969; Банников, Флинт, 1973; Jackmann, 1980). Самки живут дольше, чем самцы, в среднем на 7—10 лет, но при очень высокой плотности популяции, возникающей иногда в национальных парках Восточной и Южной Африки, самки погибают в большем числе, и соотношение полов приближается к единице (Банников, Флинт, 1973). Однако в естественных, не ограниченных искусственно рамками национального парка условиях существования соотношение полов у слонов, по-видимому, мало зависит от плотности популяций (Laws, 1969). С плотностью коррелирует лишь интенсивность размножения слонов и численность молодняка. Среди животных, как правило, преобладают самцы, и их доля в своей

возрастной группе составляет 54—55%. Принимая во внимание половой состав взрослой части популяции, можно предполагать, что самцы у африканского слона отмирают значительно интенсивнее самок.

ГЛАВА 3

Типы динамики полового состава популяций у млекопитающих

Вопрос о численном соотношении особей мужского и женского пола в популяциях млекопитающих рассматривается обычно в рамках нескольких, казалось бы, хорошо обоснованных теорий, или скорее гипотез, некоторые из которых приобрели даже безусловно традиционный характер. Так, одна из этих теорий, базирующаяся на несомненном факте сингамного определения пола у млекопитающих и на анализе процесса мейоза у животных этого класса, постулирует постоянное и практически полное количественное равенство самцов и самок при рождении в любой достаточно большой по числу особей популяции млекопитающих, а всякое фактически наблюдаемое отклонение от единицы во вторичном соотношении полов объясняется при этом без сомнений и колебаний недостаточным объемом выборки из генеральной совокупности. Иногда же это неравенство объясняется возможным различием в энергетических затратах родителей на производство мужского и женского потомства (R. Fisher, 1930). В последнем случае неравное число самцов и самок в первичном и вторичном соотношении полов трактуется как видовая особенность, закрепленная генетически на базе естественного отбора по указанной выше причине и в соответствии с биологической ценностью каждого пола для данного вида (Смит, 1981; Пианка, 1981). Однако прямых доказательств действительности такой гипотезы до последнего времени получить не удалось (Смит, 1981), хотя генетически детерминированное неравное число самцов и самок даже в первичном соотношении полов действительно наблюдается у некоторых видов млекопитающих, например, у некоторых леммингов (Гилева, 1975, 1979).

Иногда предполагается, что в отдельных случаях вторичное и тем более третичное соотношение полов может отличаться от равного за счет случайно повышенной смертности особей того или другого пола. Никаких закономерностей дифференцированной по полу гибели эмбрионов при этом не усматривается. Поэтому любое практически наблюдаемое неравенство в числе самцов и самок в популяции рассматривается в первую очередь как результат разной смертности особей мужского и женского пола, и главным образом в постэмбриональный период. Объяснение разной смертности самцов и самок в процессе их постэмбриональной жизни также имеет свою теоретическую базу. Наиболее часто, пожалуй, проблема эта рассматривалась, да и сейчас рассматривается, на базе одной из двух, так сказать, всеобъемлющих теорий или опять-таки скорее гипотез. Более старая из этих гипотез гласит, что смертность всегда бывает выше у особей гетерогаметного пола в результате действия сцепленных с полом леталей. В соответствии с этим в популяциях млекопитающих среди взрослых особей численно всегда должны преобладать самки, т. е. животные гомогаметного пола, а, например, у птиц — самцы. Согласно второй, более «молодой» гипотезе, смертность самцов у всех животных всегда выше, чем у самок, независимо от их гомо- или гетерогаметности. Причины повышенной смертности самцов, по мнению авторов, придерживающихся этой точки зрения, заключается в большей по сравнению с самками двигательной активности самцов, больших энергозатратах и интенсивности обменных процессов у животных мужского пола, в некоторых особенностях гормональной деятельности мужского и женского организмов. Повышенная гибель самцов трактуется при этом как всеобщая особенность данного пола, сложившаяся в процессе эволюции и обусловленная разной генетической ролью самцов и самок в популяции (Геодакян, 1965; Геодакян и др., 1967). Согласно этой точке зрения, уменьшение числа самок может приносить популяции только вред, так как ведет за собой снижение репродуктивного потенциала популяции и обеднение ее генетической структуры. Потеря же самцов под влиянием неблагоприятных факторов в определенной степени полезна, так как при этом репродуктивные возможности популяции не страдают или страдают в гораздо меньшей мере, чем при потере самок, а в то же время происходит отбор генотипов, стойких к данному неблагоприятному фактору, и таким образом обеспечивается мик-

роэволюционный процесс. Основываясь на этой весьма остроумной и несомненно во многом соответствующей реальной действительности гипотезе, ее авторы приходят к совершенно справедливому выводу о том, что равное соотношение полов в популяции далеко не всегда является оптимальным, в зависимости от конкретных условий существования оптимум в соотношении полов может быть различным и иногда существенно отличающимся от единицы. Так как в соответствии с данной гипотезой отклонение в соотношении полов от равного у всех животных происходит почти исключительно за счет уменьшения или увеличения смертности самцов, то при этом в силу отрицательной обратной связи, механизм которой специфичен у разных видов, должен изменяться и половой состав рождающегося потомства. Если, например, относительное число самцов в популяции снижается, то процент мужских особей в потомстве должен увеличиваться. Увеличение в популяции относительного числа взрослых особей мужского пола вызывает обратный эффект. С этих позиций регуляция половой структуры рассматривается лишь как совершенно автономный процесс, а отнюдь не как часть единого популяционного гомеостатического процесса, обеспечивающего на базе динамики популяционной структуры постоянное возвращение численности, плотности и общего состояния особей популяции к оптимальным в изменяющихся условиях ее существования.

В последние годы оказалось, однако, что механизм сингамного определения пола не столь уж безусловно стабильно обеспечивает равное число в потомстве самцов и самок, и в некоторых случаях, как это и предполагалось ранее (Weir, 1953, 1962), допускает генетически обусловленное первичное неравенство в соотношении полов даже у млекопитающих, например у некоторых леммингов (Гилёва, 1975, 1979), а возможно и у других представителей этого класса животных. Обнаружены такого рода хромосомно-генетические механизмы и у некоторых видов беспозвоночных животных с сингамным определением пола (Гершензон, 1968; Mainx, 1962, 1966; и др.). Материалы, достаточно убедительно свидетельствующие о постоянном преобладании мальчиков в первичном соотношении полов у людей, приводились нами во 2-й главе.

Таким образом, очевидно, что уже первичное соотношение полов у животных, и в том числе у млекопитающих, может существенно отклоняться в обе стороны от единицы, хотя механизмы, обеспечивающие эти отклоне-

ния, в настоящее время понятны далеко не в полной мере. Уже в силу первичного неравенства в соотношении полов может быть различным число самцов и самок при рождении. Несомненна сейчас и закономерно дифференцированная по полу гибель зародышей и эмбрионов. Известно, например, преимущественное отмирание зародышей мужского пола у людей (глава 2) и мужского или женского пола у некоторых млекопитающих в зависимости от изменений условий существования популяций. Все это не укладывается в рамки рассмотренных выше теорий или гипотез, претендующих на глобальное объяснение динамики половой структуры у животных, и, во-всяком случае, вызывает сомнение в их всеобщности. Нет, видимо, необходимости говорить о том, что две упомянутые гипотезы, объясняющие дифференцированную по полу смертность животных в постэмбриональный период, во многом противоречат друг другу. Против первой из этих гипотез, кроме того, убедительно свидетельствует показанная многими исследователями более интенсивная смертность самцов у некоторых видов птиц и у многих насекомых (бабочек, например), т. е. у животных с гомогаметным мужским полом (Лэк, 1957). Наоборот, выше мы видели, что у млекопитающих, т. е. у животных с гетерогаметным мужским полом у многих видов (крот, некоторые рукокрылые, пищухи и песчанки, большинство хищников и др.), гомогаметные самки нередко, а иногда и постоянно, отмирают раньше и в большом числе, чем самцы. Противоречит этой гипотезе и чередование преимущественной гибели самцов или самок в зависимости от условий существования популяции (см. главу 2). Авторы второй из рассмотренных нами гипотез не принимают во внимание, что животные разных видов, даже принадлежащих к одному классу млекопитающих, очень сильно различаются по биологии, в том числе и биологии воспроизведения своей численности, и эти различия также детерминированы генетически. У разных видов особи одного и того же пола играют весьма различную роль в воспроизводстве, выкармливании, воспитании или защите потомства, т. е. в обеспечении его выживаемости, и в конечном итоге в поддержании оптимальной численности и структуры популяции, в ее микроэволюции и эволюции вида в целом. Взяв за основу логических построений предположительно разную и несколько произвольно трактуемую генетическую роль самцов и самок в популяции, авторы гипотезы упускают из виду конкретную экологическую роль того

и другого пола у разных видов животных. Не принимается во внимание авторами данной гипотезы и динамика возрастного состава популяции, теснейшим образом связанного двухсторонними связями с ее половой структурой (Смит, 1981).

Материалы о преимущественном отмирании самок у птиц (Лэк, 1957) и у некоторых млекопитающих, приведенные выше сведения о постоянном преобладании в числе самцов среди взрослых животных в популяциях многих видов млекопитающих, отсутствие эффекта непосредственной обратной связи в рассмотренных нами процессах естественного изменения полового состава популяций как по нашим собственным материалам, так и по данным многих упоминавшихся выше авторов, наконец, отсутствие ожидаемого эффекта обратной связи в опытах с дрозофилой одного из авторов этой гипотезы — В. А. Геодакяна (1967), эксперименты с мышами и кроликами (Кубанцев и др., 1970), полевками (Покровский, Большаков, 1979) говорят о том, что и вторая из рассмотренных выше гипотез, в том числе остроумные и интересные соображения В. А. Геодакяна по этому вопросу, не отражают в полной мере процессов естественной динамики половой структуры у животных вообще, и в частности у млекопитающих.

С нашей точки зрения, нет оснований рассматривать процессы регуляции полового состава популяций в качестве универсальных даже у животных, принадлежащих к одному классу млекопитающих. Процессы эти столь же сложны, видоспецифичны и разнообразны и также формируются причудливыми путями естественного отбора, как и любая другая специфическая черта биологии каждого вида, и в связи с этим другими чертами биологии. Так же, как и многие другие особенности биологии организмов соотношение полов отражает, во-первых, экологическую специфику вида, а во-вторых, представляет собой один из показателей, характеризующих состояние популяции в каждый момент ее существования. Однако все на свете можно, а нередко и необходимо, систематизировать, а в огромном многообразии специфических механизмов, обеспечивающих течение одного и того же процесса у родственных форм животных, весьма вероятны отдельные наиболее общие причины, лежащие в основе этих механизмов и процесса в целом. Поэтому, несмотря на большую специфичность процесса динамики половой структуры популяций у разных млекопитающих, основываясь на приведенном анализе собственных и литератур-

ных материалов по указанной проблеме, можно с допустимой мерой условности выделить четыре основных типа динамики половой структуры популяций у млекопитающих, в какой-то степени, по-видимому, приложимых к динамике половой структуры популяций и у других классов животных.

НЕУСТОЙЧИВЫЙ ПОЛОВОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ

В различных местах обитания у одного и того же вида соотношение числа самцов и самок в популяциях бывает существенно различным, причем в одних популяциях могут преобладать самки, а в других в то же время — самцы. В каждой из популяций количественное соотношение самцов и самок редко бывает одинаковым и может заметно изменяться в относительно короткие промежутки времени как в сторону численного преобладания самцов, так и в сторону увеличения числа самок. У одних видов с неустойчивой половой структурой популяций изменение полового состава, с попеременным преобладанием в числе особей того и другого пола, может происходить во всех возрастных группах животных, причем изменения эти в разных возрастных группах в каждом году или сезоне могут как совпадать, так и иметь противоположную направленность (некоторые землеройки, многие мышевидные грызуны, суслики). У других животных, например у обыкновенной полевки, серой крысы, зайцев, наиболее изменчиво вторичное соотношение полов, тогда как изменения в половом составе в старших возрастных группах, также иногда весьма значительные, происходят при постоянном увеличении с возрастом доли самок, и в третичном соотношении полов самки почти всегда, хотя и в разной степени в зависимости от конкретных условий существования популяций, преобладают в числе, особенно среди наиболее старых особей.

Во всех случаях изменения половой структуры популяций у животных данной группы происходят как за счет изменений в интенсивности отмирания самцов и самок в постэмбриональный период, так и в результате изменений в соотношении полов среди новорожденных. При таком характере динамики полового состава популяций по многолетним данным для каждой популяции, среднее расчетное соотношение полов, особенно вторичное, как наиболее лабильное для животных этой группы, бывает,

обычно, близко к единице. Такой характер динамики половой структуры свойствен животным с коротким жизненным циклом, потенциально высоким темпом размножения, большой смертностью при возникновении неблагоприятных условий и достаточно обширным ареалом.

ПРЕИМУЩЕСТВЕННОЕ КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ПРЕОБЛАДАНИЕ САМЦОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Самцы почти всегда, и иногда значительно, преобладают среди взрослых размножающихся животных, и самки в этой возрастной группе, как правило, отмирают быстрее самцов. Вторичное соотношение полов в разных популяциях одного вида и в одной популяции в разные годы может быть существенно различным, но в этом соотношении значительно чаще преобладают самцы и лишь иногда самки. Этот тип динамики полового состава популяции наблюдается у многих представителей отряда хищников, гораздо реже у некоторых видов других отрядов млекопитающих, т. е. он свойствен животным, которые, как правило, не образуют больших скоплений и популяций высокой плотности и у которых выкармливание и воспитание молодняка связано с большими энергозатратами и трудностями, особенно для самок.

ПРЕИМУЩЕСТВЕННОЕ КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ПРЕОБЛАДАНИЕ САМОК В ТРЕТИЧНОМ СООТНОШЕНИИ ПОЛОВ

Вторичное соотношение полов у каждого вида в целом и в каждой из популяций обычно близко единице. Колебания этого показателя во времени в каждой популяции и межпопуляционные различия, как правило, невелики, причем у большинства видов чаще незначительно преобладают самцы.

Среди взрослых животных почти всегда устойчиво и нередко очень значительно преобладают самки, хотя степень этого преобладания и размах колебаний имеют видоспецифический характер. В пределах каждого вида третичное соотношение полов может быть существенно различным в разных частях видового ареала, но численное преобладание самок сохраняется почти всегда. Средняя продолжительность жизни самцов меньше, чем у самок, и при возникновении неблагоприятных условий самцы,

как правило, погибают в большем числе, особенно среди полувзрослых и взрослых особей. Лишь в отдельных случаях темп отмирания особей женского пола бывает выше, чем самцов.

Такой тип половой структуры популяций и ее динамики характерен, например, для номадных млекопитающих-полигамов с относительно медленным воспроизводством своей численности, сравнительно высокой стойкостью к неблагоприятным условиям и достаточно большой продолжительностью жизни особей (дикие ослы, многие олени, антилопы, дикие козлы и бараны, слоны и многие др.) и, кроме того, для некоторых видов многоплодных животных с короткой продолжительностью жизни и не отличающихся высокой стойкостью особей к неблагоприятным условиям, но тоже полигамам, образующим популяции большой плотности (некоторые лемминги).

ОТНОСИТЕЛЬНО ПОСТОЯННОЕ И ПРИБЛИЗИТЕЛЬНО ОДИНАКОВОЕ ЧИСЛО САМЦОВ И САМОК В ПОПУЛЯЦИЯХ

Число самцов и самок в популяциях приблизительно одинаково и относительно стабильно. Колебания полового состава в каждой из популяций по годам и возрастным группам, как и межпопуляционные различия, как правило, невелики, причем вторичное соотношение полов в целом для каждого вида более лабильно, чем соотношение полов среди взрослых животных. С возрастом соотношение полов в значительной мере нивелируется, приближаясь к относительно стабильному среднему уровню, свойственному для данной популяции, чаще с небольшим преобладанием самцов.

Динамика полового состава этого типа свойственна в наибольшей мере относительно стенобионтным узкоспециализированным животным разной таксономической принадлежности, но чаще многоплодным (выхухоль, европейский крот, бобр). Видимо, следует еще раз упомянуть о том, что, как и любая систематизация явлений и процессов в живой природе, представленное выше выделение типов динамики половой структуры популяций носит в какой-то мере условный характер и предполагает существование многих переходных форм половой структуры и ее динамики между рассмотренными основными типами. Обращает на себя внимание также и то, что каждый из трех первых типов в динамике половой структуры у мле-

копитающих присущ главным образом животным определенных таксонов высокого ранга. Тип I — насекомоядным и грызунам, тип II — хищникам, тип III — копытным, и, по-видимому, ластоногим. Это еще раз свидетельствует о некоторой филогенетической обусловленности половой структуры популяций и ее динамики у млекопитающих, складывающейся в течение эволюции одновременно и в связи с формированием других особенностей биологии, типичных для животных каждого из отрядов. Следствием этого же процесса является и видовая специфика половой структуры и ее динамики у животных, чем и обусловливаются видовые исключения в типах динамики, свойственной крупным таксонам (львы в отряде хищников, например).

Весомым доказательством эволюционной специфичности динамики половой структуры популяций у различных млекопитающих является существование хромосомно-генетических механизмов, обеспечивающих первично неравное соотношение полов у отдельных видов этого класса животных. Принадлежность же к каждому типу динамики половой структуры популяций видов, не имеющих отношения к отрядам, представителям которых в наибольшей мере свойствен данный тип половой структуры, еще в большей степени подчеркивает эколого-эволюционный характер ее формирования. Об этом же говорит и относительная однородность динамики половой структуры у стенобионтных и специализированных животных вне зависимости от их таксономической принадлежности. Другими словами, вряд ли можо сомневаться в том, что половая структура вида и каждой популяции, как и характер ее изменений, отнюдь не случайны, а формируются в процессе эволюции видов и микроэволюции популяций как один из механизмов регуляции размножения и численности данной группы животных и в связи со всей совокупностью особенностей их биологии. Изменчивость половой структуры популяций, присущая, как мы видели, практически всем видам млекопитающих, безусловно, может и должна рассматриваться как составная часть популяционного гомеостаза, поскольку она имеет непосредственное отношение к процессу размножения популяции, а следовательно, и к ее воздействию на жизненные ресурсы территории. Отсюда неизбежно вытекает вопрос о конкретной роли в системе зависимостей в популяционном гомеостазе динамики половой структуры популяции в связи с особенностями биологии видов или групп видов, достаточно близких по своей экологии.

ГЛАВА 4

Роль динамики возрастного состава популяции в определении ее половой структуры

Возраст родителей издавна рассматривался в качестве одной из причин, оказывающих существенное влияние на половой состав рождающихся организмов. С другой стороны, интенсивность отмирания самцов и самок изменяется с возрастом животных, о чем не раз уже упоминалось выше, и это нередко определяет третичное соотношение полов в популяции. Причем, как мы старались показать в предыдущей главе, процесс этот имеет видоспецифический характер и, кроме того, специфичен у животных каждого из более крупных таксонов (например, отрядов). Значение возраста родителей в определении полового состава потомства исследовалось многими авторами, но, во-первых, почти исключительно на звероводческих и животноводческих объектах и в лабораторных условиях. Во-вторых, изучалось преимущественно дифференцированное влияние возраста отцов и матерей и в гораздо меньшей степени возрастное сочетание размножающихся пар.

Давно известно, что возраст организмов в значительной мере определяет их реакции на воздействие внешней среды и неизбежно отражается на всех сторонах жизнедеятельности животных. От возраста в огромной степени зависят метаболические процессы в организме, качество половых продуктов, а как следствие этого — качество потомства (Эйдригович, Поляков, 1953; Кащенко, 1954; Городецкая, 1959; Поспелов, 1961; Бурльер, 1962; Marion et al., 1966). Медицинская статистика говорит о том, что у детей, рожденных матерями старшего возраста (старше 40 лет), болезни, связанные с нарушениями хромосомного аппарата, встречаются значительно чаще, чем вообще у новорожденных.

Исследованиями ряда ученых показано существенное значение возраста производителей для качества их семяпродукции (табл. 30) и это широко используется в животноводстве. Из материалов таблицы следует, что качество спермы заметно изменяется с возрастом почти по всем показателям. Наиболее высококачественную сперму продуцируют средневозрастные самцы, а в возрасте старше

Таблица 30. Качество семени самцов кроликов в зависимости от возраста (Асланян, Марлен Асланян, 1958)

Показатели	Шампань			Шиншилла		
Возраст, месяцы	6–8	14	26–30	5–8	33	45–58
Объем эякулята, мл	0,4	0,7	0,5	0,3	0,4	0,3
Концентрация живчиков, млн в 1 мл	216	173	162	233	210	117
Число живчиков в эякуляте, млн	122	146	116	93	109	38
Активность семени	0,7	0,8	0,8	0,8	0,7	0,5
Живучесть живчиков	40	41,3	36,6	39,6	36,3	28,7
Резистентность	11 400	14 300	11 400	11 700	13 500	6480
Число проб	4	4	4	4	4	4

2 лет у кроликов качество спермы существенно ухудшается. Соответственно изменяется и оплодотворяющая способность спермы. При этом вполне допустимо предположение, что качество X и Y-сперматозоидов, в частности их оплодотворяющая способность, изменяется с возрастом производителя в разной степени.

Известно также, что с возрастом изменяется плодовитость самок и снижается выживание молодняка у многих одомашненных и сельскохозяйственных млекопитающих. По наблюдениям некоторых авторов, худшие результаты по всем показателям размножения (наименьшая оплодотворяемость и плодовитость, плохая выживаемость новорожденных) имеют место при сочетании или очень молодых, или старых родителей (Асланян, Марлен Асланян, 1958). Число примеров, свидетельствующих о влиянии возраста как производителей, так и самок на качество половых продуктов и на размножение в целом, может быть безгранично увеличено, и эти сведения, как уже упоминалось, давно используются в животноводческой практике.

Большую историю имеет и производный от общего вопрос о влиянии возраста родителей на половой состав потомства, в том числе у человека. Проблема эта начала занимать умы исследователей по крайней мере еще в прошлом столетии (Sadler, 1830; Dussing, 1884; Wulkens, 1887; Schultze, 1900; и т. д.). Исследованиям в этой области подвергались самые различные виды млекопитаю-

щих: свиньи, овцы, козы, крупный рогатый скот, лошади, собаки, чернобурые лисицы, норки, кролики, белые мыши и крысы. Влияние возраста родителей на половой состав потомства исследовалось на птицах (Emlen, 1940), дрозофилах (Moriwaki et al., 1967), на некоторых других объектах. В результате всех этих исследований можно считать доказанным, что у большинства, если не у всех, животных возраст обоих родителей оказывает определенное влияние на половой состав рождающегося от них потомства.

ВОЗРАСТ МАТЕРИ И ПОЛОВОЙ СОСТАВ ПОТОМСТВА

Материалы, свидетельствующие о существенной роли возраста матерей в определении полового состава потомства, хотя и получены многими исследователями в разное время и на разных объектах, тем не менее довольно однородны по результатам. Например, на основе изучения размножения серебристо-черных лисиц в течение 12 лет (1969 пометов, 9256 щенков) С. Б. Жегалов (1950) приходит к выводу, что в жизни самок бывают возрастные периоды, когда проявляется максимальная и минимальная способность к рождению потомков женского пола. По данным этого автора, при скрещивании разновозрастных самок с самцами среднего возраста у годовалых и двухгодовалых лисиц в пометах щенки мужского пола составляли в среднем 54,0±0,5%, у трехгодовалых и четырехгодовалых — лишь 49,0±0,2%, а у восьми- и девятилетних — 60,0±0,26%.

Такие же сведения, касающиеся влияния возраста самок чернобурых лисиц на половой состав потомства, приводит А. Д. Курбатов (1954) по материалам Н. В. Ворошилова, анализировавшего племенные записи Рощинского зверосовхоза. Зависимость же полового состава новорожденных от возраста самок у норок в этом же зверосовхозе представляет собой следующую картину (рис. 8). Видно, что у самок норок старше 5 лет в приплодах возрастает число самцов. Годовалые самки также приносят самцов в пометах несколько чаще, чем матери среднего возраста. Все это полностью совпадает с результатами, полученными на лисах и С. Б. Жигаловым и Н. В. Ворошиловым. Некоторое увеличение рождаемости самцов трехгодовалыми норками объясняется, по-видимому, тем, что в этом возрасте норки наиболее плодовиты, а, как уже

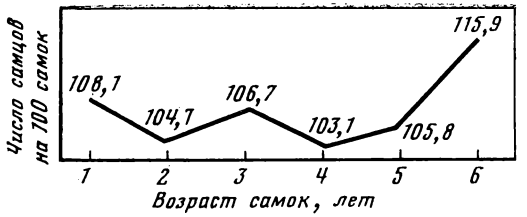


Рис. 8. Зависимость вторичного полового состава норок от возраста самок

упоминалось выше, в больших пометах относительная доля самцов обычно бывает больше, чем в среднем.

В результате анализа полового состава голубых песцов в Салтыковском зверосовхозе за 11 лет оказалось, что у самок до двухлетнего возраста и 6—8 лет потомки мужского пола составляют 51—54%, а у самок 3—5 лет, спаривавшихся с самцами того же возраста, что и самки крайних возрастных групп, самцов в приплоде было 48—50%. Разница, по данным автора, статистически достоверна (Ивантер, 1962).

Известно также, что у молодых сук пастушеских собак щенков мужского пола бывает, как правило, больше, чем женского (Sierts-Roth, 1958).

По данным ряда авторов, аналогичным образом в зависимости от возраста матерей изменяется и состав потомства у свиней (Курбатов, Меняйло, 1954; Смирнов, Лысенко, 1957; Камалян, 1962). Несмотря на некоторую разницу в абсолютных цифрах, которую можно, вероятно, объяснить разной породностью и условиями содержания животных, общая закономерность изменений в половом составе потомства в зависимости от возраста матерей вырисовывается в приведенных выше примерах достаточно четко. Подобные же материалы были получены рядом исследователей при изучении влияния возраста матерей на половой состав потомства у крупного и мелкого рогатого скота, оленей и зубров, однако у крупного рогатого скота и зубров некоторыми исследователями была обнаружена и специфическая зависимость полового состава потомства от возраста матерей наиболее старшего возраста, которая рассматривается нами ниже (рис. 9).

У овец любой породы максимальное число баранчиков рождается, как правило, от матерей 1,5—2 лет и старше 5 лет. Овцы этих возрастных групп приносят обычно 52,4—55,5% потомства мужского пола. От овцематок же

в трех-, четырехлетнем возрасте мужское потомство составляет лишь 44—50% (Аверьянов и др., 1952; Тимченко, 1954; Селянин, 1958). Такое же возрастание ярок в приплоде овец старше двух лет и последующее снижение числа потомков женского пола у каракульских овец старше 5 лет наблюдал в условиях Каракумов Д. А. Аманниязов (1955), хотя абсолютные цифры, приводимые в его работе, несколько отличаются от данных цитировавшихся выше авторов.

У крупного рогатого скота в воспроизводстве пола имеет место та же закономерность, что и у ранее упоминавшихся нами животных. У молодых коров при прочих одинаковых условиях рождается примерно равное число бычков и телок, у коров среднего возраста несколько возрастает процент потомков женского пола, и, наконец, у коров старшей возрастной группы (9 лет и старше) в потомстве число бычков превосходит число телок (Камалян, 1962). Анализ 3714 отелов коров разного возраста литовского черно-пестрого скота дал результаты, очень близкие к материалам В. Ш. Камаляна. Среди телят, полученных от коров до 5-летнего возраста и от старых животных 10 и более лет, заметно преобладали бычки. У коров же 6—9 лет чаще рождались телки (Чепулис, Браженас, 1966). Разница, по данным указанных авторов, была статистически достоверной. В Чехословакии при анализе 3417 отелов крупного рогатого скота было установлено, что у коров до 4 лет рождается в среднем 39,9 телок на 100 бычков, у коров более старых — число бычков и телок в потомстве примерно одинаково (Stodola, 1967). Но наиболее детально влияние возраста коров на половой состав потомства исследовал, пожалуй, С. К. Карапетян (табл. 31).

Содержание и кормление коров, фигурирующих в табл. 31, было примерно одинаковым в течение всех лет исследования, а средняя молочная продуктивность — около 2500 л/год.

Из приведенных в таблице цифр видно, что в потомстве коров 3—4 лет заметно преобладают бычки, у коров с 5-летнего возраста процент телок в отелах возрастает и у 8—9-летних достигает почти 60%. У коров 10 и 11 лет в потомстве опять заметно увеличивается число бычков. Иначе говоря, наблюдалась та же закономерность изменения полового состава потомства в зависимости от возраста матери, которую наблюдали и на этом же, и на других объектах ранее упоминавшиеся нами авторы. Различия же в абсолютных показателях, характеризующих

Таблица 31. Зависимость полового состава потомства от возраста матери у крупного рогатого скота (Карапетян, Кючикян, 1960; Карапетян, 1964)

Возраст коров	Исследовано отелов	Телки		Бычки	
		всего	%	всего	%
3	29	11	38	18	62
4	92	36	39,6	56	60,4
5	110	51	46,4	59	53,6
6	107	46	43	61	57
7	118	63	53,4	55	46,6
8	101	59	58,4	42	41,6
9	100	59	59	41	41
10	83	40	48	43	52
11	84	40	47,6	44	52,4
12	52	32	61	20	39
13	45	29	64	16	36
14	33	20	60,8	13	39,4
15	16	10	62,5	6	37,5

процесс изменения полового состава потомства в зависимости от возраста матерей, по данным разных исследователей, вполне объяснимы видовой и породной спецификой, разным возрастом используемых самцов, неодинаковыми условиями кормления и содержания животных. Но, кроме того, С. К. Карапетян, как это следует из материалов табл. 31, в отличие от всех других ранее упоминавшихся исследователей, наблюдал, что у наиболее старых коров вновь и очень заметно в отелах начинают преобладать телочки. Интересно, что такое же увеличение числа телок в потомстве наиболее старых зубриц наблюдал несколько раньше М. А. Заблоцкий (1957). По данным этого исследователя, в 232 отелах у молодых (до 4 лет) зубриц на каждые 100 бычков в среднем рождалось 93,3 телки, у средневозрастных 5—12 лет — 91,9, а у старых 13—24 лет — 11,9 телки. Низкий процент потомства женского пола во второй возрастной группе объясняется, видимо, тем, что в нее включены как 5—8-, так и 10—12-летние коровы, хотя половой состав потомства тех и других не однороден. Но факт резкого увеличения относительного числа телок у наиболее старых зубриц в материалах М. Л. Заблоцкого очевиден.

Закономерное преобладание телок в потомстве средне-

возрастных матерей наблюдали и еще у одного вида парнокопытных, у благородного оленя. Молодые же оленихи и самки старше 8 лет рождают, как правило, примерно равное число бычков и телок или первые незначительно преобладают (Lowe, 1969). В. Ш. Камалян (1962) исследовал также зависимость полового состава новорожденных от возраста матерей у лошадей и получил ту же закономерность, что и другие авторы на других объектах. Среди 1339 жеребят, полученных от молодых кобылиц до 6-летнего возраста, особей мужского пола было 51,9%, у кобылиц — 6—9 лет из 1651 жеребенка новорожденных мужского пола оказалось 49,2%, а среди 409 новорожденных у кобылиц старше 10 лет потомки мужского пола вновь возросли до 50%. Указанные различия в половом составе жеребят от кобылиц разных возрастных групп достигают статистически значимых величин.

Но особенно велики и убедительны статистические материалы о зависимости полового состава детей от возраста матерей у человека. Например, в результате анализа 28 295 125 рождений в США с 1946 по 1954 г. было установлено, что процент младенцев мужского пола с возрастом матери снижается на небольшую, но статистически вполне достоверную величину. Однако у матерей старше 40 лет процент мальчиков вновь заметно возрастает (Lejenne, Turpin, 1957). Та же зависимость на огромном материале была получена и при анализе полового состава новорожденных детей в Австралии за период с 1902 по 1965 г. У молодых матерей мальчиков рождается несколько больше, чем девочек, но с возрастом вероятность рождения девочки статистически достоверно возрастает по достижении матерями возраста приблизительно 40 лет. Понижен процент мальчиков и при рождении близнецов (Pollard, 1969). Аналогичные результаты на большом материале были получены и другими исследователями (Takahashi, 1954; Moore, 1958; и др.).

Таким образом, судя по приведенным выше весьма убедительным материалам, полученным разными исследователями в результате изучения размножения целого ряда видов млекопитающих, принадлежащих к нескольким отрядам, а также у людей, можно с уверенностью констатировать, что возраст матерей оказывает заметное влияние на половой состав потомства. У молодых матерей в потомстве, как правило, преобладают в числе новорожденные мужского пола. У средневозрастных матерей, находящихся в расцвете своей воспроизводительной потен-

ции, возрастает относительное число потомков женского пола. У матерей старшей возрастной группы вновь увеличивается в потомстве процент особей мужского пола. Лишь иногда у некоторых видов млекопитающих со сравнительно большой продолжительностью жизни и длительным участием в размножении, у наиболее старых самок, еще способных к размножению, резко возрастает процент рождений особей женского пола. Причины и механизмы влияния возраста матерей на половой состав их потомства далеко не ясны и могут обсуждаться в настоящее время лишь в предположительной форме. Вероятно, например, что с возрастом самки в разной мере изменяется проницаемость яйцеклеток для X- и Y-сперматозоидов при оплодотворении. В. Л. Рыжков (1966) полагает, что у самок старшего возраста яйцеклетки становятся более доступными для оплодотворения их Y-сперматозоидами, в результате чего первичное соотношение полов сдвигается в сторону увеличения числа особей мужского пола. Вполне возможно также, что с возрастом матерей в разной степени изменяется и выживаемость зигот мужского и женского пола, или способность к имплантации оплодотворенных яйцеклеток кариотипически разного пола. У матерей среднего возраста вероятно также увеличение частоты потерь половых хромосом во время первых митотических делений оплодотворенной яйцеклетки (Гершкович, 1968). В этом случае после потери X-хромосомы зигота, первично имевшая кариотип XY, погибает, а зигота, которая несла XX-хромосомы, может развиваться в женский организм. При потере XY зиготой Y-хромосомы она также может дать начало женскому организму. Известно, что у мышевидных грызунов самки с кариотипом XO вполне жизнеспособны и плодовиты. Все эти, пока в основном гипотетические, причины достаточно хорошо объясняют показанное выше влияние возраста матерей на половой состав их потомства.

Однако изложенная выше закономерность может нарушиться или скрываться в силу ряда причин. Во-первых, у многоплодных млекопитающих в больших пометах обычно преобладают в числе самцы, а это нередко имеет место как раз у средневозрастных самок, поскольку они наиболее плодовиты. Во-вторых, коррективы вводит влияние возраста отца. В-третьих, как мы увидим в дальнейшем, существенное значение может иметь общее состояние особей популяции, зависящее от конкретных условий ее существования в данное время и в данном месте.

ВОЗРАСТ ОТЦА И ПОЛОВОЙ СОСТАВ ПОТОМСТВА

Влияние возраста отцов на половой состав потомства также исследовалось рядом авторов, однако полученные ими материалы гораздо менее однородны, а иногда и противоречивы. Из материалов, полученных, например, Карапетяном и Кючикяном (табл. 32), следует, что в потомстве молодых быков заметно преобладают телки, и лишь от быков с 7-летнего возраста чаще рождаются бычки, причем с возрастом быков-производителей до 10-летнего включительно преобладание бычков в отелах увеличивается.

Однако в этих опытах каждый из использовавшихся быков спаривался с коровами разного возраста, и это могло отразиться на половом составе потомства. Это отмечается и самими исследователями, в частности, в отношении потомства от 6-летних быков. Невелика и статистическая достоверность полученных различий. Ю. Стодола на большом материале также констатировал увеличение в отелах относительного числа бычков от быков-производителей старше 8 лет. По наблюдениям этого автора, в потомстве быков до 8-летнего возраста телки составляли 48% всех телят, а от быков 8 и старше лет — лишь 45,9% (Stodola, 1967). Аналогичное влияние возраста отца на половой состав потомства наблюдал у зубров М. А. Заблоцкий (1957). По свидетельству этого исследователя от молодых зубров до пяти лет включительно рождаются преимущественно потомки женского пола — около 58% телок, от зубров 6—10 лет в потомстве преобладают бычки — 54—55%, но у старых быков-производителей 11—19 лет, по наблюдениям М. А. Заблоцкого, в потомстве вновь увеличивается процент телок (51%). Однако и в этом случае нужно иметь в виду, что производители каждой из указанных выше возрастных групп спаривались с зубрицами разного возраста.

У молодых полутора- и двухгодовалых баранов, так же как и у молодых быков, среди потомков обычно преобладают в числе особи женского пола, а появлению максимального числа баранчиков в приплодах способствует использование для размножения средневозрастных баранов-производителей, находящихся в расцвете своей воспроизводительной потенции (Лукина, 1958).

По данным И. Я. Аверьянова и его соавторов (1952), например, полученным на большом числе окотов от по-

Таблица 32. Зависимость полового состава потомства от возраста отца (без учета возраста матерей) у крупного рогатого скота (Карапетян, Кючикян, 1960; Карапетян, 1964)

Возраст быков-производителей (число лет)	Исследовано отелов	Телки		Бычки	
		всего	%	всего	%
3	110	68	62	42	38
4	191	103	53,9	88	46,1
5	147	79	53,7	68	46,3
6	124	76	61,2	48	38,8
7	122	59	48	63	52
8	93	41	44	52	56
9	114	46	40,3	68	59,7
10	77	26	34	51	66

крытия полуторогодовалых самок баранами того же возраста, в приплоде было получено 47% потомков мужского пола, а от покрытия самок того же возраста баранами трех с половиной лет — баранчики в окотах составили 52,4%.

Совсем иная, причем более пестрая картина наблюдается у многоплодных млекопитающих, например у свиней. По данным одних авторов, у этих животных максимальное число самцов в приплоде бывает от одногодовалых хряков и от самцов-производителей старше 5 лет (в среднем 54% самцов). В потомстве же двух- и трехгодовалых хряков число самцов в приплоде, как правило, не превышает 51—51,5% (Курбатов, Меняйло, 1954; Курбатов, 1954). По наблюдениям других исследователей, выполненных также на значительном материале, у свиней проявляется тенденция к постоянному росту числа самцов в приплоде с увеличением возраста отцов до 5 лет. Но у хряков старше 5 лет число самцов в пометах резко снижается (Смирнов, Лысенко, 1957) (рис. 9). У серебристо-черных лисиц в условиях звероферм использование самцов старших возрастных групп, как правило, повышает выход потомков мужского пола в любой возрастной группе самок. Но к такому же результату приводит и покрытие самок любого возраста молодыми самцами до 2 лет (Жегалов, 1950).

Чрезвычайно пестрая картина зависимости полового состава потомства от возраста отцов и от возрастных сочетаний отцов и матерей содержится в упоминавшейся

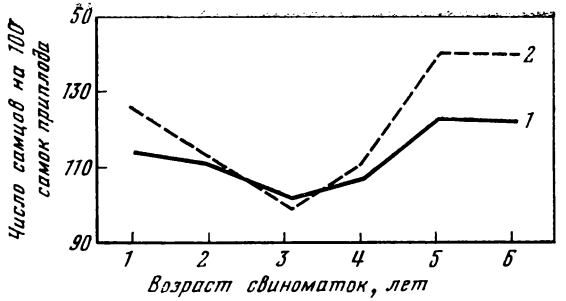


Рис. 9. Зависимость вторичной половой структуры свиней от возраста самок

1 — данные Курбатова, Меняйло (1954); *2* — то же, Смирнова, Лысенко (1957)

ранее работе В. Ш. Камаляна (1962). Не вдаваясь в подробное рассмотрение этих материалов, сошлемся лишь на статью С. К. Карапетяна (1964), где приводится достаточно убедительный их критический анализ. Принимая во внимание противоречивость имеющихся сведений и недостаточную изученность влияния возраста самцов на половой состав потомства, особенно у многоплодных млекопитающих с коротким жизненным циклом и потенциально высокой интенсивностью размножения, мы предприняли попытку дополнительного исследования этой зависимости у мышевидных грызунов (белые лабораторные мыши) и кроликов. Установить какую-либо зависимость вторичного полового состава от возраста отцов мышей нам не удалось, несмотря на значительные масштабы эксперимента. Результаты же эксперимента, поставленного на кроликах, сведены в табл. 33.

Во всех случаях, представленных в этой таблице, использовались крольчихи примерно одного возраста, так что возрастные особенности самок не могли сколько-нибудь заметно отразиться на результатах эксперимента. Содержание всех животных, как и их кормовые рационы, было абсолютно одинаковым в течение всего времени опыта. Полученные результаты довольно четко говорят о тенденции увеличения в окролах доли потомков мужского пола в связи с увеличением возраста отцов. Однако следует иметь в виду, что различия в половом составе потомства от самцов первой и второй возрастных групп табл. 33, а также третьей и четвертой не достигают статистически значимых величин и могут в лучшем случае

Таблица 33. Зависимость полового состава потомства от возраста отцов у кроликов

Возраст самцов-производителей, месяцы	Самцы в опыте	Число		Средний % самцов в окролах
		окролов	крольчат	
6–7	5	40	140	39,5±4,13
12–14	7	80	400	44,4±2,48
23–25	6	60	270	63,0±2,94
35–36	2	25	98	62,2±4,9

рассматриваться как указания на тенденцию процесса. Вместе с тем высоко достоверна разница в половом составе потомства от самцов двух младших и двух старших возрастных групп.

Эти материалы в основном подтверждают данные М. Асланян и Марлен Асланян (1958), которые также были получены в результате изучения размножения кроликов в условиях кролиководческих ферм. Совпадают они и с результатами наблюдений за размножением крупного рогатого скота (Карапетян, Кючикян, 1960; Карапетян, 1964), овец (Лукина, 1953; Аверьянов и др., 1952) и отчасти свиней (Смирнов, Лысенко, 1957). Аналогичная зависимость имеется по-видимому, и у человека (Berberovic, 1961; Кухаренко, 1970; и др.). Однако в отношении человека есть наблюдения, свидетельствующие о других тенденциях в изменении полового состава потомства в связи с увеличением возраста отцов (Lejenne, Turpin, 1957; Pollard, 1969).

Таким образом, большинство имеющихся в настоящее время материалов по данному вопросу говорит о том, что между возрастом отцов и долей в потомстве особей мужского пола имеется прямая зависимость: с увеличением возраста отцов растет и процент самцов в их потомстве. Однако иногда, особенно у многоплодных млекопитающих, по причинам пока неизвестным закономерность эта нарушается, и максимальное число потомков мужского пола рождается от наиболее молодых и наиболее старых отцов (Жегалов, 1950; Курбатов, Меняйло, 1954; Курбатов, 1954; Камалян, 1962). Абсолютный возраст отцов, обеспечивающий преимущественное рождение потомков того или другого пола, бывает различным даже у животных одного вида в зависимости от условий их существования и размножения, возможно, в связи с породными особен-

ностями и, вероятно, в силу ряда каких-то других неизвестных нам причин. Наиболее общей гипотетической причиной, объясняющей изменение первичного, а затем и вторичного соотношения полов в зависимости от возраста отца, может быть разная степень изменения с возрастом оплодотворяющей способности или подвижности X- и Y-сперматозоидов. Поскольку зависимость пола потомков от возраста матерей выглядит гораздо однозначней и надежней, чем зависимость от возраста отца, можно полагать, что избирательность яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X- и Y-хромосому или различия в выживаемости зигот разного пола, изменяющиеся с возрастом матерей, имеет большее значение в определении полового состава потомства по сравнению с влиянием возраста отца на качество X- и Y-сперматозоидов. В животноводческой практике и в звероводстве раздельное влияние возраста отцов и матерей на половой состав потомства весьма важно и может в какой-то мере использоваться для получения такого состава полов в приплодах, которое в наибольшей степени соответствует задачам данного хозяйства или отрасли в целом. В природных же популяциях наибольший интерес представляет влияние на половой состав потомства возрастных сочетаний обоих родителей.

Известно, что в природе возрастной состав каждой из популяций у многих, если не у всех млекопитающих, изменяется как за счет различной интенсивности размножения животных по годам или сезонам, так и вследствие преимущественного отмирания животных то одной, то другой возрастной группы. Динамика возрастного состава популяций в этой связи представляет собой один из важнейших механизмов популяционного гомеостаза (Шварц, 1965, 1969; Шилов, 1977). Очевидно также, что возрастной состав разных популяций одного вида и в одно и то же время редко бывает абсолютно одинаковым. В результате изменение возрастного состава популяций или, точнее, изменение возрастного состава размножающихся животных может, по-видимому, приводить к некоторому изменению во вторичном соотношении полов. В условиях сельскохозяйственного производства такие результаты изменения возрастного состава родителей мы наблюдали на ферме крупного рогатого скота в совхозе «Волго-Дон» Волгоградской области в 1957—1959 гг. (табл. 34).

Сдвиг возрастного состава коров на ферме в сторону постарения поголовья, обусловленный в данном случае чисто хозяйственными причинами, был достаточно замет-

Таблица 34. Изменение возрастного состава маточного поголовья крупного рогатого скота в совхозе «Волго-Дон» в 1957–1958 гг.

Год случки	Число коров, давших приплод в следующем году	Процент коров				
		3 лет	4 лет	5 лет	6 лет	>6 лет
1957	155	2,4	18,9	40,6	24,9	13,2
1958	194	–	7,2	16,2	42,4	34,2

ным. До наших исследований в 1956 г. маточное стадо было еще моложе и состояло в основном из 3- и 4-летних животных. Для их покрытия в 1956 г. использовались главным образом молодые быки. В 1957 г., когда основу стада составляли 4- и 5-летние коровы (около 60%), их покрытие проводилось отчасти молодыми производителями (2 быка) и отчасти старыми (3 быка). В 1958 г. основное поголовье стада составляли коровы 6 лет и старше (76,6%), которые покрывались двумя средневозрастными и тремя относительно старыми быками. Другими словами, изменялся возрастной состав не только коров, но и быков, причем не синхронно, а как в том, так и в другом случае в направлении, обеспечивающем увеличение в потомстве числа особей мужского пола (см. выше о влиянии на половой состав потомства возраста самок и самцов). В результате в хозяйстве из года в год в приплоде возрастала доля бычков (рис. 10). В 1957 г. было получено 152 теленка, в 1958 г.– 155 и в 1959 г.– 196. Разница в половом составе потомства за 3 года оказалась статистически высоко достоверной.

Однако в природных популяциях, особенно не подвергающихся направленному воздействию человека, такие резкие изменения возрастного состава размножающихся животных, во-первых, свойственны главным образом мелким млекопитающим, особенно мышевидным грызунам, т. е. животным, относительно легко реагирующим на изменение условий существования как изменением темпов размножения, так и дифференцированной по полу и возрасту смертностью особей. Но именно у этих животных влияние возраста родителей на половой состав потомства сказывается в наименьшей степени, так как «перекрывается» их реакцией на изменение условий существования и плотности их популяций. Наши попытки, как и попытки других авторов (Suntzeff и др., 1962), обнаружить какую-

то зависимость полового состава потомства у мышевидных грызунов от возраста родителей успехом не увенчались.

Интересно отметить, что именно у этой группы млекопитающих, например у полевок, плодовитость самок почти не зависит от их возраста, поскольку возрастные влияния и в этом отношении перекрываются реакцией организма животных на условия их существования (Покровский, Большаков, 1979). Во-вторых, в любой популя-

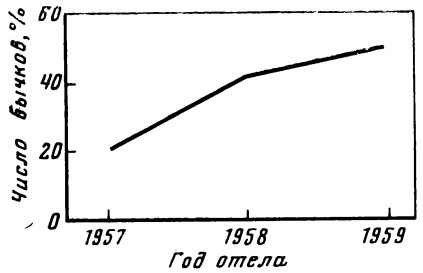


Рис. 10. Изменение вторичного полового состава стада крупного рогатого скота в зависимости от возраста размножающихся животных

ции почти у всех млекопитающих в размножении участвуют особи разного возраста, и при этом у многих животных существуют специальные экологические механизмы, обеспечивающие разновозрастной подбор пар. Так, у большинства видов млекопитающих, в том числе и у мелких млекопитающих, самцы и самки одного поколения достигают половозрелости в разные сроки и поэтому спаривание в значительной мере происходит между особями разного возраста (Граков, 1980). У многих копытных, ластоногих и некоторых других млекопитающих имеет место активное устранение от участия в размножении молодых самцов более зрелыми. Вполне вероятны и другие экологические механизмы, обеспечивающие разновозрастной подбор пар в естественных популяциях различных животных (Чельцов-Бебутов, 1965; Граков, 1980). Все это приводит, по-видимому, к некоторой нивелировке раздельного влияния возраста самцов и самок на половой состав их потомства и к обеспечению оптимального для данной популяции, в рамках видовой специфики, вторичного соотношения полов. В этой связи представляет интерес сопоставление материалов разных авторов, исследовавших роль возрастных сочетаний родительских организмов даже в искусственно регулируемых условиях звероводческих и животноводческих ферм. Для удобства анализа материалов, полученных по этому вопросу разными

Таблица 35. Возрастные группы у различных млекопитающих для анализа влияния возраста родителей на половой состав их потомства

Вид животных	Молодые	Средневозрастные	Старые
Кролики	6 месяцев – 1 год	1–2 года	>2 лет
Норки	До 2 лет	2–3 года	>3 лет
Куницы	То же	То же	То же
Свиньи	До 2 лет	>2–5 лет	>5 лет
Крупный рогатый скот	До 4 лет	4–8 лет	9–12 лет
Зубры	До 5 лет	5–11 лет	>11–19 лет
Лошади	До 6 лет	>6–9 лет	>9 лет

исследователями на разных объектах, мы разделили всех родителей на три возрастные группы: молодых, средневозрастных и старых. С учетом мнения авторов анализируемых работ имеется в виду следующее распределение животных по возрастным группам (табл. 35).

На этой базе все известные нам цифровые материалы, иллюстрирующие роль сочетаний возраста родителей в определении полового состава их потомства, сведены в табл. 36. Результаты оказались весьма пестрыми. Кроме того, фактические материалы, содержащиеся в большинстве работ, упомянутых в табл. 34, хотя и достаточно обширны, но тем не менее представлены таким образом, что невозможна их статистическая обработка, и поэтому в ряде случаев неясен уровень различий в половом составе потомства от родителей разных возрастных групп. Несомненно и то, что свое значение в определении пола потомства у млекопитающих, особенно вторичного соотношения полов, в том числе и при одинаковом возрастном составе родительских пар, имеют видовые, а может быть, и породные особенности животных. Как уже неоднократно отмечалось, какое-то значение имеют конкретные условия существования животных в период размножения, а возможно, и до него, определяющие общее физиологическое состояние организма родителей, а следовательно, качества их половых элементов и выживание эмбрионов разного пола. В значительной мере условно представлены в таблице возрастные группы родителей. Все это, с одной стороны, затрудняет анализ влияния возраста обоих родителей на половой состав их потомства, в том числе и по

Таблица 36. Влияние возраста обоих руководителей на половой состав их потомства (средний процент самцов в приплоде)

Вид животных	Старые самки			Средневозрастные самки			Молодые самки			Источник информации
	старые самцы	средневозрастные самцы	молодые самцы	старые самцы	средневозрастные самцы	молодые самцы	старые самцы	средневозрастные самцы	молодые самцы	
Кролики	53,9	52,5	38	52,8	50	41–46 *	58,2–65,8	40–64,3 *	16,7	Асланян, Марлен Асланян (1958)
	62,7	51,0	32,5	62,5	50	39,5	–	–	–	Оригинальные данные
Норки	49	–	53,2	–	–	–	50	–	52,4	Трубецкой (1964)
Куницы	–	56,7±6,4	39,7±8,5	–	–	–	65,4±5,4	–	–	Граков (1980)
Свиньи	59–71 *	–	–	–	–	–	51	51	38	Остапенко (1953)
	52,5	52,1	52,8	54,2	50,4	52,4	52,8	52,4	51,9	Камалян (1962)
Крупный рогатый скот	52,5	52,5	45,6	48,3	46,6	49,1	45,8	49,1	50	Камалян (1962)
	54,8	42–45 *	26–27	45,5	47–57 *	20–25 *	70	70	45–50 *	Карапетян (1964)
Зубры	35,1	48,9	37,5	51,6	53,9	48,4	46,2	56,4	40,5	Заблоцкий (1957)
Лошади	52	47	52,5	50	49	47,7	47,9	50	51,9	Камалян (1962)

* Вариации у разных пород.

материалам табл. 36, а с другой — позволяет сделать вывод о том, что динамика возрастного состава в размножающейся части популяции у млекопитающих в природе может иметь лишь ограниченное влияние на вторичное соотношение полов, видимо, главным образом в немногочисленных популяциях крупных животных с большой продолжительностью жизни.

ГЛАВА 5

Значение индивидуальных особенностей животных для определения полового состава их потомства

Более 20 лет тому назад рядом исследователей независимо друг от друга было показано, что среди беспозвоночных животных, в частности у дрозофил, встречаются отдельные расы и популяции, для которых характерно стойкое преобладание среди новорожденных одного из полов, причем характер этого постоянного количественного преобладания во вторичном соотношении полов самцов или самок заставляет рассматривать его в качестве генетически обусловленного.

Например, в ряде районов Японии были обнаружены популяции мух Drosophila bifasciata и D. willistoni, у которых потомство было почти исключительно женского пола. При скрещивании самок D. bifasciata этих популяций с самцами этого же вида из других популяций развивалось 0,03% потомков мужского пола, но масса яиц, содержащих, по-видимому, XY-хромосомы, погибла (до 50%). От скрещивания этих самцов с нормальными самками вторичное соотношение полов было обычным, хотя и не во всех случаях. При содержании самкорождающих самок в течение 4—5 дней при температуре 26,5±1° они давали потомство с обычным соотношением полов (около 1 : 1). На основании изучения размножения многих поколений мух указанных популяций и экспериментов, подобных приведенным выше, авторы пришли к выводу о цитоплазматической природе наследования способности к рож-

дению женского потомства в этих популяциях, однако при некоторой зависимости этого свойства от «хромосомных генов» (Moriwaki, Kitagawa, 1957; Mologolowkin, Paulson, 1957; Mologolowkin et al., 1959). В некоторых линиях D. causea и D. melanogaster во вторичном соотношении полов также преобладают самки, но гибели оплодотворенных яиц при этом не отмечается, т. е. явление имеет предзиготное происхождение, и автор объясняет его исключительно влиянием отцов (Hanks, 1965, 1969). По мнению Ханкса, в первой анафазе мейоза у дрозофил D. causea, например, полюса половых клеток бывают неравноценны. Один из полюсов рассматривается как функциональный (активный), а другой пассивный. Х-хромосомы, по мнению автора, чаще отходят к функциональному полюсу, а Y-хромосомы — к нефункциональному. Активные, функционирующие сперматозоиды формируются лишь с участием материала активного полюса, и поэтому вероятность образования XX-зигот бывает у таких мух гораздо большей, чем зигот мужского пола. Стойкое наследованное преобладание самок отмечено также в некоторых популяциях одной из африканских бабочек. Процент самцов у этой бабочки в указанных популяциях колеблется от 0,6 до 38,6. Партеногенеза не бывает, и природа явления не ясна (Owen, 1966).

Встречаются популяции дрозофил и у других двукрылых с избытком самцов во вторичном соотношении полов. Такие линии обнаружены, например у D. melanogaster (Schulten, 1964). Путем отбора была получена сублиния, у которой при температуре 26° самцов развивалось в 6 раз больше, чем самок, а при температуре 27,5° число самцов превосходило число самок даже в 12 раз. При снижении температуры доля самцов во вторичном соотношении полов падала, но не ниже 58,3%. При аутбредных скрещиваниях самок этих линий в F_1 избыток самцов в какой-то степени сохранялся, но при аутобредном скрещивании самцов соотношение полов в потомстве не отличалось от такового других линий дрозофил этого вида. Следовательно, явление в большей мере зависело от материнского эффекта. Автор приходит в выводу о полигенном характере наследственного преобладания самцов в потомстве указанных выше мух, причем гены, определяющие соотношение полов, неравномерно распределены в ряде хромосом в яйцеклетке.

Иначе объясняется стойкое преобладание мужских особей в потомстве москита Aedes aegypti. У этого вида

в отдельных популяциях самцы составляют до 87% приплода (Hickey, Graig, 1966). Авторы считают, что причина такого соотношения полов заключается в наличии некоего фактора нарушителя, расположенного в половых хромосомах. Этот фактор действует только у самцов. Механизм фактора неясен, но особи, несущие этот фактор, продуцируют уменьшенное число сперматозоидов, возможно за счет гибели содержащих Х-хромосому. Результат — повышенная доля самцов в потомстве этого москита.

Преимущественное генетически обусловленное рождение особей одного из полов известно и у млекопитающих. Так, еще в 50-х годах было обнаружено, что у одной инбредной линии лабораторных мышей (PHL) в потомстве стойко преобладают в числе самки (41,8±0,93% самцов), а в другой линии (PHH) не менее стойко, хотя и менее существенно, в числе преобладают самцы (52,8± ±0,8% самцов). В результате реципрокных межлинейных скрещиваний и разведения мышей указанных линий в течение 10 лет в различных условиях оказалось, что соотношение полов в приплоде от этих скрещиваний определяется в первую очередь линейной принадлежностью самца и не может объясняться дифференцированной гибелью зигот разного пола (Weir, 1960, 1962). В одной из предыдущих глав мы рассматривали генетически обусловленное неравенство вторичного соотношения полов у леммингов (Гилева, 1975, 1979) и упоминали о вероятности такого неравенства у некоторых хомячков. Однако способность производить потомство преимущественно одного пола встречается, хотя и не часто, и у отдельных особей различных млекопитающих в популяциях с обычным соотношением полов. В условиях звероферм, животноводческих хозяйств, в лабораториях, а в какой-то мере, вероятно, и в малочисленных диких популяциях, например в популяциях редких и исчезающих млекопитающих, такая способность может иметь заметный эффект в отношении половой структуры этих популяций. Еще в 1932 г. Н. М. Лютиков обнаружил, что отдельные быки — производители крупного рогатого скота при скрещивании с различными коровами стойко дают потомство преимущественно мужского пола. Из 36 быков, находившихся под его наблюдением в течение ряда лет, 6 производителей дали в сумме от многих коров 240 бычков и 150 телочек, т. е. 61,5±2,46% потомков мужского пола.

В это же время от 30 других быков того же возраста, содержавшихся в таких же условиях, было получено сум-

марно 452 бычка и 445 телочек, т. е. лишь 50,4±1,67% потомства мужского пола. Таким образом, разница в половом составе между потомством 6 и 30 быков статистически высоко достоверна. Состав потомства каждого из быков в отдельности был близок к указанным выше цифрам. Пять из шести производителей, от которых рождались преимущественно бычки, состояли в разной степени родства между собой, но не все, будучи одинаковой степени родства, оказались способными к производству потомства преимущественно мужского пола. Способность рождать преимущественно бычков была свойственна и некоторым из дочерей упомянутых шести быков, но большинство их потомков такой способностью не обладало. Кроме того, среди потомков некоторых из шести упомянутых быков не было ни одной особи, сохранившей способность отца. Автор подчеркивает редкость повторения этой способности в поколениях. Его попытка объяснить явление на основе генетического анализа, по его собственному признанию, успехом не увенчалась. Зависимость пола потомства от индивидуальных особенностей самца у крупного рогатого скота была показана позже и зарубежными исследователями (Bar-Anon, Robertson, 1975).

Аналогичное явление, т. е. рождение потомков преимущественно или даже исключительно одного пола, известно и у людей. Так, И. И. Гершкович (1968) сообщает о семьях, в одной из которых подряд родилось 47 мальчиков разных поколений, а в другой 72 девочки. Такая случайность, конечно, совершенно невероятна, но и причина явления неизвестна.

С целью дальнейшего изучения распространенности способности различных млекопитающих к преимущественному воспроизводству особей одного пола и выяснения характера наследования этой способности, а следовательно, и оценки ее значения в определении вторичного полового состава в популяциях, мы осуществили в течение ряда лет и поколений наблюдения за половым составом потомства значительного числа особей, принадлежавших к различным видам, семействам и отрядам млекопитающих. Под наблюдением находились свиньи и крупный рогатый скот на фермах двух совхозов Волгоградской области, лисицы трех звероферм (в двух из них по анализу производственных журналов за несколько лет), кролики в двух хозяйствах и белые мыши в виварии Волгоградского педагогического института (Кубанцев, 1964, 1967).

Несмотря на большие масштабы исследования поло-

Таблица 37. Способность к воспроизводству преимущественно одного пола у крупного рогатого скота

Данные	Число коров	Процент к численности стада
Коровы, размножение которых удалось наблюдать в течение 6 лет	82	100
во всех отелах рождали телок	22	26,3
во всех отелах рождали бычков	6	7,3
Коровы, рождавшие потомков одного пола	28	34,1±5,23

жительный эффект был обнаружен лишь в двух случаях: у отдельных коров в совхозах «Волго-Дон» и «Горная поляна» Волгоградской области и у двух самцов-кроликов на экспериментальной ферме Волгоградского пединститута. Материалы по крупному рогатому скоту представлены в табл. 37. Подавляющее большинство коров, рождавших потомков только одного пола, покрывалось в течение 6 лет быками разного возраста. По продуктивности и возрасту эти коровы ничем не выделялись среди прочих животных своего стада. Но в то же время у других коров той же симментальской породы в этих же стадах от тех же быков-производителей рождались потомки обоих полов, в том числе и у 12 коров, каждая из которых в течение 4 лет покрывалась одним быком. Обнаружить наследование способности рождать потомков только одного пола у крупного рогатого скота нам не удалось, несмотря на шестилетний срок наблюдений. Не обладали способностью к производству потомков одного пола и находившиеся под наблюдением быки-производители.

Ярко выраженной способностью к порождению потомков преимущественно мужского пола обладал кролик-самец на экспериментальной ферме Волгоградского пединститута. Это был беспородный кролик, мелких размеров и буроватой окраски, по кличке «Заяц». В качестве контроля рассматривались окролы от пяти других беспородных годовалых самцов-производителей, содержавшихся в тех же условиях, что и «Заяц». Эти материалы сведены в табл. 38.

В потомстве от «Зайца» самцы преобладали в 10 окролах из 11 и лишь в одном было незначительно больше самок. У контрольных самцов самки в окролах преобладали в 13 случаях из 22, а самцы — только в 5 от разных самцов. По плодовитости все самки и в контроле, и в

Таблица 38. Способность к воспроизводству потомства преимущественно одного пола у кроликов

Производители кроликов	Число покрывавшихся самок	Число окролов	Состав пометов		Самцы, %	Достоверная разница по Стьюденту
			самцы	самки		
«Заяц»	9	11	51	24	67,3±5,4	3,2
Пять контрольных самцов	18	22	73	84	45,6±3,97	

опыте были примерно равноценны, т. е. повышенной гибели зигот, по-видимому, не наблюдалось.

Потомство «Зайца» оставалось под наблюдением до шестого поколения, в течение 4 лет. Проводились как близко родственные, так и неродственные спаривания, причем результаты анализировались отдельно в мужской и женской линиях. В каждом варианте осуществлялись контрольные спаривания кроликов того же возраста, содержавшихся в тех же условиях, что и подопытные, но не состоящих в родстве с линией «Зайца». Результаты скрещивания потомков «Зайца» первого поколения даны в табл. 39. Суммарно в F_2 самцы преобладали в числе от скрещивания каждого самца-производителя (7 особей) и у каждой из 10 дочерей «Зайца». В F_2 от «Зайца» самки преобладали в числе лишь в шести окролах из 28 (21,4%), причем все эти шесть окролов были получены от разных пар. В контроле самки преобладали в 9 окролах из 18. Ни один из потомков «Зайца» первого поколения при неродственном спаривании не проявил достоверной спо-

Таблица 39. Результаты скрещивания потомков первого поколения самца-кролика («Заяц»), обладающего способностью производить потомство преимущественно мужского пола

Производители кролика	Число окролов	Состав потомства		Самцы, %	Достоверность разницы по Стьюденту (t)
		самцы	самки		
Родственное скрещивание потомков «Зайца» первого поколения	28	104	82	56,0±3,6	2,5
Родственное спаривание контрольных животных	18	55	76	42,2±4,3	

собности к производству потомства преимущественно одного пола. И в контроле, и при неродственном спаривании потомков «Зайца» как самцов, так и самок потомки мужского пола в окролах составляли 45—47%.

Таким образом, воспроизводство потомков преимущественно одного пола (самцов) имело место в первом поколении линии «Зайца» только в случае спаривания по схеме сестра×брат, но и в этом случае способность к рождению преимущественно самцов была заметно слабее, чем у самого «Зайца». В F_3 ни в одном варианте скрещивания достоверной разницы с контролем в отношении полового состава потомства получено не было. В среднем во всех вариантах родственного и неродственного спаривания особей второго поколения, как и в контрольных окролах, самцы составляли 45—48%. Но один кролик этого поколения, самец по кличке «Внук» (сын дочери «Зайца» от неродственного спаривания), обладал хорошо выраженной способностью к производству потомства преимущественно мужского пола. Как при спаривании с сестрами, так и в результате неродственных спариваний всего с 16 различными самками в 46 окролах было получено 156 самцов (57,0±3%) и лишь 116 самочек. Самцы при этом преобладали в 70% окролов, полученных от «Внука». В 30 контрольных окролах самцов было лишь 45±3,7%. Критерий различия по Стьюденту между половым составом потомства «Внука» и контролем достаточно высок (t=2,52). В последующих поколениях кроликов, до шестого включительно, мы не наблюдали стойкой способности к воспроизводству потомства преимущественно одного пола.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что у подавляющего большинства прямых потомков «Зайца» и «Внука» доминировали морфологические признаки отцов: мелкие размеры, бурая масть. Эти признаки имели 89% сыновей и дочерей «Зайца», хотя среди их матерей было 4 белых крольчихи крупных размеров, 2 крупные черные самки, 2 серые среднего размера и лишь одна бурая и такая же мелкая, как «Заяц». Потомство «Внука» было получено от 5 белых, 3 черных, 3 серых, 2 пятнистых и 3 бурых, похожих на «Внука» самок, но 52% всех крольчат унаследовали мелкие размеры и бурую масть отца — белых крольчат было 20% от общего числа, серых 12%, черных 11% и пятнистых 5%.

Таким образом, все эти материалы и их сопоставление с литературными данными позволяют считать, что стойкая способность отдельных особей производить потомство од-

ного или преимущественно одного пола не случайна и встречается среди различных млекопитающих. Однако такая способность у млекопитающих весьма редка. Из 665 животных (82 особи крупного рогатого скота, 101 свинья, 222 кролика, 158 белых мышей и 165 лисиц), размножение которых удалось наблюдать в течение ряда лет, лишь 28 коров и 2 кролика обладали указанной способностью. Т. е. у свиней, лисиц, белых мышей и кроликов эта способность по нашим материалам встречается реже, чем у одной особи из 101, 165, 158, 111 размножающихся животных названных видов. Из изучавшихся млекопитающих лишь у крупного рогатого скота по неизвестной нам причине эта способность встречается, по-видимому, относительно часто. Способностью производить потомство преимущественно одного пола у млекопитающих разных видов могут обладать как самцы, так и самки, и при этом у животных одного вида какие-то особи могут стойко рождать потомков преимущественно мужского пола, а другие — женского. Очевидно, при наличии таких особей в популяции ее половой состав в какой-то мере будет зависеть от числа этих особей и от их места в структуре группы. Механизм способности к производству и рождению потомков одного или главным образом одного пола отдельными особями у млекопитающих остается неясным. Судя по тому, что такая способность у большинства млекопитающих встречается редко и далеко не всегда определяется родственными отношениями животных, можно полагать, что в формировании этой способности решающее значение имеют какие-то неизвестные нам особенности индивидуального развития и функционирования организма этих особей, обеспечивающие, например, неравноценность оплодотворяющих возможностей X и Y-сперматозоидов, повышенную избирательность яйцеклеток по отношению к разным мужским половым клеткам или разную степень гибели зигот мужского и женского пола.

Но с другой стороны, способность к рождению преимущественно самцов или самок у некоторых животных в какой-то мере наследуется, что свидетельствует об участии процесса генетического аппарата. Принимая во внимание характер наследования, а также то, что резко выраженной способностью производить потомство преимущественно какого-то одного пола обладают особи, доминантные по некоторым морфологическим признакам, не сцепленным с полом, можно полагать, что эта способность в какой-то степени определяется факторами, локализованными в аутосомах.

ГЛАВА 6

О значении антропогенных воздействий в динамике половой структуры у млекопитающих

В течение многих веков антропогена общество в той или иной мере воздействует буквально на все экосистемы Земли и часто весьма значительно. Воздействие общества на природу уже давно сделалось одной из важнейших причин многообразных и постоянно ускоряющихся изменений среды жизни почти всех организмов планеты. Эти воздействия, несомненно, являются главной причиной изменений в распределении и численности всех без исключения млекопитающих. Значительны и многообразны в настоящее время масштабы и формы прямого умышленного воздействия человека на организмы многих видов и в первую очередь на млекопитающих, особенно если они используются в хозяйственных целях или, наоборот, чем-то вредны. Поскольку деятельность общества в природе «ощущается» уже в течение многих столетий, а в последнее время именно деятельность человека с наибольшей интенсивностью изменяет среду существования подавляющего большинства млекопитающих или вызывает непосредственное изменение численности и плотности их популяций, можно достаточно обоснованно предполагать, что антропогенные воздействия в данный период представляют собой одну из важнейших форм внешнего влияния на работу популяционных гомеостатических механизмов у животных этого класса. При этом весьма вероятно дифференцированное влияние отдельных антропических факторов на различные внутрипопуляционные группы организмов и отдельные популяционные процессы, в том числе на половые группы млекопитающих, а следовательно и на динамику половой структуры популяций. К сожалению, последние проблемы исследованы пока весьма слабо, хотя они имеют прямое отношение как к прогнозированию изменений численности животных в антропогенезированной природе, так и к разработке методов управления некоторыми природными процессами, имеющими хозяйственно значимые аспекты. Кроме того, принимая во внимание вероятность разной устойчивости организма самцов и самок массовых мелких млекопитающих к раз-

личным химическим загрязнителям среды, можно с достаточной степенью обоснованности высказать предположение о целесообразности использования полового состава популяций таких животных в индикационных целях.

Основными каналами влияния хозяйственной деятельности на половую структуру популяций у млекопитающих можно, видимо, считать: а) промысел и охоту на многих животных, особенно принадлежащих к отрядам копытных, хищных, ластоногих, китообразных и некоторых грызунов; б) истребительные мероприятия, направленные против грызунов-вредителей сельскохозяйственных культур и животных, опасных в медицинском или ветеринарном отношении; в) загрязнение среды обитания ядохимикатами, поступающими в природу из промышленных предприятий и сельскохозяйственного производства; г) общее антропогенное изменение среды обитания многих видов млекопитающих. Два последних канала неумышленного воздействия человека на половую структуру популяций животных вообще, и у млекопитающих в частности, в настоящее время не исследованы в совершенстве, и лишь результаты первого из названных путей воздействия общества на половой состав животных ряда видов известны давно и могут рассматриваться как более или менее изученные. Из работ многих исследователей известно, например, что у подавляющего большинства видов промысловых млекопитающих как при их массовом промысле, так и в процессе спортивной охоты почти всегда добывается несколько больше (а иногда и значительно больше) взрослых самцов, чем взрослых самок. Причинами этого могут быть бóльшая подвижность, более крупные размеры тела, рогов, преимущественное развитие клыков, мускусных желез или других органов у самцов многих видов млекопитающих, что повышает охотничью или промысловую ценность особей этого пола, некоторые особенности поведения самцов у ряда млекопитающих, обеспечивающие их преимущественную добычу. В результате к концу промыслового сезона в интенсивно опромышляемых популяциях ряда видов может создаваться в третичном соотношении полов некоторый дефицит самцов, а при ежегодном промысле животных этот дефицит взрослых особей мужского пола может поддерживаться постоянно. В свою очередь, такое антропогенное нарушение естественной половой структуры не может не приводить к изменению интенсивности размножения и плотности популяции, порождает в популяции компенса-

торные процессы в форме динамики ее этологической и пространственной структур, а возможно и смещения в ее первичном и вторичном половом составе (Гревцов, 1980; Граков, 1980; и др.). Из работ А. В. Кузина и Г. К. Паниной (1975, 1977, 1978) известно, например, что постоянная преимущественная добыча секачей и самцов-холостяков котиков в северной части Тихого океана, и в частности на о-ве Тюленьем, привела к тому, что в середине 70-х годов на одного секача здесь приходилось более 100 самок. В результате этого заметно снизились репродуктивные возможности популяции, увеличилась смертность половозрелых самок.

Сходные материалы содержатся и в работе В. М. Когай (1982). По данным этого исследователя, в 60-х годах соотношение полов у котиков в Охотском море было 1 : 3 в пользу самок, а в 70-х, в результате избирательного промысла самцов,— от 1 : 5 до 1 : 13. На большом и статистически достоверном материале известно также, что почти у всех хищников, особенно семейства куньих, взрослые самцы заметно преобладают среди особей, добываемых в начале промысловых сезонов, причем в большей мере, чем в среднем в популяциях (Сокольский, 1967; Кукарцев, 1970; Sheng Helin, LuHauji, 1975; и др.). В связи с интенсивным изъятием из популяции самцов к концу промысла доля самок среди добытых животных иногда заметно возрастает. Если же промысел с большей интенсивностью продолжается в течение многих лет, возникает, так же как у ластоногих, стойкий дефицит самцов в популяции, и одним из показателей этого является постоянное численное преобладание самок среди добываемых взрослых зверей, т. е. третичное соотношение полов в популяции становится аномальным. Многие авторы указывают на преимущественную добычу взрослых самцов и у копытных млекопитающих, например у лося, в результате чего соотношение полов в популяциях сдвигается в сторону иногда очень значительного, не соответствующего естественному преобладанию взрослых самок. Достаточно подробное изложение этих процессов в популяциях лося, по данным многих авторов, приводится в сводке Е. К. Тимофеевой (1974). На преимущественную добычу самцов кабана во время промысла указывают Г. И. Иванова и Б. В. Моложанов (1982); она наблюдается также, особенно в начальный период промысла, и у некоторых промысловых грызунов (Реймов, 1980).

Не менее существенными могут быть изменения в структуре популяций у некоторых видов млекопитающих из отряда грызунов как следствие борьбы с ними с помощью ядохимикатов или бактериальных препаратов (Емельянов и др., 1977; Дмитриев и Лобачев, 1977; Евдокимов, 1978; Каменов, Золотарев, 1979; Поле, 1980; Орленев, Переладов, 1981). В результате этих исследований очевидно, что особи разного пола и разного физиологического состояния (например, беременные и яловые самки) неодинаково реагируют на одни и те же истребительные мероприятия. Самцы и самки с разной интенсивностью заселяют площади, освободившиеся от грызунов, и это приводит к определенной специфике половой структуры популяций в восстановительный период. Аналогичное действие оказывает на половую структуру популяций некоторых млекопитающих, например зайцев и мышевидных грызунов, введение в среду их обитания ядов, не имеющих прямого отношения к этим животным, т. е. пестицидов, ^{90}Sr, ртути и др. (Алиева и др., 1972; Исаев, Покаржевский, 1978; Каменов, Золотарев, 1979; Рогатко, 1982; Spencer, Barrett, 1980). В некоторых работах этого направления обосновывается предположение об изменчивости генофонда популяций животных под воздействием химических загрязнителей среды их обитания, т. е. по существу делается попытка показать неодинаковую устойчивость разных генотипов в популяции к воздействию на ее особей одного и того же химического агента (Лекявичус, 1978). Понятно, что следствием этого также могут быть определенные сдвиги в половой структуре популяции, причем на всех ее возрастных ступенях.

Наиболее разносторонний, пожалуй, хотя и далеко не исчерпывающий анализ популяционных процессов, возникающих в результате введения ядохимикатов в среду обитания животных, дается в работе П. П. Дмитриева и В. С. Лобачева (1977). Авторы приводят, в частности, схемы (собственные и по Моррису) (Morris, 1972) причинно-следственных связей, возникающих в биоценозах и в популяциях животных в результате загрязнения среды их обитания ядохимикатами. Эти схемы отражают большую сложность внутрипопуляционных процессов, причем многие следствия химического загрязнения среды и популяционные связи, данные на этих схемах, могут рассматриваться лишь как предположительные или возможные. Это в первую очередь относится к изменениям физиологического состояния и поведения особей, сохранив-

шихся на загрязненных ядохимикатами площадях (в том числе и при проведении борьбы с животными-вредителями), а также к перестройке структуры популяций этих организмов. Пока недостаточно ясны степень и причины различий в чувствительности особей разных видов и популяций к одним и тем же ядохимикатам, причем дифференцированно по полу и возрасту в каждой из популяций. Слабо изучена специфика популяционных перестроек в зависимости от способа истребительных работ, состава ядов и условий обитания каждой популяции. Нет ясности и в том, является ли резкое изменение плотности популяции, обусловленное гибелью животных, единственной причиной последующих популяционных перестроек, или в восстановительный период существенную роль могут играть процессы, независимые от плотности популяции. Причинами таких процессов могут быть, например, изменения в структуре популяции, вызванные дифференцированной гибелью особей разного возраста и пола, присутствие в остаточной популяции более или менее значительного числа переболевших после получения яда, но выживших особей, селективное действие яда в генотипическом отношении и т. п.

Доцентом Волгоградского сельскохозяйственного института В. Н. Дьяконовым при участии Б. С. Кубанцева, в 1974—1978 гг. в ряде районов Волгоградской области изучались некоторые процессы в популяциях обыкновенной полевки, возникающие в результате истребительных мероприятий, проводившихся против этого грызуна на полях сельскохозяйственных культур (Кубанцев, Дьяконов, 1980). Свердловскими зоологами (преимущественно Н. Г. Евдокимовым) под руководством В. Н. Большакова аналогичная работа проводилась по изучению популяций грызунов в лесных и тундровых биоценозах, где преобладали рыжая и красная полевки. Кроме того, для анализа некоторых из названных проблем оказалось полезным привлечь при соответствующей обработке и интерпретации материалы, полученные Б. С. Кубанцевым при работе с малым сусликом в Западном Казахстане в составе экспедиции ВИЗР ВАСХНИЛ еще в 1953—1955 гг. (Кубанцев, 1953, 1961).

Во всех случаях исследовалось изменение возрастной и половой структуры популяций на фоне падения численности грызунов в результате истребительных работ, затем в восстановительный период, динамика размножения животных, изменение их физиологического состояния,

различия в указанных процессах в зависимости от вида животных, характера биотопа и способа истребления грызунов. Все эти исследования проводились на базе производственных экспериментов, когда истребительные мероприятия осуществлялись на сотнях и тысячах гектаров. Грызуны истреблялись с помощью отравленных приманок и биопрепаратов в соответствии с действующими производственными инструкциями.

Учеты численности, исследование состава популяций, состояния животных и процессов размножения осуществлялись параллельно на экспериментальных территориях и на аналогичных в биотопическом отношении достаточно обширных площадях, не подвергавшихся обработке отравленными приманками, т. е. контрольных. При этом использовались общепринятые, достаточно надежные методы полевых и камеральных экологических исследований (Новиков, 1953; Поляков и др., 1957; Тупикова, 1964; Шварц и др., 1968). В результате истребительных работ в трех районах Западного Казахстана в 1953—1955 гг. плотность населения малого суслика снизилась в среднем с 11—37 на 1 га до 1,3—2,8 (Кубанцев, 1953).

Относительная численность полевок в четырех районах Волгоградской области упала в результате использования приманок с фосфидом цинка с 10,4—28,4% попадания в ловушки Геро до 6—10% на многолетних травах, и с 28,4—40,4 до 6—14,5% на посевах зерновых культур. В лесных районах Удмуртской АССР численность рыжей полевки после весенних обработок снизилась с 16—23 до 1—3%. После использования биопрепаратов на многолетних травах в двух районах Волгоградской области в 1975 и 1976 гг. относительная численность полевок снизилась с 14,2—26,2 до 6—13% попадания.

На контрольных площадях поселения сусликов и относительная численность полевок сохранялись на довольно высоком уровне: 14—34,5 особей на 1 га сусликов и 19,5—38% попадания полевок (Дьяконов, Кубанцев, 1980), в лесных биотопах — 27—45%. Оказалось, что, кроме изменения плотности и численности грызунов, во всех случаях вследствие истребительных работ заметно изменялся возрастной состав популяций. У сусликов, например, весьма заметным оказалось «постарение» популяции как следствие истребительных работ (Кубанцев, 1953). При этом имело значение, когда проводились истребительные работы: в период массовой беременности и лак-

тации самок или после выхода из нор молодняка. В первом случае процент молодняка на контрольных площадях оказался достоверно в 2 раза больше, чем на обработанной ядовитыми приманками территории, во втором — молодых сусликов на контрольных участках было больше лишь на 1/3.

Снижение численности молодняка сусликов в результате истребительных работ во время беременности и лактации самок может иметь несколько объяснений: преимущественная гибель самих самок, резорбция эмбрионов в результате частичного отравления матерей, мертворождение по этой же причине, гибель новорожденных в результате болезненного состояния кормящих самок. Однако преимущественной гибели самок, в том числе и беременных (а таких было, например, в 1953 г. 95%), вследствие истребительных работ не наблюдалось, количественное соотношение полов в популяциях не изменилось. В то же время несколько иным было общее физиологическое состояние сусликов, сохранившихся после истребительных работ. Например, в пределах одной возрастной группы сусликов от 1 года до 2 лет средний вес тела животных на обрабатывавшихся площадях оказался статистически достоверно на 11% ниже, чем на контрольных участках. Нет оснований полагать, что после истребительных работ сохранились наиболее мелкие животные. Более вероятна потеря веса частью особей в результате их нелетального отравления. Об этом свидетельствует гораздо более высокий процент резорбции эмбрионов у самок, сохранившихся на обработанных площадях. Если на контрольных участках резорбция эмбрионов наблюдалась в разные годы и на разных участках у 0,7—15% самок, то после истребительных работ — у 25—67% сохранившихся беременных особей.

Таким образом, отрицательное воздействие отравленной приманки на самок малого суслика во время размножения оказывается более существенной причиной изменений возрастного состава популяции, чем дифференцированная по возрасту гибель животных в результате непосредственного потребления ими отравленного зерна, хотя наблюдалась и гибель.

Особенно резко изменился возрастной состав сусликов вследствие рассмотренных выше причин в 1954 г., когда естественная интенсивность их размножения была очень низкой (размножалось лишь 15—20% самок). В этом случае молодняка на контрольных площадях оказалось

в 12 раз больше, чем на участках, обработанных отравленными приманками в период беременности и лактации самок. Уже эти материалы довольно убедительно свидетельствуют о том, что даже такое сильное и, казалось бы, интегрированное антропогенное воздействие, как истребительная борьба с грызунами химическими средствами, имеет следствием непосредственное, так сказать первичное изменение возрастной структуры популяции и физиологического состояния части ее членов. Эти изменения не только не являются результатом падения численности или плотности популяции, но и сами, по-видимому, могут оказать влияние на последующую динамику этих популяционных параметров. Однако половая структура популяции малого суслика в результате истребительных работ существенных изменений не претерпела. Интересно отметить, что истребление приманочным методом красохвостой песчанки в Закавказье дало несколько иной популяционный результат (Емельянов и др., 1977). У этого вида после истребительных работ существенно изменилась половая структура популяций, причем среди сохранившихся особей в некоторых стациях резервации заметно увеличилась относительная доля самок, и их численное преобладание было иногда весьма существенным.

Материалы, полученные нами при изучении рассмотренных выше процессов у полевок, отличались от только что описанных. Причем изменения структуры популяции, как и восстановление численности полевок после истребительных работ, протекали не совсем одинаково в разных биотопах (поля пшеницы и посевы многолетних трав, леса) и зависели от способа истребления грызунов.

У полевок, как и у сусликов, после истребительных работ во всех случаях процент молодых в популяциях оказался заметно ниже, чем до истребления грызунов, и ниже, чем на контрольных участках в соответствующие периоды. Однако при использовании биопрепаратов эти изменения были гораздо более заметными, чем при использовании фосфида цинка (Дьяконов, Кубанцев, 1980), хотя изменения численности в последнем случае были несколько больше. Например, после применения отравленных приманок с фосфидом цинка и на посевах озимой пшеницы, и на многолетних травах в четырех районах Волгоградской области (Михайловском, Серафимовичском, Клетском и Подтелковском) доля молодняка в популяциях была меньше на 5—10% по сравнению как с контролем, так и с исходным соотношением возрастных

групп на этих же полях до обработок. В результате использования на многолетних травах биопрепаратов в это же время в двух районах области (Камышинский и Алексеевский) численность молодняка в популяциях достоверно снизилась по сравнению с исходным на 10—30%, а по сравнению с контролем — на 10—21%.

В отличие от сусликов у полевок в результате истребительных работ заметно изменился половой состав популяций, но изменения эти отличались от наблюдавшихся у краснохвостой песчанки (Емельянов и др., 1977). Во всех случаях среди взрослых полевок, сохранившихся после истребительных работ, процент самок, и особенно беременных, оказался гораздо меньше, чем до использования отравляющих приманок и чем на контрольных площадях. Однако на многолетних травах после использования фосфида цинка общее изменение полового состава не достигло статистически достоверных показателей и наблюдалась лишь тенденция к снижению относительного числа самок, главным образом за счет преимущественной гибели беременных особей. В это же время на посевах пшеницы указанные различия были статистически достоверны по сравнению как с первоначальным соотношением полов, так и с контролем.

После же применения биопрепаратов и на многолетних травах относительное число беременных самок снизилось в 3—4 раза. Все это свидетельствует о преимущественной гибели самок полевок в результате истребительных работ приманочными методами, и особенно беременных самок, но в разной мере в зависимости от условий их обитания и используемого препарата.

Опять-таки в отличие от сусликов среднее число эмбрионов у оставшихся после истребительных работ полевок практически не изменилось, как и частота резорбций эмбрионов. Лишь у самок, оставшихся на площадях, обработанных биопрепаратами, этот последний показатель оказался выше, чем в контроле, почти в 2 раза.

Изучение состояния полевок до и после истребительных работ а также на контрольных площадях показало, что при использовании фосфида цинка погибают, по-видимому, все особи, получившие отравленную приманку, и подтравленных, но выживших, особей практически не сохраняется. Снижение же численности и плотности поселения полевок в отмеченных выше масштабах, как и нарушение их популяционной структуры, в данном случае лишь незначительно сказалось на общем состоянии

грызунов, причем отметить различия удалось лишь у самок. Исследования в лесных биоценозах показали, что при повторном заселении обработанных участков в восстанавливающейся части популяции резко увеличивается доля старых самцов (71—90% от общего числа самцов) и самок более поздних генераций (73—74%). Поскольку половое созревание у самцов первой генерации, как отмечено многими авторами, наступает позже, чем у самок этой же генерации, то спаривание молодых самок происходит, по-видимому, преимущественно со старыми самцами (явление «возрастного кросса»), что должно играть существенную роль в изменении структуры популяции. У взрослых самок достоверные различия с контролем наблюдались по относительному весу почек, надпочечников и печени, свидетельствуя по совокупности о несколько худшем состоянии животных на площадях, обработанных отравленными приманками.

При использовании биопрепаратов картина была существенно иной. Хотя изменения численности полевок в этом случае имели несколько меньшие масштабы, чем при использовании фосфида цинка, в общем состоянии полевок, сохранившихся на обработанных площадях, и контрольных животных была заметная разница. В среднем у полевок на обработанных площадях относительный вес печени был достоверно ниже, а индексы почек и надпочечников выше, чем у контрольных грызунов тех же половых и возрастных групп. То и другое объяснимо в данной ситуации лишь присутствием в популяции на обработанной территории значительного числа полевок с повышенной напряженностью процессов жизнеобеспечения, вызванной заболеванием грызунов, получивших биопрепарат. Интересно, что у беременных самок, сохранившихся после истребления грызунов с помощью биопрепаратов, число эмбрионов мужского пола было заметно меньше, чем у полевок на этих же полях до истребления и контроле. До использования биопрепаратов эмбрионы мужского пола составляли в среднем по двум районам за 2 года около 50% всех эмбрионов, после истребительных работ у сохранившихся самок — 38,1%, а в контроле в это же время — 45,5%. Имея в виду повышенную частоту резорбции эмбрионов у полевок на обработанной биопрепаратами площади можно с достаточным основанием предположить, что эмбрионы мужского пола резорбировались чаще, чем женского. Интересно отметить, что И. В. Рогатко (1982) наблюдала повышенную рождаемость самок

у мышевидных грызунов и в биотопах, загрязненных пестицидами.

Таким образом, очевидно, что даже такие сильные и, казалось бы, неизбирательные формы антропогенных воздействий, как использование отравленных приманок в борьбе с грызунами, не только влияют на численность этих животных, но могут непосредственно довольно заметно изменять половую структуру их популяций. При этом у разных видов грызунов половая структура популяций в разной степени изменяется под воздействием приманочного метода борьбы с ними, и этот эффект для каждого вида, кроме того, в существенной мере определяется условиями обитания популяции и конкретной формой истребительного воздействия на нее (например, яды или биопрепараты).

По-видимому, аналогичный эффект может дать и химическое загрязнение среды обитания животных, не имеющее к ним прямого отношения. Однако, как уже отмечалось выше, эта сторона проблемы почти не изучалась, и сведения о процессах, возникающих в популяциях различных животных в результате химического загрязнения среды, крайне фрагментарны. Известно, например, что ДДТ отрицательно влияет на репродуктивные способности некоторых млекопитающих и вызывает резорбцию эмбрионов (Алиева и др., 1972). По данным указанных авторов, самцы зайца-русака в условиях пестицидного загрязнения погибают в большей мере, чем самки, и соотношение полов во всех возрастных группах данного вида сдвигается при этом в сторону значительного преобладания особей женского пола. То же самое, по данным И. В. Рогатко, имеет место и у некоторых мышевидных грызунов как следствие загрязнения среды их обитания пестицидами.

В противоположность этим материалам, по данным Д. Н. Каменева и С. А. Золотарева (1980), у домовых мышей диких популяций организм самок более чувствителен к действию некоторых пестицидов (гептахлор и симазин). Бóльшая чувствительность самок пенсильванской полевки к загрязнению среды ее обитания гербицидом была установлена и в производственных экспериментах американскими исследователями (Spencer, Barrett, 1980). Т. е. и в отношении к пестицидному загрязнению среды налицо видоспецифическая реакция, результатом которой может быть специфическое изменение половой структуры популяций у разных видов млекопитающих. Можно, видимо, полагать, что определенное влияние на

характер динамики половой структуры популяции и в случаях химического антропогенного загрязнения среды будут оказывать время загрязнения, биотопические условия обитания популяции, ну и, конечно, состав загрязнителей и интенсивность загрязнения.

Несколько больше, пожалуй, накопилось сведений о влиянии на половую структуру популяций у млекопитающих общего антропогенного изменения среды их обитания. Из работ различных авторов, выполненных в последние годы, известно, что антропогенные изменения среды обитания нередко имеют следствием весьма сложные эколого-эволюционные процессы в популяциях и сообществах организмов, которые протекают с большой интенсивностью (Большаков, 1981; Большаков и др., 1978; Кубанцев, 1979). С изменением интенсивности и направленности микроэволюции организмов в результате антропогенных воздействий на среду их обитания существенные перестройки должны испытывать и гомеостатические популяционные процессы, в том числе и половая структура популяций. Однако анализ динамики половой структуры популяций животных представляется наиболее сложным. Сложность эта заключается в том, что изменения среды обитания нередко приводят в конечном итоге к изменениям численности и плотности популяций. Эти же процессы, в свою очередь, могут быть причиной динамики полового состава млекопитающих (см. ниже). Таким образом, изменение половой структуры популяций оказывается вторичным, и не является непосредственным результатом антропогенного преобразования среды обитания организмов. Вычленить же при этом возможное прямое влияние антропогенных изменений среды на половую структуру популяций чрезвычайно трудно. Так, в Западном Казахстане мы наблюдали, что на участках целинной степи, подвергающихся воздействию чрезмерного выпаса скота и в результате сильно измененных по состоянию почвы, составу и обилию растений, половая структура популяций малого суслика заметно отличается от таковой на соседних участках, менее измененных деятельностью людей (глава 3). Однако при этом на участках интенсивного скотобоя, как правило, значительно выше бывает плотность поселения сусликов, что и может быть непосредственной причиной сдвигов в половом составе популяции (глава 7).

В то же время в принципе возможно, что изменение человеком условий обитания популяции вызывает дифференцированную по полу гибель животных, причем в не-

одинаковой степени в разных возрастных группах. Например, по наблюдениям некоторых авторов (Stikel, 1979) в результате уборочных работ на полях пшеницы и кукурузы на экспериментальной ферме в штате Мэриленд (США), резко снижалась выживаемость взрослых самцов домовой мыши, тогда как на выживаемости самок уборка хлебов заметно не отражалась. Не исключено и влияние изменений среды хозяйственной деятельности на вторичное (Руди, 1980), а возможно даже первичное, соотношение полов. Еще одним механизмом непосредственного влияния антропогенных изменений среды на половой состав популяций у некоторых видов млекопитающих может быть стимуляция перемещения животных дифференцированно по полу (глава 3; Сахно, 1959; Лапшов и др., 1976; Myers, Krebs, 1971; и др.).

Таким образом, изменение условий обитания животных деятельностью общества может оказывать многообразные как непосредственные, так и опосредованные влияния на половую структуру популяций, зависящие как от степени и характера изменений среды, так и от видовой специфики и исходного состояния популяций, подвергающихся воздействию измененных человеком условий существования. Наиболее показательными в этом отношении являются, пожалуй, материалы ряда авторов, изучавших влияние на структуру популяций и популяционные процессы у ондатры измененных условий ее обитания в результате гидростроительства. На основе полевых сборов в дельте Амударьи, анализа многочисленных ведомственных отчетов и массового просмотра шкурок ондатры из различных районов ареала этого вида И. Б. Корсакову (1977) удалось показать, что соотношение полов в популяциях этого грызуна весьма различно в зависимости от мест обитания и в разных возрастных группах. Эти показатели, кроме того, существенно изменяются при изменении гидрорежима водоемов. При усыхании пойменных водоемов, например, заметно снижается в популяциях процент самцов. Наоборот, при улучшении водности в результате хозяйственной деятельности в местах обитания ондатры соотношение полов среди взрослых животных приближается к единице.

Аналогичные материалы были получены С. В. Макаровым и В. В. Ширяевым (1977) при изучении особенностей биологии ондатры в дельте р. Или как следствия зарегулирования стока этой реки. В результате многолетних наблюдений (1963—1976) до и после зарегулирования

стока реки авторам удалось установить, что ухудшение условий обитания ондатры в дельте р. Или после строительства на реке гидросооружений вызвало существенное снижение в популяциях доли взрослых самцов. Вместе с тем плодовитость ондатры в новых условиях не претерпела существенных изменений, как и количественное преобладание особей мужского пола среди молодняка. Существенно увеличился лишь отход молодняка.

Численность ондатры в дельте р. Или в результате зарегулирования стока реки снизилась очень существенно, в первую очередь и в основном за счет сокращения площади угодий, пригодных для жизни этого грызуна. Однако сохранение плодовитости и вторичного соотношения полов на прежнем уровне свидетельствуют о том, что сдвиги в третичном половом составе популяции ондатры в данном случае не являются следствием изменения плотности популяции и носят первичный характер.

Авторы считают, что указанные сдвиги в половом составе популяции происходят в результате повышенной подвижности, а соответственно и гибели самцов в ухудшающихся в результате изменений гидрорежима защитных условиях. Первичность антропогенно индуцированных изменений полового состава популяций ондатры в данном случае подтверждается еще и тем, что в разные годы в зависимости от естественных условий обводненности в антропогенно измененных угодьях половая структура популяции имела заметную динамику, не связанную прямо с численностью или плотностью популяции (табл. 40).

Из приведенных материалов очевидно, что изменение человеком среды обитания млекопитающих может быть существенной причиной изменения половой структуры их популяций как в результате изменения смертности животных дифференцированно по полу в измененных условиях среды, так и вследствие стимуляции миграционных процессов, с разной интенсивностью протекающих у самок и самцов. Динамика половой структуры при этом имеет видоспецифический характер и во многом определяется типом и интенсивностью антропогенного влияния на среду обитания животных. Однако имеющиеся по этому вопросу материалы не дают пока оснований говорить о каких-либо закономерностях антропогенно стимулированных изменений половой структуры популяций у млекопитающих в результате изменения человеком среды их обитания. Пока, пожалуй, можно лишь констатировать, что вызванные

Таблица 40. Соотношение полов в популяциях ондатры в различные по условиям ее обитания годы на стационаре Крыпсалы в дельте р. Или (Мараков, Ширяев, 1977)

Год	Состояние угодий	Самцы, %	
		среди молодняка в предыдущем году	среди взрослых ондатр
1968	Падение уровня воды во второй половине лета, преобладание старых зарослей тростника; защитные условия плохие	53,2	43,0
1969	Высокий паводок; улучшение возобновления растительности; защитные условия хорошие	52,6	55,5
1972	Резкое снижение уровня воды во второй половине лета, ухудшение возобновления растительности; весенние палы	53,0	48,1
1975	Резкое снижение уровня воды во второй половине лета, оголение береговой кромки водоемов, палы весной и в начале лета	53,2	43,5

деятельностью людей изменения среды обитания млекопитающих в наибольшей мере сказываются на третичном соотношении полов, и реакция взрослых самцов на внезапные и существенные изменения среды их обитания, как правило, бывает большей, чем реакция самок.

Несомненно также, что изменение численности и плотности популяций в результате деятельности человека также может быть важной опосредованной причиной динамики их половой структуры (см. главу 7).

Таким образом, постоянное воздействие человека как на среду обитания, так и непосредственно на самих животных с полным основанием может рассматриваться в настоящее время в качестве важнейшей причины динамики популяций, вероятно, у большинства видов млекопитающих, включая и динамику их половой структуры.

Поскольку антропогенные изменения среды обитания животных, как и непосредственно состава их популяций, нередко выходят за пределы адаптивного для данной популяции уровня, возникает дестабилизация популяционной системы, а затем и ее перестройка, направленность которой во многих случаях может иметь хозяйственно важный аспект. Половой состав популяции представляет

собой один из элементов популяционной структуры в целом, а половой состав животных возрастных групп имеет прямое отношение к размножению популяции и, следовательно, оказывает влияние на динамику ее численности. Поэтому роль в популяционных процессах динамики половой структуры, в том числе и стимулированной антропогенными воздействиями, представляет существенный интерес.

ГЛАВА 7

Роль динамики половой структуры популяций в популяционных гомеостатических процессах

Многие авторы изменения половой структуры популяции у млекопитающих связывают с динамикой их численности (Максимов, 1948; Наумов С. П. и др., 1969; Шаталова, 1970; Мартынов, Бухменов, 1974; Демяшов, 1977; Куприянова, 1978; Ломакина, 1979; Эйгелис, 1980; Гладкина, 1980; Даренский, 1982; Canham, 1970; Kalela, 1971). В большинстве случаев такая связь отмечается у мелких, быстро размножающихся млекопитающих, легко реагирующих изменением интенсивности размножения и смертности на изменения условий их существования. Как раз у таких млекопитающих наиболее изменчив и половой состав их популяций (см. главы 3, 4). Лишь в отдельных случаях зависимость между динамикой численности популяций и их половой структурой отмечалась у малого суслика, соболя и у некоторых других многоплодных животных, но размножающихся один раз в сезон.

По данным большинства названных авторов, у микромаммалия при пике численности в популяциях преобладают самцы, в период спада доля самцов в популяции снижается и при низкой численности становится минимальной. В период роста численности соотношение полов испытывает наибольшие колебания во всех возрастных группах, но с общей тенденцией к возрастанию в популяции доли самцов. Некоторые авторы считают даже воз-

можным использовать половой состав популяций у мышевидных грызунов в качестве показателя этапа динамики их численности (Прокофьева, 1968; Гладкина, 1980).

Следует, однако, заметить, во-первых, что большинство из названных авторов, констатируя связь определенного полового состава популяции, чаще всего по общему соотношению самцов и самок, с этапами динамики численности, не находят достаточно убедительных объяснений причин этой связи. Во-вторых, некоторыми из упоминавшихся выше авторов были получены результаты, существенно отличающиеся от только что описанных. Показано, например, что у разных и даже близких видов на одном и том же этапе динамики численности наблюдаются иногда совершенно противоположные изменения половой структуры популяции (Ельшин, 1980). Более того, как это убедительно показано в исследованиях Э. А. Гилевой и ее соавторов (1980), генетически детерминированные сдвиги в соотношении полов у копытного лемминга сами могут быть существенной причиной, влияющей на темпы и амплитуду колебаний численности этого вида грызунов.

Таким образом, попытки объяснить постоянно наблюдаемые в природе изменения соотношения полов в популяциях млекопитающих на базе сопоставления этих изменений с этапами динамики численности популяций вряд ли можно считать удачными. Совершенно очевидно, что животные не могут воспринимать свою численность, а поэтому вряд ли возможна какая-либо их реакция на ее изменения. Но изменение численности популяции всегда является и результатом, и причиной изменений условий существования животных, составляющих эту популяцию, их физиологического состояния (уровня стресса) и даже генетической структуры популяций.

В качестве реакции на эти изменения в конечном итоге изменяются интенсивность размножения популяции в целом или большинства ее особей, а также отмирание животных, причем дифференцированно по полу. Последнее неоднократно отмечалось многими исследователями и у разных видов млекопитающих (глава 2). Если численность популяции низка, но начинается ее рост — это свидетельствует о благоприятных условиях ее существования. В такой ситуации, с одной стороны, у многоплодных животных возрастает величина пометов, а с другой — снижаются темпы отмирания зверей обычно во всех возрастных группах. То и другие обеспечивает увеличение относительного числа самцов (Иванов, 1967; Ивантер,

1969, 1980; Шаталова, 1970; Ломакина, 1979; Canham, 1970; и др.). Уже говорилось о том, что в больших пометах возрастает относительное число особей мужского пола, и это было неоднократно показано как в экспериментах, так и в полевых условиях (Асписов, 1940; Жегалов, 1950; Кубанцев, 1959; Ивантер, 1962; Иванов, 1967; С. Наумов и др., 1969). Известно также, что у многих видов млекопитающих и смертность, и выживаемость самцов на всех этапах их индивидуального развития находятся в большей зависимости от изменения условий их существования, чем соответствующая реакция самок. Однако нередко по мере роста численности популяции увеличивается и ее плотность, а это, как мы увидим в дальнейшем, может в существенной мере влиять как на вторичное, так и на третичное соотношение полов. Падение численности является результатом ухудшения условий существования популяции. Размножение в результате прекращается, а смертность достигает максимальных величин. У большинства млекопитающих в такой ситуации самцы отмирают интенсивнее самок, и относительная численность полов в популяции сдвигается в сторону преобладания особей женского пола (глава 2). Однако в тех случаях, когда при ухудшении условий размножение в какой-то мере сохраняется, несмотря на обычное при этом уменьшении размеров пометов, в них нередко отмечается повышенный процент самцов. Такое явление на большом и статистически достоверном материале констатировали, например, у мышевидных грызунов А. А. Лисицын (1946), З. В. Прокофьева (1968), И. И. Сахно (1959), у песчанок — Л. А. Бурделов и соавторы (1978), причем как в условиях высокой, так и сравнительно низкой численности популяций. Можно лишь предполагать, что у ослабленных плохими условиями существования, но все-таки сохранивших репродуктивную способность грызунов в этих случаях лучше выживают эмбрионы мужского пола или же происходят какие-то сдвиги уже в первичном соотношении полов. Аналогичное явление наблюдается, как это будет видно в дальнейшем, и при очень высокой плотности популяций у некоторых видов млекопитающих. Поэтому даже внешняя зависимость половой структуры популяции от этапа динамики ее численности выглядит далеко не однозначно.

Кроме того, изменение численности популяции всегда сопровождается изменением и ее возрастного состава, что также в какой-то мере может влиять на половую струк-

туру популяций, особенно у долгоживущих млекопитающих в небольших группах, хотя, как это следует из материалов 5-й главы книги, такое влияние в природных популяциях большинства млекопитающих вряд ли может быть особенно существенным. Не могут, по-видимому, в большинстве случаев серьезно повлиять на половую структуру популяции в природе и индивидуальные особенности отдельных особей (глава 6).

Как правило, изменение численности популяции влечет за собой и изменение ее плотности, причем влияние динамики этих двух популяционных параметров на дальнейшие популяционные процессы не всегда просто разграничить. Последнее приводит к тому, что некоторые исследователи анализируют понятия численности и плотности, и особенно изменения этих популяционных характеристик, в том числе и при анализе причин и зависимостей динамики полового состава популяций (Куликов, 1982; Ходыкина, 1982; Шубин, 1982; и др.). Хотя изменения плотности популяции и «сопровождают» изменения ее численности, однако зависимость между этими популяционными параметрами далеко не всегда может быть обозначена как прямо пропорциональная, поскольку изменения плотности зависят не только от темпов размножения и смертности животных, но и от перемещения и перераспределения особей в пространстве. Известно, например, что иногда в условиях падения численности популяции, в результате изменения пространственной структуры, плотность животных на отдельных участках популяционного ареала может даже возрастать. С другой стороны, расселение и внутрипопуляционные миграции животных могут уменьшать плотность населения на отдельных участках популяционного ареала без снижения общей численности популяции (Шилов, 1977).

Кроме того, плотность популяции в отличие от численности непосредственно воспринимается каждым из ее членов как частота зрительных, обонятельных, акустических и других контактов между самими животными или восприятия следов их деятельности. При этом каждая особь получает информацию не только о плотности популяции, к которой она принадлежит, но и о ее составе по полу, возрасту и общему состоянию слагающих популяцию организмов. Частота таких контактов и содержание получаемой при этом информации имеет огромное значение для любого млекопитающего. Более того, для животных имеет значение не средняя плотность популя-

ции, которую исследователь устанавливает иногда с помощью косвенных расчетных методов, а реальная, конкретная плотность населения на каждом участке популяционного ареала, воспринимаемая особями популяции.

Опираясь на результаты исследований многих как отечественных, так и зарубежных авторов, можно с уверенностью говорить о том, что реальная плотность популяции и степень стабильности ее структуры, а отнюдь не ее численность, в значительной мере влияют на работу нервных центров и эндокринной системы млекопитающих, на интенсивность теплопродукции и в целом на течение обменных процессов, на темпы роста, продолжительность полового созревания и жизни особей любой таксономической принадлежности, на их поведение, интенсивность размножения, степень стойкости к неблагоприятным воздействиям и даже в какой-то мере на частоту тех или иных генотипов в популяции (Северцев, 1941; Слоним, 1952, 1971, 1976; Кошкина, 1965; Шварц, 1965, 1969; Буров, 1968; Шилов, 1973; Девис, Кристиан, 1977; Myers, Poole, 1962; Thiessen, 1964; и мн. др.).

Плотность любой популяции не остается постоянной, а у некоторых млекопитающих, как известно, особенно у мышевидных грызунов, может изменяться в весьма значительных пределах за сравнительно короткие промежутки времени. Размножение животных каждого вида, их рост и развитие наиболее интенсивно осуществляются при определенной, исторически сложившейся плотности и структуре популяции, которые и принято рассматривать как оптимальное для данного вида в конкретных условиях его существования. При этом, как правило, на наиболее низком уровне находится и смертность особей популяции. Хотя механизм создания и поддержания оптимальной плотности и структуры популяций изучен в настоящее время далеко не полно, тем не менее в результате работ многих исследователей очевидно, что решающая роль в поддержании относительной стабильности популяции животных в изменяющихся условиях среды принадлежит изменениям плотности популяции и зависящим от плотности общему физиологическому состоянию особей, слагающих популяцию, возрастной, половой, пространственной и генетической популяционным структурам. Но при этом роль динамики полового состава в популяционных гомеостатических процессах, пожалуй, наименее изучена, хотя попытки исследования изменений половой структуры популяций в связи с изменением их плотности и динами-

кой других структурных популяционных параметров предпринимались неоднократно и не без успеха различными исследователями и на самых различных объектах (Наумов С. и др., 1967; Буров, 1968; Викторов, 1968; Викторов, Кочетов, 1971; Кубанцев, 1969, 1970а, б, 1972; Кубанцев и др., 1970; Бурделов и др., 1978; Ивантер, 1978; Чернявский и др., 1978; Гревцов, 1978; Емельянов, 1979; Kowan, Keith, 1956; David, 1975; Redfield et al., 1978).

В результате этих исследований можно считать установленным, что при максимально высоких плотностях популяций, специфических для каждого вида и различных в зависимости от конкретных условий существования популяции, смертность особей гетерогаметного пола, т. е. у млекопитающих смертность самцов, резко возрастает и значительно превосходит смертность в данном случае самок. Более того, как показали многочисленные эксперименты на мышевидных грызунах, в замкнутых популяциях относительные темпы смертности животных разного пола и интенсивность размножения, даже при оптимальных экзогенных условиях, определяются не только плотностью популяции, но и степенью стабильности ее внутренней структуры. В частности, всякое, вызванное внешними для популяции воздействиями нарушение популяционной демографической структуры неизменно приводит у млекопитающих к повышенной гибели самцов. Даже только эти процессы могут существенно изменять половую структуру популяции у млекопитающих в связи с изменением плотности и тем самым оказывать определенное воздействие на общий темп ее размножения, а следовательно, и на динамику ее численности в целом.

Принимая, однако, во внимание те глубокие сдвиги в физиологии, экологии и поведении животных, которые возникают в связи с динамикой плотности и структуры популяции, можно полагать, что изменения этих популяционных параметров могут влиять на формирование оптимального полового состава в конкретных условиях среды не только посредством дифференцированной гибели животных разного пола, но и путем регуляции относительного числа рождающихся самцов и самок. Это бывает необходимо для популяции еще и потому, что дифференцированная по полу гибель животных может происходить в силу экзогенных по отношению к популяции причин отнюдь нерегуляционного характера, некоторые из которых рассматривались в главе 3.

Вместе с тем существует очень немного специальных

экспериментальных работ, в которых динамика первичного и вторичного соотношения полов исследовалась бы в зависимости от изменений плотности и структуры популяций, причем наиболее убедительные из этих исследований были выполнены не на млекопитающих, а на беспозвоночных животных или рыбах (Викторов, 1968; Викторов, Кочетова, 1971; Геодакян и др., 1967, 1969; Кочетова, 1972).

В точных экспериментах Г. А. Викторова, например, убедительно показано, что увеличение плотности популяции самок клопа вредной черепашки сопровождалось отчетливым ростом относительного числа неоплодотворенных яиц в кладках и соответствующим статистически достоверным возрастанием в потомстве числа самцов в 3—3,5 раза. Тенденция к увеличению числа самцов прослеживалась как по среднему числу самцов на одну самку, так и по суммарному соотношению полов. Аналогичные результаты получены Н. И. Кочетовой в опытах с трихограммой.

В известных экспериментах В. А. Геодакяна и его соавторов с гупиями установлена статистически достоверная обратная зависимость вторичного соотношения полов от третичного, т. е. от относительной плотности самцов и особенно самок среди взрослых. Однако попытки авторов воспроизвести результаты этих опытов на других объектах, например на дрозофилах, не дали положительных результатов (Геодакян и др., 1967), как и попытки ряда других исследователей получить аналогичные результаты в экспериментах с лабораторными грызунами. Лишь в экспериментах канадских и американских исследователей с вольерными популяциями полевки Таинсенда и лабораторными мышами было показано, что при дефиците взрослых самок в популяции в пометах возрастает процент особей женского пола, а при избытке самок в пометах увеличивается относительное число самцов (Redfield et al., 1978; Sadler D., 1981).

Для получения дополнительных материалов по вопросу о роли плотности и структуры популяций у млекопитающих в регуляции их полового состава нами был проведен ряд экспериментов, продолжавшихся в течение нескольких лет. В эксперименте с белыми лабораторными мышами исходным материалом послужили 4 самки и 2 самца в возрасте 6 месяцев. По 2 самки и по 1 самцу были помещены в изолированные вольеры, каждый площадью в 1,5 м². Все четыре самки были сестрами одного помета,

Таблица 41. Изменение интенсивности газообмена у мышей замкнутой популяции при подсадке в нее посторонних особей

Животные	Потребление кислорода (в см³ на 1 г веса тела в час)						
	до подсадки		через 2 часа после подсадки		достоверность разниц по Стьюденту (t)	через сутки после подсадки	
	в среднем	в пределах	в среднем	в пределах		в среднем	в пределах
Вольерные самцы	4,4±0,03	4,3–4,6	5,7±0,2	4,6–6,1	6,7	5,0	4,4–6,0
Подсаженные самцы	4,6±0,1	4,4–4,8	5,8±0,14	5,6–6,0	7,0	4,3	3,5–5,8
Вольерные самки	3,8±0,05	3,6–4,0	4,1±0,04	3,9–4,5	3,2	4,0	3,7–4,5
Подсаженные самки	3,7±0,07	3,5–3,8	4,7±0,05	4,6–4,9	12,6	3,1	3,0–3,3

а самцы хотя и принадлежали к разным пометам, но имели одинаковый возраст и вес и вели свое происхождение от одного отца. В течение всего эксперимента (14 месяцев) животные получали в избытке корм и воду. Вольеры регулярно очищались от остатков пищи и экскрементов, так что конкуренция за пищу, ее недостаток или загрязнение среды не могли влиять на течение эксперимента. В вольерах сохранялась относительно постоянная температура (15–20°). В целях предотвращения влияния на результаты опыта индивидуальных особенностей самцов самец первый (I) был проверен предварительно по трем, а самец второй (II) по четырем пометам от разных самок. От каждого самца было получено в среднем по 6,2 молодых в помете, при среднем вторичном соотношении полов от самца I — 1 : 1, а от самца II — 10 : 0,9. Мыши второй вольерной популяции (самец II) размножались без вмешательства экспериментатора в течение всего времени эксперимента. Стабильность же популяций I (самец I) периодически нарушалась введением в популяцию новых особей. В течение 14 месяцев эксперимента было проведено 10 подсадок мышей по одной и по две особи, примерно через равные промежутки времени. Всего было подсажено 6 половозрелых шести-, семимесячных самцов и 9 самок того же возраста.

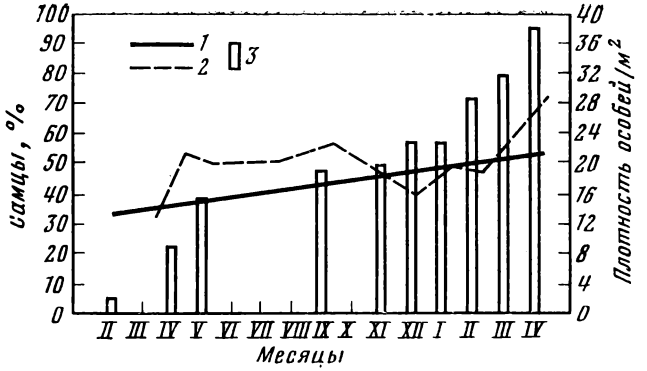


Рис. 11. Динамика полового состава II вольерной популяции белых мышей

1 — численность самцов в популяции; *2* — то же, в пометах; *3* — плотность популяции

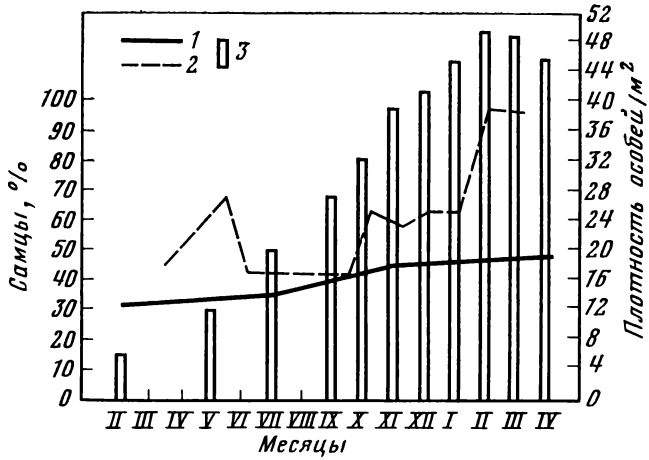


Рис. 12. Динамика полового состава I вольерной популяции белых мышей

Обозначения те же, что на рис. 11

Каждая подсаженная мышь, как и все взрослые особи обеих популяций, имела индивидуальные цветные метки, позволяющие легко различать животных. Перед подсадкой, через два часа после нее, а затем еще через сутки у подсаженных особей и выборочно у нескольких взрослых местных животных измерялись вес и основной обмен по газообмену с помощью метода, предложенного Н. И. Ка-

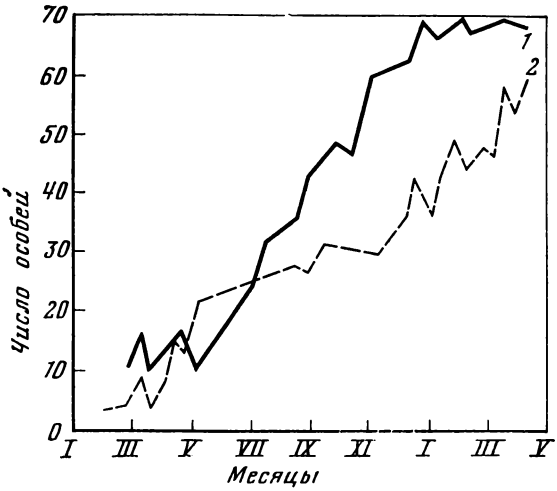


Рис. 13. Сезонные изменения численностей I, II (*1*, *2*) вольерных популяций белых мышей

лабуховым (1951). В результате размножения мышей в обеих популяциях имел место заметный рост их численности и плотности. Изменялся и их половой состав (рис. 11, 12, 13, табл. 41). Подсадка мышей в популяцию I вызывала бурную реакцию со стороны ее членов независимо от пола подсаженной особи. Особенно бурной была реакция в первой половине эксперимента при невысокой плотности популяции. В этот период при подсадке резко возрастала активность всех особей популяции, кроме новорожденных. При этом возникали драки и не только между местными и подсаженными животными, но и у аборигенов вольера обоих полов между собой. Драки наблюдались при подсадке всегда, но при высокой плотности популяции в них принимали участие лишь некоторые особи, а большинство мышей внешне на подсадку чужих животных никак не реагировало.

Измерения газообмена показали, что подсадка мышей в сложившуюся популяцию вызывала заметные и статистически достоверные сдвиги в физиологическом состоянии как подсаженных, так и местных животных (табл. 41). Но через сутки после подсадки статистически достоверное отклонение интенсивности обмена (по газообмену) от исходного сохранялось только у самцов.

При низкой плотности популяции животные в возбужденном состоянии оставались дольше, чем при высокой

плотности. В последнем случае лишь наиболее крупные, доминировавшие в популяции самцы реагировали своим поведением на подсаженных особей, особенно на самцов, более суток. Из 15 подсаженных мышей 4 самца и 8 самок пали через одни—трое суток после подсадки, видимо, от ран, полученных в драках, и в результате стресса. Лишь два самца и одна самка выжили и вошли в состав популяции. В процессе анализа результатов описанного эксперимента имелось в виду выяснение следующих трех вопросов:

а) как периодическое нарушение стабильности популяционной структуры влияет на изменение численности популяции;

б) как зависит половой состав популяции от изменения ее плотности;

в) как периодические нарушения стабильности популяции отражаются на изменениях ее полового состава.

На рис. 11 видно, что численность мышей в популяции II нарастала значительно быстрее, чем в популяции I. Уровень численности в 60 особей в популяции II был достигнут через 9 месяцев с момента создания популяции, а в популяции I — лишь через 14 месяцев. Расчеты с помощью серийного критерия различия (Урбах, 1964) показали, что разница в темпах роста этих популяций статистически достоверна, т. е. вполне реальна. Особенно медленным был рост популяции I до достижения численности в 30 особей. Если без нарушений стабильности состава популяции эта численность была достигнута в течение 5 месяцев (популяция II), то для достижения той же численности в популяции I потребовалось почти в два раза больше времени (более 9 месяцев). В дальнейшем, при численности от 30 до 60 особей и плотности от 20 до 40 животных на 1 м^2 темпы абсолютного роста численности повысились в обеих популяциях, но продолжали оставаться более медленными в популяции I.

В условиях еще более высокой плотности относительные темпы роста обеих популяций вновь упали за счет снижения интенсивности размножения мышей. В популяции I среднее число молодых в помете уменьшилось с 5,5 при плотности 27 особей на 1 м^2 до 4,8 — в условиях плотности в 37 мышей на 1 м^2. В популяции II эти цифры соответственно изменились от 6,7 до 3,8 молодых в помете при плотностях от 40 до 60 особей на 1 м^2. Кроме того, в течение 5 месяцев существования популяции II после достижения плотности в 40 особей на 1 м^2 были получены

пометы (по одному) лишь от 5 самок из 26, а в предыдущие 5 месяцев при более низкой плотности это же число пометов было получено на 19 самок. В течение же двух последних весенних месяцев, при плотности популяции более 50 особей на 1 м² лишь 1 самка принесла помет из 3 мышат. В условиях плотности около 60 особей на 1 м² в первой популяции гибель животных, особенно молодняка, в процентном отношении к численности (см. табл. 38) была значительно большей.

Принимая во внимание однородность исходного материала при формировании обеих популяций, одинаковые условия содержания животных и статистическую достоверность межпопуляционных различий, единственной возможной причиной более медленного роста численности мышей первой популяции нам представляются периодические нарушения стабильности популяционной структуры, следствием которых были заметные сдвиги в физиологическом состоянии и поведении животных. Это подтверждается еще и тем, что при низкой численности и плотности популяции нарушение ее стабильности введением в популяцию чужих особей вызывало сдвиги в физиологическом состоянии всех составляющих популяцию особей. Реакция популяции в целом на нарушение ее стабильности при низкой плотности была более резкой, чем в условиях большой плотности. Соответственно этому и темпы роста численности популяции в это время замедлялись особенно заметно (см. рис. 12). По мере роста плотности популяции эффект подсадок снижался. Причина такого явления заключается, видимо, в том, что с ростом плотности популяции увеличивается локализация особей, которая приводит как к относительной изоляции части из них от воздействия вселенцев, так и к снижению вследствие этого интенсивности размножения популяции. Падение интенсивности размножения при периодическом нарушении стабильности популяции, которое мы наблюдаем в описанных выше экспериментах, находится в противоречии с полученными ранее результатами опытов К. Петрусевича. В известных и упоминавшихся нами ранее работах в замкнутых популяциях различных видов млекопитающих при искусственном нарушении иерархической структуры популяции всегда происходили вспышки размножения независимо от уровня плотности этих популяций. Однако противоречие это лишь кажущееся. Дело в том, что экспериментатор не только вызывал периодическое временное нарушение стабиль-

ности подопытных популяций введением в них отдельных посторонних особей, как это делали мы, но обеспечивал разрушение и перестройку всей иерархической структуры популяций, в частности, замену животных-доминантов.

В наших экспериментах, кроме движения численности и плотности популяций, в обоих случаях изменился и их половой состав. Эти изменения происходили, во-первых, в результате разных темпов отмирания самцов и самок, а во-вторых, за счет изменения в пометах относительного числа особей того и другого пола (см. рис. 11 и 12, табл. 41).

Выше неоднократно отмечалось, что сдвиг в сторону преимущественной гибели самцов, особенно среди взрослой части популяции, по мере увеличения ее плотности, наблюдали многие исследователи как у грызунов, так и у ряда других млекопитающих, хотя у некоторых видов при определенных условиях возможен, по-видимому, и противоположный результат (глава 2). Зависимость же между половой структурой популяции у млекопитающих и их плотностью экспериментально почти пока не изучалась, хотя полевые материалы такого рода, полученные разными исследователями, неоднократно упоминались в предыдущих главах книги. Поэтому экспериментальное изучение проблемы особенно привлекло наше внимание. Тенденция к увеличению самцов в пометах в наших экспериментах начинает заметно прослеживаться с уровня плотности в 20—25 животных на 1 м^2. Это совпадает с заметным падением интенсивности размножения мышей. По мере увеличения плотности выше указанной величины нарастала и доля самцов во вторичном соотношении полов в обеих популяциях (см. рис. 11 и 12). Интересно, что увеличение относительного числа самцов в пометах в этот период совпадало с заметным уменьшением величины пометов, хотя известно и уже неоднократно отмечалось выше, что, как правило, в небольших пометах у многоплодных млекопитающих часто преобладают самки, а в больших — самцы. В данном же случае наблюдался обратный эффект, который можно объяснить лишь интенсивным воздействием на размножавшихся животных высокой плотности их поселения. Вероятно, высокая плотность популяции так воздействовала на метаболические процессы размножающихся животных, что результатом этого были или повышенная гибель зигот и плодов генетически женского пола в организме самок, или возникал какой-то дозиготный эффект, обеспечивающий увеличение

относительного числа самцов в первичном соотношении полов. Вероятность таких процессов уже обсуждалась в главе 2, но говорить о их реальности в настоящее время можно лишь сугубо предположительно. Интересно, что при плотности обеих вольерных популяций примерно в 20 особей на 1 м² процент самцов в пометах был наименьшим, тогда как при более низкой плотности так же, как и при более высокой, самцов рождалось больше, чем самок. Плотность популяций в 20 особей на 1 м² в наших экспериментах была, по-видимому, оптимальной. Об этом свидетельствует минимальная смертность особей при этом уровне плотности и наиболее быстрый в это время рост численности мышей.

При высокой плотности популяций наблюдалась четкая корреляция между показателями плотности и процентом самцов во вторичном соотношении полов. При расчете коэффициента корреляции по данным рис. 11 и 12 в популяции I вероятность коррелятивной зависимости составила 99, а в популяции II — более 95%. Результаты описанных экспериментов показали, таким образом, что плотность популяции в существенной мере может влиять на половой состав рождающегося потомства и на половую структуру популяции в целом. В то же время периодическое нарушение стабильности популяции в нашем эксперименте непосредственно не повлияло на ее вторичный половой состав. Различие между вольерными популяциями в относительной численности новорожденных самцов и самок статистически недостоверно. Характер изменений полового состава рождающегося молодняка по мере роста численности и плотности обеих популяций совпадают. Бывают лишь сдвиги во времени, вызванные задержкой роста первой популяции подсадкой в нее посторонних животных.

Таким образом, материалы нашего эксперимента и их анализ говорят о том, что динамика плотности населения мышевидных грызунов может при определенных условиях являться одной из важных причин изменения половой структуры этих популяций как в результате неравномерного отмирания самцов и самок, так в неменьшей мере и в процессе размножения животных. Для проверки правильности сделанных выводов нами был проведен еще один вольерный эксперимент. В вольере площадью 75 м² была создана свободно размножавшаяся замкнутая популяция кроликов породы «шиншила», наблюдения за которой осуществлялись в течение почти четырех лет. В качестве контроля использовались кролики, родственные

Таблица 42. Динамика полового состава вольерной популяции кроликов

Период	Рождено в период между учетами			Падеж в период между учетами		
	самцы	самки	самцы, %	самцы	самки	самцы, %
1-й год, май—ноябрь	–	–	–	–	–	–
	19	22	46,3±7,8	11	13	45,9±10,17
2-й год, март—ноябрь	–	–	–	2	2	50,0±25,0
	28	31	47,4±6,5	10	14	41,7±10,0
3-й год, март—ноябрь	–	–	–	11	2	84,6±10,0
	41	25	62,1±5,97	9	16	36,0±9,59
4-й год, март—октябрь	–	–	–	25	13	64,2±7,78
	40	14	74,0±5,87	15	6	71,4±9,86

вольерным (братья и сестра), которые содержались по одному в сетчатых клетках стандартных шедов. Самкам для гнезд в клетки ставились деревянные домики. Над частью вольера, примерно на $^1/_5$ ее площади, был сделан навес, защищавший зверьков от перегрева и осадков. Два раза в год: в марте, перед началом массового размножения, и в конце октября или в ноябре, после прекращения размножения, в вольере отлавливались (с раскопкой нор) все кролики, учитывались полная их численность и состав популяций. Животные взвешивались, молодые особи подвергались татуировке на ушах и затем вновь выпускались в вольеру. При последующих отловах татуировка делала возможным наблюдение за темпами роста и состояния каждого животного, а также позволяла фиксировать их возраст. Если случалась гибель кроликов, у погибших определяли пол, вес и выясняли причины гибели. Гибель молодняка и мертворождение можно было обнаружить при ежедневных осмотрах вольеры по выброшенным из норы трупам или по поведению самки, закапывающей нору. Норы в этих случаях раскапывались для определения величины и состава погибшего помета. В течение всего времени эксперимента раз в месяц выборочно у нескольких вольерных и контрольных животных измерялся основной обмен по газообмену с помощью модифицированного нами применительно к кроликам прибора Н. И. Калабухова (Кубанцев и др., 1965). Кормовые рационы вольерных и контрольных кроликов были абсолютно одинаковыми. Все это в совокупности обеспечивало достаточную точность результатов многолетнего эксперимента.

Половой состав в момент учета

самцы	самки	самцы, %
2	5	28,6±17,07
10	14	41,7±10,06
8	12	40,0±10,95
26	29	47,3±6,73
15	27	35,7±7,39
47	36	56,6±5,44
22	23	48,9±7,45
44	34	56,4±5,6

Кролики размножались в вольере в течение четырех летних сезонов и за это время численность и плотность популяции заметно выросли. В процессе эксперимента в вольере изменялись темпы размножения, интенсивность отмирания, возрастной и половой состав зверей (табл. 42).

В течение двух первых лет существования вольерной популяции соотношение полов среди новорожденных в вольере и контроле было примерно одинаковым (табл. 43). В среднем в пометах в вольере незначительно преобладали самки, а в контроле число новорожденных того и другого пола было примерно одинаковым, но это различие между вольерой и контролем не достигало статистически значимой величины. На третий год существования популяции, несмотря на значительную гибель кроликов зимой, ее плотность была уже довольно большой, даже весной около 0,6 особи на 1 м^2 (рис. 14), и самцы в пометах в течение этого года заметно преобладали (см. табл. 43). Разница между составом пометов в вольере и контроле достигла статистически значимых показателей так же, как и различие в соотношении полов в пометах между вторым и третьим годами существования вольерной популяции. На четвертый год ее существования все эти различия стали еще более значительными. Плотность популяции весной превышала 0,6 особи на 1 м^2 (см. рис. 14), быстро достигла 1 особи/м^2 и самцы в приплоде этого года составляли 74% от общего числа новорожденных. В контроле в течение всех лет, кроме первого, соотношение полов в пометах оставалось примерно одинаковым и только в течение первого года самцов во вторичном соотношении полов было несколько больше, чем самок.

Расчет корреляции между плотностью вольерной популяции и процентом самцов в пометах по материалам табл. 42 и рис. 14 показал, что корреляционная зависимость между указанными параметрами вполне реальна. В данном случае, как и в эксперименте с белыми мышами, увеличение относительного числа самцов в при-

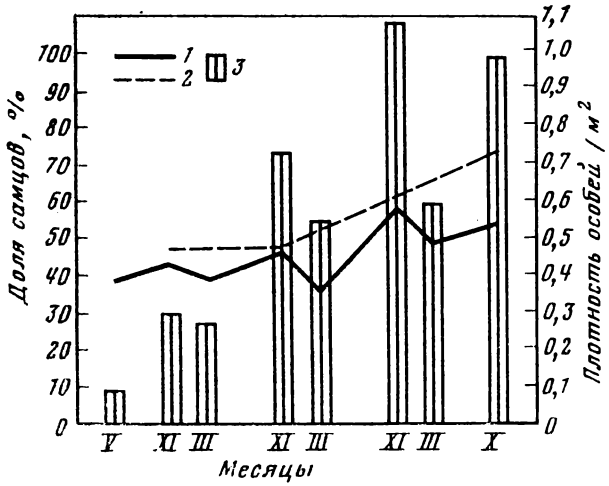


Рис. 14. Динамика полового состава вольерной популяции кроликов
1 — доля самцов в популяции; *2* — то же, в пометах; *3* — плотность популяции

плодах происходило на фоне снижения интенсивности размножения кроликов и возрастающей гибели зверьков. При этом отмирание самцов было больше, чем гибель самок (см. табл. 42). Поэтому, несмотря на то что в условиях высокой плотности самцов рождалось больше, чем самок, доля первых в популяции в целом увеличивалась довольно медленно и неравномерно (см. рис. 14).

Параллельное и одновременное измерение основного обмена по газообмену у животных из вольера и содержащихся в клетках показало, что в среднем в течение эксперимента уровень основного обмена у тех и других различался, хотя и незначительно. У контрольных кроликов он оставался почти одинаковым в течение всего срока наблюдений, испытывая лишь некоторые сезонные колебания. У вольерных же животных при высокой плотности популяции уровень основного обмена по газообмену несколько повысился, особенно у взрослых самцов (табл. 44). Как и в эксперименте с мышами, материалы по газообмену у кроликов еще раз показали, что динамика плотности имеет существенное значение в определении физиологического состояния животных. Принимая во внимание результаты описанных выше экспериментов и упоминавшиеся в данной главе наблюдения других авторов,

Таблица 43. Изменение вторичного полового состава кроликов в вольере и контроле

Период	Состав пометов						Достоверность разницы по Стьюденту
	В вольере			В контроле			
	самки	самки	самцы, %	самки	самки	самцы, %	
1-й год, май—ноябрь	19	22	46,3±7,78	30	24	55,6±6,76	1
2-й год, март—ноябрь	28	31	47,4±6,5	53	58	47,7±4,7	1
3-й год, март—ноябрь	41	25	62,1±5,97	90	100	47,4±3,6	2,1
4-й год, март—октябрь	40	14	74,0±5,87	104	106	49,5±3,45	3.6

Таблица 44. Интенсивность газообмена у экспериментальных и контрольных кроликов

Период эксперимента	Плотность в числе особей на 1 м²	Самцы			Самки		
		число измерений	поглощение O_2, л/ч		число измерений	поглощение O_2, л/ч	
			на 1 особь	на 1 кг веса		на 1 особь	на 1 кг веса
Вольера, 1-й и 2-й годы	0,09—07	36	1,13	0,43	42	1,18	0,39
3-й и 4-й годы	0,7—1,1	40	1,49	0,58	30	1,24	0,44
Контроль за все время	Одиночное содержание	33	1,26	0,38	80	1,0	0,35

можно, по-видимому, достаточно обоснованно утверждать, что динамика плотности замкнутых популяций, во всяком случае у некоторых млекопитающих, может существенно влиять на половой состав их потомства.

Как уже упоминалось выше, наиболее вероятны следующие механизмы такого влияния. Изменение плотности популяции вызывает сдвиги в физиологическом состоянии многих ее членов. В свете имеющихся данных реальность этих процессов сомнения не вызывает. Однако дальнейшие рассуждения о механизме регуляции могут в настоящее

время носить лишь предположительный характер. Возможно, что изменения в физиологическом состоянии размножающихся животных обусловливают неодинаковую степень выживания зигот или эмбрионов мужского и женского пола, в какой-то мере определяют разную оплодотворяющую способность X и Y-сперматозоидов или влияют на избирательность яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X и Y-хромосомы. Косвенные доказательства возможности этих процессов приводились в предыдущих главах.

В течение наших экспериментов и с мышами, и с кроликами изменялся не только половой состав новорожденных, но по мере роста плотности популяции и в зависимости от возрастания доли особей мужского пола во вторичном соотношении полов наблюдалось увеличение относительного числа самцов среди взрослых животных (см. рис. 11, 12 и 14). Однако этот процесс протекал гораздо медленнее и количественно был менее значительным по сравнению с уровнем относительной численности самцов среди молодняка. В этой ситуации установить какую-либо зависимость вторичного соотношения полов от третичного, как это было, например в опытах В. А. Геодакяна и его соавторов с гупиями, нам не удалось.

Увеличение доли самцов в пометах, а иногда и в популяциях в целом, при высокой для данных условий плотности популяции в природе наблюдали многие исследователи (Н. Шубин, 1965; С. Наумов и др., 1969; Ивантер, 1978, 1980; Гревцов, 1980; Козлов, 1980; Куликов, 1982; Ходыкина, 1982; И. Шубин, 1982; David, 1975; Parer, 1977; и др.), о чем уже упоминалось на конкретных примерах в главе 3. С другой стороны, при очень низкой плотности популяции также иногда отмечается повышенное число самцов во вторичном соотношении полов. Такую же картину изменения полового состава пометов в связи с изменением плотности популяции мы получили в описанных выше вольерных экспериментах с белыми мышами (см. рис. 11 и 12).

Следует, однако, иметь в виду, что само понятие «высокая (или большая) плотность популяции» может рассматриваться лишь как весьма и весьма относительное, применительное не только к конкретным видам, но и к условиям существования популяции, общему состоянию ее членов в каждый данный отрезок времени, а возможно и в связи со структурой генофонда каждой популяции.

Определенную зависимость движения половой струк-

туры популяции от изменений плотности у мышевидных грызунов в природе мы наблюдали при изучении динамики численности обыкновенной полевки и двух видов мышей в Лабинском районе Краснодарского края и Северной Осетии (Кубанцев и др., 1970; Дьяконов, 1973). В Краснодарском крае исследования проводились в течение почти трех лет на одном и том же участке общей площадью около 600 га, который представлял собой сочетание полей зерновых культур и многолетних трав с пространствами, занятыми лесополосами. В Северной Осетии грызуны отлавливались в течение двух летних сезонов также на полях многолетних трав и в лесополосах. Основную массу отловленных грызунов в обоих регионах составляли обыкновенная полевка, полевая и домовая мыши. Численность полевок в местах исследования в Краснодарском крае была постоянно довольно высокой, хотя и колебалась по сезонам и годам. Плотность же популяций этого грызуна в период исследования изменялась очень заметно, почти в три раза, осенью 1968 г. на полях многолетних трав достигала 1 тыс. особей на 1 га. Гораздо меньшими и более стабильными были численность и плотность популяций обоих видов мышей. Довольно постоянными и относительно невысокими были численность и плотность популяций всех видов грызунов в Северной Осетии.

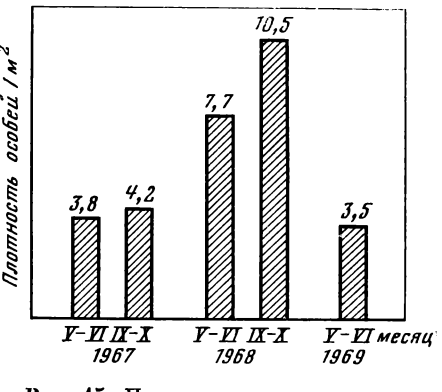


Рис. 15. Плотность популяции полевок в Лабинском районе Краснодарского края (Дьяконов, 1973)

Вместе с изменением плотности популяций (рис. 15) в Краснодарском крае изменялись интенсивность размножения полевок и их половой состав. 1967 год оказался неблагоприятным для полевок, так как лето этого года было суше, чем обычно, и особенно сухой была осень. В сентябре выпало лишь 34 мм осадков, а в октябре — 29 мм. Трава высохла с середины лета, осеннего отрастания трав не было, и масса травянистой растительности с 1 м² в лесополосах составляла около 200 г. В плохом состоянии оказались посевы многолетних трав. В резуль-

Таблица 45. Общее состояние взрослых самок обыкновенной полевки в Краснодарском крае в 1967 и 1968 гг. по весовым показателям

Время исследования	Средний вес тела, г	Относительный вес органов к весу тела		
		почки	печень	надпочечники
1967 г., V–VI	24,3±0,7	18,0±0,6	74,4±1,9	0,84±0,03
IX–X	27,1±0,6	21,2±0,5	68,5±2,1	0,95±0,04
1968 г., V–VI	33,2±0,7	17,9±0,2	67,3±0,7	0,76±0,02
IX–X	37,4±0,6	17,9±0,3	72,7±0,8	0,87±0,03
1969 г,. V–VI	24,6±0,8	20,5±1,5	70,2±1,7	0,87±0,05

Таблица 46. Общее состояние взрослых самцов обыкновенной полевки в Краснодарском крае в 1967–1968 гг. по весовым показателям

Время исследования	Средний вес тела, г	Относительный вес органов к весу тела		
		почки	печень	надпочечники
1967 г., V–VI	22,7±2,1	18,4±0,5	66,8±4,7	0,3±0,04
IX–X	28,2±1,7	15,7±5,1	62,7±5,1	0,53±0,07
1968 г., V–VI	39,6±0,5	20,2±0,3	68,4±0,8	0,28±0,02
IX–X	43,2±1,8	17,93±0,5	60,1±1,6	0,54±0,05
1969 г,. V–VI	26,7±1,9	20,2±0,8	64,3±1,7	0,5±0,2

тате интенсивность размножения полевок в конце лета заметно упала (см. табл. 14).

Зима 1967/68 г. была значительно мягче и многоснежнее предыдущей, а весна — теплой и влажной. Летняя засуха в 1968 г. не ощущалась в такой степени, как это было в 1967 г., и в сентябре 1968 г. отмечалось осеннее отрастание трав. Осадков в сентябре и октябре 1968 г. выпало в 2 раза больше при температурах не ниже, чем в этот же период предыдущего года. Масса травянистой растительности с 1 м^2 на клеверном поле составляла в это время в среднем 576,8 г, а в лесополосах около 300 г. Влагосодержание растительности осенью 1968 г. было около 70%, т. е. гораздо выше, чем в это же время предшествующего года. На этом фоне представляет интерес общее состояние размножающихся полевок (табл. 45, 46).

В табл. 45 и 46 можно видеть, что в 1967 г. полевки были мельче, чем в 1968 г., и общее состояние самок в течение лета, судя по морфофизиологическим индикато-

рам, заметно ухудшилось. Наиболее вероятная причина этого — неблагоприятное влияние на ослабленных размножением самок засушливых условий конца лета и осени. Об этом же свидетельствует значительное ослабление размножения полевок уже в сентябре 1967 (см. табл. 14).

В более благоприятном 1968 г. состояние самок полевок от начала лета к осени изменилось мало, несмотря на интенсивное размножение, продолжавшееся без заметного спада еще и в октябре. В это время в размножении участвовало более 50% половозрелых полевок.

Однако на самцов неблагоприятные условия 1967 г. повлияли, судя по материалам табл. 46, несколько в меньшей мере, чем на особей женского пола. Кроме того, в сентябре почти все самцы более 20 г веса имели крупные и упругие семенники, т. е. сохраняли способность к размножению, и последнее затухало, так сказать, «по вине» самок.

Иная ситуация сложилась в 1968 г. Несмотря на благоприятные для полевок погодные условия этого года, общее состояние взрослых самцов, судя по индексам в первую очередь печени и надпочечников, в течение года заметно ухудшилось и осенью было хуже, чем в предыдущем засушливом году. Отмирание взрослых самцов в течение лета 1968 г. происходило гораздо интенсивнее, чем в 1967 г.

Возможно, что падение относительной доли самцов среди взрослой части популяции в этом случае было и следствием усилившихся миграционных процессов в условиях повышенной плотности популяции. Основываясь на этих материалах, можно полагать, что в течение 1968 г. взрослые самцы полевок находились под воздействием какого-то естественного фактора, не связанного непосредственно с погодными и кормовыми условиями их существования в этот период, который и вызывал отмеченное нами по морфофизиологическом индикаторам довольно существенное повышение в течение лета общей энергетической напряженности организма взрослых самцов в благоприятных погодных условиях, причем фактор этот не был столь существенным для полевок женского пола.

Единственное реальное объяснение разницы в состоянии взрослых самцов в осенние месяцы 1967 и 1968 гг. мы видим в том, что в 1967 г. плотность популяции была сравнительно небольшой даже для неблагоприятных погодных условий этого года, возможно близкой к оптимому, и конкурентные отношения между самцами в процессе

размножения не достигали такой остроты, как в конце лета 1968 г., когда плотность на ряде участков приближалась к 100 полевок на 1 га.

По-видимому, это же явилось причиной и повышенной гибели взрослых самцов в 1968 г. Все это привело к снижению доли самцов среди взрослых полевок осенью 1968 г. несмотря на то, что в пометах в этом году в условиях высокой плотности популяции статистически достоверно преобладали потомки мужского пола (см. табл. 13).

В течение лета 1967 и 1968 гг. процент самцов в пометах несколько снижается, что, видимо, объясняется уменьшением величины осенних пометов по сравнению с весенними. Однако в 1968 г. это изменение вторичного полового состава не достигает статистически значимых величин, тогда как разница между половым составом пометов осенью 1967 и 1968 гг. статистически высоко достоверна. Очень суровая в местах исследования зима 1968/69 г. вызвала резкое падение численности полевок, и в начале лета 1969 г. плотность их популяций во всех биотопах была невысокой (см. рис. 15). Несмотря на значительное преобладание самцов в осенних пометах, третичное соотношение полов в мае 1969 г. оказалось на уровне предыдущих лет, видимо, в результате преимущественного отмирания самцов зимой. Интенсивность размножения полевок летом 1969 г. была примерно такой же, как в 1967 г., и в условиях относительно невысокой плотности популяции процент самцов во вторичном соотношении полов оказался тоже на среднем уровне 1967 г. (см. табл. 13).

Рассмотренная выше зависимость динамики половой структуры полевок в Краснодарском крае от изменений плотности их популяции подчеркивается еще и тем, что у мышей обоих изучавшихся нами видов в данном регионе, в условиях довольно стабильной плотности их популяций по годам, мы наблюдали и относительное постоянство их половой структуры, причем на всех ее возрастных ступенях. Столь же незначительными были изменения плотности и соответственно этому — половой структуры и интенсивности размножения полевок и домовых мышей в 1967 и 1968 гг. в Северной Осетии (Дьяконов, 1972). Очевидно, что изменение половой структуры популяции грызунов, а вероятно, и других млекопитающих, не может не отразиться на интенсивности их размножения.

Увеличение доли самцов среди взрослых животных в модельных популяциях в наших опытах, например, была

одной из наиболее вероятных причин снижения интенсивности размножения этих популяций при высокой их плотности, как и повышенной при этом гибели молодняка. Для проверки этого предположения нами был проделан ряд дополнительных экспериментов, когда в условиях клеточного содержания белых мышей и кроликов формировались группы животных обоего пола, но с заведомо избыточным числом взрослых самцов. Размножение в таких группах было гораздо менее интенсивным, чем при обычном содержании этих животных, или же они вообще не размножались, а гибель молодняка, в тех случаях когда размножение все-таки имелось, была значительно большей, чем обычно. Повышенным в таких группах был и процент гибели взрослых особей, в первую очередь самцов. Аналогичные материалы известны и из работ многих других авторов, так что вряд ли есть необходимость останавливаться на этом более подробно. В природных популяциях, когда с увеличением плотности число самцов возрастает только во вторичном соотношении полов, а в третичном даже снижается или остается без существенных изменений, что, видимо, связано с перемещением части самцов за пределы ареала группы, сдвиг в половой структуре популяции имеет значение, так сказать, на перспективу. Размножение популяции, во-первых, постепенно затормаживается, так как самцы, как правило, созревают медленнее, чем самки, тем более при высокой плотности популяции, да и относительное число самок, т. е. непосредственно размножающихся единиц, снижается.

Во-вторых, должен интенсифицироваться отбор, в частности, генотипов, наиболее стойких к условиям высокой плотности, так как самцы, как это известно из литературы (Шилов, 1977) и следует из наших материалов, резче реагируют на изменение плотности, чем самки, и для них адаптация к высокой плотности популяции может, видимо, иметь селективное значение. С другой стороны, возможность размножения животных при значительном снижении численности и плотности их популяций в природе в огромной степени зависит от способности популяции так изменить свою пространственную структуру, чтобы она в максимальной степени обеспечила возможность половых контактов и выживания молодняка. Решающую роль в этих процессах играют самцы, являющиеся наиболее динамичными элементами популяции. От успешности этого процесса зависит возможность восстановления плотности населения до оптимальной, но сам процесс неиз-

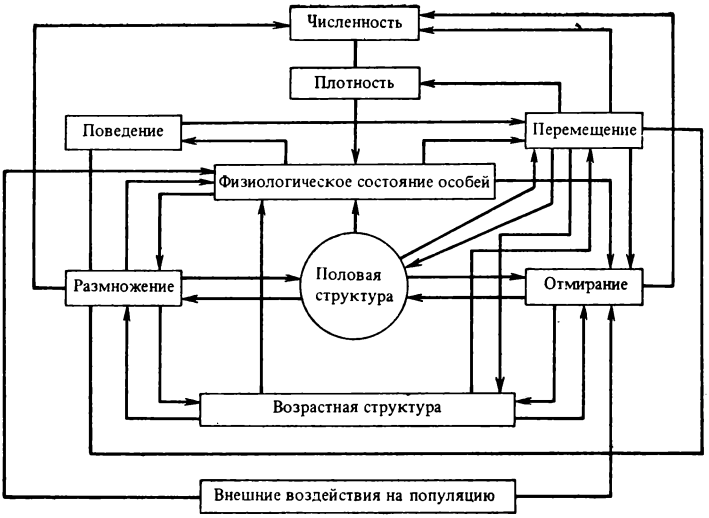


Рис. 16. Схема зависимосгей в популяционных процессах

бежно сопровождается повышенной гибелью интенсивно перемещающихся самцов, что неоднократно отмечалось многими исследователями. Поэтому в условиях сниженной плотности популяции повышенная рождаемость самцов биологически целесообразна, во всяком случае у мелких многоплодных млекопитающих с коротким сроком полового созревания; это и обеспечивается преобладанием потомков мужского пола в больших пометах, обычных у многоплодных млекопитающих при низком уровне их численности и плотности.

Таким образом, анализ рассмотренного материала дает представление о том, что половая структура популяции и ее динамика у млекопитающих находятся в тесной многосторонней связи с процессами поддержания оптимальной плотности населения путем регулирования уровня размножения, смертности и перемещения животных. Другими словами, динамика половой структуры популяции у млекопитающих, а вероятно, и у всех других животных, представляет собой один из элементов гомеостатических популяционных процессов, обеспечивающих относительную динамическую стабильность популяции в изменяющихся условиях среды.

В схеме с допустимой долей условности и упрощения эти зависимости можно, по-видимому, представить в сле-

дующем варианте (рис. 16). Динамика половой структуры в этой системе популяционной регуляции играет, как мы видим, немаловажную роль, а множественность обратных связей и зависимостей в системе обеспечивает достаточно высокую надежность популяционного гомеостаза, в том числе и возможность восстановления популяционной структуры на новом адаптивном уровне, в антропогенизированных условиях обитания популяции.

Вместе с тем, принимая во внимание материалы предыдущей главы, можно, по-видимому, утверждать, что антропогенные воздействия, изменяющие половую структуру популяции, могут тем самым ослаблять регуляционные способности популяции и существенно изменять течение регуляционных процессов в популяции в целом.

Литература

Абдурахманов М. Восточнокавказский тур.— Охота и охотничье хоз-во, 1979, № 8, с. 10—12.

Абеленцев В. И., Колюшев И. И., Крючко Ю. И., Татаринов К. А. Итоги кольцевания рукокрылых в Украинской ССР за 1939—1967 гг.— Вестн. зоологии, Киев, 1969, № 2, с. 20—24.

Аверьянов И. Я., Малышев П. П., Будагов С. М. Соотношение полов у каракулевых ягнят при разных условиях развития их родителей.— Каракулеводство и звероводство, 1952, № 1, с. 11—16.

Адольф Т. А. Некоторые данные по биологии сайгака в Астраханских степях.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. Зоология, 1954, т. 28, вып. 2, с. 3—18.

Адольф Т. А. Биотопические особенности популяций рыжих полевок.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: МГПИ, 1972, с. 79—87.

Александрова И. В. Материалы по численности лосей в Приокско-Террасном заповеднике и в Московской области.— Тр. Приокско-Террасного заповедника, 1957, т. 1, с. 5—65.

Алиева Л. В., Галака Б. А., Федоренко А. П., Шевченко Л. С. О влиянии ядохимикатов на размножение зайца-русака (Lepus europaeus Pall.).— Вестн. зоологии, Киев, 1972, № 2, с. 58—61.

Алекперов Х. М., Ерофеева С. Н. Возрастно-половая структура двух географически изолированных популяций краснохвостой песчанки Азербайджана.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 113—115.

Алекперов Х. М., Кулиев С. М. Результаты акклиматизации пятнистого оленя в Гирканском заповеднике.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 1, с. 195.

Алмэшан Х. А. К распространению и экологии бурого медведя Румынских Карпат.— В кн.: Вопросы экологии. М.: Высш. шк., 1962, т. 6, с. 11—12.

Аманниязов Д. А. Влияние различных факторов на соотношение полов в потомстве овец.— Животноводство, 1955, № 7, с. 54—58.

Арсеньев В. А. Возрастно-половой состав морских котиков, зимующих в западной части Тихого океана.— Тр. ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии, 1971, вып. 82, с. 25—43.

Асланян М. М., Асланян Марлен. Влияние возраста родителей на качество их потомства.— Журн. общ. биологии, 1958. т. 19, № 3, с. 226—233.

Асписов Д. И. Биология размножения зайца-беляка.— Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1940, т. 56, вып. 3/4, с. 3—40.

Астанин Л. П. Органы тела млекопитающих и их работа. М.: Сов. наука, 1958. 352 с.

Бажанов В. С. Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика (Citellus major Pall.).— Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 6, с. 547—554.

Базыкин А. Д., Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А.— В подземельях Туркмении.— Природа, 1968, № 3, с. 92—96.

Банников А. Г. Кулан. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 121 с.

Банников А. Г., Жирнов Л. В., Лебедев Л. С., Фандеев А. А. Биология сайгака. М.: Сельхозгиз, 1961. 336 с.

Банников А. Г., Флинт В. Е. Проблема слонов в Восточной Африке.— Природа, 1973, № 11, с. 18.

Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 1962. 308 с.

Белык В. И. Половая и возрастная структура популяций якутской белки в осенне-зимнем сезоне.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 108—110.

Беляков В. В., Романов Ю. М., Заварза Н. В. Материалы по экологии благородного оленя (Cervus elaphus L.) (Mammalia, Cervidae) в Калининградской области.— Вестн. зоологии, Киев, 1978, № 5, с. 10—13.

Бердюгин К. И. Влияние относительной изоляции на пространственную и демографическую структуру популяций грызунов.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 116—117.

Бернштейн А. Д. Размножение красной пищухи в Заилийском Алатау.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 3, с. 40—48.

Бибиков Д. И., Филонов К. П. Волк в заповедниках СССР.— Природа, 1980, № 2, с. 80—87.

Богомолов Н. А. Опыт регулирования пола в потомстве у животных.— В кн.: Тр. совещ. по биол. основам повышения продуктивности животноводства. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 51—55.

Богомолов Н. А. Выяснение роли половых гормонов в регулировании пола у млекопитающих: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушкин: ЛГУ, 1978. 16 с.

Бойкова Ф. И. О половой структуре популяций ондатры в условиях лесотундры Приобья.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 150—151.

Большаков В. Н. Пути приспособлений мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Большаков В. Н. Экологические основы охраны природы. М.: Знание, 1981. 43 с.

Большаков В. Н., Смирнов Н. Г. Роль некоторых антропогенных факторов в увеличении темпов микроэволюции.— В кн.: Эволюционная теория и проблема «Человек — природа»: Материалы симпоз. Тарту: Ин-т зоологии и ботаники АН ЭССР; Тарт. ун-т, 1978, с. 36—41.

Бочков Н. П., Кострова А. А. Соотношение полов у человека в эмбриональном периоде и среди новорожденных.— ДАН СССР, 1971, т. 200, № 4, с. 973—976.

Бромлей Г. Ф. Горал.— Зоол. журн., 1965, т. 35, вып. 9, с. 1395—1405.

Бурделов Л. А., Варшавский В. С., Гарбузов В. К. Динамика соотношения полов у большой песчанки и ее некоторые причины.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 4, с. 15—21.

Бурльер Ф. Старение и старость / Пер. с фр. О. П. Соловой. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 96 с.

Буров В. Н. Плотность популяции как фактор динамики численности.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 10, с. 1445—1461.

Васильев С. В., Ефимов В. И., Зархидзе В. А. Особенности размножения большой и краснохвостой песчанок на Красноводском полуострове.— Тр. ВИЗР, 1963, вып. 18, с. 21—30.

Вахтина Т. В., Зырянов В. А., Мичурин Л. Н., Павлов Б. М. 250 000 диких оленей на Таймыре.— Природа, 1967, № 9. с. 88—99.

Верещагин Н. К. О происхождении крыс рода Rattus в Закавказье.— Природа, 1949, № 11, с. 62—63.

Викторов Г. А. Влияние плотности популяции на соотношение полов у Trissolcus grandis Thoms (Homenoptera, Scelionidae).— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 7, с. 1035—1039.

Викторов Г. А., Кочетова Н. И. Значение плотности популяции в регуляции соотношения полов у Trissolcus volgensis (Hymenoptera, Scelionidae).— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 11, с. 1753—1754.

Гамбарян П. П., Дукельская Н. М. Крыса. М.: Сов. наука, 1955. 253 с.

Гаджиев Д. В. К изучению нетопыря-карлика (Vespertilio pipistrellus Schreber) в Азербайджане.— Учен. зап. Азерб. мед. ин-та, 1965, т. 18, с. 17—20.

Геллер М. Х. Биология уссурийского енота, акклиматизированного на северо-западе европейской части СССР.— Тр. НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера, 1959, т. 9, с. 31—42.

Генетика и патология: (Сб. ст.) / Под ред. Е. Ф. Давиденковой. М.: Медицина, 1966. 310 с.

Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов.— Пробл. кибернетики, 1965, т. 187, вып. 13, с. 187—194.

Геодакян В. А., Кособутский В. И. Регуляция соотношения полов механизмом обратной связи.— ДАН СССР, 1967, т. 173, № 4, с. 938—941.

Геодакян В. А., Кособутский В. И., Билева Д. С. Регуляция соотношения полов отрицательной обратной связью.— Генетика, 1967, № 9, с. 153—163.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 776 с.

Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2. 1004 с.

Гершкович И. Генетика / Пер. В. А. Гвоздева и др.; Под ред. и с предисл. Н. И. Шапиро. М.: Наука, 1968. 702 с.

Гершензон С. М. Хромосомы и определение пола у наездника Mormoniella vitripennis.— Цитология и генетика, 1968, т. 2, № 1, с. 3—13.

Гилева Э. А. В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга Dicrostonyx torquatus torquatus Pallas (1779).— ДАН СССР, 1973, т. 213, № 4, с. 952—955.

Гилева Э. А. Кариотип Dicrostonyx torquatus chionopaes Allen и необычный хромосомный механизм определения пола у копытных леммингов.— ДАН СССР, 1975, т. 224, № 3, с. 697—700.

Гилева Э. А. Необычайная генетическая система определения пола у леммингов и ее популяционно-экологическое значение.—

В кн.: Проблема экологии Прибайкалья: (Тез. докл. к респ. совещ.). Иркутск: СО АН СССР, 1979, с. 38—39.

Гилева Э. А., Бененсон И. Е., Большаков В. Н., Прушинская Н. М. Популяционное значение генетически детерминированного сдвига в соотношении полов у копытного лемминга.— В кн.: Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток, 1980а, с. 36—41.

Гилева Э. А., Бененсон И. В., Покровский А. В., Лобанова Н. А. Анализ аберрантного соотношения полов и постнатальной гибели в потомстве копытного лемминга Dicrostonyx torquatus Pall. (1779).— Экология, 1980б, № 6, с. 46—52.

Гладкина Т. С. Биологические основы многолетнего прогноза распространения и численности мелких грызунов в связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1980. 24 с. (АН СССР, Урал. науч. центр. Ин-т экологии растений и животных).

Гладкина Т. С., Мокеева Т. М. Реакция двух подвидов степной пеструшки на длительные влияния высоких температур и недостатка влаги в корме.— Тр. ВИЗР, 1970, вып. 30, с. 169—204.

Головачев Г. Д. Взаимодействие мать — плод и пол у человека.— Генетика, 1969, т. 5, № 4, с. 141—145.

Городецкая А. С. О влиянии организма матери на качество потомства.— Тр. Воронеж. зоовет. ин-та, 1959, вып. 16, с. 19—24.

Гравцов В. И. Особенности возрастной и половой структуры речного бобра в местах реакклиматизации.— В кн.: Ведение заповедного хозяйства в лесостепной и степной зонах СССР. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1979, с. 91—97.

Граков Н. И. Половая, возрастная структура и прирост популяции лесной куницы.— В кн.: Вопросы экологии промысловых животных. Киров, 1969, с. 3—18. (Тр. ВНИИЖП; Вып. 22).

Граков Н. И. Разновозрастное спаривание как механизм регулирования численности популяции.— Вестн. зоологии, Киев, 1980, № 3, с. 60—63.

Грачов Ю. А. Структура популяций в зависимости от численности и промысла белки-телеутки в ленточных и островных борах Казахстана.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 113—115.

Гревцов В. И. Промысел как метод повышения воспроизводства ресурсов обыкновенного бобра.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980, с. 299—341.

Грибков П. Ф. Состояние поголовья снежного барана в центральной части Камчатки.— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 11, с. 1716—1721.

Григорьев П. П. Размножение крота в Белоруссии.— В кн.: Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1961, т. 2, с. 22—24.

Гуреев А. А. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.: Наука, 1971. 254 с.

Гурский И. Г. Волк юга европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса: Одес. ун-т, 1969. 16 с.

Гурский И. Г. Волк в Северо-Западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 29—38.

Данилов Д. Н. Численность и размножение лосей в СССР.— В кн.:

Охрана природы. М.: Всерос. о-во охраны природы, 1949, № 7, с. 60—70.

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 1040 с. (Соч.; Т. 5).

Даренский А. А. Динамика структуры популяций соболя на юге Дальнего Востока.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 217—218.

Девис Д. Е., Кристиан Д. Д. Регуляция популяций у млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 46—54.

Дежкин В. В. Некоторые итоги многолетнего изучения динамики и хозяйственного использования воронежской популяции бобров.— В кн.: Вопросы экологии наземных позвоночных. Киев: Высш. шк., 1962, т. 6, с. 54—55.

Демяшев М. П. Многолетние данные по размножению и структуре популяций малого суслика в Зауральском природном очаге чумы.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1977, вып. 5(57), с. 21—28.

Дмитриев П. П., Лобачев В. С. Подходы к исследованию проблемы «Ядохимикаты и фауна».— Успехи соврем. биологии, 1977, т. 83, вып. 3, с. 459—470.

Дорогой И. В. О влиянии птиц-миофагов на половую и возрастную структуру популяций тундровых леммингов.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1981, т. 86, вып. 6, с. 30—33.

Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямала.— Тр. Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 41, с. 78—144.

Дунаева Т. Н. К экологии леммингов в северо-западной Якутии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968, т. 83, № 2, с. 18—27.

Дяконов В. Н. Динамика численности, размножение и структура популяции обыкновенной полевки, полевой и лесной мышей в некоторых районах Северного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: Сарат. ун-т, 1973. 16 с.

Евдокимов Н. Г. Изменение популяционной структуры и населения мелких грызунов лесных биоценозов под влиянием локальных истреблений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1978. 25 с.

Ельшин С. В. Динамика популяции сибирского и копытного леммингов Западного Таймыра.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 184.

Емельянов И. Г. Морфофизиологические особенности и экологическая структура популяций обыкновенной полевки Горного Крыма.— Вестн. зоологии, Киев, 1978, № 5, с. 80.

Емельянов П. Ф., Климченко И. З., Касумов Д. М. и др. Структура микропопуляций краснохвостой песчанки в стадиях резервации в Закавказье.— Экология, 1977, № 2, с. 45—50.

Емельянов П. Ф., Брюханова Л. В., Глушко Н. В. и др. Некоторые стороны экологии малого суслика в изолированных поселениях в Ставропольском крае.— Экология, 1979, № 3, с. 69—74.

Жарков И. В. Суровая зима 1955/56 г. и ее влияние на оленей Воронежского заповедника.— Тр. Всесоюз. гос. заповедника, 1957, вып. 5.

Жегалов С. Б. Закономерности наследования пола у животных.— Успехи соврем. биологии, 1950, т. 30, вып. 1(4), с. 130—144.

Жердев Р. В. Человек как фактор эволюции.— В кн.: Эволюционная теория и проблема «Человек—природа»: Материалы симпоз. Тарту: Ин-т зоологии и ботаники АН ЭССР; Тарт. ун-т, 1978, с. 42—48.

Жирнов А. Е. Особенности размножения серых крыс в Ленинграде.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 191—192.

Заблоцкий М. А. Некоторые биологические особенности зубра и их изменения в условиях загонного содержания.— Тр. Приокско-Террасного заповедника, 1957, т. 1, с. 144—156.

Завадский Б. П. О половой структуре популяции бурого медведя.— В кн.: Проблемы охотоведения и охраны природы. Иркутск, 1975, с. 84—86.

Залекер В. А. Изменение полового и возрастного состава популяций и плодовитости соболя.— Тр. Всесоюз. НИИ животного сырья и пушнины, 1962, вып. 19, с. 187—205.

Зенов И. Г. Влияние возраста родителей на соотношение полов в потомстве у стандартных и цветных норок.— Кролиководство и звероводство, 1969, № 1, с. 11—12.

Зенов И. Г. Взаиморегуляция между соотношением полов в потомстве и плодовитостью у животных.— Генетика, 1969, т. 5, № 2, с. 92—96.

Иванов Ф. В. Численность белки в Рязанской области.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1967, вып. 8, с. 44—62.

Иванова Г. И., Молоканов В. В. Половозрастная структура и динамика численности кабана.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 220—221.

Ивантер Э. В. К вопросу о соотношении полов в потомстве голубых песцов.— В кн.: Вопросы экологии: Вопросы экологии наземных позвоночных. Киев: Высш. шк., 1962, т. 6, с. 64—65.

Ивантер Э. В. Материалы по размножению ондатры карельской популяции.— Учен. зап. Петрозавод. ун-та, 1966, т. 14, № 3, с. 109—116.

Ивантер Э. В. Заяц-беляк в Карельской АССР.— В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Петрозавод. ун-т, 1969а, с. 137—156.

Ивантер Э. В. Численность, биология и лесохозяйственное значение лося в Карельской АССР.— Учен. зап. Петрозавод. ун-та, 1969б, т. 16, № 3, с. 203—221.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.

Ивантер Э. В. Половая структура популяций мелких млекопитающих и ее роль в процессах регуляции численности.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 132—133.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В. Экологическая организация популяций мышевидных грызунов, ее адаптивная динамика и роль в процессах регуляции численности.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 200—202.

Исаев С. И., Покаржевский А. Д. Рост и половое созревание лесных мышей при повышенном содержании Sr^{90} в биогеоценозе.— Экология, 1978, № 3, с. 64—68.

Исматов Д. Половой и возрастной состав населения длиннохвостого сурка на Дарвазском хребте.— Экология, 1974, № 4, с. 38—39.

Ишунин Г. И. Влияние суровой зимы 1953—1955 гг. на оленей острова Бирючий (Азовское море).— Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 9, с. 1410—1414.
Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных: (Учеб. пособие для биол.-почв. фак. ун-тов). М.: Сов. наука, 1951. 177 с.
Калугин С. Г. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника.— Тр. Кавказ. заповедника, 1958, вып. 4, с. 4—36.
Камалян В. Ш. Влияние возраста родителей на соотношение пола потомства.— Журн. общ. биологии, 1962, т. 23, № 6, с. 455—459.
Каменов Д. А., Золотарев С. А. Влияние некоторых пестицидов на эколого-физиологические механизмы модельных групп диких домовых мышей.— ДАН СССР, 1979, т. 249, № 3, с. 756—759.
Капанадзе А. Д. Некоторые данные о численности и структуре популяций серн в Грузии.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 15—16.
Капанадзе А. Д. Структура и численность популяций высокогорных копытных Кавказа.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 137—138.
Карапетян С. К. Влияние возраста родителей на пол потомства у сельскохозяйственных животных и птиц.— Журн. общ. биологии, 1964, т. 25, № 6, с. 401—409.
Карапетян С. К., Кючикян М. А. Материалы к вопросу о влиянии возраста родителей на пол потомства у сельскохозяйственных животных.— В кн.: Объединения научных сессий педвузов республик Закавказья. Ереван, 1960, с. 53—59.
Каугилл У. М. Английский горожанин.— Наука и жизнь, 1971, № 1.
Кащенко А. Х. Влияние возраста свиней на количество и качество их потомства.— Журн. общ. биологии, 1954, т. 15, № 3, с. 176—187.
Киселев Ю. Н. К вопросу о соотношении полов в естественных популяциях животных.— Тр. Окск. заповедника, 1967, вып. 7, с. 36—40.
Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и костей. М.: Наука, 1967. 144 с.
Кнорре Е. П. Экология лося.— Тр. Печоро-Илычского заповедника, 1959, вып. 7, с. 5—122.
Когай В. М. Возрастная и половая структура популяций котиков в Охотском море.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 224—225.
Козлов А. Н. Биология серой крысы в районах освоения целинных земель Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1980. 20 с.
Козлов Н. П. Размножение и изменение численности степной пеструшки в целинном крае.— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 30—42.
Козневский П. Ф. Смертность пятнистых оленей в Хоперском заповеднике.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, № 4, с. 132—133.
Копеин К. И. Материалы по биологии горностая Ямала.— В кн.: Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1961, т. 2, с. 41—42.
Корочкина Л. Н. Факторы, влияющие на соотношение пола у зуб-

ров.— В кн.: Беловежская пуща. Минск: Урожай, 1968, вып. 2, с. 139—147.
Корсаков И. Б. Половая структура популяций ондатры.— Тр. Киров. с.-х. ин-та, 1977, вып. 54, с. 43—56.
Корытин Н. С. Половая структура популяций волка в СССР.— В кн.: Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 226—227.
Кочетова Н. И. Влияние плотности популяций самок трихограммы обыкновенной на соотношение полов в их потомстве.— Экология, 1972, № 3, с. 84—85.
Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1965, вып. 1, т. 70, с. 5—19.
Крапивко Т. П., Ильенко А. И. Изучение соотношения половых групп в популяции лесных мышей при оптимальных условиях обитания.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М., 1982, т. 1, с. 209—211.
Крылов В. И. Темпы размножения тихоокеанского моржа.— Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 1, с. 116—120.
Кубанцев Б. С. Основные особенности распределения и динамики численности малого суслика в некоторых районах Западного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИЗР, 1953. 15 с.
Кубанцев Б. С. Содержание белка в пище, обмен веществ и пол потомства у белых мышей.— Науч. докл. высш. шк. Биология, 1959, № 1, с. 178—181.
Кубанцев Б. С. Динамика численности и интенсивность размножения малого суслика.— Учен. зап. Волгоград. пед. ин-та, 1961, вып. 13, с. 79—82.
Кубанцев Б. С. Явление относительного консерватизма в воспроизводстве пола у млекопитающих.— В кн.: Второе совещ. зоологов пед. вузов РСФСР. Краснодар: Краснодар. пед. ин-т, 1964, с. 113—119.
Кубанцев Б. С. Воспроизводство потомства преимущественно одного пола у млекопитающих.— В кн.: Сб. науч. работ. Волгоград: Волгоград. пед. ин-т, 1967, вып. 2, с. 91—97.
Кубанцев Б. С. Генно-хромосомные основы определения пола и его гормональное переопределение: Обзор.— В кн.: Вопросы морфологии, экологии и паразитологии. Волгоград: Волгоград. пед. ин-т, 1970а, с. 57—85.
Кубанцев Б. С. Регуляция полового состава в замкнутых популяциях у млекопитающих.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск: УФАН СССР, 1970б, с. 120—123.
Кубанцев Б. С. О половом составе популяций у млекопитающих.— Журн. общ. биологии, 1972, т. 33, № 2, с. 196—204.
Кубанцев Б. С. Основы экологии: (Пособие для преподавателей и студентов биол.-хим. и биол.-геогр. фак. пед. ин-тов и для учителей биологии сред. шк.). Волгоград: Волгоград. пед. ин-т, 1973. 239 с.
Кубанцев Б. С. Антропогенные воздействия и антропические факторы, их роль в некоторых экологических и микроэволюционных процессах.— Экология, 1979, № 6, с. 5—14.
Кубанцев Б. С., Дьяконов В. Н. Изменение плотности структуры популяций обыкновенной полевки в Краснодарском крае в 1967—1968 гг.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная

структура популяций животных. Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 124—126.

Кубанцев Б. С., Дьяконов В. Н. О роли некоторых антропогенных воздействий в популяционной регуляции у мелких млекопитающих.— В кн.: Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград: Волгоград. пед. ин-т, 1980, с. 14—26.

Кубанцев Б. С., Дьяконов В. Н., Рыбакова Т. И. Плотность популяции и динамика полового состава у млекопитающих.— Экология, 1970, № 3, с. 49—57.

Кубанцев Б. С., Зубов В. Г., Спирин Б. Н. Акклиматизация и реакклиматизация бобра и ондатры в северных районах Нижнего Поволжья.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 247—248.

Кубанцев Б. С., Смеловский Л. М., Девиченский Ю. М. Усовершенствованный прибор для измерения газообмена у кроликов.— В кн.: Материалы 20-й науч. конф. Волгоград. пед. ин-та. Волгоград: Волгоград. пед. ин-т, 1965, с. 129—132.

Кузин А. Е., Панина Г. К. О возрастно-половой структуре и репродуктивности состояния котиков, зимующих в северной части Тихого океана.— В кн.: Морские млекопитающие: Материалы VI Всесоюз. совещ. Киев: Наук. думка, 1975, ч. 1, с. 164—166.

Кузин А. Е., Панина Г. К. Возрастно-половая структура и воспроизводительная способность популяции котиков острова Тюленьего.— В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО, 1977, вып. 8, с. 146—147.

Кузин А. Е., Панина Г. К. Возрастно-половая структура и воспроизводительная способность популяции котиков о. Тюлений.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 146—147.

Кузякин А. П. Материалы по биологии крота (Talpa europea L.) Тульского широколиственного леса.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1935, т. 44, вып. 5, с. 230—238.

Кузякин А. П. Летучие мыши. М.: Сов. наука, 1950. 444 с.

Кузякин А. П. О размножении пасюков в городах.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1952, т. 57, вып. 3, с. 15—26.

Кукарцев В. А. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяций горностая.— В кн.: Сб. науч.-техн. информ. ВНИИ охотничьего хоз-ва и звероводства, 1970, вып. 29, с. 27—29.

Куликов А. Н. Динамика половозрастной структуры маньчжурской белки.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 231.

Куприянова И. Ф. Биология и межвидовые отношения мелких лесных млекопитающих средней тайги Европейского Севера СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1978.

Курбатов А. Д. Влияние физиологического состояния животных и качества их половых клеток на половой состав потомства.— В кн.: Вопросы биологии оплодотворения. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954, с. 245—276.

Курбатов А. Д., Мамзина Е. А. Влияние сезона спаривания и характера питания кроликов на половой состав их потомства.— Вестн. ЛГУ. Биология, 1953, № 4, с. 57—64.

Курбатов А. Д., Меняйло Д. Д. Влияние возраста спаривания свиней на соотношение полов у потомства.— Вестн. ЛГУ. Биология, 1954, № 1, с. 57—64.

Кухаренко В. И. О первичном соотношении полов у человека: (Анализ 1014 эмбрионов).— Генетика, 1970, т. 6, № 5, с. 142—149.

Кухаренко В. И. Исследование пренатального соотношения полов у человека методом кратковременного культивирования тканей.— Генетика, 1971, т. 7, № 8, с. 166—169.

Кучеренко С. П. Плотность и структура популяций изюбра на Сихотэ-Алине.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 126—128.

Кучеренко С. П. Лось юга Дальнего Востока.— Охота и охотничье хоз-во, 1981, № 3, с. 18—21.

Лавров Н. П. Биология размножения горностая.— Тр. ЦНИЛ биологии, охотничьего промысла и товароведения животного сырья, 1944, вып. 6, с. 124—150.

Лавровский А. А. О влиянии летней засухи и суровой зимы 1949/50 гг. на численность и размножение сайгаков.— Охрана природы, 1950, № 10, с. 83—87.

Лавровский А. А., Шатас Я. Ф. Причины колебаний плодовитости малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.).— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1948, вып. 3, с. 191—202.

Лапшов В. А., Сигарев В. А., Данилина Н. А., Мануйлова И. А. Особенности размножения и динамики численности островных поселений обыкновенной полевки (Microtus subarvalis Mejer et al., 1972) в пойме р. Волги.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1976, вып. 4(6), с. 90—102.

Лекявичус Р. К. Генетическая изменчивость животных при загрязнении окружающей среды хлорорганическими пестицидами и ртутью и ее роль в эволюционных процессах вида.— В кн.: Эволюционная теория и проблема «Человек — природа»: Материалы симпоз. Тарту: Ин-т зоол. и ботаники АН ЭССР; Тарт. ун-т, 1978, с. 92—97.

Лисицин А. А. Размножение и смертность Mus musculus L. в условиях Сальских степей.— В кн.: Сб. науч. работ Приволжской противочумной станции Астрахань, 1953, вып. 1.

Литвинов В. П. Размножение, половой и возрастной состав популяции шакалов в Восточном Азербайджане.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 153—154.

Лихачев Г. Н. Структура популяции орешниковых сонь.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, вып. 5, с. 18—29.

Лобачев Ю. С. К вопросу о половом составе популяций млекопитающих.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 130—132.

Лобков В. А. Особенности биологии и практического значения крапчатого суслика (Citellus suslicus Guld.) в Северо-Западном Причерноморье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: НИИ зоологии АН БССР, 1980. 20 с.

Влияние численности популяций на интенсивность размножения мышевидных грызунов / С. А. Ломакина. М., 1979. Рукопись деп. в ВИНИТИ, № 4418—79 Деп.

Лукина А. П. Соотношение полов у сельскохозяйственных животных в свете теории жизненности.— Журн. общ. биологии, 1953, т. 14, № 6, с. 452—460.

Лысов А. М., Письменская Р. Т. Из опыта разведения серых кара-

кульских овец, выращенных в разных условиях.— Каракулеводство и звероводство, 1951, № 4, с. 13—14.
Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 400 с.
Лютиков К. М. Наследственное преобладание мужского пола в потомстве некоторых производителей.— Пробл. животноводства, 1935, № 2, с. 7—9.
Маккьюсик В. Генетика человека. М.: Мир, 1967. 610 с.
Макридин В. П. Материалы по биологии волка в тундрах Ненецкого национального округа.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 11, с. 1719—1728.
Максимов А. А. О соотношении полов в популяции серой полевки.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 1, с. 67—82.
Максимов А. А. Размножение и изменение численности водяной крысы в различных ландшафтах Западной Сибири.— В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1959, с. 71—121.
Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
Мамбетжумаев А. Сайгаки на Устюрте.— Охота и охотничье хоз-во, 1966, № 6, с. 22—23.
Мамзина Е. А. Влияние кратности и времени спаривания свиней на соотношение полов потомства.— Вестн. ЛГУ. Биология, 1953, № 2, с. 11—16.
Мараков С. В., Ширяев В. В. Ондатра дельты реки Или и ее среда обитания в связи с зарегулированием стока.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, вып. 6, с. 26—38.
Марин Ю. Ф. Распространение и некоторые вопросы экологии лесного лемминга (Myopus schisticolor Lill.) в Алтайском заповеднике.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1981, т. 86, № 3, с. 36—40.
Мартиросян Б. А. Биология размножения снежной полевки в Армянской ССР.— Зоол. журн., 1964, вып. 10, с. 1552—1556.
Мартынов В. Ф., Бухменов В. П. Динамика половой структуры популяций соболя.— Экология, 1974, № 3, с. 101.
Мейер М. Н. О возрастной изменчивости малого суслика.— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 9, с. 1393—1402.
Монахов Г. И. Структура популяций, динамика воспроизводства и вопросы рационального использования запасов соболя в Предбайкалье и Забайкалье.— Зоол. журн., 1968а, т. 47, вып. 4, с. 602—610.
Монахов Г. И. Численность, структура и воспроизводство в популяциях соболя Предбайкалья и Забайкалья.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1968б, вып. 1, с. 19—22.
Монахов Г. И. Изменчивость и стабильность соотношения полов в популяциях соболя.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, № 4, с. 61—67.
Мордосов И. И., Сантаев В. Г. Вопросы охраны и рационального использования тундровых популяций дикого северного оленя Якутии.— В кн.: Охрана и рациональное использование животного мира и природной среды Якутии. Якутск: Якут. фил. АН СССР, 1979, с. 24—28.
Наумов Н. П. Периодичность в колебаниях численности обыкновенной белки в СССР.— В кн.: Экология белки. М.; Л.: Наука, 1934, с. 25—51.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
Наумов Н. П. Экология животных: (Учеб. пособие для гос. ун-тов СССР). 2-е изд. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.
Наумов Н. П. Вид и популяция.— В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М.: Наука, 1966, с. 481—498.
Наумов Н. П. Популяционная экология: (Очерк проблем и задач).— В кн.: Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977, с. 3—23.
Наумов Н. П. Вопросы эволюционной экологии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84, вып. 6, с. 15—26.
Наумов С. П. Экология зайца-беляка: (Теоретические основы прогноза численности вида).— В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Н. С. Отд-ние зоологии, 1947, с. 103—158.
Наумов С. П., Борзенкова С. А., Окулова Н. М. Биотопическая дифференцировка видового населения на примере красной полевки (Clethrionomys rutilus Pall.).— Журн. общ. биологии, 1967, т. 28, № 2, с. 218—225.
Наумов С. П., Гибет Л. А., Шаталова С. М. Динамика полового состава при изменениях численности млекопитающих.— Журн. общ. биологии, 1969, т. 30, № 6, с. 673—680.
Новиков Б. Северный олень острова Врангеля.— Охота и охотничье хоз-во, 1980, № 7, с. 3.
Новиков Г. А. К экологии лесного лемминга Myopus schisticolor на Кольском полуострове.— Зоол. журн., 1941, т. 20, № 4/5, с. 626—631.
Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1953. 503 с.
Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы: (Учеб. пособие для биол. специальностей ун-тов). Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. 350 с.
Нумеров К. Д. О половом, возрастном составе и размножении соболя в Енисейской Сибири.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 3, с. 421—429.
Обтемперанский С. И. О некоторых особенностях размножения енотовидной собаки в условиях Воронежской области.— Тр. Воронеж. ун-та, 1958, вып. 2, с. 15—17.
Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран: Грызуны. М.: Изд-во АН СССР, 1947. Т. 5. 810 с.
Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.: Изд-во АН СССР, 1948, Т. 6. 568 с.
Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 736 с.
Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
Онуфреня М. В. Материалы по размножению, половому и возрастному составу белки в Рязанской области.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, с. 242—243.
Орленев Д. П., Переладов С. В. Восстановление структуры популяции монгольской песчанки после искусственной депрессии численности.— Экология, 1981, № 2, с. 58—66.
Орлов О. Ю. Материалы по биологии тушканчиков в Западных Кызыл-Кумах.— В кн.: Сб. студ. науч. работ. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 21—28.

Павлинин В. Н. Размножение и сроки промысла крота на Урале.— Зоол. журн., 1956, т. 35, с. 606—613.
Павлов Б. М., Савельев В. Д., Якушкин Г. Д., Зырянов В. А. Экологическая структура популяции диких северных оленей Таймыра.— Экология, 1971, № 1, с. 49—56.
Пантелеев П. А. О системе популяции вида у грызунов.— Журн. общ. биологии, 1966, т. 27, № 3, с. 313—323.
Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968. 255 с.
Петровский Ю. Т. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 5, с. 736—748.
Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
Покровский А. В., Большаков В. Н. Природная и потенциальная интенсивность размножения двух видов азиатских горных полевок.— Acta theriologica, 1968, vol. 13, с. 117—128.
Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 148 с.
Поле С. Б. Экологические механизмы восстановления популяционной структуры серого суслика после резкого сокращения численности.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980, с. 438—440.
Поляков И. Я., Гладкина Т. С., Мокеева Т. М., Кубанцев Б. С. Усовершенствование приемов борьбы с малым сусликом зерновыми приманками с фосфидом цинка.— В кн.: Вопросы экологии. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1957, т. 2, с. 221—253.
Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1960. 469 с.
Попов В. А. К вопросу о биотопических популяциях.— В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края: Животный мир. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968, вып. 2, с. 5—15.
Попов В. В. Попытка количественного выражения понятия «интенсивность размножения» и соотношения полов у водяной крысы (Arvicola terrestris) в Западной Сибири.— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 7, с. 1067—1076.
Попов Ю. К. Материалы к экологии енотовидной собаки в Татарской АССР.— Изв. Казан. фил. АН СССР, 1956, № 5, с. 16—17.
Поспелов С. П. Возрастная изменчивость животных и племенное дело.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1961, вып. 4, т. 46, с. 49—53.
Прокопов К. П. Экология плоскочерепной полевки в Колбинском Алтае.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 179—180.
Прокофьева З. В. Распространение и динамика численности грызунов в Ставропольском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИЗР, 1968.
Ралль Ю. М., Флегонтова А. А., Шейкина М. В. Заметки по биологии малого суслика в эндемичном и благополучном по чуме районе Западного Казахстана.— Вестн. мед. эпидемиологии и паразитологии, 1933, т. 12, вып. 3, с. 15—19.
Рашек В. Л. Материалы по размножению сайгаков на острове Барса-Кельмес (Аральское море).— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1963, вып. 20, с. 164—193.
Рашек В. Л. Зима в жизни сайгаков острова Барса-Кельмес.— В кн.: Охотничье-промысловые звери. М.: Россельхозиздат, 1965, вып. 1, с. 57—82.
Реймов Р. Ондатра и ее акклиматизация в низовьях Амударьи.—

В кн.: Пушнопромысловые звери Каракалпакии. Ташкент: Фан, 1968, с. 80—110.

Реймов Р. Состояние популяции ондатры в дельте Амударьи и особенности ее размножения.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 444—445.

Рогатко И. В. К экологии снежной полевки фауны СССР.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. Тез. докл. М.: Наука, 1980, с. 261—262.

Рогатко И. В. Некоторые особенности изменений в популяциях мышевидных грызунов, вызванные загрязнением среды пестицидами.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 1, с. 279.

Романов Ю. М., Беляков В. В. Материалы по экологии лося на территории Калининской области.— В кн.: Фауна нечерноземелья, ее охрана, воспроизводство и использование. Калинин, 1980, с. 91—110.

Руди В. Н. Возрастная и половая структура популяций малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) в Оренбургской области.— Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1975, № 9, с. 21—23.

Руди В. Н. Морфология, распространение и экология малого суслика на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МОИП, 1979. 22 с.

Руди В. Н. Влияние антропогенного фактора на экологию малого суслика на Южном Урале.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука. 1980, с. 449—450.

Рудышин М. П. Некоторые особенности размножения и плодовитости наиболее распространенных видов мышевидных грызунов западных областей Украинской ССР.— В кн.: Вопросы экологии. Киев: Высш. шк., 1962, т. 6, с. 122—123.

Русаков О. С. О возрастном и половом составе популяций крота.— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 5—9.

Рыбакова Т. И. Значение микроэлементов как одного из факторов среды в популяционной экологии обыкновенной полевки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: Краснодар. ун-т, 1974. 21 с.

Рыжков В. Л. Некоторые проблемы генетики пола.— Генетика, 1966, № 2, с. 3—15.

Савинов Е. В. Размножение и рост сибирского козерога в Джунгарском Алатау (Казахстан).— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1962, вып. 17, с. 167—182.

Сапаев В. М. Влияние промысла на структуру популяции колонка.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы). Свердловск: УФАН СССР, 1968, вып. 1, с. 90—92.

Сафонов В. Г. Морфологические особенности и структура популяции бобра.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, вып. 4, с. 5—19.

Сахаров Т. П. Происхождение пола и смысл полового размножения. Пг., 1924.

Сахно И. И. Влияние агротехнических мероприятий на соотношение полов и плодовитость некоторых мышевидных грызунов на полях Луганской области.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 12, с. 1856—1868.

Северцев С. А. Охотничья фауна Прибалтики.— Сов. охотник, 1941, № 1, с. 5—6.

Селянин Г. И. Влияние возраста романовских овец на плодовитость и качество их потомства.— Вестн. с.-х. науки, 1958, № 9, с. 65—70.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Северный олень. М.: Наука, 1977. 92 с.

Сидорова Г. А. Изменение возрастного состава поселения большой песчанки.— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 177—184.

Слесь И. С. Разведение нильгау в Аскания-Нова.— Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1963, № 1, с. 53—57.

Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 328 с.

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. шк., 1971. 447 с.

Слоним А. Д. Среда и поведение. Л.: Наука, 1976. 210 с.

Слудский А. А. Ондатра. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1948. 106 с.

Слудский А. А. Сайгак в Казахстане.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1955, т. 4, с. 18—55.

Слудский А. А., Лазарев А. А. Корсак, его экология и промысел.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1966, т. 26, с. 5—93.

Смирнов М. Н. Естественная и промысловая смертность в популяциях марала.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 253.

Смирнов М. Н., Шурыгин В. В. Волк в Тувинской АССР.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 254.

Смирнов И. В., Лысенко Ю. Н. Некоторые закономерности наследования пола у свиней.— Журн. общ. биологии, 1957, № 3, с. 26, с. 242—248.

Смит Д. М. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.

Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике.— Тр. Башк. гос. заповедника, 1967а, вып. 1, с. 12—18.

Снигиревская Е. М. Грызуны Башкирского заповедника.— Тр. Башк. гос. заповедника, 1967б, вып. 1, с. 3—28.

Собанский Г. Г. Избирательная элиминация в популяции маралов на Алтае в результате ранней зимы 1976/77 г.— Экология, 1979, № 1, с. 99—101.

Сокольский С. М. К экологии куницы, кидуса и соболя.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, 1967, вып. 12, с. 140—166.

Сокур И. Т. Особенности экологической структуры популяций обыкновенной полевки агробиоценозов степной и лесостепной зон Украины.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: (Информ. материалы) Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 140—141.

Соломатин А. О. Размножение и связанное с ним поведение кулана.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, № 2, с. 71—82.

Спирин Б. Н. Ондатра в Волгоградской области.— В кн.: Некоторые проблемы экологии животных Нижнего Поволжья и Северного Кавказа. Волгоград: Волгоград. гос. пед. ин-т, 1975, с. 82—89.

Степанов И. В. Материалы по биологии размножения крыс и мышей в Батуми.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1946, т. 51, вып. 6, с. 29—35.

Тарянников В. И. О структуре популяции и динамике численности шакала в долине Сырдарьи.— Зоол. журн., 1977, т. 59, вып. 9, с. 1429—1425.

Теплов В. П. К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 1, с. 174—179.
Тимофеева Е. К. Лось. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 167 с.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 277 с.
Тимошенко Ю. К. Материалы по биологии размножения каспийского тюленя.— В кн.: Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск: Ин-т биологии моря, 1971, вып. 17, с. 224—248.
Тимошенко Ю. К. Возрастная и половая структура кольчатой нерпы в Белом и Баренцевом морях.— В кн.: II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978, с. 206—207.
Тимченко П. Ф. О соотношении полов у каракульских овец.— Каракулеводство и звероводство, 1954, № 2, с. 19—20.
Тимченко П. Ф. К вопросу о соотношении полов в приплоде каракульских овец.— Каракулеводство и животноводство, 1955, № 6, с. 23—24.
Тихвинская М. В. Размножение водяной полевки Arvicola terrestris в Волжском-Камском крае.— Учен. зап. Казан. ун-та, 1965, т. 12, вып. 10, с. 152—188.
Тристан Д. Ф. Желтый суслик (Citellus fulvus Licht.) Чу-Таласских Муюнкумов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: НИИ «Микроб», 1978. 19 с.
Тупикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих.— В кн.: Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964, с. 52—55.
Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
Успенский С. М. Белый медведь. М.: Наука, 1977. 79 с.
Фандеев А. А. Окот сайги на правобережье Волги.— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 6, с. 693—695.
Фандеев А. А. Некоторые данные о размножении сайгака.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959, т. 44, вып. 5, с. 133.
Федосеев Г. И. Определение возрастно-половой структуры популяций и состояния запасов охотских тюленей.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 6, с. 925—933.
Филь В. И. Плотность населения и структура популяций марала в высокогорных условиях Джунгарского Алатау.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных: Информ. материалы. Свердловск: УФАН СССР, 1970, вып. 2, с. 147—149.
Филь В. И. О динамике структуры популяций Ovis nivicola на Камчатке и прилежащих территориях.— Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 11, с. 1712—1719.
Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.
Фомушкин В. М., Жирновов И. Д., Свиденко Г. Д. О биологии рыжеватой пичухи (Ochotona rufescens Groy.).— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 28—31.
Харрисон Дж., Уайнер Дж., Таннер Дж., Барникот Н. Биология человека. М.: Мир, 1968. 440 с.
Хатт Ф. Генетика животных. М.: Колос, 1969. 445 с.
Ходыкина З. С. Роль изменений половой структуры популяций грызунов в процессе регуляции их численности.— В кн.: Млекопи-

тающие СССР. III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 1, 317 с.

Чагиров И. А., Литвинова Л. Д. Некоторые данные о развитии плодов сайгака.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1960, вып. 13, с. 48—53.

Чельцов-Бебутов А. М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1965, вып. 7, с. 389—398.

Ченцова Н. Ю. Об адаптивном значении инбридинга для мелких грызунов.— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 5, с. 734.

Чепулис И. П., Браженас Г. Р. Влияние возраста и времени случки коров на формирование пола у телят.— Науч. тр. высш. учеб. заведений ЛитССР. Сер. биол., 1966, т. 6, с. 191—196.

Червонный В. В. Лицензионный промысел лося в лесостепной зоне.— Науч. тр. Курск. пед. ин-та, 1980, т. 202, с. 26—33.

Чернявский Ф. Б., Кирющенко Т. В. Размножение и смертность копытного лемминга Dicrostonyx torquatus Pall. на острове Врангеля.— В кн.: Экология полевок и землероек на северо-востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ, 1979, с. 3—24.

Чернявский Ф. Б., Короленко Г. Е. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на крайнем северо-востоке Сибири.— Экология, 1979, № 1, с. 80—87.

Чернявский Ф. Б., Докучаев Н. Е., Короленко Г. Е. Млекопитающие среднего течения реки Омолон.— В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ, 1978, с. 26—65.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В., Ардашев А. А. О регуляции численности леммингов в Арктике.— ДАН СССР, 1978, т. 242, № 3, с. 730—733.

Черняк А. Б. Влияние консервации мужских половых клеток на холоде на качество потомства у кроликов.— Учен. зап. Укр. эксперим. ин-та глазных болезней и тканевой терапии, 1958, вып. 3, с. 39—43.

Шаталова С. П. Соотношение полов в популяции зайца-беляка.— Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. Зоология, 1970, № 394, с. 180—188.

Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1960. Вып. 21. 50 с.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 10, с. 1443—1453.

Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 10, с. 1456—1469.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1969, вып. 65. 200 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1968, вып. 58. 595 с.

Шилов И. А. Роль группового поведения в поддержании популяционного гомеостаза у позвоночных животных.— Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1973, № 5, с. 7—18.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
Шиляева Л. М. Структура популяции песца (Alopex lagopus) и роль различных генераций в динамике его численности.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 12, с. 1843—1852.
Шимкевич В. М. Пол и его признаки. Пг.; М., 1917. 128 с.
Ширяев В. В. Некоторые особенности экологии ондатры Прибалхашья в период зарегулирования стока реки Или.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, т. 2, с. 266—267.
Ширяев В. В., Нелаев А. Г. Ондатра нижней части дельты в период зарегулирования реки Или.— В кн.: Сб. науч.-техн. информ.: Охота — пушнина — дичь. Киров: ВНИИОЗ, 1977, вып. 57, с. 11—18.
Шляпникова М. С. Экспериментальные данные по экологии красносерой полевки.— В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980, с. 307—308.
Шубин Н. Г. Размножение бурундуков в бассейне реки Томь.— Зоол. журн.. 1964, т. 43, вып. 6, с. 910—917.
Шубин Н. Г. Размножение малой пищухи.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 6, с. 917—924.
Шубин И. Г. К соотношению полов у ласки и светлого хоря в Казахстане.— В кн.: Млекопитающие СССР: III Всесоюз. съезд териол. о-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1982, с. 335—336.
Шубин И. Г., Бекенов А. Экологические особенности гребенщиковой песчанки в Зайсанской котловине.— Экология, 1971, № 4, с. 97—98.
Шубин И. Г., Исмагилов М. И. Экология карликового тушканчика (Salpingotus crassicauda) в Зайсанской котловине.— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 11, с. 1722—1726.
Шубникова О. Н. Некоторые черты экологии бурундука в Центральной Якутии и его распространение.— В кн.: Вопросы экологии. Киев: Высш. шк., 1962, т. 6, с. 173—174.
Шулов В. В. Влияние гормональных сывороток и нейтротропных препаратов на соотношение полов у потомства каракульских овец: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: НИИ каракулеводства, 1968. 18 с.
Шумейко А. И. Причины преобладания мужского пола во внутриутробной жизни человека.— Учен. зап. анатомов, гистологов и эмбриологов республик Средней Азии и Казахстана, 1964, т. 1, с. 101—103.
Эйгелис Ю. К. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980. 383 с.
Эйгелис Ю. К., Полтавцев Н. Н., Коробайникова А. С. Особенности размножения персидской песчанки в Восточном Закавказье.— Экология, 1970, ч. 4, с. 59—67.
Эйдригович Е. В., Поляков Е. В. Влияние возраста родителей на качество потомства у крупного рогатого скота алатауской породы.— Журн. общ. биологии, 1953, т. 14, № 6, с. 435—440.
Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1976. 335 с.
Язан Ю. П. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяций мигрирующих лосей Печорской тайги.— Тр. Печоро-Илычского заповедника, 1961, вып. 9, с. 114—201.
Язан Ю. П. О морфологии и экологии куницы, соболя и кидуса Пе-

чорской тайги.— Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 8, с. 1241—1247.
Abe H. Структура популяции и репродуктивная изоляция полевки Clethrionomys rufocanus bedfordiae (Thomas) в лесной полосе на равнине Исикари, Хоккайдо.— J. Mammal. Japan, 1976, vol. 7, N 1, p. 17—30.
Acharjyo L. W., Mohapatra S. Sex ratio at birth in some captive wild mammals.— J. Bombay Natur. Hist. Soc., 1977, vol. 74, N 1, p. 167—169.
Bannikov A. G. Distribution geographique actuelle et biologie de la saiga en Europa.— Mammalia, 1958, N 2, p. 28—35.
Bar-Anon R., Robertson A. Variation in sex ratio between progeny groups in dairy cattle.— Theor. and Appl. Genet., 1975, vol. 46, p. 63—65.
Blaxter K. L., Hamilton W. J. Reproduction in farmed red deer. 2. Calf growth and mortality.— J. Agr. Sci., 1980, vol. 95, N 2, p. 275—284.
Borg K. On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948—1969.— Viltrevy, 1970, vol. 7, N 2, p. 121—149.
Bubenik A. B. Vlyv rysa (Lynx lynx L.) a vølka (Canis lupus L.) na strukturu populaci srnči (Capreolus capreolus L.) a jeleni zověre (Cervus elephus L.).— Lynx, 1967, N 6, p. 7—10.
Buechi H. F. Untersuchungen über das verschiedene Geschlechtsverhältnis die Intersexualität und die Fruchtbarkeit bei der Milchziege.— Ztschr. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1957, N 1, S. 18—23.
Bull J. J., Bulmer M. G. The evolution of XV females in mammals.— Heredity, 1981, vol. 47, N 3, p. 347—366.
Canghley G., Kean R. I. Sex ratios in marsupial Pouch Young.— Nature, 1964, vol. 204, N 4957, p. 491.
Canham R. P. Sex ratios and survival in fluctuating populations of the deer mouse, Peromyscus maniculatus borealis.— Can. J. Zool., 1970, vol. 48, N 4, p. 47—53.
Caulson J. C. The breeding Biology of the grey seal, Halichoerns grypus (Fab), on the Farne Islands, Northumberland.— J. Anim. Ecol., 1964, vol. 33, N 3, p. 485—512.
Clarke S. H., Severinghaus C. W. Sex ratios among fawn white-tailed deer.— N. Y. Fish and Game J., 1979, vol. 26, N 2, p. 193—195.
Coswami S. B., Nair A. P. A comparative study of secondary sex ratio, twinning and multiple births in the Indian water buffalaes and other farm animals.— Indian J. Dairy Sci., 1968, vol. 21, N 1, p. 50—56.
Cowan J. Mc T. Some vital statistics of big game on overstockened mountain range.— In: Trans. North Amer. Wildlife Conf., 1950, p. 581—588.
Dapson R. W. Reproduction and age structure in a population of short tailed shrews, Blarina brevicauda.— J. Mammal., 1968, vol. 49, N 2, p. 205—214.
Dapson R. W., Samsey P. R., Smith M. H., Urbston D. T. Demographic differences in contiguous populations of white-tailed deer.— J. Wildlife Manag., 1979, vol. 43, N 4, p. 889—898.
David M. L. Disproportionate sex ratios of wolf pups.— J. Wildlife Manag., 1975, vol. 39, N 4, p. 737—740.
Downing R. An unusual sex ratio in white-tailed deer.— J. Wildlife Manag., 1965, vol. 29, N 4, p. 884—885.
Dussing L. Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Menschen, Tieren und Pflanzen.— Naturwissenschaften, 1884, Bd. 17.

Dyer K. F. Hidden variability in man.— New Sci., 1969, vol. 44, N 670, p. 72—74.
Elder W. H., Gunier W. J. Sex ratios and seasonal movements of grey bats (Myotis grisescens) in southwestern Missouri and adjacent states.— Amer. Midl. and Natur., 1978, vol. 99, N 2, p. 463—472.
Ellenberg H. Zur Populationsokologie des Rehes (Capreolus capreolus L. Cercidae) in Mitteleuropa.— Spixiana, 1978, N 2, p. 1—211.
Emlen J. T. Sex and age ratios in survival of the California Quail.— J. Wildlife Manag., 1940, N 4, p. 43—54.
Engländer H., Johnen A. G. Untersuchungen in einem rhenischen Fledermauswinterquartier.— Decheniana, 1971, Beih. 18, S. 79.
Epstein H., Herz A. Fertility and birth weights of sheep in a subtropical environment.— Ztschr. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1964, N 3, S. 232—266.
Fairon J. Vingt-cinq annees de bagnage des cheiropteres en Belgique.— Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg., 1967, vol. 43, N 28, p. 18—32.
Feldhamer G. A. Age, sex ratios and reproductive potential in blacktailed jackrabbits.— Mammalia, 1979, vol. 43, N 4, p. 473—478.
Fenton M. B. Myotis sodalis in caves near Watertown, New York.— J. Mammal., 1966, vol. 47, N 3, p. 526.
Fischer H. Secondary sex ratio in the water buffalo (Bubalus bubalis.— Ztschr. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1966, Bd. 82, N 4, S. 361—363.
Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930. 272 p.
Flux J. E. C. Life history of the mountain hare (Lepus timidus Scoticus) in north-east Scotland.— J. Zool., 1970, vol. 161, N 1, p. 70—123.
Frank F. Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses in der Wuhlmaus — Gruppe (Microtidae).— Naturwissenschaften, 1966, Bd. 53, N 3, S. 90.
Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. Fertile XX-and XY-type females in the wood lemming Myopus schisticolor.— Nature, 1976, vol. 261, N 5557, p. 225—227.
Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. A hypothesis explaining the exceptional sex ratio in the wood lemming (Myopus schisticolor).— Hereditas, 1977, vol. 85, N 1, p. 101—104.
Fuller W. A., Martell A. M., Smith R. F. C., Speller S. W. High-arctic lemmings, Dicrostonyx groenlandicus. II. Demography.— Can. J. Zool., 1975, vol. 53, N 6, p. 867—878.
Gaisler J., Hanák V., Dungel J. A contribution to the population ecology of Nyctalus noctula (Mammalia: Chiroptera).— Přírodoved. pr. Ústavú ČSAV Brně, 1979, vol. 13, N 1, p. 17—24.
Gileva E. A. Chromosomal diversity and an aberrant genetic system of sex determination in the arctic lemming, Dicrostonyx torquatus Pallas (1779).— Genetica (Ned.), 1980, vol. 52/53, p. 99—103.
Gileva E. A., Chebotar N. A. Fertile XO males and females in the varying lemming, Dicrostonyx torquatus Pall. (1779).— Heredity, 1979, vol. 42, N 1, p. 67—77.
Gileva E. A., Benenson I. E., Puchkov V. F. et al. XO females in the varying lemming, Dicrostonyx torquatus Pall. (1779): reproductive performance and its evolutionary significance.— Evolution, 1982, vol. 36, N 3, p. 601—610.
Gropp A., Fredga K., Winking H., Frank F. Regulation of sex chromosome constitution of somatic and germ cells in the wood lem-

ming.— Ann. Biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18, N 2B, p. 367—375.
Guinness F. E., Clutton-Brock T. H., Albon S. D. Factors affecting mortality in red deer (Cervus elaphus).— J. Anim. Ecol., 1978, vol. 17, N 3, p. 817—832.
Haagenrud H., Lordahl L. Sex differential in populations of norwegian moose Alces alces.— Medd. Norske viltforskoksv. Ser. 3, 1979, N 6, p. 1—19.
Hanks L. D. Are deviant sex ratios in normal strains of Drosophila caused by aberrant segregation? — Genetics (USA), 1965, vol. 52, N 2, pt 1, p. 259—266.
Hanks L. D. A deviant sex ratio in Drosophila melanogaster.— Genetics (USA), 1969, vol. 61, N 3, p. 595—605.
Hasler J. F., Banks E. M. Reproductive performance and growth in captive collared lemmings (Dicrostonyx groenlandicus).— Can. J. Zool., 1975, vol. 53, N 6, p. 777—787.
Hathout H. M. On the primary sex ratio.— J. Obstet. and Gynaecol. Brit. Commonw., 1963, N 5, p. 18—22.
Hesselton W. T., Severinghaus C. W., Tane J. E. Population dynamics of deer at the Seneca Army Depot.— N. Y. Fish. and Game J., 1965, vol. 12, N 1, p. 17—30.
Hickey W. A., Craig G. B. Distortion of sex ratio in populations of Aedes aegypti.— Can. J. Genet. and Cytol., 1966, vol. 8, N 2, p. 33—41.
Hněvkovsky O., Petrikova E., Černy M. Prenatalni poměr ponlavi u člověka.— Acta chir., orthop. et traumatol. čs., 1963, vol. 30, N 5.
Hope R. M. Observations on the sex ratio and the position of the lactating mammary gland in the brush-tailed possum. Trichosurus vulpecula (Kerr.).— Austral. J. Zool., 1972, vol. 20, N 2, p. 58—65.
Hudson P. Fetal recoveries in mule deer.— Wild Manag. Bull., 1959, vol. 23, N 2, p. 48—51.
Ilančič D. Spolni omgeri ko prosiadi i Stenadi.— Vetrinaria (SFRJ), 1968, vol. 17, N 2, p. 239—244.
Jackmann H. Population dynamics of the elephants in the Kasungu National Park, Malawi.— Neth. J. Zool., 1980, vol. 30, N 4, p. 622.
Jain A. P. Body weights, sex ratio, age structure and some aspects of reproduction in the Indian gerbil Tatera indica indica Hardwicke in the Rajasthan desert, India.— Mammalia, 1970, vol. 34, N 3, p. 415—432.
Kalela O. Seasonal trends in the sex ratio of the grey-sided vole, Clethrionomys rufocanus (Sund.).— Ann. zool. fenn., 1971, vol. 8, N 4, p. 452—455.
Kalela O., Oksala T. Sex ratio in the wood lemming, Myopus schisticolor (Lilljeb.) in nature and in captivity.— Ann. Univ. Turk., Ser. A11, 1966, vol. 37, p. 5—24.
Kelsall J. D. Cooperative studies of berren-ground caribou, 1957—1958.— Wildlife Manag. Bull., 1960, N 5, p. 47—56.
Kirby D. R. S., McWhirter K. L., Teitelbaum M. S., Darlington C. D. A possible immunological influence of sex ratio.— Lancet, 1967, N 7507, p. 139—140.
Krämer A. Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation (Rupicapra rupicapra L.) der Alpen.— Ztschr. Tierpsychol., 1969, Bd. 26, N 8, S. 889—964.
Krönung F., Vorreyer F. Untersuchungen über Vermehrungsraten und Körpergewichte beim weiblichen Rotwild.— Ztschr. Jardwiss., 1957, N 4, S. 18—29.

Kuroki M. О размножении овец, особенно о продолжительности суягности.— Bull. Fac. Agr. Miyazaki Univ., 1955, N 1.
Lampio T. Sex ratios and the factors contributing to them in the squirrel, Sciurus vulgaris, in Finland. I.— Rustatieteel. Julkais, 1965, N 25.
Lampio T. Sex ratios and the factors contributing to them in the squirrel, Sciurus vulgaris, in Finland. II.— Rustatietul. Julkais, 1967, N 29.
Laws R. M. Aspects of reproduction in the African elephant, Loxodonta africana.— J. Reprod. and Fert., 1969, N 6, p. 193—217.
Lejenne J., Turpin B. Influence de l'age des parents sur la masculinite des naissances vivantes.— C. r. hebdomadaires seances L'Acad. sci., 1957, N 13, p. 246.
Lewis J. G., Wilson R. T. The ecology of Swayners hartbeest.— Biol. Conserv., 1979, vol. 15, N 1, p. 1—12.
Lizarralde M. S., Bianchi N. O., Merani M. S. Cytogenetics of South American akodont rodents (Cricetidae). VII. Origin of sex chromosome polymorphism in Akodon azarae.— Cytologia, 1982, vol. 47, N 1, p. 183—193.
Lobato L., Cantos G., Araujo B., Bianchi N. O., Merani S. Cytogenetics of the South American akodont rodents (Cricetidae). X. Akodon mollis: a species with XY females and B chromosomes.— Genetica, 1982, vol. 57, N 3, p. 199—205.
Lowe V. P. W. Population dynamics of the red deer (Cervus elaphus L.) of Rhum.— J. Anim. Ecol., 1969, vol. 38, N 2, p. 425—457.
Lugg D. J. Annual Cycle of the Weddell Seal in the Vestfold Hills, Antarctica.— J. Mammal., 1966, vol. 7, N 2, p. 317—322.
Madhavan A., Patil D., Copalakrishna A. Breeding habits and associated phenomena in some Indian bas. Pt IV. Hipposideros fulvus fulvus (Gray) Hipposideridae.— J. Bombay Natur. Hist. Soc., 1978, vol. 75, N 1, p. 96—103.
Mainx F. Ein wener Modus der genotypischen Geschlechtsbestimmung.— Biol. Zentr.-Bl., 1962, Bd. 81, N 3, S. 335.
Mainx F. Die Geschlechtsbestimmung bei Megaselia scolaris Low (Phoridae).— Ztschr. Vererbungslehre, 1966, Bd. 98, N 1.
Manning T. H. Remarks on the reproduction, sex ratio and life expectancy of the varying lemmung, Dicrostonyx groenlandicus, in nature and captivity.— Arctic, 1954, vol. 7, N 1, p. 36—48.
Marion J. E., Woodroof J. G., Tindell D. Physical and chemical properties of eggs as affected by breeding and age of hens.— Poultry Sci., 1966, vol. 45, N 6, p. 974.
Massman A. S., Massmann H. W. Ovulation, impantation and fetal sex ratio in impala.— Science, 1962, N 3533, p. 869.
McHugh T. Social behaviour of the American buffalo (Bison bison).— Zoologica (USA), 1958, vol. 43, N 1, p. 29—32.
Michael E. D. Sex ratio and composition in whitetailed deer.— In: Proc. 24th Ann. Conf. Southeast. Assoc. Game and Comis. Atlanta, 1970, p. 51—56.
Michener D. R., Michener G. R. Sex ratio and interyear residence in a population of Spermophilus richardsonii.— J. Mammal., 1971, vol. 52, N 4, p. 853.
Mitchell B., Crisp J. M. Some properties of red deer (Cervus elaphus) at exceptionally high population density in Scotland.— J. Zool., 1981, vol. 193, N 2, p. 157—169.
Mils M. G. L., Wolff P., LeRiche E. A., Meyer I. J. Some population characteristics of the lion Panthera leo in the Kalahari Gemsbok National Park.— Koedoe (Suid-Afrika), 1978, N 21, p. 163—171.

Moens R. Variation du nombre de males de Ondatra zibethica L. Captures au cours de la campagne d'entroduction.— Medd. Landbouwhogeschool en de Opzoekingsstations van de staat Gent, 1962, vol. 27, № 3, p. 785—810.
Mologolowkin Ch., Poulson D. F. Infective transfer of maternally inherited abnormal sex-ratio in Drosophila willistoni.— Science, 1957, vol. 126, N 3262, p. 32.
Mologolowkin Ch., Poulson D. F., Wright E. V. Experimental transfer of maternally inherited abnormal sex-ratio in Drosophila willistoni.— Genetics (USA), 1959, N 1, p. 59—74.
Moore C. R. Variations in the sex ratio at birth.— J. Inst. Actuaries, 1958, N 1.
Moriwaki D., Kitagawa O. Sex ratio in Drosophila bifascoiata. A preliminary note.— J. Genet., 1957, N 7.
Moriwaki D., Tobari J., Ohla S. et al. A shift of sex ratio in the progeny from irradiated males in Drosophila melanogaster.— Jap. J. Genet., 1967, N 1.
Murie O. J. The elk of North America. Washington: Wild. Manag. Inst., 1957.
Musa B. E., Abn Sineina M. E. Some observations on reproduction in the female camel (Camelus dromedarius).— Acta vet., 1976, vol. 26, N 2.
Myers J. H., Krebs Ch. J. Sex ratios in open and enclosed vole populations: demographic implications.— Amer. Natur., 1971, vol. 105, N 944, p. 325—344.
Myers R., Poole W. E. A study of the biology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) in confined population.— Austral. J. Zool., 1962, vol. 10, N 2, p. 225—267.
Newsome A. E. Reproduction in natural populations of the red kangaroo, Megaleia rufa (Desmarest) in central Australia.— Austral. J. Zool., 1965, vol. 13, N 5, p. 735—760.
Нисида Синти, Матба Конти, Сэта Суэсиге, Оцука Дзюн. Соотношение полов в потомстве свиней.— Jap. J. Zootechn. Sci., 1969, vol. 40, N 11, p. 449—462.
Nováková E., Hanzl R. Sexualni index mladé populace srnci a jelni zvěře v ruznych ekosystémech.— Lynx, 1973, N 14, p. 14—19.
Owen D. F. Predominantly female populations of an African butterfly.— Heredity, 1966, vol. 21, N 3, p. 443—452.
Pelikan I. Comparison of the birth rates in four Apodemus species.— Zool. listy, 1966, vol. 15, p. 125—130.
Parer I. The population ecology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) in a Mediterranean type climate in New South Wales.— Austral. Wildlife Res., 1977, vol. 4, N 2, p. 171—205.
Parkes A. The mammalian sex ratio.— Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 1926, vol. 2, N 1.
Parker G. R., Maxwell J. W. Characteristics of a population of muskrats (Ondatra zibethicus zibethicus) in New Brunswick.— Canad. Field — Natur., 1980, vol. 94, N 1, p. 1—8.
Pfeffer P., Genest H. Biologie comparée d'une population de Mouflons de Corse (Ovis ammon musimon) du Parc Naturel du Caroux (Pl. V—VII).— Mammalia, 1969, vol. 33, N 2, p. 165—192.
Pollard G. N. Factors influencing the sex ratio at birth in Australie, 1902—1965.— J. Biol. Sci., 1969, vol. 1, N 2, p. 125—144.
Raicu P., Kirillova M., Hamer M. A new chromosomal sex determining mechanism in Microtus arvalis Pal.— Genetica (Ned.), 1969, vol. 40, N 1.

Rashid M. A. Census of blackbucks in the Velavadar National Park of Gujarat State.— J. Bombay Natur. Hist. Soc., 1978, vol. 75, N 2.
Rausch R. L., Rausch V. R. Observations on chromosomes of Dicrostonyx torquatus stevensoni Nelson and chromosomal diversity in varying lemmings.— Ztschr. Säugetierk., 1972, Bd. 37, N 6, S. 372—384.
Redfield J. A., Taitt M. J., Krebs C. J. Experimental alteration of sex ratios in populations of Microtus townsendii, a field vole.— Can. J. Zool., 1978, vol. 56, N 1, p. 17—27.
Reeves H. M., Williams R. M. Reproduction, size and mortality in the rocky mountain muskrat.— J. Mammal., 1956, vol. 37, N 4, p. 494—500.
Richens V. B. Characteristics of mule deer herds and their range in northeastern Utah.— J. Wildlife Manag., 1967, vol. 31, N 4, p. 651—666.
Robinette W. L., Gashwiler J. S., Low J. B., Jones D. A. Differential mortality by sex and age among mule deer.— J. Wildlife Manag., 1957, N 1.
Sadlep D. L. An experimental confirmation of R. Fisher's theory of the sex ratio.— Amer. J. Phys. Anthropol., 1981, vol. 54, N 2.
Sadler M. The law of population. L., 1830.
Salwasser H., Holl S. A., Ashcraft G. A. Fawn production and survival in the North-Kings River deer herd.— Calif. Fish and Game, 1978, vol. 64, N 1, p. 38—52.
Santiapillai Ch., Chambers M. R. Aspects of the population dynamics of the wild pig (Sus scrofa L., 1758) in the Ruhuna National Park, Sri Lanka.— Spixiana, 1980, vol. 3, N 3, p. 239—250.
Sather L. H. Biology of the great plans muskrat in Nebraska.— J. Wildlife Manag., 1958, N 2.
Schmutz S. M., Boag D. A., Schmutz J. K. Causes of the unequal sex ratio in populations of adult Richardson's ground squirrels.— Can. J. Zool., 1979, vol. 57, N 10, p. 1849—1855.
Schulten S. G. M. A heritable aberrant sex ratio in Drosophila melanogaster reducing the number of females.— Genetica (Ned.), 1964, N 3.
Schulze O. Zur Frage von den geschlechtsbinden Ursachen.— Arch. Mikroskopie, Anat. und Entwicklungsgeschichte, 1900, N 63.
Sheng H., Lu Hauji. Соотношение полов у колонка (Mustela sibirica) и его значение для промысла.— Acta Zool. sinica, 1975, vol. 21, N 4, p. 344—349.
Sierts-Roth U. Würfstarke und Geschlechtsproportion der ungarischen Hirtenhunden.— Zool. Garten, 1958, N 3.
Skaren U. Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings.— Arch. Soc. Zool. Vanamo, 1963, vol. 18, *suppl.*, p. 17—28.
Sluiter J. W., Heerdt P. F., van Vaute A. M. Contribution to the population biology of the pond bat, Myotis desycneme (Boie, 1825).— Decheniana, 1971, Beih. 18.
Smith E. Experimental study of factors affecting sex ratios in the little brown bat.— J. Mammal., 1957, N 1.
Smith F. Muscrat investigations in Dorchester county.— In: Circ. N 474 — US Dept. agricult. Wash., 1938.
Smith M. H. Sex ratios in laboratory and field populations of the old field mouse Peromyscus poliontus.— Res. Pop. Ecol., 1967, vol. 9, N 2.
Smuts G. L. Population characteristics and recent history of lions in

two parts of the Kruger national park.— Koedoe, (Suid Afrika), 1967, N 19, p. 153—164.
Soest R. W. M., van, Bree P. J. H. van. Sex and age composition of a stoat population (Mustela erminea L., 1958) from a coastal dune region of the Netherlands.— Beaufortia, 1970, vol. 17, N 226.
Spencer S. R., Barrett G. W. Meadow vole population response to vegetational changes resulting from 2,4 D application.— Amer. Midl. and Natur., 1980, vol. 103, N 1, p. 32—46.
Stebbings R. E. A population study of bats of the genus Plecotus.— J. Zool., 1966a, vol. 150, N 1.
Stebbings R. E. Bechsteins bat Myotis bechsteini in Dorset.— J. Zool., 1966b, vol. 148, N 4.
Stebbings R. E. Measurements, composition and behaviour of a large colony of the bat Pipistrellus pipistrellus.— J. Zool., 1968, vol. 156, N 1.
Stickel L. F. Population ecology of house mice in unstable habitats.— J. Anim. Ecol., 1979, vol. 48, N 3, p. 871—887.
Stodola J. Prispevek k problematice vlivu stari na dedicnost pohlavi u skotu.— Sb. Provozně ekon. fak. Česk. Budejov., 1967, vol. 5, N 11, p. 29—35.
Stubbe M. Zur Populationsbiologie des Rotfuchses Vulpes vulpes (L.).— Hercynia, 1967, vol. 4, N 1, p. 1—10.
Suntzeff V., Cowdry E. V., Hixon B. B. Influence of maternal age on offsprings in mice.— J. Gerontol., 1962, N 17, N 1, p. 2—7.
Suvenvuo K. L. Vasikoiden sukupalesta ja koksosten esiintymisesta.— Suomen karja, 1957, N 2.
Szontagh F., Jakobovitz A., Mehes Ch. Primary embryonal sex ratio in normal pregnancies determined by the nuclear chromatin.— Nature, 1961, vol. 192, N 4801, p. 476.
Takahashi E. The effects of the age of the mother on the sex ratio at birth in Japan.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1954, vol. 57, N 5.
Terman C. R., Sassaman J. F. Sex ratio in deer mouse populations.— J. Mammal., 1967, vol. 48, N 4, p. 589—597.
Thiessen D. D. Population density, mouse genotype and endocrine function in behaviour.— J. Comp. and Physiol., Psychol., 1964, N 3.
Trichopoulos D. Evidence of genetic variation in the human sex ratio.— Hum. Biol., 1967, vol. 39, N 2.
Underwood R. Aspects of kudu ecology at Loskop Lam nature reserve Eastern Transvaal.— Sci. Afr. Wildlife Res., 1978, vol. 8, N 2.
Wachtel S., Koo S. G. C., Ohno S. U. A., Miller O. J. H—Y-antigen and the origin of XY female wood lemmings (Myopus schisticolor.).— Nature, 1976, vol. 264, N 5587, p. 638—639.
Wandeler A. Einige Daten über den berischen Fuchsestand.— Rev. suisse zool., 1968, vol. 75, N 4, p. 1071—1075.
Watson J. S. Reproduction of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) in Hawke's Bay, New Zealand.— N. Z. J. Sci. and Technol., 1957, N 5.
Weir J. A. Association of blood-pH with sex ratio in mice.— J. Hered., 1953, vol. 44, p. 133—138.
Weir J. A. A sex ratio factor in the house mouse that is transmitted by the male.— Genetics (USA), 1960, vol. 45, N 11, p. 1539—1552.
Weir J. A. Hereditary and environmental influences on the sex ratio of PHH and PHL mice.— Genetics (USA), 1962, N 8, p. 881—897.
Wilkens M. Untersuchung über das Geschlechtsverhaltnis und die Ursachen der Geschlechtsbildung bei Haustieren.— Biol. Zentr.-Bl., 1887, N 6.

Оглавление

Введение 3

Глава 1. Понятие о популяциях и их половой структуре у млекопитающих 6

Глава 2. Численное соотношение полов у млекопитающих разной таксономической принадлежности и его изменчивость 14

Глава 3. Типы динамики полового состава популяций у млекопитающих 133

Глава 4. Роль динамики возрастного состава популяции в определении ее половой структуры . 142

Глава 5. Значение индивидуальных особенностей животных для определения полового состава их потомства 159

Глава 6. О значении антропогенных воздействий в динамике половой структуры у млекопитающих 167

Глава 7. Роль динамики половой структуры популяций в популяционных гомеостатических процессах 182

Литература 208