

Ю.И. Рожков  
А.В. Проняев  
А.В. Давыдов  
М.В. Холодова  
Т.П. Сипко

# ЛОСЬ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ  
БИОЛОГИЯ  
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ



Москва  
2009

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА ПО ВЕТЕРИНАРНОМУ  
И ФИТОСАНИТАРНОМУ НАДЗОРУ

Программа фундаментальных исследований  
Президиума РАН «Биологическое разнообразие»

**Ю.И. Рожков, А.В. Проняев, А.В. Давыдов,  
М.В. Холодова, Т.П. Сипко**

# **ЛОСЬ: популяционная биология и микроэволюция**



**Москва 2009**

**Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В., Холодова М.В., Сипко Т.П.**  
ЛОСЬ: популяционная биология и микроэволюция. М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. 520 с.

Рассматриваются: основные закономерности фено- и генотипической дифференциации населения лося, особенности строения популяционной структуры, действие движущих микроэволюционных факторов, роль охоты в микроэволюционном процессе, эволюционная история лося в плейстоцене, действие факторов определяющих динамику численности современных популяций и ряд других вопросов.

Книга поделена на четыре части. Первая вводит читателя в круг эволюционных проблем. Вторая посвящена в основном анализу фенотипической изменчивости. В третьей рассмотрены генетические данные. Четвёртая часть посвящена прикладным вопросам.

Книга предназначена зоологам, экологам, специалистам по эволюционной теории, биологам-охотоведам. Кроме того, она может быть использована студентами и аспирантами в учебном процессе.

Под общей редакцией С.А. Данкверта

Рецензенты: В.Н. Орлов  
Б.В. Новиков

Организация и финансирование исследований:

Контрольный информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания (ФГУ «Центрохотконтроль») Минсельхоза России;

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН;

Всероссийский государственный центр качества и стандартизации лекарственных средств для животных и кормов (ФГУ «ВГНКИ»)

Минсельхоза России;

Российский государственный аграрный заочный университет, кафедра экологии и охотоведения Минсельхоза России;

Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им К.И. Скрябина, кафедра зоологии, экологии и охраны природы им. А.Г. Банникова Минсельхоза России;

Программа фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», грант ОБН РАН «Генофонды и динамика генофондов» и РФФИ № 07-04-01240а

*Финансирование издания: ФГУ «ВГНКИ», ФГУ «Центрохотконтроль», Ассоциация «Росохотрыболовсоюз».*

Светлой памяти Константина Павловича Филонова,  
Юрия Порфирьевича Язана  
и Игоря Константиновича Ломанова,  
посвятивших свою жизнь исследованию лосей.



## Благодарности

Мы глубоко признательны: за ценные критические замечания по отдельным разделам рукописи В.Н. Орлову, Б.В. Новикову, Е.К. Еськову, М.Д. Перовскому, В.А. Кузякину; за поддержку и конструктивную критику В.Е. Флинту, В.Г. Кривенко, В.И. Фертикову, В.В. Макарову, А.П. Варнакову, В.В. Петрашову, В.М. Константинову, А.М. Галушину, А.В. Бакаю, Г.И. Блохину, Э.К. Бороздину, Д.Б. Переверзеву, С.К. Охапкину, А.Т. Божанскому, В.П. Леоновой, А.П. Савельеву; за обсуждение разных этапов работы, практическую помощь, советы и замечания Н.К. Железнову-Чукотскому, С.А. Царёву, А.К. Федосенко, А.Р. Груздеву, С.В. Сидорову, Ю.А. Черникову, П.М. Павлову, В.А. Папонову, В.С. Мирутенко, А.В. Максимуку, А.Ю. Черенкову; за активную методическую помощь в проведении исследований, предоставлении дополнительной информации и критику А.Б. Линькову, И.К. Ломанову; за советы и критику А.А. Данилкину; за административную и финансовую поддержку С.А. Данкверту, А.Н. Панину, Ю.А. Рябкову, О.С. Илаеву, В.В. Рожнову, Э.В. Бендерскому, В.М. Кирьякулову, Н.А. Моргунову, А.Е. Берсенёву; за техническую помощь А.А. Куралову, М.Н. Виноградову.

Особо признательны мы своим сотрудникам, коллегам и соавторам по предыдущим публикациям по «Лосю», взявшим на себя тяжёлый труд сбора, обработки и анализа огромного количества материалов, поступавших со всей территории Российской Федерации: О.Д. Пискунову, И.Г. Мещерскому, П.А. Сорокину, Н.И.Маркову, О.В. Немойкиной, Е.Ю. Звычайной, Н.Э. Овсюковой, Л.В. Рожковой.

Мы также признательны сотрудникам охотуправлений, охотоведам и егерям охотничьих хозяйств, от которых непосредственно зависел сбор первичного материала.

# ПРЕДИСЛОВИЕ

## О содержании и структуре книги

Наша книга, как это следует из её названия, посвящена устройству популяций лося (*Alces alces* L.) и происходящим в них микроэволюционным процессам.

Популяционные и микроэволюционные темы наиболее популярны в настоящее время у исследователей, занятых изучением отдельных видов. Главная причина – фундаментальность результатов и возможность получить практический выход по крайней мере, для видов находящихся под мощным антропогенным воздействием.

Любые формы этого воздействия приводят к быстрым изменениям фенотипического облика особей составляющих популяции, как правило, в сторону прямо противоположную желанием человека (Рожков, Проняев, 1994; Darimont et al., 2009).

Для лося антропогенное влияние это главным образом пресс охоты. Этому фактору, в значительной мере и посвящена книга. Кроме того, в ней рассмотрена эволюционная история вида и прикладные вопросы.

Книга написана на основе оригинальных исследований, проводившихся нами в течении ряда лет.

Первый этап этих исследований (касающийся в основном фенотипа) опубликован ранее (Рожков и др., 2001) и в переработанном и дополненном новыми данными виде помещён здесь (часть 2). Второй этап, охватывающий в основном генетические исследования (часть 3), частично отражён в статьях опубликованных в 2001–2009 гг., частично же представлен совершенно новыми работками. Часть 4 посвящена рассмотрению прикладных вопросов, а в Приложение к книге помещён справочный и второстепенный материал, а также некоторые стандартные методы обработки и сбора данных.

Книга адресована зоологам, биологам-охотоведам, экологам, эволюционистам и специалистам по охране природы. Она может быть также полезна студентам, аспирантам и практическим работникам (структурные подразделения МСХ, МПР и Росохотрыболовсоюза).

Таким образом, круг потенциальных читателей книги достаточно широк. В то же время известно, что большинство этих читателей далеки от эволюционно-популяционной тематики и, следовательно, чтобы полноценно вникнуть в содержание, они должны параллельно пользоваться разнообразной литературой общего характера. К сожалению, совершают такие «подвиги» немногие: в результате подобного рода книги в действительности читают единицы.

Чтобы избежать такой судьбы, мы решили всё, что необходимо для чтения книги включить в неё в виде предваряющих её глав, в которых по воз-

возможности кратко и популярно рассмотрены основные теоретические и методические вопросы современной эволюционной и популяционной биологии (часть 1). С этим напутствием овладеть основным содержанием книги не составит труда не только молодым исследователям, но и заинтересованным проблемой практикам.

Необходимость подобного «Введения» объясняется ещё и тем, что основные понятия эволюционной биологии даже специалистами понимаются крайне неоднозначно. Определить четко и главное детализировано, что такое «популяция», «приспособленность» или, к примеру, «вид», невозможно даже в принципе. Можно дать только самое общее с «философским уклоном» определение, с которым будут согласны все, но как только начинается углубление в суть, в детали, появляются отдельные точки зрения, и этих «точек» в конечном итоге оказывается столько же, сколько исследователей высказываются по данному предмету. Отсюда часто возникают среди «непримиримых» абсолютно «схоластические», ни к чему не приводящие споры, в которых все в равной степени правы.

Учитывая всё это, мы старались избежать детализированных определений, сформулированных в виде правил, аксиом, законов или «теоремоподобных конструкций», разъясняя лишь основную суть понятий и явлений, за ними стоящих.

Мы столкнемся также и с другими столь же «туманными» и не менее фундаментальными понятиями «второго эшелона», которые будут разъясняться уже «на ходу» в главных разделах книги.

Авторы

*«В биологии ничто не имеет смысла,  
кроме как в свете эволюции»*

Ф.Г. ДОБРЖАНСКИЙ

## ЧАСТЬ I. Введение.

### Основы популяционной и эволюционной биологии

#### ГЛАВА I. Что такое популяция

Население вида в пространстве занимаемой им территории не распределено равномерно, а образует более или менее плотные «сгущения» в местах, благоприятных для обитания (рис. 1). Эти «сгущения» отделены друг от друга областями низкой плотности или необитаемыми территориями, которые время от времени пересекают (или в других случаях не пересекают) отдельные особи<sup>1</sup>. Иногда «сгущения» связаны между собой «перемычками», через которые идут более значительные потоки генов.

«Сгущения» могут находиться в несколько различающихся средовых условиях, и следовательно в каждом из «сгущений» может действовать отчасти различный «набор» векторов отбора, ведущих к их генетической дифференциации относительно друг друга (не говоря уж о том, что, в силу «упражнений или неупражнений органов» и прямого влияния среды, особи различных «сгущений» могут иметь отличия негенетической природы). Если же среда идентична, «сгущения» способны дифференцироваться в силу случайных причин.

Одновременно «сгущения» могут отличаться и по другим характеристикам. Например, по характеру колебаний численности, соотношениям возрастных и половых групп и прочим. При этом, чем более удаленными оказываются отдельные «сгущения», тем менее динамика этих параметров будет сходна.

Рассматриваемые «сгущения», обладающие перечисленными и другими различиями, частично

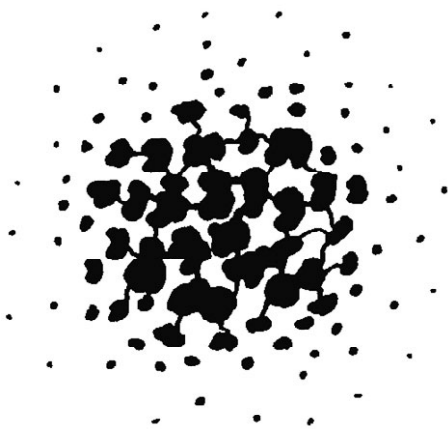


Рис. 1. Схематичное изображение популяционной структуры в пространстве ареала.

<sup>1</sup> Или какие-либо другие носители генов. Например, гаметы, зиготы, вегетативные части растений, переносимые водой, ветром и животными.

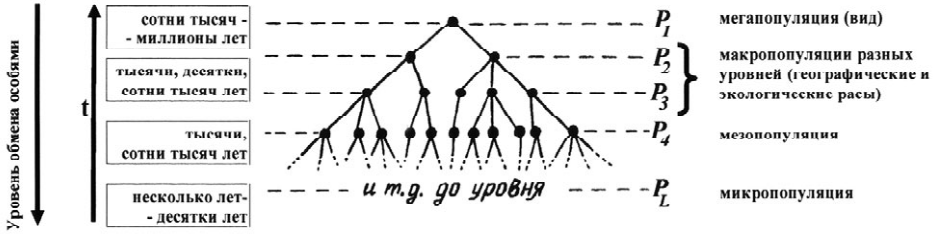


Рис. 2. Схема иерархически соподчинённого подразделения популяции  $P_1$  на субпопуляции (популяции низших рангов) различного уровня  $P_2, P_3, \dots, P_L$ . Стрелкой направленной вверх обозначена шкала времени жизни ( $t$ ) популяции в зависимости от её ранга. Стрелкой направленной вниз обозначено увеличение обменов особями между популяционными группировками идентичного ранга.

(или полностью) изолированные друг от друга, принято называть «популяциями».

Во многих случаях популяции, в свою очередь, могут быть подразделены на некоторое число группировок, также отличающихся своими характеристиками одна от другой (внутри единой популяции), хотя и не столь существенно. Обычно подобные группировки называют субпопуляциями. Но и среди них, в свою очередь, могут быть выделены группировки еще меньшего масштаба (микропопуляции). С другой стороны, популяции могут входить в состав более крупных объединений особей, состоящих из нескольких популяций, т.е. образовывать своего рода сверхпопуляции (макропопуляции, мегапопуляции). Такое укрупнение и наоборот дробление группировок может иметь и дальнейшее продолжение вверх и вниз от первоначально выделенного популяционного уровня. В этих случаях иногда говорят не о сверхпопуляциях, популяциях, субпопуляциях, микропопуляциях, а просто о популяциях I, II, III и прочих рангов (уровнях).

Границей сверху служит биологический вид<sup>2</sup> (Майр, 1947; 1968; 1974), который представляет собой популяцию высшего ранга. Границей снизу фактически является скопление близкородственных группировок – популяций низшего ранга<sup>3</sup> с более или менее значительной примесью пришлых особей.

Иерархическая система подразделения популяций для наглядности представлена схематично на рисунке 2.

Здесь через  $P_1$  обозначена популяция в целом, через  $P_2$  – уровень подразделения популяций высшего ранга ( $P_1$ ) на составляющие ее субпопуляцион-

<sup>2</sup> Надо признать, что «граница сверху» часто бывает расплывчатой, так как «вид» – понятие неоднозначное (см. главу 2).

ные группировки, через  $P_3$  обозначен следующий уровень подразделения – совокупность нижележащих группировок, входящих, в свою очередь, в состав субпопуляций (популяций) вышележащего уровня, и так далее, до предельного уровня подразделения –  $P_L$ .

Как не логична эта иерархическая многоуровневая популяционная система,<sup>4</sup> на практике, однако, большинство исследователей пользуется гораздо чаще бинарной системой, называя популяцией любую «вышележащую» группировку, а заключённые в ней «нижележащие» группировки субпопуляциями, не задаваясь вопросом, какого собственно они ранга<sup>5</sup> (т.е. термины «популяция», «субпопуляция» используются лишь для обозначения соотношений между единицами, а не для передачи их абсолютного положения в системе подразделений, как это делалось нами выше).

Отметим, что «виновниками» образования популяционной структуры являются не только различия в среде и географические преграды, но и просто «изоляция расстоянием». Когда вид расселяется на обширной территории, интенсивность обмена генами между группировками, находящимися в удалённых участках ареала, по вполне понятным причинам, гораздо ниже, чем между близлежащими. Отсюда возникает предпосылка для появления в таких удалённых друг от друга участках (в силу некоторого различия средовых условий, а также влияния случайных факторов), по существу, различных популяций (или субпопуляций, всё определяется степенью дифференциации и независимости этих единиц друг от друга, а также и тем, с какой точки зрения рассматривать данные группировки), связанных между собой

---

<sup>3</sup> Имеется и ряд других близких по смыслу или даже синонимичных вышеприведенным (а также и друг другу) терминов, характеризующих иерархию внутривидовых группировок, которые также иногда применяются некоторыми авторами: дем, локальная популяция, племя, род, парцелла (не путать с аналогичным термином в геоботанике, имеющим другой смысл). При анализе процессов видообразования применяется «своя» терминология, но по сути дела также во многом отражающая то же самое подразделение на популяции разного ранга: вид (*species*), полувид (*semispecies*), надвид (*superspecies*), подвид (*subspecies*) или географическая раса, экотип или локальная экологическая раса. Иногда встречаются и другие термины.

<sup>4</sup> Термин «популяционная система» принят в нашей стране (Алтухов, Рычков, 1970). На Западе также используется термин «метапопуляция» (Levins, 1970). Иногда последний термин применяется и нашими исследователями. В качестве примера можно указать на относительно недавно вышедшую книгу Приходько (2003).

<sup>5</sup> Отметим, что некоторые теоретики – биоматематики (в особенности западные), работающие над проблемой устойчивости популяций, используют свою бинарную терминологию, вместо словосочетания «популяция – субпопуляции», они применяют с тем же смыслом другую пару слов: «метапопуляция – популяции» (Hanski, 1999) переименовая её иногда в русифицированный вариант: «сверхпопуляция – популяции».

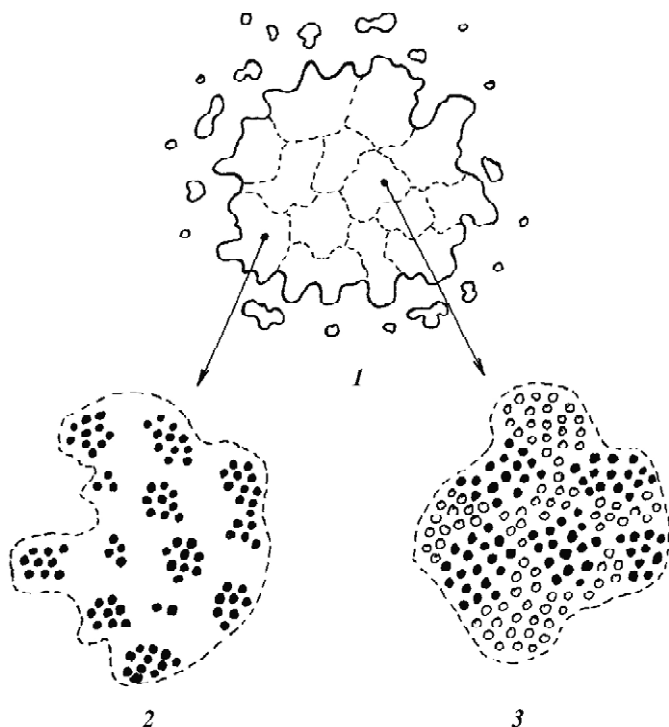


Рис. 3. Структура условной макропопуляции в пространстве со «сплошной» заселённостью центральной области. 1 – макроструктура. Отдельные субпопуляции, образующие центральную гигантскую популяцию, разграничены на рисунке пунктиром. 2–3 – микроструктуры. Изображены две субпопуляции в «увеличенном виде» с «раздробленной» (фрагмент 2) и сплошной (фрагмент 3) заселённостью территорий. Микропопуляции (соседства) могут быть выделены по местам сгущения родственных особей. Точки – особи. Генетическая близость особей в пределах соседства подчёркнута на фрагменте 3 типом окраски точек.

цепочками менее различающихся «переходных» популяций (субпопуляций), границы между которыми можно определить только условно.

На рисунке 3.1 изображена подобная популяционная структура, которую удобно рассматривать, например, следующим образом (не исключены и другие интерпретации, см. выше).

Вся структура представлена множеством популяций: центральной, размещённой на большей части ареала, с почти сплошной заселённостью и отдельных изолированных (или полуизолированных) окраинных популяций<sup>6</sup>. Центральная популяция, в отличие от окраинных, представлена большим числом особей и поделена на ряд субпопуляций (размечены пунктиром на рис. 3.1), между которыми идут активные обмены генами.



Между структурами, изображёнными на рисунке 1 и рисунке 3.1, в природе можно встретить всевозможные переходы. По мере того, как интенсивность генных потоков между субпопуляционными группировками (рис. 3.1) ослабевает, структура со «сплошной» заселённостью центральной области переходит в «раздробленную» структуру (рис. 1). В итоге, такие субпопуляции оказываются возможным рассматривать уже, как вполне «самостоятельные» популяции.

Встречаются и несколько иные ситуации, когда в разных частях ареала макропопуляция организована в виде обоих типов структур (рис. 1; рис. 3.1) или же в виде разнообразных переходов между ними.

Всё это касается макропопуляционного уровня (в больших географических масштабах), но и на микроуровне (на малых расстояниях) может возникнуть структурная подразделённость на основе сходных процессов.

В силу того, что «перемешивание» особей в реальной популяции (даже если особи равномерно распределены по всему пространству) не происходит мгновенно, в каждом локальном участке обычно находятся особи, более родственные друг другу, чем в иных локальностях (Wright, 1943; 1946). Возникают своего рода «соседства», которые можно рассматривать в качестве кратковременно существующих микропопуляций в системе многоуровневых подразделений населения вида или в качестве субпопуляций более крупной популяционной единицы, если исследователя интересует «соотносительный (бинарный) подход», упомянутый выше.

Можно выделить два крайних типа структурной организации микропопуляций (соседств) в пространстве ареала (между которыми имеются переходы).

Наиболее распространённый тип это соседства (микропопуляции), расположенные в отдельных локальностях (рис. 3.2), разделённых необитаемыми участками, которые либо не пригодны для существования вида, либо просто не заселены им по какой-либо другой причине<sup>7</sup>.

---

<sup>6</sup> Слово «почти» мы применили потому, что сплошная заселённость, по сути дела, никогда не является строго сплошной. Она лишь выглядит таковой относительно с тем, что наблюдается на краях ареала. В действительности, особи и по центральному пространству (в силу различных причин) распределены в той или иной степени неравномерно.

<sup>7</sup> Численность вида обычно сильнейшим образом ограничивается наличием кормовых ресурсов, регулярными эпизоотиями, действиями хищников, влиянием человека. В результате наполненность местообитания особями оказывается много ниже той, что могла бы быть. Так как пессимальные факторы действуют, как правило, мозаично и неравномерно по ареалу, появляется «раздробленность», усиливающаяся за счет активной репродукции особей в отдельных участках неуязвимых в данный момент для этих факторов. Со временем такие участки – репродукторы, могут изменять свою локализацию.

Другой тип – соседства, формирующиеся на фоне почти сплошной (точнее почти равномерной) заселённости особями (рис. 3.3 см. предыдущую ссылку). Очевидно, что степень независимости таких соседств – микропопуляций, друг от друга ниже, чем в случае соседств первого типа (рис. 3.2).

В разных частях ареала макропопуляция может состоять из разных типов структурной организации микропопуляций. Эта ситуация как раз и отражена на рисунке 3.

Отметим одну важную особенность популяционной структуры. Популяция достаточно высокого ранга (например, макропопуляция) образована «ядром» и «периферией», что можно уяснить, обратившись вновь к рисункам 1 и 3.1. «Ядро» формируют большие по численности составляющих их особей и процветающие субпопуляции (популяции более низкого ранга). Они занимают средовый оптимум, обычно лежат где-то вблизи центра ареала<sup>8</sup>. Краевые участки ареала, находящиеся в субоптимальных и даже пессимальных условиях, заняты относительно небольшими (с малой численностью особей) субпопуляциями. Существование, по крайней мере, некоторых из них эпизодично (ограничено во времени). То есть, на самом краю ареала обычно существуют «эфемерные» субпопуляции (популяции), образованные редкими выселенцами из «ядерной» зоны.

Степень изоляции периферийных субпопуляций гораздо выше, чем «ядерных», так как по мере удаления от «ядра» количество участков, благоприятных для обитания, резко убывает. Следовательно, увеличиваются расстояния между ними при одновременном нарастании пессимальности зон между участками. В силу этих и других причин, в периферийных субпопуляциях (популяциях) более интенсивно идут преобразования под действием отбора и случайных процессов. Как следствие – генетическая изменчивость в каждой из них несколько понижена, и в то же время все они более генетически удалены как друг от друга, так и от «ядерных» субпопуляций (популяций), значительно более сходных между собой (Майр, 1968; 1974).

Популяционную структуру, в первую очередь, определяет структура среды обитания. Это, по всей видимости, первопричинный фактор, во многом определяющий интенсивность обмена особями (или другими носителями генов) между популяциями.

---

<sup>8</sup> Численность вида обычно сильнейшим образом ограничивается наличием кормовых ресурсов, регулярными эпизоотиями, действиями хищников, влиянием человека. В результате наполненность местообитания особями оказывается много ниже той, что могла бы быть. Так как пессимальные факторы действуют, как правило, мозаично и неравномерно по ареалу, появляется «раздробленность», усиливающаяся за счет активной репродукции особей в отдельных участках неустойчивых в данный момент для этих факторов. Со временем такие участки – репродукторы, могут изменять свою локализацию.

Популяционные единицы в значительной мере приурочены к определённым средовым единицам, пригодным для обитания вида (биотопам).

Структурно биотоп «выглядит» подобно популяционной структуре типа изображённой на рисунке 1 или же рисунке 3.1.

В некотором смысле, структура популяции в той или иной мере повторяет структуру биотопа, и тот, в свою очередь, также может быть рангово подразделён (рис. 2). Так всю структуру в целом на рисунке 1 (рассматривая эту схему как модель биотопа) можно назвать макробиотопом (вмещающим макропопуляцию, т.е. все популяции), состоящим из отдельных несколько различающихся биотопов (вмещающих отдельные популяции).

Точно так же, наряду с «раздробленной» структурой биотопов (рис. 1), может существовать «сплошная» структура, образованная в центральной части суббиотопами (если среда в разных участках центральной области несколько различается) – рисунок 3.1.

Возможно существование и микробиотопов.

Биотопы могут временно пустовать (результат гибели или истребления особей) или же пустовать постоянно (если они не были ранее заселены в силу их изоляции).

Характерный пример реальной структуры биотопа представлен на рисунке 4.1. Вернее это фрагмент географической карты размещения лесных массивов на Европейской части России (изображена территория, протянувшаяся с севера на юг от Баренцева до Черного морей).

Данный биотоп и является «сосудом», наполненным особями различных видов. В верхней части «сосуд» имеет практически «сплошную» структуру, постепенно переходящую в нижней своей части в «раздробленную». Отсюда следует ожидать (исходя из принципа: популяционная структура повторяет в общих чертах биотопическую структуру), что количество популяций (по крайней мере, для некоторых лесных видов) нарастает с севера на юг по мере увеличения раздробленности биотопа<sup>9</sup>.

Однако такая крупномасштабная структура биотопа может отражать только популяционную структуру видов, у которых радиус индивидуальной ак-

---

<sup>9</sup> Необходимо отметить, что для каждого вида существует некий минимальный объём биотопной единицы (минимальный предел раздробленности биотопа), которую может занимать популяция. Если объём этой единицы меньше минимума, то либо вид в ней практически не закрепляется (при условии трудно преодолимых границ между отдельными единицами), либо популяция занимает множество соседних биотопных единиц (при условии лёгкого преодоления этих границ). Характерный пример последнего – копытные (лось, косуля, кабан) степной и лесостепной зон. Не уместаясь в отдельных единицах биотопа, отдельные популяции этих видов «располагаются» в ряде сопряжённых единиц. Таким образом, пытаясь представить потенциальную популяционную структуру, используя сведения по структуре биотопа, необходимо делать поправки на биологию вида.

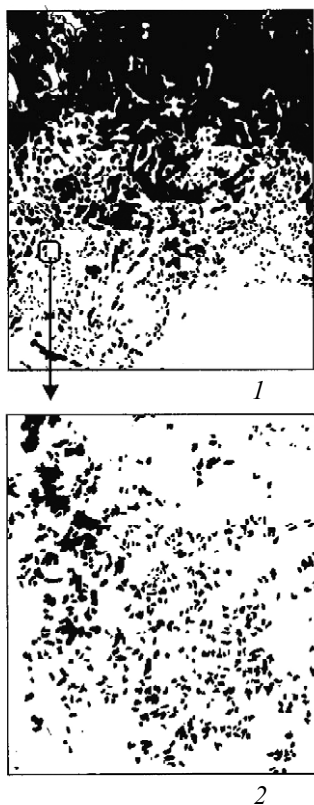


Рис. 4. Фрагменты пространственного размещения лесных массивов в Европейской части России. 1. Использована карта лесов (Атлас лесов СССР), М 1:15 000 000 ГУГиК. М. 1973. 2. Один из элементов карты, изображённой на фрагменте 1 при многократном увеличении.

сти (увеличения числа биотопных единиц) – рисунок 4.1.

Естественно, что «изолирующими прослойками» могут служить и другие структурные элементы ландшафта: реки, болота, горные хребты (для

тивности достаточно велик. Очевидно, что для видов с малым радиусом индивидуальной активности (обычно это мелкие виды) биотопная карта на рисунке 4.1 будет лишь очень грубым приближением. Здесь необходимо более значительное увеличение, что и выполнено для одного из лесных участков, изображённых на рисунке 4.2. При «сильном увеличении» кажущийся единым лесной массив распадается на множество отдельных подразделений, которые выполняют, в свою очередь, роль биотопных единиц, вмещающих отдельные популяции мелких «тихоходных» видов (пресмыкающиеся, земноводные, мелкие млекопитающие и т.д.).

Если же продолжить дальнейшее увеличение, то обнаружится, что и на этом всё не заканчивается. Отдельные биотопные единицы распадаются на ещё более мелкие, вмещающие «микроскопические» виды с крайне ограниченным радиусом индивидуальной активности (например, многоножки, мокрицы, различные виды червей и т.д.).

Из подобных рассуждений можно вывести одно простое «правило»: чем меньше размер и подвижность особей, составляющих вид, тем из большего числа популяций он состоит.

То, что характерно для лесных видов, в той же мере характерно и для видов степных. Для них уже не «степь»<sup>10</sup>, а лес выполняет роль «изолирующих прослоек» между популяциями. Следовательно, количество последних должно нарастать с юга на север к краю видовых ареалов по мере повышения их раздробленности

<sup>10</sup> Слово «степь» взято в кавычки, так как здесь мы понимаем под ним не только ландшафт со степной растительностью, но и пашни, поля, луга, пастбища и безлесные участки другого рода.

долинных видов), долины (для горных), участки суши и морские течения (для водных организмов) и многое другое (в особенности, если рассматривать мелкие виды)<sup>11</sup>.

Наличие географических градиентов всех этих ландшафтных структур приводит, как в рассмотренных выше случаях (лес, «степь»), к увеличению или, напротив, к уменьшению числа популяций (например, по мере продвижения из предгорий в горные участки, из зон с малым числом болот, рек, озёр с большим их числом и т.д.).

Популяционная структура динамична, изменяет свои очертания вслед за изменением численности особей, «наполняющих» биотоп.

С одной стороны, можно говорить о «нормальных» (высокочастотных с малой амплитудой) колебаниях численности, с другой – о «катастрофических» (низкочастотных с большой амплитудой) колебаниях. К первым колебаниям популяция «адаптирована». Они происходят обычно в какой то мере регулярно, с малым периодом и существенно не сказываются на популяционной структуре (кратковременные и незначительные изменения численности, а следовательно и структуры популяции по сезонам и годам).

Даже тогда, когда в «нормальный» период численность меняется более существенно, ввиду кратковременности, эти события оставляют малый след в жизни популяции и их, в общем-то, «в первом приближении» можно не учитывать<sup>12</sup>.

В противоположность «нормальным», «катастрофические» колебания (являясь редким событием) на значительный период и резко изменяют популяционную структуру (приводя к периодическому увеличению ↔ уменьшению подразделённости или, по крайней мере, увеличению степени изолированности субпопуляций – рис. 5) и могут вследствие этого влиять на ход происходящих в популяциях эволюционных событий.

Наличие резких колебаний численности и соответственно значительных изменений популяционных структур наиболее характерны для видов с коротким жизненным циклом и высокой скоростью размножения.

Изменение популяционной структуры может выражаться и в другом: в сезонном изменении локализации популяции, когда в весенне–летний период она находится в одном географическом районе, в осенне–зимний – в дру-

---

<sup>11</sup> Из «многого другого» особо следует отметить одну интересную «изолирующую прослойку», созданную в основном в течение последнего столетия человеком. Это сеть шоссежных дорог, являющаяся для некоторых видов почти таким же непреодолимым препятствием, как и речная сеть (Клауснитцер, 1990).

<sup>12</sup> Тем не менее, даже в этот период край ареала постоянно «пульсирует». Например, для многих палеарктических видов его граница в отдельные годы, как известно, то продвигается несколько на север, то отступает на юг. То есть «очертания» краевых популяций постоянно меняются.

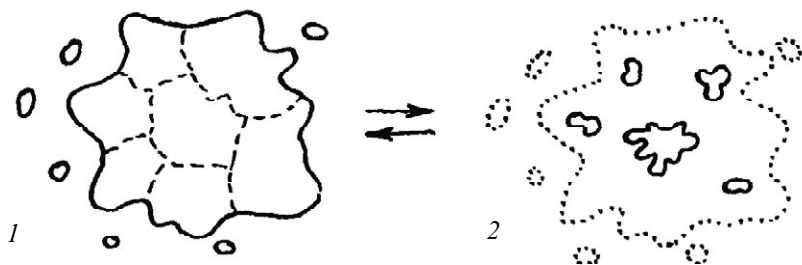


Рис. 5. Периодические изменения популяционной структуры (графическая модель) при «катастрофических» изменениях численности популяции. Существующая популяционная структура отображена контуром (сплошная линия). Пунктиром обозначена структура существовавшая ранее. Прерывистые линии разделяют субпопуляции. Стрелками обозначена последовательность изменения структуры популяции по времени. 1. Структура в период «нормальной» численности популяции. 2. Структура той же популяции в период резкого падения численности.

гом. В этом случае популяция имеет как бы два ареала: «репродуктивный», в пределах которого особи размножаются, и ареал «переживания», где особи «коротают время» пока «репродуктивный» ареал не доступен по тем или иным причинам (отсутствие пищи, морозы, засухи и т.п.).

Самый характерный пример здесь – перелётные птицы. Общеизвестно, что места их летовок и зимовок могут разделять тысячи километров. Более того, ареалы зимовок могут быть совмещены для разных популяций, находящихся в летний период в разных частях видового ареала (рис. 6), а также могут быть совмещены и с популяциями того же вида, ведущими осёдлый образ жизни на зимовочных территориях (репродуктивный ареал и ареал переживания совпадают)<sup>13</sup>.

Среди млекопитающих характерный и общеизвестный пример такого рода – тундровые формы северного оленя (*Rangifer tarandus L.*), совершающие

<sup>13</sup> Надо отметить, что «перелетные» и «оседлые» виды это лишь две крайности. Между теми и другими существуют «промежуточные» виды, одни из которых ближе к «перелётным», другие – к «осёдлым». В ряде случаев их можно отнести к так называемым «кочующим» видам. В иных проще причислить к вышеназванным «чистым» категориям, чем измышлять, что-то ещё. Но даже чисто перелётные виды, как мы уже отмечали, иногда могут быть представлены также и осёдлыми популяциями, а особи осёдлых популяций часто не остаются строго в пределах своего репродуктивного ареала, а «блуждают» не только в его пределах, но и на значительном удалении от него, а то и осуществляют почти настоящие перелёты, но в микротерриториальных масштабах. Так что часто многие виды, не вдаваясь в детали, проще считать условно осёдлыми или условно перелётными.

периодически кочёвки из летнего «репродуктивного» ареала, находящегося на севере, в зимний ареал «переживания», находящегося на юге.

Можно также привести в качестве примера популяционные группировки лося (*Alces alces L.*), организованные практически так же, как это изображено на рисунке 6 (то есть с наличием мигрирующих и оседлых популяций и их перекрыванием на зимовках – Жирнов, 1967; Рожков и др., 2001, 2002; часть 2 этой книги).

Аналогичные перекочёвки (миграции) совершают и многие другие виды млекопитающих, населяющие экстремальные климатические зоны Земли (тундры, пустыни и т.д.). Миграции, того же рода, совершают и морские млекопитающие (тюлени, киты), меняя в течение года «репродуктивный» ареал на ареал «переживания» и обратно.

Подобное же наблюдается и среди мира насекомых (мигрирующие бабочки). А для рыб это вообще характерно. Здесь можно наблюдать самые разнообразные ситуации, когда нерест происходит, например, в верховьях, «переживание» – в низовьях рек, или же идут другие «чередования»: мелководные реки и ручьи ↔ полноводные реки; временные водоёмы ↔ реки; озёра ↔ реки; морские заливы ↔ реки; моря (океаны) ↔ реки и озёра; опреснённые заливы морей ↔ «солёноводные» центральные участки морей; северные моря ↔ южные моря.

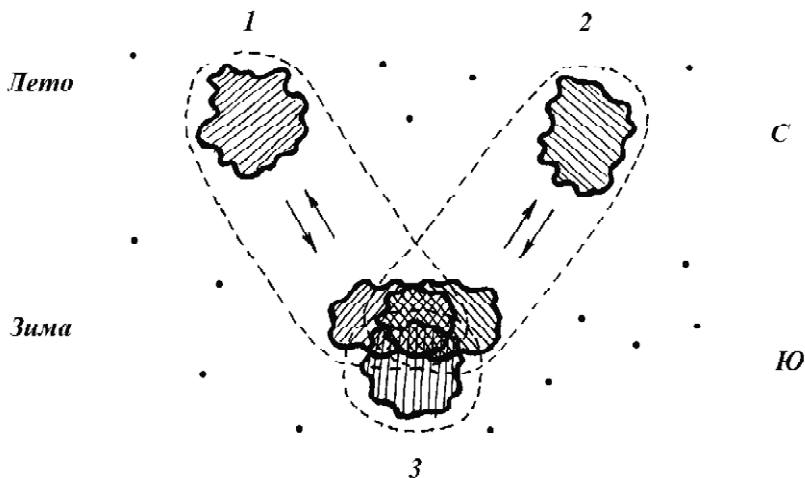


Рис. 6. Летние и зимние ареалы двух популяций мигрирующего вида (1 и 2) и одной осёдлой популяции (3) того же вида. С – север, Ю – юг. Прерывистыми линиями обозначены популяционные ареалы (Линьков, 2002) – это территории годового пребывания мигрирующих видов (летовочная, миграционная и зимовочная территории) с привязкой к той или иной популяции. Популяционные ареалы не включают территории, «случайным» образом посещаемые отдельными особями – сверхмигрантами (обозначены точками на рисунке).



Наконец, у многих рыб происходят и периодические вертикальные перемещения: нижние слои моря ↔ верхние слои.

Вертикальные миграции (перекочёвки) характерны и для сухопутных видов, «оседло» обитающих в горах. Летовки размещаются на высокогорных участках. Здесь «на лицо» прямая аналогия с горизонтальной миграцией животных, упоминавшейся выше, так как вертикальная стратификация по природно-климатическим зонам в горах в значительной мере соответствует широтной (юг – север) стратификации Земли по тем же зонам.

Сезонная динамика популяционных ареалов не обязательно связана с глобальными изменениями в их пространственных размещениях. У кочующих видов умеренной климатической зоны, в зимний период популяционный ареал как бы «разбухает» во все стороны, но особенно значительно к югу. Большинство особей «отрывается» от «репродуктивных» участков, кочуя на значительном пространстве. Соседние популяции перекрываются и частично «перемешиваются» на период кочёвок. При этом доминирующими численно становятся «пришельцы» с севера (для северного полушария Земли).

Отметим, что все виды можно разбить на принимающих участие в воспитании потомства и не принимающих. Популяционная структура последних существенно сложнее, так как разные возрастные группы у них занимают чаще всего различные биотопы (личинки и имаго большинства видов насекомых, личинки и взрослые формы многих видов земноводных и рыб), которые в ряде случаев могут находиться в удалённых участках пространства.

Кроме того, надо учитывать, что помимо обычных «двумерных» популяционных структур (рис. 1; 3.1.) в природе иногда встречаются и «одномерные» и «трёхмерные» структуры, например: протянувшиеся узкой полосой вдоль берегов рек «одномерные» популяции околородных видов растений, «трёхмерные» популяции, расположенные по склонам гор.

«Мерность» популяции можно рассматривать как второстепенное её свойство, существенно не влияющее на ход эволюционных преобразований в ней. Тем не менее, при генетической дифференциации «мерность» всё же может иметь некоторое значение.

Возникает вопрос: какое количество популяций реально существует на видовом ареале?

Конечно, как мы уже отмечали, чем мельче и/или менее подвижны особи, составляющие вид, тем из большего числа популяций (любого ранга) он должен состоять. Однако не менее сильным фактором является и структура биотопа. Если его структура разрывная, поделённая на множество изолированных и/или полуизолированных единиц, то и вид, «наполняющий» этот биотоп, будет состоять из подобного же множества отдельных (и/или «полуотдельных») популяционных образований. Если структура сплошная, то таких образований должно быть значительно меньше.

К сожалению, в абсолютном большинстве случаев мы слишком мало знаем о биотопной структуре и ещё меньше о популяционных структурах. Поэтому наши заключения о числе «базовых» популяций<sup>14</sup> могут быть лишь очень приблизительными. Их можно получить, анализируя карты ареалов, совмещённые с соответствующей структурой биотопов и некоторой информацией о конкретных популяциях и «подвижности» особей в них. Таким путём можно дать очень приблизительные оценки для осёдлых видов. Для активно кочующих, а тем более мигрирующих видов необходимо привлекать дополнительные сведения по их биологии.

Гораздо более определённую информацию о числе базовых популяций и их «границах» в пространстве можно получить, используя сравнительные данные по динамике численности из разных участков видового ареала, а также морфологические, биохимические и генетические данные из тех же локальностей.

Наиболее полную информацию о числе популяций может дать генетический метод по той простой причине, что популяция – понятие генетическое. Однако, и он не идеален. Так как очень близкие, а то и практически идентичные генетически друг другу группировки могут принадлежать не одной, а двум разным популяциям, разделение между которыми произошло не так давно.

Казалось бы, главным (если не единственным) критерием для выявления популяций является интенсивность обмена генами между тестируемыми на популяционную принадлежность группировками. Однако выявить интенсивность обменов очень сложно. Чаще же невозможно вообще, а если и возможно, то с использованием не прямых, а косвенных подходов, что даёт лишь возможность предполагать, а не уверенно судить. Приходится ориентироваться на фенотипическую «самобытность» группировок особей. Она же, в свою очередь, может определяться не только степенью изолированности от других таких же группировок, но и скоростью генетической дифференциации от них в силу действия случайных процессов и/или отбора. То есть, индивидуальность популяции определяется динамическим равновесием между миграционным процессом, нивелирующим разницу, и процессом дифференциации, усиливающим разницу. Причём, число генов, вовлечённых в эту динамику, не имеет принципиального значения, так как иногда различие и по одному гену может привести к существенной фенотипической дифференциации.

Таким образом, достаточно самобытные группировки могут появляться и в условиях интенсивного обмена генами.

---

<sup>14</sup> Под базовой популяцией мы понимаем здесь просто «хорошую» популяцию, которая достаточно чётко ограничена пространственно и генетически от соседних (изоляция «преградами» или полуизоляция, временная или постоянная, а также изоляция расстоянием).

Но и это ещё не всё. Как известно, отличия одной группировки от другой могут быть связаны не с генетическими причинами, т.е. вызываться модификациями фенотипа той или иной направленности (определяемой характером среды, в которой обитает группировка). Яркие и многочисленные примеры этому даёт мир растений.

Рискнём всё же очень приблизительно оценить число «хороших» (базовых) популяций. Сделать это, однако, можно лишь «на глазок», без какой-либо конкретики для отдельных видов. Кроме того, оценки эти далеко не бесспорны.

Для синантропных видов грызунов, судя по числу населённых пунктов, в которых они обитают, количество популяций, приходящихся на один широкоареальный вид, должно быть очень велико – порядка десятков и сотен тысяч.

Не меньшим, скорее большим числом популяций должны характеризоваться многие синантропные виды беспозвоночных.

Для большинства обитающих в природных условиях мелких «тихоходных» видов млекопитающих, пресмыкающихся, земноводных, рыб и беспозвоночных, занимающих обширные ареалы, числа эти должны быть, по крайней мере, сравнимыми с числами для синантропных видов, так как дифференциация ландшафта (лес – «степь» – болота – озёра – ...) на многих участках земной поверхности очень высока<sup>15</sup>.

Естественно, если мы имеем дело с узкоареальными видами, число популяций для них может быть на 1–2 порядка меньше, исчисляясь тысячами и десятками тысяч единиц. Нижний предел – это виды, находящиеся «на грани вымирания». Теоретически они могут быть представлены даже единичными популяциями.

Средние и крупные виды млекопитающих, в зависимости от занимаемого ими ареала и биологических особенностей, могут включать от нескольких популяций до многих десятков.

Широкоареальные виды осёдлых птиц также, по-видимому, могут быть представлены несколькими десятками популяций или даже большим их числом, в то время как перелётные птицы, скорее всего, имеют значительно мень-

---

<sup>15</sup> Приведём два следующих примера. В лесостепной зоне на 50 тыс. км<sup>2</sup> приходится примерно по 3 тыс. единиц лесных массивов площадью 2–10 км<sup>2</sup>, изолированных между собой «степными» пространствами (площади большинства областей, расположенных на Европейской территории России – 30–50 тыс. км<sup>2</sup>). В северной части Западной Сибири на те же 50 тыс. км<sup>2</sup> приходится от 1 до 2 тыс. озёр, размер которых колеблется от 1 до 10 км<sup>2</sup>. Само собой разумеется, на этих территориях имеется и множество более мелких лесных и озёрных единиц, которые не учитывались нами. А сами эти единицы дополнительно дифференцированы по характеру растительности и другим элементам среды.

шее их число (5–10 популяций с вариациями в меньшую и большую стороны). Однако, синантропные виды птиц (ведущие осёдлый образ жизни) организованы, повидимому, в сотни и тысячи популяций, так как эти виды достаточно «жёстко» привязаны к населённым пунктам и их ближайшим окрестностям.

Число популяций, приходящихся на один вид у растений, вероятно, сравнимо с вышеприведёнными величинами для животных. Здесь также, в зависимости от размера «особей», их «подвижности» (перенос гамет, зигот, вегетативных частей растений), широты видового ареала и структурированности биотопа, число популяций может варьировать от нескольких (или даже одной-двух, для видов «на грани вымирания») до десятков и сотен тысяч.

Если перейти к одноклеточным формам жизни, таким, например, как простейшие, то очевидно, что и здесь число популяций, приходящихся на один вид, по крайней мере не меньше, чем для высших животных и растений.

В случае наиболее примитивных форм жизни (бактерии) и «полужизни» (вирусы), сколько-нибудь объективные оценки на сегодняшний день вряд ли возможны, так как здесь не только понятие популяции, но даже и понятие вида становится слишком размытым (см. главу 4). Во всяком случае, оба эти понятия не несут на себе в точности тех же смысловых нагрузок, что и для высших форм.

Определяющей по своему влиянию на природные процессы в настоящее время является человеческая деятельность. Поэтому целесообразно подразделить популяции, хотя бы условно, по этому фактору. Можно выделить следующие пять основных типов популяций<sup>16</sup>.

**1. Природные популяции**, т.е. представленные дикими видами животных и растений в их естественной среде обитания.

**2. Охотничьи популяции** – находящиеся под мощным прессом охоты («собираательства» в случае растений).

**3. Популяции агроценозов**, например, некоторые группировки мышевидных грызунов, насекомых – вредителей сельскохозяйственных культур, «сорных» растений.

**4. Синантропные популяции** – представлены видами, обитающими в населённых пунктах.

---

<sup>16</sup> С некоторой натяжкой в данную классификацию можно включить и шестой «человеческий» тип популяций – так называемые этнопопуляции (Левченко, 2004), представляющие собой в той или иной степени изолированные друг от друга этнические или социальные группировки человека. Принципиально этнопопуляции отличаются от всех остальных только одним – они могут перекрываться в пространстве на подобие биологических видов (симпатрия). По этой причине почти не скрещивающиеся с чужаками этногруппировки даже предлагают именовать этновидами (Левченко, 2004).

**5. Сельскохозяйственные популяции (или популяции домашних животных и растений)** – группировки, существующие почти исключительно при содействии человека.

Между этими типами популяций нет чёткой границы. Напротив, реально можно найти множество примеров популяций промежуточных типов. Например, между 1 и 2 типами можно расположить популяции, в разной степени подвергающиеся прессу охоты, а между 2 и 5 – популяции, находящиеся на территориях хорошо организованных охотничьих хозяйств, а также группировки сельскохозяйственных животных на полувольном содержании.

Как мы отмечали, популяции образуют систему соподчинённых группировок (рис. 2), которые, в принципе, можно обозначать ранговым номером. Однако, по разным причинам такие группировки обычно предпочитают не «цифровать», а «именовать». Так как каких-либо твёрдых рамок в выборе используемых терминов и детализированности системы нет, многие делают это по-своему, «приспосабливаясь» к объекту и ситуации. По- своему делаем и мы, используя систему обозначений, состоящую из четырёх «имён»:

– мегапопуляция – структура, охватывающая в одних случаях вид в целом, в других – наиболее крупные внутривидовые группировки (уровень полувида-подвида);

– макропопуляция – структура, включающая единицу меньшей масштабности, соответствующей чаще всего географической или экологической расе;

– мезопопуляция – группировка, входящая в состав макропопуляции, более или менее ограниченная пространственно и частично изолированная «преградами» или же расстоянием от других подобных группировок;

– микропопуляция – группировка, ограниченная территориально и далее не делимая на популяционные единицы внутри мезопопуляции.

Когда необходимо увеличить детализацию, мы вводим «цифровую номенклатуру» в тот уровень, который дополнительно нами подразделяется (например, мегапопуляция I и II рангов) макропопуляция III и IV популяционных рангов<sup>17</sup>.

Необходимо отметить, что популяционные группировки различного ранга крайне различаются, друг от друга по времени жизни от «эфмерно» су-

<sup>17</sup> Аналогичные системы используют и другие авторы. Правда, с другим набором терминов. В качестве примера можно сослаться на исследования Поливанова (2001) по популяциям птиц, которые он делит на микропопуляции, местные популяции и географические. Последние, в свою очередь, соотносятся с подвидовыми и видовыми популяциями или составляют их часть. Отметим, что макропопуляции соответствуют географическим популяциям, мезопопуляции – экологическим популяциям (термин, применяемый некоторыми авторами), микропопуляции – локальным популяциям. Имеются и другие варианты терминов.

существующих в течение нескольких лет или десятков лет микропопуляций до существующих сотни тысяч и миллионы лет мегапопуляций (рис. 2). Резко различаются они и по уровню обменов особями между соседними группировками того же ранга. От нуля до немногим более 1–2% для мегапопуляций. До более половины (или немногим менее) особей для микропопуляционных группировок. Устойчивость (время жизни) последних напрямую зависит от интенсивности обменов. Если их уровень высок микропопуляция хоть и теряет значительную часть своей генетической индивидуальности, но продолжает существовать более значительное время превращаясь из «эфмерной» единицы в относительно долгоживущую. То есть за счёт притока особей из других группировок, она как бы частично превращается в популяцию более высокого ранга, которая соответственно и живёт дольше. Если приток нулевой – «эфмерность» такой популяции максимальна и та может исчезнуть так же быстро, как и возникнуть.

Прежде чем завершить главу, остановимся на ещё одном немаловажном вопросе: в какой мере выявляемые в природе группировки соответствуют популяциям. Как известно, существуют две иерархически соподчинённые системы подразделения группировок.

С одной стороны, это рассматривавшееся выше подразделение – последовательное «расчленение» более крупных популяций на всё более и более мелкие.

С другой стороны, это деление вида (типологическое) на иерархию внутривидовых единиц, которые типизируются по фено-, генотипическим различиям (вид – полувид – географическая раса – экологическая раса – и т.д.).

Обе эти системы, как мы уже отмечали в начале статьи, в какой-то мере совпадают друг с другом (т.е. популяция некоторого ранга соответствует более-менее, скажем, некоторой экологической расе), но могут не совпадать совершенно или, напротив, совпадать очень хорошо. Вызвано это тем, что ранг популяции определяется в иерархическом ряду исключительно по уровню обмена генами с соседними и удалёнными группировками, а не по фено-, генотипическим различиям. Но в то же время уровень этих различий значительно коррелирует с уровнем обменных процессов (чем они меньше, тем больше возможностей для фено-, генотипической дифференциации отдельных группировок друг от друга).

Разобраться с типологическим делением природных группировок намного проще, чем с популяционным, так как последнее часто требует столь существенных материальных и интеллектуальных затрат от исследователей, что подразделить «по закону» популяции оказывается просто невозможным. В этих случаях сознательно (или почти бессознательно) используют косвенные методы и, в первую очередь, «типологию» (чаще всего, это оценка уровней морфологических различий между группировками, реже генетических),

а также эколого-географические познания в размещении особей по пространству и (предполагаемых) их перемещений в нём<sup>18</sup>.

В итоге, мы имеем не популяционное, а своего рода популяционно-типологическое деление, которое в отношении популяций лишь приближается к истине, а не «истина в последней инстанции»<sup>19</sup>.

Тем не менее, этот вариант подразделения группировок может иметь и вполне определённое самостоятельное теоретическое значение, а не выполнять вспомогательную роль.

Действительно, подобно тому, как популяционные элементы в идеале должны выделяться по «обменам», а типологические – по «дифференциации», популяционно-типологические элементы могут быть выделены по балансу того и другого, т.е. по «равновесию» нивелирующих (обмены) и дифференцирующих процессов (отбор, дрейф генов и прочее).

В определённом смысле, популяционно-типологическое деление можно даже назвать «балансовым». Заметим, что, употребляя эту «новую» терминологию, мы, тем не менее, ни на что новое не претендуем. Просто называем своим именем и без того многими подразумеваемое. В оправдание можем указать на бытующие в литературе определения термина «популяция». Почти во всех случаях различные авторы трактуют этот термин с некоторым балансовым уклоном<sup>20</sup>.

---

<sup>18</sup> С теми же целями используется также анализ различий в рядах динамики численности группировок, их возрастно-полового состава, плодовитости и даже различий в содержании радионуклидов и тяжёлых металлов.

<sup>19</sup> Схожая ситуация наблюдается и в систематике. Близкие виды высших животных желательно «отделять» друг от друга по критерию репродуктивной изоляции, т.е. по почти полной невозможности обменов генами между генетически разошедшимися группировками (Майр 1947, 1968, 1971, 1974). К сожалению, реально почти всегда применение этого критерия невозможно (причины фактически те же, что и в случае с популяциями). Вместо репродуктивного критерия используют типологический подход, выделяя морфологические типажи. Однако при последующих ревизиях «последнее слово» остается за данными по «скрещиваемости – нескрещиваемости», если они, конечно, к этому времени появляются.

<sup>20</sup> Приведём одно из удачных балансовых определений популяции (Животовский, 1991). Популяция – это совокупность особей одного вида, в которой в течение всего данного промежутка времени определяющие эколого-генетические характеристики устанавливаются и изменяются независимо от других группировок этого вида и которую нельзя подразделить на более мелкие независимые (в отношении определяющих эколого-генетических характеристик) друг от друга группировки». Под эколого-генетическими характеристиками здесь понимаются меняющиеся во времени популяционные параметры: гено- и фенотипический состав, численность, возрастная и половая структуры, плодовитость, смертность и другие динамические параметры. Выбирая различные «определяющие характеристики», можно фак-



По-видимому, число «балансовых» популяций различных рангов вряд ли будет существенно отличаться от их «истинного» числа<sup>21</sup>.

В заключении (несколько забегаая вперёд), в качестве примера, приведем наши оценки числа «балансовых» единиц (табл. 1) для наиболее популярно-охотничьего вида – лося (*Alces alces L.*).

Таблица 1. Число «балансовых» популяций различного ранга у лося (*Alces alces L.*) на территории Российской Федерации

|                  | Мегап-<br>популяции |    | Макро-<br>популяции |    | Мезо-<br>популяции | Микро-<br>популяции |
|------------------|---------------------|----|---------------------|----|--------------------|---------------------|
| Ранговое деление | I                   | II | III                 | IV | V                  | VI                  |
| Число единиц     | 1                   | 2  | 5                   | 11 | >200               | >10 000             |

тически выделять популяции (популяционно-типологические единицы) разного ранга. К сожалению, в силу различий выбора, по мнению Животовского, возникают и различия в понимании того, что же такое популяция. Можно привести также и следующее сверхкороткое балансовое определение, бытующее в нашем кругу: «Популяция это группировка особей, способная сохранять свою «самобытность». Сверхкороткое же определение «истинной» популяции таково: «Популяция это группировка, в той или иной степени изолированная от других».

<sup>21</sup> Тем более если учесть, что однозначно разделить значительную часть популяций друг от друга просто невозможно по причине размытости границ между ними.

## ГЛАВА 2. Что такое вид

Вид – «полуобъективная» категория, поэтому разными исследователями под ним понимается не совсем одно и то же. В зависимости от объектов исследования, научных направлений, методов и прочего, можно выделить несколько концептуально различных типов видов. Для эукариот это биологический вид (состоит из перекрёстно оплодотворяющихся особей репродуктивно изолированных от особей любого другого вида); типологический (группировка популяций, дискретно отличная по существенным, с точки зрения систематики, фенотипическим признакам составляющих её особей от подобных же группировок другого вида); филогенетический вид (монофилетическая группировка популяций, отличная от других по уникальным признакам). Имеются и другие концептуальные подходы для описания видов.

Особняком стоят виды прокариот и фагов (в силу резко отличной их организации) и палеонтологические виды (в силу недостатка информации и присутствия в ней двух составляющих былого биоразнообразия – «одновременной», представленной видами одного временного среза, и «разновременной», представленной формами, переходящими в процессе эволюции в другие видовые состояния).

«Вид» – понятие крайне неоднозначное (возможно ещё более неоднозначное, чем даже понятие «популяция»). В зависимости от объектов исследований, применяемых критериев и всякого рода субъективных причин, под этой таксономической категорией часто понимается далеко не одно и то же.

Начнём с того, что виды делятся на неонтологические и палеонтологические, которые различаются не только тем, что одни относятся к ныне живущим организмам (неонтологические), а другие – к вымершим (палеонтологические), но и главным образом объёмами сведений для их распознавания в качестве видов. Как правило, о палеонтологических видах известно очень мало, о неонтологических – очень много (конечно же, в сравнении с первыми). Поэтому гораздо более объективные суждения (относительно принадлежности к виду, а не к чему-то другому) могут быть сделаны только по отношению к существующим в настоящее время формам.

Действительно, выделение палеонтологических видов происходит на основании анализа окаменелостей (ископаемых остатков), которые по понятным причинам сохраняют лишь небольшую часть информации о существовавших некогда особях, и, следовательно, уже только по этой причине не могут быть разграничены так же, как это можно сделать для неонтологических видов. Из-за недостатка информации палеонтологические виды могут оказаться более крупными единицами (типа рода), вбирающими в себя на самом деле по несколько видов<sup>1</sup>. С другой стороны, неполнота палеонто-

---

<sup>1</sup> По той же причине иногда могут возникать и грубые ошибки, когда «открываются» новые «виды», являющиеся на самом деле возрастано-половыми категориями старых.

гической летописи может привести к тому, что отдельные внутривидовые формы, реально связанные между собой плавными переходами, вследствие отрывочности обнаруженного материала будут восприняты исследователем как отдельные дискретные формы видового уровня.

Кроме того, палеонтологические виды, как это мы только что отметили, по существу представлены двумя различными группами видов. С одной стороны, это виды, существовавшие в один период времени, т.е. возникшие в результате предшествовавшей дивергентной эволюции<sup>2</sup>. С другой, так называемые «хронологические» (филетические) виды, существующие одновременно и возникавшие в результате перехода одного вида в другой в процессе их эволюционного изменения во времени<sup>3</sup>.

Все это приводит к тому, что палеонтологи часто пользуются не видовыми, а родовыми определениями, или «подменяют» понятие вида в некотором смысле эквивалентным ему понятием фратрии (филума) отрезка филогенетического ствола, вбирающего в себя близкие формы.

Неонтологический вид можно разделить на две нижележащие и качественно отличные категории – «низшие» виды и «высшие» виды.

«Низшие» виды это наиболее примитивные формы жизни на Земле. К ним можно отнести виды прокариот (например, бактерии, сине-зеленые водоросли) и «виды» вирусов (фагов).

Эти виды могут быть как поливалентными, состоящими из большого числа различающихся единиц, так и моновалентными, представленными однотипными единицами. Как известно, у «низших» видов имеет место активный обмен генетической информацией (основанный на других механизмах, нежели у эукариот<sup>4</sup>), причем не только между особями, которых можно было

---

<sup>2</sup> Примером этого типа видов являются все ныне существующие виды на Земле, как относящиеся к одному временному «слою».

<sup>3</sup> В качестве примера подобной филетической эволюции и последовательного порождения одного вида другим можно привести общеизвестный хронологический ряд для человека (хотя и оспариваемый некоторыми в последнее время): *Homo habilis* – *H. erectus* – некая ранняя форма, подобная *H. sapiens neandertalensis* – *H. sapiens*.

<sup>4</sup> У прокариот обмен генетической информацией связан с заражением бактериальных клеток умеренными (не вызывающими гибели клеток) фагами и передачей ими (клеткам «реципиентам») привнесенного от других клеток («доноров») генетического материала; посредством плазмид – кольцевых молекул ДНК, реплицирующихся в клетках, захватывающих при этом часть хозяйской ДНК и передающей её в момент конъюгации «доноров» и «реципиентов». Не исключен, хотя и проблематичен, обмен по механизму генетической трансформации. Фаги и вирусы обмениваются генетическим материалом в ходе размножения в инфицированной клетке посредством механизмов генетической рекомбинации, обычно независимой от аналогичных механизмов «хозяйских» клеток.

бы отнести к одному виду, но и между особями, принадлежащими к совершенно различным видам. Этот обмен затрагивает не весь геном, как у эукариот, а только отдельные части генома (или даже отдельные гены и их «куски»). «Переброски» частей генетического материала между видами ведет, в некотором смысле, к интегрированности всего видового «сообщества» первичных видов, затронутых обменами. Тем не менее, они образованы скорее не на манер видов высших организмов с развитым половым процессом, а подобно видам эукариот с бесполом размножением, т.е. организованы клонами, состоящими из почти генетически идентичных особей (так как «псевдополовой» процесс идет у них далеко не всегда и затрагивает далеко не всех особей<sup>5</sup>). В целом же прокариотные и «вирусные» виды кардинально отличаются от «высших» (эукариотных) видов.

Ранее, «низшие» виды выделяли по совокупности морфологических, физиологических и биохимических признаков. При этом одни виды подразделяли по способности ассимилировать те или иные углеводы. Другие – по способности синтезировать специфические метаболиты. Третьи – по способности образовывать антибиотики. Четвёртые – главным образом дифференцировали друг от друга по вирулентности и патогенности в отношении различных организмов. Пятые – по способности образовывать клубеньки на корнях растений; по устойчивости (неустойчивости) к фагам, по химическому составу клеточных оболочек.

В силу такой «разношёрстности» применяемых критериев, «низший» вид – во многом представлялся как умозрительная категория.

В дальнейшем с развитием молекулярно-генетических методов анализа появилась возможность дать более объективную классификацию прокариот и уверенно отличать близкие «виды» друг от друга, сравнивая нуклеотидные последовательности ДНК отдельных участков их хромосом и используя определённые критерии уровня сходства этих последовательностей (обычно по гену 16S рРНК). Применяемые методы позволили открыть множество неизвестных ранее «видов». Однако ввиду сетчатого характера эволюции прокариот (см. главу 3) и условности «критериев» категория «низший» вид осталась по-прежнему в значительной мере умозрительной.

Принципы выявления «высших» (эукариотных) видов иные.

---

<sup>5</sup> Слово «особь», конечно с натяжкой, применимо к бактериям и почти не применимо к вирусам, отдельную единицу которых скорее можно рассматривать как макромолекулярную «вещь», способную к саморепликации. Тем не менее, мы как к «биологическим», так и к «полубиологическим» формам индивидуальной организации применяем один и тот же термин «особь». Такой подход, конечно с философской точки зрения, совершенно не оправдан, но, как нам кажется, вполне простителен в нашем случае.

Эукариотный вид можно определить, как самостоятельно эволюционирующую популяционную систему. Такое понимание вида, конечно же, слишком туманно и не пригодно для практического использования.

Сделать определение практичным можно либо выбрав в качестве критерия «самостоятельности» наличие репродуктивной изоляции (изолированная система наверняка и самостоятельно развивающаяся), либо наличие морфологических различий (а шире: генетических, этологических и прочих), так как их присутствие свидетельствует о «самобытном» существовании популяционной системы.

Первый критерий послужил основой для создания биологической концепции вида (Dobzhansky, 1937; Майр, 1947, 1968, 1971, 1974; Кэйн, 1958), согласно которой вид это популяционная система с бипарентальным<sup>6</sup> размножением особей, репродуктивно изолированная от других таких же систем. В процессе полового размножения перекрёстно оплодотворяющихся особей комбинируются различные сочетания генов. Эти гены, реплицируясь, в той или иной мере «перемешиваются» между всеми составляющими вид популяционными единицами, образуя тем самым в какой-то степени единый генофонд, обособленный, вследствие репродуктивной изоляции, от генофондов других видов<sup>7</sup>.

Биологический вид в зависимости от степени «перемешивания» в нём и интенсивности процессов дифференцирующих популяции, может состоять из одной (при сильном «перемешивании») или нескольких (при слабом «перемешивании») географических рас или других морфологически (генетически и т.д.) различимых единиц, т.е. может быть моно- или политипическим<sup>8</sup>. Однако, морфологические различия играют существенную роль только при выделении внутривидовых единиц, но не при выделении видов, которые могут практически не отличаться по морфологии (виды-двойники)<sup>9</sup>.

---

<sup>6</sup> Напомним, что размножение, осуществляющееся при участии двух особей, называется бипарентальным, одной особи – унипарентальным (Гранд, 1980; 1991).

<sup>7</sup> Конечно же, географическими преградами вид может быть разделён на части, но и тогда генофонды поделённых частей ещё длительное время будут сохранять сходство, которое может перейти и в единство при разрушении преград. Неоднократно повторяясь, подобный процесс в какой-то мере будет консолидировать части в единое целое.

<sup>8</sup> Аналогично моно- и поливалентности «низших» видов.

<sup>9</sup> Морфологически сходные виды некоторые авторы предлагают именовать криптическими видами и делить их на три категории (Боркин и др., 2004): виды-близнецы (сестринские, наиболее близкие друг другу по степени родства, виды, возникающие в результате одного акта видообразования, т.е. дихотомии ближайшего общего предка); виды-двойники (имеют более отдаленное родство друг с другом, возникают в результате более чем одного акта видообразования); виды, образованные «вертикальной» парой «предок-потомок» (например, сосуществующие

Второй критерий породил представления о, своего рода, «фенетических» видах, которые выделяют на основе различий по «внешности» и в которых критерий репродуктивной изоляции не принимается во внимание. Это типологический и филогенетический виды.

Вполне понятно, что «фенетические» виды более универсальны, чем биологический вид, так как в отличие от последнего они могут быть не только би-, но и унипарентальными. Унипарентальные «фенетические» виды отличаются определённым своеобразием. Вследствие того, что размножаются исключительно путём апомиксиса<sup>10</sup> и самооплодотворения (автогамии), они состоят из клонов и инбредных линий (автогамия), внутри которых особи практически идентичны по генотипам и которые по отношению к другим клонам (линиям) своего вида «ведут себя», как, своего рода, микровиды,<sup>11</sup> так как не образуют интегрированного половым процессом<sup>12</sup> единого генофонда.

Под типологическим видом обычно понимается морфологический «типаж», характеризующий исследуемую популяционную систему в целом и дискретно отличную от других «типажей» других популяционных систем. Если между исследуемыми популяционными системами имеется дискретность (т.е. наблюдается хиатус – разрыв в значениях признаков), то эти системы причисляют к разным видам. Если разрывов нет, их считают различными подвидами.

В итоге, типологический вид подобно биологическому может существовать как в моно-, так и в политипическом состоянии<sup>13</sup>.

сходные морфологически диплоидный вид-предок и автополиплоидный вид-потомок). В нашей книге термин виды-двойники используется в «классическом» смысле, как синоним термина криптические виды.

<sup>10</sup> Напомним, что под апомиксисом понимается образование особей не путем слияния мужских и женских половых клеток, а путем одной из форм бесполого размножения. Например, это может быть «соматическое» размножение луковицами, клубнями, корневыми отпрысками, отводками ветвей и т.д.. Это может быть партеногенез, т.е. когда яйцеклетка с нередуцированным набором хромосом делится и развивается в зародыш, не будучи оплодотворенной. Наконец, это может быть обусловлено другим процессом – замещением нормальной гаплоидной яйцеклетки диплоидной соматической клеткой, дающей начало зародышу.

<sup>11</sup> Термин микровид или жорданон использовался ранее для обозначения морфологически слабо дифференцированных популяций с хиатусами (разрывами). Сейчас может быть применен в тех же целях, но лишь в случае растений с унипарентальным размножением (Гранд, 1984).

<sup>12</sup> Точнее, «бипарентальным» половым процессом.

<sup>13</sup> Типологический вид (в изложенной выше трактовке) часто именуют таксономическим или морфологическим видом. Здесь мы, однако, не придерживаемся данной традиции. Отметим, что типологический вид представлялся по-разному на

Под филогенетическим видом понимается популяционная система (монофилетическая группировка популяций), отличающаяся от других уникальными признаками (апоморфиями) составляющих её особей или по уникальному сочетанию неуникальных признаков. Так как эти признаки могут быть сколь угодно незначительными, ранг вида способны получать единицы, характеризующиеся биологической и/или типологической концепцией вида как внутривидовые, в виду чего подобный (филогенетический) вид, по существу, является монотипическим (Stacraft, 1983; Donoghue, 1985; Mc Kitrik, Zink, 1988; Kluge, 1990; Zink, 1997)<sup>14</sup>.

Иногда некоторые воспринимают филогенетический вид как, своего рода, неотипологический по той простой причине, что в основе того и другого лежит фенетический подход. Однако, сходство на этом и заканчивается. В некотором смысле, типологический подход гораздо ближе к биологическому, так как, по крайней мере, на подсознательном уровне, у практиков «типологические» хиатусы (разрывы) ассоциируются, в первую очередь, с наличием репродуктивной изоляции. Поэтому-то «бытовые» рассуждения о виде у практикующих систематиков часто представляют собой типологическо-биологическую смесь, т.е. под видом понимается морфологически и репродуктивно обособленная система популяций. Причём, в зависимости от исследователей и объектов, в одних случаях больше одного, в других – другого. Делаются даже попытки перейти с «бытового» уровня на «научный», т.е. создать «гибридную» концепцию (Михайлов, 2003) или хотя бы просто дать «гибридное» определение<sup>15</sup>.

---

разных исторических этапах развития науки (в какой-то мере, и сейчас). Вначале он «существовал в образе» монотипической, далее неделимой единицы (морфологический линнеевский вид). Затем представления усложнились. Постепенно пришли к пониманию, что вид на самом деле политипичен, т.е. состоит из более мелких единиц – географических рас, именуемых систематиками подвидами (современная типологическая и биологическая концепции). Далее появилась филогенетическая концепция, вернувшаяся к «прежнему» монотипическому пониманию вида. В силу этих причин, а также вследствие отличий в традициях научных школ, систематики «естественным образом» разделились на укрупнителей – «политипистов», и дробителей – «монотипистов». Первых больше проживает в Старом свете, вторых – в Новом. Так как дробители предпочитают описывать в качестве видов подвиды укрупнителей, «на этой почве» возникают существенные межконтинентальные и межнациональные различия.

<sup>14</sup> Концепцию филогенетического вида можно рассматривать как результат кладистического переосмысления (Wiley, 1978; 1981) эволюционной концепции вида, предложенной Симпсоном (Simpson, 1953), который определял вид как популяцию или как группировку родственных популяций, имеющих свою собственную эволюционную судьбу.



Таксономические виды, представляющие собой единицы формальной классификации, выделяются систематиками всё же по большей части путём анализа одной лишь морфологии организмов.

Идейной основой этого подхода является практическая (упрощённая) типологическая концепция – подход, применяемый при слабой изученности выделяемых видов, когда существование хиатусов не доказывается, а лишь молчаливо предполагается при условии наличия резких, с точки зрения компетентного систематика, морфологических различий (Северцов, 1988).

К сожалению, используя морфологический критерий «различия», разбить варьирующие формы организмов на отдельные виды единственным и вполне определенным образом практически невозможно<sup>16</sup>. Теоретически допустимо очень мелко раздробить группировки обнаруженных форм, назвав их видами или, напротив, значительно укрупнить группировки, объединив варианты в ограниченное число видов. Обычно же принимается некоторая оптимальная стратегия (не слишком дробить и не слишком объединять), основанная, по большей части, на интуиции опытного в этом деле исследователя.

<sup>15</sup> Примером одной из таких попыток, в какой-то мере, служит определение вида, данное Тахтаджяном (1984): вид это обособившаяся в процессе эволюции система клонов или популяций, объединенная общими признаками (морфологическими, экологическими, биохимическими, генетическими, цитологическими и другими), общим происхождением и общим географическим ареалом, и достаточно четко отделенная от близких видов как совокупностью своих признаков, так и различными (у разных видов разными) изолирующими барьерами.

<sup>16</sup> Нельзя, в полной мере, этого добиться, используя и другие подходы. В том числе и наиболее мощный, и объективный генетический критерий «различия», так как, какой бы метод мы не применяли, невозможно однозначно установить уровень различия, соответствующий видовому рангу (как, впрочем, невозможно выделить уровни различий, соответствующие и любым другим принятым в систематике рангам). Кроме того известно, что для разных отрядов, семейств и т.д. эти уровни отличаются: виды (роды), принадлежащие одному отряду (семейству), могут быть генетически (морфологически) более удалены друг от друга, чем принадлежащие к другому. Классический пример: высшие человекообразные обезьяны и человек, без сомнения, принадлежащие к разным родам, отличаются по генетическому критерию, как очень близкие виды (уровень различий видов-двойников), относящихся к другим отрядам млекопитающих.

<sup>17</sup> Напомним, что отряду в ботанике соответствует порядок.

<sup>18</sup> Как известно, в зоологической номенклатуре предусмотрена только одна категория ниже видовой – это подвид. В ботанической же, кроме подвида, признаются дополнительно и более низкие категории. В основе такого различия лежит объективная причина – широкое распространение унипарентальности (как облигатной, так и факультативной) у растений, ведущей к появлению многочисленных «дискретных» форм, которые могут быть систематизированы на «узаконенные» кодом ботанической номенклатуры внутривидовые единицы (Джеффри, 1980).

На первый взгляд, может показаться, что при такой «свободе выбора» вид как систематическая категория совершенно необъективна, а, по большому счету, необъективны все выше (род, семейство, отряд<sup>17</sup> и т.д.) и ниже (подвид и прочие<sup>18</sup>) стоящие категории.

Это, однако, не вполне верно. Категории представляют собой дискретную систему для описания биологического разнообразия, созданного в ходе эволюции. Это, своего рода, вехи на эволюционном пути, с помощью которых исследователем помечены наиболее существенные сдвиги в конструкциях организмов (морфология, химия, генетика и прочее) и в выполняемых ими функциях. Эти вехи не могут быть размещены в произвольных участках, а только в зонах качественных изменений.

Переходы между ними могут быть плавными (сопровождаясь «непрерывностями» между различными морфологическими формами). Тогда это, как правило, довидовой уровень. Если переходы прерывистые с наличием hiatusов (разрывов) между различными морфотипами, приспособленными к выполнению отличающихся функций в отличающихся друг от друга нишах, то это видовой и более высокий уровень. Но это, как мы только что отмечали, чисто теоретически. На практике «положение вех» определяется лишь с трудом, с большими лимитами и ошибками, так как оценщиком является человек (хотя и пользующийся объективными данными измерений и наблюдений), для окончательного решения применяющий субъективный подход. Отсюда большой разброс в оценках, отсюда и «дробители», и «укрупнители» видов, отсюда и вся неопределенность в отношении как более высших, чем вид, так и более низших категорий. Так что «вехи» – на самом деле, не четкие разграничители, а крайне расплывчатые, диффузные «пограничные» зоны.

Все это касается таксономических видов (в типологическом их понимании) и других таксономических категорий.

Для биологических видов эти зоны приобретают характер значительно более четких границ, так как подобные виды могут быть отделены друг от друга по более менее объективному критерию – нескрещиваемости. Если две формы скрещиваются в природных условиях (в зонах соприкосновения или перекрывания ареалов)- это один вид, не скрещиваются – значит это разные виды<sup>19</sup>.

При этом выделяются (Майр, 1947, 1968, 1974) следующие изолирующие факторы:

– экологические, когда спаривание между близкими видами не имеет место по причине биотопических или сезонных различий в период размножения;

---

<sup>19</sup> Точнее говорить не о скрещиваемости – нескрещиваемости, а о репродуктивной изоляции.

- этологические, когда спаривание происходит по причине несоответствия поведения особей, принадлежащих к близким видам в брачный период;
- гаметные, когда оплодотворение исключается из-за неспособности сперматозоидов достигнуть яиц, проникнуть в них или слиться с ядром;
- зиготные, когда оплодотворение происходит, но в последствии возникают онтогенетические нарушения, ненормальности в процессах развития и т.д., что приводит, в конечном итоге, к гибели зигот, эмбрионов, гибридов в постнатальном развитии или к их неспособности оставить потомство (стерильность, физические и поведенческие аномалии).

Именно благодаря данному критерию, удалось выделить биологические виды-двойники, почти не отличимые по морфологии друг от друга, и «узаконить» их как таксономические виды<sup>20</sup> (Майр, 1947, 1968, 1974; Кэйн, 1958).

Как ни хорош данный метод выделения видов, но и он дает сбои по той простой причине, что далеко не всегда удается выяснить, скрещиваются особи двух форм в природе или же нет (например, в том случае, когда ареалы не соприкасаются)<sup>21</sup>. Опыты же в искусственных условиях не дают однозначных результатов, так как барьер нескрещиваемости часто может быть преодолен при содержании особей в неестественной для них обстановке. Но, пожалуй, наиболее важно то, что многие близкие виды на самом деле время от времени в зонах перекрывания (или контактов) их ареалов все же способны в некоторой мере скрещиваться и давать гибридное потомство (частота встречаемости гибридов в «пограничных» зонах колеблется, по данным различных авторов, от 0 до 20 %, типичные цифры 1–3%). Так что тут одна проблема сменяет другую. Чтобы выяснить, два это вида или один, надо принять соглашение (субъективный фактор), какой уровень гибридизации считать граничным условием.

<sup>20</sup> Обычно, когда выясняется, что некий таксономический вид (описанный на основе типологического подхода) состоит из двух и более биологических видов, последним, как правило, придают таксономический статус. С другой стороны, в ряд таксономических видов (опять-таки при типологическом подходе) могут попасть такие чисто биологические (не номенклатурные) единицы, как полувиды. Они же у других систематиков могут быть определены, как таксономические (номенклатурные) подвиды.

<sup>21</sup> Двусмысленные ситуации возникают даже в тех случаях, когда ареалы соприкасаются и, более того, перекрываются. Вспомним о существовании кольцевых цепочек интерградирующих подвидов, замкнутых на концах, но не скрещивающихся (примеры см.: Майр, 1947, 1968, 1974). Если бы не подвиды-посредники, через которые сообщаются в какой-то мере «краевые» генофонды, эти формы смело можно было бы отнести к различным биологическим видам. А так, вроде бы, это и один вид. Однако, если вдруг, в силу каких-то катастрофических явлений, исчезнут «посредники» – будет два.

Наконец, в большинстве случаев, отсутствует какая-либо информация по скрещиваемости (или нескрещиваемости форм). В силу этой последней причины, и к бипарентальным видам (точно так же, как и унипарентальным) чаще всего приходится применять «стандартный» (типологический) подход оценки «конструкции» (морфологии), оставляя «на потом» разъяснение вопроса: являются ли две близкие формы (или большее их число) собственно биологическими видами, т.е. в достаточной мере репродуктивно изолированными друг от друга популяционными системами, или же они все же составляют один вид?

Кроме того, необходимо учитывать, что между уни- и бипарентальными видами далеко не всегда можно провести четкую границу. По крайней мере, в мире растений очень часто имеет место сочетание уни- и бипарентальности<sup>22</sup>. Так среди растений можно встретить все переходы между видами с облигатным ауткроссингом (100% перекрестное оплодотворение) через виды с факультативной автогамией (частичное самооплодотворение) к полностью автогамным видам (100% самооплодотворение). Те же переходы можно наблюдать и для растений, способных размножаться как половым, так и бесполом путем (вегетативное размножение, агамоспермия<sup>23</sup>).

Таким образом, и тут требуется «соглашение» о некотором минимальном уровне перекрестного оплодотворения в популяции, при котором вид можно рассматривать в последствии, как биологический. По-видимому, этот уровень лежит где-то вблизи 1–2 %.

Выше него располагаются «хорошие» биологические виды, где-то в пограничной зоне (1–2%) – «плохие» биологические виды, несколько похожие на унипарентальные.

Эта похожесть определяется тем, что, хотя к ним еще и можно применить главный критерий биологического вида (скрещиваемость со «своими», нескрещиваемость с «чужими»), их внутривидовая структура существенно отличается за счет более слабой «перемешиваемости» в популяциях генов (низкий уровень ауткроссинга). Подобно унипарентальным видам, они мо-

---

<sup>22</sup> Значительно реже подобное сочетание наблюдается и у животных.

<sup>23</sup> При агамоспермии зародыш возникает без оплодотворения, развиваясь непосредственно из яйцеклетки (партеногенез), из соматической клетки семязачатка (адвентивная эмбриония) или зародышевого мешка (апогамия). Образование семян может происходить без опыления и с опылением (псевдогамия), когда стимуляция пыльцой необходима для нормального развития семени и зародыша. В какой-то мере, аналогичное явление наблюдается и у некоторых видов животных, образующих партеноклоны. Сперматозоиды у них лишь стимулируют яйцеклетку к делению, не участвуя в оплодотворении (сперматозоиды при этом могут принадлежать к совершенно другому виду – широко известный пример: серебристый карась самки – самцы золотой карась, карп). Для других видов животных такой стимуляции не требуется.

гут быть подразделены на большее число внутривидовых группировок, фенотипически более удаленных друг от друга (Грант, 1980, 1984, 1991).

Ввиду всего этого в последние годы у некоторых исследователей явно прослеживается скептическое отношение к концепции биологического вида (Захаров, 2005).

Пожалуй, ещё более субъективно деление на филогенетические виды.

В силу того, что они подразделяются по уникальным признакам, в качестве видов могут фигурировать то более крупные (при «грубых» методах), то более мелкие (при «тонких» методах) популяционные группировки в зависимости от разрешающей способности применяемых для их выявления методов.

Кроме того, и с чисто теоретической точки зрения филогенетический вид не без изъянов. Эта концепция является следствием филогенетического подхода к систематике, стремящегося привести таксономическую систему в соответствие с ходом эволюционного процесса, отражаемым символическим древом, делящимся снизу вверх на всё более и более мелкие ветви. Самые мельчайшие из них – не делящиеся (по анализируемым признакам) далее, и «олицетворяют» собой отдельные виды. Это «конечные точки» ветвления. К сожалению, такая теоретическая схема по мере продвижения к «конечным точкам» быстро отходит от реальности. Вблизи «точек» процесс эволюции существенно преобразуется, принимая во многих случаях «сетчатый» характер – ветви древа не только делятся, но и сливаются (происходит образование гибридных группировок). Слияния и дальнейшие ветвления могут происходить многократно, существенно «спутывая» вершинные части древа (и не только эти части).

Итак, очень часто виды не могут быть выделены однозначно, в каком бы качестве мы их не рассматривали: ни как биологические, ни как типологические, ни как филогенетические или ещё какие-нибудь<sup>24</sup>. «... Достичь полного

---

<sup>24</sup> Кроме трёх основных концепций «высшего» вида, известно и множество других, менее значимых концепций и их вариантов (Mayden, 1997; Крюков, 2003). Приведем две наиболее интересные из них. Во-первых, это концепция, именуемая в англоязычной литературе, как the recognition species concept (Paterson, 1985; Lambert et al., 1987). Согласно ей, популяционные группировки принадлежат к одному виду, если составляющие их особи «признают» (recognition) друг в друге своих соплеменников, то есть тех, с которыми они более менее свободно скрещиваются. Таким особям присуще специфическое брачное поведение, окраска и другие особенности фенотипа. Так как популяционные механизмы репродуктивной изоляции определяются этими особенностями, они, а вслед за ними и «допуляционные механизмы» (в отличие от биологической концепции вида), служат, в первую очередь, не для изоляции от других видов, а для опознания особей своего вида. Вполне понятно, что «recognition – концепция» является, своего рода,

взаимопонимания в подходах к околотовидовой таксономической терминологии не удастся по чисто психологическим причинам. Вид как теоретическая установка никогда не вытеснит в сознании биолога (как человека) его (вида) чисто обиходно-психологическое, в частности, натуралистическое восприятие. В обиходном значении вид как смысловой образ есть некая оптимальная точка отсчёта в индивидуальном восприятии предметного разнообразия по разным шкалам «больших» и «меньших» различий. Эти точки отсчёта всегда будут различаться у специалистов разных профилей (например, у полевого эколога, теоретика-зоогеографа и кабинетного морфолога) вопреки всем логическим и эволюционно значимым аргументам» (Михайлов, 2003).

Это ёмко и ясно выраженная точка зрения современника.

Много лет тому назад бытовала, по существу, подобная точка зрения. Приведём высказывание Э. Майра (1947), сделанное не только в отношении вида, но и других столь же расплывчатых систематических категорий<sup>25</sup>.

«Создаётся впечатление, что все заключения и общие закономерности, выведенные при изучении систематического материала, в значительной мере зависят от природы этого материала, а также от характера и подготовки исследователя. В результате, а частично, также вследствие разнообразия материала, мы имеем почти неограниченное различие мнений по таким вопросам, как: Что такое вид? Каково происхождение видов? Естественны ли систематические категории? и т.д. Среди систематиков нет одной точки зрения: фактически в отношении многих из этих вопросов и не может быть преобла-

---

биологической концепцией вида, истолкованной наоборот. Вторая концепция, именуемая в англоязычном варианте, как *the cohesion species concept* (Templeton, 1989), в основу выделения видов ставит принцип «сцепленности» (*cohesion*) популяций, то есть их эволюционирования как бы в связанном друг с другом состоянии. «Связанность» определяют потоки генов, действие отбора и другие эволюционные факторы, в той или иной мере канализирующие эволюционные события в популяциях, принадлежащих к одному «когезионному» виду. Так как в основе этой концепции лежит принцип «сцепленности», который может реализоваться и помимо скрещивания особей, принадлежащих разным популяциям, путем эволюционирования этих популяций приблизительно в одном направлении за счет иных факторов, эта концепция применима к видам, размножающимся и бесполом путем.

<sup>25</sup> Таксономические системы, построенные на основе «расплывчатых» категорий, уже только в силу этого не могут быть окончательными, всегда предоставляя «широкое поле деятельности» по «бесконечной» переделке систем в настоящем и будущем. Конечно же, современная систематика, чтобы сузить «расплывчатость» и приблизить систему к реальной филогении, широко использует математические методы. Но это скорее украшает данный раздел биологии, чем снижает субъективность в построениях систематиков, так как неизбежно сохраняется произвольность в работе с материалом.

дающего мнения. ... Это относится не только к разногласиям между систематиками растений и систематиками животных или между паразитологами и зоологами; то же получается, если сравнить мнения систематиков пресноводных организмов с мнениями исследователей наземных животных или исследователей континентальной и островной фауны. Разногласия обнаруживаются даже среди специалистов по отдельным группам, например, среди систематиков двукрылых, моллюсков и среди орнитологов. Это положение ясно указывает, что ни один систематик не может ещё сделать из систематического материала обобщающих выводов, которые были бы приемлемы для всех его коллег-систематиков».

Из этой, казалось бы, безысходной ситуации предлагается и «простой» выход – определять конвенционально (путём «полюбовного» соглашения) выбор той или иной концепции вида, раз уж универсальной концепции создать невозможно (Назаренко, 2001; 2003). Иными словами, всякий раз выбирать из имеющихся концепций ту, которая лучше подходит к данным конкретным обстоятельствам.

Фактически всё это, в какой-то мере, уже осуществляется, так как большинство биологов (не систематиков) с готовностью принимают всё то, что предлагают им систематики в качестве вида, нисколько не обращая внимания на бытующие между ними разногласия.

Этот прагматический подход вполне оправдан во многих случаях. Учитывая, что «проблема вида» крайне запутана и таковой останется навсегда, его же отчасти придерживаемся и мы.

### ГЛАВА 3. Что такое эволюция

«Биологическая эволюция – необходимое и, в известной степени, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом» (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Эволюционный процесс принято делить на микро- и макроэволюционный. Термином «микроэволюция» обозначаются элементарные эволюционные события. Термином «макроэволюция» – события на уровне родов, семейств, отрядов и т.д.

«Границей» между микро- и макроэволюцией служит видовой уровень. Эволюционный процесс, сопровождаемый видообразованием, по мнению одних, может рассматриваться как микроэволюционный. Другие, однако, считают, что «граница» существует «сама по себе», то есть видообразование представляет собой самостоятельную часть эволюционного явления. Согласно их мнению, микроэволюция – это цепь последовательных событий генетического преобразования популяций, продолжающихся до возникновения подвидов (географических рас). Видообразование – следующий этап, охватывающий переход подвидов в виды. Далее на надвидовом уровне – макроэволюция.

Большинство исследователей все же склоняется к тому, что видообразование нельзя рассматривать как самостоятельное явление. То есть, принимается «стандартная схема»: вид – конечный продукт микроэволюции.

Однако имеются виды, которые возникают путем гибридизации двух разных видов, принадлежащих одному роду и даже видов, принадлежащих разным родам. В животном мире такой путь эволюции встречается не часто. Для растений же он обыкновенен. По-видимому, около половины всех видов растений возникло именно таким путем (Грант, 1984). Следовательно, здесь «налицо» макроэволюционный путь видообразования.

Итак, в случае видообразования путем эволюционного «саморазвития», вид это конечный «продукт» микроэволюции.

В случае гибридогенного видообразования (называемого иначе сетчатым или ретикулярным видообразованием), вид это «продукт» макроэволюции (начальных её этапов).

Однако подобная двойственность толкования процесса видообразования одновременно как макро-, так и микроэволюционного процесса указывает на то, что мы имеем здесь дело скорее всего с чем-то третьим.

Назовем это «третье» мезоэволюцией (охватывает события, происходящие в основном на уровне рода, очень редко семейства). Классики никак не обозначили этот этап. Однако, если в первой половине двадцатого века «прослойка» между микро- и макроэволюцией явно не просматривалась, то в его



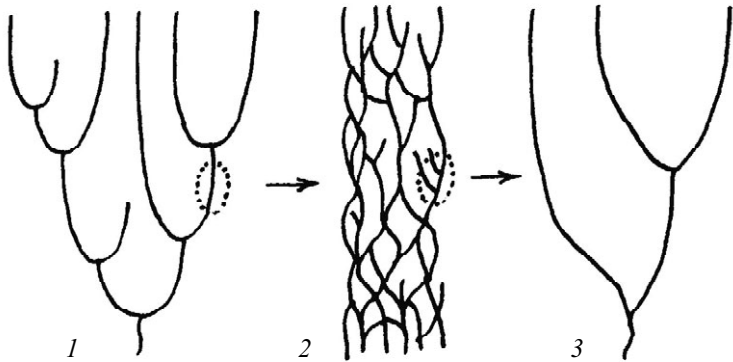


Рис. 7. Различные типы филогенетических деревьев (дендрограмм), отображающие микро- и макроэволюционный процесс: 1 – макроэволюция; 2 – петельчатая (сетчатая) микроэволюция; 3 – линейная микроэволюция.

конце, благодаря развитию генетических методов исследования и накоплению обширных фактических данных, есть все основания считать, что такая «прослойка» все же существует. Промежуточный этап объективно выделяется хотя бы потому, что на уровнях рода и семейства по некоторым группам организмов идет процесс, сопровождаемый (сетчатым) видообразованием, то есть по сути дела совершается сетчатая (гибридогенная) эволюция, охватывающая мезоэволюционный уровень (естественно, что сетчатая эволюция идет и на микроэволюционном уровне – см. ниже).

Под макроэволюцией будем по-прежнему (как и почти все исследователи) понимать то, что связано с надвидовой эволюцией.

Таким образом, в нашем понимании мезоэволюция это не «самостоятельный» процесс, а элемент макроэволюции, то есть та ее «пограничная» область, где еще возможно «наблюдать» видообразование (гибридогенное) или, во всяком случае, где иногда происходят межвидовые взаимодействия генофондов, выражающиеся в спорадическом появлении гибридов или даже в стабильном проникновении генов одного вида в популяции другого (интрогрессия).

Макро- и микроэволюция различаются не только тем, что одна охватывает надвидовые процессы, а другая довидовые.

Есть и другие не менее важные различия. Поясним это, воспользовавшись схемой, приведенной на рисунке 7.

Если макроэволюцию традиционно представить в виде дихотомически ветвящегося филогенетического дерева (рис. 7.1), то «увеличив» одну из ветвей этого дерева, легко «разглядеть» и микроэволюцию (рис. 7.2). Ветвь состоит из совокупности популяций, которые то сливаются друг с другом в

различных сочетаниях, то разделяются и дифференцируются друг от друга, вновь впоследствии сливаясь и разделяясь (и так неограниченно). В итоге возникают своего рода «петли» (вернее, ветвь оказывается состоящей из множества переплетающихся петель). Начиная с основополагающих публикаций классиков современного эволюционизма Добржанского (Dobzhansky, 1937) и Симпсона (Simpson, 1953), подобным образом микроэволюционный процесс представляется большинству исследователей.

Таковы теоретические представления, которые, несмотря на их кажущуюся очевидность, желателен подтвердить фактическими данными.

Однако выявить «петельчатый» характер микроэволюции для видов, обитающих в природе, крайне сложно, так как необходима информация об их предыстории, которой, по понятным причинам, мы не располагаем. Здесь возможны по большей части лишь предположения, основанные на косвенных данных. Тем не менее, отдельные «узлы» петель (группировки, которые состоят из гибридных особей или в которых они по крайней мере встречаются), свидетельствующие о том, что такой процесс идет, регулярно обнаруживаются для «популяций высоких рангов», таких, как «мегаподвиды», полувиды, виды, в случае которых активно проводится соответствующий поиск в связи с проблемой ретикулярного (сетчатого, гибридогенного) видообразования (Боркин, Даревский, 1980; Грант, 1984; Панов, 1989, 1993).

Подобные данные имеются по популяциям рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих, насекомых. Множество данных накоплено по популяциям растений. Статьи, посвящённые новым фактам, выходят ежегодно (Arnold, Burke, 2005).

Можно сделать вывод, что если этот процесс существует на более высоком уровне, тем более обычным он должен быть для «популяций низших рангов» (различия между которыми слабее подвидовых). Другими словами, имеются косвенные указания на то, что виды, существующие в природе, эволюционируют в системах популяционных «петель».

Иное дело – виды домашних животных и растений. Здесь уже имеются не косвенные, а прямые данные. Предыстория различных пород, сортов и отдельных популяций, составляющих эти виды, как правило, хорошо известна, по крайней мере, за последние 200 лет. Их микроэволюция контролируемая человеком насыщена петлями, различным образом объединяющими многие популяции. Так что если бы мы попытались отразить подобные события в виде схемы, для многих домашних видов она получилась бы несравненно сложнее и протяжённее, чем та, что изображена на рисунке 7.2.

Таким образом, реальную микроэволюцию следует представлять как «нагромождение» петель, как микроэволюцию не отдельных популяций, а их систем.

Однако микроэволюция выглядит как «нагромождение» петель лишь на значительных временных интервалах. В малых масштабах времени внутри

отдельных петель ход эволюции может быть существенно иным, и его осмысление выявляет структурную аналогию с макроэволюционным уровнем (рис.7.3).

Естественно, что между микроэволюцией в макро- и микромасштабах, в силу специфики архитектуры деревьев, могут иметь место существенные реальные различия, касающиеся изменений генетической структуры эволюционирующих популяций. Отсюда необходимо как-то разделить терминологически обе ситуации. Для обозначения микроэволюции, происходящей внутри петель (или в тех редких случаях, когда она идет без петель вообще), мы используем термин «линейная» микроэволюция (рис.7.3), противопоставляя тем самым этот вариант филогении другому процессу, именуемому нами «петельчатой» (сетчатой) микроэволюцией (рис.7.2).

Кроме «петельчатости» и «линейности» микроэволюции надо учитывать и неравномерности её скоростей. Идеи о том, что на макроэволюционном уровне периоды застоя (стазиса) или же едва заметных морфологических сдвигов чередуются с бурными периодами быстрых преобразований, возникли давно (Симпсон, 1948). «Кровь и плоть» они обрели в теории «прерывистого равновесия» (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1975; 1979). Историю вопроса и обзор можно найти в монографии Назарова (1991).

Фактически то же самое, по-видимому, имеет место и на микроэволюционном уровне.

На рисунке 8.1 условно изображён градуалистически (плавно) протекающий процесс дивергенции двух популяций. Реально такой процесс если и имеет место, то, видимо, редко. В действительности события чаще всего идут рывками, как это показано на рисунке 8.2. Но и периоды застоя, обозначенные на дендрограмме (рис.8.2) вертикальными отрезками, в свою очередь также представляют собой чередование «застойных» и «рывковых» периодов меньшего масштаба. Однако, при этом происходят лишь небольшие колебания системы, относительно почти не меняющихся средних параметров (рис.8.3). Подтверждением подобных представлений могут служить данные, систематизированные Гилевой (1990). Так, известно, что скорости морфологической эволюции, выраженные в дарвинах (1 дарвин соответствует изменению количественного признака на 0.1% за 1000 лет – Haldane, 1949), для третичных и четвертичных млекопитающих (макроэволюция) колеблются от 0 до 27. В то же время, для современных популяций (микроэволюция) в масштабе времени, измеряемом десятками лет, они достигают огромных значений. Кондилобазальная длина черепа у волка на Украине и в Молдавии в течение 56 лет увеличивалась со средней скоростью 1200 дарвинов, в Кировской области в течение 29 лет – со средней скоростью 3100 дарвинов (Раменский, Гурский, Павлов, 1983). Тот же признак у дальневосточной лисицы изменялся от года к году на 2800-69300 дарвинов (Юдин, 1986). У со-

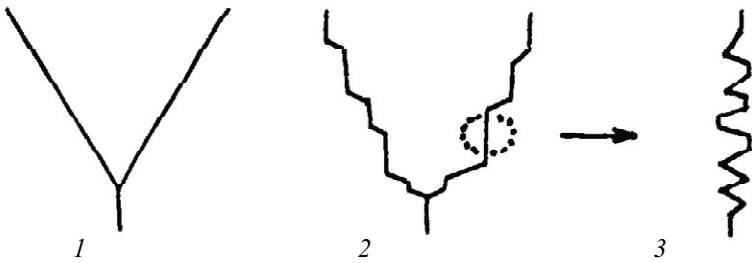


Рис. 8. Дендрограммы, отображающие дивергенцию двух популяций. 1 – без рынков, градуалистически; 2 – путем «прерывистого равновесия»; 3 – увеличенная часть ветви дендрограммы. По вертикали – время дивергенции, по горизонтали уровень дивергенции.

боля происходит увеличение размеров тела с годовой скоростью, колеблющейся от 30 до 2300 дарвинов (Монахов, 1988).

Конечно, частично эти изменения могут быть связаны не только с генетически обусловленной, но и с модификационной изменчивостью. Тем не менее, общая тенденция (малые скорости эволюции в макромасштабах времени и большие в микромасштабах), видимо, совершенно очевидна. Это подтверждают и данные по чисто генетическому параметру – числу хромосомных перестроек за 1 млн. лет. В масштабах времени 20–30 млн. лет этот параметр равен 0,29, а 0,1–0,9 млн. лет – 9,39 (Гилева, 1990).

Объяснить такие закономерности, по-видимому, можно лишь в том случае, если мы примем, что микроэволюция осуществляется в основном по типу «прерывистого равновесия» (рис. 8.2,3). При этом в микровременных масштабах мы измеряем скорости эволюции в основном в периоды отдельных рынков (вызванных, чаще всего локальными и импульсно происходящими экологическими кризисами), а в макровременных масштабах – в целые «эпохи», охватывающие множество разнонаправленных рынков, нейтрализующих друг друга и чередующихся с периодами застоя (стазиса – продолжительными периодами экологического «затишья»)¹. События, происходящие в подобных макро- и микровременных масштабах ввиду их относительной разнокачественности, мы предложили в своё время именовать

¹ Приводимый Андреевым (1999) и Андреевой (2000) материал по моллюскам Аральского моря, можно рассматривать, как документально зафиксированный случай микроэволюционного «прерывистого равновесия». После неопределённо долгого (в масштабах человеческой истории) стазиса ими наблюдался рынок формообразования длительностью два десятка лет, вызванный усыханием Аральского моря (Аральский экологический кризис). За столь ничтожный отрезок времени рынок завершился к тому же и видообразованием.

*ближней и дальней микроэволюцией* (Рожков, Проняев, 1994). Вскоре выяснилось, что когда рассматриваются совокупности популяций, то в зависимости от их ранга (гл. 1) можно выявить две фазы формообразования происходящего в ходе микроэволюции. В начальной (первой) фазе популяции дифференцируются в основном по пропорциям тела составляющих их особей. Во второй фазе микроэволюции их дифференциация идёт в основном по размерам. Граница между фазами пролегает где-то вблизи подвидового уровня дифференциации и размечает, по сути дела, «зоны» действия дальнего и ближнего микроэволюционного процесса на морфологическом уровне (Рожков, Проняев, 1994; Проняев и др., 1995; Рожков и др., 1995; Проняев, Рожков, 1996).

Как в периоды рывков, так и в периоды сравнительно медленных изменений, приспособительная микроэволюция может осуществляться двумя путями (между которыми, впрочем, нет чёткой границы) – относительно плавно, используя накапливаемую изменчивость по микромутациям (полигены), и скачкообразно, используя макромутации (не путать с только что рассматривавшимися «рывками»). Иными словами, эволюция может идти как за счёт аккумуляирования множества микродвигов, постепенно смещающих значения признаков до требуемой величины, так и путём единичного макродвига, сразу же приводящего к нужному результату.

Обычно предполагается, что микроэволюция путём макродвигов осуществляется крайне редко. Возможно так оно и есть. Однако вклад их в эволюционный процесс в целом всё же, по-видимому, не меньший, чем микродвигов. К этому выводу можно прийти, рассуждая следующим образом.

Возникающая мутация может обладать как положительным (в смысле повышения приспособленности), так и отрицательным действием. Последнее может в той или иной мере компенсироваться за счёт способности организма к модификационной изменчивости, с помощью которой, как известно, осуществляется «подгонка» организма к среде.

Если происходит микромутация, её отрицательные последствия могут легко гаситься за счёт «подгонки», так что проявляются в основном положительные эффекты, если таковые имеются (если же их нет, микромутация оказывается фактически нейтральной).

С макромутациями совсем другое дело. И положительные, и, в особенности, отрицательные эффекты могут быть так велики, что возможностей «подгонки» оказывается недостаточно. В результате подобная мутация отсеивается отбором как снижающая приспособленность. Закрепиться в популяции могут только крайне редкие макромутации, отрицательные эффекты для которых относительно малы или могут быть легко скомпенсированы в ходе модификационной изменчивости. «Время ожидания» таких удачных макромутаций, за счёт которых сразу же могут быть решены все проблемы, очень велико. «Время ожидания» микромутаций, за счёт которых реализуются толь-

ко микродвигов, в эволюционном смысле ничтожно. В итоге популяция долго «плетётся» крохотными шажками – микродвигами, к требуемому состоянию признака. Однако это время может быть того же порядка, что и время ожидания нужной макромутации, так что особого выигрыша на данном пути популяция не получает. Конечный вклад в изменение признака и в том и другом случаях будет один и тот же (можно предположить, что необходимое значение признака достигается в среднем приблизительно за сходное время, только в одном случае одномоментно, скачком, в другом – в ходе длительного накопления микродвигов).

Таким образом получается, что оба пути биологически почти равноценны. Но с точки зрения наблюдателя, отслеживающего эволюционный процесс, всё выглядит несколько по-иному. Так как удачные макродвиги – очень редкое явление, а эволюция путём мелких «шажков» – обычное состояние всех популяций, прежде всего, напрашивается следующий вывод: «природе вообще присуще изменяться только микродвигами». Эта точка зрения хотя и распространённая, но совершенно неверная, в чём убеждают, в частности, данные по сельскохозяйственным популяциям, для которых документально известно, что их микроэволюция с равным успехом идёт и тем и другим путём. (К сожалению, по природным популяциям, по вполне понятным причинам, прямых сведений такого рода нет).

Покончив с микроэволюцией, вернёмся к макроэволюции.

Изображённая на рисунке 7.1 условная филогенетическая схема удовлетворительно отражает структуру макроэволюционного процесса, но только у высших животных, для которых интенсивность «петлеобразования» на мезоэволюционном уровне ничтожна. У растений и бактерий этим пренебречь нельзя.

На рисунке 9 показано, как в действительности отличается «структурный» ход макроэволюции в различных группах организмов. Почти «беспетельчатый» – у высших животных (рис. 9.1), значительное «петлеобразование» на мезоэволюционном уровне у растений (рис. 9.2) и сетчатый характер макроэволюционного процесса у бактерий (рис. 9.3), обусловленный, по-видимому, «обычностью» у них межвидовых обменов генетической информацией<sup>2</sup>. Это не означает, однако, что здесь нет «чистой» (или, вернее, практически «чистой») макроэволюции. Её можно выявить, если рассматривать филогении «издалека». В этом случае детали исчезнут, и мы увидим только наиболее крупные ветви на филогенетическом древе. Они-то и отмечают ход «чистой» макроэволюции (рис. 9.4).

---

<sup>2</sup> За счёт её «горизонтального переноса» от вида к виду умеренными фагами. Этот процесс осуществляется и у эукариот, но он, вероятно, не играет у них особо существенной роли (учитывая огромный размер генома эукариот по отношению к переносимому вирусом количеству информации и крайнюю редкость подобного события).

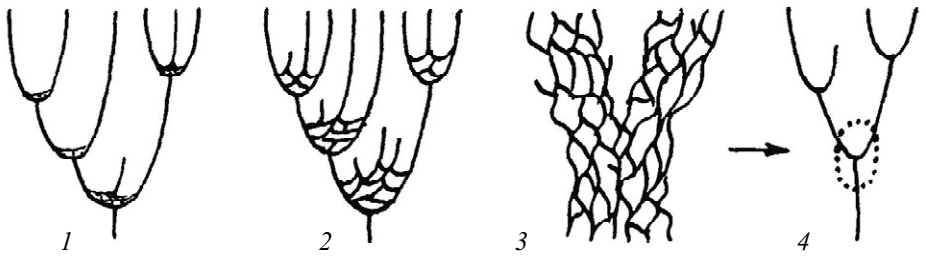


Рис. 9. Условные филогенетические схемы (дендрограммы), отражающие структуру макроэволюционного процесса у животных (1), растений (2) и бактерий (3). На фрагменте 4 представлен полный вид условного филогенетического дерева, элемент которого изображен на фрагменте 3.

Обращает на себя внимание подобие мезоэволюционного петлеобразования микроэволюционному (рис. 7.1,2). Подобие здесь, однако, чисто внешнее. На микроэволюционном уровне сливаются (разделяются) популяции и этот процесс, в определённом смысле, обычен. Петлеобразованием при этом поддерживается единство генофонда вида.

В случае мезоэволюционного уровня «сливаются», как правило, отдельные особи, принадлежащие разным видам. Процесс этот относительно редок (растения) или очень редок (животные). Если в результате возникают гибриды с удачным фенотипом и «счастливой» судьбой (не исчезают «по воле случая» из-за малочисленности), в последствии может возникнуть новая популяционная система – «гибридный вид», со своим собственным, независимым от родительских видов генофондом.

Ранее мы уже отметили, что макроэволюционный процесс развивается неравномерно. Однако не учли этого в наших предыдущих построениях.

Существуют две полярные точки зрения – «пунктуалистическая» и «градуалистическая»<sup>3</sup>.

Согласно первой, макроэволюция осуществляется «рывками». Во время рывков происходят «мгновенные» (в геологических масштабах времени) процессы видо- и формообразования. Рывки чередуются с периодами «застоя» (стазиса), когда виды пребывают в практически неизменном состоянии. Считается, что активные эволюционные периоды составляют доли процента от стазиса. Такой пульсирующий процесс был «постулирован» в 70-х годах и назван «прерывистым равновесием»<sup>4</sup> (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1975, 1979; Gould, 1980, 1982).

<sup>3</sup> От английского *punctuated* – прерывистый, *graduated* – непрерывный.

<sup>4</sup> Эволюцию путем прерывистого равновесия называют еще «прямоугольной (rectangular) эволюцией», так как схематично она изображается в виде линий, ветвящихся под прямыми углами (рис. 10.1).

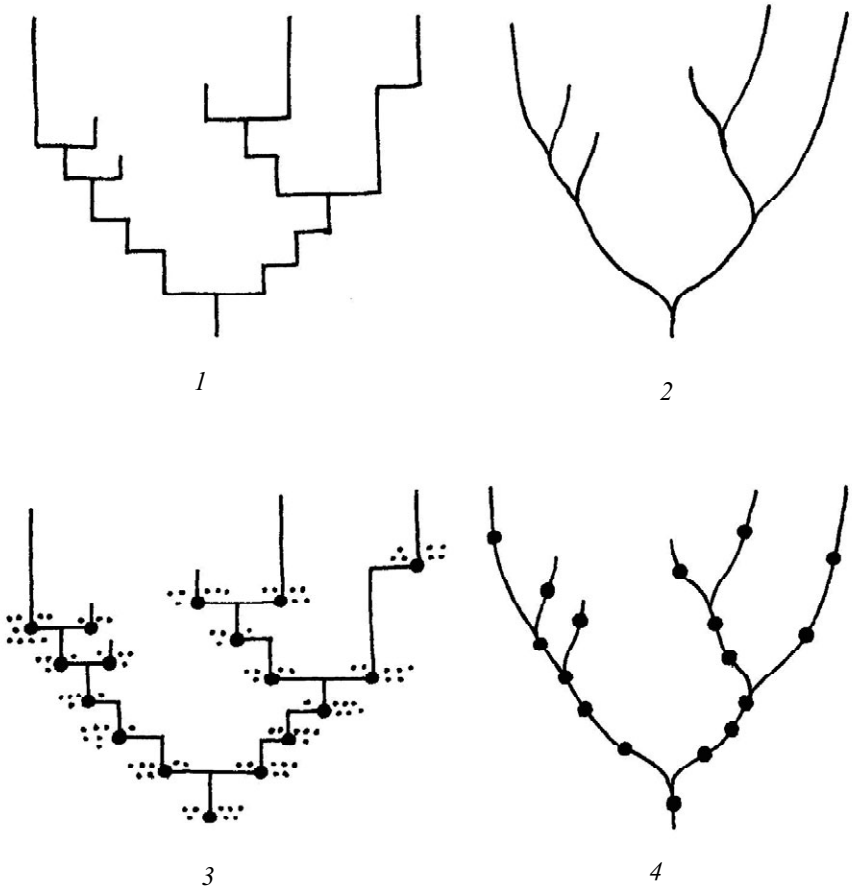


Рис. 10. Графические модели пунктуалистической (1) и градуалистической (2) макроэволюции. На тех же моделях, изображённых ниже (фрагменты 3,4), точками отмечены моменты возникновения «коренных» видов. Более мелкие точки, рассеянные по краям дендрограммы (фрагмент 3), символизируют виды, возникшие «одновременно» с «коренными», но вскоре вымершие (после завершения очередного всплеска видообразовательных событий). Как и на предыдущих рисунках, все укороченные ветви дендрограмм – вымершие формы.

Согласно второй, градуалистической точке зрения, которая в отличие от предыдущей восходит к классическим временам биологии, все эволюционные события идут плавно, во всяком случае, без скачков. Рисунок 10.1,2 иллюстрирует эти два подхода.

Наличие рывков или их отсутствие – не единственное основное различие между двумя моделями макроэволюции.

Пунктуалистическую модель (рис. 10.3) от альтернативной (рис. 10.4) отличает и еще одно – всплески видообразовательных событий, приходящихся



на «переломные моменты» (периоды рывков). Предполагается, что в это время «мгновенно» возникает множество видов, из которых в каждой «точке перелома» в конечном итоге выживает лишь наиболее удачливый «коренной» вид, существующий далее в неизменном состоянии миллионы лет до нового «переломного момента» (рис. 10.3).

Имеются факты подтверждающие как пунктуализм, так и градуализм. Поэтому большинство исследователей считают, что оба «способа» эволюции – лишь крайние варианты из множества возможностей, и что реальная эволюция является, скорее всего, смесью из того и другого, то есть отдельные ее этапы могут протекать то прерывисто, то плавно, а то и вовсе идти промежуточным путем<sup>5</sup> (Harper, 1975; Chaline, 1984).

В действительности, по-видимому, эволюционный процесс почти всегда идёт прерывисто. Однако для «наблюдателя» он выглядит по-разному. На достаточном «удалении» пунктуалистические ступени наблюдатель может просто «не рассмотреть», и весь процесс будет воспринят им, как плавно идущий. И наоборот, любой процесс, кажущийся «издалека» градуалистическим, при его «приближении» к наблюдателю, скорее всего, окажется состоящим из многочисленных ступеней.

Выяснив в общих чертах, что такое эволюция, кратко коснёмся проблем, возникающих перед исследователем при отражении её «реального» хода через построение филогений, основанных на фактических данных.

В настоящее время научная литература эволюционной направленности наводнена различного рода дендрограммами (построенными с помощью того или иного математического метода). Считается, что подобные формальные структуры в той или иной мере отражают ход эволюции рассматриваемой группы организмов. Это во многих случаях (но далеко не всегда) верно для макроэволюционного уровня и в большинстве случаев неверно для микроуровня (да и для мезоуровня нередко тоже)<sup>6</sup>. Однако по ним, как утверждают многие, можно судить о близости (родстве) форм и скорости эволюцион-

<sup>5</sup> Во многом, именно так, ход эволюционного процесса представляли и до возникновения теории прерывистого равновесия многие исследователи. Достаточно упомянуть теорию квантовой эволюции Дж. Симпсона (Simpson, 1944, 1953; Симпсон, 1948), возникшую из ее недр теорию квантового видообразования и ряд других (Грант, 1984, 1991; Rensch, 1947, 1960; Майр, 1968, 1974; Carson, 1959, 1971; Lewis, 1962). В связи с этим Грантом (1991) высказывалось мнение (которого придерживаются некоторые и поныне), что концепция, выдвинутая Гулдом, Элдриджем и Стэнли (Eldredge, Gould, 1972, Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1975, 1979; Gould, 1980, 1982) не заслуживает внимания, так как практически все изложенное в ней было хорошо известно и ранее. Со столь крайней точкой зрения вряд ли можно согласиться.

<sup>6</sup> В случае сетчатой эволюции.

ных преобразований. Полагается, что, используя подобную информацию для макроуровня (но не для микро-), постепенно возможно сконструировать «истинное» филогенетическое древо и на этой основе предложить наиболее естественную систему организмов.

Особенно большая уверенность в этом появилась с развитием методов молекулярной генетики, позволяющих сравнивать виды (точнее их геномы) на уровне нуклеотидных последовательностей (ядерная, митохондриальная ДНК, а у растений ещё и ДНК пластид) – Гречко, 2002; Алтухов, Салменкова, 2002; Банникова, 2004. Вскоре, однако, выяснилось: несмотря на то, что в целом построения молекулярных филогенетиков соответствуют построениям филогенетиков – морфологов, имеются многочисленные, причём иной раз выглядящие парадоксально, противоречия.

Вполне понятно, что «молекулярщики» как носители наиболее передовых методов посчитали, что истина за ними. «Морфологи» же, время от времени, сопротивляясь этой «истине», где возможно отстаивают свою точку зрения.

Большинство подобных противоречий объяснимо «вчерне» со следующих общих позиций. Те и другие работают с качественно-различным генетическим материалом: «молекулярщики» часто имеют дело с нейтральной (или близкой к ней) изменчивостью и реже с селективной; «морфологи» же – в основном с селективно-значимой (приспособительной, адаптивной) изменчивостью.

Первая представляет собой как бы генетический «шум», выражающийся в нейтральных, почти нейтральных, слабо и иногда, по-видимому, умеренно-селективных заменах оснований в ДНК в процессе эволюции, т.е. всех тех заменах, которые (не влияя заметным образом на «морфологию») происходят более – менее плавно и отражают, тем самым, по существу течение времени («молекулярные часы» – Zuckerkandl, Pauling, 1965a,b). К этому типу изменчивости относится гораздо более 90% изменчивости ДНК<sup>7</sup>.

Вторая же, реагирующая на мощный отбор и меняющая «морфологию», определяется менее чем 10% изменчивости ДНК (скорее всего 1% и менее).

Не имея возможности отличить «первую» изменчивость от «второй», «молекулярщики» невольно рассматривают филогению, используя всю изменчивость «скопом»<sup>8</sup>, а по существу, во многих случаях только «первую», её «шумовую» часть, абсолютно доминирующую при анализе эволюционного процесса на молекулярном уровне (>90%). Что при этом происходит, проиллюстрировано на рисунке 11. На нём изображены условные филогенетические де-

<sup>7</sup> Имеется ввиду в первую очередь межвидовое (а также и внутривидовое) разнообразие на уровне ДНК по тому или иному гену.

<sup>8</sup> Для этих целей чаще всего используется одна, две, три или немногим большее число генов или других участков ДНК.

ревья: по горизонтали – уровень морфологической и генетической (ДНК) дивергенции (чем больше расстояния между ветвями, тем дальше они удалены друг от друга по «морфологии» или генетике), по вертикали – время.

Допустим, что в момент  $a$  (рис. 11.1) единый вид, существующий в состоянии одной популяционной системы, распался на две абсолютно изолированные популяции, которые миллионы лет (до момента  $b$  – рис. 11.1) существовали в идентичных и неизменных условиях. В течение всего этого времени (от  $a$  до  $b$  – рис. 11.1) обе популяции по «морфологии» составляющих их особей будут практически неотличимы друг от друга, т.е. «морфологически» это по-прежнему будет один вид, находящийся в состоянии стазиса. Однако, на генетическом (ДНК) уровне за тот же период, в основном под действием давления мутаций и случайных процессов, произойдут значительные («шумовые») изменения в структуре ДНК (Кимура, 1985).

Предположим далее, что в момент  $b$  (рис. 11.1) на территории, занятой одной из популяций, произошли резкие изменения условий существования, инициировавшие селективные процессы (движущий отбор). За относительно короткое, по геологическим меркам, время (от момента  $b$  до  $v$  – рис. 11.1)

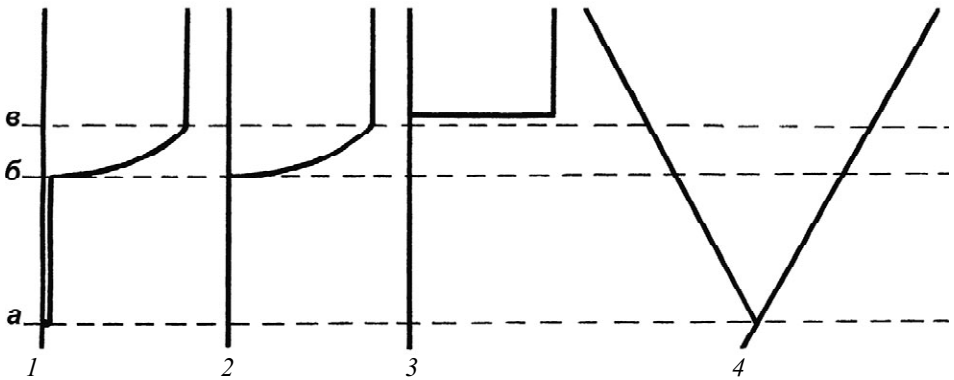


Рис. 11. Дендрограммы, иллюстрирующие процесс дивергенции двух изолированных популяционных группировок на морфологическом и генетическом уровнях. 1. Истинный процесс, протекающий на морфологическом уровне. 2. Тот же процесс при его изучении исследователем по материалам полной палеонтологической летописи. 3. Тот же процесс, если летопись не полна. 4. Тот же процесс дивергенции, но протекающей на генетическом уровне.  $a$  – момент разделения единого вида на две изолированные популяции.  $a - b$  – период существования изолированных популяций в неизменной среде.  $b$  – начальный момент изменения условий существования для одной из популяционных группировок.  $b - v$  – период приспособления к новым условиям.  $v$  – конечный момент приспособительной эволюции, завершившийся видообразованием и началом очередного стазиса.

единый вид распался на два, а далее вновь наступило состояние стазиса, продлившееся вплоть до настоящего времени.

Если палеонтологическая летопись достаточно полная, то, анализируя материал, мы получим древо изображённое на рисунке 11.2. Если нет – то типа изображённого на рисунке 11.3. Понятно, что «нейтральная» структура ДНК всё это время будет изменяться по-прежнему вне зависимости от описанных выше событий (отражая ход «молекулярных часов»). Графически это будет выглядеть так, как изображено на рисунке 11.4.

Что из этого следует?

1. Молекулярные данные должны «ложно» удревять возраст появления вида, а также более высоких систематических категорий, если скачок приводит к их появлению (сравните: по «морфологии» новый вид окончательно сформировался в момент *в* – рис. 11.1; по «нейтральной» генетике – где-то между моментами *а* и *б* – рис. 11.4).

2. Старые виды, роды и т.д. генетически должны быть более удалены друг от друга, чем молодые (что следует из наличия стазисов по «морфологии»: чем древней вид, род и т.д., тем протяжённее стазис и тем больше объём накопленного «шума» в структуре ДНК – сравните морфологические и генетические различия на рисунке 11.1,4 в «точке» *в* и в любой точке выше её).

3. Из пункта 2, в свою очередь, следует, что не может быть единого критерия, основанного на генетических данных для выделения той или иной таксономической категории.

Тем не менее, «молекулярщики» иногда решительно рекомендуют повышать или понижать ранг таксона, считая (совершенно не считаясь с «морфологией»), что определённый уровень генетических различий свойственен тому или иному рангу.

При этом, конечно же «забывается», что «генетика» в основном отсчитывает время, прошедшее с момента разделения популяций, тогда как именно «морфология» отмечает сам ход эволюционного процесса, и, следовательно, в большей мере необходимо ориентироваться именно на неё.

Заметим, что здесь под «морфологией» мы понимаем не только собственно морфологию (поэтому-то мы и «закавычили» это слово), но и молекулярные (надмолекулярные или какие либо иные) структуры организма, ход селективной эволюции которых, отражён в первичной структуре ДНК, но «замаскирован» генетическим «шумом» (фиксацией в процессе эволюции в основном нейтральных или близких к ним мутаций, а также и незафиксированным пулом аллельных вариантов генов, «персистирующих» в популяции – полиморфизмом<sup>9</sup>). Однако от «шума» исследователь иногда может в зна-

<sup>9</sup> Полиморфизм это наличие нескольких вариантов одного гена (аллелей) в популяции, встречающихся с частотой, превышающей частоту их накопления за счёт мутаций.

чительной мере избавиться и, следовательно, перейти на анализ «морфологической» ДНК. В этом случае и у молекулярщиков сразу же появятся стази-сы и рывки, типичные для хода эволюции, а не для хода времени.

«Избавление» возможно благодаря тому, что при повышении жизненной значимости молекулярной структуры снижаются возможности для её варьирования. Например, гены, контролирующие какие-либо второстепенные функции, могут быть очень вариабельны. Если это гены ферментов, то главное здесь сохранять в относительной неизменности небольшой участок белковой молекулы, ответственный за каталитическую активность, всё остальное может варьировать – «шуметь», в допустимых пределах.

Если же гены контролируют ключевые функции, то число сохраняемых участков резко возрастает. Пример: гены гистонов, белков, поддерживающих структуру хромосомной ДНК путём тесного взаимодействия с последней. Тут почти вся гистоновая молекула представляет собой «сохраняемый участок». По этой причине все гистоны очень стабильны и сходны даже у далёких видов.

Таким образом, выбирая гены с высокой долей «сохраняемых участков», то есть тех зон, которые изменяются в ходе эволюции под действием отбора, а не по воле случая (мутации, дрейф генов – «шум»), можно и перейти к «морфологическому» ДНК – анализу<sup>10</sup>.

Так как изменения в «сохраняемых участках» происходят очень медленно (за счёт продолжительных стазисов), этим путём строятся филогенетические деревья только для относительно крупных систематических категорий, а наименее изменчивые гены используются для мегатаксонов.

Вполне понятно, что применить данный подход к видам, принадлежащим к одному роду (а тем более внутривидовым единицам), невозможно, так как в подобных генах (за срок видообразования – формообразования) не успевают накопиться различия по нуклеотидным последовательностям (эти гены у разных видов остаются идентичными или почти идентичными). Здесь используются лишь «шумящие» гены и строятся не филогенетические дере-

---

<sup>10</sup> В действительности, так как генетический код вырожден (одной аминокислоте соответствует более одного кодона), «сохраняемые участки» на уровне экзонной части генов (и, следовательно, матричной РНК) могут всё же изменяться в ходе эволюции, оставаясь при этом совершенно неизменными на уровне белка. Интронная часть генов (не отображённая в структуре матричной РНК и белка) остаётся активно «шумящей» за исключением тех зон, которые ответственны за вырезание этого участка из пре-матричной РНК (сплайсинг). Поэтому для «морфологического» ДНК – анализа большое значение имеет то, используются ли «полные» гены (с интронами) или «усечённые» (без интронов). Вполне понятно, что при необходимости усилить «морфологическую» составляющую над «шумовой», интроны желательно исключать (так и поступают в подобных случаях).

вья, а в лучшем случае древеса родства<sup>11</sup> (в худшем, просто древеса сходства видов по сравниваемым генам).

В свою очередь «шумящие» гены не пригодны для сравнения крупных длительно существующих таксонов (вернее видов, принадлежащих к этим таксонам). Различия между такими генами (по мере повышения ранга таксонов) не только быстро нарастают, но и выравниваются за счёт того, что при заменах нуклеотидов происходит не только, как выражаются «молекулярщики», дивергенция последовательностей, но и их конвергенция (эти термины имеют лишь отдалённое соответствие терминам биологов<sup>12</sup>). Так как при этом значительное варьирование последовательностей от вида к виду сохраняется, близкими могут оказаться далёкие виды и наоборот. В результате, построенная «филогения» будет мало соответствовать действительности.

Отсюда следует, что оптимальная стратегия для подобного рода работ – подбор генов с уровнем стабильности (с уровнем «шума»), соответствующим рангу анализируемых таксонов (высшим таксонам более стабильные, низшим – менее стабильные), так это и делается.

Тем не менее, даже при соблюдении этого условия результаты иногда оказываются не вполне однозначными. Причин здесь несколько. Для «шумящих» генов, как мы только что отметили, в силу чисто статистических и других причин, характерно значительное варьирование уровней различий, по нуклеотидным последовательностям. Так что, даже равноудалённые близкие виды (или внутривидовые единицы) могут существенно (и при этом, конечно же, «ложно») различаться. Если же для данных видов характерен полиморфизм по этим генам, сюда же примешивается ещё и неоднозначность полученного результата, меняющегося в зависимости от того, какие аллели выбраны для сравнения.

---

<sup>11</sup> Так как всё это делается по тем же, что и для макротаксонов, алгоритмам, некоторые авторы подобные древесы ( дендрограммы родства – сходства – различия) именуют всё же филогенетическими древесами, что, конечно, по большому счёту, неверно.

<sup>12</sup> В данном случае процессы дивергенции и конвергенции последовательностей имеют статистическую, а не биологическую природу. Пример: у вида А и вида В первоначально в некотором сайте находится аденин. В ходе эволюции у одного из видов аденин замещается на тимин (или гуанин, цитозин) – происходит дивергенция последовательностей (увеличивается их различие). И обратно: если у одного из видов в некотором сайте – аденин, а у другого – тимин, то закрепление в ходе эволюции либо тимина у первого, либо аденина у второго, приведёт к конвергенции (уменьшению различий). Этот пример показывает также, что в начальной фазе (когда различия между последовательностями минимальны) преобладают процессы дивергенции, а далее, постепенно усиливаясь, начинают действовать и процессы конвергенции.

Для «стабильных» генов свои трудности. Они эволюционируют с разной скоростью. Стазисы и периоды быстрых селективных преобразований у разных генов могут происходить в разное время, а число подобных ДНК-стазисов и рывков у разных видов может быть различным. Отсюда, используя для построения филогенетических деревьев одни гены, можно получить несколько иной результат, чем по другим. Подобное время от времени и отмечается исследователями.

Из этого положения, однако, возможен выход – использовать множество различных генов и производить построения деревьев по полученным усреднённым данным.

Точно также можно поступить и с «шумящими» генами. Если же они полиморфны, провести усреднение также и по всем их аллельным вариантам.

Тем не менее, и после этих ухищрений гарантировать полную однозначность построенных дендрограмм «реальности» вряд ли возможно. Это, в первую очередь, следует из того, что хотя для подобных целей и используется математика, применяемые методы таковы, что приводят к существованию лишь к «полуколичественным» результатам.

Всё это сродни тем построениям, которые получают, например, при графическом оформлении частотных распределений значений признака в популяции. Вспомним, что картинка распределения меняется в зависимости от ширины классовых интервалов и от их положения на оси абсцисс. Меняя условия построения, всякий раз можно получать различные картинки одного и того же, которые только в общих чертах будут соответствовать друг другу и характеризовать изучаемое явление не в частностях, а в целом. Если же будем менять не только характеристики классов, но и выборки, получим и ещё более неоднозначный результат.

Подобно искусственно создаваемым дискретным группировкам данных – классам, при построении деревьев создаются дискретные группировки – кластеры, объединяющие по определённым правилам (алгоритмам) виды в «родственные» группы.

Отсюда, при небольшом варьировании, например, состава сравниваемых видов и случайных вариаций в «шумящих» частях генов могут возникать несколько различающиеся (а иногда и значительно) «картинки» дендрограмм, которые, как и в случае с распределениями, только в общем соответствуют друг другу и «реальности».

Кроме того, существенно разнообразит «картинки» и применение различных методов (алгоритмов) построения дендрограмм, которые дают близкие (и даже очень близкие) результаты лишь при существовании чётких естественных кластеров. Когда же виды (и тем более внутривидовые единицы) мало, чем разнятся друг от друга, возникают порой значительные различия в конструкциях деревьев. Более того, если сравниваемые единицы образуют градиенты сходства, некоторые алгоритмы не приводят к правдоподобным кон-

струкциям, а иногда и не дают однозначного результата (то есть, меняя начальные условия сборки деревьев, можно получить отличающиеся результаты, что не происходит при наличии естественных кластеров)

В настоящее время, конечно же, существуют компьютеризированные подходы для оценки достоверности той или иной структуры деревьев. В точках ветвления обычно стоят цифры, характеризующие, как считается, возможность осуществления (достоверность) данной структуры. Однако, эти подходы, по мнению некоторых, имея свои недостатки, служат более для успокоения исследователя, чем для прояснения истины и иногда дают крайне подозрительные оценки.

Дополнительное разнообразие в структуру деревьев вносит также разнообразие применяемых мер (коэффициентов сходства, различия, дистанций<sup>13</sup>), которые дают вполне совпадающие (на качественном уровне) результаты, опять таки, лишь при наличии хорошо выраженных естественных кластеров.

Играет значительную роль и то, какие категории признаков (или характеристик) используются для сравнения. Это может быть сравнение по идентичным признакам, например, промерам тела, черепа и т.д. Так как значения промеров различно у разных видов (популяций), и чем дальше виды (популяции), тем больше различие, то, объединяя промеры в единый показатель (например, в какой-либо из коэффициентов различия)<sup>14</sup>, можно по полученным расчётным данным построить соответствующие дендрограммы. При использовании таких популяционных характеристик, как частоты аллелей, применяется аналогичный подход. В этом случае число локусов аналогично числу сравниваемых признаков, а частоты аллелей характеризуют значения этих «признаков» (Рожков, Проняев, 1994). Такой подход относительно эффективен лишь при построении микроэволюционных деревьев, которые по существу, как мы отмечали, в большинстве случаев являются лишь схемами характеризующими сходство и в какой то мере родство популяций, но ничего общего не имеют с реальными микрофилогениями.

При переходе на макроэволюционный уровень, несмотря на то что сетчатая эволюция отсутствует, данный подход так же теряет свою информа-

---

<sup>13</sup> Дистанция – чуть более сложный, чем коэффициенты сходства и различия показатель. Конструируемый обычно (но не всегда) из некоторых теоретических соображений таким образом, чтобы соблюдалась (теоретически) пропорциональность между получаемым значением и предполагаемым временем расхождения (дивергенции) видов.

<sup>14</sup> Простейший способ такого объединения это расчет разницы (взятой без учёта знака) между значениями идентичных признаков двух сравниваемых видов. После чего по всем признакам производится усреднение. Усреднённая величина и является коэффициентом различия.



тивность и даёт далёкие от реальности результаты, так как количество идентичных признаков (по мере расхождения видов) сокращается, а те, что остаются (например, стандартные промеры тела), характеризуют общую конструкцию, повторяются в разных филетических линиях (возникают своего рода «псевдоконвергенции» – сходство несестринских видов по их телесным конструкциям). В итоге, при таких сравнениях дендрограммы не отражают истинных филогений.

Здесь помогает переход на оценку близости видов по числу сходных (или наоборот различных) признаков через какой-либо коэффициент. Но и здесь сохраняется возможность получения неадекватных реальности филогенетических деревьев, так как адекватность соблюдается, когда все сравниваемые виды эволюционируют с одними и теми же темпами (вернее, темпы преобразования признаков сравниваемых видов одни и те же). На практике эти темпы иногда могут сильно различаться. Если это действительно происходит, то бурно проэволюционировавший вид по причине своего крайне значительного отличия от сестринского вида (имеющего с ним ближайшего общего предка) при формальной процедуре построения деревьев может оказаться перемещённым к основанию древа. Иными словами, неравномерность темпов может существенно исказить истинное положение вещей<sup>15</sup>.

К перепутыванию ветвей приводит также наличие в выборке сравниваемых видов, сходство между которыми конвергентного происхождения. Например, при случайном совпадении нуклеотидных последовательностей у пары неродственных видов (что вполне может быть при ограниченном наборе мономеров – А, Т, Г, Ц, см. сноску 12). Использование для сравнения большого числа различных признаков (морфология) и генов, как мы уже отмечали выше, может значительно улучшить ситуацию, но не исправить её полностью. Для «исправления» применяют методы, которые, как полагают, позволяют более верно объединить виды по их родству друг с другом. Основаны они на построении по определённым алгоритмам филогенетических деревьев – кладограмм, с учётом состояний признаков, несущих эволюционные новации (апоморфии). Однако и данные подходы, как и все прочие, «не безгрешны». Кроме этого здесь также возможно для одного и того же набора видов получить несколько различающиеся конструкции деревьев (при использовании разных апоморфий) – Павлинов, 1989; 2004; 2005; Емельянов, Расницын, 1991; Расницын, 2005 .

Таким образом, в настоящее время отсутствуют методы, дающие полностью адекватные реальности конструкции филогенетических деревьев (вклю-

---

<sup>15</sup> Неравномерность темпов может быть обусловлена несколькими причинами: разной скоростью преобразования градуалистически эволюционирующих видов, разной длительностью стазисов, их асинхронностью, различиями в числе стазисов и различиями в масштабах преобразований в «моменты» рывков.

чая отображения неравномерностей хода эволюции, «петель» и множественного появления видов в одной «точке»<sup>16</sup>. Об этом не стоит забывать. Необходимо критически относиться не только к публикуемым «филогениям» (макроэволюция), но и «схемам сродства-родства» (микроэволюция и отчасти мезоэволюция).

Обычно теми, кто «не забывает», подобные построения воспринимаются как «информация к размышлению». Сравнив несколько дендрограмм, полученных разными методами и с использованием различных первичных данных (от морфологических до «нуклеиновых»), руководствуясь здравым смыслом и результатами предыдущих работ, «от руки» (но на объективной основе) строится некая оптимальная (с точки зрения автора) история развития той или иной группы организмов.

В заключении отметим, что подробно ознакомиться с методами и существующими проблемами можно обратившись к специальной литературе: Сокэл, 1968; Sneath, Sokel, 1973; Wiley, 1981; Песенко, 1982, 1991; Пасеков, 1983; Nei, 1987; Ней, Кумар, 2004; Павлинов, 1989, 2004; Животовский, 1991; Емельянов, Расницын, 1991; Вейр, 1995; Алтухов, Салменкова, 2002; Гречко, 2002; Антонов, 2002, 2003; Петров, Алёшин, 2002; Банникова, 2004.

В этом списке приведена лишь ничтожная часть работ общего характера из «безбрежного моря» существующих. Тем не менее, они вполне могут служить исходным пунктом для дальнейшего углублённого внедрения в проблему. В Приложении 1 мы приводим простейший метод построения деревьев (UPGMA), который мы широко использовали при работе над частью 3 книги.

---

<sup>16</sup> По большому счёту, даже если бы это было технически возможно, всё равно такие деревья были бы неполными, так как на них отсутствовали бы ветви, принадлежащие вымершим и не открытым до сих пор видам. Кроме того, следует отметить, что на модельных популяциях бактериофага T7 была сделана попытка проверить «техническую возможность» реконструирования прошедших эволюционных событий (искусственно созданных в эксперименте). Используемые методы не дали достаточно удовлетворительного соответствия реконструкции реально происходившим событиям (Bull et al., 1993; Cunningham et al., 1998; Oakley, Cunningham, 2000).

## ГЛАВА 4. Кратко о факторах эволюции

Эволюционный процесс осуществляется благодаря действующим в популяциях факторам эволюции.

Разные авторы называют различное их число и трактуют по-своему, так как до сих пор не вполне ясно, сколько и какие факторы реально действуют и в какой мере каждый из них необходим для протекания эволюции.

Почти не вызывает разногласий только роль таких классических факторов, как отбор, генетически обусловленная изменчивость, дрейф генов и некоторых других. Со всеми же прочими дело обстоит «туманно», тем более что некоторые из них (например, молекулярный драйв) «родились» не так давно (по сравнению с классическими факторами), а потому «не опробованы в деле». Но и те, что известны с давних пор (как, например, модификационная изменчивость), вызывают, порой, резкие разногласия по поводу их роли в эволюции, вплоть до полного отрицания.

Кроме того, даже такой стародавний фактор, как отбор, до сих пор в деталях не изучен и может из-за этого толковаться каждым исследователем с собственными «нюансами» и на свой лад.

За 4 миллиарда лет эволюции значение различных факторов менялось. Те, что были определяющими прежде (на заре биологической эволюции) ныне не играют столь существенной роли и наоборот. В этой книге нами мельком затрагиваются события, происходившие несколько миллионов лет назад, более подробно события отдаленные от современности на десятки и сотни тысяч лет, наконец, наиподробнейшим образом мы рассмотрим события, происходившие в историческое время и в особенности идущие в наше время. В этой связи нет необходимости тщательно разбирать все факторы, тем более что полное их число неизвестно, а часть из них спорна. Разберём подробно только главные (эффективно действующие и ныне) факторы, определяющие микроэволюционные процессы в современных популяциях.

### 4.1. Генетически обусловленная изменчивость

Генетически обусловленную изменчивость можно подразделить на мутационную, комбинативную и накопленную. Разберём по отдельности каждый тип изменчивости.

Под *мутационной изменчивостью* здесь понимаются любые спонтанные изменения в нуклеотидных последовательностях геномной ДНК, а также в структуре хромосом, возникающие вследствие различных причин: ошибок репликации, рекомбинации, активности мутагенов и прочего.

Уровень мутационной изменчивости (скорость возникновения мутаций на репликацию) варьирует в крайне широких пределах. Он может различаться для отдельных организмов более чем в 6000 раз и изменяться для одного

организма в зависимости от условий среды и участка хромосомы от менее чем  $10^{-12}$  до более чем  $10^{-2}$ . Основную роль в этих вариациях играет не химический механизм повреждения ДНК, а клеточные процессы репарации («ремонт» повреждённых участков ДНК с помощью специальных ферментов), от уровня активности которых главным образом, по-видимому, и зависит скорость насыщения мутациями. В качестве примера такого влияния репарационных систем на уровень мутационной изменчивости можно привести следующее. Правильность копирования матрицы ДНК обеспечивается ДНК-полимеразой, действующей в составе репликативного комплекса. При этом частота ошибок репликации оценивается величиной порядка  $10^{-7}$  на нуклеотид. Таким бы и был уровень мутаций, если бы не действие, в свою очередь, системы пострепликативной репарации, исправляющей эти ошибки. В результате итоговая ошибка уменьшается до величины порядка  $10^{-9}$  на нуклеотид, на цикл репликации (Drake, 1991).

С другой стороны, действие системы репарации в некоторых случаях может способствовать возникновению мутаций, являющихся результатом внутри- и межхромосомных рекомбинаций. Так, одиночные и множественные нуклеотидные замены могут возникать на основе взаимодействия повторяющихся участков генома (повторы могут включать как целые гены, так и их отдельные фрагменты). Формирующиеся в результате этого гетеродуплексы ДНК (двухцепочечные ДНК, состоящие из не полностью комплементарных друг другу одноцепочечных нитей, принадлежащих разным участкам генома) подвергаются репарационной коррекции по некомплементарным в гетеродуплексе парам нуклеотидов, что и приводит к мутациям (Колчанов, Соловьёв, 1985).

Мощным источником мутаций, в ряде случаев повышающим интенсивность их возникновения до предельного уровня (около  $10^{-2}$  и более), являются транспозиции мобильных генетических элементов (Ананьев, 1989). В настоящее время известен целый ряд таких элементов у различных организмов. Так, у бактерий это транспозоны (Tn) и инсертосомы (IS), у грибов – блуждающие элементы (например, Tu – подобные элементы), у растений – контролируемые элементы (As – и другие элементы кукурузы), у животных (дрозофила) – мобильные диспергированные гены (МДГ) и факторы гибридного дисгенеза (системы P-M и I-R).

Кроме них, к той же категории перемещающихся по хромосомам элементов относятся: профаги (провирусы) бактерий, проретровирусы позвоночных; длинные инвертированные повторы животных<sup>1</sup> (например, FB – элементы дрозиды); короткие последовательности<sup>2</sup> (Alu – элементы прима-

---

<sup>1</sup> Длиной до нескольких тысяч пар нуклеотидов.

<sup>2</sup> Длиной 130–300 пар нуклеотидов.

тов и грызунов) и другие сегменты ДНК, способные тем или иным способом выцепляться из хромосомы, «размножаться» и встраиваться в неё.

Вся эта масса мобильных элементов, потенциально мутагенна, так как любая их транспозиция (перемещение из одного участка генома в другой) приведёт к изменению структуры хромосомной ДНК по новому месту размещения элемента. Если при этом мобильный элемент попадает в какой-нибудь ген, он его инактивирует, фактически «разделяя» на две части и приводя, таким образом, к мутации с ярким фенотипическим проявлением, иначе говоря, к макромутации или близкой к ней по эффекту. Такой мутагенез принято называть инсерционным, т.е. происходящим за счёт встраивания в некоторый участок хромосомной ДНК «чужеродной» для этого участка последовательности.

Считается, что от 10 до 90 % (в зависимости от локуса) всех спонтанных мутаций являются результатом транспозиций мобильных элементов.

Отчасти с их активностью связано и появление хромосомных aberrаций (делеций, инверсий, транслокаций).

Обычно транспозиции (и, следовательно, инсерционный мутагенез) происходят с крайне низкой частотой. Однако в периоды «транспозиционных взрывов», когда резко возрастает заблокированная ранее транспозазная активность (активность фермента, контролирующего транспозицию), определённые типы мобильных элементов начинают активно «перемещаться» по геному, на несколько порядков возрастает и интенсивность инсерционного мутагенеза, а также резко повышается уровень хромосомных aberrаций (видимо, в результате ошибок системы рекомбинации, действующей при встраивании копий мобильных элементов в геном). Подобные события могут иметь место при скрещивании особей, принадлежащих популяциям различного ранга, при гибридизации и, по-видимому, в условиях, приводящих к стрессу (Герасимова, 1985).

Кроме точковых мутаций и aberrаций существенную роль в эволюционном процессе играют и другие мутации – геномные. Возникают они в результате сбоя в работе механизма, ответственного за сегрегацию хромосом, когда, например, происходит появление полиплоидов, анеуплоидов (различного рода изменений в числе хромосом).

Таким образом, разные типы мутаций – от «точковых» до «геномных», есть результат не только прямого действия мутагенов, вирусов, мобильных элементов на нить ДНК, но и следствия ошибок, совершаемых различными внутриклеточными системами жизнеобеспечения. Накапливаясь в поколениях, подобные мутации служат в дальнейшем либо материалом для возникновения новых форм в процессе приспособительной эволюции, либо источником изменчивости для нейтральной молекулярной эволюции.

Под **комбинативной изменчивостью** здесь понимается изменчивость, возникающая: 1) при мейозе в ходе кроссинговера, когда гены (межгенная

рекомбинация) или их части (внутригенная рекомбинация) перетасовываются между хромосомами самым разнообразным образом, а затем столь же разнообразно распределяются по созревающим гаметам; 2) при скрещивании особей, когда в ходе слияния гамет в зиготы комбинируются аллельные варианты различных генов.

Оба типа изменчивости – мутационная и комбинативная служат материалом для эволюционных преобразований, происходящих под воздействием других факторов. Разница между ними в том, что с помощью изменчивости первого типа в популяции происходят в основном стратегические и долгосрочные эволюционные преобразования, с помощью второго – оперативные и ограниченные во времени.

Важнейшее значение для протекания микроэволюционных процессов имеет **полиморфизм** генов и хромосом, т.е. **накопленная в популяциях генетическая изменчивость**. Это основной тип изменчивости, с которым сталкиваются исследователи – популяционисты.

К полиморфным локусам причисляют только те, в которых частоты наиболее распространённых аллелей не превышают 0,99 (по другому критерию – 0,95). Это вызвано необходимостью отличить накопленную изменчивость от мутационной. Вполне понятно, что граница эта достаточно неопределённая и может быть проведена лишь условно. Так как известно, что максимальная частота возникновения мутаций около  $10^{-2}$  (см. выше), отсюда, а так же из ряда других соображений, и принимается 99 % критерий ( $1 - 10^{-2} = 0,99$ ). Все остальные локусы, не удовлетворяющие этому критерию, считаются мономорфными, а обнаруженная в них изменчивость условно причисляется к мутационной. Те же критерии действительны и для хромосомного полиморфизма.

Генетически обусловленная изменчивость выступает не только, как пассивный фактор, доставляющий материал для таких активных факторов как отбор и/или дрейф (см. ниже), но и сама способна выступать в качестве аналогичного активного фактора.

Проиллюстрируем сказанное простейшей моделью. Пусть в популяции в родительском поколении представлен только аллель  $A$  по некоторому гену. В последующих поколениях он мутирует со скоростью  $u$  от  $A$  к  $a$  (предполагается, что носители  $A$  и  $a$ -аллелей в гомо-, гетерозиготах и гаметах не отличимы по приспособленности, т.е. эти аллели, как принято говорить, нейтральны друг относительно друга).

Тогда в чреде поколений частота аллеля  $A$  будет уменьшаться как

$$p_n = (1 - u)^n,$$

а аллеля  $a$  соответственно возрастать:

$$q_n = 1 - p_n$$

( $p_n, q_n$  – частоты  $A, a$  аллелей в  $n$ -ном поколении).

К каким последствиям приведёт этот процесс через 100 и 100 000 поколений для разных скоростей мутирования?

В ближайшей перспективе (100 поколений) значительное повышение частоты  $a$  – аллеля будет наблюдаться только для тех редчайших и «уникальных» генов, которые способны мутировать со сверхвысокой скоростью ( $10^{-2}$  –  $10^{-3}$ ). Для генов с типичными скоростями мутирования ( $10^{-5}$  –  $10^{-7}$ ), к которым относится абсолютное большинство всех генов, на столь малых отрезках времени частота  $a$  – аллеля останется ничтожной. И только в очень далёкой перспективе (100 000 поколений) типичные гены ( $10^{-5}$  –  $10^{-7}$ ) способны достигнуть «макроскопических» (эволюционно значимых) частот (заметим, что умеренный отбор способен привести к «макроскопическим» изменению частот за десяток поколений). В силу этих обстоятельств, когда-то считалось, что фактор мутационного давления, если и играет самостоятельную роль, то только третьестепенную. Однако в 60-х годах была предложена теория, утверждающая обратное (Кимура, 1985). В настоящее время она почти общепризнанна. В более реалистичной модели ген должен мутировать конечно же не только от  $A$  к  $a$ , но и к великому множеству иных состояний, а также должен иногда возвращаться к одному из ближайших исходных состояний (обратные мутации).

Если бы популяция была бесконечно велика по численности (как это и предполагалось нами выше), её насыщенность нейтральными аллелями была бы предельно возможной. В реальности размеры её ограничены. Вследствие чего «по воле случая» большая часть аллелей теряется, а популяция даже близко не подходит к максимально возможному уровню насыщения.

Отметим, что не только различные гены значительно отличаются по частотам мутирования, но и различные участки внутри одного гена. То есть, существуют внутригенные «горячие точки», которые наиболее активно «поставляют» мутации и, следовательно, аллели порождённые именно этими точками имеют наибольшую вероятность закрепления в популяциях (конечно же это касается в основном нейтральных аллелей).

Существенно зависит от места локализации и частота происходящих рекомбинаций. Отличаются отдельные хромосомы, части хромосом, отдельные гены и участки отдельных генов. Здесь тоже существуют свои «горячие точки», более интенсивно, чем другие, «продуцирующие» генетически обусловленную изменчивость (комбинативная изменчивость; хромосомные перестройки; мутации, порождённые рекомбинацией).

Наконец, интенсивность, как мутаций, так и рекомбинаций может значительно варьировать от вида к виду, от популяции к популяции, от сезона к сезону, от года к году в зависимости от состояния среды (содержание химических мутагенов, интенсивность различных типов излучения) и физиологического состояния особей на различных фазах популяционных циклов (стрессы, трофика).

## 4.2. Отбор

Массу накопленной в популяциях изменчивости подхватывает отбор, преобразуя фенотипы особей векторизовано в направлении их большей приспособленности. Проявления отбора многообразны. В связи с этим, для его описания применяют множество терминов, отражающих в той или иной мере различные формы его действия: движущий, направленный, центростремительный, центробежный, стабилизирующий, групповой, половой, диверсифицирующий, мобилизующий, дестабилизирующий, дифференцирующий, дизруптивный, г- и К-отбор и т.д. и т.п..

Одни из этих терминов являются синонимами, другие же отражают частные стороны более общей формы отбора, третьи – в строгом смысле слова отбором не являются (например, мобилизующий и *r*-, *K*-отбор), а представляют собой характеристику общей эволюционной тенденции на макро- или микроуровне (Бердников, 1990; McArthur, Wilson, 1967).

Для правильного описания процессов, происходящих в популяционных системах, достаточно использовать только часть терминов и понятий, выделив из всего их многообразия, главные.

Если исходить из этого принципа, то существует лишь три типа отбора (индивидуальный, позиционный, групповой), каждый из которых подразделяется на несколько форм (Проняев и др., 1991; Рожков и др., 1991). Ранее (Рожков, Проняев 1994) мы подробно рассмотрели механизмы действия всех этих форм. Здесь же очень кратко остановимся на самом привычном и самом важном для исследователей типе отбора, постоянно действующим во всех популяциях – на индивидуальном<sup>3</sup>. Составить же самое общее представление о других формах отбора можно обратившись к таблице 2.

В простейшем варианте отбор «рождается», как результат переживания наиболее приспособленных особей. Допустим, мы фиксируем его действие по некоторому количественному признаку, значения ( $x$ ), которого распределены каким-то образом (например, в виде кривой нормального распределения, как это сделано на рисунке 12 – прерывистые линии).

Тогда, определив численности особей до и после отбора, можем подсчитать коэффициент элиминации ( $S$ ) и получить некоторую кривую, отражающую зависимость  $S$  от  $x$  (т.е.  $S(x)$ ) – см. Рожков, 2005. Кривые могут иметь разную форму (функциональную зависимость), но если проявить «дотошность» и разложить элиминацию по причинам, её порождающим, и временным отрезкам, то выяснится, что после такого разложения кривые всегда принимают элементарный вид – значение  $S$  в зависимости от  $x$  либо моно-

<sup>3</sup> Имеется и другая, альтернативная нашей точка зрения на природу форм (типов) отбора, изложенная в различных публикациях А.С. Северцева, в том числе и в его последнем учебнике по теории эволюции (Северцев, 2005).



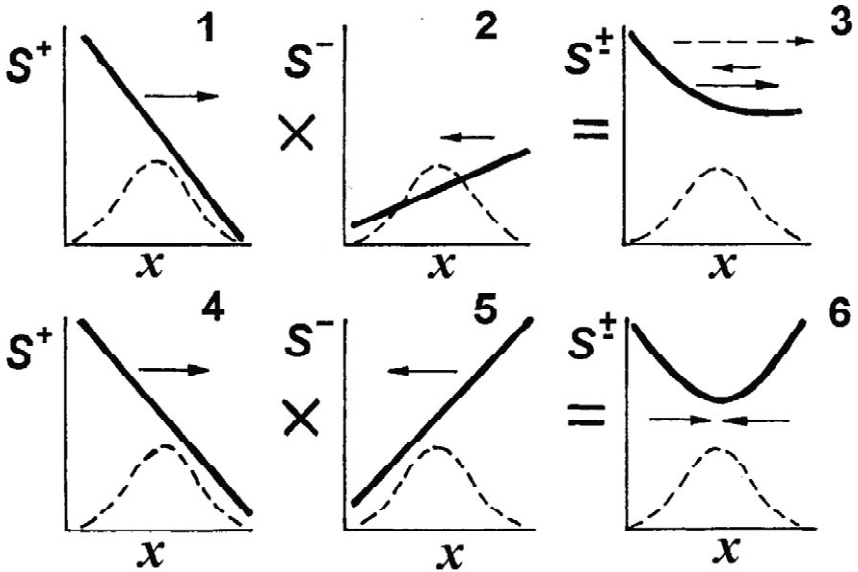


Рис. 12. Механизмы возникновения движущего отбора II и стабилизирующего отбора на основе взаимодействия двух векторов движущего отбора I.

Ось абсцисс – значение признака ( $x$ )

Ось ординат – коэффициент элиминации ( $S$ ).

Зависимости  $S$  от  $x$  изображены сплошными линиями. Пунктирные линии – исходное распределение признака  $x$ . Сплошные стрелки указывают направление действия векторов движущего отбора I. Прерывистая стрелка – направление движущего отбора II. Знаки  $\times$  и  $=$  символизируют операцию перемножения векторов (точнее приспособленностей) и то, что из этого получается.

Взаимодействие различающихся по интенсивности векторов движущего отбора I.

1 – действие плюс- вектора движущего отбора I ( $S^+$ )

2 – действие минус- вектора движущего отбора I ( $S^-$ )

3 – итоговый результат взаимодействия – плюс- вектор движущего отбора II ( $S^{+2}$ ).

Взаимодействие равных по интенсивности векторов движущего отбора I.

4 – действие плюс- вектора движущего отбора I ( $S^+$ )

5 – действие минус- вектора движущего отбора I ( $S^-$ )

6 – итоговый результат взаимодействия – стабилизирующий отбор ( $S^{+2}$ ).

тонно возрастает (элиминация усиливается с увеличением значения признака), либо столь же монотонно падает (элиминация снижается по мере увеличения значения признака).

Нередко подобные «кривые» являются «прямыми», как это и изображено на рисунке 12 в случаях 1, 2, 4, 5<sup>4</sup>. Очевидно, что во всех подобных случаях действует только движущий отбор в своей элементарной форме, точнее в виде плюс- (рис. 12. 1, 4) или минус- векторов (рис. 12. 2, 5), смещающих распределение признака в ту или иную сторону (рис. 13).

Назовём этот «первоначальный» отбор, «засекаемый» при детализации процесса, движущим отбором I (или «элементарным» движущим отбором).

Теперь становится понятным, что более сложные кривые – результат взаимодействия векторов именно этого отбора, причём векторы могут действовать как одновременно, так и разновремененно, а могут и частично перекрываться во времени (Рожков, Проняев, 1994).

В свою очередь сложные кривые имеют две главные «разновидности»: 1) минимум элиминации лежит на краю распределения (рис. 12. 3); 2) минимум элиминации лежит в районе моды (рис. 12. б). Вполне понятно, что первая «разновидность» отражает действие более сложно устроенного движущего отбора (назовём такой двухвекторный отбор движущим отбором II, или множественным движущим отбором), вторая – стабилизирующего<sup>5</sup>. Очевидно, что по механизму своего образования обе эти формы отбора «сродни» друг другу, так как состоят из двух разнонаправленных векторов. приятия текста.

Почему же взаимодействие плюс-, минус- векторов движущего отбора I в одних случаях приводит к стабилизации среднего значения признака (рис. 12. б), в других же к его смещению (рис. 12. 3). Объяснение можно дать, воспользовавшись простейшей моделью.

Вспомним, что

$$S(x) = 1 - W(x), \quad [1]$$







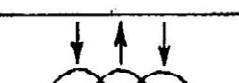

где  $W(x)$  приспособленность (точнее выживаемость)<sup>6</sup>. Тогда, как известно, взаимодействие векторов движущего отбора I можно выразить через произведение приспособленностей:

<sup>4</sup> Вообще-то, для объяснения механизма действия отбора можно использовать любые зависимости (линейные, криволинейные). Выводы и конечные результаты будут одни и те же (Рожков, Проняев, 1994). Однако, всегда наглядней простейшая ситуация. Её мы здесь и рассматриваем.

<sup>5</sup> В действительности стабилизирующий и движущий отбор II возникают при взаимодействии не только двух векторов, но и их множества (отсюда и второй терминологический вариант для обозначения движущего отбора II). Рассматриваемая здесь двухвекторная ситуация, как мы уже отмечали, является простейшей из возможных и используется нами только для облегчения восприятия текста.

<sup>6</sup> Коэффициент элиминации (в узком смысле слова) определяется как отношение числа погибших за некоторый промежуток времени особей к их первоначальному числу в группировке. Коэффициент приспособленности ( $W$ -выживаемости, в узком смысле) соответственно – как отношение числа выживших за период действия элиминирующего фактора к исходному числу особей. В более широком смысле, приспособленность (а также и  $S$ ) определяется не только интенсивностью элиминации животных, но и интенсивностью их размножения. Во всех случаях  $S$  и  $W$  связывает простое соотношение:  $W+S=1$ . Подробно об этом можно прочесть в нашей предыдущей книге (Рожков, Проняев, 1994).

Таблица 2. Классификация типов и форм отбора

| Тип отбора     | Форма отбора     | Графические иллюстрации   |
|----------------|------------------|---|
| Индивидуальный | движущая I       |    |
|                | движущая II      |    |
|                | стабилизирующая  |    |
| Позиционный    | дизруптивная     |    |
|                | антидизруптивная |    |
| Групповой      | движущая         |    |
|                | стабилизирующая  |   |
|                | дизруптивная     |  |

Примечание: горизонтальные стрелки указывают направления действия векторов отбора, определяющих смещения распределений признаков (смещения средних значений признаков), вертикальные стрелки обозначают относительные изменения (увеличение или уменьшение) объемов группировки.

$$W^{+-}(x) = W^{+}(x) W^{-}(x), \quad [2]$$

где  $W^{+}(x)$  – приспособленность характеризующая плюс- вектор движущего отбора I,  $W^{-}(x)$  – характеризующая его минус- вектор.  $W^{+-}(x)$  – итоговая приспособленность, отражающая результат взаимодействия.

Объединяя выражения [1] и [2] (конечно с учётом подстановки надстрочных «плюсов» и «минусов»:  $S^+(x) = 1 - W^+(x)$  и т.д.), а также задавая простейшие линейные функции для  $S^+(x)$ ,  $S^-(x)$  (или просто снимая значения коэффициентов элиминации с «готовых» функций, изображённых на рисунке 12. 1,2,4,5) получим результат и для  $S^{+-}(x)$ , изображённый в графической форме на рисунке 12. 3,6.

Вывод однозначен: существенные различия в интенсивностях взаимодействующих плюс-, минус- векторов (на рисунке 12. 1,2 интенсивность действия вектора выражается в наклоне прямой характеризующей  $S(x)$  – чем значительней наклон, тем выше интенсивность) приводит к «перебарыванию» одного вектора другим. В результате итоговая картина соответствует движущему отбору II; близкие же интенсивности взаимодействующих векторов «инициируют» появление стабилизирующего отбора<sup>7</sup> (для наглядности на рисунке 13 изображены кривые распределения до и после отбора).

Всё это имеет место только для случая, когда векторы движущего отбора I действуют в одной группировке (популяции). Если же их действие распределено по разным группировкам, то «по законам математики» вместо «правила» умножения приспособленностей справедливо «правило» их сложения, а это даёт совсем другой результат (позиционный и групповой отбор – Рожков, Проняев, 1994 ? см. табл.2).

Мы вели наши рассуждения, подразумевая под приспособленностью выживаемость. Обозначим такую приспособленность  $W_p$ . Но точно такие же рассуждения справедливы и в случае другой компоненты приспособленности – плодовитости ( $W_R$ ), а также и для общей приспособленности ( $W_F$ ), по той простой причине, что  $W_F = W_R W_p$  (сравните с [2],  $W_R$ , при этом, является плюс- вектором по плодовитости, а  $W_p$  может выступать как минус- вектор, Рожков, 2005; Рожков, Проняев, 1994).

Возникающий под действием движущей формы отбора сдвиг среднего значения признака в популяции передаётся следующему поколению в виде эффекта отбора, который обычно значительно ниже сдвига, так как большая часть наблюдаемой изменчивости определяется не её генотипической компонентой, а модификационной (паратипической).

Однако отбор повторяется в каждом следующем поколении и следовательно эффект нарастает, достигая постепенно требуемой для оптимального состояния популяции величины. Иногда эффект отбора удаётся рассчитать по формуле

<sup>7</sup> Существует ещё и промежуточная ситуация, Когда один из векторов не настолько мал, чтобы быть поглащённым противоположно направленным, в популяции возникает ситуация одновременного «сосуществования» как движущего, так и стабилизирующего отбора (минимум элиминации смещается в сторону от моды).

$$\Delta \bar{X} = h^2 \Delta \bar{x}, \quad [3]$$

где  $\Delta \bar{x} = \bar{x}' - \bar{x}$ ;  $\bar{x}$ ,  $\bar{x}'$  – сдвиг среднего значения признака и средние значения признака до и после отбора у родителей (P),  $\Delta \bar{X}$  – эффект отбора у потомков ( $F_1$ ),  $h^2$  – наследуемость, являющаяся своего рода «передаточным» коэффициентом родительского признака потомкам ( $P \rightarrow F_1$ )<sup>8</sup>.

Если идёт стабилизирующий отбор, его эффект может выражаться в постепенном закреплении на генетическом уровне в чреде поколений сжатия распределения, а может и не приводить к этому. Здесь ситуация более сложная и мы опускаем её рассмотрение. Тем не менее, в любом случае отбор, происходящий на уровне фенотипов, будет преобразовывать генетический состав популяций. Одни аллельные варианты генов, контролирующие более удачные значения признака, будут накапливаться; другие, связанные с менее удачными значениями – удаляться из популяции (движущий отбор). В иных ситуациях возможно возникновение и сбалансированных состояний, когда аллели сохраняются в популяциях на равновесных частотах в силу преимущества гетерозигот, контролирующих «средний» фенотип (стабилизирующий отбор).

Для элементарных векторов, изображённых на рисунке 12, исходя из того, что математически они представимы как  $W_p = 1 - S_p = a + bx$ , ( $a, b$  – коэффициенты, определяющие положение прямой на координатной плоскости). Очень просто получить следующее выражение для эффекта отбора (Рожков, Проняев, 1994):

$$\Delta \bar{X} = h^2 b \sigma^2 \frac{1}{\bar{W}}, \quad [4]$$

где  $\bar{W}$  – средняя приспособленность (выживаемость –  $W_p$ ) равная  $a + b\bar{x}$ ,  $\sigma^2$  – дисперсия признака в популяции, остальные обозначения те же, что и в [3]).

Результат интуитивно ожидаемый. Эффект отбора пропорционален уровню изменчивости признака в популяции ( $\sigma^2$ ), его наследуемости ( $h^2$ ), интенсивности действия отбора (характеризуемого коэффициентом  $b$  и интенсивности элиминации ( $1/\bar{W}$ )).

Если мы с уровня количественных признаков перейдём на генный уровень, то, по крайней мере, для случая одного локуса и двух аллелей можем получить по существу такое же, как и [4] выражение:

$$\Delta p = b \sigma_p^2 \frac{1}{\bar{W}}. \quad [5]$$

<sup>8</sup> Методы расчета  $h^2$  см., например, у Фальконера (1985).

Здесь  $\Delta p$  – это по-прежнему эффект отбора (изменение частоты аллеля в популяции),  $b$  – коэффициент имеющий тот же смысл, что и выше,  $\sigma_p^2$  – генная дисперсия,  $\bar{W} = a + bp$ , где  $p$  первоначальная (до отбора) частота аллеля в популяции<sup>9</sup>.

Учитывая, что выражение [5] и по форме и по содержанию, точно так же как и [4] описывает действие вектора, мы вправе принять: что для генного уровня действительна та же схема индивидуального отбора (рис. 12). Только, естественно, с учётом дискретности фенотипов/генотипов, т.е. вместо «плавного» распределения – гистограмма отражающая частоты генотипов в популяции и вместо неразрывных »векторных« функций ( $S$ ) – разрывные ступенчатые линии.

Случай со стабилизирующим отбором (рис. 12.4-6; 13.4-6), когда взаимодействуют два противоположно направленных »генетических« вектора, полностью эквивалентен известной ситуации с балансирующим частоты генов отбором (гетерозиготы более приспособлены, чем гомозиготы, в связи с чем в популяции устанавливается устойчивое равновесие частот генов пропорциональное их вкладу в приспособленность – см. любое руководство по популяционной генетике).

Однако далеко не всегда балансирующий отбор соответствует индивидуальному стабилизирующему отбору. Всё это относится лишь к ситуации с дискретными метрическими признаками, которые при умножении их числа или повышении модификационной изменчивости просто переходят в количественные признаки. Другая ситуация, когда различные генотипы контролируют неметрические качественные признаки (например, разные типы окраски и рисунка на наружных покровах животных, именуемых обычно фенами).

Естественно, что здесь никаких векторов нет и не может быть, а есть лишь разнокачественные внутривидовые группы, по которым идёт, по сути дела, групповой отбор. Каждая из групп »помеченная« определённым фенотипом отбирается в соответствии со своей приспособленностью, распределение значений которых по группам может привести (в отношении генов) и к

---

<sup>9</sup>  $\sigma_p^2$  рассчитывается как дисперсия частот генов в гаметах. Гамет два сорта ( $A$  и  $a$ ), в каждой из них частота, например,  $A$ -аллеля может принимать лишь два значения 1 и 0. Отсюда и ведут расчёт дисперсии.  $\sigma_p^2 = pq$ , где  $p$  частота  $A$ , а  $q$  частота  $a$  аллеля в популяции. В генотипах ( $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$ ) у индивидуальных особей частота  $A$ -аллеля (как и альтернативного) принимает три значения 1; 0,5; 0. Обозначив индивидуальную частоту как  $x$ , можем, как и ранее, записать для вектора  $W = a + bx$ , для средней приспособленности  $\bar{W} = a + b\bar{x}$ , где  $x = p$ . В остальном используется стандартный вывод формулы для сдвига частоты генов в популяции под действием отбора (см., например, Ли, 1978; Хедрик, 2003 или любое другое руководство на эту тему).

балансирующему и к движущему отбору и к другим ситуациям известным из популяционной генетики.

Различные варианты группового отбора для количественных признаков (а по-существу и дискретных метрических признаков) изображены в таблице 2.

В принципе эти же схемы применимы и для иллюстрации отбора по фенам, с той лишь поправкой, что фены следует заменить дозой гена. Поясним: при двух аллелях по одному локусу имеется три генотипа ( $AA, Aa, aa$ ). Если им соответствует три фена, то их можно «закодировать» дозой одного из генов принимающей три значения: 2, 1, 0. Далее можно вести рассмотрение в рамках параметрических признаков, т.е. опираясь на схемы группового отбора приведённых в таблице 2 (естественно, распределения в таблице следует, хотя бы мысленно, заменить пиками соответствующими дискретным генным дозам).

В заключении этого раздела отметим, что хотя мы и рассуждали об отборе, используя понятие эффекта отбора, строго говоря, это не одно и то же. Возвращаясь к формуле [3] можем сказать, что отбор в данном случае выражается лишь через сдвиг признака в родительском поколении ( $\Delta \bar{x}$ ), к эффекту же отбора ( $\Delta \bar{X}$ ) примешивается действие других эволюционных факторов – модификационной изменчивости и системы скрещивания (вполне понятно, что на генетическом уровне ( $dp$ ) влияние оказывает лишь фактор скрещивания). Действие этих факторов, как мы уже отмечали, может быть выражено через некий «передаточный» коэффициент  $\Delta \bar{X} = k \Delta \bar{x}$ , который только для частных случаев и, с существенной натяжкой для общих, принимается равным  $h^2$  – величине, определяемой лишь более-менее верно<sup>10</sup>.

Если особи в популяции отличаются не по выживаемости ( $W_p$ ), а по плодовитости ( $W_R$ ) и, следовательно, никакого смещения значений признака в родительском поколении ( $\Delta \bar{x}$ ) реально не происходит, а реализуется только у потомков эффект отбора ( $\Delta \bar{X}$ ), формулу [3] всё же можно применять, используя для этого понятия виртуального сдвига. Для этого следует «забыть», что  $W_R$  – это плодовитость и, используя эту компоненту приспособленности, как виртуальную выживаемость, рассчитать подобный сдвиг, а далее через наследуемость ( $h^2$ ) обычным образом вычислить и эффект отбора. Если плодовитость ( $W_R$ ) и выживаемость ( $W_p$ ) «перепутаны», следует использовать общую приспособленность ( $W_f = W_R W_p$ ), которую так же можно рассчитать по общему числу произведённых потомков<sup>11</sup>. После чего можно вычислить и «полувиртуальный» сдвиг и вполне реальный эффект отбора.

<sup>10</sup> Определение  $h^2$  имеет большое практическое значение, так как позволяет с помощью всё той же формулы [3] прогнозировать результаты селекционной работы в животноводстве и растениеводстве.

<sup>11</sup> Вполне понятно, что и  $W_p$  можно рассчитать не только через элиминацию, но и через число потомков.

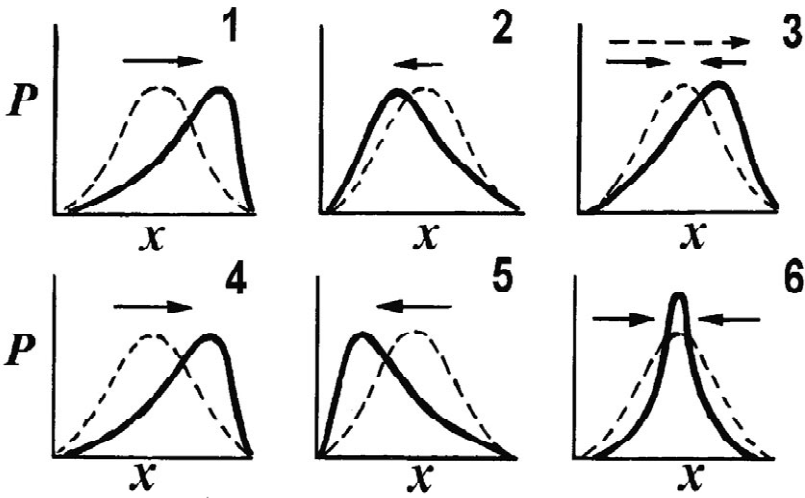


Рис. 13. То же, что и на рисунке 12, но вместо элиминационных кривых изображены кривые распределения признака и их изменения под действием отбора. Ось ординат – частота ( $P$ ), прерывистые кривые – распределения до отбора, сплошные кривые – смещенные распределения после действия каждым из векторов по отдельности (1, 2, 4, 5) и итоговые распределения (3, 6). Остальные обозначения идентичны рис. 12.

### 4.3. Дрейф генов

Во многих случаях дрейф генов (Дубинин, 1931; Ромашов, 1931; Wright, 1931), видимо, представляет собой не менее мощный движущий фактор, чем отбор. Однако, имея дело в основном лишь с нейтральной или близкой к ней изменчивостью, он играет второстепенную роль, так как не может действовать в прогрессивном направлении, а лишь случайным образом изменяет частоты аллелей в малых популяциях приводя, в конечном итоге, к закреплению одних аллельных вариантов и к потере других.

Механизм его действия в своей основе элементарен и фактически сводится к последствиям ошибки выборки.

Вспомним, что для качественных признаков подобная ошибка определяется на основе формулы

$$\sigma = \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}}, \quad [6]$$

где  $p$  – частота одной из альтернатив,  $n$  – общее число наблюдений (величина выборки),  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение, служащее в данном случае мерой ошибки. Сигма показывает нам, на сколько «в среднем» при выборке  $n$  мы отклонимся от генеральной совокупности.



Пусть у нас имеется диплоидная популяция, сохраняющая от поколения к поколению неизменную численность, равную  $N$  особей. Каждая особь продуцирует очень большое число бесполок гамет, так что общее число гамет  $n' \gg 2N$ , где  $2N$  – число гамет, необходимое для того, чтобы число особей (зигот) в следующем поколении вновь сохранилось на уровне  $N$ .

Допустим, что в некотором локусе имеются два аллеля. Частоты, с которыми они встречаются в популяции –  $p$  и, соответственно,  $1 - p$ . Эти частоты по существу и характеризуют генеральную совокупность.

Так как в нашей популяции численность зрелых особей неизменна, то объединиться в зиготы, а потом и дожить до нового периода размножения может только  $2N$  бывших гамет, пребывающих теперь в качестве  $N$  зигот. Эта ситуация равнозначна тому, как если бы мы, решив определить частоты аллелей в популяции, выбрали из  $n'$  гамет, доступных для анализа, только малое их число, равное  $2N$ . В этом случае ошибка выборки определилась бы по формуле [6]. Но точно такой же выбор, по условию рассматриваемой модели, осуществляет и сама природа, снижая численность гамет с  $n'$  до  $n = 2N$ . Следовательно, популяция, дожив до нового периода размножения, совершит «ошибку» в частотах аллелей по сравнению с предыдущим поколением, равную

$$\sigma = \sqrt{\frac{p(1-p)}{2N}}, \quad [7]$$

т.е. частоты аллелей перед новым периодом размножения в среднем уменьшатся или увеличатся (в зависимости от обстоятельств) на величину  $\delta$  и станут равны  $p \pm \sigma$  и  $(1 - p) \pm \sigma$ .

С новым периодом размножения начнётся следующий цикл, во всём подобный предыдущему, но уже с другими, «ошибочными» частотами аллелей. В этом цикле к предыдущей «ошибке» прибавится ещё одна, затем со следующим циклом – ещё, и т.д. До тех пор, пока «дрейфующие» (или, вернее, случайно блуждающие) частоты не станут равными 1 и 0, т.е. не попадут в те точки, для которых «ошибка» равна нулю ( $\sigma = 0$ ).

Отметим, что значение  $\sigma$  будет максимальным при  $P = 1/2$  (случайные сдвиги частот максимальны при средних значениях и минимальны при близких к 0 и 1, см. [6]). А из этого вытекает, что процесс в целом в некотором роде векторизован (от центра к полюсам), если наблюдать за точками, отмечающими значения частот на графике. Иными словами, такие точки будут, беспрестанно флуктуируя от поколения к поколению (в основной своей массе) двигаться так, как будто они притягиваются крайними значениями частот (0 и 1), всё более и более при этом теряя подвижность.

Вполне понятно, что дрейф генов может быть эффективным лишь в популяциях с низкой численностью, так как только в этом случае наша «ошибка» будет велика.

Кроме того, всё это относится только к нейтральной генной изменчивости. Селективно-значимые аллельные гены контролируются в основном другим фактором эволюции – отбором.

Выше под дрейфом генов понимались случайные процессы, происходящие при комбинации гамет в зиготы в малочисленных популяциях, но по существу, к той же категории факторов, что и дрейф, относятся отличающиеся от него лишь деталями ещё два эффекта: 1) эффект «бутылочного горлышка» и 2) эффект (принцип) основателя (Майр, 1947, 1968, 1974).

Первый эффект получил своё название в силу простой аналогии. В том случае, когда условия среды становятся неблагоприятными для составляющих популяцию особей, численность её может сократиться катастрофически до нескольких десятков или даже до нескольких особей. Популяция, как говорят в таких случаях, пройдёт через «бутылочное горлышко». В силу случайных процессов (всё та же ошибка выборки) её генетический состав может измениться при этом кардинальным образом. Если «сжатие» популяции продлится на достаточно большое число поколений, то в результате последующего действия «классического» дрейфа дополнительно произойдёт резкое падение генетической изменчивости, вплоть до почти полной её потери. Дальнейшее повышение численности надолго закрепит новое состояние популяции.

В настоящее время можно предположить, что подобный механизм имел место в прошлом у таких видов, как гепард (O'Brien et al., 1987), снежный баран (Sage, Wolff, 1986), серна (Hartl, et. al., 1986) и у ряда других видов с чрезвычайно низким уровнем генетического полиморфизма.

Второй эффект связан с выселением ограниченного числа мигрантов (несколько особей) из популяции на какую-то не занятую ранее данным видом территорию, где эти особи образуют новую популяцию (это может быть, например, случайный занос особей с материка на незаселённые острова).

Очевидно, что, так как генетически все особи уникальны, наборы аллелей и их частоты по многим генам во вновь возникающей популяции не будут соответствовать исходной. В конце концов, это может стать основой для начала видообразования на новой территории или для микроэволюционного процесса меньшего масштаба.

Процессы, при которых наблюдается эффект основателя (образование новой популяции из ограниченного числа особей прежней популяции), и эффект бутылочного горлышка сходны с процессами, происходящими при дрейфе генов. По существу, их можно рассматривать как особые случаи дрейфа, трактуя последний процесс широко.

#### 4.4. Разделение популяций (изоляция)

Под *разделением* здесь и далее понимается полная изоляция частей первичной популяции, не обменивающихся особями, а также частичная изоля-

ция, сопровождающаяся обменом особями и приводящая лишь к подразделению исходной популяции. В обоих случаях это может быть как географическая, так и иная форма изоляции (размножение различных рас животных и растений в разные сезоны года; рас проходных рыб – в «чётные» и «нечётные» годы; «сожительство» различных группировок животных на одних территориях, но размножение в различных локальных участках; занятие различными расами растений и животных разных биотопов в пределах единого заселённого пространства).

Изоляция – один из важнейших факторов эволюции действие которого создаёт возможность ветвления филогенетического древа и увеличения видового разнообразия.

#### 4.5. Слияние популяций (гибридизация)

Под *слиянием* понимается объединение особей, принадлежащих к различным популяциям, и образование в результате этого новой популяции. Особи могут быть из популяций разного ранга вплоть до видового уровня и выше, когда под слиянием подразумевается, по существу, гибридизация. При слияниях резко повышается генетическое разнообразие в популяциях, что может существенно активизировать эволюционный процесс и в некоторых случаях (при гибридизации) привести к почти «мгновенному» видообразованию (Боркин, Даревский, 1980).

\* \* \*

К рассмотренным пяти основным факторам можно прибавить ещё не менее десятка, значимость которых второстепенна (горизонтальный перенос, последовательность мутаций, система скрещивания, модификационная изменчивость и прочее) – Рожков, 2006.

Однако кроме второстепенных факторов мы «забыли» рассмотреть и ещё один из основных. Это объясняется тем, что в следующей главе посвящённой крайне важной для нас теме генетического полиморфизма «забытый» фактор мы разберём подробно.

## ГЛАВА 5. О генетическом полиморфизме и механизмах поддержания изменчивости

Генетический полиморфизм – основной тип изменчивости с которым имеет дело исследователь, занятый изучением микроэволюционных процессов.

И даже в тех случаях, когда рассматриваются преобразования количественных признаков в ходе отбора, всегда имеется в виду, что за вариабельностью этих признаков стоит полиморфизм контролирующих их генов.

Итак, полиморфные гены, их блоки в составе хромосом и даже иногда различные варианты целых хромосом, встречающиеся в популяциях с частотами выше той, которую можно было бы объяснить мутационным процессом (условно принимается, что эта частота должна быть больше 0,01 – см. гл. 4), придают особям в популяциях наблюдаемое генетическое разнообразие (Ford, 1964). Это разнообразие главным образом и используется на начальных этапах эволюции популяций, пока оно существенно не будет исчерпано и какая-нибудь «счастливая» мутация или же, например, «слияние популяций», приводящие к обогащению генофонда, не дадут новый толчок эволюционному процессу.

Ниже мы попытаемся предельно кратко рассмотреть основные типы полиморфизма, а также ещё более кратко рассказать о механизмах, принимающих участие в его создании.

### 5.1. Основные типы полиморфизма

Число работ по полиморфизму очень велико. Здесь мы приведём несколько примеров, преследуя чисто иллюстративную цель, и упомянем лишь некоторые методы.

Если говорить о полиморфизме, проявляющемся фенотипически на морфологическом уровне, то очевидно, что каких-то особых методов для его выявления не требуется. Необходима лишь наблюдательность и хорошее знание объекта, с которым работаешь. Выявленные в какой-то конкретной популяции дискретные альтернативные вариации признаков обозначаются термином «фен» (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). Уровень «заметности» фенов варьирует очень существенно. Для обнаружения одних достаточно лишь взгляда, тогда как для того, чтобы выявить другие, надо немало потрудиться, так как значительно чаще фены мало заметны, а то и скрыты во внутренних морфологических структурах.

Примеры «заметных фенов»: наличие и отсутствие рогов в некоторых популяциях крупного рогатого скота; наличие – отсутствие рогов у самок северного оленя (*Rangifer tarandus*); отсутствие хвоста, куцехвостость, наличие хвоста у карельской медвежьей лайки и у аборигенных пород лаек Архангельской и Мурманской областей (Войлочников, Войлочникова, 2000).

Примеры «незаметных» фенов: различные неметрические детали в строении черепа многих видов позвоночных (наличие – отсутствие отверстий, гребней и прочего); «поверхностные», но требующие инструментальных методов исследования фены насекомых (характер жилкования крыльев, структура хитинового покрова и прочее).

Пожалуй, наиболее ярко фенетический (морфологический) полиморфизм выражен в окраске насекомых – Ford, 1964.

Нет сомнения, что в большинстве своём фены, как дискретные признаки, отражают на морфологическом уровне изменчивость по полиморфным генам. Однако часть фенов может быть и не детерминирована генетически. Это относится в первую очередь к полимерным (счётным) признакам. К таким, например, как число позвонков и зубов варьирующих у многих позвоночных.

Иногда же не обусловленная генетически дискретная изменчивость может быть связана и с обычными «мономерными» (не счётными, количественными) признаками, являясь следствием значительной дискретности той среды (разнообразие субниш), которую занимает популяция.

Достоверно судить о том, скрываются ли за фенами полиморфные гены, или же мы имеем дело с ненаследуемыми модификациями облика (животных, растений) можно только после того, как проведены скрещивания между носителями различных фенов в искусственных условиях (лаборатории, питомники). К сожалению, чаще всего, в силу ряда причин, это не осуществимо. Тем не менее, вряд ли вызовет какое-либо сомнение, что большинство выявляемых фенов отражают на морфологическом уровне изменчивость по полиморфным генам.

То же самое можно сказать о физиологических и иммунологических фенах – альтернативных реакциях особей на какие-то воздействия. Только многолетние исследования на ограниченном числе видов домашних и лабораторных животных дают здесь положительный результат. Эти исследования не обходятся уже без использования специальных и порой крайне трудоёмких методов. Достаточно вспомнить, что выявление генетически контролируемых антигенов (иммуногенетических фенов) у животных первоначально сопряжено с целой серией разнообразных иммунизаций множества особей, получения от них антисывороток, несущих антитела к искомому антигену, их абсорбцией (очисткой от посторонних антител) и затем уже проведением не менее разнообразных в методическом плане реакций антиген-антитело (реакции агглютинации, преципитации в гелях, преципитации в сочетании с электрофорезом и прочее). Все эти действия ещё более усложняются, когда имеют дело с антигенами гистосовместимости, при изучении которых часто не обойтись без трансплантации и других специальных приёмов. Ко всему прочему, и после того, как иммунологические фены будут выявлены, как правило (но не всегда) для определения генотипов конкретных особей необ-

ходимо произвести семейный анализ, т.е., по крайней мере, получить также и информацию по фенам матерей и отцов этих особей (Иммунологические методы, 1979).

Совершенно очевидно, что для производимых в природе популяционных исследований иммунологические методы далеко не всегда пригодны, так как круг их применения ограничивается очень узким перечнем видов и столь же узким набором доступных для анализа локусов. Здесь более необходимы те методы, которые позволяют проводить массовые анализы и получать однозначные результаты для практически неограниченного числа видов и локусов. К такого рода методам относится электрофорез белков в гелях, позволяющий определять генотипы особей по исследуемому локусу.

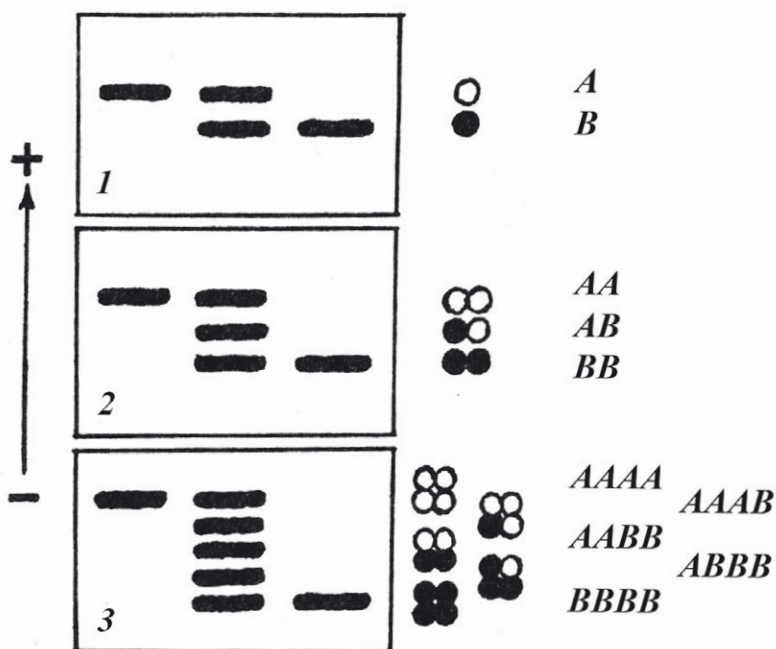
Массовое использование этого метода в популяционных исследованиях началось в пятидесятые годы прошлого века, когда был предложен метод электрофореза в крахмальном геле, а затем, немного позже – электрофорез в полиакриламидном геле (Галь, Медьеша, Верецкей, 1982). Эти новые для тех лет методы позволили значительно улучшить разделение белков, так что стало возможным различать их отдельные аллельные варианты, в большинстве своём незначительно отличающиеся друг от друга по электрофоретической подвижности и, в силу этого, не выявлявшиеся ранее другими более грубыми методами электрофореза. С тех пор с помощью электрофореза было выполнено огромное число работ по генетическому полиморфизму белков.

Общий принцип электрофореза заключается в дифференциации белковых молекул по их зарядам и молекулярным массам.

После электрофореза образцов, которые готовятся из тканей отдельных особей, и окрашивания гелевых блоков красителями, специфичными для тех или иных белков или ферментов, получают фореграммы, условные образцы которых изображены на рисунке 14.

В рассмотренном примере на второй и третьей фореграммах дополнительные фракции для генотипа  $A/B$  появляются за счёт случайной комбинации различных субъединиц ( $A, B$ ) в мультимерной молекуле. Например, для димера это три типа молекул –  $AA$ ,  $AB$  и  $BB$ , в то время как для мономера –  $A$  и  $B$  (это показано на схематических изображениях молекул справа от условно изображённых гелевых блоков – фореграммах). Аллельные варианты белков в гомозиготах ( $A/A$ ,  $B/B$ ) могут быть представлены не одной, как показано на рисунке, а несколькими фракциями. В этом случае, естественно, возрастает и число фракций у гетерозигот ( $A/B$ ).

По подвижности фракций белка на такой фореграмме легко определить, какой набор аллельных генов, контролирующих данный белок, несёт особь, так как аллельные варианты белков (аллозимов, или аллелозимов – аллельных вариантов ферментов) различаются между собой по зарядам, а в некоторых редких случаях – и по молекулярной массе.



Генотипы: *A/A* *A/B* *B/B*

Рис. 14. Примеры молекулярных фенотипов (показаны условные фореграммы-схемы, аналогичные которым могут быть получены после разделения белков в гелях). Представлены три различных генотипа по анализируемому белку – *A/A*, *A/B* и *B/B*. Стрелкой обозначено направление электрофореза (в данном случае – от – к +). 1 – мономерный белок, 2 – димерный, 3 – тетрамерный. Справа от фореграмм условные изображения белковых молекул разной «мерности» и буквенные эквиваленты для мономерных и мультимерных белков (Рожков, Проняев, 1994).

К сожалению только 1/3 замен аминокислотных остатков в белковых молекулах сопряжены со значимыми изменениями их зарядов и, следовательно, могут быть обнаружены в виде отдельных электроморф (аллозимов). 2/3 аллельных вариантов белков остаются не различимыми. Это обстоятельство послужило, в своё время, поводом для поиска методов, основанных на разделении аллозимов не по зарядам, а по другим параметрам, позволяющим хотя бы частично выявить эту скрытую изменчивость.

Основным методом в данном случае являлось изоэлектрофокусирование белков – электрофоретическое разделение белков в гелях по их изоэлектрическим точкам (Галь, Медьеша, Верецкеи, 1982). Во многих случаях, но далеко не всегда, используя этот метод, удавалось открыть различные аллельные варианты белков в системах, считавшихся ранее мономорфными (т.е.

представленными в популяции одним аллельным вариантом), или обнаружить дополнительные варианты в полиморфных системах.

Другой метод, именуемый аффинным электрофорезом, основан на разделении не различимых по зарядам аллозимов по их константам Михаэлиса ( $K_m$ ), характеризующим сродство фермента к субстрату, закреплённому неподвижно в геле. При этом подвижности различных аллозимов относительно друг друга, например,  $A$  и  $B$ , имеющих константы  $K_{m_A}$  и  $K_{m_B}$ , будут практически равны отношению этих констант  $K_{m_A}/K_{m_B}$ , (Рожков, 1983 а, б; Rozhkov, Galimov, 1990). С помощью этого подхода удалось показать, что мономорфные (относительно обычных методов электрофореза) системы в некоторых случаях оказываются на самом деле полиморфными.

Ещё один подход, использовавшийся для выявления скрытой изменчивости, основан на разной термочувствительности аллозимов. Не различимые по электрофоретической подвижности аллозимы могут быть дифференцированы в результате их прогревания при температурах, приводящих к инактивированию одних аллозимных вариантов (и, следовательно, к отсутствию специфической окраски на фермент в геле или в пробирке) и сохранению этой активности у других, термоустойчивых аллозимов (Trippa et al., 1978; Bonhomme, Selander, 1978).

Известны и другие методические подходы выявления скрытых форм изменчивости.

Анализ белков, какие бы хитроумные методы не использовались для выявления «скрытой» в них изменчивости, никогда, тем не менее, не даёт полной информации об изменчивости на генном уровне.

Как известно, генетический код вырожден, т.е. одному и тому же аминокислотному остатку в белковой молекуле могут соответствовать кодоны с разными наборами нуклеотидов. Одно это уже говорит о том, что на уровне генов аллельная изменчивость должна быть выше, чем изменчивость на уровне белков, кодируемых этими генами.

В данном случае не важно, какой из синонимичных кодонов используется в популяции по данному гену в конкретной позиции, а важно то, что все эти кодоны кодируют одну и ту же аминокислоту и, следовательно, структура любого белка будет оставаться абсолютно неизменной при каких угодно вариациях в пределах этих синонимичных кодонов.

Кроме того, нужно учитывать, что гены состоят из чередующихся между собой экзонов и интронов. Только первые сохраняются впоследствии в матричной РНК и передают заключённую в них информацию белкам (трансляция). Вторые же, хотя и транскрибируются вместе с экзонами, входят лишь в состав проматричной РНК, из которой вскоре исключаются (сплайсинг) по мере её перехода вследствие ряда ферментативных процессов (процессинг) в матричную РНК. Доля интронов в гене (по числу пар нуклеотидов) часто значительно превышает долю экзонов. Естественно, эту изменчивость мож-



но обнаружить, лишь непосредственно анализируя сами гены. То же относится к различного рода регуляторным и спейсерным (разделительным) последовательностям, обрамляющим гены, и вообще ко всей прочей ДНК, содержащейся в хромосомах эукариот.

Последняя, составляющая значительную часть от всей ДНК, скорее всего выполняет главным образом «канатную» функцию, скрепляя гены друг с другом в единые группы сцепления (хромосомы). Так как не очень важно из какого материала (нуклеотидных последовательностей) состоят канаты, лишь бы они играли свою простую, но важную механическую роль, материал как количественно, так и качественно может варьировать в широких пределах, например, состоять из различного рода повторов, включать в себя мобильные диспергированные гены (МДГ), проретровирусы.

Всё это несметное количество «канатной» и «генной»<sup>1</sup> ДНК по величине генетического полиморфизма должно на много превышать соответствующую величину определяемую по белкам. Отсюда возникла необходимость перейти от популяционного анализа белков к анализу ДНК. Стремительное развитие молекулярной генетики в 80-х годах прошлого века позволило получить приемлемый метод для такого рода исследований. Основывался он на использовании только что открытых (Arber, 1979) рестриктаз (ферментов, расщепляющих ДНК в участках со строго определённой короткой последовательностью нуклеотидов, специфичной для каждого типа рестриктаз) с последующим электрофоретическим разделением образовавшейся смеси фрагментов ДНК в гелевых пластинах. Используя специальные методы, на которых мы здесь не будем останавливаться (Botstein et al., 1980), после электрофореза можно «проявить» фрагменты, принадлежащие только конкретному гену. В результате обнаружится набор полос, в которых локализуются фрагменты различной длины, расфракционированные по своему размеру.

Если в популяциях имеется полиморфизм по наличию – отсутствию сайтов рестрикции (участков двухцепочной ДНК, расщепляемых рестриктазами), то для разных аллельных вариантов будут выявляться разные наборы фрагментов ДНК с различающимися по подвижности фракциями. Гетерозиготы, естественно, будут характеризоваться их смесью. При этом интерпретация таких фореграмм во многом сходна с интерпретацией электрофореграмм белков. Во всяком случае, в простейшей ситуации общая картина разделения напоминает ту, что изображена на рисунке 14.1. Выявленную таким образом изменчивость именуют полиморфизмом длин рестрикционных фрагментов (ПДРФ; англ. RFLP – restriction fragment length polymorphism).

<sup>1</sup> Судя по результатам расшифровки геномов характерное число генов для беспозвоночных, по-видимому, лежит в пределах 12000 – 20000, для позвоночных 30000 – 40000 (некоторые берут нижнюю границу в 20000), для прокариот число генов на порядок меньше этих цифр (Carroll, 2001).

В тех же случаях, когда на гелевых пластинах выявляют не один ген (локус), а их множество, получают картину внешне сходную с разделением смеси различных белков. Как в том, так и в другом случае, эти картины крайне сложны и обычно не поддаются чёткой и однозначной расшифровке. Однако, мультилокусные картины разделения фрагментов ДНК (фингерпринты ДНК) в отличие от белковых «фингерпринтов» независимы от биохимии и физиологии организмов, «сигнализируют» только о генетике (с поправкой, конечно, на методические погрешности) и могут с успехом использоваться в соответствующих генетических исследованиях.

Некоторые ограничения касаются их применимости при популяционных исследованиях. Однако, при выявлении родства и происхождения они незаменимы, так как абсолютно специфичны для отдельных особей и дают информацию сразу по большому числу крайне полиморфных локусов (Jeffreys et al., 1988; Wright, 1993; Рысков, 1999).

Другой подход, позволяющий анализировать ничтожные количества материала – это выявление полиморфизма ДНК путём применения полимеразной цепной реакции (ПЦР; англ. PCR). Метод основан на использовании пар специфических праймеров (коротких искусственно синтезированных нуклеотидных последовательностей – затравок реакции), комплементарно связывающихся *in vitro* с участками ДНК, расположенными с обоих концов исследуемого гена. После этого фрагмент, «зажатый» между праймерами, амплифицируется («размножается») путём каскадно идущей репликации ДНК) и доводит свою численность до сотен тысяч и более копий (1–2 млн). Полученный таким способом достаточный для анализа материал подвергается впоследствии, если это необходимо, дополнительной обработке рестриктазами, а далее, как обычно – электрофорезу (Saiki et al., 1988; Саики, Тиленстен, Эрлих, 1990), после чего можно выявить тот же ПДРФ.

Введение в эту схему секвенирования (метода определения последовательности нуклеотидов) амплифицированного отрезка ДНК позволяет получить исчерпывающую информацию.

В настоящее время создано множество частных методик позволяющих выявлять различные типы полиморфизма ДНК связанного как с «канатной», так и с «генной» частями генома.

Несмотря на исключительную разрешающую способность ДНК – методов, всё же следует отметить, что самые значительные результаты были получены ранее (50–80 гг. прошлого века) на основе белковых методик.

Именно с помощью их были «сняты сливки» и открыт невероятно огромный уровень генетической изменчивости.

Для измерения уровня генетической изменчивости по электроморфам белков (ферментов) наблюдаемой в популяциях (а также и в других случаях), как правило, применяют два показателя. Это доля гетерозиготных особей и доля полиаллельных (полиморфных) локусов в общем числе всех ис-

следованных локусов (полиморфные + мономорфные). Первый показатель вполне объективен, он увеличивается по мере возрастания в популяции числа аллелей по тому или иному локусу и выравнивания их частот.

Второй показатель несколько субъективен, так как связан отчасти с искусственным введением критериев полиморфности (99 и 95%-й критерии, т.е. в первом случае полиморфным считается локус, в котором частота наиболее распространённого аллеля не превышает 0,99, а во втором – 0,95).

В случае позвоночных, уровень гетерозиготности, в зависимости от класса изменяется от 4% (птицы) до 8% (земноводные), доля полиморфных локусов соответственно от 14% до 35%. У беспозвоночных эти цифры выше.

Появившиеся позднее сводки, в которых обобщены гораздо более обширные данные (Nevo et al., 1984; Ward et al., 1992) значительно уточнили и расширили сведения по полиморфизму, но мало что изменили. В среднем по всем видам уровень гетерозиготности около 7%, а уровень полиморфизма (доля полиморфных локусов) около 30%. Если учесть, что разделение почти всех белков в исследованиях осуществлялось исключительно по зарядам (см. выше), то эти цифры должны относиться только к трети генетически обусловленной белковой изменчивости.

Если же вспомнить о синонимичности генетического кода (см. выше), то вся эта вместе взятая «открытая» и «скрытая» изменчивость на уровне ДНК должна быть ещё в два три раза выше. Так что в действительности все локусы должны быть полиморфны и даже в большинстве своём гетерозиготны. Эти простые рассуждения впоследствии оправдались при исследованиях ДНК лишь частично.

Они оказались вполне верными (по оценкам уровней изменчивости) лишь для мини- и микросателлитов, представляющих собой многократно повторяющиеся копии коротких нуклеотидных последовательностей располагающихся в основном в «канатной» ДНК.

Однако их изменчивость относится к совсем другому типу, нежели изменчивость структурных генов белков. Она связана не с точковыми мутациями, меняющими один нуклеотид на другой (как это в основном имеет место в случае структурных генов) и происходящими с интенсивностью порядка  $10^{-9}$  (Drake, 1991), а с мутациями типа инсерций / делеций (вставок / потерь), возникающих из-за сдвига и неточного спаривания цепей ДНК при репликации и из-за неравного кроссинговера и ведущих к изменению числа копий в последовательности. Эти события происходят гораздо чаще осуществляясь с частотой  $10^{-2} - 10^{-4}$  на локус за поколение (Webet, Wong, 1993).

Тем не менее оценки для мини-, микросателлитов могут иметь значение как определяющие верхний, заведомо недостижимый предел изменчивости для структурных генов.

Известно, что средняя гетерозиготность на локус по микросателлитам у животных равна примерно 60%, (De Woody, Avise, 2000), конечно же со 100% долей полиморфных локусов.<sup>2</sup>

Это и есть верхний предел. Нижний, как мы уже выяснили, равен 7% (см. выше). Границы слишком велики для каких-то определённых суждений. Однако, судя по отдельным работам по ДНК – полиморфизму некоторых структурных генов, в которых дополнительно к электроморфным « белковым » аллелям удаётся обнаружить не более чем несколько новых, не будет большим преувеличением, если мы понизим верхний предел двукратно. Нижний же предел приблизительно двукратно увеличим, взяв за основу средний уровень гетерозиготности у беспозвоночных (см. выше). Таким образом, предположительно полная средняя гетерозиготность в «генной» части ДНК, может составлять где-то от 15 до 30%. Можно предположить так же (учитывая эти цифры, тесную корреляционную связь между уровнем полиморфности и уровнем гетерозиготности и кроме того общеизвестный факт наличия крайне консервативных структурных генов), что и доля полиморфных локусов вряд-ли достигает 100%, но и не ниже 80 – 90 %. К сожалению, из-за ограниченного объёма имеющейся к настоящему времени информации, более определённые и менее субъективные оценки трудно сделать.

Тем не менее, не только сейчас, но и во второй половине XX-го века в «белковую эпоху» было совершенно ясно, что уровни изменчивости (полиморфизма) генов крайне высоки. Это надо было как-то объяснить.

## 5.2. Механизмы поддержания полиморфизма

Ранее (в первые десятилетия становления генетики), когда вывод о высоком уровне полиморфизма не был ещё очевиден и, лишь возможно напрашивался в качестве предположения, предпочитали верить, что полиморфизм генов не столь высок и вполне адекватен изменчивости наблюдаемой на уровне морфологических фенотипов или, к примеру, кариотипов. Тогда и была разработана теория<sup>3</sup>, позволяющая объяснить подобное явление (т.е. очень умеренный полиморфизм) и получены первые натурные и экспериментальные подтверждения.

Основной вывод: полиморфизм результат действия балансирующего частоты генов отбора.

Рассмотрим кратко эту теорию.

---

<sup>2</sup> Этот показатель не используется при анализе высокополиморфной ДНК, по причине своей бессмысленности в подобного рода исследованиях. Его заменяет другой – среднее число аллелей на локус.

<sup>3</sup> Первые разработки по генетической теории отбора были осуществлены Фишером (Fisher, 1930) и Холдейном (Haldane, 1932).

Обозначим частоту аллеля  $A$  в некотором локусе через  $p$  и частоту альтернативного аллеля  $a$  через  $q$ . Тогда, как известно (при условиях случайности скрещиваний между особями, неперекрывающихся во времени поколениях, бесконечно большой величине популяции, отсутствии потоков генов из других популяций, отсутствии мутаций) после скрещивания и объединения гамет в зиготы (помня, что распределение аллелей по гаметам имеет следующий вид:  $p + q = 1$ ) получим распределение частот генотипов соответствующее закону Харди – Вайнберга:

|  |   |                       |
|--|---|-----------------------|
| Аллели   | Генотипы  |                       |
| $A \quad a$  | $AA \quad Aa \quad aa$  |                       |
| $(p + q) \times$                                   | $(p + q) =$   | $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ |
| $\begin{matrix} \text{♂} \\ \text{♀} \end{matrix}$ | $\begin{matrix} \text{♂♀} \\ \text{♂♀} \\ \text{♂♀} \end{matrix}$ | [1]                   |
| Скрещивание  | Итог скрещивания  |                       |

Если в популяции особи несущие различные генотипы различаются, например, по выживаемости, можем охарактеризовать эти генотипы коэффициентами приспособленности изменяющимися от 0 (отсутствие выживших генотипов) до 1 (все генотипы сохраняются и могут быть переданы следующему поколению).

Используя предыдущее распределение [1] можно определить среднюю приспособленность ( $\bar{W}$ ) популяции:

$$\bar{W} = p^2 W_{AA} + 2pqW_{Aa} + q^2W_{aa}, \quad [2]$$

где  $W_{AA}$ ,  $W_{Aa}$ ,  $W_{aa}$  – приспособленности генотипов.

Так как  $W_{AA} \neq W_{Aa} \neq W_{aa}$ , то частоты генотипов меняются в популяции, т.е. идёт отбор. Передаются следующему поколению аллели (а не генотипы), поэтому важнее всего охарактеризовать подобный отбор через изменение частот аллелей.

Формулы [1] и [2] описывают состояние популяции до и после отбора. Воспользовавшись ими, получим для изменения частот аллелей следующие выражения:

$$\Delta p = \frac{pq[p(W_{AA} - W_{Aa}) - q(W_{aa} - W_{Aa})]}{\bar{W}}, \quad [3]$$

$$\Delta q = -\Delta p,$$

где  $\Delta p$  изменение частоты  $A$ - аллеля,  $\Delta q$  –  $a$ -аллеля.

Анализ этих формул на заре развития популяционной генетики сразу же показал, каким образом возможно объяснить поддержание полиморфизма в природных популяциях.

Если гетерозиготы более приспособлены, чем гомозиготы ( $W_{AA} < W_{Aa} > W_{aa}$ ), то из выражения [3], приравниванием  $\Delta p$  к нулю, сразу же получается условие устойчивого равновесия для частот аллелей:

$$\hat{p} = \frac{W_{aa} - W_{Aa}}{(W_{AA} - W_{Aa}) + (W_{aa} - W_{Aa})} \quad [4]$$

$$\hat{q} = 1 - \hat{p},$$

через  $\hat{p}, \hat{q}$  обозначены равновесные значения частот. Как бы ни отклонялись частоты от этих значений под действием подобного отбора в чреде поколений, они неизменно будут стремиться к исходному состоянию. Именно в нём средняя приспособленность [2] популяции достигает максимума.

Обнаружились и факты, подтверждающие теорию (см., например: Дубинин, 1966; Dobzhansky, 1970). В результате чего этот тип отбора, поименованный балансирующим, стал восприниматься, как основной фактор ответственный за полиморфизм.

Впоследствии было предложено ещё два механизма поддержания изменчивости, так же подкреплённых фактическими данными. Один основывался на периодически колеблющемся во времени (сезонно или от поколения к поколению) отборе. Его можно представить, как последовательную смену состояний популяции:  $W_{AA} \geq W_{Aa} > W_{aa}$ ,  $W_{AA} \geq W_{Aa} < W_{aa}$  и т.д.

Частоты аллелей при этом совершают периодические колебания вокруг некоторых устойчивых значений (Тимофеев-Ресовский, Свиричев, 1966)<sup>4</sup>. Другой связан с действием частотнозависимого отбора (Dobzhansky, 1970; Petit, 1974; Левонтин, 1978), когда приспособленности изменяются в зависимости от частоты генотипа: чем больше частота генотипа (точнее контролируемого им фенотипа), тем ниже его приспособленность. Таким образом, в популяции вначале идёт постепенно затухающий движущий отбор в одном направлении  $W_{AA} \geq W_{Aa} > W_{aa}$ , и затем, когда генотип (фенотип) бывший редким станет распространённым, ситуация меняется на обратную  $W_{AA} \geq W_{Aa} < W_{aa}$ .

Далее весь процесс повторяется неограниченно. Примерно так же, как и в предыдущем случае и с примерно таким же результатом – колебаниями частот аллелей вокруг равновесных значений.

Сходство между обоими механизмами не формальное. И в том и в другом случае колеблющееся состояние (на генном уровне) популяции связано с колебаниями средовых условий. Только в первом среда меняется независимо от состояния популяции. В то время, как во втором её изменения обусловлены происходящими под её же воздействием популяционными изменениями, т.е. здесь мы имеем типичную систему с обратной связью.

Такая система общеизвестна – это взаимодействие хищник – жертва, когда, например, жертва с редким фенотипом получает преимущество в переживании.

<sup>4</sup> Поддерживаемый таким путём полиморфизм иногда именуют адаптационным.

Ещё одна система – взаимодействие полов, когда один из них как бы играет роль «среды», а другой «популяции». В результате, в популяции в целом, может быть наведён частотнозависимый половой отбор основанный, например, на предпочтении самками самцов с редким фенотипом.

Обе системы поведенческие. Они основаны на способности хищника, жертвы, половых партнёров (зрительно или с помощью других органов чувств) дифференцировать яркие фенотипы (фены). Так как число таких фенотипов, по понятным причинам ограничено, за ними может скрываться только «штучный» полиморфизм имеющий отношение к ограниченному числу генов (локусов) и отдельным видам. Поэтому частотнозависимый отбор всегда рассматривался лишь как фоновый фактор поддержания изменчивости.

Колеблющийся же по времени отбор, как не трудно показать, можно свести фактически к отбору балансирующему, т.е. к первоначально разобранному механизму. Для этого достаточно генотипы рассмотреть наподобие количественных признаков, применив векторную теорию отбора, т.е. так, как мы это сделали в главе 4.

На рисунке 15 проиллюстрирован этот подход. Здесь на осях абсцисс графиков количественный признак – доза аллеля  $A$ , изменяется от нуля до двух, принимая три значения: 0, 1, 2. На осях ординат – приспособленность. Согласно теории (Рожков, Проняев, 1994) любой тип отбора можно представить, как сочетание разнонаправленных векторов элементарного движущего отбора. В простейшем случае векторы представимы в виде линейных функ-

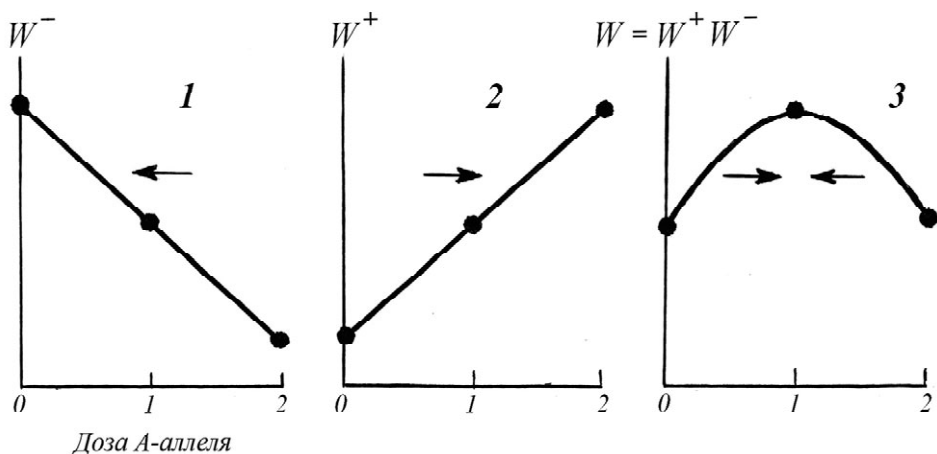


Рис. 15. Векторная модель, объясняющая действие балансирующего частоты аллелей отбора. 1. Действие минус-вектора ( $W^-$ ). 2. Действие плюс-вектора ( $W^+$ ). 3. Совместное действие векторов ( $W = W^+ W^-$ ). Стрелки на графиках указывают направление действия векторов. Точки на кривых соответствуют значениям приспособленности при той или иной дозе аллеля  $A$ .

ций  $W^+$ ,  $W^-$  (рис. 15. 1,2), описывающих действие средовых факторов определяющих минус (рис. 15.1) или плюс (рис. 15.2) отбор.

Итоговый результат совместного действия векторов можно получить перемножением приспособленностей:  $W = W^+ W^-$  – рис. 15.3 (результат можно представить и через коэффициенты элиминации, так как это мы сделали в главе 4 –  $W = 1 - S$ ).

В том случае, если плюс- и минус- действия не очень значительно отличаются по интенсивности, кривая общей приспособленности ( $W$ ) имеет максимум вблизи средних значений признака подвергаемого отбору. В нашем случае это доза аллеля равная единице (рис. 15. 3), т.е. в целом в системе идёт стабилизирующий отбор – преимущественная элиминация крайних вариантов<sup>5</sup>.

Вполне понятно, что на рассматриваемом нами генетическом уровне стабилизирующий отбор представляет собой отбор балансирующий.

Самое главное в данной ситуации, что итоговый результат ( $W = W^+ W^-$ ) не зависит от того, как действуют векторы по времени: одновременно, разновременно или в различной мере перекрываясь.

Всякий раз это будет стабилизирующий (балансирующий) отбор итоговое действие которого (в пределах одного поколения) будет описываться уравнением [3] и соответствующим условием устойчивого равновесия [4]. Разница между одновременным и разновременным действием, как мы уже отмечали выше, будет заключаться только в относительной стабильности частот для первого случая и «дрожании» их вблизи некоторых значений во втором. Однако и в этом втором случае, несмотря на «дрожание», в конце каждого цикла смены направления действия векторов, частоты неизменно будут проходить через точки  $\hat{p}, \hat{q}$  [4].

По этой причине мы и рассматриваем колеблющийся по времени отбор, всего лишь в качестве разновидности балансирующего.

Как только выяснилось истинное положение с изменчивостью (т.е. что она на самом деле имеет гигантские масштабы). Попробовали и эту ситуацию объяснить исходя из тех же старых представлений о балансирующем (поддерживающем частоты аллелей) отборе. Однако теоретики с математическим уклоном быстро продемонстрировали, что такие объяснения абсурдны.

Простой пример<sup>6</sup>.

Если балансирующий отбор действует независимо по  $n$ -локусам, то средняя приспособленность по всем локусам ( $\bar{W}$ ) будет равняться произведению  $n$ -уравнений [2], т.е.

<sup>5</sup> Если векторы существенно отличаются по интенсивности, то в системе наводится движущий отбор второго уровня направленный в сторону действия наиболее мощного вектора (Рожков, Проняев, 1994; Рожков, 2006).

<sup>6</sup> Частично заимствован нами у Хедрика (2003).



$$\overline{W} = \overline{W}_1 \overline{W}_2 \dots \overline{W}_n \quad [5]$$

Приняв, что  $\hat{p} = \hat{q} = 0,5$  по всем локусам, преимущество гетерозигот над гомозиготами всего лишь 2% и таких локусов лишь 1000, из [5] получим, что  $\overline{W}$  приблизительно равно  $4 \cdot 10^{-5}$ .

При такой ничтожной приспособленности популяция сможет сохранить-ся, если каждая выжившая особь оставит после себя  $2,5 \times 10^4$  потомков<sup>7</sup>.

Абсурдность этой величины очевидна, а она отражает лишь компенсацию убыли численности за счёт отбора, так как в расчетах мы не учли безвыборочную элиминацию, приняв для простоты, что приспособленности гетерозигот равны единице.

Левонтин (1978) приводит ещё более «ужасный» пример, конкретизированный им для генома дрозофилы.

Принимая, что по самым низким оценкам гетерозиготность на локус равна 10%, доля полиморфных локусов 30%, считая, что число генов (локусов) у дрозофилы равно 10 000 (по современным оценкам выше), для числа полиморфных локусов белков и ферментов будем иметь 3000. Если эти 3000 локусов, как и в предыдущем примере, влияют независимо на приспособленность, преимущество гетерозигот в каждом локусе равно 10%, то получим  $\overline{W} \cong 10^{-43}$  (эта цифра относится к «белковому» полиморфизму, с учётом «нуклеинового» полиморфизма она могла бы быть увеличена минимум на порядок).

Примерно такие или близкие к ним цифры получают и при использовании теории генетического груза (Haldane, 1957), в своё время давшей толчок к подобного рода рассуждениям<sup>8</sup>.

Начиная с работ Холдейна (Haldane, 1957) теоретики не раз рассчитывали максимально возможное число локусов, по которому еще может идти отбор. Оно равно 10–15 локусам (Ratner et al., 1996).

Несмотря на то, что такие подходы всегда в той или иной мере критиковались (главным образом за то, что нельзя полиморфные локусы рассматривать, как совершенно независимые), они инициировали появление совершенно иной и крайне успешной теории, которая и дала, как тогда казалось исчерпывающее и предельно ясное объяснение наблюдаемого явления. Она могла справиться с любым числом локусов, включая и те, что добавил впоследствии ДНК-полиморфизм.

Для её математического обоснования достаточно было предположить, что «персистирующая» в популяциях молекулярная изменчивость (более 90%

<sup>7</sup> Если численность популяции до отбора –  $N$ , то после отбора она станет  $4 \cdot 10^{-5} N$ . Тогда, чтобы восстановить прежнюю численность выжившие особи должны размножиться в  $1/4 \cdot 10^{-5}$  раз, что равно  $2,5 \cdot 10^4$ .

<sup>8</sup> Эта теория, однако, иногда воспринимается скептически (Расницын, 1989).

или даже более 99%) нейтральна в смысле её влияния на приспособленность и, следовательно, не может быть поддерживаема отбором. Однако легко может быть объяснена чисто случайными процессами закрепления и потери мутаций. Эта теория связана с именами нескольких исследователей, но в наибольшей степени с именем М. Кимуры, проведшим детальную её разработку (Кимура, 1985; Kimura, 1991). Она даёт простую формулу для уровня гетерозиготности в устойчивом состоянии ( $\hat{H}$ ):

$$\hat{H} = 1 - \frac{1}{4N_e\nu + 1}, \quad [6]$$

где  $\nu$  – частота возникновения нейтральных мутаций (характеризует давление этого фактора на популяцию) и  $N_e$  – эффективная численность<sup>9</sup> (характеризует давление дрейфа генов – чем больше  $N_e$ , тем в меньшей степени проявляет себя дрейф). Баланс между действием обоих этих факторов (приобретением мутаций и их распространением и потерей за счёт дрейфа) и приводит к поддержанию того или иного уровня полиморфизма генов (уровня гетерозиготности  $\hat{H}$ ).

Несмотря на своё «совершенство», время от времени, и эта теория подвергается критике. Главное, что вызывает недовольство у популяционистов – это зависимость от величины популяции ( $N_e$ ), которая, чтобы укладывалась в обычно наблюдаемые у «белкового» полиморфизма пределы (0,05–0,20), должна для совершенно различных высших организмов (от беспозвоночных до человека) отличаться не более чем в 4 раза, что, конечно, скорее всего, совершенно не соответствует действительности (Левонтин, 1978). Правда, здесь упускается из вида то, что в данной теории должна учитываться не обычно наблюдаемая «сиюминутная» (в масштабах человеческой жизни) величина популяции, а «усреднённая» за целые эпохи существования тех или иных видов. Такая величина, возможно, действительно для разных видов и не отличается больше, чем вчетверо.

Но есть и другое более сильное возражение: эта теория на сегодняшний день практически непроверяема по той простой причине, что один из основных параметров входящих в уравнение [6] –  $N_e$ , в абсолютном числе случаев не может быть оценён верно. В принципе, «сиюминутные» оценки можно дать и они приводятся постоянно в различных публикациях. Однако, несмотря

<sup>9</sup> В популяционных теориях, как правило, используется не величина популяции ( $N$ ), а её эффективная величина ( $N_e$ ), учитывающая не всех, а только некоторую часть из размножающихся особей.  $N_e$  обычно меньше (и часто значительно меньше)  $N$ . Она зависит от численностей самцов и самок в популяции, от колебания их численностей, от различия особей по репродуктивной способности, от уровня инбридинга в популяции. Подробнее смотрите у Ли (1978) или другие руководства по популяционной генетике.

на свою кажущуюся точность, и здесь точны они лишь для отдельных исключительных случаев. Для остальных же крайне приближительны. «Эпохальная» же  $N_e$ , если когда и определима, то только по порядку величин и, естественно, только из косвенных соображений. Такая вольность даёт возможность «нейтралистам» (так в научном обиходе в 70–80-е годы именовались поклонники теории Кимуры), фактически как угодно подбирать нужное значение  $N_e$  и давать «правильные» оценки изменчивости «подтверждающие» нейтралистский подход. Однако можно попытаться проверить эту теорию и по-другому – сравнив параллельно два типа полиморфизма, например, белковый и микросателлитный. Так как и в том и другом случае известны и уровни гетерозиготности и частоты мутаций, можно из одной группы данных (воспользовавшись [6]) определить  $N_e$  для другой группы и подставив эти значения а [6] определить теоретические значения гетерозиготности. Близость их к фактическим и будет, казалось бы свидетельствовать в пользу нейтралистского подхода. Такие сравнения часто дают положительный результат. Однако и они лишь мнимо подтверждают эту теорию. Так как если представить себе, что уровень гетерозиготности всё-таки, вопреки всему поддерживается отбором, то при определённых условиях, нейтралистская формула [6] и в этом случае по-прежнему будет давать положительные результаты.

Не является подтверждением и значительные различия в уровнях изменчивости в «канатной» и «генной» частях генома в интронах и экзонах, в псевдогенах и генах. «Канаты», интроны, псевдогены ранее объявляли зонами абсолютно нейтральной ДНК. Сейчас же известно, что некоторые интроны всё же содержат необходимые для функции генов последовательности, например рибозимы (катализаторы состоящие не из белка (энзимы) а из РНК), а также разнообразные регуляторные элементы, влияющие на экспрессию генов (сайты связывания транскрипционных факторов, альтернативные промоторы, энхансеры и т.д.). Псевдогены же, хотя и крайне редко, видимо, способны «превращаться» в активные гены.

Прочая же кажущаяся нейтральной ДНК может выполнять всё же определённую функцию: «канатную», функцию сборки в хромосомы и т.д.. Поэтому, по крайней мере, какие-то перестройки в «бесполезной» части генома могут оказаться далеко не нейтральными. Однако они всегда намного более щадящие, чем перестройки идущие в необходимой («смысловой», «генной») части, наполненной генами и разнообразными регуляторными элементами, в которых даже замены отдельных нуклеотидов способны привести к яркому фенотипическому эффекту (отсюда и разница в уровнях полиморфизма в той и другой частях).

Возможно, что и в тех случаях, когда в белковых генах происходят синонимичные замены (не влияющие на структуру белка) они всё же могут быть

различимы функционально, за счёт того, что эффективность вовлечения транспортных РНК в процессы трансляции может зависеть от структуры кодонов (Оно, 1973)

Если перейти непосредственно на уровень белков (ферментов), то обнаружится, что практически всегда между их аллельными вариантами обнаруживаются функциональные различия (иногда не большие, а иногда и очень существенные). То есть значительная часть молекулярной изменчивости (и большая часть белковой) связана или может быть связана с функциональной изменчивостью, а, следовательно, в принципе, может как-то влиять на приспособленность и каким-то образом вести к поддержанию полиморфизма.

Рассуждая так, или примерно так, «закоренелые» селекционисты (антиподы нейтралистов в 70–80-е годы) активно «противились» нейтралистскому объяснению. Однако в теоретическом плане почти ничего не могли противопоставить «железной логике» нейтралистов. Правда в те же годы, что и концепция Кимуры, появились «пороговые модели» позволяющие с селекционистских позиций объяснить многое. Но они казались слишком искусственными<sup>10</sup> и не могли успешно конкурировать с нейтралистским подходом. В конце концов большая часть исследователей склонилась к позиции нейтралистов или заняла промежуточную.

Между тем постепенно накапливались фактические данные, свидетельствующие о действии в природных и контролируемых человеком популяциях отбора по отдельным полиморфным локусам, в которых локализованы гены, контролирующие различные белки (ферменты) и группы крови. Огромная информация была собрана о связи тех или иных аллелей полиморфных локусов с устойчивостью к болезням, о влиянии их на фенотипическое проявление многих признаков (домашние, сельскохозяйственные, лабораторные, культивируемые животные, человек, культурные растения) – Машуров, 1980; Глазко, Созинов, 1993; Алтухов, 2003. Видимо под давлением всех этих фактов вновь, как в былые времена, об отборе некоторые стали говорить, как о ведущем факторе ответственном за эволюцию на популяционном уровне (Артамонова, Махров, 2006).

Попытаемся в связи с этим, хотя бы как-то, объяснить механизм действия отбора по любому числу локусов.

Вновь представим, что мы имеем дело с количественным признаком. Для максимального упрощения будем считать, что изменчивость признака определяется только комбинированием аллелей принадлежащих не сцепленным локусам. Модификационная изменчивость отсутствует. На каждый локус приходится только по два аллеля ( $A$ ,  $a$ ), частоты которых равны. Значение контролируемого генами признака ( $x$ ) изменяется в условных пределах от 0 до 1. Фенотипические эффекты действия аллелей  $A$ ,  $a$  по каждому из локу-

<sup>10</sup> Подробно об этом см. у Левонтина (1978).

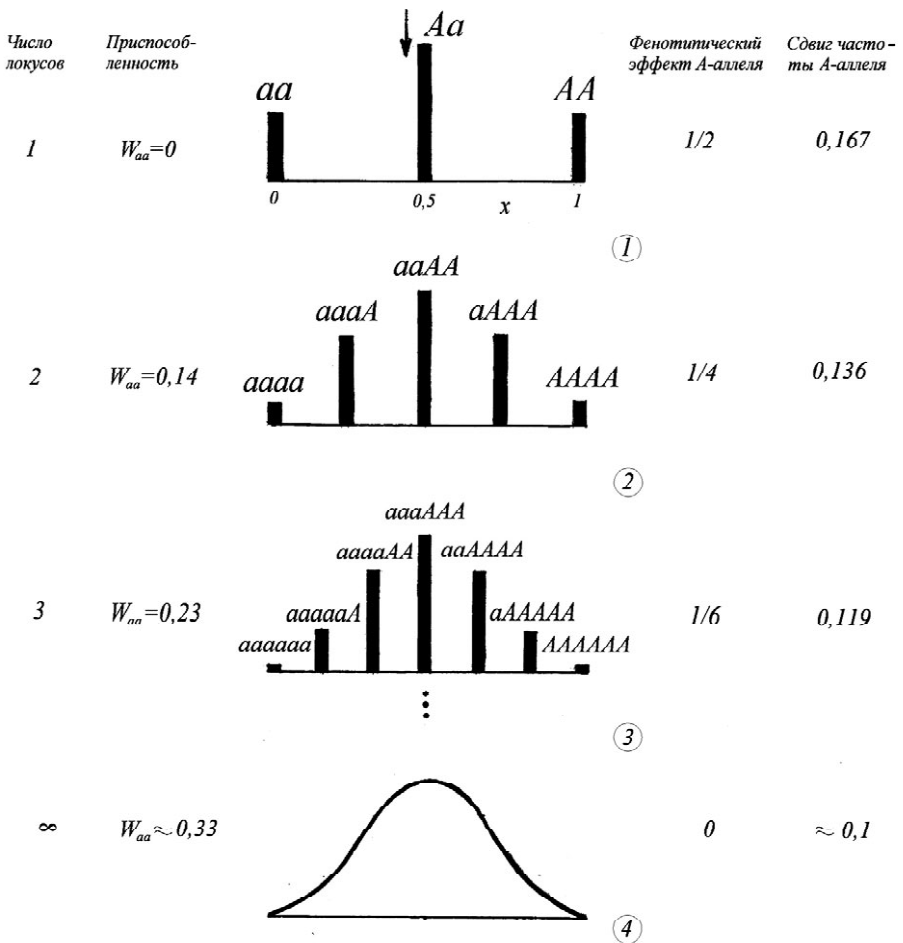


Рис. 16. Модель действия отбора по количественному признаку контролируемому одним (1), двумя (2), тремя (3) и бесконечным числом локусов (4).

сов совершенно однотипны, так что все их можно рассматривать в качестве единой обезличенной совокупности, как это и сделано на рисунке 16.

В случае одного локуса, в зависимости от дозы аллеля *A*, признак принимает три значения: 0; 0,5 и 1 – рис. 16. 1 (т.е. фенотипический эффект наличия одного аллеля *A* равен 0,5). Отбор отсекает левую половину распределения, не затрагивая модальный класс (на всех фрагментах рисунка 16 «место отсечения» отмечено вертикальной стрелкой).

По мере увеличения числа локусов, чтобы сохранялось варьирование признака в заданных пределах (от 0 до 1) фенотипический эффект аллеля *A* по каждому из локусов должен уменьшаться, как  $1/2L$  ( $L$  – число локусов).

На рисунке 5 даны биномиальные распределения для одного, двух, трех и бесконечного числа «обезличенных» локусов, генотипы по которым «выст-

роились» по оси абсцисс в соответствии со своими фенотипическими значениями.

Так как по каждому локусу доза аллеля  $A$  и ему альтернативному ( $a$ ) изменяется вдоль оси линейно (от 0 до 1 для  $A$  и обратно для  $a$ ), то отбор наложенный на эту систему во всех случаях будет приводить к сдвигу частоты аллелей по всем локусам. Если система состоит из одного локуса, этот сдвиг можно рассчитать из формулы [3]. Он равен приблизительно 0,167 для  $A$  ( $\Delta p$ ) и той же величине с обратным знаком для  $a$  ( $\Delta q$ ).

Если система состоит из множества локусов, то  $\Delta p$  будет уменьшаться при увеличении их числа, стремясь к некоторому пределу по мере «разглаживания» распределения при движении к очень большому числу локусов (в пределе к бесконечному). Следует ожидать, что этот «предельный» сдвиг должен лежать где-то в районе 0,1.

Вполне понятно, что всё это уменьшение обусловлено исключительно «маскировкой» перераспределяемых по оси абсцисс «плохих»  $a$ -аллелей «хорошими»  $A$ -аллелями в многолокусных генотипах. Если мы будем наблюдать за одним каким-нибудь локусом, то обнаружим, что за счет «маскировки» приспособленность генотипа  $aa$  нарастает от нуля (когда система состоит из одного локуса) до более 0,3 при бесконечном их числе<sup>11</sup>.

Таким образом, в системе, состоящей из любого числа несцепленных локусов, за счет того, что смешанные генотипы с обезличенными аллелями «выстраиваются» согласно соответствующим им значениям количественного признака, фенотипические эффекты всех локусов (генов) перекрываются. В итоге по каждому локусу в отдельности идет вообще-то тот же отбор, что и по всем локусам вместе.

То есть данная система «антимультпликативна» и в ней не действуют все те кошмары с астрономическими цифрами (характерными для мультипликативных моделей), которые мы описывали выше. По сути дела это своеобразная «аддитивная» модель.

---

<sup>11</sup> Рассчитывается подстановкой  $\Delta q$  и других параметров в [3].

<sup>12</sup> Эта ситуация, как нам кажется, наиболее близка к реальности, так как организм свойственно удерживать варьирование признаков в пределах некоторой нормы. Видимо вне прямой зависимости от числа локусов контролирующих признак. Общую картину могут нарушить редкие события – стрессовые воздействия в период индивидуального развития и приобретения генов с особо мощным эффектом (мутации, гибридизация). Кроме того, полезно помнить, что в действительно гены, принадлежащие разным локусам, не дают равномерного фенотипического эффекта. Одни из них, которых мало, являются главными генами и определяют основной эффект. Другие, которых много, связаны с малым эффектом (Гинзбург, 1984; Фальконер, 1985). Для целей первичного моделирования такие осложнения можно не учитывать.

Заметим, что, так как в модели при любом числе локусов широта варьирования признака не изменяется (всегда варьирует от 0 до 1)<sup>12</sup> фенотипический эффект наличия одного аллеля  $A$  быстро снижается по мере увеличения числа локусов (как  $1/2L$ ). При большом их числе эффект фактически равен нулю. Отсюда добавление или уменьшение некоторого числа локусов и аллелей практически никак не скажется на поведении всей системы. То есть, не замечая фенотипических изменений в системе (при добавлении к ней или удалении от нее) мы можем сделать вывод, что подобные аллели нейтральны, так как не изменяют заметным образом приспособленностей фенотипов.

Итак, движущий отбор, действующий по количественному признаку, по видимому, может сдвигать частоты аллелей по очень большому числу локусов.

Не трудно в рассматриваемую модель ввести и стабилизирующий (балансирующий) отбор, отсекая на рисунке 16.1 не только  $aa$  генотип, но и  $AA$ , и затем проделать те же «арифметические» действия, что и ранее, со все увеличивающимся количеством локусов. Отсюда напрашивается вывод – в популяции будет поддерживаться полиморфизм по любому числу локусов, связанных с количественным признаком.

Казалось бы, такой подход решает проблему поддержания изменчивости за счет отбора. Это тем более кажется правдоподобным, если учесть, что многие локусы могут быть более или менее тесно сцеплены. И даже если какие-то из них не связаны с проявлением количественного признака или же более того – абсолютно нейтральны, «попутным транспортом» (за счет сцепления) они могут быть также задействованы.

К сожалению, теоретики и тут возражают. Модели, в какой-то мере подобные рассмотренной, давно разбирались ими. Кимура (1985) использовал их для теоретического доказательства прямо противоположного. Его вывод: стабилизирующий по количественному признаку отбор не способен поддерживать гены в полиморфном состоянии, а ведет к мономорфизму.

Модели, рассматривавшиеся им и его предшественниками, были сильно формализованы, что в общем-то естественно для математиков. Как обычно в таких случаях окончательный результат был получен только через вывод приближительных уравнений. Это, однако, обычный подход, дающий, как правило, более чем приемлемые результаты. Главное же здесь – принцип построения математических моделей.

Во-первых, в основе его лежит использование величины, отмечающей тот эффект, который оказывает на значение признака замена одного аллеля в локусе на другой, что в нашей модели эквивалентно фенотипическому эффекту наличия одного аллеля  $A$  и что мы фактически не учитываем, так как такой подход (по крайней мере в нашем случае) приводит к «кажущимся», а не «реальным» результатам.

Во-вторых, для получения базового уравнения применяется формула для движущего отбора в гаплоидной популяции – прием искусственный, хотя с формальной стороны и безупречный.

Все это дает нам некоторые основания предполагать, что и здесь может быть мы имеем дело с чем-то «кажущимся».

С другой стороны, наша «запредельно» элементарная модель скорее феноменологического, чем математического характера и неизвестно, что она может дать при более глубоком рассмотрении (не исключен и печальный вывод).

Поэтому мы оставляем вопрос открытым, сохраняя все же веру в то, что фенотипический отбор может и смещать генотипы аллелей по огромному числу локусов и поддерживать полиморфизм.

Однако, поддержание полиморфности генов может осуществляться и не теми путями, которые мы рассмотрели, а совершенно по иному.

Так определенную роль здесь может играть «забытый» нами в предыдущей главе фактор, который мы условно называем экологическим.

Особь в популяциях, конечно же, не относятся индифферентно к окружающей среде. Различаясь по совокупности морфологических признаков, физиологии, генетике они различаются несколько и потребностями. Расселяясь по пространству (что обычно для молодых особей, не приступивших к размножению) они выбирают те условия, которые (в среднем) более полно отвечают их потребностям, т.е. занимают разные субниши (или, если угодно, микросубниши). В итоге такого распределения «по желанию», даже особи значительно уклоняющиеся от типичных для популяции, могут подыскать себе вполне приемлемое место для дальнейшей жизни. Так как при этом объемы субниши будут определять и объемы ее заполнения особями в процессе размножения, наиболее крупные субниши будут воспроизводить наибольшее число соответствующих им генетически (и прочее) особей. Мелкие субниши – малое их число, но также генетически соответствующих. (Напомним, что все это надо представлять как среднюю тенденцию). Если объемы ниш вдруг изменятся (малые станут большими и наоборот), соответственно количественно изменится и состав особей в популяции, и ее генетический состав, и уровень изменчивости (увеличится или уменьшится). В идеальном случае все подобные особи из разных субниш, значительно различаясь между собой, могут совершенно не различаться по приспособленности (как сделавшие адекватный своим характеристикам выбор мест «проживания» и «работы»).

Следовательно, все перемены в генофонде популяции, состоящей из таких особей, будут осуществляться без помощи отбора, а исключительно за счет одной «экологии» и поведения. Вполне понятно, что с помощью этого механизма в принципе может в какой-то мере поддерживаться своеобразный экологический полиморфизм.



Насколько серьезную роль это явление играет в действительности неясно. Реальные популяции далеки от рассмотренной идеализированной картины. Все события в них происходят на фоне постоянно действующего отбора и дрейфа генов. Так что поведение и субнишевый (экологический) фактор могут проявлять в них себя только в «закамуфлированном» и очень сложном для идентификации виде.

Надо отметить, что и без «активного выбора приемлемого места» субнишевый фактор может играть определенную роль в поддержании изменчивости (экологический полиморфизм).

Если расселяется «индифферентное» потомство (например, семена растений, личинки некоторых беспозвоночных), безвыборочно заполняя различные субниши, наиболее успешно переживут в них и дадут наибольшее число потомков те, что в среднем наиболее генетически соответствуют данным условиям. Объемы же субниш определяют, какая доля этих потомков заполнит популяцию в целом.

Таким образом, по-видимому, совместное действие отбора и ограничивающее (или расширяющее) действие субнишевого объема способно (хотя бы ограниченно) влиять на состав генофонда популяции.

Считается, что некоторое генетическое разнообразие вполне может поддерживаться таким путем, по крайней мере, в мире растений.

Рассмотри еще один очень важный механизм, способный осуществлять поддержание изменчивости в популяциях.

Всем, казалось бы ясно, что, если, например, две популяции различаются в какой-то степени друг от друга генетически, то при их последующем слиянии и образовании единой популяции, уровень генетически обусловленной изменчивости резко возрастёт. Однако, как правило, редко кто задумывается над тем, что этот «накачивающий» изменчивость простой механизм может играть значительную роль в поддержании изменчивости.

Хорошо известно, что эволюция на микроэволюционном уровне и отчасти на макроэволюционном (точнее мезоэволюционном) имеет сетчатый характер. Популяции (разного ранга) разделяются, дифференцируются (под действием отбора, дрейфа генов и прочего) вновь сливаются, опять разделяются и т.д. Этот процесс продолжается постоянно. Попробуем оценить, насколько интенсивно при этом идет «накачивание».

Для простейшего случая двух сливающихся в равных пропорциях популяций можно записать<sup>13</sup>:

$$H = 1 - \frac{1}{2}(1 - \bar{h})(1 + s), \quad [7]$$

где  $H$  – уровень гетерозиготности в образовавшейся новой популяции,  $\bar{h}$

<sup>13</sup> Подробно излагаемая ниже теория изложена в двух наших прежних публикациях (Рожков и др., 1992; Рожков, Проняев, 1994).

– средняя для двух исходных популяций гетерозиготность и  $s$  – коэффициент генетического сходства между ними.

Остается подставить в [7] соответствующие значения.  $\bar{h}$  можно взять из известных из литературы сведений (Айала, 1984; Nevo et al., 1984; Ward et al., 1992), а вот  $s$  вроде бы взять неоткуда, так как это не стандартный (не использовавшийся в массовых исследованиях) коэффициент. Однако известно, что  $s \leq r$ , где  $r$  – коэффициент сходства (идентичности) Неи (Nei, 1972), являющийся стандартным и повсеместно применяющимся.

По нему (или по дистанции, полученной на его основе) разными авторами приводятся многочисленные данные, в том числе и усредненные (Айала, 1984). Ориентируясь на эти данные для разных групп организмов и популяций разного ранга (вплоть до макропопуляций – полувидов) и учитывая, что наш коэффициент меньше «нейвского», вполне можно область использования  $s$  заключить в пределы от 0,8 до 0,95.

Для  $\bar{h}$  возьмем среднюю гетерозиготность млекопитающих равную 0,05 (Айала, 1984). Тогда в том случае, если  $s = 0,95$ , после слияния уровень гетерозиготности поднимется до 0,07. Если же коэффициент сходства понизится до 0,90, т.е. сольются популяции более высокого ранга, гетерозиготность возрастет до 0,10, при  $s = 0,8$  (когда в единую группировку сливаются подвиды и полувиды) уровень гетерозиготности поднимется до 0,145. События последнего типа происходят очень редко, но зато и эффект они дают внушительный.

В реальности, конечно же, сливающиеся популяции могут существенно различаться по численности (что сделает подъем гетерозиготности не столь значительным), а слившись, постепенно терять «накаченную» изменчивость вследствие действующего отбора и/или дрейфа. Тем не менее, новые циклы разделения  $\leftrightarrow$  слияния вновь будут «подкачивать» изменчивость, так что следует ожидать установления некоторого баланса между приобретением и потерей. К тому же в этих циклах, конечно же, должны участвовать не две, а гораздо большее число популяций, что в свою очередь усилит «приобретение» изменчивости.

В принципе популяции физически могут и не сливаться, а просто обмениваться особями (как вообще-то это обычно и происходит). В ходе обменов изменчивость будет «подкачиваться» в каждую из популяций непрерывно, т.е. вместо периодического (точнее, аperiodического) повышения  $\leftrightarrow$  снижения изменчивости будет наблюдаться «спокойная», как бы усредненная картина.

По сути дела обмена это те же слияния, но растянутые по времени и идущие одновременно с процессом дифференциации. Отсюда такое состояние популяционных группировок можно также рассматривать как своеобразных ход сетчатой микроэволюции. Таким образом, можно ожидать, что широкоареальные и максимально раздробленные на отдельные группировки виды

(находящиеся вследствие этого в наиболее благоприятных условиях для протекания сетчатой микроэволюции) окажутся в целом более полиморфными, так как лучше будут и сохранять и накапливать изменчивость.

Даже в тех случаях, когда вид малочислен и подвержен сильнейшему действию дрейфа генов (который, как известно, очень быстро может привести к катастрофическому падению уровня гетерозиготности) раздробление крохотной популяции на еще более крохотные субпопуляционные группировки, обменивающиеся время от времени особями, может почти совершенно выправить положение, так как образуется сетчатая микроэволюционная структура с рассмотренным выше «накачивающим» эффектом. В конце XX века эта ситуация была подробно рассмотрена чисто математически (Пасекон, 1981), а затем и проанализирована на компьютерных моделях (Алтухов, Бланк, 1991)<sup>14</sup>.

Заметим, что в основе «накачивающего» эффекта лежит дифференциация популяций, происходящая за счет любого фактора, способного к этому, и в первую очередь отбора и дрейфа. Но это не тот отбор и дрейф, что обсуждались при рассмотрении селекционистских и нейтралистских подходов. Там речь шла о механизмах поддержания изменчивости в единой неподразделенной популяции, в которой полиморфизм мог «существовать» за счет стабилизирующего отбора и/или взаимодействия дрейфа и мутаций. Здесь же речь идет о факторах (в частности движущем отборе), которые подобную популяцию могут довести до полнейшего мономорфизма. И лишь разнонаправленное действие таких факторов в отдельных элементах раздробленной популяции (субпопуляциях) дает прямо противоположный эффект.

Заканчивая рассмотрение механизмов поддержания генетически обусловленной изменчивости, следует признать, что эта столетняя проблема все еще далека от своего окончательного разрешения. Имеющиеся теории либо не доработаны, либо не позволяют сделать однозначных выводов. Тем не менее, по-видимому, бесспорно, что основных поддерживающих изменчивость механизмов три: нейтралистский, селекционистский и механизм «подкачки» изменчивости в подразделенных популяциях. Какой из них более ответственный за наблюдаемое явление? Пока будем считать, что все в равной мере!

### 5.3. Хромосомный полиморфизм

Кроме рассмотренного выше молекулярного полиморфизма особое положение занимает хромосомный полиморфизм, который, по сути дела, относится к качественно иному типу изменчивости.

---

<sup>14</sup> Авторы «компьютерных опытов», к сожалению, интересовало лишь то, как популяция избавляется от пагубного влияния дрейфа. И они это с успехом продемонстрировали – распад популяции на более мелкие группировки с обменов (т.е. образование подразделенной популяции) в значительной степени гасило дрейф.

По существу, это полиморфизм групп сцепления различных неаллельных генов и их положений на хромосомах друг относительно друга, а также кратных различий между особями в числе гомологичных хромосом (анеуплоидия и степень пloidности хромосомного набора, см. ниже).

Рассмотрим очень кратко основные типы изменчивости хромосом и методические подходы, применяемые для их выявления. Интересующиеся могут получить достаточно полную и обширную информацию в специальной литературе (например, можно рекомендовать книги Орлова, 1974; Орлова, Булатовой, 1983; Яковлева, 1985; Макгрегора, Варли, 1986; Смирнова, 1991).

Хромосомный полиморфизм, как правило, изучают на мета-фазных хромосомах. При этом, в зависимости от задач, которые ставит перед собой исследователь, применяют самые разнообразные методы. Обычно используют свежие ткани животных, обладающие высокой митотической активностью, такие, как костный мозг, селезенка, кровь, эмбриональные ткани и ряд других. Из них либо непосредственно готовят препараты, либо ткани предварительно инкубируют в питательных средах от нескольких часов до нескольких дней. Введение колхицина или его аналогов незадолго до фиксации материала (в культуру ткани или непосредственно животному перед взятием материала) блокирует образование веретена и тем самым приостанавливает деление клетки на стадии метафазы. Из этих клеток изготавливают высушенные на предметных стеклах препараты, окрашивают хромосомы специальными красителями и микроскопируют.

Часто оказывается, что простая окраска хромосом не позволяет выявить ряд перестроек, не изменяющих структуру хромосом, а также различить хромосомы с близкой структурой. Тогда прибегают к так называемому дифференциальному окрашиванию, в результате которого хромосома оказывается как бы поперечно исчерченной, разбитой на отдельные чередующиеся темные и светлые зоны. Характер такой исчерченности строго специфичен, что и дает возможность локализовать скрытые перестройки и идентифицировать хромосомы. Известно несколько типов дифференциального окрашивания (С-окраска, G-окраска и др.), каждый из них даёт свой спектр полос.

Обычно хромосомы делят на акроцентрические, когда центромера расположена практически на одном из концов хромосомы, и метацентрические, когда она расположена приблизительно в центре хромосомы. Выделяют также субметацентрические хромосомы со существенно смещенной от центра центромерой.

В возникновении внутривидового хромосомного полиморфизма наиболее существенную роль играют инверсии, деления, дубликации, Робертсоновские транслокации (слияния) и, по всей вероятности, внутривидовые транслокации. Другие типы транслокаций сильно нарушают мейоз и из-за несбалансированности хромосомных наборов могут приводить к повышению эмбриональной смертности.

Такие перестройки, как делеции, уменьшают размеры хромосомы, а дупликации, напротив, увеличивают. Естественно, что те и другие могут поддерживаться в популяциях с полиморфными частотами главным образом в том случае, если они затрагивают не функционально активный хроматин, содержащий, например, жизненно важные гены, а инертную часть хроматина (конститутивный гетерохроматин), где такие гены, как правило, отсутствуют.

По-видимому, наиболее безобидны такие перестройки, как инверсии (поворот сегмента хромосомы на  $180^\circ$  по отношению к прежнему его положению в хромосоме), внутривхромосомные транслокации (обмен хромосомными сегментами в пределах одной хромосомы), робертсоновские транслокации (или робертсоновские слияния – реципрокные транслокации, происходящие между двумя различными акроцентрическими хромосомами в районе их центромер и приводящие к образованию метацентрических хромосом).

С этими перестройками в основном и связан как меж-, так и внутривхромосомный хромосомный полиморфизм. Особенно часто встречаются робертсоновские транслокации (возможно, это объясняется легкостью их обнаружения). На рисунке 17 изображена условная схема возникновения такого полиморфизма. Здесь транслокацией затронуты 1 и 2-я хромосомы. При этом в популяции у разных особей можно наблюдать три возможные комбинации акроцентрических (1 и 2) и метацентрических (1+2) хромосом. На рисунке мы обозначили их по аналогии с генотипами: А/А – транслокаций нет, в наличии только акроцентрики 1 и 2, диплоидное число хромосом равно 12; В/В – имеются только транслоцированные хромосомы 1+2, диплоидный набор равен 10 хромосомам; А/В – в наличии как акроцентрические (1 и 2), так и метацентрические (1+2) хромосомы, что является результатом скрещивания между вариантами А/А и В/В. Число хромосом в этом гибридном кариотипе равно 11. Эта ситуация типична для самых разных видов и популяций, их составляющих.

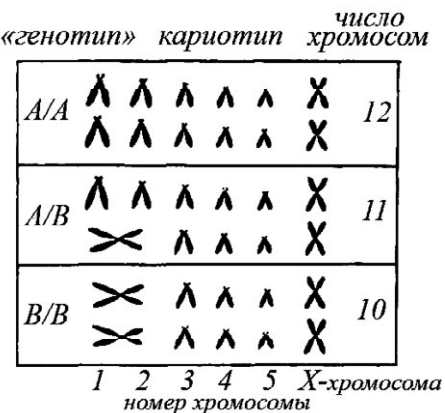


Рис. 17. Пример хромосомных фенов. Изображены кариотипы (метафазные хромосомы) трех условных особей.

Особенно следует подчеркнуть, что накопление в популяциях робертсоновских слияний в сочетании с такими перестройками, как перичентрические инверсии (инверсия сегмента хромосомы с захватом центромеры), внутривхромосомные транслокации, разрывы хромосом по центромерам (робертсоновские разделения), могут приводить к самым значительным изменениям кариотипов в ходе эволюции, касающимся как структуры хромосом, так и их числа.

Схема на рисунке 18 иллюстрирует, каким образом это может происходить. Делеции, дупликации и, в некоторых случаях, другие перестройки в еще большей степени усиливают процесс дифференциации кариотипов. Хромосомный полиморфизм широко распространён в популяциях всех типов. Приведём лишь несколько примеров из великого множества.

Так, у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* число хромосом (аутосом) у разных особей внутри отдельных популяций отличается на 2–5. В то же время, многие популяции хромосомно мономорфны. Колебание числа аутосом в данном случае объясняется слиянием акроцентрических хромосом в метацентрические (робертсоновские транслокации) и обратным процессом – разделением метацентрик по центромерам (Орлов, 1974).

Енотовидные собаки *Nyctereutes procyonides*, обитающие в Японии, отличаются от животных из китайской и финской популяций 16 робертсоновскими перестройками (Мджинен, Куоканен, Вальтонен, 1986).

В разных популяциях белоного хомячка *Peromyscus maniculatus* число двуплечих хромосом варьирует от 16 до 42 (Brandshaw, Hsu, 1972).

У обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* в горном Таджикистане обнаружен «веер» кариотипов с числом хромосом от 31 до 54. При этом различные расы различаются 11–12 робертсоновскими транслокациями (Ляпунова и др., 1984).

Даже популяции человека полиморфны по хромосомным перестройкам. К примеру, у 2–3% мужчин Y-хромосомы несут дублицированные гетерохроматиновые сегменты.

дальнейший распад на более мелкие хромосомы



Рис. 18. Схема, иллюстрирующая возможные пути преобразования структуры хромосом в ходе эволюции.

У некоторых видов насекомых (двукрылые) в клетках слюнных желез содержатся гигантские лентообразные политенные хромосомы – продукт многократных репликаций хромосомных нитей (явление эндополиплоидии). Эти ленты-хромосомы обладают характерной структурой – поперечным чередованием темных и светлых полос (дисков). При этом отдельные гомологичные хромосомы, как правило, настолько тесно соединены между собой (конъюгированы), что между ними нельзя обнаружить границы. Однако при наличии структурных различий между гомологами (гетерозиготность по перестройкам) конъюгация нарушается и образуются либо петли разных типов (если в одном из гомологов имеется инверсия, дупликация, делеция), либо крестообразные фигуры (если произошла транслокация). Тщательный анализ расположения дисков в политенных хромосомах позволяет в принципе обнаружить также и гомозиготы по перестройкам.

Эти особенности политенных хромосом дают возможность относительно просто наблюдать у двукрылых такие обычно трудно выявляемые перестройки, как, например, парацентрические инверсии (инверсии, происходящие в одном плече хромосомы, т.е. без захвата центромеры) и другие.

Инверсионный полиморфизм, обнаруженный на политенных хромосомах – обычное явление в популяциях различных видов дрозофил и некоторых других двукрылых (Дубинин, 1966; Стегний, 1984).

Иногда уровень гетерозиготности по инверсиям может оказаться исключительно высоким. Дубинин с сотрудниками (Дубинин, 1966) показали, что в популяции *D. subobscura*, из района г. Сочи особи почти на 100% были гетерозиготны по инверсии в пятой хромосоме, на 91% – в четвертой, на 45% – в третьей и 66% – во второй хромосоме.

Полиморфизм на основе полиплоидии, т.е. кратного гаплоидному ( $n$ ) изменения числа хромосом ( $3n$  – триплоидия,  $4n$  – тетраплоидия и т.д.) у высших животных наблюдается чрезвычайно редко. То же можно сказать и об анеуплоидии, когда особи либо несут лишнюю хромосому ( $2n + 1$  – трисомии), либо, напротив, у них отсутствует одна из хромосом ( $2n - 1$  – моносомии).

И все же полиморфизм на основе полиплоидии, а точнее, аллополиплоидии – кратного объединения в одном кариотипе хромосом не от одного (аутополиплоидия), а от разных видов – иногда встречается и может быть связан с постоянно идущей гибридизацией между видами, как это, например, происходит в природе у однополых гибридных саламандр комплекса *Ambystoma laterale-jeffersonianum*. Среди выявляемых по морфологическим критериям гибридов преобладают аллотриплоиды и аллотетраплоиды, но, кроме того, выявлены и сексуально зрелые аллопентаплоиды (Lowcock, Murphy, 1991).

Полиморфизм по анеуплоидии возможен в основном по половым хромосомам, изменение числа которых оказывает менее вредное воздействие на

развитие организма, чем изменение числа аутосом (всех прочих хромосом), приводящее, чаще всего, к гибели гамет или эмбрионов. Именно такого рода изменчивость обнаружена у лесного лемминга *Myopus schisticolor* (Козловский, 1985).

Отметим, что практически все перестройки, сохраняющиеся в популяциях на полиморфных частотах (точно так же, как и значительная часть молекулярных аллельных вариантов), по-видимому, не нейтральны для организма. Они могут характеризоваться одновременно как отрицательным проявлением (известно, что даже «безобидные» робертсоновские транслокации способны приводить к некоторому снижению воспроизводительных функций – Яковлев, 1985), так и положительным. Уравновешиваемый отбором баланс между тем и другим, дрейф (случайные процессы) и «пролонгированная» гибридизация видимо, ответственны за поддержание этого типа полиморфизма.



## ЧАСТЬ II. Глобальный популяционный анализ: фенотипический подход

В своё время приступая к работе по исследованию популяций лося мы поставили перед собой задачу масштабного охвата всех популяционных группировок находящихся на территории России. Так как 90% европейского ареала этого вида сосредоточено в нашей стране, привлекая литературные данные можно было бы значительно продвинуться в изучении глобальной популяционной структуры, внутреннего устройства отдельных популяций разного ранга, изучить влияние деятельности человека (главным образом охоты) на группировки и наконец выяснить как и в каком направлении идут микроэволюционные процессы в них на территории Евразии. Понятно, что традиционными методами (экспедиционные выезды, добыча животных, снятие промеров, взвешивание и т.д.) решить поставленную задачу совершенно невозможно, даже при наличии огромного коллектива и при «бесконечном» финансировании. Наш коллектив включал несколько человек, имеющих однако неограниченный доступ к лицензионной информации ежегодно собираемой по всей стране. Тогда один из нас (А.В. Проняев) предложил решить задачу компьютерно, обрабатывая бесчисленное множество лицензий. Традиционно же полученные сведения использовать главным образом в качестве информации контролирующей правильность результатов.

Лицензии являются массовым материалом, охватывающим всю территорию России. При этом в качестве источника информации они применялись давно, что нашло свое отражение в работах ряда авторов (Тимофеева, 1974; Филонов, 1989).

Однако в этих работах лицензионные данные использовались лишь как дополнительный материал по ограниченным территориям и с ограниченным набором параметров, так как в то время, когда проводились большинство из подобных исследований, способы обработки информации не позволяли анализировать значительные объемы материала. Сейчас огромные информационные массивы могут быть обработаны с помощью компьютерной техники, что позволяет подойти вплотную к реализации решений оценки состояния видов на всем ареале их обитания.

Может возникнуть вопрос: насколько объективна информация, содержащаяся в лицензиях? Любой из сведущих в этом вопросе может возразить, что лицензии заполняются на охоте, мягко говоря, не вполне корректно и привести массу объективных тому причин. Поэтому, приступая к анализу информационного материала такого качества, в первую очередь, мы должны убедиться в пригодности использования лицензий в наших целях. Отметим, что, хотя настоящая публикация охватывают только материалы по лосю (*Alces alces L.*) общие методические принципы, разбираемые здесь, могут быть применены и для анализа материалов по другим «лицензируемым» видам.

Специфика лицензионного материала предполагает деление всего хода анализа на два аспекта: биологический (исследование вида) и социальный (исследование действия человеческого фактора). И тот и другой будут освещены нами ниже для населения лося как Европейской, так и Азиатской части России.

## **ГЛАВА 6. Пригодность лицензионной информации для оценки состояния популяций лося**

Для осуществления задач глобального слежения за состоянием популяций необходим материал, охватывающий как можно больше пространственных точек. В настоящее время таким материалом могут служить лицензии, выдаваемые на добычу зверя<sup>1</sup>.

При добыче лося в лицензии заполняются следующие пункты: место добычи – с подразделением вплоть до района на уровне отдельных субъектов Российской Федерации; пол животного; возраст; вес туши; для самок заполняется графа количество зародышей. Кроме того, указывается дата выдачи лицензии и дата добычи зверя (имеются и ряд других пунктов, заполнение которых обязательно, но информация, содержащаяся в них, в большей мере пригодна для социологических исследований в охотничьем хозяйстве, чем для наших целей).

Охота на лося ведется повсеместно, охватывая практически весь ареал вида, поэтому данные лицензий представляют значительный интерес для проведения широкомасштабных исследований, привлекая объемом ежегодного материала и охватом территории. Фактически, это единственный в настоящее время массовый поток информации, характеризующий элементы экологической и фенотипической структуры вида.

Вместе с тем, лицензии как источник информации не получили широкого распространения, как представляется, по двум причинам. Во-первых, поскольку лицензии являются массовым материалом, их обработка, как мы отмечали выше, требует применения компьютеров, которые у нас в стране получили широкое распространение сравнительно недавно. Во-вторых, принято считать, что лицензии заполняются малокомпетентными в вопросах биоло-

---

<sup>1</sup> Для читателей, не увлекающихся охотой на крупного зверя, следует пояснить, что добыча копытных в России, в том числе и лося, ведется по специальным разрешениям – лицензиям. Этот документ дает право на добычу, регламентируя место и сроки. С начала 80-х годов лицензии дифференцируются и по возрасту отстреливаемых животных. Имеются лицензии, разрешающие добычу молодых и отдельно взрослых животных. Кроме того, лицензии до недавнего времени дифференцировались по цели: промысловые – сдача мяса государству, и спортивные. В последние годы промысловые лицензии практически не выдаются и, по существу, вся охота имеет спортивный характер.

гии людьми, безответственно, а, следовательно, не могут представлять собой материал для исследований и мониторинга. Пожалуй, именно вторая причина явилась определяющей в вопросе не использования лицензий. Тем не менее, К.П. Филонов (1983) применял лицензионные данные для характеристики эмбриональной плодовитости; Е.К. Тимофеева (1974) приводит в своей монографии ряд лицензионных параметров, правда с оговорками.

Необходимо обратить внимание на еще один аспект использования информации из лицензий. В настоящее время проблемы рационального использования лося решаются путем анализа динамики численности вида на определенных территориях. При этом оценка состояния численности (плотности) проводится в феврале-марте по данным зимнего маршрутного учета, а квоты изъятия назначаются на октябрь-январь (сезон охоты). Очевидно, что до момента начала охотничьего сезона происходят существенные изменения в перераспределении населения вида и его состава. Лицензии в данном случае могли бы послужить тем недостающим звеном в системе оценки населения непосредственно в период проведения охот на конкретной территории.

На пути использования лицензионной информации стоит процедура оценки ее корректности. Ее можно осуществить путем рассмотрения признанных, общепаразитологических закономерностей на основе данных, полученных из лицензий. Иными словами, подход к оценке корректности можно сформулировать так – проявляются ли хорошо известные популяционно-биологические закономерности в данных, полученных из лицензий.

### **6.1. Особенности «глазомерной» оценки массы в полевых условиях**

Масса туши добытого животного оценивается охотниками «на глаз»<sup>2</sup>. При этом разные охотники проводят измерения массы с различной «степенью точности». Это хорошо видно на кривых распределения построенных для одной и той же выборки, но с последовательно уменьшающимися классовыми интервалами. Так на рисунке 19.1 приведено распределение признака «масса туши» с классовым интервалом 20 кг для животных 1,5 и более лет. Это обычная колоколообразная кривая, которая, в общем, всегда ожидается

---

<sup>2</sup> В действительности, конечно, кое-кто оценивает массу туши путем взвешивания или с помощью мерной ленты, измеряя косую длину туловища лося и обхват груди за лопатками, и затем по справочной таблице (Кнорре, 1961; Язан, 1972) находя массу. Последний метод (и различные его модификации) издавна используется в животноводстве и дает «почти точные» результаты. Однако, подавляющее число охотников (в особенности, в последние годы, после прекращения промысла) все же действует «на глаз», что дает нам основание применять здесь именно это выражение. Тем не менее, не стоит забывать, что подобная глазомерная оценка несколько подправлена инструментальными методами.

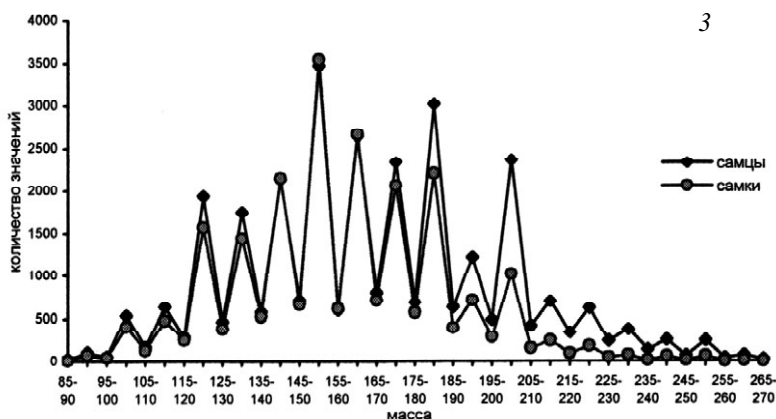
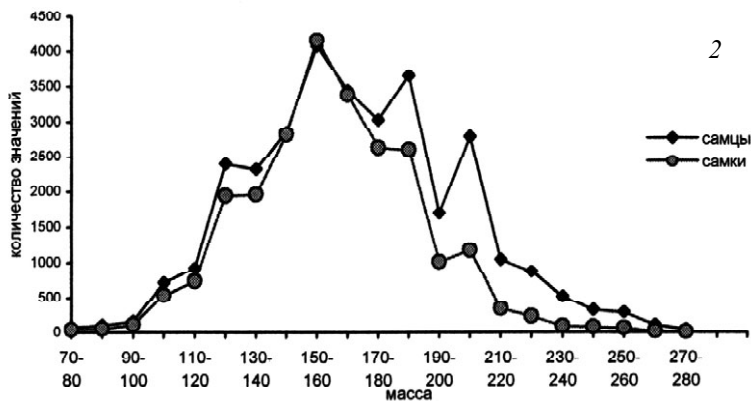
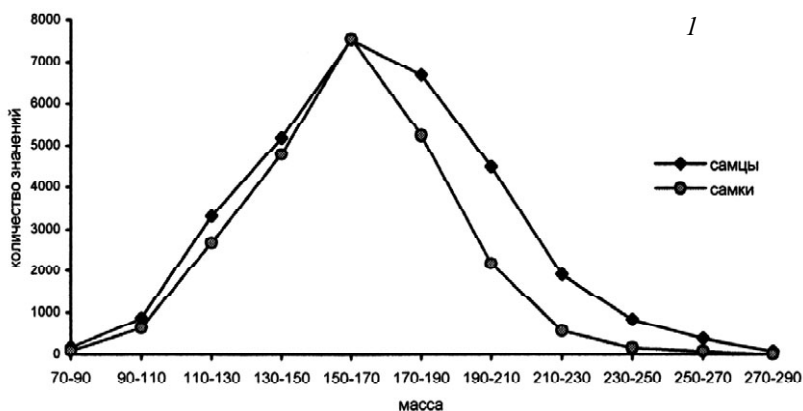


Рис. 19. Распределение значений признака «масса туши» в зависимости от классового интервала у животных в возрасте от 1,5 лет и старше. На оси абсцисс – классы признака. На оси ординат – число особей. 1 – размер классового интервала – 20 кг; 2 – 10 кг; 3 – 5 кг.

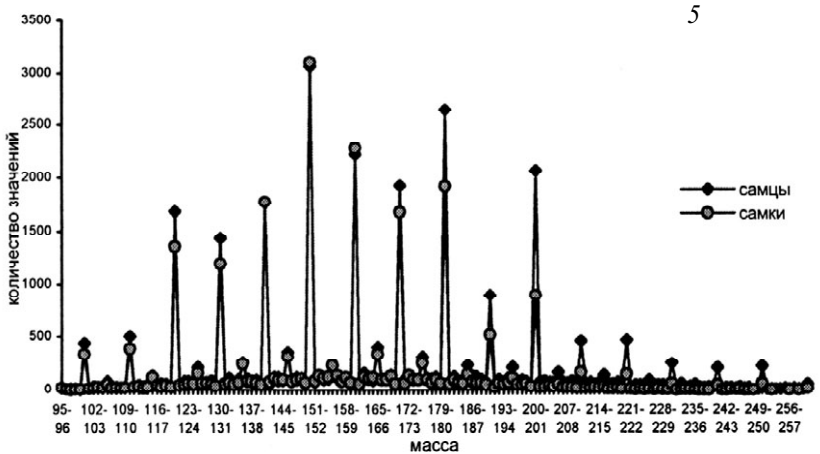
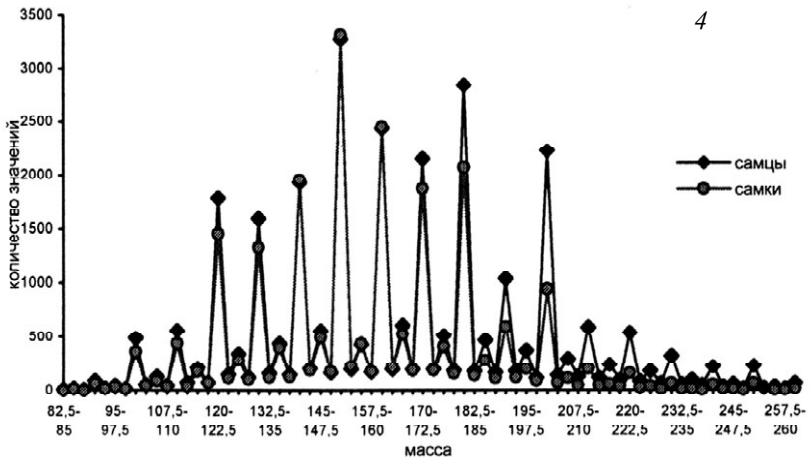


Рис. 19 (окончание). Распределение значений признака «масса туши» в зависимости от классового интервала у животных в возрасте от 1,5 лет и старше. На оси абсцисс – классы признака. На оси ординат – число особей. 4 – размер классового интервала – 2,5 кг; 5 – 1 кг.

в подобных случаях. Однако, при уменьшении классового интервала до 10 кг, выявляются пики, отстоящие друг от друга на «расстоянии» 20–30 кг. Из этих же пиков, при точно тех же значениях масс (пиковые интервалы масс отмечены на рисунке 19.2) состоят и индивидуальные для каждого возраста распределения. (1,5; 2,5; 3,5; 4,5; и т.д.) с той лишь только разницей, что по мере увеличения возраста распределение смещается вправо за счет увеличения «тяжелых» пиков и уменьшения или сведения к нулю «легких». Простейшее объяснение заключается в следующем.

Значительная часть охотников «измеряет» массу с «точностью» примерно до 25 кг., что и служит причиной концентрации масс в своего рода особых пиковых точках.

Уменьшим интервал ещё значительней, до 5 кг. При этом возникнет новый ряд пиков с периодичностью в 10 кг (рис. 19.3). Следовательно, имеют так же охотники, «измеряющие» массу с «точностью» до 10 кг.

Дальнейшее уменьшение интервала до 2,5 кг приводит к появлению пиков с периодичностью в 5 кг (на рис.19.4. 10-килограммовые пики «маскируют» половину 5-килограммовых, накладываясь на них через каждые 10 кг). Выбирая размер класса, равный 1 кг, можем обнаружить ничтожную долю охотников, определяющую вес до 2,5 кг (2–3 кг) (чуть заметные пики в промежутках между 5- и 10-килограммовыми – рис. 19.5), а так же крайне мало-численную группу охотников, пытающихся «измерить» массу с точностью до 1 кг (рис. 19.5).

Все эти «измерители», образующие пять групп, встречаются приблизительно со следующей частотой (определено по соотношению длин пиков):

|   |               |    |            |     |   |
|---|---------------|----|------------|-----|---|
| класс «точности»,<br>кг                           | 25<br>(20-30) | 10 | 5<br>(2–3) | 2,5 | 1 |
| % встречаемости<br>с данным классом<br>«точности» | 23            | 65 | 8          | 2   | 2 |

Как видим, большинство охотников для измерения массы пользуются шкалой с делением в 10 кг. Почти в три раза меньше охотников, которые используют более крупную шкалу и совсем немного таких, которые пользуются более мелкой шкалой.

Аналогичный результат мы можем получить, если будем последовательно производить уменьшение длины классового интервала и в случае сегментов (рис. 20).

Здесь, однако, обнаруживаются не пять групп «измерителей» как в первом случае, а только четыре. Необходимое повышение «класса точности» при измерении значительно меньших по массе животных решается путем «ликвидации» группы измерителей, пользующихся самой неточной шкалой (класс «точности» 25 кг).<sup>3</sup>

Остальные все группы с классами «точности» 10, 5, 2,5, 1 кг сохраняются. Их приблизительные доли в общей совокупности следующие:

<sup>3</sup> Вполне вероятно, что подобные «измерители» в небольшом числе всё же присутствуют, но мы их не выявляем данным методом.

|  |    |    |     |   |
|--|----|----|-----|---|
| класс «точности»,<br>кг                        | 10 | 5  | 2,5 | 1 |
| % встречаемости<br>с данным классом «точности» | 66 | 21 | 8   | 5 |

Таким образом, и здесь абсолютное большинство охотников использует шкалу в 10 кг (66%) и значительно меньшее число более мелкие шкалы (от 1 до 5 кг).

Естественно, приравнять к «классам точности» используемые (сознательно или бессознательно) охотниками шкалы можно лишь с очень большой на-

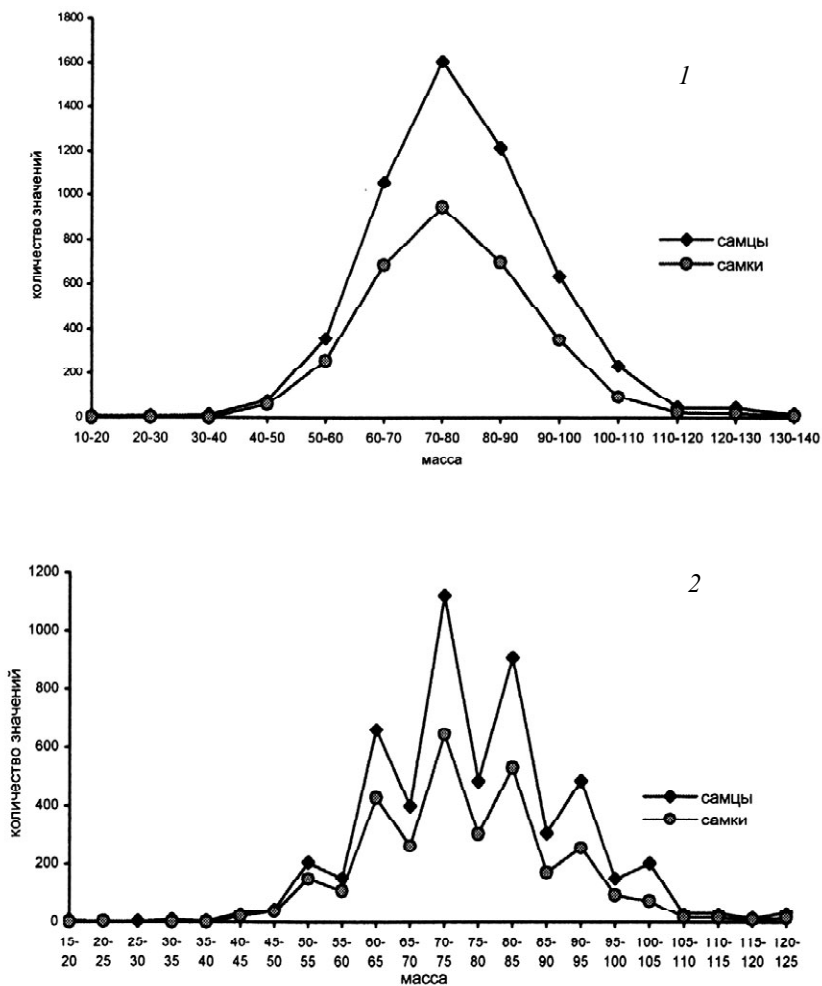


Рис. 20. Распределение значений признака «масса туши» в зависимости от классового интервала у секолеток. На оси абсцисс – классы признака. На оси ординат – число особей. 1 – размер классового интервала 10 кг; 2 – 5 кг.

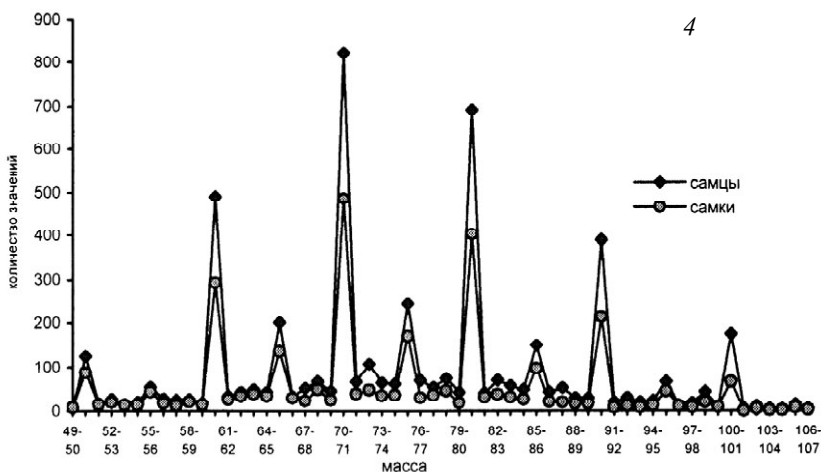
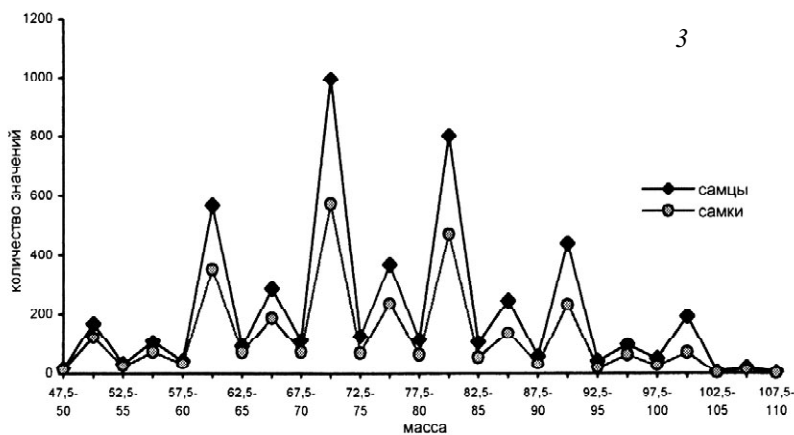


Рис. 20 (окончание). Распределения значений признака «масса туши» в зависимости от классового интервала у сеголеток. На оси абсцисс – классы признака. На оси ординат – число особей. 3 – размер классового интервала 2,5 кг; 4 – 1 кг.

тяжкой, поэтому слово «точность» мы и ставим в кавычки, так как и при 25-килограммовой шкале и при однокилограммовой ошибка измерений очень высока. Но она, несомненно, убывает с уменьшением размера шкалы.

В совокупности, ошибка любого измерения, производимого с помощью прибора или на глаз, складывается из двух компонент: ошибка измерителя (и/или измерительного прибора) и ошибка, вносимая установленным классом точности. Любая из подобных ошибок, если только она не систематическая, может быть легко «ликвидирована» при вычислении средних, если



используются значительные объемы выборок (закон больших чисел). В нашем случае, выборки столь велики (в минимуме, как правило – многие сотни измерений, в максимуме – десятки тысяч), что можно быть спокойным в отношении усредняемых величин, несмотря на то, что индивидуальные величины могут быть далеки от истины.<sup>4</sup>

Таким образом, при лицензионном анализе мы можем использовать (и будем использовать впредь) только усредненные значения, и не в коем случае – индивидуальные.

Что же касается ошибки выборки, то расчет ее (ни тогда, когда выборки малы, ни тем более, когда они велики) не имеет никакого смысла, так как эта теория верна лишь в случаях, когда ошибки измерений ничтожны (теоретически равны нулю). При глазомерных же оценках они слишком значительны. Поэтому далее мы будем указывать только объемы выборок, которые также дают возможность сориентироваться относительно достоверности.<sup>5</sup>

## 6.2. Определение возраста при глазомерной оценке

Зададимся теперь следующим вопросом: на сколько верно определяется возраст при глазомерной оценке (т.е., определение возраста по габитусу добытого животного).

Естественно, что индивидуальные оценки возраста, как и индивидуальные оценки массы, грешат большими ошибками. Однако, не стоит забывать, что возраст определяется приблизительно и по состоянию зубной системы.

---

<sup>4</sup> В расчетах нами использовались только реальные цифры, укладывающиеся в пределы «нормального» распределения. Все, заведомо абсурдные записи (типа: масса туши сеголетка – 200 кг и т.п.) отбрасывались. Однако, надо отметить что, ввиду крайней малочисленности, абсурдные массы практически не изменяют значения рассчитанных средних; что мы неоднократно проверяли.

<sup>5</sup> Коэффициент вариации массы при выполнении «точных» измерений (с помощью весов) известен: он колеблется обычно между 5 и 10 %. Коэффициент вариации при глазомерных оценках, как это следует из наших данных, возрастает всего лишь двукратно. Если воспользоваться стандартной процедурой расчета ошибки средней, то не трудно показать, что столь же (двукратно) должны возрастать и объемы выборок, чтобы глазомерная оценка по точности сравнялась с инструментальной. Так как в последнем случае нижний предел выборки, которому «еще можно верить», составляет 50 особей (минимум – 25-30 – Яблоков, 1966), то «глазомерная» выборка должна содержать не менее 100 особей (или, как крайность, 50-60). Насколько верны эти рассуждения, предоставляем судить профессиональным статистикам. Однако, как мы продемонстрируем в дальнейшем, столь небольшие выборки (полученные с территорий, где добыча лосей незначительна) действительно вполне сносно «работают».

Так, хорошо известно, что смена одних и тех же зубов происходит у различных индивидуумов в разном возрасте<sup>6</sup>.

Поэтому, определение возраста по смене зубов всегда производится с некоторой ошибкой. Более того, хорошо известно, что в отдельных случаях встречаются взрослые животные с недоразвитой зубной системой (в своей практике подобные случаи мы отмечали для сайгака – Проняев, Рожков, 1988).

У отдельных пород домашних животных та или иная степень недоразвития зубной системы – обычное явление.

Крайний вариант: изменчивость зубной системы у египетской собаки. Общее число зубов у различных индивидуумов этой породы колеблется от нескольких единиц до нескольких десятков (средняя норма для собаки – 42 – Корневен, Лесбр, 1929; Ильин, 1992 (1932)).

Еще более проблематично определение возраста по стертости зубов. Значительные ошибки здесь неминуемы, так как «снашиваемость» зубной системы зависит, с одной стороны, от состава кормов, степени засоренности пищи минеральными частицами, плотности зубной ткани (различной у разных индивидуумов), с другой – от субъективной оценки степени «снашиваемости», т.е., всё от той же оценки на глаз<sup>7</sup>.

Считается, что наиболее совершенный способ определения возраста – по слоистым структурам в цементе зубов (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 1988; 2007). При массовых исследованиях в полевых условиях этот метод, однако, не применим, но его можно использовать для более точного определения возраста в относительно небольших выборках для проверки правильности определения возраста выполненного другими методами<sup>8</sup>. По нашим данным, более трети животных (сайгак) имеют признаки износа зубов, не соответствующие возрасту, установленному по слоистым структурам (Груздев, Проняев, 1994).

Там, где условия обитания более однородны и популяции генетически более консолидированы, уровень несовпадения может быть меньше.<sup>9</sup>

---

<sup>6</sup> Это характерно для многих видов млекопитающих, не исключая и человека. Причем еще в 30 годах показано, что разнообразие в сроках смены зубов в равной мере обусловлено как воздействием среды, так и влиянием генотипа (см., например, работу Лихтенштейна и Басиной, 1936).

<sup>7</sup> Подробно методика определения возраста лося по смене зубов и их стертости изложена в книге Херувимова (1969), и статье Кнорре и Шубина (1959). См. также Приложение 2.

<sup>8</sup> Совершенно точно определить возраст и по слоистым структурам не удаётся (Клевезаль, 2007).

<sup>9</sup> Для тех же сайгаков из популяции острова Барса-Кельмес (Аральское море), произошедшей от трех десятков особей, несовпадение оценок по износу зубов с истинным возрастом, установленным с помощью мечения, составило 15% (Соколов, Рашек, 1961).

В условиях с прямо противоположными характеристиками, несоответствие, напротив, может нарастать.

Итак, определение возраста по стертости зубов дает лишь приблизительную оценку. Поэтому использование этого метода для оценки правильности определения возраста по габитусу животного вряд ли имеет большой смысл. Тем не менее, на практике такую оценку часто производят и все обнаруженные несовпадения относят на счет грубости определения «по внешнему виду».

В свое время мы специально проводили такое сравнение для северных оленей острова Врангеля. У 1,5-летних животных, когда возраст, с одной стороны, определяется по развитию зубной системы, с другой – по габитусу, несущему ювенильные черты, совпадение оценок колеблется от 64 до 70%. У более старших возрастов, когда для определения используют стертость, а ювенильные черты «во внешнем виде» исчезают, уровень совпадающих оценок значительно снижается, колеблясь в пределах 30–33%. Те же 30% совпадений возраста «по габитусу» и «по стертости» обычно выявляется и у лося. Зная эти цифры, можно приблизительно прикинуть совпадение габитусной оценки с истинным возрастом.<sup>10</sup> Принимая, что по стертости возраст определяется правильно на 60–70% (Клевезаль, 1988; Груздев, Проняев, 1997), получим для точности габитусной оценки 40–55%.

Эта величина совпадений вполне достаточна при работе со средними величинами, расчет которых производится на основе множества индивидуальных значений, пусть даже и не совсем точно определенных. То есть, здесь, как и в случае с массой, «закон больших чисел» обязан приводить к правильному результату при многочисленности анализируемых данных.

Однако, имеется и еще один «подводный камень». Дело в том, что габитусный возраст может быть несколько смещен относительно возраста, определенного по стертости и развитию зубной системы, т.е. в обоих случаях могут использоваться несколько отличающиеся шкалы. По-видимому, это действительно имеет место. Часто животным при габитусной оценке припи-

---

<sup>10</sup> При расчетах мы исходили из того, что вероятность совпадения двух методов равна произведению вероятностей совпадений каждого из этих методов с истинным возрастом.

<sup>11</sup> Смещение возникает следующим образом. Первый возраст (0,5) глазомерно определяется абсолютно точно, но уже второй (1,5) может быть определен только ориентировочно и легко путается со следующим возрастом (2,5). В результате, возрастной класс «1,5 лет» оказывается состоящим не только из 1,5-леток, но и из некоторого числа 2,5-леток, т.е. возрастное распределение смещается в сторону более младших возрастов. не исключено, что для животных, возраст которых превышает 10 лет, подобное смещение еще больше.

сывается более молодой возраст (смещение на 1 год).<sup>11</sup> То есть, «ошибка» относительно возраста по зубам асимметрична. Такая систематическая ошибка приводит к снижению процента совпадения двух методов, но не изменяет общий характер кривых роста и других возрастных зависимостей.<sup>12</sup>

Отметим, что использование габитусного возраста позволяет получать в целом правильные результаты, в чем, например, убеждает получение классических кривых роста не только на основе «зубного» или какого-либо другого, более точного метода определения возраста, но и на основе «габитусного» – лицензионного возраста (см. следующий раздел). Тем не менее, всегда надо иметь в виду, с каким способом определения возраста мы имеем дело, чтобы не допустить ошибок там, где используются разные методы (в Приложении 3 рассматриваются дополнительные замечания к определению массы и возраста).

### 6.3. Возрастная изменчивость признака «масса туши»

В качестве еще одного факта пригодности лицензий для популяционного анализа рассмотрим возрастную изменчивость массы туши животных. Учитывая географическую изменчивость признака, необходим сравнительный анализ лицензионных данных и данных натурных исследований (выполненных инструментальными методами) из одного района.

В таблице 3 воспроизведены наиболее полные данные из монографии Ю.П. Язана (1972) по вятским (Кировская область) и печорским (Республика Коми) лесам и данные, полученные из лицензий по тем же регионам.

Из таблицы 3 следует, что как для самцов, так и для самок, по обоим массивам данных выявляются аналогичные тенденции возрастных изменений массы туши. При этом значения лицензионных и натурных данных в отдельных возрастных группах достаточно хорошо совпадают друг с другом. Здесь следует учитывать небольшие объемы выборок, а также то, что натурные данные были собраны, более чем на тридцать лет раньше (50–60 годы) лицензионных и, кроме того, на ограниченных территориях, а также тот факт, что при глазомерной оценке возраста имеет место некоторое его занижение (см. раздел 6.2).

По Кировской области приводим график (рис. 21), дополнительно иллюстрирующий совпадение глазомерных оценок, проводимых охотниками, и инструментальных оценок, выполненных Язаном (1972). Разница средних значений масс либо колеблется в пределах ошибок средних (данные Язана), либо близки к этим пределам.

---

<sup>12</sup> Так как эти зависимости реализуются идентично в чуть меньшей или чуть большей возрастной шкале.

Таблица 3. Возрастная изменчивость массы туши лосей Кировской области и Республики Коми по данным Ю.П. Язана (1972) и лицензиям (за 1991–1997 гг.)

| Кировская область      |                   |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
|------------------------|-------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| Источник               | Возраст (лет)     |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
|                        | 0,5               | 1,5                  | 2,5                  | 3,5                  | 4,5 –<br>5,5         | 6,5 –<br>7,5         | 8,5 –<br>9,5         | 10 и<br>старше       |
| <b>с а м ц ы</b>       |                   |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
| Лицензии               | 74,69<br>1175     | 128,73<br>902        | 154,20<br>1309       | 171,28<br>870        | 193,08<br>833        | 209,38<br>212        | 221,52<br>25         | 205,00<br>4          |
| Данные<br>Ю.П.Язана    | 80<br>74-95<br>8  | 128<br>117-137<br>12 | 151<br>130-176<br>4  | 177<br>145-210<br>8  | 187<br>160-220<br>9  | 216<br>180-258<br>5  | 245<br>224-267<br>2  | 257<br>176-351<br>4  |
| <b>с а м к и</b>       |                   |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
| Лицензии               | 74,25<br>751      | 128,98<br>780        | 149,95<br>1448       | 162,05<br>945        | 174,03<br>563        | 181,69<br>55         | 186,67<br>6          | 210,00<br>3          |
| Данные<br>Ю.П.Язана    | 77<br>66-87<br>3  | 121<br>102-142<br>5  | 144<br>130-155<br>9  | 162<br>116-180<br>10 | 173<br>141-255<br>9  | 209<br>168-324<br>9  | 180<br>155-200<br>5  | 185<br>160-203<br>4  |
| <b>Республика Коми</b> |                   |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
| <b>с а м ц ы</b>       |                   |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
| Лицензии               | 78,32<br>50       | 116,63<br>107        | 146,21<br>274        | 169,05<br>304        | 198,72<br>282        | 228,08<br>63         | 233,50<br>12         | 200,00<br>3          |
| Данные<br>Ю.П.Язана    | 75<br>37-81<br>25 | 126<br>94-156<br>42  | 160<br>110-218<br>46 | 183<br>148-252<br>39 | 196<br>160-225<br>66 | 203<br>173-247<br>48 | 213<br>175-284<br>38 | 219<br>131-259<br>46 |
| <b>с а м к и</b>       |                   |                      |                      |                      |                      |                      |                      |                      |
| Лицензии               | 77,59<br>32       | 115,29<br>28         | 143,66<br>141        | 165,86<br>167        | 185,43<br>142        | 205,48<br>33         | 228,57<br>7          | 240,00<br>1          |
| Данные<br>Ю.П.Язана    | 74<br>56-80<br>29 | 126<br>56-148<br>37  | 156<br>115-179<br>40 | 181<br>143-225<br>57 | 193<br>100-236<br>88 | 203<br>164-245<br>91 | 194<br>160-246<br>82 | 193<br>134-242<br>30 |

Примечание. В графе «Лицензии» первый ряд цифр – усредненные весовые данные, второй – величина выборки; в графе «Данные Ю.П. Язана» первый ряд – усредненные весовые данные, второй – лимиты, третий – величина выборки.

#### 6.4. Половой диморфизм по признаку «масса туши»

В том случае, если заполнение лицензий относительно пола добытого животного происходит в большинстве случаев верно, то при их анализе должен обнаруживаться половой диморфизм в массе туши – известное явление для лося и многих других млекопитающих.

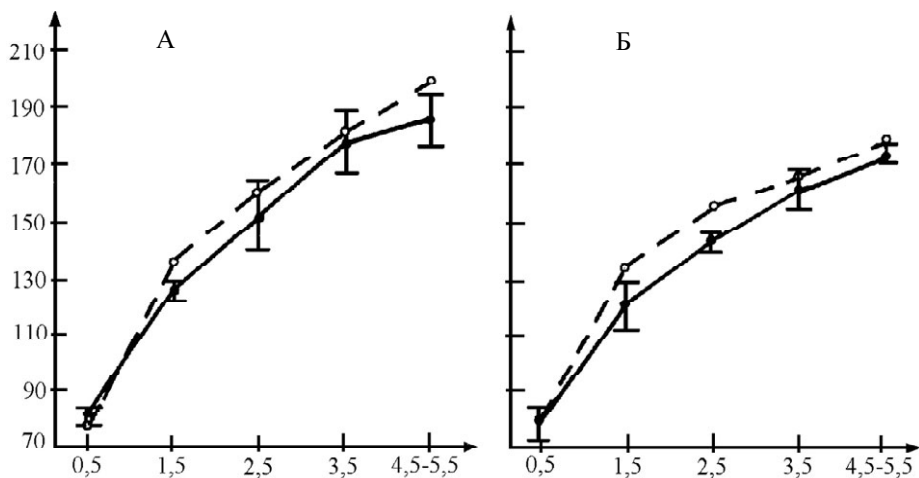


Рис. 21. Возрастная изменчивость массы туши лосей Кировской области. По вертикали – значения признака «масса туши» (кг); по горизонтали – возраст животных. А – данные по самцам; Б – по самкам. На обоих фрагментах: сплошная линия – данные Язана (1972); прерывистая – данные, полученные из лицензий. Точками обозначены средние значения признака. Тонкие вертикальные линии – ошибка средней.

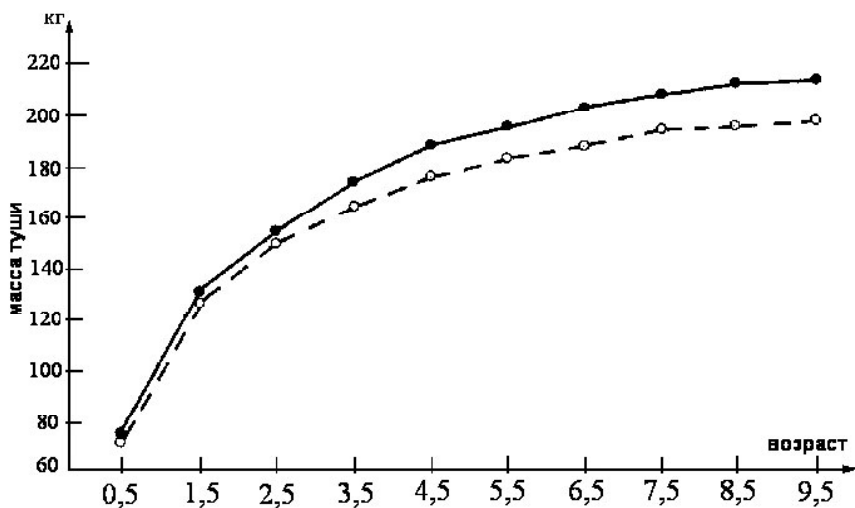


Рис. 22. Половой диморфизм по признаку «масса туши». Европейская часть РФ (1987-1998 гг.,  $n = 78560$ ). По оси ординат – значения признака «масса туши», по оси абсцисс – возраст животных. Сплошная линия – данные по самцам; прерывистая – по самкам.

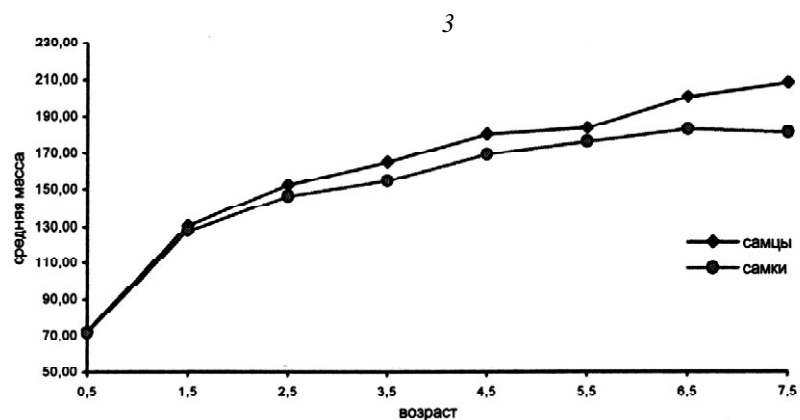
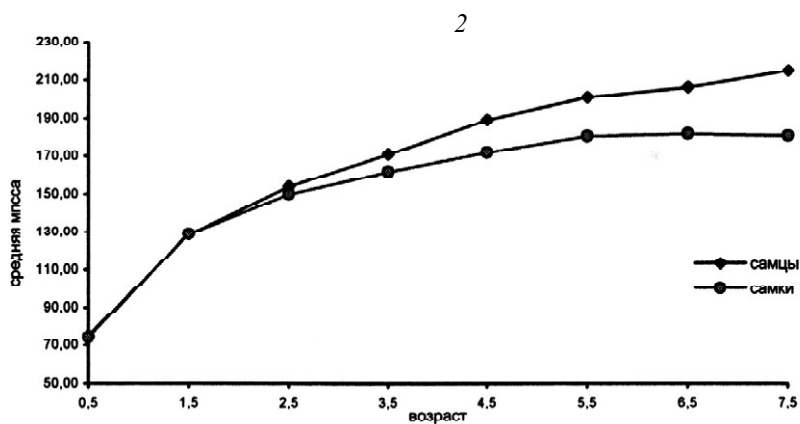
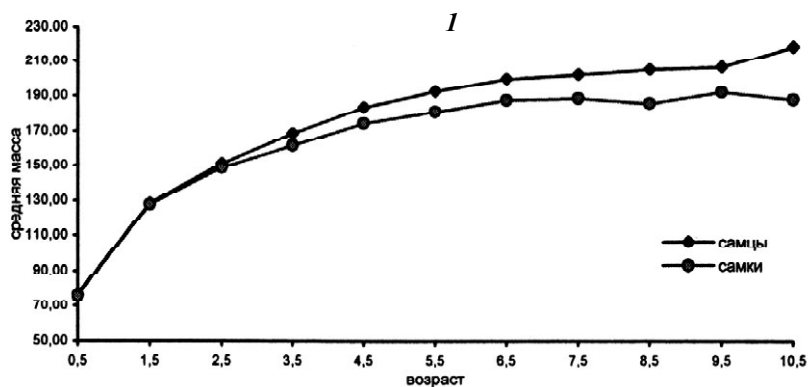


Рис. 23. Половой диморфизм по признаку «масса туши» для отдельных регионов и областей (1987-1998 гг.). 1. Тайга и смешанный лес Европейской части РФ ( $n = 64186$ ). 2. Кировская область ( $n = 9878$ ). 3. Пермская область ( $n = 5069$ )

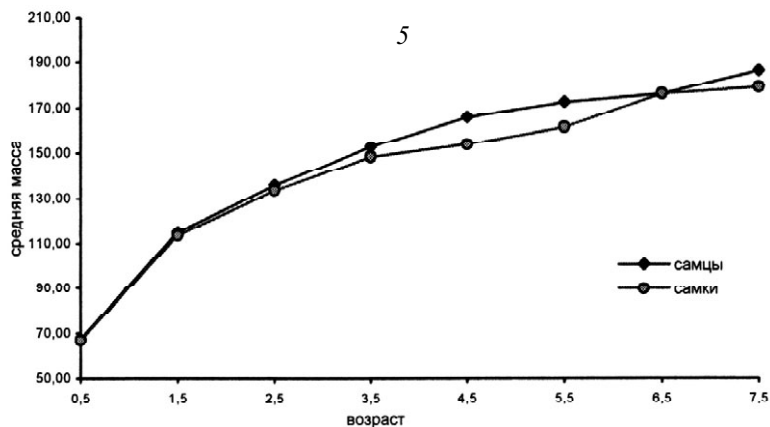
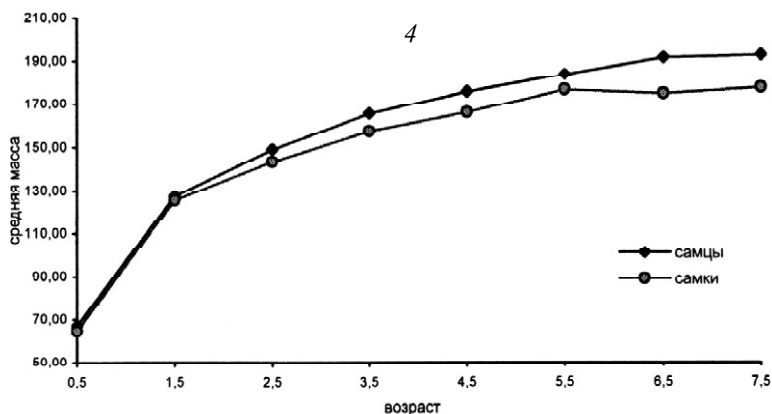


Рис. 23 (окончание). Половой диморфизм по признаку «масса туши» для отдельных регионов и областей (1987–1998 гг.). 4. Ярославская область ( $n = 15228$ ). 5. Московская область ( $n = 9879$ ).

Согласно литературным данным, половые различия в размерах у лося проявляются в 1,5-, 2,5-летнем возрасте, то есть к моменту полового созревания, когда и самцы, и самки потенциально, а в некоторых частях ареала и фактически, начинают участвовать в размножении (Херувимов, 1969; Филонов, 1983; 1993). Обратимся к имеющимся данным по массе туш самцов и самок, зафиксированных в лицензиях (рис. 22). Для построения этого графика использованы данные более, чем из 78 тысяч лицензий от добытых на европейской территории лосей.

Как следует из рисунка, с возрастом отмечается устойчивый рост различий между массой туш самцов и самок. При этом масса туши самца оказывается устойчиво выше массы самок.



Тот же характер различий выявляется и для отдельных регионов и областей (некоторые примеры представлены на рис. 23).

Очевидно, что данный факт служит существенным аргументом в доказательстве пригодности лицензий в качестве источника информации.

### 6.5. Логарифмическая зависимость массы от возраста

Для кривых роста любых видов животных характерны логарифмические зависимости. Такие зависимости воспроизводятся и в случае обработки лицензионных данных (рис.21–23). Это лишний раз подтверждает правильность (при условии массового анализа и использовании средних величин) определения массы и возраста.

### 6.6. Различие по массе между стельными и яловыми самками

Как известно, стельные и яловые самки различаются по массе: в среднем, стельные несколько тяжелее яловых. Та же закономерность выявляется и при использовании лицензионных данных. В таблице 4 приведены относительные различия между стельными и яловыми самками по массе туши для северной тайги, хвойно-широколиственных (подтаёжных) лесов и всей остальной территории Европейской части РФ.

Таблица 4. Относительные различия между стельными и яловыми самками для Европейской части РФ (1987–1998 гг.)

| Возраст      | Север          | Юг             |
|--------------|----------------|----------------|
| 1,5          | 0,0688<br>965  | 0,0310<br>1506 |
| 2,5          | 0,0249<br>2024 | 0,0286<br>627  |
| 3,5          | 0,0086<br>1673 | 0,0145<br>1064 |
| 4,5          | 0,0081<br>1135 | 0,0037<br>704  |
| 5,5          | 0,0394<br>405  | -              |
| 6,5 и старше | 0,1016<br>326  | -              |

Примечание. Относительные различия в массе вычислялись следующим образом: разность масс между стельными и яловыми делилась на среднее между ними. В правом нижнем углу в таблице указана величина выборки. Использовались только данные за январь месяц (см. раздел 6.9).

### 6.7. Сезонная изменчивость признака «масса туши»

На рисунках 21–23 представлены «кривые роста», построенные по точкам, взятым в один и тот же сезон года (ноябрь–декабрь). То есть в данном случае они отражают только изменение «зимней» массы по годам и не дают необходимой детализации по сезонам.

Натурный анализ по сезонам года был выполнен Е.П. Кнорре (1961). Им установлено, что «всесезонная» кривая увеличения массы в первый год жизни носит ступенчатый характер, а в последующие годы принимает все более резко выраженный зубчатый характер (верхняя кривая на рисунке 24). Вызвано это тем, что максимальной массы животные достигают в начале сентября. Затем наблюдается быстрое падение массы и в конце апреля отмечаются минимальные ее значения. При этом годовая амплитуда сезонных изменений массы взрослых лосей достигает 80 кг и более, что составляет около 20% (плюс-минус 5%) от максимальной (сентябрьской) массы тела.<sup>13</sup>

Лицензионные данные позволяют провести анализ, аналогичный выполненному Кнорре. При этом с октября по январь мы использовали непосредственные «замеры» лицензионной массы (на рис. 24 обозначены сплошными линиями) и далее на их основе строили линейные аппроксимации до точек «ломки» кривых роста по Кнорре (на рис. 24 обозначены прерывистыми линиями).

<sup>13</sup> Подобные «зубчатые» кривые выявлены различными исследователями и для некоторых других видов копытных. По-видимому, различия между сезонной динамикой взрослых и сеголеток можно объяснить, исходя из следующей «энергетической» гипотезы. Количество корма, которое должно потребить животное для поддержания энергетического баланса, пропорционально его массе. Молодняк при этом потребляет примерно в два раза меньше, чем взрослые и, соответственно, при необходимости может в два раза меньше времени тратить на кормление. В зимний период, когда качество корма резко падает (доля клетчатки зимой в веточном корме существенно выше, чем в период вегетации), за счет временного запаса молодняк способен компенсировать меньшую энергоёмкость корма большим временем кормления. Вполне понятно, что у взрослых животных возможности для такой компенсации ограничены. Причем, чем больше масса взрослой особи, тем меньше эти возможности. Судя по данным Кнорре (1961), именно это и наблюдается в действительности. Если снять значения масс с приводимой им кривой возрастных и сезонных изменений веса лося-самца на протяжении 8 лет, то обнаружим, что зимний сброс массы нарастает постепенно: у 0,5-летки сброс равен нулю; у 1,5-летки, приблизительно, 7%; у 2,5–3,5-летки 16–18%; у животного, находящегося в более старшем возрасте, около 20%; у 7,5-летки – приблизительно 25%.

<sup>14</sup> Разница в массе между натурными данными и нашими обусловлена тем, что Кнорре использовал живую массу; мы же, по понятным причинам – массу туши (точнее убойную массу лося), которая по данным Язана (1972), составляет 50–55% от первого показателя, а согласно справочнику Трофимова (1997) около 51%.

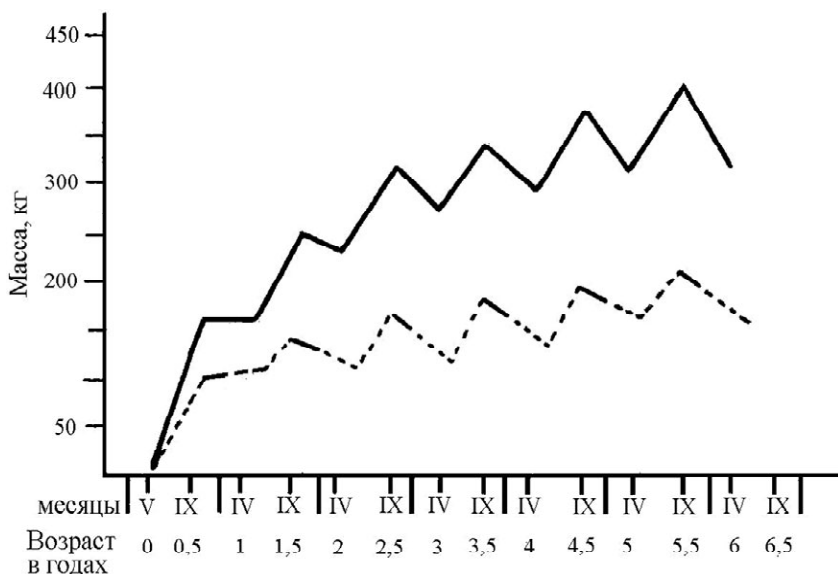


Рис. 24. Возрастные и сезонные изменения массы лося. Верхняя кривая – данные Кнорре (1961), изменения живой массы лося-самца на протяжении ряда лет. Нижняя кривая – лицензионные данные, масса туши, лоси-самцы ( $n = 1816$ ), Псковская обл., 1988 г.

Результаты одного из множества анализов приведены на рисунке 24 (нижняя кривая).<sup>14</sup> На графике представлена кривая, характеризующая динамику лицензионной массы для Псковской области в 1988 г. Для других областей центральной полосы, за более чем десятилетний период наблюдений (1982–1998), результаты аналогичны. Они полностью соответствуют натурным данным Кнорре, то есть вылавливают, то же ежегодное (зимне-весеннее) 20% падение массы. Более того, при лицензионном анализе выявляется и дополнительная информация: сезонные «зубцы» и «ступени» выражены существеннее у самцов, чем у самок, то есть самцы более реактивны на изменение условий среды (таблица 5).<sup>3</sup> Эти характерные межполовые различия по сезонной динамике массы неоднократно выявлялись у других видов копытных (см., например, Друри, Митюшев, 1963). Подобные результаты свидетельствуют не только об объективности массового лицензионного материала, но и о достаточно высокой чувствительности, позволяющей при больших выборках (1–3 тысячи значений) выявлять нюансы изменчивости даже на небольших временных отрезках.

<sup>14</sup> Некоторое расхождение между данными Кнорре (1961) и представленными в таблице 5 (например, наблюдаемое за осенне-зимний период небольшое увеличение веса у сеголеток), найдет свое объяснение в главе 12.

Таблица 5. Относительное изменение массы туши с октября по январь для Европейской части РФ (1987–1998 гг.)

| Возраст      | Самцы   | Самки   |
|--------------|---------|---------|
| 0,5          | 0,0132  | 0,0121  |
| 1,5          | -0,0508 | -0,0342 |
| 2,5          | -0,0404 | -0,0129 |
| 3,5          | -0,0499 | -0,0178 |
| 4,5          | -0,0558 | -0,0185 |
| 5,5          | -0,0560 | -0,0203 |
| 6,5 и старше | -0,0753 | -0,0528 |

Примечание. Относительное изменение массы рассчитывалось следующим образом: из январской массы вычиталась октябрьская, полученная разность делилась на среднюю октябрьской и январской массы.

### 6.8. Величина варьирования признака «масса туши»

Обратимся еще к одному популяционно-биологическому феномену, который выявляется при анализе лицензий – изменчивости величины коэффициента вариации массы туши.<sup>1</sup>

В таблице 6 приводится возрастная динамика коэффициента вариации у животных, добытых на Европейской части РФ в 1987–1998 годах с октября по январь включительно.

Высокие значения коэффициента вариации у сеголеток существенно снижаются при переходе к более старшим возрастам. Причем, изменчивость самок по всем возрастным группам несколько ниже изменчивости самцов. Подобное поведение параметра известно для большинства природных популяций (Яблоков, 1966) и объясняется главным образом тем, что молодняк, хотя и относится к конкретной возрастной группе (сеголетки, 1,5-летки), в действительности представлен особями различного возраста из-за растянутости отела на два месяца. То есть, например, в октябре, несмотря на то, что средний возраст сеголеток около 6 месяцев, он колеблется для отдель-

<sup>16</sup> Как мы уже отмечали в сноске 5 к разделу 6.1, значения коэффициентов вариации при глазомерной оценке массы примерно в два раза выше, чем значения, полученные по результатам взвешивания. Объясняется это тем, что величина ошибки измерений не нулевая. Эта ошибка приплюсовывается к собственной изменчивости объекта. Однако, общий характер динамики показателя ( $Cv$ ) от этой прибавки не меняется.

ных особей от 5 до 7 месяцев. В результате и возникает дополнительная прибавка в изменчивости массы за счет подобных возрастных колебаний.

С возрастом прибавка изменчивости за счет различий в сроках отела быстро снижается.<sup>17</sup>

Конечно, существуют и другие (второстепенные) причины такого поведения коэффициента вариации. Это, во-первых, отбор, действующий всегда в популяциях и приводящий к постепенному понижению изменчивости. Во-вторых, различия в темпах постнатального развития (генетически обусловленные и определяемые средой), наиболее ярко выраженные у самых молодых особей. Существуют и другие (третьестепенные) причины. «Неожиданна» прибавка изменчивости в старшей возрастной группе (табл. 6).<sup>18</sup>

Четко выявляется и сезонная динамика изменчивости (табл. 7). Снижение коэффициента вариации от максимальных значений у сеголеток в октябре до минимальных значений в январе. У средневозрастных животных наблюдается та же тенденция, но выраженная лишь у самцов. Подобные зависимости неоднократно отмечались ранее у млекопитающих (Яблоков, 1966).

Таблица 6. Возрастная динамика коэффициента вариации ( $Cv\%$ ) массы туши. Европейская часть РФ (1987–1998 гг.)

| Возраст      | Самцы         | Самки         |
|--------------|---------------|---------------|
| 0,5          | 25,07 (9390)  | 24,61 (4715)  |
| 1,5          | 17,54 (9260)  | 16,85 (4985)  |
| 2,5          | 15,96 (15792) | 14,31 (14799) |
| 3,5          | 14,93 (11432) | 13,35 (11284) |
| 4,5          | 14,95 (9349)  | 14,13 (7063)  |
| 5,5          | 15,06 (4720)  | 13,87 (2270)  |
| 6,5 и старше | 16,07 (5542)  | 16,05 (1681)  |

Примечание. В скобках – величина выборки.

<sup>17</sup> В грубом приближении эта прибавка пропорциональна частному от деления длительности периода отела на средний возраст (для октябрьских сеголеток – 2 месяца, деленные на 6 месяцев; для 1,5-леток – 2 месяца, деленные на 18 месяцев и т.д.). В итоге для «частного от деления» получим такой ряд, отражающий динамику прибавки:

возраст:                    0,5                    1,5                    2,5                    3,5                    4,5  
«частное от деления»: 0,334                0,111                0,067                0,048                0,037 и т.д.

<sup>18</sup> Простейшее «объяснение»: группа «6,5 и старше» сборная, а потому здесь к внутривозрастной изменчивости массы примешивается еще и межвозрастная. В результате, изменчивость в целом существенно возрастает. Однако это не так. Коэффициенты вариации по каждому возрасту рассчитывались нами отдельно, а потом усреднялись, т.е. межвозрастной прибавки не было. То же относится и к группам «1,5–5,5», «6,5 и старше» таблицы 7.

Таблица 7. Изменчивость коэффициента вариации у разных возрастнополовых групп по месяцам (1987–1998 гг.)

| Возраст      | Самцы   |        |         |        | Самки   |        |         |        |
|--------------|---------|--------|---------|--------|---------|--------|---------|--------|
|              | октябрь | ноябрь | декабрь | январь | октябрь | ноябрь | декабрь | январь |
| 0,5          | 28,52   | 26,38  | 23,49   | 21,91  | 28,12   | 23,72  | 24,83   | 21,74  |
|              | 2258    | 2223   | 2572    | 2292   | 1847    | 1387   | 15845   | 1310   |
| 1,5-5,5      | 16,63   | 15,61  | 15,43   | 15,09  | 14,54   | 14,49  | 14,54   | 14,44  |
|              | 9378    | 9719   | 15154   | 15173  | 7877    | 7716   | 11542   | 11206  |
| 6,5 и старше | 14,17   | 13,86  | 18,16   | 19,35  | 14,92   | 16,71  | 15,90   | 18,97  |
|              | 13750   | 1505   | 1314    | 1123   | 272     | 277    | 467     | 667    |

Примечание. Второй ряд цифр – величина выборки.

Для старшей возрастной группировки вновь просматриваются прямо противоположные тенденции – нарастание к январю коэффициентов вариации (табл. 7).

Наблюдаемым зависимостям трудно дать в настоящее время однозначные объяснения. Не высказывает на этот счет никаких твердых предположений и Яблоков (1966), который в свое время специально занимался этим вопросом.

В нашем случае трудности двойные, так как мы имеем дело с «объединенной» изменчивостью (одновременно и внутри- и межпопуляционной). Особи, добытые в одном конце ареала (юг и средняя полоса), входят с большим весом в октябрьско – ноябрьские данные таблицы 7, добытые в другом конце ареала (север) – с большим весом в декабрьско – январские данные (пики «северной» и «южной» охоты смещены во времени на эти сроки – гл. 11).

Кроме того, межпопуляционные различия по массам в течение охотничьего сезона не остаются неизменными, а за счет миграций меняются, что соответственно должно вести к изменениям в коэффициентах вариации. Существуют и другие внутри- и межпопуляционные причины повышения (понижения) изменчивости, изучение которых на данном этапе исследований не входило в нашу задачу.<sup>19</sup>

<sup>19</sup> Отметим, что повышение изменчивости в группе «6,5 и старше» таблицы 4 обусловлено исключительно неожиданным всплеском этой изменчивости в декабре – январе. В осенние же месяцы эта группа ведет себя «как положено» – изменчивость в ней ниже, чем в предыдущей (табл. 7).

### 6.9. Эмбриональная плодовитость

Оценка эмбриональной плодовитости лося на основе лицензионных данных давно практиковалась исследователями (Филонов, 1983).

М.Д. Перовским (1976) специально сравнивались натурные данные (количество эмбрионов) с лицензионными, полученными из той же местности. Отмечено хорошее совпадение

Мы проанализировали, как изменяется доля стельных особей ко всем половозрелым самкам по месяцам осенне-зимнего сезона. Оказалось, что эта доля, равная в начале сезона (сентябрь) нескольким процентам, нарастает в течение осени десятикратно, и лишь в конце декабря-января нарастание показателя сменяется его стабилизацией, т.е. кривые, характеризующие доли стельных по зонам и регионам, выходят на плато. На рисунке 25 приводим одну из подобных кривых.

Так как реальная доля стельных в течение всего сезона должна быть стабильна, то ясно, что в данном случае кривая на рисунке 25 характеризует способность охотников выявлять эмбрионы. В начальный период развития лишь ничтожная часть охотников их выявляет. В последующие периоды, по мере роста эмбрионов, они все легче могут быть распознаны и, наконец, в январе-феврале не распознать стельную самку оказывается просто не воз-

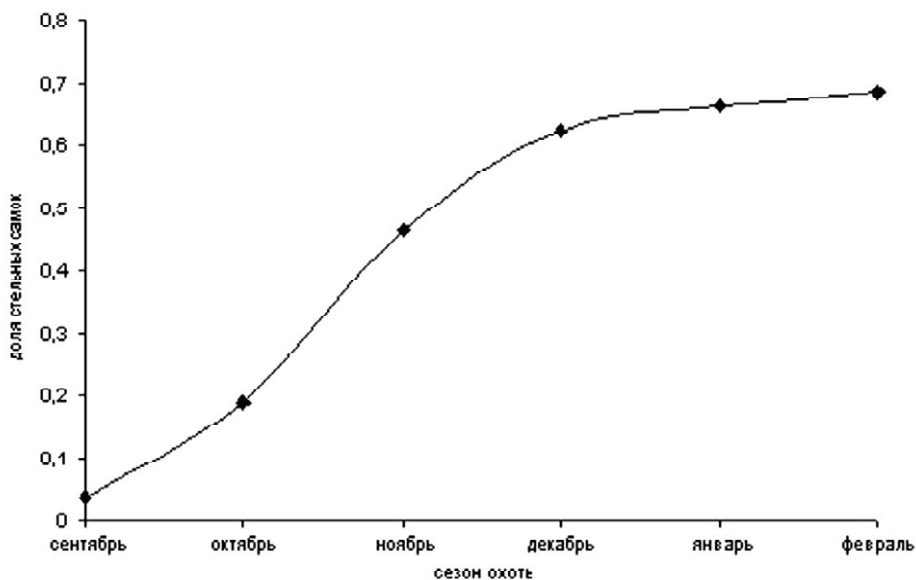


Рис. 25. Изменение доли выявляемых стельных особей ко всем половозрелым самкам по месяцам осенне-зимнего сезона. Таежная зона и зона смешанных лесов Европейской части РФ, объединенная выборка,  $n = 19547$ , (1987–1998 гг.).

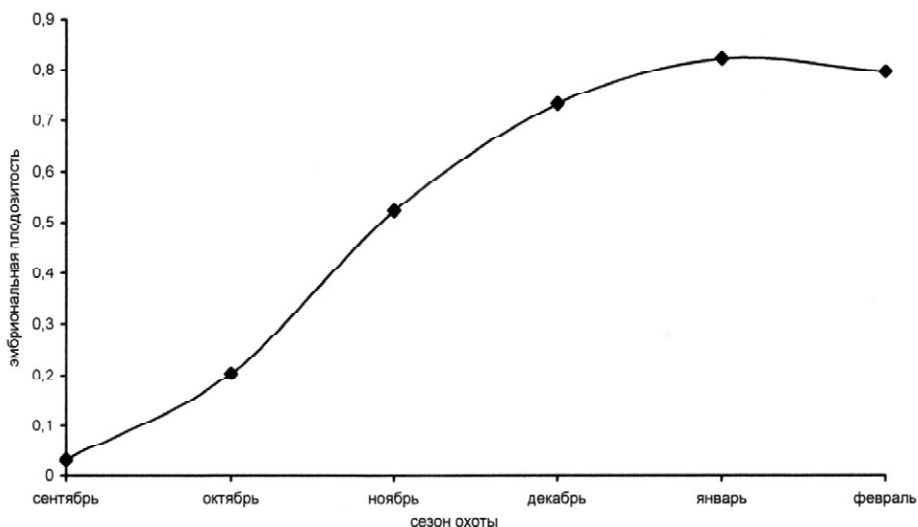


Рис. 26. Эмбриональная плодовитость (количество эмбрионов на самку) по таежной зоне и зоне смешанных лесов Европейской части РФ ( $n = 50979$ ) за 1987–1998 гг.

возможным. Таким образом, получается, что доля выявляемых стельных особей на графике (рис. 25) асимптотически приближается к истинному значению где-то в конце декабря-января. Этот период и надо брать за основу при расчетах истинных показателей плодовитости, а не весь осенне-зимний сезон.

К аналогичным выводам можно придти, анализируя эмбриональную плодовитость (число эмбрионов, отнесенная к числу половозрелых самок) по месяцам (рис. 26).

Объяснение динамики этого показателя, естественно, то же, за исключением одного. В феврале доля эмбрионов несколько снижается. Происходит

Таблица 8. Доля выявленных эмбрионов у стельных самок по месяцам осенне-зимнего сезона. Таежная зона и зона смешанных лесов Европейской части РФ, объединенная выборка,  $n = 65380$ , 1975–1999 гг.

| Месяцы                      | октябрь | ноябрь | декабрь | январь | февраль |
|-----------------------------|---------|--------|---------|--------|---------|
| Эмбрионов на стельную самку | 1,340   | 1,394  | 1,399   | 1,417  | 1,196   |
| Количество особей           | 5896    | 5680   | 7654    | 7283   | 753     |



это вследствие уменьшения в добыче самок с двумя и более эмбрионами, в чем не трудно убедиться, сравнивая между собой графики на рисунках 25; 26 и цифровые данные, помещенные в таблицу 8.<sup>20</sup>

Вполне вероятно, что это февральское снижение может быть следствием выборочности изъятия, вызванное тем, что самки с двумя и более эмбрионами (предположительно) быстрее «теряют подвижность» и не так часто себя обнаруживают, как самки с одним эмбрионом или тем более яловые. Во всяком случае, по мнению многих охотоведов и зоологов, более подвижны и миграционно активны холостые самки и самки на ранних стадиях беременности.

Показатели эмбриональной плодовитости различными исследователями рассматриваются, обыкновенно, в связи с возрастом. Для примера в таблице 9 приводим некоторые литературные данные по числу эмбрионов на беременную самку, а в таблице 10 – результаты расчетов того же показателя по лицензиям (проводился анализ только январской добычи).

Сравнение таблиц показывает, что они достаточно хорошо соответствуют друг другу как по динамике показателя, так и по его значениям (учитывая большую вариабельность показателя по отдельным регионам). То же относится и к другим характеристикам эмбриональной плодовитости.

Таблица 9. Эмбриональная плодовитость, в расчете на стельную самку (Марковский, 1978; Язан, 1972; Русаков, 1979; Козло, 1980, 1983)

| Возраст      | Карелия | Печорская тайга | Ленинградская и Псковская области | Белоруссия |
|--------------|---------|-----------------|-----------------------------------|------------|
| 1,5          | 1,0     | 1,17            |                                   |            |
| 1,5-2,5      |         |                 |                                   | 1,25       |
| 2,5          | 1,2     | 1,13            | 1,20                              |            |
| 3,5          | 1,3     | 1,14            | 1,25                              |            |
| 3,5-4,5      |         |                 |                                   | 1,48       |
| 5            | 1,4     |                 | 1,36                              |            |
| 4,5-5,5      |         | 1,23            |                                   |            |
| 5,5-8,5      |         |                 |                                   | 1,63       |
| 5,5 и старше | 1,23    |                 | 1,40                              |            |
| 9,5 и старше |         |                 |                                   | 1,47       |

<sup>20</sup> Как следует из таблицы 8, двойневые беременности несколько лучше выявляются в январе, чем в начале сезона охоты. Скорее всего, это объясняется тем, что на ранних стадиях развития один из эмбрионов может быть в некоторых случаях не замечен.

Таблица 10 . Число эмбрионов на беременную самку по лицензионным данным (январь, 1986 –1999 гг.) для европейской территории РФ в зависимости от возраста

| Возраст   | Таежная       | Смешанная     | Лесостепная (степная) | В целом       |
|-----------|---------------|---------------|-----------------------|---------------|
| 1,5       | 1,218<br>771  | 1,177<br>412  | 1,286<br>91           | 1,209<br>1274 |
| 2,5       | 1,309<br>3166 | 1,319<br>1929 | 1,364<br>431          | 1,317<br>5526 |
| 3,5       | 1,413<br>2964 | 1,407<br>1516 | 1,487<br>240          | 1,413<br>4728 |
| 4,5       | 1,503<br>1906 | 1,482<br>791  | 1,682<br>88           | 1,502<br>2785 |
| 5,5       | 1,591<br>590  | 1,535<br>245  | 1,619<br>21           | 1,576<br>856  |
| 6,5 и ст. | 1,588<br>435  | 1,507<br>142  | 1,889<br>9            | 1,573<br>586  |

Примечание. Цифры в нижней части ячейки – численность выборки.

В таблице 11 приведены некоторые литературные данные по зависимости числа эмбрионов на самку от возраста, а в таблице 12 и на рисунке 26–результаты лицензионного анализа

Таблица 11. Эмбриональная плодовитость, в расчете на самку (Глушков и др., 1999; Язан, 1972; Русаков, 1979; Nygren et. al., 1999)

| Возраст   | Кировская обл., 1967-1994 гг. | Костромская лосеферма | Печорская тайга, 1950-1960 гг. | Ленинградская и Псковская области | Финляндия, 1997 г. |
|-----------|-------------------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------------------------|--------------------|
| 1,5       | 0,34                          | 0,58                  | 0,18                           |                                   | 0,31               |
| 2,5       | 1,13                          | 1,35                  | 0,64                           | 0,38                              | 0,72               |
| 3,5       | 1,49                          | 1,69                  | 1,00                           | 0,79                              | 1,01               |
| 4,5       | 1,68                          | 2,00                  |                                | 1,06                              | 1,16               |
| 4,5-5,5   |                               |                       | 1,10                           |                                   |                    |
| 5,5 и ст. | 1,58                          | 1,59                  |                                | 1,07                              | 1,31               |
| 6,5 и ст. |                               |                       | 1,16                           |                                   |                    |

Таблица 12. Число эмбрионов на половозрелую самку, по лицензионным данным (январь, 1986–1999 гг), для европейской территории РФ, в зависимости от возраста

| Зона<br>Возраст | Таежная       | Смешанная     | Лесостепная<br>(степная) | В целом       |
|-----------------|---------------|---------------|--------------------------|---------------|
| 1,5             | 0,456<br>2057 | 0,347<br>1398 | 0,418<br>280             | 0,412<br>3735 |
| 2,5             | 0,856<br>4845 | 0,763<br>3336 | 0,978<br>601             | 0,829<br>8782 |
| 3,5             | 1,071<br>3912 | 0,950<br>2246 | 1,105<br>323             | 1,105<br>6481 |
| 4,5             | 1,185<br>2416 | 1,029<br>1139 | 1,244<br>119             | 1,244<br>3674 |
| 5,5             | 1,235<br>760  | 1,136<br>331  | 1,360<br>25              | 1,360<br>1116 |
| 6,5 и ст.       | 1,379<br>501  | 0,960<br>223  | 1,214<br>14              | 1,214<br>738  |

Примечание. Цифры в нижней части ячейки – величина выборки

Аналогичные результаты могут быть получены и для показателя «доля стельных самок ко всем половозрелым самкам» (табл. 13).

Как мы уже отметили, показатели плодовитости крайне вариабельны, изменяясь по годам и регионам. Чтобы иметь некоторое представление о степени

Таблица 13. Доля стельных самок ко всем половозрелым по лицензионным данным (январь, 1986–1999 гг.) для европейской территории РФ, в зависимости от возраста

| Зона<br>Возраст | Таежная       | Смешанная     | Лесостепная<br>(степная) | В целом       |
|-----------------|---------------|---------------|--------------------------|---------------|
| 1,5             | 0,375<br>2057 | 0,295<br>1398 | 0,325<br>280             | 0,341<br>3735 |
| 2,5             | 0,653<br>4845 | 0,578<br>3336 | 0,717<br>601             | 0,629<br>8782 |
| 3,5             | 0,758<br>3912 | 0,675<br>2246 | 0,743<br>323             | 0,728<br>6481 |
| 4,5             | 0,789<br>2416 | 0,694<br>1139 | 0,739<br>119             | 0,758<br>3674 |
| 5,5             | 0,776<br>760  | 0,740<br>331  | 0,840<br>25              | 0,767<br>1116 |
| 6,5 и ст.       | 0,868<br>501  | 0,637<br>223  | 0,643<br>14              | 0,799<br>738  |

Примечание. Цифры в нижней части ячейки – величина выборки

этой вариабельности, приводим сводную таблицу, характеризующую территориальную изменчивость показателей (табл.14), а также таблицу 15, иллюстрирующую погодную изменчивость на примере Московской области.

Таблица 14. Показатели плодovitости для различных территорий РФ (1986–1999 гг.)

| Регионы, Республики, края, автономные области, области | Эмбрионов на самку | Эмбрионов на самку, (показатель, приведенный к возрасту 3,5 лет) | Эмбрионов на стельную самку | Доля Стельных самок | Доля яловых самок | <i>n</i> |
|--|--------------------|--|-----------------------------|---------------------|-------------------|----------|
| <b>СЕВЕРНЫЙ</b>  |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Архангельская  | 0,955              | 0,982  | 1,421                       | 0,672               | 0,328             | 5356     |
| Вологодская  | 1,103              | 1,155  | 1,474                       | 0,748               | 0,252             | 2583     |
| Карелия  | 0,906              | 0,908  | 1,477                       | 0,613               | 0,387             | 1779     |
| Коми   | 0,980              | 0,961  | 1,329                       | 0,738               | 0,262             | 551      |
| Мурманская   | 0,804              | 0,749  | 1,188                       | 0,677               | 0,323             | 1413     |
| <b>СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ</b>                                 |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Ленинградская  | 1,004              | 0,986  | 1,397                       | 0,719               | 0,281             | 1166     |
| Новгородская   | 1,109              | 1,108  | 1,566                       | 0,708               | 0,292             | 1521     |
| Псковская  | 0,809              | 0,828  | 1,478                       | 0,548               | 0,452             | 4384     |
| <b>ПРИБАЛТИЙСКИЙ</b>                                   |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Калининградская *                                      | 0,325              | 0,385  | 1,857                       | 0,175               | 0,825             | 121      |
| <b>ЦЕНТРАЛЬНЫЙ</b>                                     |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Брянская   | 0,779              | 0,830  | 1,385                       | 0,562               | 0,438             | 826      |
| Владимирская   | 0,903              | 1,039  | 1,225                       | 0,737               | 0,263             | 1560     |
| Калужская  | 0,794              | 0,978  | 1,454                       | 0,546               | 0,454             | 818      |
| Костромская  | 1,059              | 1,094  | 1,475                       | 0,716               | 0,284             | 2541     |
| Московская   | 0,764              | 0,839  | 1,286                       | 0,594               | 0,406             | 3883     |
| Орловская *  | 0,621              | 0,672  | 1,306                       | 0,476               | 0,524             | 179      |
| Рязанская *  | 0,950              | 1,168  | 1,474                       | 0,644               | 0,356             | 432      |
| Смоленская   | 0,949              | 1,169  | 1,585                       | 0,598               | 0,402             | 1004     |
| Тверская *   | 0,815              | 0,855  | 1,311                       | 0,622               | 0,378             | 447      |
| Тульская   | 0,744              | 0,877  | 1,431                       | 0,520               | 0,480             | 571      |
| Ярославская *  | 0,893              | 0,950  | 1,331                       | 0,671               | 0,329             | 7330     |

Можно отметить начавшееся с середины 90-х годов нарастание плодовитости, что сопряжено с резким падением численности в тот же период.

Подобные сопряженные зависимости обычно объясняются компенсаторным повышением плодовитости как результат «стремления» особей восстановить численность популяции, находящейся в депрессии (см. гл. 10).

Таблица 14. Продолжение

| Регионы, Республики, края, автономные области, области | Эмбрионов на самку | Эмбрионов на самку, (показатель, приведенный к возрасту 3,5 лет) | Эмбрионов на стельную самку | Доля стельных самок | Доля яловых самок | <i>n</i> |
|--|--------------------|--|-----------------------------|---------------------|-------------------|----------|
| <b>ВОЛГО-ВЯТСКИЙ</b>                                   |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Кировская  | 1,003              | 1,238  | 1,465                       | 0,685               | 0,315             | 4551     |
| Марий – Эл *   | 1,171              | 1,280  | 1,426                       | 0,821               | 0,179             | 190      |
| Нижегородская *  | 0,801              | 0,847  | 1,407                       | 0,569               | 0,431             | 229      |
| Чувашия  | 1,028              | 1,231  | 1,441                       | 0,713               | 0,287             | 649      |
| <b>ЦЕНТРАЛЬНО – ЧЕРНОЗЕМНЫЙ</b>                        |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Белгородская *   | 0,563              | 0,704  | 1,485                       | 0,379               | 0,621             | 188      |
| Воронежская *  | 0,437              | 0,525  | 1,458                       | 0,300               | 0,700             | 249      |
| Курская *  | 1,026              | 1,204  | 1,646                       | 0,623               | 0,377             | 109      |
| Липецкая *   | 0,222              | 0,268  | 1,250                       | 0,178               | 0,822             | 76       |
| Тамбовская *   | 1,041              | 1,210  | 1,478                       | 0,705               | 0,295             | 307      |
| <b>ПОВОЛЖСКИЙ</b>                                      |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Пензенская   | 0,891              | 1,015  | 1,414                       | 0,630               | 0,370             | 585      |
| Самарская  | 1,112              | 1,272  | 1,432                       | 0,776               | 0,224             | 1309     |
| Саратовская *  | 0,970              | 1,078  | 1,421                       | 0,689               | 0,311             | 369      |
| Ульяновская *  | 0,922              | 1,082  | 1,392                       | 0,662               | 0,338             | 107      |
| <b>СЕВЕРО – КАВКАЗСКИЙ</b>                             |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Ростовская *   | 0,550              | 0,639  | 1,375                       | 0,400               | 0,600             | 38       |
| <b>УРАЛЬСКИЙ</b>                                       |                    |  |                             |                     |                   |          |
| Башкирия   | 0,865              | 0,965  | 1,386                       | 0,625               | 0,375             | 611      |
| Пермская   | 0,912              | 0,976  | 1,426                       | 0,639               | 0,361             | 2392     |
| Коми-Пермяцкий *                                       | 1,000              | 1,044  | 1,523                       | 0,657               | 0,343             | 133      |
| Курганская *   | 0,640              | 0,640  | 1,207                       | 0,530               | 0,470             | 508      |
| Свердловская *   | 0,780              | 0,806  | 1,299                       | 0,562               | 0,438             | 884      |
| Оренбургская *   | 1,200              | 1,276  | 1,636                       | 0,733               | 0,267             | 36       |
| Челябинская *  | 1,279              | 1,257  | 1,527                       | 0,838               | 0,162             | 222      |

Таблица 14. Окончание

| Регионы,<br>Республики,<br>края, автономные<br>области,<br>области | Эмб-<br>рионов<br>на<br>самку | Эмб-<br>рионов<br>на<br>самку,<br>(пока-<br>затель,<br>приве-<br>денный<br>к воз-<br>расту<br>3,5 лет) | Эмб-<br>рионов<br>на<br>стель-<br>ную<br>самку | Доля<br>стель-<br>ных<br>самок | Доля<br>яловых<br>самок | <i>n</i> |
|--|-------------------------------|--|--|--------------------------------|-------------------------|----------|
| <b>ЗАПАДНО –<br/>СИБИРСКИЙ</b>                                     |                               |  |  |                                |                         |          |
| Алтайский край   | 0,906                         | 0,932  | 1,283  | 0,706                          | 0,294                   | 573      |
| Кемеровская *  | 0,853                         | 0,838  | 1,381  | 0,618                          | 0,382                   | 36       |
| Новосибирская *  | 0,895                         | 0,896  | 1,364  | 0,657                          | 0,343                   | 74       |
| Томская  | 0,884                         | 0,905  | 1,333  | 0,665                          | 0,335                   | 669      |
| Тюменская *  | 0,793                         | 0,785  | 1,286  | 0,555                          | 0,445                   | 187      |
| <b>ВОСТОЧНО –<br/>СИБИРСКИЙ</b>                                    |                               |  |  |                                |                         |          |
| Бурятия *  | 0,427                         | 0,456  | 1,025  | 0,417                          | 0,583                   | 104      |
| Иркутская  | 0,542                         | 0,542  | 1,265  | 0,428                          | 0,572                   | 662      |
| Красноярский   | 0,831                         | 0,851  | 1,446  | 0,575                          | 0,425                   | 501      |
| Эвенкия *  | 0,195                         | 0,188  | 1,000  | 0,192                          | 0,808                   | 119      |
| Читинская *  | 0,621                         | 0,616  | 1,000  | 0,621                          | 0,379                   | 33       |
| <b>ДАЛЬНЕ –<br/>ВОСТОЧНЫЙ</b>                                      |                               |  |  |                                |                         |          |
| Амурская   | 1,317                         | 1,557  | 1,612  | 0,817                          | 0,183                   | 443      |
| Камчатская *   | 0,423                         | 0,402  | 1,375  | 0,307                          | 0,693                   | 37       |
| Корякский  | 1,132                         | 1,094  | 1,460  | 0,775                          | 0,225                   | 260      |
| Магаданская *  | 0,924                         | 0,886  | 1,423  | 0,649                          | 0,351                   | 525      |
| Хабаровский  | 0,712                         | 0,746  | 1,268  | 0,562                          | 0,438                   | 437      |

Примечание. Показатели рассчитывались по январским данным. Там, где статистически достоверного материала не набиралось (ввиду незначительности добычи в январе в ряде областей), расчет велся по данным, полученным за декабрь-январь (отмечено звездочкой в графе область). Учитывая, что плодовитость существенно изменяется от возраста (табл. 7-11), а средний возраст самок колеблется от области к области в широких пределах, мы в» порядке эксперимента» привели один из показателей (эмбрионов на самку) к одному среднему возрасту равному 3,5 лет путем линейного приближения (третий столбец в таблице). Таким путем исключается вариабельность (Глушков и др., 1999), вызванная различиями в возрастных структурах группировок животных.

Таблица 15. «Погодовая» изменчивость показателей плодовитости для Московской области (1987–1999 гг., январь)

| Годы                        | 1987-1988 | 1989-1990 | 1991-1992 | 1993-1994 | 1995-1999 |
|-----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Эмбрионов на самку          | 0,630     | 0,617     | 0,622     | 0,691     | 0,804     |
| Эмбрионов на стельную самку | 1,277     | 1,267     | 1,183     | 1,196     | 1,420     |
| Доля стельных самок         | 0,493     | 0,487     | 0,525     | 0,578     | 0,563     |
| Доля яловых самок           | 0,507     | 0,513     | 0,475     | 0,422     | 0,437     |
| Количество                  | 381       | 616       | 550       | 353       | 133       |

Результаты натуральных исследований обобщены в виде обширных таблиц в монографии Данилкина (1999). Они достаточно хорошо соответствуют лицензионным данным. Так, согласно литературным источникам, доля стельных колеблется по областям от менее, чем 0,3 до более 0,8 с типичными цифрами, лежащими в пределах от 0,55 до 0,75; число эмбрионов на самку – от менее, чем 0,40 до более 1,30 с «модальными» колебаниями от 0,85 до 0,95; число эмбрионов на стельную самку – от значений близких к 1, до приближающихся к 2 с «модальными» вариациями от 1,30 до 1,45.

Приблизительно те же «краевые» и «модальные» колебания характерны и для показателей, рассчитанных из январско-декабрьских лицензий (табл. 14).

В таблице 16 приведены усредненные по Европейской части РФ цифры, хорошо вписывающиеся в пределы «модальных» колебаний. В таблице представлены цифры двух типов расчетов: результат усреднения областных по-

Таблица 16. Показатели плодовитости, рассчитанные в целом для всей Европейской части РФ

| Метод расчета                   | Эмбрионов на самку | Эмбрионов на стельную самку | Стельных |
|---------------------------------|--------------------|-----------------------------|----------|
| Усреднение по регионам          | 0,861              | 1,428                       | 0,605    |
| Расчет по всему массиву в целом | 0,947              | 1,425                       | 0,664    |

казателей плодovitости (среднеарифметические показатели) и расчет показателей по всему массиву в целом, что эквивалентно средневзвешенным отдельным областным показателям. И тот, и другой подход дает более, чем приемлемые результаты.

Обращает на себя внимание наличие зоны пониженной плодovitости, охватывающей несколько сопряженных друг с другом южных областей (Белгородская, Липецкая, Воронежская, Ростовская, отчасти Орловская), где крайне низка доля стельных особей (изменяется от 0,178 до 0,476). Существование «провала» в плодovitости в этой зоне было известно и ранее (Папонов, 1985). Он был обнаружен еще в конце 60-х годов (В.А. Папонов – личное сообщение). Причины, обуславливающие его, не известны. Однако, сам факт выявления «провала» не только при натуральных исследованиях, но и при лицензионном анализе указывает на достоверность полученной информации.

Тем не менее, имеются и литературные данные, которые противоречат результатам анализа лицензий.

Так, несмотря на то, что вариабельность показателей плодovitости по регионам и годам значительна, некоторыми авторами отмечалась зонально-географическая особенность: увеличение плодovitости с севера на юг (Червонный, 1975; Данилов, 1986) – табл. 17.

Наши данные приводят к иному результату (табл. 18). Минимум плодovitости характеризует зону смешанных и широколиственных лесов. Максимальна плодovitость на юге (лесостепь – степь), несмотря на наличие упомянутого выше «провала». Второй, но несколько меньший максимум плодovitости – на севере (тайга).

С еще большей достоверностью о том же свидетельствуют данные таблиц 10, 12, 13.

Подобные же результаты ранее были получены и другими авторами (В.А. Папонов, С.В. Сидоров, неопубликованные данные).

Таблица 17. Географическая изменчивость некоторых показателей плодovitости лося в Европейской части СССР (Данилов, 1986)

| Зона                              | 1962-1966            |                    | 1966-1972            |                    | 1975-1980            |                    |
|-----------------------------------|----------------------|--------------------|----------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
|                                   | число эмбр. на самку | самки с 2-мя эмбр. | число эмбр. на самку | самки с 2-мя эмбр. | число эмбр. на самку | самки с 2-мя эмбр. |
| Тайга                             | 0,76                 | 31,0               | 0,73                 | 24,76              | 0,74                 | 31,1               |
| Смешанные и широколиственные леса | 0,94                 | 42,0               | 1,05                 | 45,8               | 1,0                  | 32,0               |
| Лесостепь                         | 1,06                 | 46,0               | 1,04                 | 46,4               | 1,1                  | 39,4               |



Таблица 18. Географическая изменчивость показателей плодовитости в Европейской части РФ (лицензии, январь 1987 –1998 гг.)

| Зона                            | Число эмбр. на самку | Число эмбр. на беремен. самку | Доля стельности | Доля яловости | Количество обследованных особей |
|---------------------------------|----------------------|-------------------------------|-----------------|---------------|---------------------------------|
| Тайга                           | 0,982                | 1,432                         | 0,686           | 0,314         | 5985                            |
| Смешанные и широколиствен. леса | 0,870                | 1,403                         | 0,620           | 0,380         | 3047                            |
| Лесостепь                       | 1,005                | 1,487                         | 0,676           | 0,324         | 410                             |

Можно предложить несколько объяснений таких расхождений.

1. Червонный и Данилов использовали ограниченное число точек сбора материала по территориям. Учитывая большую пространственную вариативность показателей, в число территориальных точек могли попасть те, в которых значения плодовитостей либо повышено по сравнению с «нормой» в смешанной и широколиственной зонах, либо понижено в таежной зоне.

2. В таежной зоне сбор материала проводился не в январе, а в ноябре-декабре месяце или равномерно в течение всего сезона охоты, что и дало заниженный результат. Во всяком случае, подсчет числа эмбрионов по всем закрытым за сезон лицензиям приводит для зоны тайги к цифрам, очень близким к указанным в таблице 15 (эмбрионов на самку – 0,74; эмбрионов на беременную самку – 1,35<sup>1</sup>).

Более того, если по всем зонам проводить сбор информации именно таким образом, то для географической изменчивости числа эмбрионов на беременную самку можно получить результат, очень хорошо соответствующий данным Червонного и Данилова (табл.19).

3. Ситуация с плодовитостью на севере Европейской части РФ в 60 – 70 годы была иной.

Предпочесть какое-нибудь одно из этих объяснений в настоящее время невозможно.

В заключении приведем еще одно доказательство правомерности использования данных лицензий.

На рисунке 27 представлена взаимосвязь массы туши самок и эмбриональной плодовитости (количество эмбрионов на стельную самку).

В целом для Европейской части выявляется хорошо известная закономерность увеличения эмбриональной плодовитости вслед за увеличением

<sup>21</sup> Доля самок с двумя эмбрионами приблизительно равна числу эмбрионов на беременную самку за вычетом 1, т.е. равна 0,35.

Таблица 19. Географическая изменчивость числа эмбрионов на беременную самку, рассчитанная по всем закрытым за сезон лицензиям

| Зона                             | Число эмбрионов на беременную самку |
|----------------------------------|-------------------------------------|
| Тайга                            | 1,35                                |
| Смешанный и широколиственный лес | 1,39                                |
| Лесостепь                        | 1,43                                |

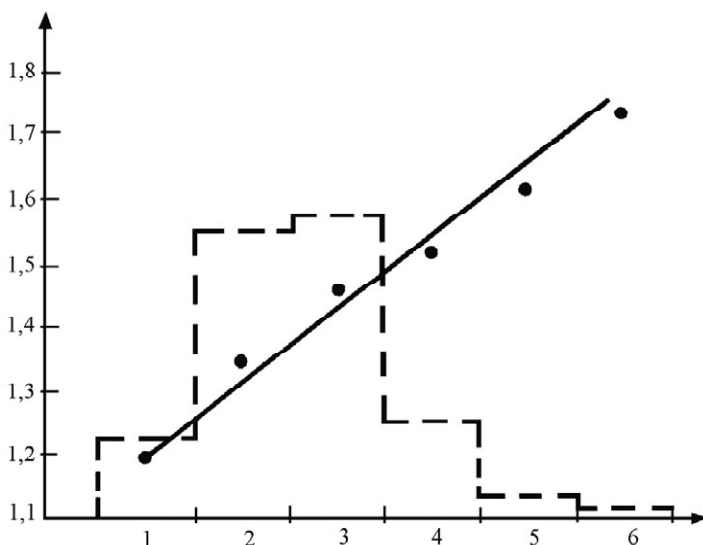


Рис. 27. Взаимосвязь массы туши стельных лосих и количества эмбрионов. По горизонтали – градации признака «масса туши» (кг): 1 – 100–130; 2 – 131–160; 3 – 161–190; 4 – 191–220; 5 – 221–250; 6 – 251 и более. По вертикали – количество эмбрионов, нормированное на число стельных самок. Прерывистая линия – распределение признака «масса туши», сплошная – объединяет значения эмбриональной плодовитости в градациях признака.

массы самки. Эта закономерность выявляется и при проведении инструментальных исследований (Филонов, 1993). Данный пример еще раз подтверждает корректность лицензионной информации.

### 6.10. Возрастная структура

Представляет значительный интерес анализ возрастной структуры в популяциях лося, так как в ходе различных исследований (с использованием

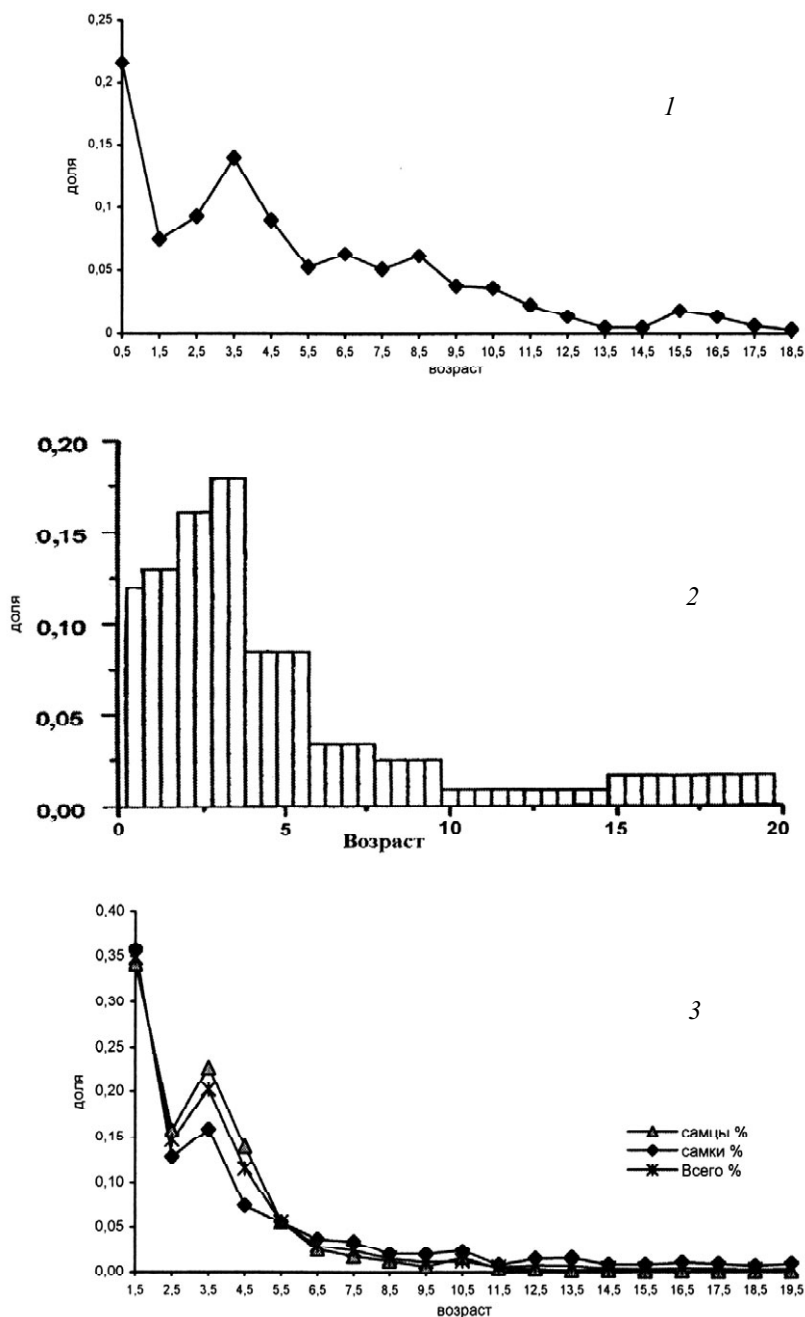


Рис. 28. Возрастные распределения лося. 1 – Кировская обл., 1967–1981 г., самки (Глушков и др., 1999). 2 – Удмуртия, 1985–1997 г., оба пола вместе (Храмов, 1998). 3 – Финляндия, 1997 г. (Nygren et al., 1999). По оси ординат – доля добытых лосей (в %). По оси абсцисс – возраст в годах.

метода определения возраста по стертости зубов) выявляются особенности, позволяющие считать, что охота высокоизбирательна по возрасту.

Для иллюстрации приводим несколько возрастных распределений лосей известных из литературы (рис. 28). Подобные распределения всегда отличается нехватка молодых особей. Вместо плавно ниспадающей кривой, как это должно быть в действительности, если бы охота была безвыборочна, неизменно выявляется кривая с провалом в районе 1,5–2,5 лет. Для России этот «провал», как правило, приходится на особей второго года жизни. Для Финляндии – третьего года, что, скорее всего, объясняется различиями в организации, технике охоты и традициях.

Причем подобные провалы в кривых наблюдаются в разные годы и характерны для самых различных регионов. На рисунке 28 представлены суммарные данные (объединены вместе годы и регионы). Однако, в первоисточниках интересующиеся могут отыскать более подробную информацию.<sup>22</sup>

Наличие «провала» в 1,5–2,5 – летнем возрасте предполагает одновременно и наличие переизбытка добываемых животных в более старших возрастных группах. В Российской Федерации эта «передобыча» приходится обычно на животных в возрасте 2,5–4,5 лет, в Финляндии 3,5–5,5 лет. Если возрастная структура строится в основном по результатам трофейных охот, «провал» захватывает более старший возраст (2,5–4,5 лет), и максимумы в возрастной структуре приходятся на 4,5–6,5-летних животных, а иногда и на еще более старшие группы животных.<sup>23</sup> В этом смысле охоту в Финляндии можно рассматривать, как некое среднее между нашей «пищевой» (октябрь-январь) и «трофейной» (сентябрь).

Таким образом, если лицензионный материал адекватен в отношении возраста добываемых животных, должны наблюдаться характерные кривые распределения (с «провалом»). Именно такая картина и имеет место для всех без исключения регионов и в целом по Российской Федерации. На рисунке 29 представлены некоторые примеры.<sup>24</sup>

### 6.11. Соотношение полов

Принято считать, что фиксация в лицензии пола добытого животного происходит неверно – большинство самок записываются как самцы. Вероятно,

---

<sup>22</sup> Так, например, из 24 районов Финляндии (осень 1997 г.) «провалы» наблюдались в 19. В остальных 5 районах они могли быть замаскированы «ошибкой выборки» (Nygren et al., 1999).

<sup>23</sup> Это хорошо прослеживается по отчетности некоторых охотуправлений, в которых проводятся определения возраста по стертости зубов.

<sup>24</sup> Здесь необходимо учитывать только одно, что «габитусный» возраст немного смещен относительно истинного (см. сноску 11).

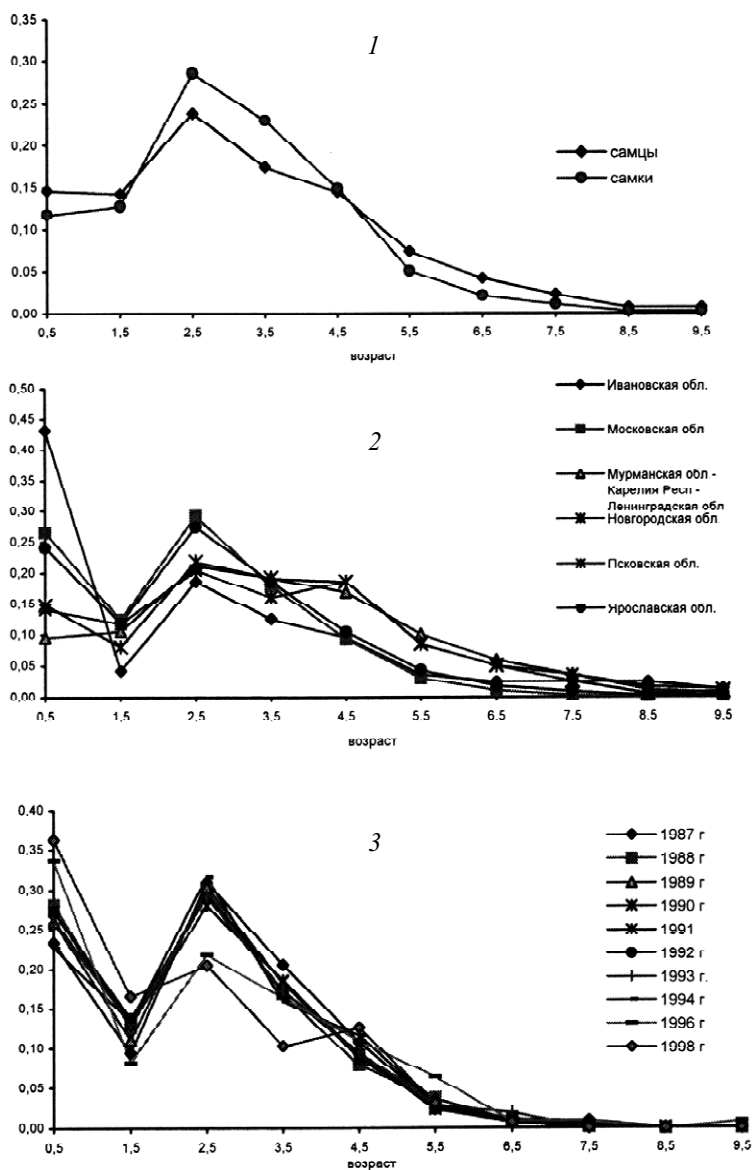


Рис. 29. Возрастные распределения лоса по лицензионным данным. 1. Возрастная структура для Европейской части РФ в целом, 1987–1999 гг. ( $n = 64282$ ). 2. Возрастная структура без разделения по полу (1987–1999 гг.) для Новгородской ( $n = 1775$ ), Ивановской ( $n = 167$ ), Ярославской ( $n = 15217$ ), Московской ( $n = 9876$ ), Псковской ( $n = 5578$ ), Ленинградской, Мурманской области и Республики Карелия вместе ( $n = 5755$ ). 3. Возрастная структура без разделения по полу для различных сезонов охоты в Московской области (величина выборки: 1987 г. – 1139, 1988 г. – 856, 1989 г. – 1413, 1990 г. – 1480, 1991 г. – 1295, 1992 г. – 1644, 1993 г. – 1057, 1994 г. – 396, 1996 г. – 110, 1998 г. – 127).

подобное мнение восходит к временам запрета добычи самок, когда, по всей видимости, действительно приходилось фиксировать самок как самцов.

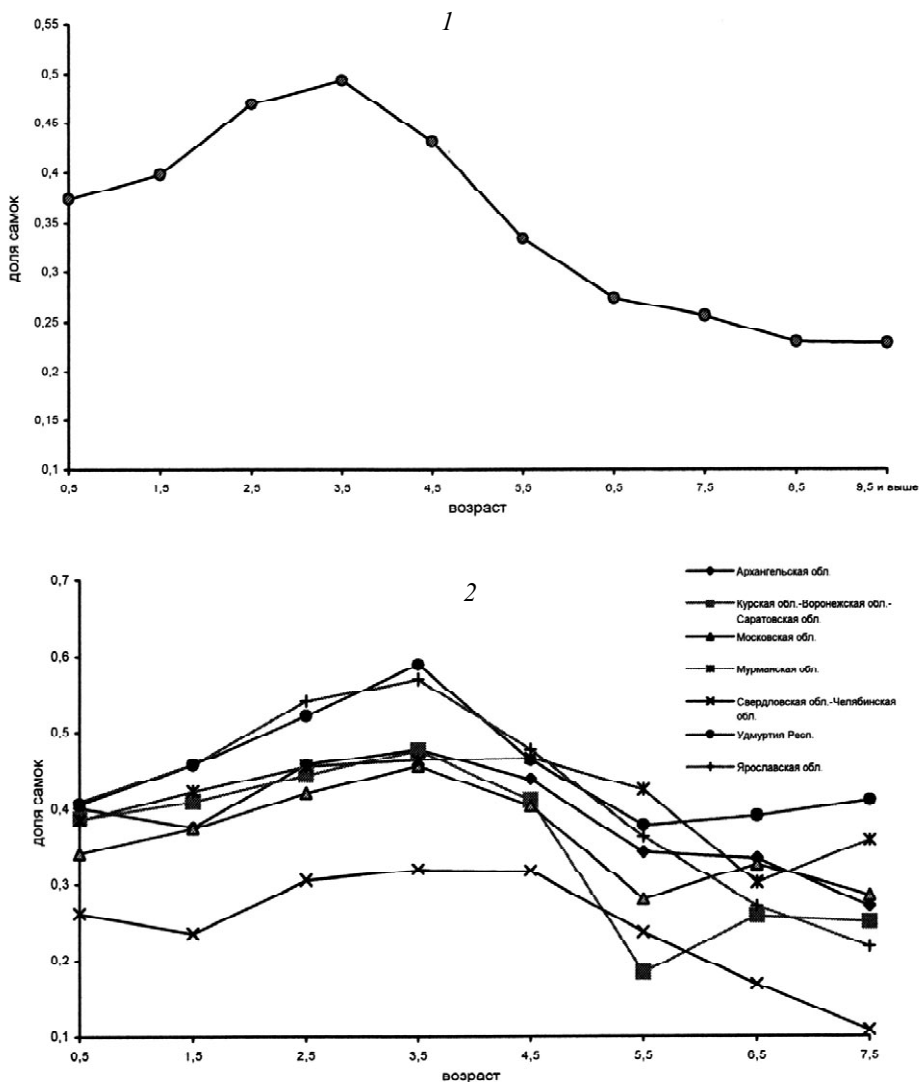


Рис. 30. Изменение доли самок в зависимости от возраста. 1. Европейская часть РФ ( $n = 64287$ ; 1985 – 1999 гг.). 2. Отдельные регионы: Архангельская обл. ( $n = 12668$ ; 1987 – 1998 гг.); Курская, Воронежская, Саратовская области вместе ( $n = 1752$ ; 1985 – 1998 гг.); Московская обл. ( $n = 9876$ ; 1987 – 1999 гг.); Мурманская обл. ( $n = 3482$ ; 1975 – 1999 гг.); Свердловская и Челябинская области вместе ( $n = 3918$ ; 1995 – 1999 гг.); Республика Удмуртия ( $n = 1155$ ; 1997 – 1998 гг.); Ярославская обл. ( $n = 15221$ ; 1988 – 1998 гг.).

В настоящее время, по крайней мере, формально, ограничений на отстрел самок нет. Однако, в некоторых регионах добыча их все же не приветствуется, что в общем-то может приводить к некоторой приписке самцов. Тем не менее, эта приписка в целом вряд ли существенна, о чем косвенно свидетельствуют ряд фактов: например, наблюдаемое в случае некоторых областей в Европейской части РФ преобладание в добыче самок над самцами в целом и для отдельных возрастных групп (до 60%), четкая дифференциация веса туши по полу и прочее. Рассмотрим подробнее результаты обработки лицензионного материала.

На рисунке 30 изображена зависимость доли самок от возраста для Европейской части РФ. Первое же сравнение этой кривой с классическими зависимостями по возрастной динамике пола (Большаков, Кубанцев, 1984) говорит о том, что здесь получен, на первый взгляд, парадоксальный результат. Доля самок не «стартует» с 50% (соотношение полов для сеголеток близко 1 : 1) и плавно не повышается с возрастом животных (скажем, до 70% у 7–8 летних по причине более быстрого выбытия из популяции самцов), а имеет сложную зависимость – «стартует» приблизительно с 38% (сеголетки), поднимается до 50% (у 3,5-леток) и затем плавно снижается «по возрасту» до 23–26 %.

Если «разложить» эту кривую на отдельные для каждого из регионов, то увидим, что характер всех зависимостей не меняется (подъем – вершина – спуск). Однако, при этом кривые для каждой конкретной области могут «перемещаться» как единое целое либо выше, либо ниже того уровня, который характерен для зависимости, изображенной на рисунке 30.1. Отдельные из подобных кривых представлены на рисунке 30.2. Там же дана и зависимость для Уральского региона (Свердловская и Челябинская области), которая лежит значительно ниже европейских.

Можно достаточно просто объяснить наблюдаемую по лицензионным данным возрастную динамику доли самок, если принять, что процесс охоты высокоизбирателен.

Действительно, самки по своей природе более осторожны и пугливы, чем самцы. Они чаще занимают менее доступные для охотников участки, более территориальны, в то время как самцы более склонны к «бродяжничеству», значительней «следят» и, следовательно, в некоторых случаях чаще могут быть обнаружены<sup>25</sup>.

Видимо, именно по этим причинам, а также, вследствие заинтересованности охотника в добыче более крупного зверя (каковым является обычно

---

<sup>25</sup> Пугливость, осторожность и территориальность может срабатывать и прямо противоположным образом. Известно, что некоторые опытные охотники умело используют именно эти качества животных при их добыче. При этом добываются в основном самки.

самец), самок добывают существенно меньше, чем следовало бы, хотя реально их, по крайней мере с 3,5-летнего возраста, должно быть в популяции больше, чем в изъятой выборке.<sup>26</sup>

Кроме того, и сам способ охоты может приводить к дифференцированно-му изъятию полов. Так, по мнению Язана и Глушкова (1973), только при охоте окладом всегда добывается больше самок. Всеми же прочими способами (троплением с лайкой, с автомобиля, на жировке) преимущественно изымаются самцы.<sup>27</sup> С окладным способом, однако, не все ясно. Некоторые считают, что преимущественная добыча самок здесь имеет место только в одном случае, когда на стрелков выходит смешанная по полу группа, в которой самка, как правило, идет первой и, следовательно, с большей вероятностью попадает под выстрел. Соотношение же полов в охоте окладом определяется также и тем, сколько попадает под выстрел однополых группировок. А это как раз и неизвестно. Так что вполне возможно, что и при данном способе охоты итоговое соотношение полов может быть смещено на самом деле в сторону самцов, а не самок.

---

<sup>26</sup> Не исключено, что какую-то роль может играть и негласная установка в ряде мест на преимущественную добычу самцов.

<sup>27</sup> Приведем следующую выдержку из работы Язана и Глушкова (1973). «... применяя разные способы промысла, можно непреднамеренно добывать разное количество самцов и самок в эксплуатируемой популяции лосей. При окладном способе добывания, например отстреливают больше лосих, а при прочих – наоборот, всегда преобладают быки. Мы находим этому следующее объяснение... Лосихи более привязаны к своим участкам обитания. Даже когда их неоднократно вспугивают, они часто вскоре возвращаются на прежние места. Кроме того, лосихи вообще менее сторожки и, потревоженные, убегают не далеко. Значительно дальше отбегают самцы. Следует знать также, что самцы, как правило, уходят по прямой и сразу же, как только их стронули. Самки же почти всегда медлят, особенно если они с лосятами, кружат в окладе и поэтому, естественно, чаще попадают под выстрел. Это случается еще и потому, что в группе лосей первой идет лосиха, а уж за ней на некотором отдалении движется бык. После выстрелов по лосихе бык успевает свернуть и это нередко спасает ему жизнь. При охоте троплением быки чаще попадают под выстрел. Та же особенность передвигаться за лосихами приводит к тому, что быки ложатся на отдых позади лосих, иногда даже на их следу. Тропя след, охотник, естественно, поднимает сначала быка и делает по нему первые выстрелы. Лосиха же, предупрежденная выстрелами, уходит невредимой. Из под собаки также чаще добывают быков и только по той причине, что они меньше боятся собаки, чем лосиха с лосятами, которая старается побыстрее увести детенышей в безопасное место. При охоте скрадом на жировках или с автомобиля при наличии добротного нарезного оружия для стрельбы на дальние дистанции, пожалуй в большей степени, чем при любом другом способе, имеет место избирательность на крупного зверя обоего пола. Поскольку же быки чаще всего крупнее самок, то и в добыче их всегда несколько больше».



Постепенное снижение доли самок с возрастом, по-видимому, объяснено «накоплением опыта», т.е. животные, пережившие большее число охотничьих сезонов, более успешно избегают попадания под выстрел. Естественно, что тот же самый «процесс научения» имеет место и у самцов, однако, самки, в силу особенностей своей психики, оказываются более способными «учениками», что, скорее всего, и отражает ниспадающая ветвь кривой на рисунке 30.1. Нижняя «точка ниспадения» – 23%. Такова доля самок в возрасте 8,5 лет. Далее с возрастом, намечается подъем, и если бы мы продолжили наш график (рис. 30.1) за пределы 10 лет, то обнаружили бы некоторое возрастание доли самок в общей добыче (доля самок для крайнего возрастного класса 11,5 лет и старше равна 33 %).

Для данного «перелома» кривой существует единственное объяснение. В самых старших возрастных группах реальная доля самцов в популяциях столь существенно снижается, что все чаще «вынуждено» начинают добываться и «лишние самки».

Попытаемся объяснить теперь ниспадение кривой (рис. 30.1) от 3,5-летнего возраста до 0,5-летнего. Казалось бы, должно иметь место не ниспадение, а продолжающееся поднятие кривой, если следовать предыдущим представлениям о «научении».

Здесь, однако, не нужно забывать, что мы имеем дело с сеголетками и 1,5-летками, первые из которых полностью зависимы от матери, вторые – частично (часть особей сохраняет связь с матерью).

Если принять это во внимание, то напрашивается следующее простое объяснение.

Семья, состоящая из двух самок (матери и теленка самки), с меньшей вероятностью попадает под выстрел, чем семья, состоящая из разнополых особей (матери и теленка самца). То есть, мать, так как ее поведение определяющее, скорее всего более осторожно ведет себя, когда у нее теленок – самка. Эта особенность в поведении взрослых животных, распространяясь на молодняк, и приводит к снижению доли самок у сеголеток, а также отчасти и у 1,5-леток. После того, как особи вступают в самостоятельную жизнь, отсутствие «жизненного опыта» и опеки матерью приводит к резкому возрастанию доли добываемых самок (возраст 2,5–3,5 лет), а далее, как мы уже обсуждали, накопление этого опыта ведет к новому снижению доли.

Таким образом, анализ динамики лицензионного показателя «доля самок в добыче» позволяет выявить интересную особенность избирательности охоты, связанную не только с пристрастиями охотника, но и с вероятными отличиями в поведении самцов и самок, однако, таким способом получить представление об истинном соотношении полов невозможно.

Вообще следует отметить, что не только отстрел, но и прямые натурные наблюдения не дают точную информацию о соотношении полов, так как всякий метод наблюдения также, в той или иной мере, избирателен. Тем не ме-

нее, несмотря на то, что по полу охота высокоизбирательна, возможны подходы, позволяющие судить об истинном соотношении полов даже на основе лицензионных данных.

Известно, что в условиях, когда скорость роста популяции достигает постоянного значения при неизменных выживаемости и плодовитости, относительные частоты всех возрастных классов оказываются жестко связанными с выживаемостью, т.е.:

$$f_x / f_o = l_x e^{-rx} \quad [1]$$

где  $f_x$  – число животных в возрасте  $x$  в момент размножения, а  $f_o$  – число новорожденных в популяции в тот же самый момент;  $l_x$  – выживаемость в возрасте  $x$ ,  $r$  – скорость роста (Коли, 1979). Записав выражение [1] отдельно для самцов и самок и поделив одно на другое, получим:

$$\frac{f_{x\sigma}}{f_{x\phi}} = \frac{l_{x\sigma}}{l_{x\phi}}$$

Отсюда следует, что мы можем определить истинное соотношение полов ( $f_{x\sigma} / f_{x\phi}$ ) через соотношение выживаемостей ( $l_{x\sigma} / l_{x\phi}$ ).

Однако, выживаемости неизвестны. Известны же нам только переходные коэффициенты  $a'_{x\sigma}$ ,  $a'_{x\phi}$  от возраста к возрасту, определяемые из фактических данных ( $f'_{x+1\sigma}$ ,  $f'_{x\sigma}$  и т.д.):

$$\left. \begin{aligned} a'_{x\sigma} &= \frac{f'_{x+1\sigma}}{f'_{x\sigma}} \\ a'_{x\phi} &= \frac{f'_{x+1\phi}}{f'_{x\phi}} \end{aligned} \right\} \quad [2]$$

В свою очередь, исходя из [1], можно получить следующие выражения для условной идеальной популяции с постоянными выживаемостями и плодовитостями:

$$\left. \begin{aligned} \frac{f_{x+1\sigma}}{f_{x\sigma}} &= \frac{l_{x+1\sigma}}{l_{x\sigma}} e^{-r} = a_{x\sigma} \\ \frac{f_{x+1\phi}}{f_{x\phi}} &= \frac{l_{x+1\phi}}{l_{x\phi}} e^{-r} = a_{x\phi} \end{aligned} \right\} \quad [3]$$

Рокировка между фактическими [2] и теоретическими [3] характеристиками даст следующий приближенный результат

$$\left. \begin{aligned} \frac{f_{x+1\delta}}{f_{x\delta}} &\approx a'_{x\delta} \\ \frac{f_{x+1\varphi}}{f_{x\varphi}} &\approx a'_{x\varphi} \end{aligned} \right\} \quad [4]$$

Поделив [4] друг на друга, получим формулу, почти пригодную для определения соотношения полов по фактическим данным:

$$\frac{f_{x+1\delta}}{f_{x+1\varphi}} \approx \frac{f_{x\delta} a'_{x\delta}}{f_{x\varphi} a'_{x\varphi}} \quad [5]$$

Остается только теоретически задать значение  $f_{x\delta}/f_{x\varphi}$ . Известно, что для возрастов, изменяющихся от 0 до 3,5 лет, это соотношение близко к 1, т.е.

$$\frac{f_{x\delta}}{f_{x\varphi}} \approx 1.$$

Окончательно можем переписать [5] в следующем виде:

$$\frac{f_{x+1\delta}}{f_{x+1\varphi}} \approx \frac{a'_{x\delta}}{a'_{x\varphi}}.$$

В наших расчетах мы можем использовать лишь животных в возрасте 2,5-3,5 лет<sup>28</sup>, т.е. их численности ( $f_{x\delta}/f_{x\varphi}$ ), соответствующие вершине половозрастной кривой (рис. 30.1) – тому периоду жизни, когда выборочность, по всей видимости, минимальна и существенно не зависит ни от назначаемой квоты (сеголетки), ни от предпочтений охотника или поведения животных (взрослые особи).

Поступив таким образом, получим соотношение полов в 3,5-летнем возрасте, равное 0,92 (или в процентном выражении: доля самок 52 %).

Попытаемся теперь аппроксимировать соотношение полов от этой точки (3,5 лет) в сторону уменьшения и увеличения возраста.

Известно, что исходное соотношение полов при оплодотворении равно приблизительно 1,1.

<sup>28</sup> Погодовой счет в формулах ( $x = 0; 1; 2...$ ) можно заменить на полуторогодовой, используемый нами при фактических расчетах (0; 0,5; 1,5; 2,5 ...), помня только, что формально 0,5 соответствует 1; 1,5 – двойке и т.д.

Линейная аппроксимация в сторону уменьшения возраста от 0,92 (возраст 3,5) до 1,1 (нулевой возраст) дает для 0,5; 1,5; 2,5 возрастов следующие значения:<sup>29</sup> 1,00; 0,98; 0,95.

Полагая, что изменения в соотношении полов и в сторону увеличения не претерпевают резких изменений, применим и здесь линейную аппроксимацию по двум известным точкам (0,92 и 1,1). Полученный результат в сравнении с соотношением полов в добыче приведен в таблице 20.

Вполне понятно, что расчет «естественного» соотношения полов, выполненный столь примитивным методом, может содержать значительные погрешности. Тем не менее, такой расчет серьезно не противоречит известным литературным данным (Кнорре, 1959; Большаков, Кубанцев, 1984; Данилкин, 1999 и др.).

Таблица 20. Аппроксимированное соотношение полов в сравнении с соотношением в добыче, Европейская часть РФ ( $n=117648$ )

Соотношение полов ( $\sigma : \varphi$ )

| Метод расчета        | Возраст, лет |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|----------------------|--------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                      | 0,5          | 1,5  | 2,5  | 3,5  | 4,5  | 5,5  | 6,5  | 7,5  | 8,5  | 9,5  |
| Аппроксимация        | 1,00         | 0,98 | 0,95 | 0,92 | 0,89 | 0,86 | 0,84 | 0,79 | 0,76 | 0,73 |
| Соотношение в добыче | 1,62         | 1,42 | 1,07 | 0,98 | 1,30 | 2,00 | 2,73 | 3,03 | 3,60 | 2,98 |

Доля самок (в %)

| Метод расчета        | Возраст, лет |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|----------------------|--------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                      | 0,5          | 1,5  | 2,5  | 3,5  | 4,5  | 5,5  | 6,5  | 7,5  | 8,5  | 9,5  |
| Аппроксимация        | 50,0         | 50,5 | 51,2 | 52,1 | 52,9 | 53,8 | 54,3 | 55,9 | 56,8 | 57,8 |
| Соотношение в добыче | 38,2         | 41,3 | 48,3 | 50,5 | 43,5 | 33,3 | 26,8 | 24,8 | 21,7 | 25,1 |

<sup>29</sup> Такой подход, конечно, не учитывает того, что у копытных на начальных стадиях развития эмбрионов могут происходить значительные изменения в соотношении полов (за счет рассасывания и абортирования части зародышей, как женского, так и мужского пола). Причем, при росте численности популяции, по-видимому, возрастает доля самцов, при падении – доля самок (Русаков, 1979). Мы, однако, рассматриваем данные, обобщенные за значительный период (1987–1999 гг.), включающий различные фазы динамики численности. Противоположные изменения в соотношении полов, происходящие при этом, будут, естественно, нивелироваться, давая величину, близкую к исходному при оплодотворении (1: 1).

При общей неразберихе в оценках этого показателя у различных авторов (вызванной, как мы уже отмечали, избирательностью всех методов сбора данных), полученный нами путем аппроксимации результат вполне может явиться основой для будущих реальных оценок.

Лицензионные же показатели, фиксирующие искаженное выборочностью соотношение полов, имеют самостоятельное значение, так как позволяют подробно проанализировать процесс не случайного изъятия по полу.

## ГЛАВА 7. Пространственная дифференциация населения лося

Пространственная дифференциация у большинства видов, как правило, мало исследована и это вполне объяснимо – оценка популяционной организации связана с накоплением данных со значительных территорий. Для крупных копытных, по понятным причинам, получение представительного материала для исследований затруднено. Так, например, в зоологическом музее МГУ находится около 400 черепов лося, при этом большая их часть получена в различные отрезки времени всего из трех точек на европейской части ареала (Россолимо, Павлинов, 1981). Вместе с тем знание о пространственной организации необходима не только при проведении фундаментальных исследований, но и представляет одну из необходимых компонент в системе рационального использования и охраны эксплуатируемых видов, реализации популяционного принципа при ведении охотничьего хозяйства.

Прежде чем перейти к рассмотрению результатов анализа пространственной структуры интересующего нас вида рекомендуем ещё раз вернуться к главе 1, где подробно разобраны основные теоретические положения о популяционной структурированности и введена используемая в данной главе терминология.

### 7.1. Распространение и крупномасштабная дифференциация населения лося на территории РФ по литературным данным

В настоящее время лоси на территории Российской Федерации заселяют практически всю лесную и лесостепную зоны. Разделяясь по Енисею на две формы – европейскую (Европа, Западная Сибирь) и американскую (Восточная Сибирь, Дальний Восток), которым некогда Флеров (1934; 1952) придавал то ранг видов<sup>1</sup> (*Alces alces*, *A. americana*), то подвидов. Эти формы не только значительно различаются друг от друга морфологически (различия в массе и промерах тела, в окраске, в строении черепа), но и кариотипически – у европейской формы 68 хромосом, у американской 70 (Боесков и др. 1993; Боесков, 1996; 2001). Несомненны и генотипические различия.

Популяционные группировки, образуемые европейским и американским лосем на территории РФ можно поименовать мегапопуляциями (в нашем понимании этого термина – см. гл. 1).

---

<sup>1</sup> Боесков (1999) до сих пор считает эти формы видами, что, возможно, не вполне оправдано. Это тот случай, когда данные формы можно было бы называть полувидами. Однако, такой систематической категории, как известно, не существует (Кодекс..., 1988). Отсюда, и «колебательный процесс» у систематиков между двумя официально признанными категориями (вид, подвид), одна из которых слишком крупна для рассматриваемых форм, другая слишком мала (см. гл. 2).

По современным представлениям систематиков (Данилкин, 1999), евразийский лось разделяется на четыре подвида: европейский лось (*A. a. alces*) – идентичен обсуждавшейся выше европейской форме; восточносибирский (якутский) лось (*A. a. pfizenmaeri*); уссурийский лось (*A. a. cameloides*); колымский лось (*A. a. buturlini*). Три последние подвида принадлежат к американской форме. Таким образом, вся территория от западных границ Восточной Европы до Енисея занята одним подвидом (*A. a. alces*), а вся территория за Енисеем – тремя подвидами. На североамериканском континенте к этим трем подвидам добавляется еще три (Grubb, Gardner, 1998) – четыре<sup>2</sup> (Peterson, 1950, 1955) – рис. 31, табл. 21.

Отмечено, что для лося в Евразии в целом не характерны четкие различия между подвидами, а их географическая изменчивость по многим морфоло-

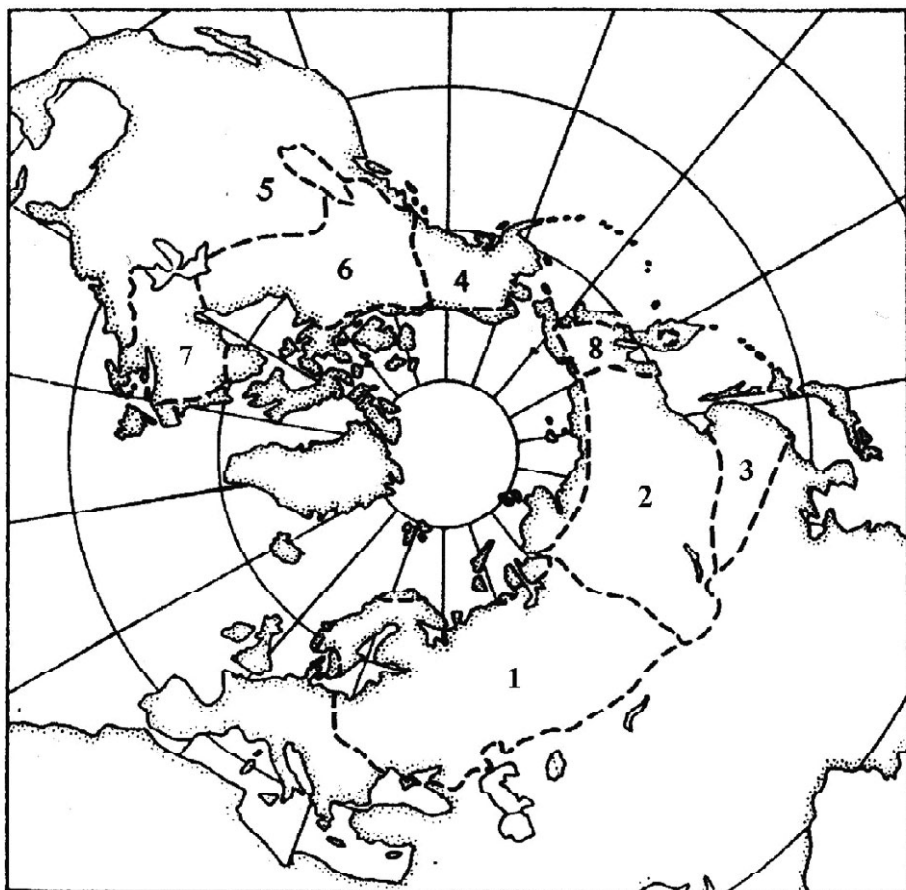


Рис. 31. Современный ареал лося в Голарктике (Peterson, 1974; Филонов, 1983; Данилкин, 1999). 1 – *A. a. alces*; 2 – *A. a. pfizenmayeri*; 3 – *A. a. cameloides*; 4 – *A. a. gigas*; 5 – *A. a. schirasi*; 6 – *A. a. andersoni*; 7 – *A. a. americana*; 8 – *A. a. buturlini*.

гическим показателям носит клинальный характер (Марков, Данилкин, 1996; Данилкин, 1999).

Европейский лось (*A. a. alces*) заселяет Европу, Алтай, Западную Сибирь на восток до Енисея (Данилкин, 1999). Но река Енисей не является преградой для перемещения лосей и зимой, и летом, и она представляет собой стержень большой речной системы, долины которой являются наиболее предпочитаемыми биотопами для вида в этом регионе. Поэтому возможно граница подвида проходит или западнее по водоразделу рек Обь и Енисей, или восточнее по водоразделу с бассейном реки Лена. Чтобы внести ясность в эту проблему, требуется провести специальные исследования.

В районе Кавказских гор, до истребления к началу 20 века, обитал Кавказский лось (*A. a. caucasicus*). Вторичное заселение северного Кавказа в 20 веке демонстрирует реальность связи Кавказской части ареала с европейской и в прошлом. Это вызывает сомнение в целесообразности выделения лося на Кавказе в отдельный подвида (Данилкин, 1999). Для лосей обитавших ранее на крайнем западе Европы, можно предположить, что они могли иметь статус подвида.

Якутский лось (*A. a. pfizenmayeri*) заселяет Сибирь на восток от Енисея на юг до Станового хребта, Хакасии (Тихонов, 1990) и севера Монголии, а на северо-восток – до хребта Черского или Верхоянского.

Колымский лось (*A. a. buturlini*)<sup>3</sup> распространен на северо-востоке Сибири к востоку от хребта Черского (Железнов, 1990). По нашим предположениям, возможно, что граница этого подвида проходит по дуге, образуемой

---

<sup>2</sup> Подвидовое деление у многих видов животных, как правило, неоднозначно, так как очень часто встречаются группировки, которые, по мнению одних авторов немного «недоотягивают» до подвидового уровня, по мнению же других, вполне этому уровню соответствуют. Отсюда и различие в числе подвигов. Подоплека здесь, по сути дела, та же, что и в истории с полувидом (см. гл. 1–2).

<sup>3</sup> Не все исследователь признают *A. a. buturlini* (Чернявский, Железнов, 1980) в качестве отдельного подвида. Г.Г. Боескоров (2001) считает что Северо-Восток Сибири заселяет аляскинский подвида *A. a. gigas*. Основание – существенные различия между двумя группировками по массе тела возникли в XX веке и являются результатом перепромысла лося на Аляске. Однако если различия имеют генетическую природу эту точку зрения врятли можно принять. У крупных млекопитающих подвиды вполне могут возникнуть за несколько десятков, максимум сотен лет. Какой же фактор (человек и/или Природа) имел при этом определяющее значение роли не играет (см. часть I книги). Отметим так же что по представлениям Г.Г. Боескорова аляскинско-колымский подвида принадлежит к американскому виду и, следовательно, его полное латинское название *Alces americanus gigas*.



Таблица 21. Основные морфологические характеристики различных подвидов лосей (по Гептнеру, Насимовичу, Банникову, 1961; Данилкину, 1999 и Боескову, 2001)

| Название подвида  | Описание  |
|---|---|
| <i>Alces alces alces</i><br>Европейский лось                      | Лоси крупных и средних размеров. Высота в холке взрослых самцов до 190–200 см, длина тела 260–275 см, вес может достигать до 500 и даже 600 кг. Кондилобазальная длина черепа обычно 530–560 мм. Преобладают рога с неразделённой лопатой и оленеобразной формы. Размах рогов обычно около 100 см, но может достигать до 135 см. Ширина лопаты на рогах до 20–30 см. Штанга рога относительно короткая, обычно 5–10 см. Окраска туловища и головы однообразная, коричневато-бурая. Нижняя часть конечностей светло-серая, беловатая. «Носовое зеркало» вытянуто в длину, эллипсоидное. Верх морды почти прямой. Высота носа примерно равна ширине или немного превышает её. |
| <i>A. a. pfizenmayeri</i><br>Восточно-Сибирский или Якутский лось | Лоси крупных размеров. Взрослые быки имеют высоту в холке 190–205 см, длину тела 265–290 см, вес 400–500 кг. Кондилобазальная длина черепа обычно 540–565 мм. Размах рогов 100–110 см, ширина лопаты 20–30 см, длина рога обычно около 100 см. Лопата на рогах разделена на две части. На передней лопате 1–3 отростка. Окраска как у европейского лося, но в большей степени окрашенных в серые тона зимой и с более темными ногами, иногда по цвету почти не отличающимися от туловища.   |
| <i>A. a. cameloides</i><br>Уссурийский лось                       | Лоси небольших и средних размеров. Взрослые быки имеют высоту в холке 170–190 см, длину тела 230–280 см. Вес 250–400 кг, в среднем около 300 кг. Кондилобазальная длина черепа 505–545 мм. Рострум относительно короткий. Рога оленеобразного типа. Длина рога 80–90 см. Размах рогов 80–100 см. Количество отростков не более 3–5. Окраска темная, но ноги обычно светлые.   |
| <i>A. a. gigas</i><br>Аляскинский лось                            | Наиболее крупные из всех представленных современных подвидов. Взрослые быки имеют высоту в холке 190–220 см и более, длину тела 270–330 см, вес 400–600 кг и более. Кондилобазальная длина черепа 570–600 мм. Очень крупные рога с длинной и широкой лопатой, разделённой на две части. Размах рогов 120–150 см, но может достигать до 200 см; ширина лопаты 30–40 см. Характерно большое количество отростков. (10–15 шт.) на одном роге. На передней лопате 4–6 отростков. Окраска темная с примесью черного, по хребту проходит тёмная полоса.   |

Таблица 21. Окончание

| Название подвида   | Описание   |
|--|--|
| <i>A. a. buturlini</i><br>Лось Бутурлина<br>«Чукотский» лось | Основные фенотипические характеристики соответствуют <i>A. a. gigas</i> , однако <i>A. a. buturlini</i> имеет более крупные размеры тела и черепа. Высота в холке может достигать 230 см, длина тела – 320 см и более, вес до 800 кг. Кондилобазальная длина черепа 539–639 мм. Ростральная область удлинена. Рога массивные с широкой лопастью, с отделённым от лопасти разветвлённым передним отростком. Голова и верхняя часть туловища бурые, бока темно-бурые, на хребте тёмная полоса, брюхо, за исключением паховой области, и наружные части ног чёрные. |
| <i>A. a. andersoni</i><br>Западноканадский лось              | Лоси средних и крупных размеров. Высота в холке 180–200 см, длина тела взрослых быков 255–275 см, вес–350–550 кг. Кондилобазальная длина черепа 545–570 мм. Размах рогов обычно 90–115 см, ширина лопасти 20–30 см, количество отростков 8–12. Окраска более светлая, чем у <i>A. a. gigas</i> .   |
| <i>A. a. shirasi</i><br>Ширацкий лось                        | Лоси небольших и средних размеров. Наиболее мелкая форма в Северной Америке. Длина тела взрослых самцов 260–275 см, вес 300–450 кг. Имеют копыта небольших размеров. Размеры рогов, по-видимому, наименьшие среди лосей Северной Америки. Носовое отверстие относительно широкое. В отличие от других североамериканских лосей окрашены наиболее светло: верх спины – светло-коричневый, уши – бледно-серые.   |
| <i>A. a. americanus</i><br>Восточноканадский лось            | Лоси среднего размера. Взрослые быки имеют высоту в холке 180–185 см, длину тела 250–290 см, вес 350–450 кг. Рога обычно с широкой разделённой лопастью. Имеют светло-бурю окраску. По фенотипу этот подвид наиболее близок <i>A. a. andersoni</i> .   |

хребтами Верхоянским и Сунтар-Хаята, а для её уточнения было бы полезно провести комплекс генетических исследований.

Уссурийский лось (*A. a. cameloides*) занимает юго-восточную часть ареала вида в Сибири и бассейн реки Амур. Границы его распространения требуют уточнения. Вероятно, к этому подвиду относится лось, живущий на восток от Байкала (Дицевич, 1990) и от остепненных долин рек Селенга и Орхон, на северо-востоке Китая. Северная граница этого подвида проводится по Становому хребту (Кучеренко, 1975) и водоразделу с Леной (Данилкин, 1999).

Самые общие представления о распространении лося на территории Российской Федерации (РФ) и изменении границ ареала в XIX–XX веках можно

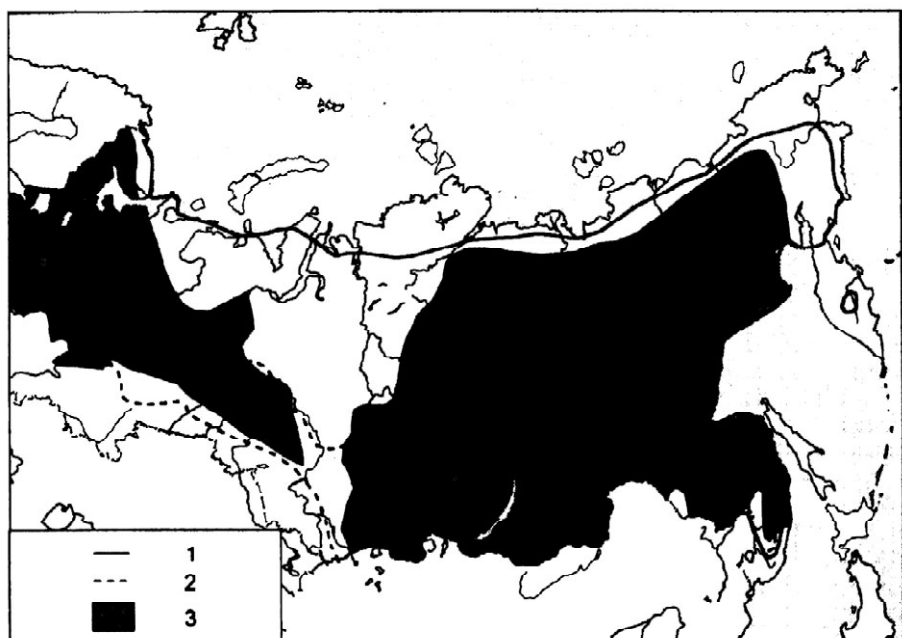


Рис. 32. Распространение лося на территории РФ. 1 – северная и восточная границы максимального ареала в конце XX в.; 2 и 3 – границы распространения вида в период максимальной депрессии его населения в середине XIX в. (известные) и в 20–30-е годы XX в. соответственно (Данилкин, 1999).

получить, обратившись к рисунку 32 взятому из монографии А.А. Данилкина (1999).

Лось преимущественно обитает в лесной зоне, а также в лесостепи и лесотундре. Известны встречи лосей в тундре на побережье Ледовитого океана, в дельте Лены (Насимович, 1955), найдены остатки лося и на арктических Новосибирских островах (Верещагин, 1967). Отмечаются встречи лосей и в пустыне у Аральского моря на расстоянии более, чем 500 км от границы его постоянного пребывания (Heptner, Nasimowitsch, 1974). В горах лось встречается и в альпийской зоне на высотах до 2500 м н.у.м. (Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Гефтнер и др., 1961). Несмотря на высокую осёдлость, лоси способны перемещаться на значительные расстояния. Известно, что за несколько десятилетий лось преодолел более 1,5 тыс. км и появился в предгорьях Кавказа (Язан, 1966). Лоси легко преодолевают водные преграды в 10–15 км (Тимофеева, 1974). Эти качества, видимо, и позволяют виду относительно быстро восстанавливать численность и заселять территории прежнего ареала.

Костные остатки настоящих лосей достоверно известны в Евразии со среднего плейстоцена (Верещагин, 1967). В плейстоценовый период про-

шло не менее трех ледниковых эпох (Герасимов, Марков, 1939), и столь динамично изменяющиеся ландшафты также сопровождались существенными изменениями ареала лося.

По данным Верещагина (1967) лось был относительно малочислен в ледниковую эпоху. Значительно возросла доля их остатков только в слоях, относящихся уже к голоцену. Очевидно, что в начале позднего плейстоцена происходило активное формообразование среди лосей (Боесков, 2001).

Распределение лося в ледниковую эпоху мы можем определить только примерно. Ледниковые щиты и приледниковые озера занимали в то время большую часть Европы, лось, вероятно, имел тогда небольшой ареал в виде узкой ленты между Морем и приледниковыми озерами у Альпийского и Скандинавского ледникового щита. Очень возможно, что именно так и соединялись популяции Юго-Западной Европы, где тогда существовали леса, напоминающие современные леса северной Скандинавии (Woillard, 1979), и обширные территории южного Урала. В пределах южного Урала в ледниковый период располагались лесные рефугиумы (Панов, 1999) и, вероятнее всего, именно на этой территории сохранялась наибольшая численность вида в то время и наибольшее генетическое разнообразие европейского лося. По мере сокращения ледникового щита лось с Урала заселял просторы восточной Европы.

Территорию Феноскандии лось заселил в последнюю очередь, в конце последнего оледенения, что происходило примерно 10 тыс. лет назад, когда освободилась южная часть Скандинавии. Тогда ещё существовал сухопутный мост через Данию, и лось через него смог проникнуть на этот полуостров (Филонов, 1983) с территории Западной Европы совместно с красным оленем и зубром. Заселение Скандинавии лосем с востока через Карело-Беломорский перешеек смогло наступить позже.

В максимальную стадию последнего оледенения в Западной Сибири ледник подпруживал реки Енисей и Обь, а образовавшийся в результате этого водоём «Мансийское озеро» был, как минимум, вдвое больше, чем Черное море. Избыток воды тогда сливался через Тургайский желоб в Каспийское море (Гросвальд, 1983). Вероятнее всего, в это время была полная изоляция популяции западного лося от восточносибирского. Возможно, именно в эту эпоху закрепились хромосомные различия между восточными и западными популяциями.

Алтай-Саянская горная страна в ледниковый период не имела сплошного ледяного покрова (Герасимов, Марков, 1939), но цепь горных ледников должна была в это время в значительной степени изолировать популяции лосей, обитающих в северной её части, от южных.

Восточная Сибирь в плейстоцене не имела сплошного ледникового покрова (Гросвальд, 1998, 1999), поэтому здесь лось мог занимать все пригодные для обитания территории.

Юго-восток Сибири с запада ограничивается озером Байкал, затем в восточном направлении – Становым нагорьем, далее – Становым хребтом и на-

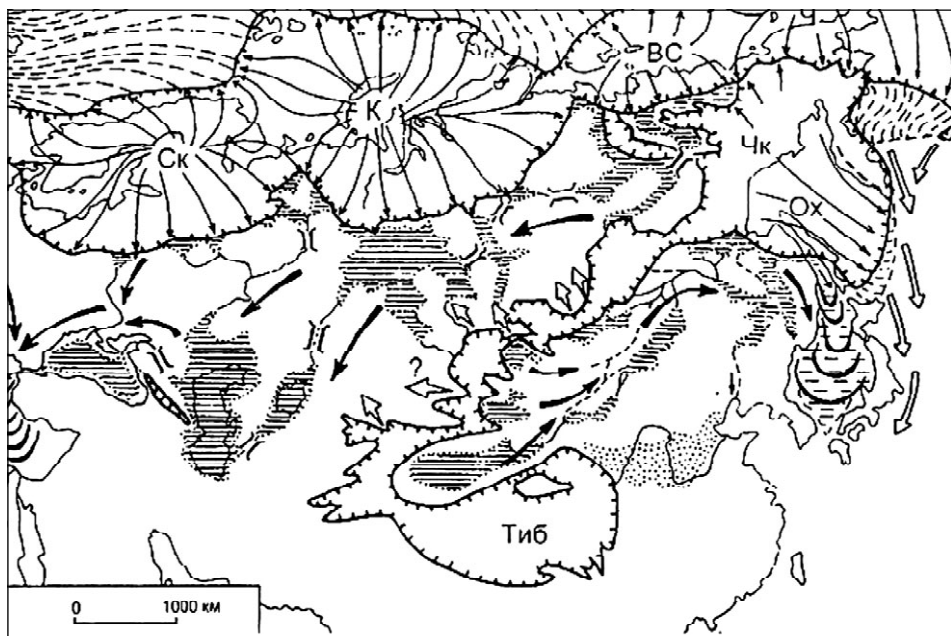


Рис. 33. Расположение покровных и горных ледников и ледниково-подпрудных озер в Евразии (по Гросвальду, 1984).

чалом хребта Джугджумр. На этих горных системах в плейстоцене располагались значительные ледниковые образования (Преображенский, 1960; Гросвальд 1984) (рис. 33). Если в настоящее время эти горные сооружения, по большей части, не являются преградами для лосей, то в то время они совместно с ледниками могли стать практически непреодолимыми для вида. Таким образом, был период, когда, так называемый «уссурийский» лось существовал в условиях изоляции от других форм.

Северо-восток Азии представляет собой огромный амфитеатр, наклоненный к Северному Ледовитому океану. Характерны резкие орографические контрасты: преобладают средневысотные горные системы, наряду с ними встречаются плоскогорья, нагорья и низменности. На западе орографическим барьером страны служит Верхоянская горная система. Южнее простираются хребты Сетте-Дабан и Юдомский, разделенные Юдомо-Майским нагорьем, а далее, вдоль побережья Охотского моря, проходит хребет Джугджур. Восточнее Верхоянских гор в северо-западном направлении протягивается на 1800 км хребет Черского. В горах оледенение имело различный характер, и во время максимального развития ледники выходили на предгорные равнины. Отмечается, что здесь прошло несколько ледниковых и межледниковых эпох (Гросвальд, Котляков, 1989). Во внутренних районах Северо-Востока расположены крупные нагорья и плоскогорья, а низменности

занимают приморские территории или узкими «заливами» заходят в межгорные пространства к югу. В таких долинах возникали рефугиумы, где возможно и сохранялся лось. Конечно, следует предполагать, что в это время была изоляция и от остальных восточноазиатских лосей. В этом регионе сейчас существуют четыре популяции (Safronov, 2008), формирование которых происходило в ледниковую эпоху. Можно добавить, что в сатранское время был лесной рефугиум и в среднем течении реки Анадырь (Кожевников, Железнов, 1995), где также могла существовать популяция лося, которая была наиболее близка к лосям Аляски.

### **Рецессия ареала лосей в Евразии**

Лось в начале голоцена обитал практически на всей территории Европы (Верещагин, 1967; Гептнер и др., 1961). Затем граница ареала стала отступать на восток, и в Саксонии последний лось был убит в 1777 г., а на западной Украине в Галиции – в 1769 г. (Гёбель, 1879). В конце XVIII века на освобожденной от оккупации территории Беловежской Пущи также не оставалось лосей (Саблина, 1955). Лоси ещё некоторое время сохранялись на территории Калининградской области (прежнее название – Восточная Пруссия), где ещё в начале XX века имелись лоси (Обермайер, 1913), но в Первую Мировую войну они исчезли и там. Таким образом, европейский лось сохранился только в России и Скандинавских странах.

### **Европейская часть России**

В период наибольшей депрессии южная граница ареала здесь отступает на север почти на 450–1000 км, а северная – на юг местами на 500–600 км (Данилкин, 1999). Частично ареал фрагментировался (рис. 34). В целом северная граница ареала соответствовала северной границе леса, а на Урале находилась на 65° с.ш. (Соколов, 1959). Южная граница соответствовала широтному течению таких рек, как Волга, Кама, Белая (Филонов, 1983). Основной ареал разделился на западную и на восточную части, примерно, по железной дороге Вологда-Архангельск и Беломоро-Балтийской гидросистеме. К сожалению, информация о том, насколько продолжительно было такое разделение, отсутствует.

Западный участок был заселен лосями неравномерно и, конечно, не имел постоянную конфигурацию. Он включал территории Ленинградской, Псковской, Новгородской, Тверской областей, запад Вологодской, север Смоленской и север Белоруссии (Сержанин, 1961).

Есть все основания считать, что небольшой очаг лосей сохранялся в районе Припятьских и Пинских болот (Сержанин, 1961; Галака, 1964). Также небольшая группа лосей сохранялась на левобережье реки Десна, в Брянских лесах (Федосов, Никитин, 1951). Оттуда отдельные особи проникали в пределы Сумской области (Галака, 1964).

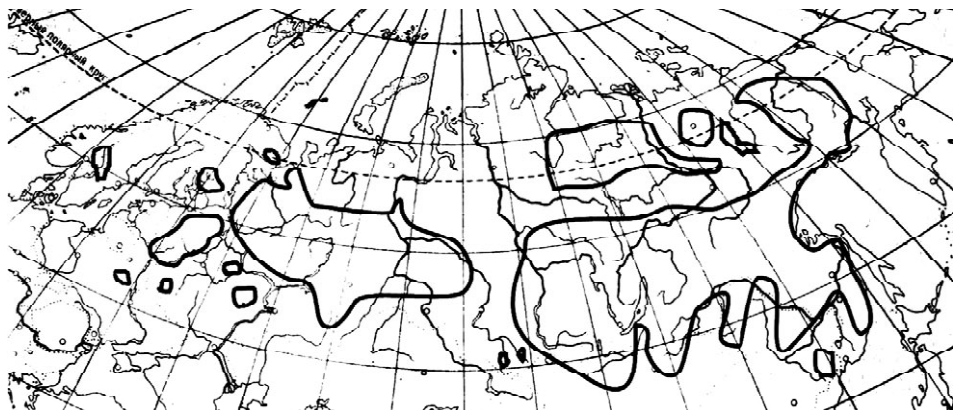


Рис. 34. Максимальное сокращение границы ареала лося в XIX–XX веках, по Филонову (1983), Данилкину (1999) с добавлениями и детализацией.

В заболоченном междуречье Волги и Оки – Мещерской низменности, лось также спасался от истребления (Северцев, 1854; Кулагин, 1932). Изолирована была и популяция лосей между реками Цна и Сура в пределах Мордовии, Пензенской и Тамбовской областей (Филонов, 1983).

### Скандинавский полуостров

В этом регионе в настоящее время имеется значительное лосиное поголовье, но в начале XIX века и в Швеции, и в Норвегии оставались только единицы лосей на юго-западе полуострова (Markgren, 1974; Danell, Bergström, 2008). В Финляндии к середине XIX века оставались отдельные особи лосей (Markgren, 1974; Nygrén K., Danilov, Nygrin T., 2008), то есть они практически исчезли и лишь заходили из смежных районов южной Карелии, где их численность также была низка (Верещагин, Русаков, 1979).

Данные по Кольскому полуострову достаточно противоречивы. Так ряд авторов утверждает, что на полуострове лось исчез (Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Кириков 1966) и вселялся вторично с соседних территорий. Но имеется подборка данных (Верещагин, Русаков, 1979), которая позволяет считать, что на этом полуострове все же сохранялся и аборигенный лось.

### Западная Сибирь (участок ареала между Уральскими горами и рекой Енисей)

К началу 20-х годов XX века ареал лося в Западной Сибири был минимален. Северная граница ареала в виде дуги выгибалась к югу до 63° с.ш., а сам ареал представлял собой полосу шириной около 450 км (Лаптев, 1958). В районе реки Обь возникает разрыв шириной 250–500 км между западной и восточной частью ареала этого вида в Азии (Лаптев, 1958; Юрлов, 1965). Предполагается, что некоторые особи лосей могли проникать из одной час-

ти ареала в другой, но эти случаи не подтвердить и не опровергнуть нельзя, так как отсутствуют специальные исследования. Также точно неизвестна продолжительность существования такого разрыва. Нами, по косвенным данным, он оценивается сроком не менее, чем сто лет.

### **Южная Сибирь (Алтай-Саянская горная страна)**

На Алтае ареал лося сократился наиболее сильно в конце XIX века (Собанский, 1975). Животные были истреблены и к северо-западу от Алтая, и севернее, и в Кемеровской области на Кузнецком Алатау (Собанский, 1992), и в пределах южного Алтая, и соседних областях Казахстана (Слудский, 1953). Считается, что на Алтае лось исчез полностью (Филонов, 1983), но вероятно, небольшим группам удалось сохраниться в верховьях рек Абакан, Бия (Дмитриев, 1938), а также Катунь и Чуя (Собанский, 1975). Повторное заселение алтайского региона лосем проходило с двух сторон – с востока и запада (Филонов, 1983).

В пределах района Саян лось никогда не был многочислен. К началу XX века его уже не было в районе Хакасско-Минусинской котловины (Скалон и др., 1941). На Западном Саяне лось также отсутствовал. Отмечались лишь его единичные заходы с запада. На Восточном Саяне лось сохранялся. Он сохранился и в восточной части Тувинской области, и в восточной части хребта Танну-Олу (Янушевич, 1952), переходя по нему на территорию Монголии.

На юге Алтай-Саянского региона лось сохранялся на территории Монголии, где его распространение ограничивалось северными горно-таежными районами. Если двигаться с запада на восток, то их не оставалось на Монгольском Алтае. Лоси начинают встречаться на востоке гор Танну-Ола, затем в окрестностях озера Хубсугул, далее – в горном массиве Хангай на юг до хребта Хангай-Нуру и далее – в области горной страны Хэнтэе, в верховьях рек Онон, Керулен, Тола и других (Банников, 1954).

### **Восточная Сибирь (участок ареала между реками Енисей и Лена)**

Ареал лося в пределах Среднесибирского плоскогорья претерпел ряд существенных изменений (Мичурин, Мироненко, 1967). В период крайней депрессии в XIX – начале XX веков северная граница проходила через Енисей в районе 59°30' с.ш. на северо-восток и пересекала реку Подкаменная Тунгуска. Затем по водоразделу Верхней и Подкаменной Тунгуски шла примерно до 100° в.д., а далее поворачивала на север до верховьев бассейна реки Котуй, вдоль Котуя – на север до 70° с.ш. и далее на восток к среднему течению реки Анабар (Гептнер и др., 1961; Наумов, 1934).

По сообщению Миддендорфа (1869), в середине XIX века лось лишь изредка отмечался на Нижней Тунгуске. Начинаясь недалеко от Нижней Тунгуски, река Вилюй течет с запада на восток и впадает в Лену. Так, в 1854–1855 годах по этой реке проводил экспедицию Маак (1887), который отме-



тил, что в её районе лосей нет, а население и не вспоминает, когда эти животные здесь присутствовали ранее. Лось отсутствовал и в центральной Якутии (Тавровский и др., 1971). Можно утверждать, то северные и южные группировки лося в этом регионе на значительное время были изолированы друг от друга.

### **Юго-восток (Забайкалье и Бассейн Амура)**

В этом регионе ареал лося не претерпевал сильных изменений. Южная граница распространения лося вдоль побережья Японского моря отступила до 44°45' с.ш. (Капланов, 1948). Лось исчез из поймы реки Уссури и частично из поймы Амура (Житков, 1914; Раков, 1965). В большей степени его ареал изменился в северо-западном Китае. Он обитал севернее КВЖД (железная дорога Чита-Харбин-Владивосток) ещё в начале XX века (Ошанин, 1934; Чжень Цзо-Синь, 1956). Лось остался в горах Большого и Малого Хингана, при этом сохранились постоянные контакты и переходы животных через Амур (Раков, 1964), что позволяет утверждать об их единстве с лосьями Российской части ареала. Сохранилась группировка лосей и в Восточной Маньчжурии, в междуречье Уссури и Сунгари (Абрамов, 1949), кроме северной части этого района. Предполагается, что изоляция этой группы сложилась достаточно давно, так как эти лоси отличаются по морфологии своих рогов от лосей Сихотэ-Алинских гор (Раков, 1965).

С запада на восток по «трансекте» Чита-Хабаровск средняя масса тела лосей скачком возрастает в районе западной границы Хабаровского края (Рожков и др., 2001). Именно в этом районе по направлению с юга на север расположен горный хребет Малый Хинган, далее продолжающийся как Бурейский хребет. Возможно, эти хребты разделяют популяции лосей, имеющих таксономически значимые различия.

### **Северо-восток**

На полуострове Камчатка лось исчез до XVIII в. (Верещагин, Николаев, 1979). На Сахалине он обитал до XVIII в. (Козырев, 1960; Алексеев, 1974), и первые русские землепроходцы его там не застали. Вновь на полуострове лоси появились лишь в результате искусственной интродукции (Сипко и др., 2004). В 20-х годах XIX в. лось стал необычайно редок в этом регионе (Мензбир, 1878), он исчез в Корякии (Филь, Демьянюк, 1972). Граница ареала отступила от побережья Тихого океана на запад до притока Колымы реки Омолон (Железнов, 1990; Сипко и др., 2008). Лось отсутствовал в осевых зонах хребтов Верхоянской горной системы (Тавровский и др., 1971), но сохранялся в межгорных долинах, образовав четыре, в значительной степени, изолированные друг от друга популяции (Сафронов, 2008).

На протяжении своей истории и в плейстоцене, и голоцене ареал лося испытывал неоднократные изменения. Изменялись и границы его распрост-

ранения и время изоляции различных фрагментов ареала между собой. Очевидно, что во многих фрагментах ареала была значительная депрессия его численности. Для XIX–XX вв. максимально возможное сокращение границ ареала лося изображено на рисунке 34, который можно рассматривать, как детализацию рисунка 32. Отметим, что приведённая схема отражает лишь самые общие представления. У читателей может создаться мнение о сложном заселении лосём территорий внутри границ. Однако даже в настоящее, относительно благоприятное для этого вида время это не так. Большая часть ареала изображаемая на картах в действительности крайне фрагментирована, в особенности в Сибири, что следует из прямых наблюдений и косвенных данных по плотности населения. К сожалению подробные ареальные схемы для лося пока не могут быть построены из-за отсутствия необходимой информации

Вернёмся однако к подвидовому делению.

Близкие по площади территории РФ на запад и восток от Енисея значительно различаются по «нагруженности» подвидами. Как это могло произойти? Можно дать три объяснения.

1. Темпы эволюции (точнее микроэволюции) на востоке существенно выше, чем на западе, в результате там произошла быстрая морфологическая дифференциация исходных высокоранговых популяций (макропопуляций) до подвидового уровня, в то время как запад задержался в своем развитии.

2. Темпы эволюции на востоке и на западе приблизительно равны. Однако, восток – это древняя территория расселения лося, запад – результат относительно недавнего его вселения. Отсюда и разная степень дифференциации.

3. Как на востоке, так и на западе лось обитает издревле, но на западе имело место сжатие ареала (повторявшееся, скорее всего, неоднократно) и происходившее вслед за резкими изменениями средовых условий. Последующее расселение (в благоприятные периоды) лося из одной территориальной «точки» привело к относительной фенотипической гомогенности его населения по всему восстановившемуся ареалу.

При взгляде на геофизическую карту РФ бросается в глаза различие в ландшафтах того, что лежит слева и справа от Енисея (слева, в основном, равнинная территория; справа, в той или иной степени, горные районы).

Известно, что именно в гористой местности дифференциация особенно значительна. Казалось бы, это свидетельствует о правильности первого объяснения. Более пристальный подход, тем не менее, приводит к противоположному выводу. Гористые пространства Восточной Сибири, покрытые тайгой, не представляют особенного препятствия для распространения лося. Косвенно об этом свидетельствуют обширные ареалы подвидов, которые были бы существенно меньше, а число подвидов существенно больше в противоположном случае.

Кроме того, о том же говорит наличие клин (плавных переходов) между подвидами. То есть здесь макропопуляции изолированы, скорее всего, расстоянием, а не преградами<sup>4</sup>.

Степень «древности» лосей на восток и запад от Енисея можно «в первом приближении» определить по кариотипу, вернее, числу хромосом.

Как мы уже отмечали, на востоке 70 хромосом, на западе 68. Спрашивается, какое число древнее?

Лось входит в состав подсемейства *Odocoileinae* (американские олени). У представителей этого подсемейства, к которому относятся такие виды, как северный олень (*Rangifer tarandus*), европейская и сибирская косули (*Capreolus capreolus*, *C. pygargus*), чернохвостый и белохвостый олень (*Odocoileus hemionus*, *O. virginianus*) и др., число хромосом равно 70<sup>5</sup> (Графодатский и др., 1990; Groves, Grubb, 1987; Данилкин, 1999). То есть, диплоидный набор, состоящий из 70 хромосом, был, скорее всего, характерен еще общему предку всех этих видов, и, следовательно, именно число 70 является наиболее «древним», а 68-хромосомная западная форма лося появилась гораздо позднее.

В этой связи стоит отметить, что варьирование в числе хромосом часто сопровождается формообразовательные процессы. Не исключение здесь и представители семейства оленьих (*Cervidae*). Это наглядно просматривается на подсемействе настоящих оленей (*Cervinae*) – благородный олень (*Cervus elaphus*), пятнистый (*C. nippon*), аксис (*C. axis*), лань (*Dama dama*). У благородного оленя число хромосом варьирует от 66 до 68, у пятнистого – от 62 до 68, у аксиса их число равно 66, у лани – 68.

Складывается впечатление, что исходный 68 хромосомный набор у их предкового вида через стадию полиморфизма по робертсоновским транслокациям<sup>6</sup> постепенно, в ходе видо- и формообразования, «редуцируется» до меньшего числа хромосом. Этот процесс у *Cervinae* не закончился до сих пор, так как виды, входящие в данное подсемейство, молодые, не завершив-

<sup>4</sup> Изолирующее действие горных массивов и других преград в изобилии встречающихся и на равнинных территориях будет, однако, в большей мере проявляться для низкоранговых популяций. Для тех из них, время жизни которых меньше чем время существенных обменов мигрантами, ведущих к выравниванию генофондов отдельных рассредоточенных по территории группировок (известно, что, чем выше ранг популяции, тем длительней она существует и тем меньше нужно актов обмена, в единицу времени чтобы связать популяции в единую систему).

<sup>5</sup> В ряде популяций сибирской косули, кроме стандартного набора в 70 хромосом, имеется еще различное число (от 1 до 14) В-хромосом, представляющих собой инертную генетическую массу, наличие которой необязательно (Данилкин, 1999).

шие еще в полной мере свой эволюционный «морфогенез», о чем в частности свидетельствует легкость гибридизации между ними (Harrington, 1985). Возможно подобный же процесс и в том же направлении (в сторону сокращения числа хромосом) происходил у представителя другого подсемейства оленьих – лося.

Эти рассуждения, казалось бы, склоняют к признанию второго объяснения. Однако, известно, что лось в Европе – столь же древний обитатель, как и в Азии (Верещагин, Русаков, 1979). И, кроме того, подобной реализации событий противоречит популяционно-генетическая теория.

Отсюда вполне реалистично может быть и третье объяснение или некий «гибрид» из второго и третьего. Оставляя окончательное решение вопроса до части III книги, рассмотрим, как в случае «гибридного» варианта должны были развиваться события.

На рисунке 35 изображены пять стадий генетической дифференциации, которые проходят популяции при своем микроэволюционном преобразова-

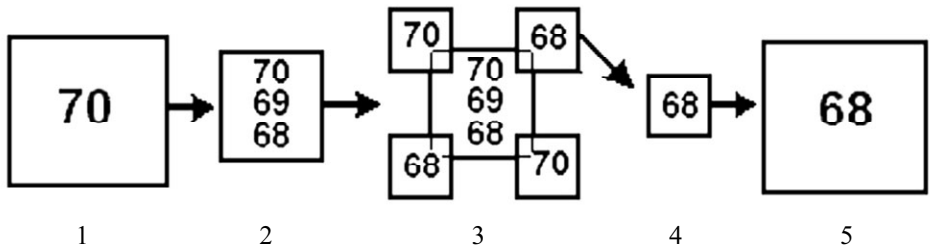


Рис. 35. Модель дифференциации популяций по числу хромосом. 1. Исходная 70-хромосомная популяция. 2. «Сжатие» популяции при ухудшении средовых условий. Появление Робертсоновской транслокации и установление хромосомного внутрипопуляционного полиморфизма. 3. Улучшение условий, восстановление ареала, распад на популяции разных рангов, установление межпопуляционного полиморфизма в крайних популяциях. 4. Новое «сжатие» при очередном ухудшении средовых условий, в результате которого уцелела одна из крайних 68-хромосомных популяций. 5. Восстановление ареала.

<sup>6</sup> Робертсоновская транслокация представляет собой результат слияния двух V-образных акроцентрических хромосом в одну X-образную метацентрическую (в виде подобных латинских букв хромосомы выглядят только на стадии клеточного цикла, называемого метафазой). При этом, ни прибавления, ни убавления генетического материала не происходит, вследствие чего такие транслокации являются практически безвредными, если не считать незначительного снижения воспроизводительных способностей у самок, скрещивающихся с самцами с другим числом хромосом (см. гл. 5).

нии. Эти стадии характерны как в отношении изменчивости отдельных генов, так и хромосом. Рисунок 35 умышленно конкретизирован для нашего случая с робертсоновской транслокацией.

Итак, согласно этой схеме, все события, происходившие на западной территории, можно представить следующим образом.

Первоначально на западе, так же как и на востоке, обитала 70-хромосомная форма лося (рис. 35.1). Изредка, в различных частях ареала появлялись особи – носители робертсоновской транслокации по тем или иным хромосомам (точно так же, как это происходит и сейчас у различных видов). То есть, возникали хромосомные мутации робертсоновского типа (см. гл. 5).

Ухудшение средовых условий и сопряженное с этим сжатие популяции (в действительности системы разноранговых популяций) привело к подъему частоты одной из многочисленных транслокаций до полиморфного уровня<sup>7</sup> (в результате случайных процессов и/или отбора). Внутри популяции стали встречаться хромосомные «гомозиготы» (особи с 70 и 68 хромосомами — рис. 36)<sup>8</sup> и хромосомные «гетерозиготы» – (особи с 69 хромосомами)<sup>9</sup> – рис. 35.2.

Вслед за последующим улучшением условий существования, популяция практически восстановила исходный ареал (рис. 35.3). Такое восстановление произошло за счет миграции отдельных особей из центрального популяционного ядра. Во многом это случайный процесс (дрейф генов, эффект основателя), сопряженный с отбором, приводящим к тому, что краевые популяции оказываются, как правило, мономорфными или более мономорфными, чем центральные по тем или иным генам или хромосомным перестройкам (Майр, 1968, 1974), что мы и подчеркнули на рисунке 35.3.<sup>10</sup>

В принципе, расширение ареала может сопровождаться и появлением морфологически различимых рас. Нечто подобное, по нашему мнению, наблюдается у благородного (*C. elaphus*) и пятнистого оленей (*C. nippon*), которые в настоящее время находятся именно на этой стадии дифференциации внутривидовых группировок различимых в пространстве, как морфологически, так и по числу хромосом.

Новое «сжатие» ареала при очередном ухудшении средовых условий привело к тому, что уцелела только одна популяция, скорее всего, случайно ока-

<sup>7</sup> Полиморфной считается частота, превышающая 1% (по другим представлениям – 5% – см. гл. 5).

<sup>8</sup> То есть особи только с акроцентрическими хромосомами (70) или только с метацентрическими (68) – гл. 5.

<sup>9</sup> Смесь акроцентриков и метацентриков – гл. 5.

<sup>10</sup> Термины «краевые», «центральные» популяции применимы только на начальных фазах расширения ареала. Со временем «краевые» могут превратиться в «центральные», а популяционное ядро сместится в другое место.

завшаяся 68- хромосомной<sup>11</sup>. Понятно, что в ходе этого процесса произошла потеря не только хромосомного и генетического разнообразия, но и разнообразия морфологического (рис. 35.4). Так что последующее восстановление ареала (рис. 35.5) привело к появлению по всему пространству «однотипных» особей с незначительной морфологической и генетической межпопуляционной дифференциацией и мономорфизмом по Робертсоновской транслокации.

Не исключено, что «осколок» 70- хромосомной расы не исчез сразу, а длительное время сохранялся где-то на западе Евразии. Затем, вследствие стремительного антропогенного развития этой территории, «первобытная» форма лося здесь вымерла. Западной же сохранилась только новая 68-хромосомная раса, возникшая по предложенному «плану» (рис. 35) как результат микроэволюции в кризисной среде Восточной Европы и/или Западной Сибири<sup>12</sup>.

Прямых данных на этот счет, конечно же, нет, однако, известно, что ареалы некоторых видов животных, обитающих на интересующем нас пространстве, несут на себе следы подобных «сценариев». Самый яркий пример – распространение двух видов (в действительности, полувидов) вороны: черной (*Corvus corone*) и серой (*C. cornix*). Серая (скорее всего, молодая форма) почти точно занимает на территории РФ ареал 68- хромосомной расы лося, черная (по-видимому, более «древняя»), на востоке РФ, столь же почти точно ареал 70- хромосомной расы. Однако, в Западной Европе все же сохранился «осколок» ареала «сибирской» *C. corone*, в отличие от лося, исчезнувшего из этих мест в историческое или близкое к нему время.

---

<sup>11</sup> В действительности может сохраниться несколько «сателитных» популяций, произошедших в результате «отпочковывания» от «краевой», в результате ее предыдущего расширения по ареалу. Степень мономорфности таких популяций будет еще более значительной, как испытавших двойной эффект основателя (Майр, 1968, 1974).

<sup>12</sup> То, что эта территория кризисная и на ней периодически происходили катастрофические для лося события, свидетельствует и наше время, точнее 20–30 годы XX в. В этот период наблюдалась максимальная, из документально отмеченных, депрессия населения лося с разрывом в его видовом ареале (см выше). Такой небольшой разрыв, существовавший мгновение (в геологическом смысле), конечно не мог заметно повлиять на судьбы западной и восточной группировок, но существование его указывает «на слабое место» в пространстве занимаемой лосем территории. Подобное «место» при более масштабных изменениях условий, расширяясь, может привести к длительной изоляции запада и востока и, впоследствии, (при улучшении условий) инициировать события, аналогичные описанным выше.

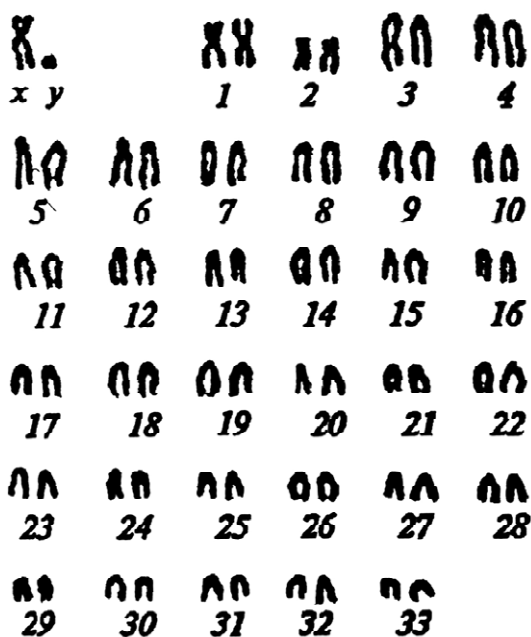


Рис. 36. Вверху хромосомные наборы самца лося с Алтая (Графодатский, Раджабли, 1988) – 68 хромосом. Внизу – самца лося с северо-востока Азии (Боесков, 2001) – 70 хромосом.

## ГЛАВА 8. Географическая изменчивость населения лося по лицензионным данным

В этой главе мы проанализируем основные данные по географической изменчивости массы туши лося как для РФ в целом, так и для ряда областей и регионов.

Территории Европы и Западной Сибири, с одной стороны, и Восточной Сибири и Дальнего Востока, с другой, заняты разными мегапопуляциями (полувидами) лося (гл. 7). В связи с этим имеет смысл рассмотреть их по отдельности.

Разберемся вначале с крупномасштабной изменчивостью, а затем перейдем к мелкомасштабной (порайонной) изменчивости.

### 8.1. Крупномасштабная географическая изменчивость населения лося в Европе и Западной Сибири

Наиболее подробная лицензионная информация собрана нами с Европейской части РФ. Этому способствовала значительная дробность административно-территориального деления в регионе, а также высокие, по сравнению с Сибирью, плотности населения лося и, следовательно, намного более существенные объемы добычи. С этой территории и начнем.

Простейший подход – деление территории обитания лося в Европе на три зоны: таежные леса, смешанные и широколиственные, лесостепь и степь. Такой подход мы уже ранее реализовали, рассматривая эмбриональную плодовитость (гл. 6).

Таблица 22. Значения средней массы (животные 2,5 и старше)  
для различных природных зон Европейской части РФ  
(1987–1999 гг.,  $n = 80744$ )

| Пол   | Зона                          |                               |                              |
|-------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
|       | Таежная                       | Смешанных лесов               | Лесостепная<br>и степная     |
| Самцы | 172,8<br><small>25147</small> | 161,7<br><small>17045</small> | 151,4<br><small>2538</small> |
| Самки | 161,3<br><small>21042</small> | 152,0<br><small>13143</small> | 143,4<br><small>1829</small> |
| Общее | 167,7<br><small>46189</small> | 157,5<br><small>30188</small> | 148,1<br><small>4367</small> |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.



Таблица 23. Значения средней массы сеголеток для различных природных зон Европейской части РФ (1987–1999 гг.,  $n = 20145$ )

| Пол   | Зона           |                 |                       |
|-------|----------------|-----------------|-----------------------|
|       | Таежная        | Смешанных лесов | Лесостепная и степная |
| Самцы | 74,21<br>6248  | 72,24<br>5446   | 72,20<br>824          |
| Самки | 72,20<br>4101  | 72,11<br>3006   | 71,01<br>520          |
| Общее | 73,41<br>10349 | 72,20<br>8452   | 71,74<br>1344         |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

Группировка данных подобным простейшим образом сразу же приводит к выводу, что лось дифференцирован с севера на юг по массе. В таежной зоне встречаются наиболее крупные особи, в лесостепной и степной – наиболее мелкие, в зоне смешанных и широколиственных лесов – промежуточные (табл. 22). Вывод, подтверждающий правило Бергмана применительно к взрослым животным. У сеголеток можно наблюдать тот же эффект, но едва выраженный (табл. 23).

Может возникнуть вопрос: не является ли наблюдаемый «эффект зональности» у половозрелых особей всего лишь следствием различия возрастных структур северных, южных и центральных популяций? То есть следствием того, что на Севере больше старых, а значит и более крупных особей, в то время как на юге больше молодых и легких (табл. 24).

Таблица 24. Изменчивость возраста половозрелых животных (1,5 года и старше) по трем природно-климатическим зонам

| Пол       | Таежная       | Смешанных лесов | Лесостепная и степная |
|-----------|---------------|-----------------|-----------------------|
| самцы     | 4,05<br>30409 | 3,84<br>20876   | 3,56<br>3312          |
| самки     | 3,74<br>24771 | 3,62<br>15685   | 3,29<br>2376          |
| в среднем | 3,90          | 3,73            | 3,42                  |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

Распределив массы не только по зонам, но и по возрастам можно убедиться, что это не так. Зональные различия, отраженные в таблицах 22 и 23, характерны практически для всех возрастных групп (рис. 37).

Независимым подтверждением этих данных можно считать «инструментальные» исследования Перовского (1998), который показал, что лоси таежных регионов (печерские и вятские) в целом превышают по массам отдельных частей туши центрально – европейских (рис. 37).

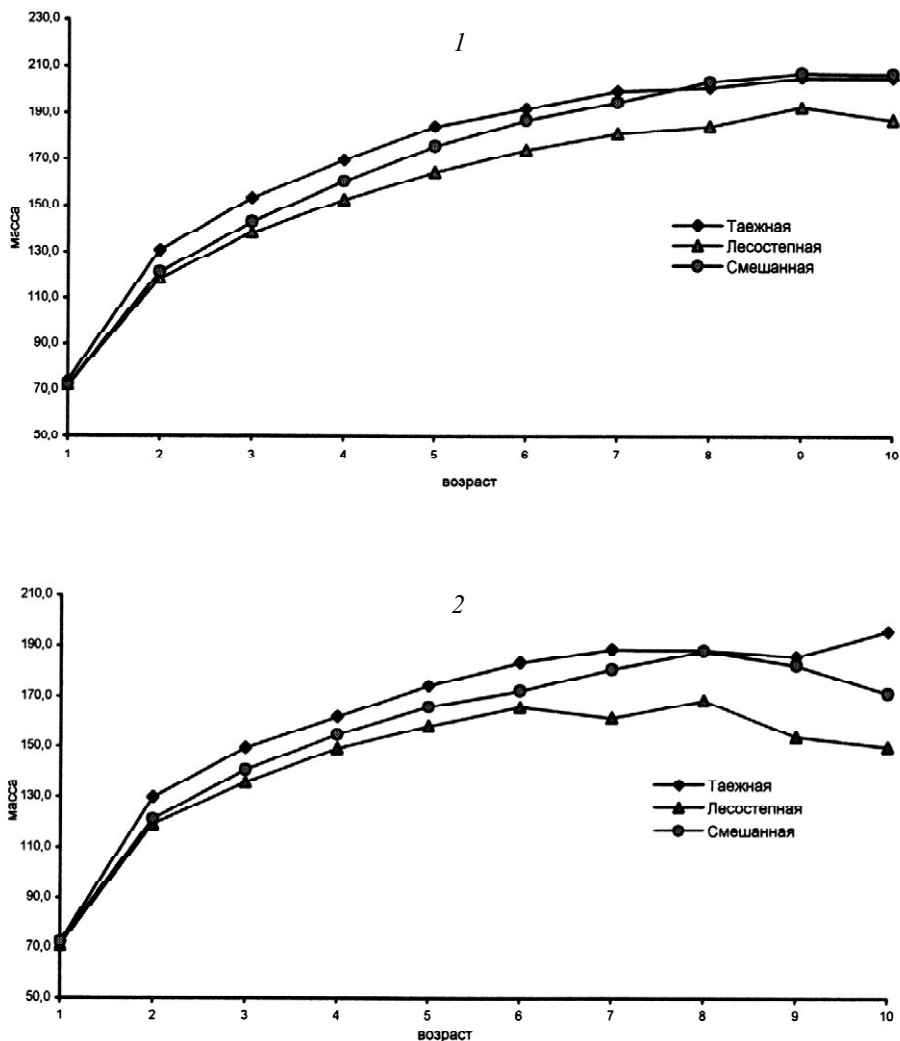


Рис. 37. Возрастная изменчивость масс лося для таежной зоны ( $n = 46189$ ), лесостепной и степной ( $n = 4367$ ) и зоны смешанных лесов ( $n = 30188$ ) Европейской части РФ (1987–1999 гг.). 1– самцы; 2– самки.

Таким образом, простое разделение территории РФ на три природно-климатические зоны сразу же позволяет выявить четкий градиент масс, по существу выражающийся в уменьшении размеров животных с севера на юг.

Теперь попробуем проделать чуть более тонкий анализ, разместив значения масс по «трансекте», соединяющей, к примеру, Архангельск и Курск, т.е., в некотором смысле, крайнюю северную и крайнюю южную «точки»

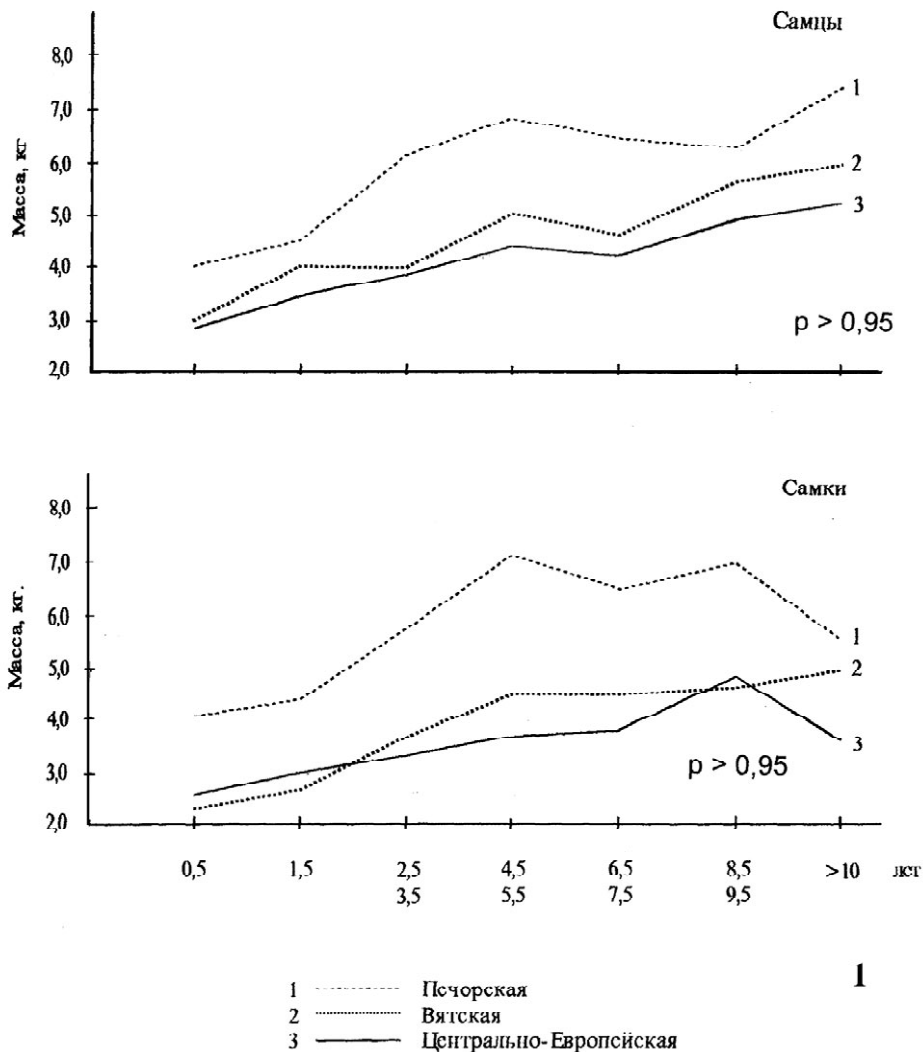
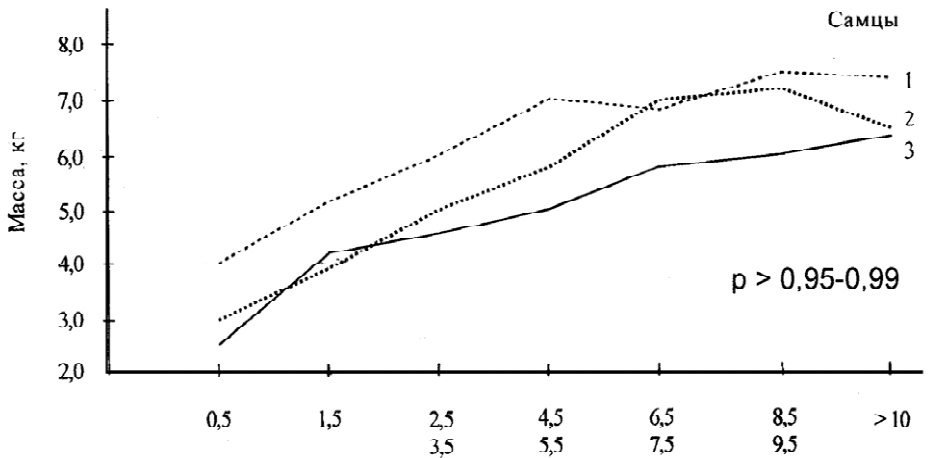
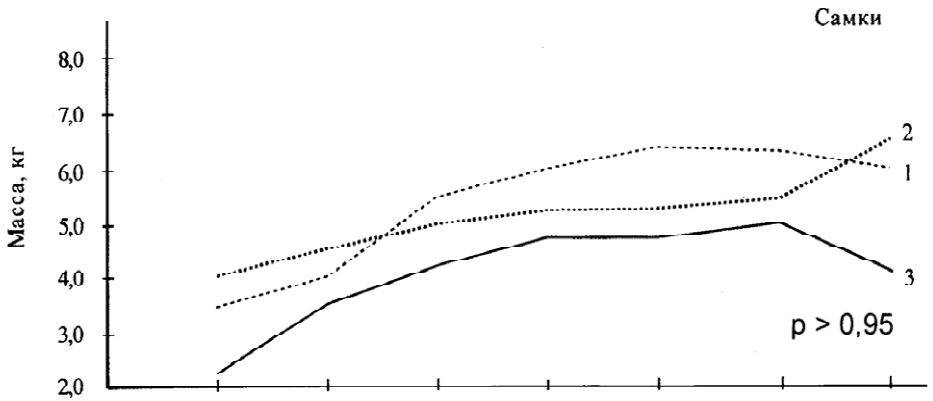


Рис. 38. Популяционные различия масс органов лосей в зависимости от пола и возраста. 1. Масса лёгких с трахеей (Перовский, 1998).



- 2
- 1 ..... Печорские  
2 -·-·-·- Вятские  
3 ————— Центрально-Европейские

Рис. 38 (продолжение). Популяционные различия масс органов лосей в зависимости от пола и возраста. 2. Масса печени (Перовский, 1998).

пространства, разделенные дистанцией приблизительно в  $1500 \text{ км}^1$ . Результат приведен на рисунке 39.

<sup>1</sup> Вполне понятно, что «трансекта» представляет собой не линию, а полосу шириной со среднюю по размерам область Европейской части РФ, т.е. ширина ее равна приблизительно 200–300 км

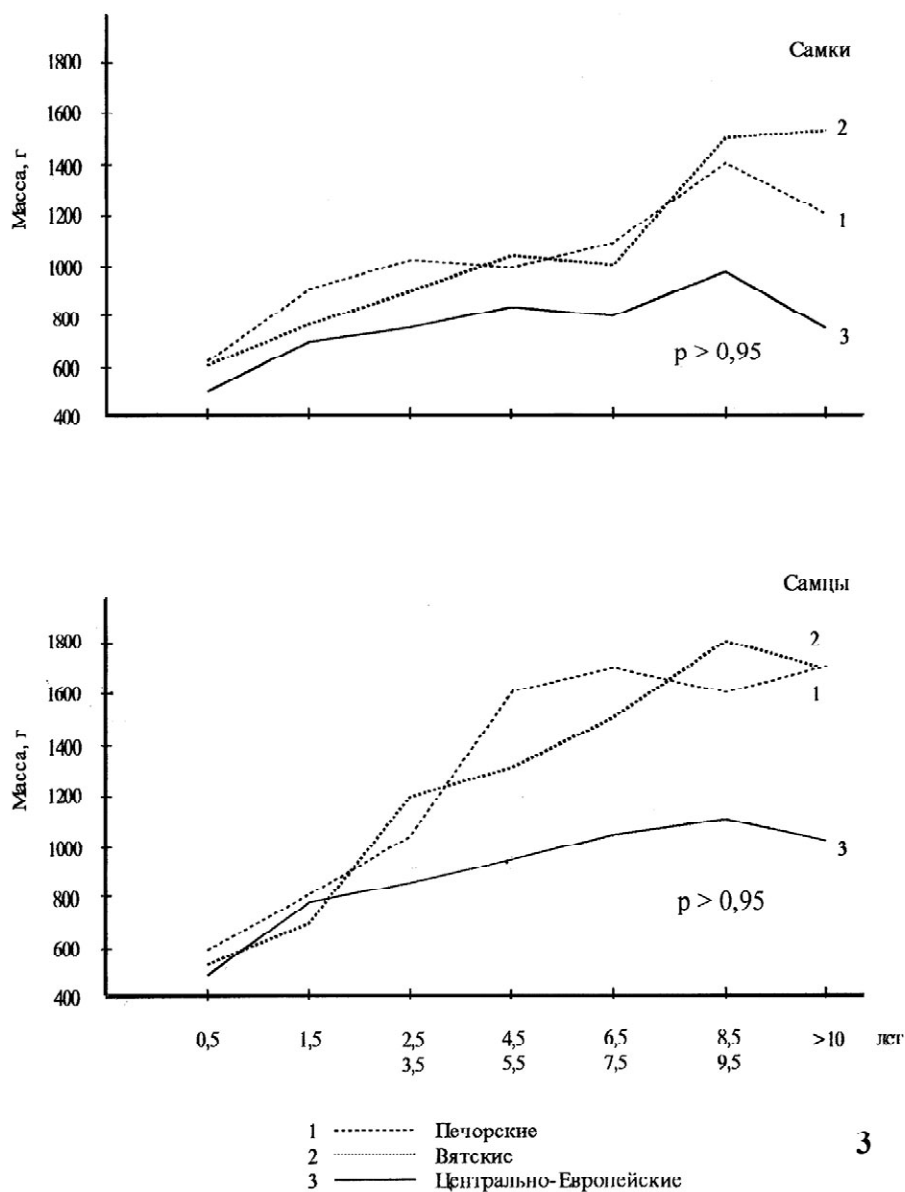


Рис. 38 (окончание). Популяционные различия масс органов лосей в зависимости от пола и возраста. 3. Масса почек (Перовский, 1998).

Оказывается, что средняя масса по данной «трансекте» изменяется не плавно с севера на юг, а «рывком». Северную и среднюю подзону тайги занимает «тяжелый» лось, зону смешанных и широколиственных лесов и ле-

состепненную зону – «легкий», а в южной тайге, на относительно небольшом участке в 300 км, наблюдается переход одной формы лося в другую.

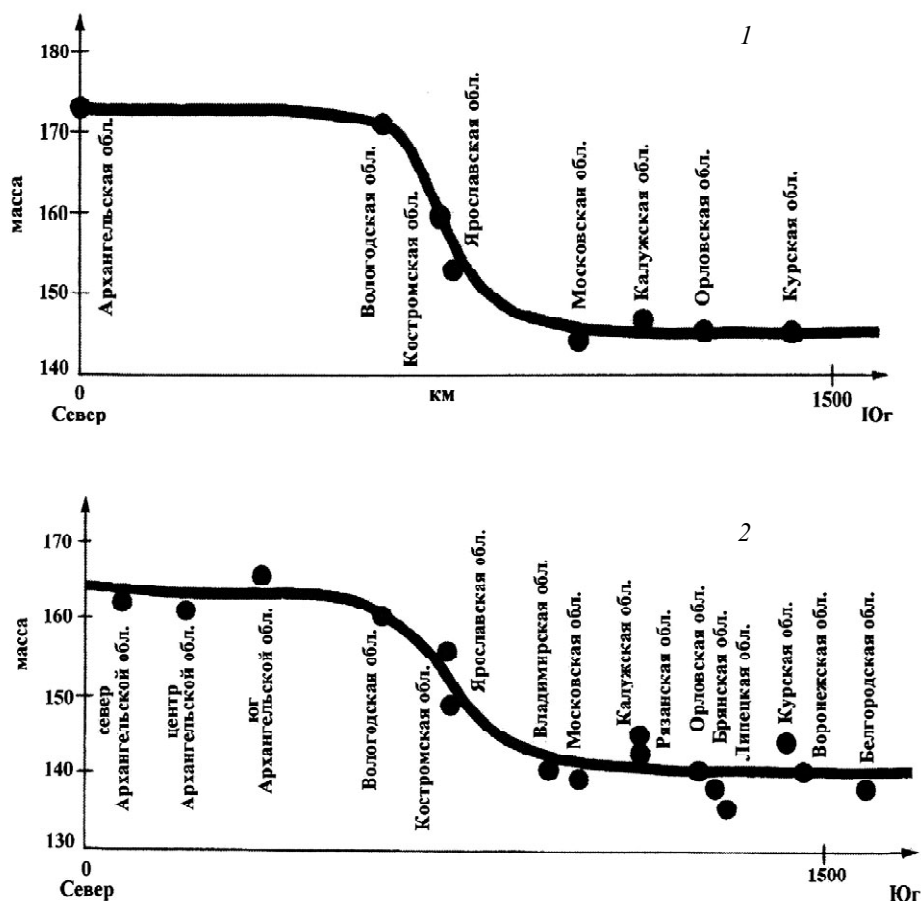


Рис. 39. Изменения массы туши лося по «трансекте» Архангельск – Курск (1989 – 1999 гг.). Точки на графиках соответствуют расстояниям областных центров от Архангельска (шкала абсцисс) и средним массам по области (шкала ординат). На фрагменте 1 даны средние значения масс для всех добытых животных в области, за исключением сеголеток. На фрагменте 2 представлен более подробный график с более широкой «трансектой», включающей значительное число дополнительных «точек». Чтобы исключить влияние половозрастной структуры на результат, средние значения, рассчитанные отдельно по четырем возрастным группам (1,5–; 2,5–; 3,5– и 4,5–леткам) для самцов и самок, усреднялись и использовались для построения графика. Наиболее крупная Архангельская область делилась на три зоны (север, центр, юг). Условные центры этих зон выделялись на долготе Архангельска, т.е. в районе прохождения «трансекты».

По существу, этот переход выглядит как зона интрогрессии двух фенотипически различающихся форм лося, представленного обширными популяциями, стыкующимися друг с другом на пространстве, занятом южной тайгой.

Проведя подобные же «трансекты» восточнее<sup>2</sup>, можно обнаружить аналогичные приведенной на рисунке 39 зависимости, т.е. те же две основные «морфы» северного и южного лося, связанные переходной зоной. Правда, для отдельных территорий могут наблюдаться резкие отклонения от общей «благополучной» картины, что, скорее всего, связано с особенностями условий обитания «местных» популяций и неумеренным прессом охоты, существенно изменяющим возрастную структуру (а значит и значения масс усредненных по возрасту) и действующим как мощный селективный фактор (Рожков, Проняев, 1994).

Та же картина наблюдается для Западной Сибири и Урала. Подробную детализацию по «трансектам» для этих регионов построить невозможно, так как объемы добычи лося здесь невелики, в то время как административные единицы, с которых производится сбор информации, обширны. Однако, в табличной форме вполне можно передать общий характер изменений, происходящих с населением лося при переходе из таежных в лесостепные участки обитания. В таблице 25 и в итоговой таблице 26 даны усредненные массы для всех возрастов, включая сеголеток. Использование других возрастных наборов (1,5 года и старше; 2,5 года и старше) дают те же соотношения цифр, выявляя абсолютно те же закономерности, т.е. влияние возрастной структуры на конечный результат здесь ничтожно.

Кроме деления по зонам «тайга – лесостепь», т.е. с основным направлением «юг – север», в таблицах 25, и 26 отражено и широтное деление (запад-восток), там, где для этого есть соответствующие данные. При этом, положения цифр в таблицах отражают приблизительное широтное положение территориальных центров.

Явственно просматривается нарастание масс с запада на восток. Это нарастание не является локальным явлением, свойственным отдельным территориям Западной Сибири. Оно просматривается во всем таежном массиве заселенном евроазиатской (68-хромосомной) формой (расой) лося.

В таблице 27 приведены соответствующие данные. В ней две «мелкие» западные территории (Карелия и Мурманская обл.) объединены в одну, чтобы соответствовать по долготной протяженности восточным территориям. Для большей убедительности в таблице не хватает только «закордонных» данных по финскому лосю. Нам не известны конкретные цифры, однако,

---

<sup>2</sup> Полная информация по западным «трансектам» отсутствует, так как весь юг занят бывшими союзными республиками, не входящими (и никогда не входившими) в систему информационных потоков Главохоты РФ (ныне Департамента).

Таблица 25. Зональное распределение средних масс туши лося (расчет по всем возрастам) для различных регионов Западной Сибири (1995-1999 гг.)

| Субъекты Федерации  | Самцы                      |        |                               |        |                                |        | Самки                      |        |                               |        |                                |        |
|---------------------|----------------------------|--------|-------------------------------|--------|--------------------------------|--------|----------------------------|--------|-------------------------------|--------|--------------------------------|--------|
|                     | Тайга (северная и средняя) |        | Переходная зона (южная тайга) |        | Лесостепь и юг Западной Сибири |        | Тайга (северная и средняя) |        | Переходная зона (южная тайга) |        | Лесостепь и юг Западной Сибири |        |
|                     | запад                      | восток | запад                         | восток | запад                          | восток | запад                      | восток | запад                         | восток | запад                          | восток |
| Ямало-Ненецкий А.О. | 211,9<br>361               |        |                               |        |                                |        | 186,4<br>120               |        |                               |        |                                |        |
| Томская обл.        | 143,6<br>370               |        |                               |        |                                |        | 136,2<br>187               |        |                               |        |                                |        |
| Свердловская обл.   | 143,4<br>2574              |        |                               |        |                                |        | 137,9<br>884               |        |                               |        |                                |        |
| Челябинская обл.    | 138,1<br>240               |        |                               |        |                                |        | 144,2<br>222               |        |                               |        |                                |        |
| Кемеровская обл.    |                            |        | 164,4<br>78                   |        |                                |        |                            |        | 157,3<br>36                   |        |                                |        |
| Новосибирская обл.  |                            |        | 146,8<br>123                  |        |                                |        |                            |        | 143,8<br>74                   |        |                                |        |
| Томская обл.        |                            |        | 157,6<br>1373                 |        |                                |        |                            |        | 153,2<br>669                  |        |                                |        |
| Оренбургская обл.   |                            |        | 120,4<br>145                  |        |                                |        |                            |        | 121,5<br>129                  |        |                                |        |
| Курганская обл.     |                            |        | 129,8<br>721                  |        |                                |        |                            |        | 125,0<br>508                  |        |                                |        |
| Алтайский край      |                            |        | 133,1<br>787                  |        |                                |        |                            |        | 132,8<br>573                  |        |                                |        |

Примечание. Томская обл. рассчитана без Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского А.О. Цифры мелким шрифтом – объемы выборов.



Таблица 26. Итоговая таблица зонального распределения средних масс туш лося для Западной Сибири. Построена путем усреднения данных, помещенных в таблице 25, по регионам и по полу

| Тайга<br>(северная и средняя) |        | Переходная зона<br>(южная тайга) |        | Лесостепь и юг Западной<br>Сибири |        |       |
|-------------------------------|--------|----------------------------------|--------|-----------------------------------|--------|-------|
| запад                         | восток | запад                            | восток | запад                             | восток |       |
| 198,2                         |        | 140,6                            | 153,8  | 120,9                             | 127,4  | 132,9 |

Таблица 27. Изменение массы туши лося с запада на восток (использовались значения масс, усредненные по всем добытым особям 1995–1999 гг.).

| Пол            | Карелия,<br>Мурманская<br>обл. | Запад<br>Архангель-<br>ской обл. | Восток<br>Архангель-<br>ской обл. | Коми<br>Респуб-<br>лика | Ямало-<br>Ненецкий<br>А.О. |
|----------------|--------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|----------------------------|
|                | запад                          |                                  | восток                            |                         |                            |
| самцы          | 160,5<br>917                   | 162,3<br>1554                    | 164,2<br>1151                     | 165,9<br>1095           | 211,9<br>361               |
| самки          | 157,1<br>394                   | 156,6<br>1063                    | 160,6<br>852                      | 160,8<br>551            | 186,4<br>120               |
| В сред-<br>нем | 158,8                          | 159,4                            | 162,4                             | 163,3                   | 199,2                      |

Таблица 28. Масса туши лося на западе и востоке Карелии и Мурманской области

| Пол                | Запад        | Восток        |
|--------------------|--------------|---------------|
|                    | Карелия      |               |
| самцы              | 160,4<br>788 | 164,7<br>529  |
| самки              | 149,0<br>578 | 160,7<br>449  |
| В среднем          | 154,7        | 162,7         |
| Мурманская область |              |               |
| самцы              | 154,8<br>451 | 160,4<br>1586 |
| самки              | 153,6<br>53  | 160,2<br>217  |
| В среднем          | 154,2        | 160,3         |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

сравнительно недавно, российскими и финскими исследователями производились взвешивания добытых лосей по обе стороны границы и, оказалось, что в Финляндии они немного легче, чем в Карелии (личное сообщение И.К. Ломанова).

В подтверждение этого можно указать на западно-восточный градиент масс, выявляемый вблизи границы с Финляндией и Норвегией на сравнительно небольшом пространстве Карелии и Мурманской областей (в «точках», отстоящих друг от друга на 100–200 км) – табл. 28.

По другим природно-климатическим зонам в Европе аналогичных широтных закономерностей изменения массы не наблюдается. Причину этого мы обсудим позднее.

## 8.2. Крупномасштабная географическая изменчивость населения лося в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке

Рассмотрим теперь изменения масс, которые наблюдаются в Восточной Сибири и Дальнем Востоке – зоне расселения 70- хромосомной расы лося. Здесь также можно обнаружить аналогичные градиенты.

Так, на «пограничье» Западной и Восточной Сибири, вдоль Енисея, (Хакасия и Красноярский край без Эвенкии) с севера на юг<sup>1</sup> наблюдается закономерное снижение масс добытых животных, что как будто подтверждает правило Бергмана (табл. 29).

Приблизительно на 800 километров восточней енисейской «трансекты», на параллельной ей «линии»<sup>4</sup>, в зоне распространения восточносибирского

Таблица 29. Изменение массы туши лося (расчет по всем добытым в 1995–1998 гг. особям) вдоль Енисея (Хакасия и Красноярский край без Эвенкии)

| Пол       | Север        | Центр        | Юг           |
|-----------|--------------|--------------|--------------|
| самцы     | 173,9<br>370 | 162,1<br>275 | 154,7<br>102 |
| самки     | 157,1<br>293 | 149,7<br>160 | 147,4<br>62  |
| В среднем | 165,5        | 155,9        | 151,1        |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

<sup>3</sup> То есть там, где стыкуются ареалы двух «официальных» подвидов лося (европейского – *A.a. alces* и Восточносибирского или Якутского – *A.a. pfizenmayeri*) и где, возможно, имеется гибридная зона с мешаниной 68- и 70- хромосомных особей и 69- хромосомных «гибридов».

<sup>4</sup> Ширина енисейской «трансекты» 300–400 км, эвенкийско-иркутской «линии» (трансекты) – 700–800 км.

Таблица 30. Изменение массы туши лося в Восточной Сибири (эвенкийско- иркутская «трансекта» – расчет по всем добытым особям в 1995–1998 гг.)

| Пол       | Эвенкия      | Северо-восток Иркутской области | Восточный «выступ» Красноярского края | Центр Иркутской области | Юг Иркутской области |
|-----------|--------------|---------------------------------|---------------------------------------|-------------------------|----------------------|
|           | север        |                                 |                                       | юг                      |                      |
| самцы     | 192,2<br>346 | 173,2<br>554                    | 168,9<br>126                          | 157,0<br>487            | 135,7<br>568         |
| самки     | 173,0<br>119 | 160,0<br>178                    | 144,8<br>95                           | 146,5<br>263            | 114,8<br>201         |
| В среднем | 182,6        | 166,6                           | 156,8                                 | 151,7                   | 125,2                |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

подвида (*A.a. pfizenmayeri*), наблюдается подобная же картина резкого снижения масс с севера на юг (табл. 30). Тоже отмечалось Е.М. Недзельским при защите докторской диссертации (Недзельский, 2008).

В зоне распространения уссурийского лося (*A.a. cameloides*), в Забайкалье по «трансекте» Чита – Хабаровск, протянувшейся с запада на восток, наблюдается нарастание массы (табл. 31) подобное европейскому нарастанию в таежной зоне (табл. 27, 28).

Рассмотрение всех этих широтных и долготных закономерностей с массами может привести к не совсем верному выводу, что, в общем-то, географическая изменчивость лося по данному признаку прекрасно иллюстрирует общеизвестную с давних пор закономерность нарастания масс животных различных видов на север и восток Евразийского континента. Однако, как

Таблица 31. Изменение массы туши лося в Забайкалье с запада на восток по «трансекте» Чита-Хабаровск (расчет по всем добытым особям в 1995–1998 гг.)

| Пол       | Читинская область | Амурская область |              | Юг Хабаровского края |              |              |
|-----------|-------------------|------------------|--------------|----------------------|--------------|--------------|
|           | запад             |                  |              | восток               |              |              |
| самцы     | 123,3<br>80       | 127,6<br>673     | 127,9<br>476 | 147,3<br>226         | 161,3<br>392 | 161,7<br>512 |
| самки     | 121,1<br>33       | 129,6<br>252     | 127,7<br>191 | 139,8<br>65          | 151,3<br>101 | 144,4<br>177 |
| В среднем | 122,2             | 128,6            | 127,8        | 143,5                | 156,3        | 153,1        |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

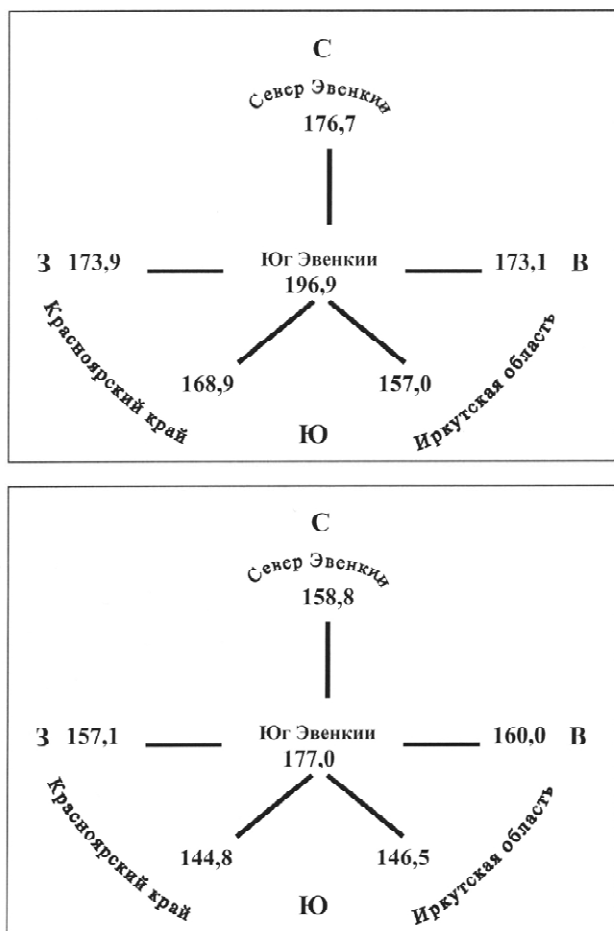


Рис. 40. Средние значения масс туши лося на юге Эвенкии и на сопредельных территориях. Усреднение по всем проанализированным особям. Верхняя «раскладка» – самцы, нижняя – самки.

это почти всегда бывает при более тщательном анализе данных, правило Бергмана выполняется лишь в общем, нарушаясь в отдельных локальностях, а то и вообще выполняется лишь на ограниченных «избранных» территориях или же «выполняется» с прямо противоположным знаком (нарастание масс с севера на юг, как это имеет место, например, для северного оленя, *Rangifer tarandus*). В принципе, выполнение «в общих чертах» этого правила более реалистично и предпочтительней с теоретической точки зрения, чем его выполнение на «все 100%». Так как кроме фактора низких температур на севере и востоке, приводящего к преимущественному выживанию в «холодных» зонах более крупных животных с пониженной теплоотдачей (этим обычно объясняют механизм возникновения градиентов масс, подчиняющихся

правилу Бергмана), существует и ряд других, не менее важных факторов (величина снежного покрова, кормность угодий, наличие хищников, пресс охоты и прочее), определяющих значения масс по ареалу.

Подобное выполнение «в общих чертах» правила Бергмана характерно и для лося. Повсеместно по всей территории, занятой этим видом, наблюдаются отклонения в ходе градиентов.

Приведем пример. Так эвенкийско – иркутский градиент падения масс на юг начинается с эвенкийских группировок, состоящих из особей с наиболее тяжелой массой (табл. 30).

При более подробном территориальном делении (районный масштаб) оказывается, что только южный массив этих группировок выделяется из окружающих его территорий. На запад же, восток, север и юг в равной степени идет снижение масс (рис. 40). Подобные «пятна» более высоких или, напротив, более низких, чем «фон» массовых чисел, встречаются и в других частях ареала, нарушая общую картину бергмановского ниспадания масс к югу и западу.

Более того, во многих участках ниспадение носит не плавный, а «рывковый» характер. Для Европы подобный пример мы уже приводили (рис. 39). Характерный пример для Азии – изменение масс с запада на восток по «трансекте» Чита-Хабаровск. Если привязать данные таблицы 31 к шкале дистанций, сразу же выявится характерный «рывок», проходящий по западным районам Хабаровского края (рис. 41).

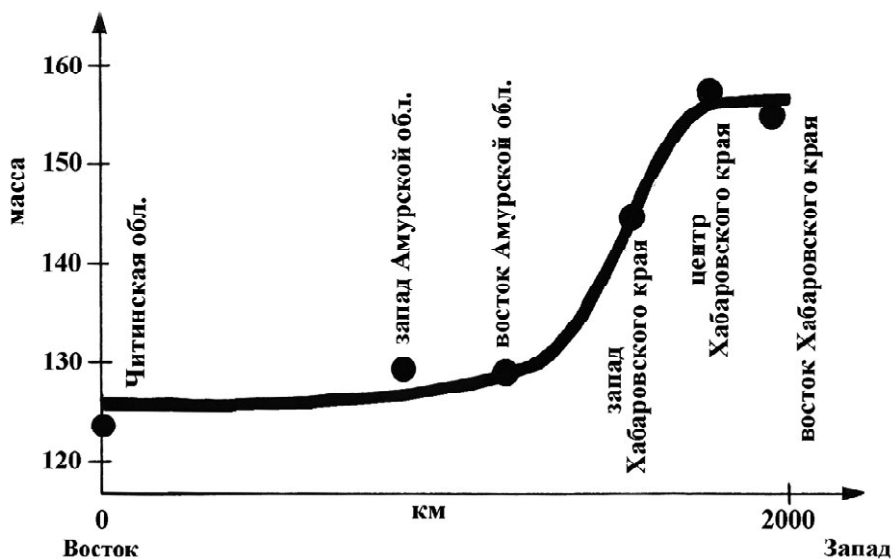


Рис. 41. Изменение масс по «трансекте» Чита-Хабаровск. Ось абсцисс – расстояние в километрах от Читы, ось ординат – значения масс. Для построения графика использовались усредненные по самцам и самкам данные из таблицы 30.

В пограничных с Читинской областью районах Бурятии выявляется еще один «рывок». Масса лося здесь резко увеличивается. Как мы уже отмечали для Европы, рывки представляют собой, скорее всего, контактные зоны популяций высоких рангов. На западе Хабаровского края контактируют читинская популяция (представленная мелкими особями) и хабаровская популяция (представленная средними по размеру особями) уссурийского подвида лося (*A.a. cameloides*).

В Бурятии контактируют читинская популяция уссурийского подвида с популяцией, по-видимому, представляющей собой «гибридную» смесь уссурийского и более тяжелого восточносибирского (*A.a. pfizenmayeri*) подвидов (особи последнего подвида, видимо, «скатываются» с севера вдоль Байкала<sup>5</sup>).

### 8.3. Распределения масс по всему ареалу и причины крупномасштабной дифференциации

Рассмотрим теперь общий характер распределения масс по всему ареалу, охватываемому РФ<sup>6</sup>, на картосхеме. Учитывая, что административные границы территорий, по которым велся расчет масс, не дают нужной детализации (особенно в Сибирском регионе), мы рассмотрели отдельные, особенно обширные административные единицы порайонно (или дополнительно делили ту или иную область на несколько крупных «кусков», рассекая ее в меридиональном и широтном направлениях). Интенсивностью тушевки на карте отражены значения масс (чем темнее, тем больше масса). Для тех нескольких регионов, для которых данные отсутствовали (Якутия и некоторые другие), тушевку выполняли, ориентируясь на окружающие территории. Такой подход позволяет наглядно представить информацию по географической изменчивости масс лося в самом общем виде.

Карта на рисунке 42 отражает распределение масс по территории РФ в границах современного ареала лося<sup>7</sup>.

Сразу же бросается в глаза деление всего массива на две глобальные группировки, границы которых не зависят ни от подвидовой, ни от «популяционной» подразделенности: «север» занят тяжелым лосем, «юг» – легким. В

<sup>5</sup> Не исключено, что и хабаровская популяция есть так же результат «гибридизации» (слияния) двух подвидов (*A.a. cameloides* и *A.a. pfizenmayeri*) из которых восточносибирский «скатывается» в область обитания уссурийского вдоль побережья Тихого океана.

<sup>6</sup> Заметим, что территория РФ включает практически 90% ареала лося, обитающего в Евразии.

<sup>7</sup> Границы современного ареала лося на территории РФ приводятся по Данилкину (1999).

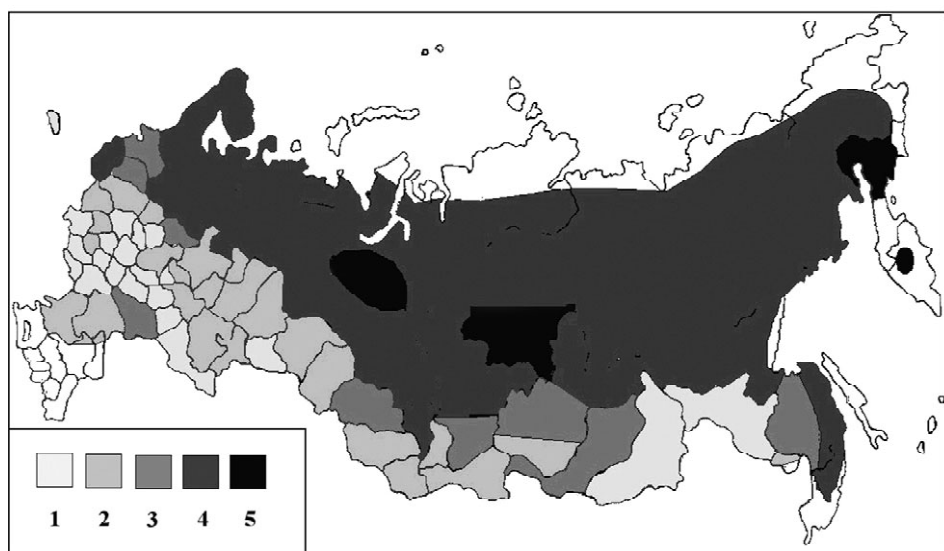


Рис. 42. Распределение массы туши лоса в пределах ареала на территории РФ. 1 – 130 кг и меньше; 2 – 131–145 кг; 3 – 146–155 кг; 4 – 156–180 кг; 5 – 182 кг и более.

нескольких местах на «севере» локализуются пятна сверхтяжелого лоса. На «юге» также наблюдается некоторое разнообразие в массах.



Рис. 43. Распределение плотности населения по территории РФ. 1 – 0,03 и менее человек на тыс. га; 2 – от более 0,03 до 0,1; 3 – от более 0,1 до 0,2; 4 – от более 0,2 до 0,3; 5 – от 0,3 и выше.

Попытаемся разобраться, чем обусловлен такой характер распределения масс по ареалу. Обращает на себя внимание следующее: территории, занятые «легким» лосем, оказываются и наиболее заселенные человеком или, по крайней мере, наиболее освоенные им, там же, где обитает «тяжелый» лось, плотность населения, как правило, минимальна. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить предыдущую карту (рис. 42) с картой распределения плотности населения по территории РФ (рис. 43).

Перейдем к цифрам. Воспользуемся корреляционным анализом, который позволит выявить связи между характеристиками. Применяя такой подход (к сожалению единственно возможный в нашей ситуации), надо быть, однако, очень осторожным. Бездумное использование коэффициента корреляции в качестве показателя связи может привести, по ряду причин, к грубым ошибкам и неверным выводам.

Научная литература наполнена такими примерами. Чтобы застраховать себя и читателя от подобного, мы составили очень краткий «перечень» (см. Приложение) того, что необходимо всегда иметь ввиду при измерении связи посредством коэффициентов корреляции. В этом перечне указаны основные «подводные камни», которые мы постарались обойти. Интересующихся отсылаем к «Приложению».

Как в целом по РФ, так и при различном делении на регионы, неизменно обнаруживается отрицательная связь между массой туши лося и плотностью населения на лесопокрытую территорию (табл. 32). То есть, чем выше плотность населения<sup>8</sup>, тем ниже масса. Данные по самцам и самкам дублируют друг друга, что указывает на достоверность результата<sup>9</sup>.

Применение обычных статистических методов для оценки достоверности отдельных коэффициентов здесь вряд ли возможно, так как в расчетах используются не индивидуальные, а групповые характеристики.

Вариабельность значений от  $-0,45$  до  $-0,95$  объясняется, с одной стороны, различной широтой изменчивости характеристик по регионам (чем меньше широта изменчивости, тем меньше абсолютное значение коэффициента корреляции при фактически одной и той же силе реальной связи, см. Приложение 4); с другой, – объединением в рамках одной обширной территории (РФ в целом) нескольких различающихся статистических совокупностей

---

<sup>8</sup> Использование плотности на общую территорию, а не на лесопокрытую дает меньшие значения коэффициентов корреляции, что вполне понятно, так как лось обитает в лесах, а не в полях или населенных пунктах.

<sup>9</sup> Простейший способ убедиться в том, достоверен результат или нет, это разбить выборку на две и посмотреть, имеет ли место повторяемость. Последнюю можно оценить и количественно опять же через коэффициент корреляции.



(Приложение 4)<sup>10</sup>. И, наконец, в последнюю очередь изменением самой силы этой связи от региона к региону.

Итак, в глобальных географических масштабах (РФ в целом или отдельные крупные регионы) деятельность человека, видимо, действительно приводит к понижению массы лося на обширных территориях «юга». Однако не является ли эта выявленная нами связь ложной? Простой пример ложной связи – это зависимость массы от расстояния. Так, например, если измерять расстояние от Архангельска по «трансекте» Архангельск – Курск, мы увидим, что «километры» существенно коррелируют с массой (коэффициент корреляции для самцов  $-0,72$ , для самок  $-0,77$ ). Еще выше эта корреляция между километрами и, например, средней температурой января ( $-0,87$ ).

Вполне понятно, что сами по себе километры никак не определяют ни массу, ни погодные условия, а просто на территориях, разделенных ими, действуют определяющие факторы, одним из которых (но далеко не единственным, судя по коэффициентам корреляции, помещенным в таблицу 32) возможно является человек. Сомнение, выраженное в слове «возможно» объяс-

Таблица 32. Коэффициенты корреляции между массой туши лося и плотностью населения на лесопокрытую территорию для различных регионов РФ

| Регионы  | Самцы  | Самки  |
|--|--------|--------|
| РФ   | -0,436 | -0,455 |
| Европейская часть РФ   | -0,541 | -0,500 |
| "Трансекта" Архангельск - Курск                                      | -0,781 | -0,731 |
| Европейская часть РФ и Западная Сибирь                               | -0,502 | -0,507 |
| Западная Сибирь  | -0,541 | -0,510 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток                                    | -0,783 | -0,790 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки                       | -0,712 | -0,777 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки и Магаданской области | -0,666 | -0,841 |
| Забайкалье   | -0,578 | -0,966 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Забайкалья                     | -0,946 | -0,932 |

<sup>10</sup> В силу этого, во всех таблицах типа табл. 33–35 и др. коэффициенты корреляций по РФ всегда будут ниже, чем по отдельным регионам (объяснение в Приложении 4).

няется следующим. С «севера» на «юг», как мы только что отметили, изменяется еще один потенциальный определяющий фактор – температура. Классическая гипотеза по объяснению правила Бергмана привязана именно к ней (к зимней температуре), а именно: чем холодней, тем выгодней иметь большую массу, обуславливающую меньшие теплотери (так как отношение поверхность/объем для крупных животных меньше, чем для мелких).

Эта гипотеза, не раз критиковалась. По-видимому, в случае внутривидовой дифференциации она чаще не подтверждается, чем подтверждается. Тем не менее, рассмотрим коэффициенты корреляций между массой туши и среднеянварской температурой (табл. 33) для тех же, что и в предыдущей таблице, регионов.

Сразу же обращает на себя внимание «разногласица» коэффициентов. Европа и Западная Сибирь – положительные значения Восточная Сибирь и Дальний Восток – отрицательные.

Эти отрицательные «восточные» коэффициенты, имеющие высокие значения (от -0,70 до -0,95), сразу же указывают на то, что январский холод, по-видимому, здесь ни при чем, так как чем холодней, тем животные мельче.

Еще один определяющий фактор – осадки. В таблице 34 приведены коэффициенты корреляции между массой туши лося и уровнем осадков в январе.

Таблица 33. Коэффициенты корреляции между массой туши лося и среднеянварской температурой для различных регионов РФ

| Регионы  | Самцы  | Самки  |
|--|--------|--------|
| РФ   | 0,215  | 0,173  |
| Европейская часть РФ   | 0,181  | 0,243  |
| "Трансекта" Архангельск - Курск                                      | 0,740  | 0,739  |
| Европейская часть РФ и Западная Сибирь                               | 0,421  | 0,419  |
| Западная Сибирь  | 0,868  | 0,838  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток                                    | -0,930 | -0,950 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки                       | -0,793 | -0,907 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки и Магаданской области | -0,795 | -0,911 |
| Забайкалье   | -0,728 | -0,957 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Забайкалья                     | -0,900 | -0,915 |

Примечание: При расчете коэффициентов для этой и других подобных таблиц использовали климатические характеристики из сводки Конюковой, Орловой, Швер (1971).

Таблица 34. Коэффициенты корреляции между массой туши лося и уровнем осадков в январе для различных регионов РФ

| Регионы  | самцы  | самки  |
|--|--------|--------|
| РФ   | 0,203  | 0,182  |
| Европейская часть РФ   | -0,395 | -0,460 |
| "Трансекта" Архангельск – Курск                                      | -0,405 | -0,391 |
| Европейская часть РФ и Западная Сибирь                               | -0,361 | -0,420 |
| Западная Сибирь  | -0,026 | -0,015 |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток                                    | 0,782  | 0,792  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки                       | 0,917  | 0,870  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки и Магаданской области | 0,905  | 0,866  |
| Забайкалье   | 0,926  | 0,908  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Забайкалья                     | 0,785  | 0,782  |

Здесь «разноголосица» с прямо противоположными знаками и некоторым усложнением: Европа и Западная Сибирь – нулевые и отрицательные значения, Восточная Сибирь и Дальний Восток – положительные. То есть на «Востоке» просматривается следующая закономерность (подтверждаемая высокими коэффициентами корреляции – от 0,70 до 0,90): чем больше снега, тем крупнее животные.

Эта связь, в отличие от предыдущей, вполне естественна, так как с увеличением мощности животных уменьшается их зависимость от высоты снежного покрова<sup>11</sup>.

Почему же на Востоке, в отличие от Запада (граница – Енисей), так успешно работает «снеговой» фактор?

Как известно, восточный регион объединяет две климатические противоположности – резкую континентальность в центральных областях (очень низкие январские температуры и относительно невысокий снежный покров) и «дыхание океана» на дальневосточных его границах, где и температура

<sup>11</sup> Вполне возможно, что в случае Забайкалья более высокие массы лосей на территориях, приближенных к побережью Тихого океана и Байкалу, определяются вовсе не «скатыванием» лося из северных территорий, а самостоятельным формированием (микроэволюционный процесс) «рослых» группировок в многоснежных районах (здесь и далее мы принимаем, что уровень осадков, выпавших в январе, тесно коррелирует с высотой снежного покрова).

Таблица 35. Коэффициент корреляции между среднеянварской температурой и уровнем осадков в январе для различных регионов РФ

| Регионы  | Коэффициенты корреляции |
|--|-------------------------|
| РФ   | -0,650                  |
| Европейская часть РФ   | -0,522                  |
| "Трансекта" Архангельск – Курск                                      | -0,839                  |
| Европейская часть РФ и Западная Сибирь                               | -0,698                  |
| Западная Сибирь  | 0,096                   |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток                                    | -0,830                  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки                       | -0,787                  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Камчатки и Магаданской области | -0,824                  |
| Забайкалье   | -0,931                  |
| Восточная Сибирь и Дальний Восток без Забайкалья                     | -0,893                  |

повыше, и снега намного больше. Все это создает значительный градиент «снегового» фактора, который сам по себе, как известно, почти всегда отрицательно связан с температурой (табл. 35). Все западные территории более благополучны, в некотором смысле обладают более «мягким» климатом и менее выраженными климатическими градиентами.

Итак, из «неорганических» факторов в Восточной Сибири и Дальнем Востоке первостепенное значение имеет высота снежного покрова, она и определяет здесь в существенной мере (но не в единственной, см. ниже) распределение масс по региону. Второстепенное значение играет зимняя температура. Однако температура может стать и первостепенным фактором. Когда это может быть, теоретически понятно – в случае отсутствия снегового градиента по региону или при его малой величине<sup>12</sup>. Ярким проявлением этого случая является Западная Сибирь, более менее равномерно «засыпанная» снегом, о чем косвенно свидетельствует нулевая корреляция между осадками и температурой (табл. 35), а также и отсутствие здесь корреляции между массой и уровнем осадков (табл. 34). Одновременно на этой территории

<sup>12</sup> Второстепенна роль «снегового» фактора и на тех территориях (к которым, возможно, принадлежит и Западная Сибирь), на которых лось поведением может «отрегулировать» высоту снежного покрова (перебраться за относительно короткое время из менее благоприятных по снеговому покрову мест в более благоприятные).

высока корреляция между массой и среднеянварской температурой (на уровне 0,85), а положительный знак ее указывает, что вслед за понижением температуры растет и масса, т.е. реализуются условия классической гипотезы, удовлетворительно объясняющей правило Бергмана<sup>13</sup>.

Обратимся теперь к Европе. Январские осадки на этой территории отрицательно скоррелированы с массой (табл. 33). Хотя корреляция и не велика, тем не менее, чем больше снега, тем меньше масса. Такая зависимость противоречит предыдущим логическим построениям, которые мы приводили для Восточной Сибири и Дальнего Востока. Получается, что в европейском регионе снег «действует не логично», в прямо противоположном направлении от того, в котором он должен действовать. Это сразу же указывает на то, что

<sup>13</sup> Конечно же, снег и зимняя температура – далеко не единственные факторы способные в той или иной мере «определять» значения масс. Нельзя забывать также и о летних «неорганических» факторах. Так, температура июля отрицательно скоррелирована с массой, т.е. на тех территориях, где она значительна, масса принимает минимальные значения.

Коэффициенты корреляции между среднеиюльской температурой и массой туши лося

| Пол   | РФ      | Европейская часть РФ | Западная Сибирь | Восточная Сибирь и Дальний Восток |
|-------|---------|----------------------|-----------------|-----------------------------------|
| Самцы | - 0,716 | - 0,477              | - 0,891         | - 0,838                           |
| Самки | - 0,661 | - 0,416              | - 0,868         | - 0,812                           |

Скорее всего, здесь мы имеем дело с ложными связями, так как июльская температура (подобно январской) привязана к километрам (к широте местности). Тем не менее, хорошо известно, что высокие летние температуры не только могут быть причиной перегрева крупных особей, но и, как правило, отрицательно сказываются на наборе животными массы. Многочисленный гнус, наиболее обильный при высоких температурах в середине лета, вынуждает лосей резко сокращать время жировок и фактически снижать, а не набирать массу в этот период. Однако, подобное летнее «истощение гнусом» быстро компенсируется в конце лета и начале осени, так что к осенне-зимнему сезону лоси подходят вполне подготовленными (Кнорре, 1959). Да и гнуса обычно значительно больше на севере, а не на юге. Явной связи между среднеиюльскими осадками и массой нами не обнаружено. Связь же с массой других, более общих климатических характеристик и «кормового фактора», мы рассмотрим в следующей главе (гл. 9). Здесь же необходимо отметить, что объяснить крупномасштабные изменения масс на видовом ареале лося этими факторами нельзя.

здесь мы, скорее всего, имеем дело с ложной связью: действует на самом деле какой-то другой фактор, а характер распределения осадков по территории лишь в какой-то мере совпадает с распределением действующего фактора.

Вряд ли этим фактором (в определяющей степени) является и январская температура. В целом по Европейской части, хотя и «температурная» корреляция направлена «туда, куда надо» (чем ниже температура, тем выше масса), однако, значения коэффициентов ничтожны (на уровне 0,2 – табл. 33).

Высоки коэффициенты по «трансекте» Архангельск-Курск (около 0,75), но здесь мы имеем дело с выделенным на Европейской территории РФ направлением. Таким образом, хотя европейская температура и может обеспечивать некоторую часть изменения массы, основным «действующим началом» является, видимо, другой фактор.

Круг замыкается. Мы снова подходим к рассмотрению действия человека в качестве фактора, понижающего массу лося. Убеждает нас в том, что это основной фактор по Европе, не только достаточно заметные корреляции между значениями масс и присутствием человека, но и наличие «стыков», разделяющих «северные» и «южные» группировки лося (рис. 39)<sup>14</sup>.

В противном случае, если бы связь определялась в основном климатическими факторами, «стыки» двух дискретных массивов лося («юг», «север») наверняка отсутствовали бы, так как, по крайней мере, температура более менее плавно меняется по широте, не образуя «дискретностей» и «стыков».

Очевидно, что человеческий фактор играет существенную роль в Сибири, но здесь его действие, из-за относительной малочисленности населения, захватывает лишь самую кромку южной части ареала лося, где, собственно, в основном и расселен человек. Большая же часть ареала простирающегося на север от этой кромки и почти не заселенная людьми, подчиняется, по существу, лишь климатическим факторам (по причине отсутствия населения).

Если влияние человека действительно столь существенно, то оно должно быть определяющим на небольших территориях. Почему? Климатические градиенты, на площадях размером с область, незначительны, и ими можно пренебречь. Следовательно, остается только влияние человека (эта ситуация аналогична той, что мы рассматривали выше для Западной Сибири – взаимосвязь снега, температуры и массы).

Итак, переходим к рассмотрению областных территорий.

---

<sup>14</sup> Скорость изменения масс лося на «стыках» составляет 7–10 кг на 100 км.

#### 8.4. Мелкомасштабная географическая изменчивость населения лося и механизмы дифференциации

Начнем с Архангельской области. Подсчитав средние массы для каждого района в отдельности, мы подразделили эти административные единицы на три группы: районы с большими массами, малыми и средними. На рисунке 44 приводим карту распределения масс по районам.

В построениях областных карт для Архангельской и всех последующих областей, которые мы будем рассматривать, использовали усредненные данные по самцам и самкам. Для исключения влияния возрастного распределения брали в расчет только животных 2,5-летнего возраста и старше. Разделение по полу на две выборки и прибавка к выборкам 0,5- и 1,5-леток сколь-нибудь существенно не влияло на результат, указывая на его достоверность, а на наши действия – как на излишнюю перестраховку.

На рисунке 45 приводим карту, иллюстрирующую уровень различий, возникающих при добавлении 0,5- и 1,5-леток. Как видим, качественно результат остался прежним. Далее по тексту подобных дублирующих карт для дру-

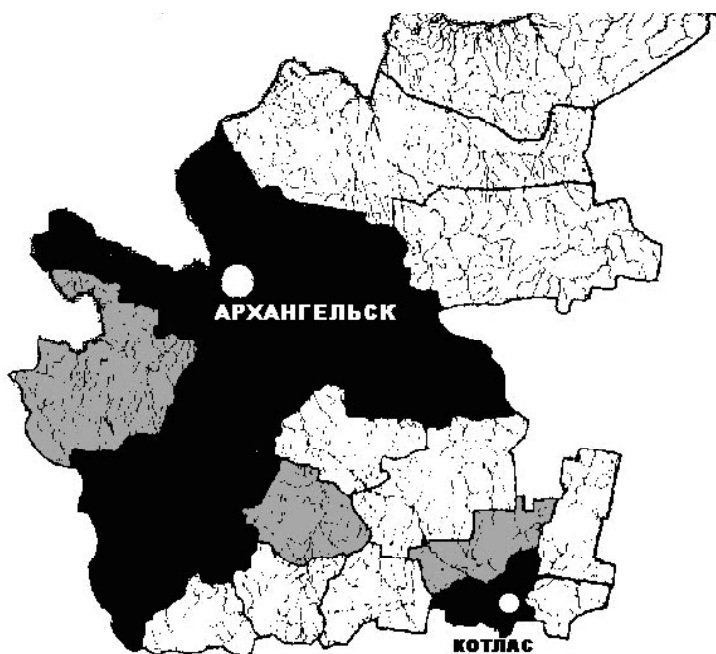


Рис. 44. Порайонное распределение масс туши лося в Архангельской области. Животные 2,5-летнего возраста и старше. Усредненные данные по самцам и самкам. Градации: черный цвет – 174 кг и меньше; серый цвет — 175–177 кг; отсутствие тушевки – 178 кг и более.

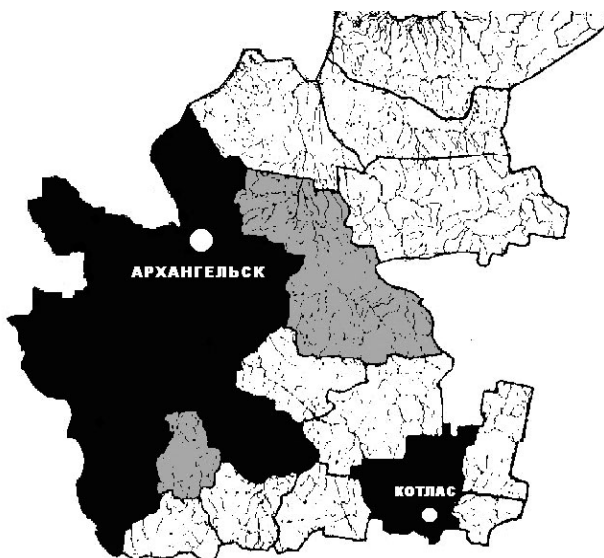


Рис. 45. Порайонное распределение масс туши лося в Архангельской области. Животные всех возрастов вместе. Усредненные данные по самцам и самкам. Градации: черный цвет – 159 кг и менее; серый цвет – 160–162 кг; отсутствие тушевки – 163 кг и более.

гих областей мы приводить не будем, чтобы не нагружать читателя избыточной информацией.

Сразу же бросается в глаза, что «центрами притяжения» легкого и среднего лося (черный и серый цвет на рисунке 44) являются два наиболее крупных города – Архангельск и Котлас. Подобные территории, по-видимому, в какой-то мере соразмерны этим городам (точнее – населению, проживающему в них и в окрестных районах).

Кто знаком с экономической географией Архангельской области, непременно отметит, что темный цвет покрывает на карте территории, не только наиболее густо заселенные человеком, но и одновременно обладающие высокоразвитой транспортной сетью. Именно по «черной дорожке», бегущей на юг от Архангельска, проложены в «давние времена» железнодорожные пути и автомобильная магистраль (с многочисленными отвилками), связывающие крайний север Европейской части РФ с ее центром.

Таким образом, доступность территорий для человека, наряду с плотностью населения, определяют для Архангельской области распределения масс лося по районам.

«Привязку» масс лося к транспортным магистралям количественно оценить невозможно, «привязка» к плотности населения легко реализуется через коэффициент корреляции, т.е. тем же, использованным нами ранее для всей территории РФ, путем.



Этот коэффициент оказывается на уровне  $-0,4$  (т.е., чем больше плотность населения, тем ниже масса)<sup>15</sup>.

Понижение масс в местах присутствия человека, как мы уже отмечали, является, скорее всего, результатом селективного отстрела наиболее крупных особей.

Выбирая сознательно или «бессознательно» из популяции наиболее крупных, охотник смещает, с одной стороны, возрастные распределения, с другой – распределения по массе в пределах одного возраста. И то, и другое действие, по существу, является отбором, который может иметь генетические последствия одной направленности – генетически обусловленное изменение масс животных в минус – сторону в череде поколений<sup>16</sup>.

Как правило, факт смещения возрастных распределений в среде зоологов не вызывает сомнений. Подтверждается это и нашими данными (табл. 36), и не только для Архангельской области.

Таблица 36. Средний возраст для всей совокупности добытых лосей (без подразделения по полу и без исключения 0,5 и 1,5-леток) по трем регионам Архангельской области – с «легким», «средним» и «тяжелым» лосем, выделенным на карте (рис. 43)

| Регион             | Средний возраст |      |
|--------------------|-----------------|------|
| с "легким" лосем   | 3,59            | 6285 |
| со "средним" лосем | 3,69            | 1673 |
| с "тяжелым" лосем  | 3,75            | 4726 |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

<sup>15</sup> Плотность населения на лесопокрытую территорию «работает», конечно, не сама по себе, а через связь с плотностью охотников. Охотники же чаще встречаются не только там, где население больше, но и там, где территории доступней (дороги), а населения немного. Отсюда и не очень высокий (по абсолютной величине) коэффициент корреляции. Если бы нам была известна плотность охотников, и мы могли бы именно эту величину использовать в расчетах, данный коэффициент был бы значительно выше. Далее мы покажем, что в силу этих и других обстоятельств, коэффициент корреляции между массой и плотностью населения может принимать нулевые и даже положительные значения.

<sup>16</sup> В первом случае, за счет отбора более скороспелых животных (скороспелость отрицательно связана с массой), во втором – за счет отстрела более крупных в пределах одной генерации.

В таблице 36 приведены данные для всей совокупности добытых лосей без подразделения их по полу. Но и при соответствующем делении получается совершенно тот же результат: лось из «легких» регионов, в среднем, немного моложе, чем из «тяжелых».

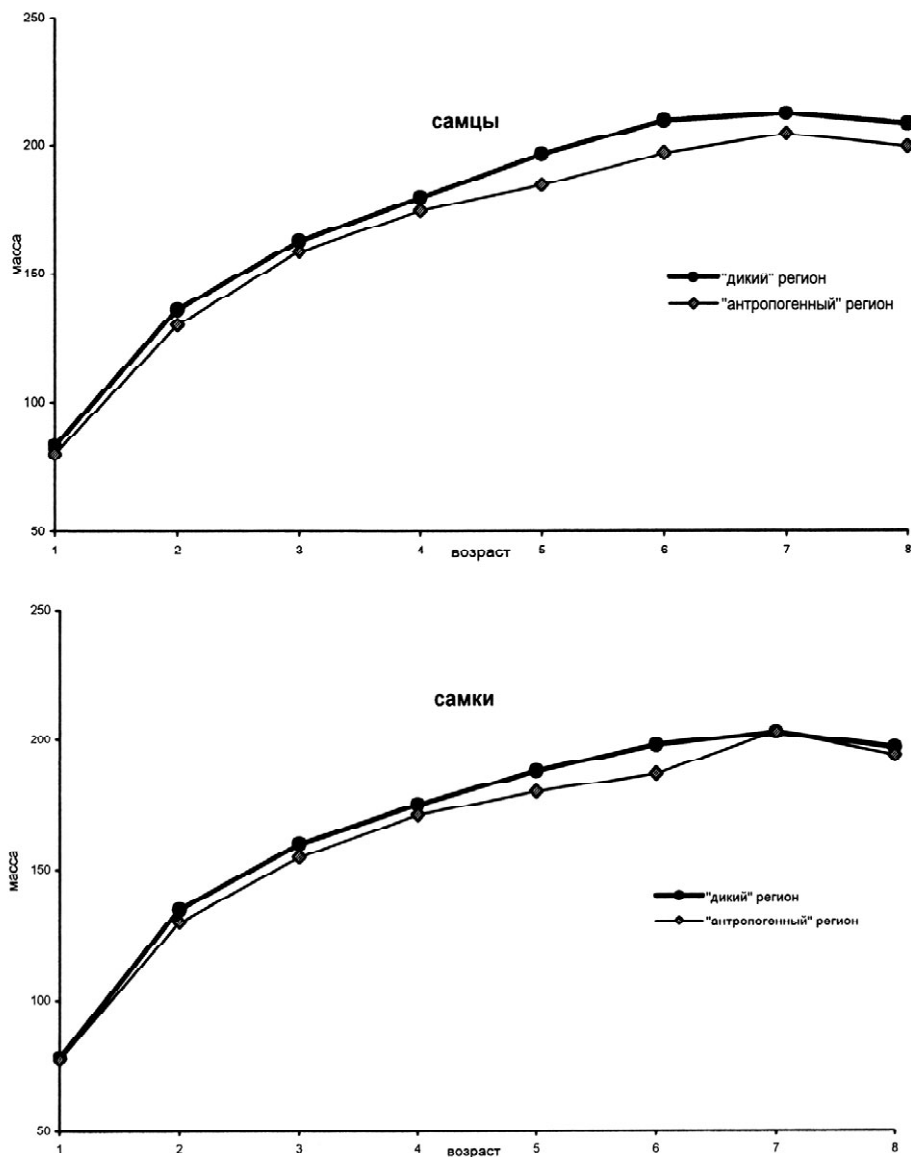


Рис. 46. Зависимость массы туши от возраста для двух регионов Архангельской области («антропогенный», «легкий» регион – черная окраска на рис. 44; «дикий», «тяжелый» регион – без окраски).

Так как мы имеем дело с выборками, изымаемыми из природы не безвыборочно (отбор), когда отстреливаются животные более старших возрастов, а остаются более молодые, средние значения возраста в природе должны быть меньше приведенных в таблице 36, и градиент их сильнее. Это смещение систематическое и общую динамику изменения цифр по регионам не изменяет.

То же замечание относится и к средней массе. По тем же причинам отличия между массами «легких» и «тяжелых» регионов в действительности несколько выше, чем наблюдается в наших выборках, и все значения в целом чуть меньше. Эти обстоятельства играют в какой-то степени нам «на руку», так как реальность, на самом деле, проявляет себя еще более ярко, чем в наших таблицах и графиках<sup>17</sup>.

Гораздо хуже воспринимается (той же «зоологической средой») падение масс как следствие отбора в отдельных генерациях. Причина здесь одна – отсутствие соответствующих натуральных данных. Однако, лицензионные данные на этот счет имеются. Чтобы убедить сомневающихся, представим графики изменения массы в зависимости от возраста для самцов и самок из «легких» и «тяжелых» регионов (рис. 46).

Как видим, в каждом возрасте особи, добытые на «антропогенных» территориях, легче особей, происходящих из «диких». Ранее мы отмечали, что Восток и Запад Архангельской области несколько различаются по массам (табл. 27). Рассматривая карты на рисунках 44 и 45, мы можем теперь сделать вполне определенное заключение, что эти различия вызваны вовсе не природно-климатическими воздействиями, как можно было бы предположить ранее, а обусловлены влиянием человека, поскольку западная часть Архангельской области значительно более обжита, чем восточная.

Если мы выйдем за пределы Архангельской области, далее на восток, то попадем в прилегающие районы Республики Коми, в которых обнаружим того же «тяжелого» лося. Территории эти еще беднее населением, что объясняет некоторое увеличение масс здесь по сравнению с восточными районами Архангельской области (значения масс в целом по Коми см. в табл. 27).

Движение на юг дает более интересную картину. Первая область на этом пути – Вологодская. Распределив средние массы на карте местности точно тем же способом, как это мы сделали для Архангельской области, получим по существу тот же характерный результат (рис. 47).

Три крупнейших для данной территории города создают вокруг себя зоны, «заполненные» «легким» лосем. Причем один из городов (Котлас) находится на территории Архангельской области. Так что создаваемая им Котласская зона охватывает одновременно сопредельные районы двух областей (сравните карты на рисунках 44, 45 и 47).

<sup>17</sup> Подробней об этом см. в главе 11.

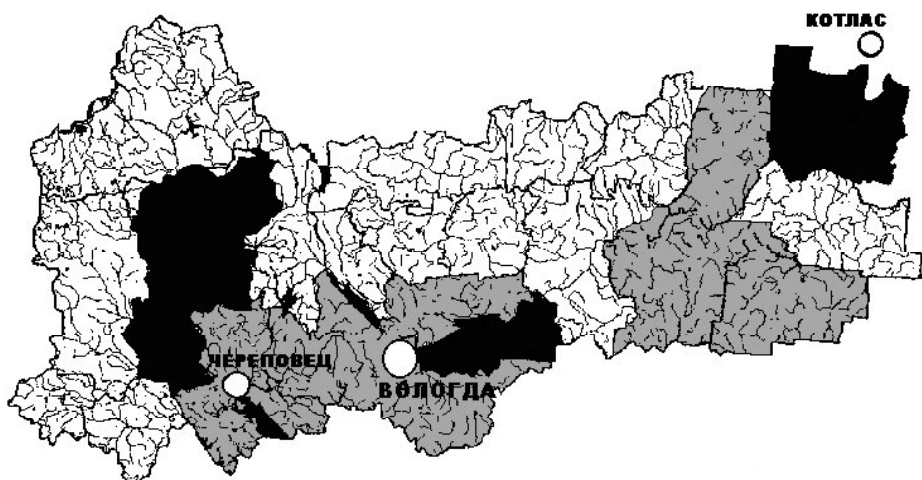


Рис. 47. Порайонное распределение масс туши лося в Вологодской области. Животные в возрасте 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам. Градации: черный цвет – 170 кг и менее; серый цвет – 171–174; отсутствие тушевки – 175 кг и более.

Как Котласская зона, так и Вологодско-Череповецкая формируется не только за счет повышенных плотностей населения, но и за счет наличия транспортных магистралей, проходящих по этим участкам. Примечательно, что тянущаяся от Котласа на юг Вологодской области зона с более низкой, чем в соседних районах массой обусловлена, скорее всего, именно этим обстоятельством, так как именно здесь (или в непосредственной близости) расположены магистрали. Таким образом, как и в Архангельской области, здесь, скорее всего, основную роль играют два фактора – плотность населения и доступность территорий<sup>18</sup>.

Следующая область при дальнейшем движении на юг – Ярославская.

И здесь характер порайонного распределения масс свидетельствует о той же тенденции. Крупнейший промышленный центр области – Ярославль, и транспортные магистрали, тянущиеся от него к Москве, «окружены» «легким» лосем (рис. 48). Видимо, опять основную роль в этом явлении играет плотность населения и доступность территорий. Однако, из общей схемы выпадает Рыбинск – второй по величине город после Ярославля<sup>19</sup>.

<sup>18</sup> Еще раз повторимся. Эти два фактора вторичны, и их можно было бы с гораздо большим успехом заменить одним более «весомым» фактором (по которому, к сожалению, никаких данных нет) – плотностью охотников.

<sup>19</sup> Численность населения в Ярославле более 600 тыс. чел., в Рыбинске – более 240 тыс. Следующий по величине город Ростов (находящийся в черной полосе – рис. 47) значительно уступает предыдущим – около 50 тыс.

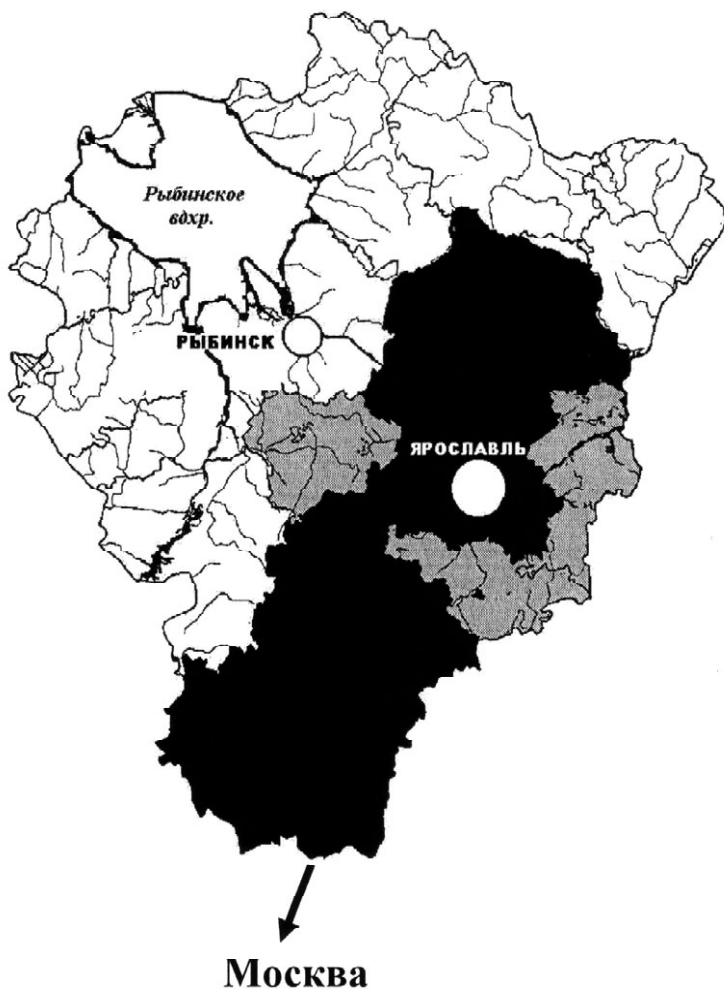


Рис. 48. Порайонное распределение масс туши лоса в Ярославской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам. Градации: черный цвет – 156 кг и менее; серый цвет – 157–160 кг; отсутствие тушевки – 161 и более.

В Рыбинском районе – «тяжелый» лось. Это свидетельствует о том, что на данной территории действуют и еще какие-то дополнительные факторы, изменяющие здесь картину распределения масс. Можно привести несколько предположений, объясняющих это явление.

Наиболее реальное следующее. Такой крупный водоем, как Рыбинское водохранилище, неизбежно определяет перемещение кочующего лоса вдоль своих границ. В подобной ситуации Рыбинский район будет пополняться «тяжелым» лосем, движущимся из соседних районов и примыкающих к во-

дохранилищу (рис. 48)<sup>20</sup>, чему способствует, по-видимому, и низкая плотность собственного лося на этой территории<sup>21</sup>.

Можно предположить так же, что некоторую часть охотников (точнее браконьеров) на территориях с «легким» лосем составляют «выходцы» из Московской области, распространяющиеся по основным магистралям на север. В пользу этого косвенно свидетельствует смыкание «черных» районов Московской и Ярославской областей (сравните рисунки 48 и 49). Однако этому противоречат наблюдения охотоведов на местах, так что вопрос остается открытым.

Московская область – последняя из областей «на пути на юг», где численность лося относительно высока. Южнее численность и добыча животных незначительна, так что порайонное деление в «южных» областях выполнить невозможно по чисто статистическим причинам. Поэтому Подмоскowie будет конечным пунктом нашего движения по «трансекте» Архангельск–Курск. Особый интерес вызывает то, что на данной территории значительная для центральных регионов плотность населения лося сочетается со сверхвысокой для РФ (да и вообще для Европы, включая и западную) плотностью населения человека. Достаточно сказать, что на территории Московской области и Москвы проживает более 15 миллионов человек<sup>22</sup>, в то время, как в любой из окружающих областей 1–2 миллиона.

Ничего удивительного, что в Подмоскowie, в отличие от других территорий, отсутствует отрицательная корреляционная связь между плотностью человека и массой туши лося. Здесь эта связь равна 0,3 (с положительным знаком).

Незначительная положительная корреляция (или отсутствие таковой) указывает на то, что плотность населения и доступность угодий для человека, в условиях экстремально высокого антропогенного давления – не единственные факторы, определяющие межрайонные различия в массах.

По нашему мнению, в условиях сверхвысокой плотности населения действует также и фактор выбора охотником (браконьером) наиболее добычливой территории. То есть, охотник (браконьер) попросту предпочитает отправиться в те места Подмоскovia, где поменьше людей и, следовательно, побольше зверей. В этом случае между плотностью населения и массой неизбежно возникает положительная связь. Естественно, что «фактор выбора»

---

<sup>20</sup> Ранее механизм «перетекания» лосей вдоль непреодолимых преград (служащих «направляющими линиями») мы уже использовали при объяснении утяжеления лося в районах, прилежащих к Байкалу и побережью Тихого океана (разделы 8.2 и 8.3 настоящей главы).

<sup>21</sup> По данным службы Госохотучета плотность лося в Рыбинском районе в два раза ниже средней по области.

<sup>22</sup> С приезжими – около 20 миллионов.

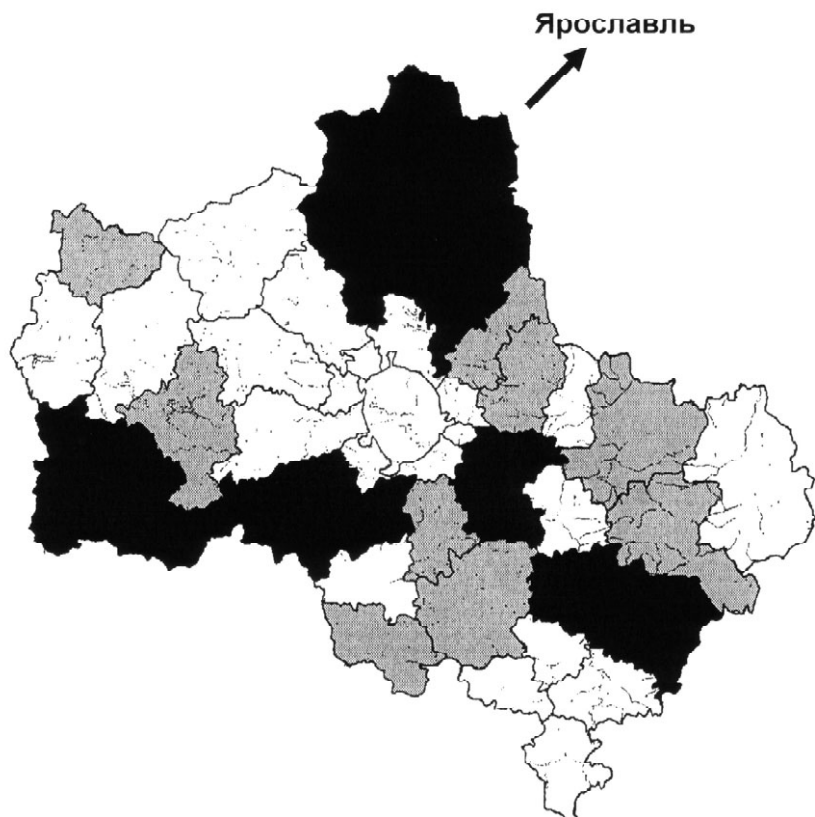


Рис. 49. Порайонное распределение масс туши лоса в Московской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам. Градации: черный цвет – 139 кг и менее; серый – 140–141; отсутствие тушевки – 142 и более.

действует и на территориях других областей. Но там он в большинстве случаев мало актуален, так как доля охотников (браконьеров), подчиняющихся ему (выискивающих «дикие» районы), не велика<sup>23</sup>.

Только вблизи некоторых крупных городов он начинает проявлять себя достаточно отчетливо, так как значительная часть охотников (браконьеров) предпочитает посещать территории, более менее отдаленные от больших скоплений городского населения, даже если в этих местах зверь вполне обычен. Именно этим можно объяснить то, что к таким крупным городам, как Вологда и Череповец непосредственно примыкают районы со «средним» лосем, в то время как «мелкий» выявляется чуть далее (подобные же примеры для других областей приведем позже).

<sup>23</sup> При малой плотности населения практически все пространство области оказывается одинаково «диким».

Иными словами, вблизи ряда городов наблюдается инверсия отрицательной корреляционной связи (плотность населения – масса) на положительную. Скорее всего, эта инверсия характерна для окрестностей всех без исключения городов, но районная детализация во многих случаях слишком груба и, следовательно, не позволяет ее выявить (особенно это касается районов северных и восточных областей, сравнимых по площади с центральными и южными областями).

Такой мегаполис, как Москва, создает инверсию связи уже не в масштабах нескольких примыкающих районов, а в масштабах целой области. Отсюда и положительная корреляционная связь между плотностью населения и массой лося.

Для большей наглядности рассмотрим теоретическую картосхему некой условной территории. На рисунке 50.1, так же как и на предыдущих картах, черным цветом обозначен «легкий» лось, серым – «средний», а «бесцветные» пространства заняты «тяжелым» лосем. В условиях, когда действует «фактор выбора», вокруг городов (обозначены на рисунке 50 «белыми» окружностями: чем больше окружность, тем больше город) образуются концентрические круги «среднего» и «легкого» лося на фоне «тяжелого» лося, распространенного за пределами кругов.

Массовое появление охотников наблюдается в «черных» зонах, в «серых» они встречаются реже, и в удаленных от городов – значительно реже<sup>24</sup>. То есть, в «серых» мало охотятся (браконьерствуют) потому, что территории слишком обжитые, в «бесцветных» охотятся (браконьерствуют) еще меньше, потому что далековато ехать или отсутствуют удобные подъезды.

От размера города зависит и диаметр кругов. Из этой картосхемы (рис. 50.1) с полной очевидностью следует, что если провести вычисления коэффициентов корреляций в масштабах концентрических кругов, то получим положительные коэффициенты (плотность населения – масса,  $r > 0$ ), если в масштабах существенно более значительной территории, то отрицательные коэффициенты ( $r < 0$ , см. рис. 50.1). Естественно, что промежуточный вариант может привести и к  $r = 0$ <sup>25</sup>.

---

<sup>24</sup> Здесь мы несколько упрощаем. В действительности, важны не различия в числе охотников в «черных», «серых» и «бесцветных» зонах, а различия в нагрузках на охотничью фауну, которую они создают. Нагрузка же зависит не только от числа охотников, но и от числа выходов на охоту (т.е. от «человеко-дней» или, если угодно, от «трудодней», которых тем больше, чем доступней территория), от количества зверя в угодьях и ряда других менее значимых причин.

<sup>25</sup> Смотрите Приложение 4: коэффициенты корреляций в «смеси» группировок могут быть совершенно иными, чем в отдельных группировках.



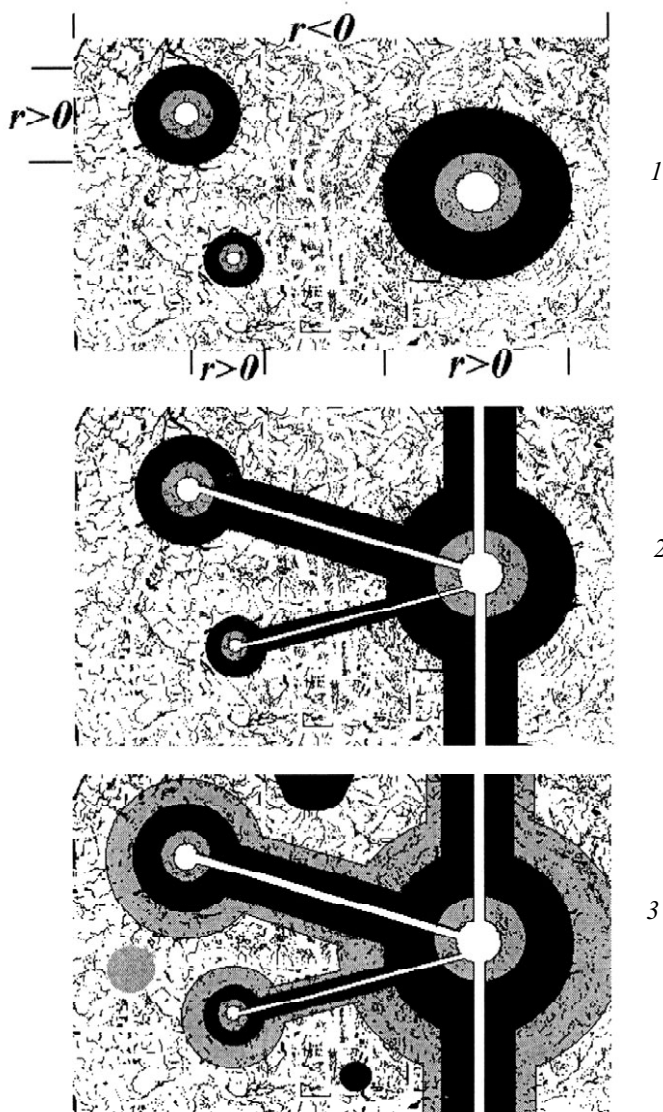


Рис. 50. Условные картосхемы, иллюстрирующие результат воздействия различных факторов, приводящих к территориальной дифференциации лося по массам. 1 – действие «фактора выбора» и «фактора плотности населения», 2 – действие обоих факторов плюс «фактора доступности угодий», 3 – более реалистичная картосхема с учетом постепенного снижения плотности охотников (браконьеров) за пределами «черных» зон и отдельных «островных» вкраплений «излюбленных» мест. Черный цвет – «легкий» (по массе) лось, серый – «средний», бесцветные зоны – «тяжелый». Центральные «белые» круги – города (диаметр круга равен размеру города), «белые» линии – транспортные магистрали (ширина линии равна интенсивности потока).

Еще раз повторимся, что для реальных территорий подобное распределение масс мы можем наблюдать только в отдельных случаях (по причине недостаточной детализации и одновременного действия других факторов).

Чтобы приблизить схему к реальности, необходимо учесть действие фактора доступности охотничьих угодий, связанного с развитием дорожной сети и более интенсивной добычей животных (приводящей к понижению их массы) в районах, примыкающих к основным магистралям (рис. 50.2). Однако, наиболее приближенной к реальности будет картосхема, изображенная на рисунке 50.3. Здесь учитывается, что плотность охотников (браконьеров) за пределами «черных» зон снижается постепенно (через обширные «серые» зоны), а также то, что отдельные черные и серые «куски», оторвавшись от общей массы, могут лежать далеко в стороне. Это те территории, которые по тем или иным причинам особенно любят посещать охотники (браконьеры), не взирая на их удаленность и «бездорожье». То есть, по сути дела, в случае этих «островных» территорий действует тот же «фактор выборочности», однако, осуществляется этот выбор охотником (браконьером) не с целью «избегания людей», как выше, а с целью попадания в излюбленные угодья. В зависимости от степени излюбленности подобных «островов», они окрашиваются на карте в серый или черный цвет.

В действительности, конечно же, «черные» и «серые» зоны не лежат концентрическими кругами и «лентами» вблизи городов и магистралей, а имеют причудливую форму. Деформировав рисунок 50.3, мы получим самый близкий к естественному результат (который без труда можно представить себе и мысленно).

Вернемся, однако, к Московской области. Зоны «легкого» лося на карте Подмоскovie (рис. 49) образуют характерный «трилистник» – черные «полосы», расходящиеся от Москвы в трех направлениях: на север, юго-запад и юго-восток. Эти три базовых направления хорошо известны москвичам, так как они охватывают наиболее густую сеть дорог и зон отдыха. Именно по «трилистнику» втекает в гигантский город и вытекает из него (юго-западные и юго-восточные ветви) Москва-река. На ней и ее притоках и сосредоточена основная дачная жизнь. То же можно сказать и о северной ветви, «несущей» канал «Москва-Волга»<sup>26</sup>.

Еще лучше «три базовых направления» известны историкам. С периода возникновения Москвы «трилистник», вернее дороги, проходящие через него, использовался для связи города с северными княжествами (длительное время являвшимися основной опорой Московского государства), с юго-запад-

---

<sup>26</sup> Заметим, что символические изображения Московской области в различного рода рекламах, как правило, сопровождаются соответствующим изображением «трилистника», образованного рекой и каналом.

ной и западной Русью (теперешняя Украина и Белоруссия) и Ордой (затем Казанское царство и ныне Поволжье).

Таким образом, эти три избранных направления существовали на протяжении всей истории Москвы (со времен средневековья и по сию пору).

Вполне естественно, что подобные территории должны быть наиболее посещаемы охотниками (браконьерами), что в свою очередь (из-за избирательности охоты), должно приводить к измелчанию лося. Это мы и наблюдаем в действительности (рис. 49).

Остается только ответить на вопрос: за счет чего это происходит? За счет изменения возрастной структуры (отбор по возрасту), за счет отбора по массе в пределах одного возрастного класса (одной генерации) или того и другого одновременно.

В Архангельской области, как мы убедились выше, действует то и другое одновременно. Нет оснований полагать, что «северные» и «южные» популяции лося в этом смысле чем-то отличаются кардинально.

Повсеместное заблуждение (встречающееся и в литературе, и в устном творчестве), что перепромысел изменяет исключительно возрастную структуру, ведя к омоложению популяции и, следовательно, к снижению средней массы.

Попытаемся еще раз, на примере Московской области, продемонстрировать, что подобное суждение правомерно лишь отчасти.

Да, действительно возрастная структура изменяется, и именно так, как нужно, о чем свидетельствуют данные таблицы 37.

Тем не менее, охотник отбирает (сознательно или бессознательно) животных не по возрасту, а по массе<sup>27</sup>.

Поэтому, наряду с отбором по возрастной изменчивости масс, должен происходить и отбор по индивидуальной изменчивости масс в пределах каждого из возрастов (генераций) – это неизбежно.

На рисунке 51 изображены зависимости массы туши от возраста в двух регионах с «легким» и «тяжелым» лосем. Подобно тому, как это мы наблюдали для Архангельской области (рис. 46), и самки, и самцы из различных возрастных классов в «черных» регионах всегда легче, чем в «бесцветных». Это и убеждает нас в том, что охотник отбирает не только отдельные генерации (предпочитая те, что постарше и, следовательно, потяжелее массой), но проводит отбор и внутри отдельных генераций (предпочитая более крупных особей).

Итак, пресс охоты приводит ни только в масштабах страны, но и на уровне отдельной области к появлению зон с «легким» лосем.

Насколько эти территории стабильны во времени? Очевидно, что уже сама привязка их к «недвижимости» (к крупным населенным пунктам и транс-

<sup>27</sup> За исключением, конечно же, сеголеток.

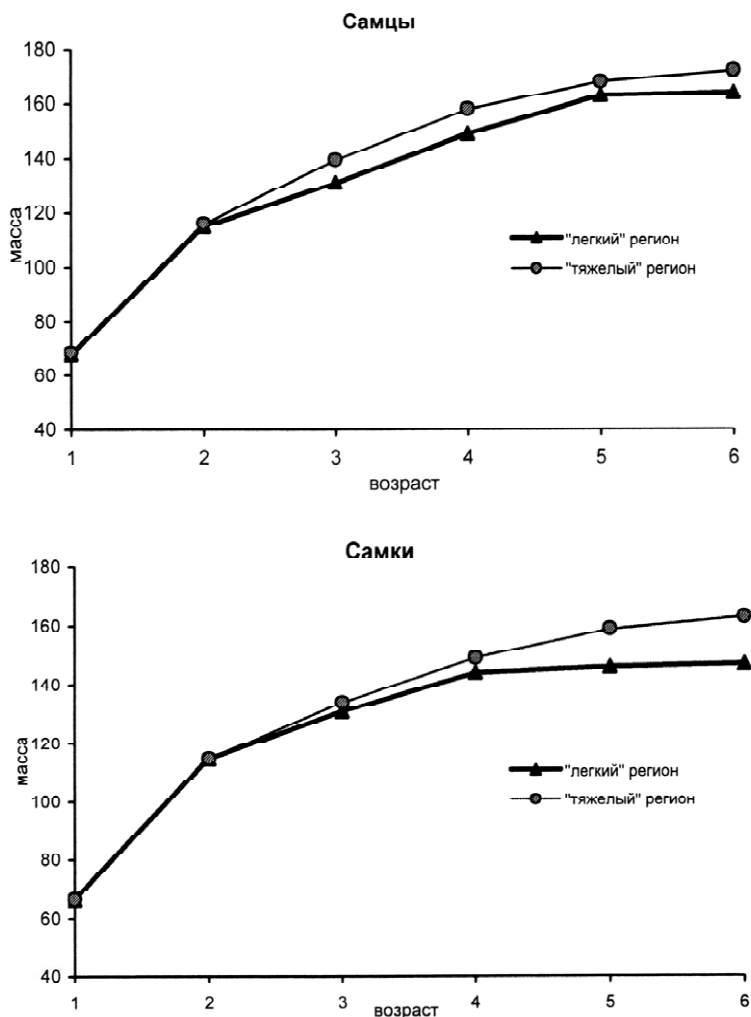


Рис. 51. Зависимость массы туши от возраста для двух регионов Московской области («антропогенный», «легкий» регион – черная окраска на рис. 49; «дикий», «тяжелый» регион – без окраски на том же рисунке). На шкале абсцисс – возраст. На шкале ординат – масса.

портным магистралям) свидетельствует косвенно о неизменности этих мест во времени и пространстве. В том же убеждают и прямые данные – сравнение карт распределения «тяжелых» и «легких» зон по территории той или иной области. Однако карты дают скорее качественную, чем количественную информацию, так как весовых градаций всего три («черная», «серая», «бесцветная»). Но можно перейти и к количественным оценкам, выразив через коэффициент корреляции сходство двух рядов порайонных масс, например,

Таблица 37. Средний возраст для всей совокупности добытых лосей (без подразделения по полу и без исключения 0,5- и 1,5-леток)<sup>28</sup> по трем регионам Московской области с «легким», «средним» и «тяжелым» лосем (см. карту на рис. 49)

| Регион             | Средний возраст |
|--------------------|-----------------|
| с "легким " лосем  | 2,70<br>1740    |
| со "средним" лосем | 2,86<br>3352    |
| с "тяжелым" лосем  | 2,95<br>3529    |

Примечание. Мелким шрифтом – размер выборки.

с 10-летним промежутком (время, приблизительно равное основной смене двух поколений).

Сравнительные оценки для двух «краевых» областей (Московской и Архангельской) дают для первой коэффициент корреляции 0,8, для второй – 0,6<sup>28</sup>. Заметим, что в этих цифрах отражены только минимальные оценки, так как неизбежные при порайонных сравнениях ошибки средних приводят к резкому занижению значений показателя от истинных (см. Приложение: «Корреляция и связь»). Существенно меньшие значения показателя для Архангельской области вполне объяснимы – пресс охоты на этой территории должен быть, по крайней мере, на порядок ниже, чем в Московской области, в чем убеждают данные таблицы 38. Подобное обстоятельство приводит к тому, что районы Архангельской области менее отличаются по средней массе друг от друга, чем в Московской. Для первой коэффициент вариации 3,4%, для второй – 6,3%. То есть, в Московской области «контрастность» районных цифр, характеризующих среднюю массу, выше. Эта «контрастность», определяемая, скорее всего, различиями в интенсивности добычи в разных районах, менее подвержена «маскировке» действиями других факторов.

Итак, окончательно можно заключить, что районная картина распределения масс относительно устойчива во времени и определяется в основном прессом охоты.

<sup>28</sup> В таблице приведен расчет по всей совокупности добытых лосей (т.е., с 0,5-летками). Аналогичный расчет без учета сеголеток выявляет ту же тенденцию. То есть, отдельное квотирование сеголеток существенно не влияет на раскладку цифр.

<sup>38</sup> Для Московской области сравнивали 1991–1999 гг. с 1987–1990 гг. Для Архангельской – 1995–1998 гг. с 1988–1989 гг.

Таблица 38. Некоторые характеристики Архангельской и Московской областей

| Характеристики описываемых территорий  | Архангельская область | Московская область |
|--|-----------------------|--------------------|
| Территория, в тыс. км <sup>2</sup>   | 587,4                 | 47,0               |
| Площадь леса, тыс. км <sup>2</sup>   | 235,1                 | 21,2               |
| Население, в тыс. человек  | около 1500            | более 15000        |
| Плотность населения в тыс. чел. на тыс. км <sup>2</sup> общей площади  | около 2,5             | более 320          |
| Плотность населения в пересчете на лесопокрытую территорию   | около 6,4             | более 707          |
| Средняя численность лося, по данным ЗМУ за 1989–1999 гг., в тыс. гол.  | 34,4                  | 13,7               |
| Плотность населения лося, в тыс. гол. на 1 тыс. км <sup>2</sup> общей площади                                  | 0,059                 | 0,291              |
| Плотность населения лося в тыс. гол. на 1 тыс. км <sup>2</sup> лесопокрытой территории                         | 0,146                 | 0,646              |
| Средние массы туши по всем возрастам и без разделения по полу  | 160,5                 | 121,5              |
| Число человек, приходящихся на одного лося   | 43,6                  | более 1095         |
| Повторяемость ( <i>r</i> ) средних значений районных масс лося конца 90-х годов сравнительно с концом 80-х гг. | 0,6                   | 0,8                |
| Коэффициенты вариаций средних значений районных масс   | 3,4%                  | 6,3%               |

Примечание. Численность населения для Московской области приведена вместе с Москвой. ЗМУ – зимний маршрутный учёт.

Рассмотрим теперь другие регионы, лежащие в стороне от трансекты «Архангельск-Курск». Наблюдается ли и для них дробление областей на участки с «легким» и «тяжелым» лесом, определяемые различной доступностью территорий для охотников (и другими субъективными причинами).

На рисунке 52 приводится порайонное распределение масс для Мурманской области. Зона «легкого» лося (черный цвет на карте) и здесь покрывает наиболее густонаселенные территории с сетью главных магистралей, тянущихся от Мурманска в сторону Карелии и соединяющих эти территории с

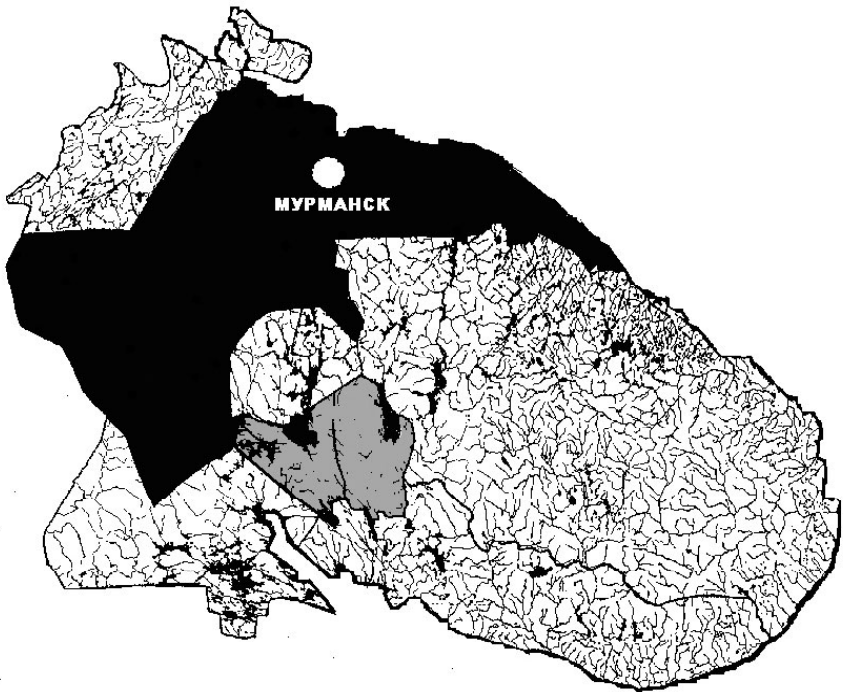


Рис. 52. Порайонное распределение масс туши лоса в Мурманской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам ( $n = 1996$ ). Градации: черный цвет – 165 кг и менее, серый – более 165–166, отсутствие тушевки – более 166 кг.

«большой землей». То есть, «легкий» лось и здесь встречается на наиболее доступных для человека территориях.

Далее на юг от Мурманской области располагается республика Карелия. Сеть основных магистралей покрывает эту территорию более менее равномерно. Транспортная сеть здесь замкнута в кольцо объединяющее север, юг, запад и восток. Петрозаводск (около 260 тыс. чел.) – центр республики, значительно уступает по численности населения Мурманску (около 400 тыс. чел.) и «бесконечно» мал по сравнению с соседним Санкт-Петербургом (более 4,5 млн. чел.). Последнее обстоятельство, по-видимому, и определяет характер распределения «легкого» лоса в данном регионе. Вспомним, как связаны единой цепью «легких» районов Ярославская и Московская области. По существу, та же картина наблюдается и в случае Карельской республики и Ленинградской области (рис. 53, 54). Более того, огромный мегаполис (Санкт-Петербург) охватывает своим влиянием и прилежащие южнее области (Новгородская обл. – рис. 55, Псковская обл. – рис. 56). Если состыковать последовательно карты, изображенные на рисунках 53–56, легко убедиться, что все четыре территории (республика Карелия, Ленинградская, Псковская

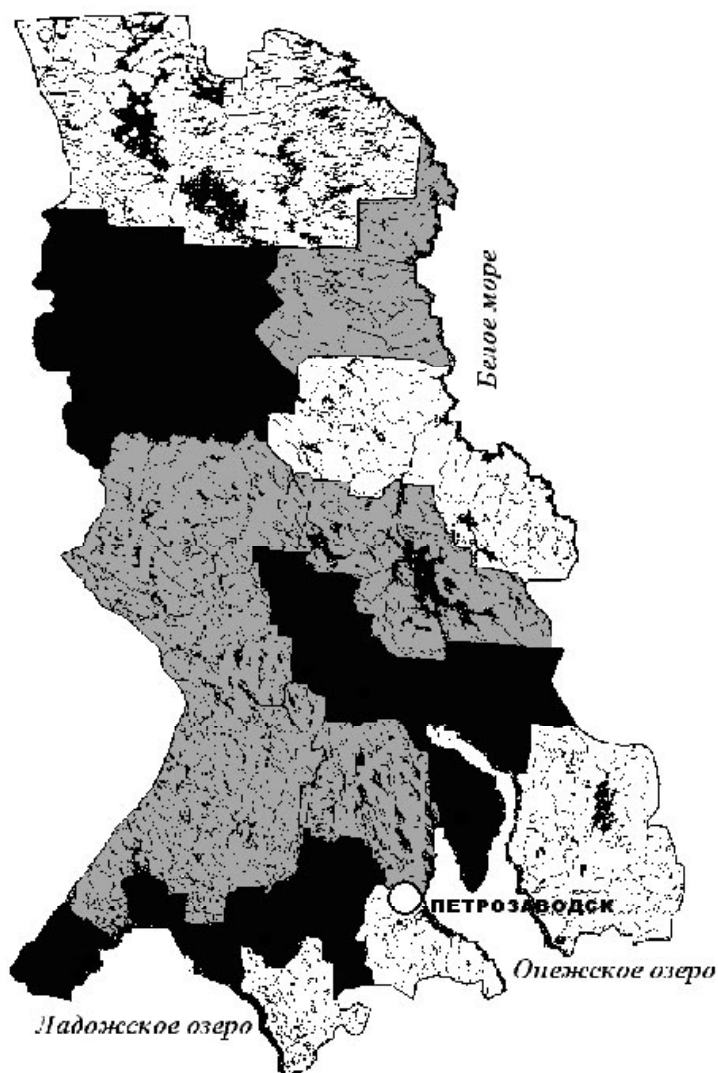


Рис. 53. Порайонное распределение масс туши лося в республике Карелия. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам ( $n = 3246$ ). Градации: черный цвет – 167 кг и менее; серый – 168–173; отсутствие тушевки – 174 кг и более.

и Новгородская области) сцеплены «черными» и «серыми» районами друг с другом. Сцепление это происходит, как и в предыдущих случаях, по наиболее освоенным участкам с развитой транспортной сетью<sup>30</sup>.

<sup>30</sup> Естественно, областные центры (Новгород, Псков, Петрозаводск) и сами «создают» вокруг себя (за счет более интенсивного пресса охоты) участки, заселенные «легким» лосем, что хорошо видно на соответствующих картах.



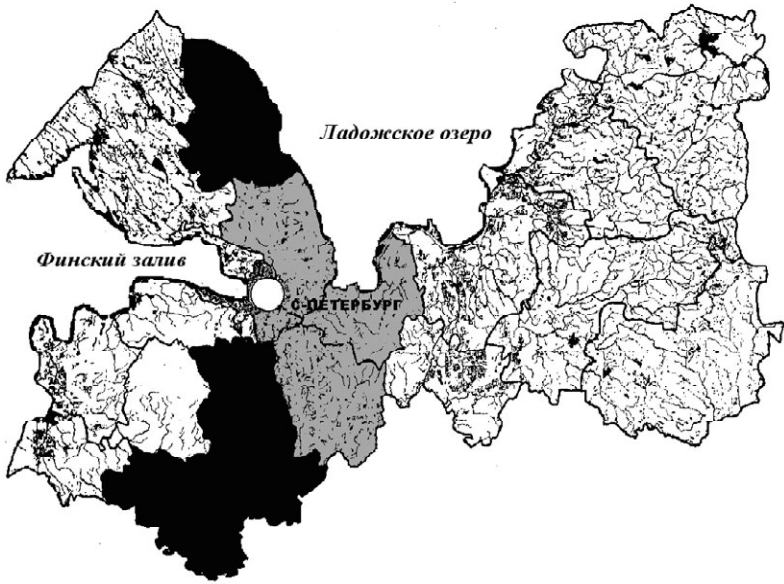


Рис. 54. Порайонное распределение масс туши лоса в Ленинградской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам за 1987–1999 гг. ( $n = 1974$ ). Градации: черный цвет – 161 кг и менее; серый – 162–167 кг; отсутствие тушевки – 168 кг и более.

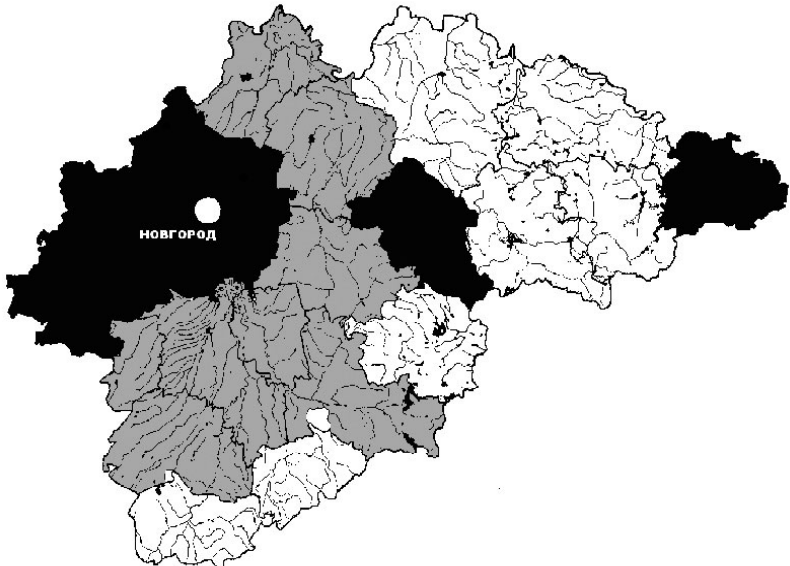


Рис. 55. Порайонное распределение масс туши лоса в Новгородской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам за 1987–1999 гг. ( $n = 2510$ ). Градации: черный цвет – 149 кг и менее; серый – 150–154 кг; отсутствие тушевки – 155 кг и более.

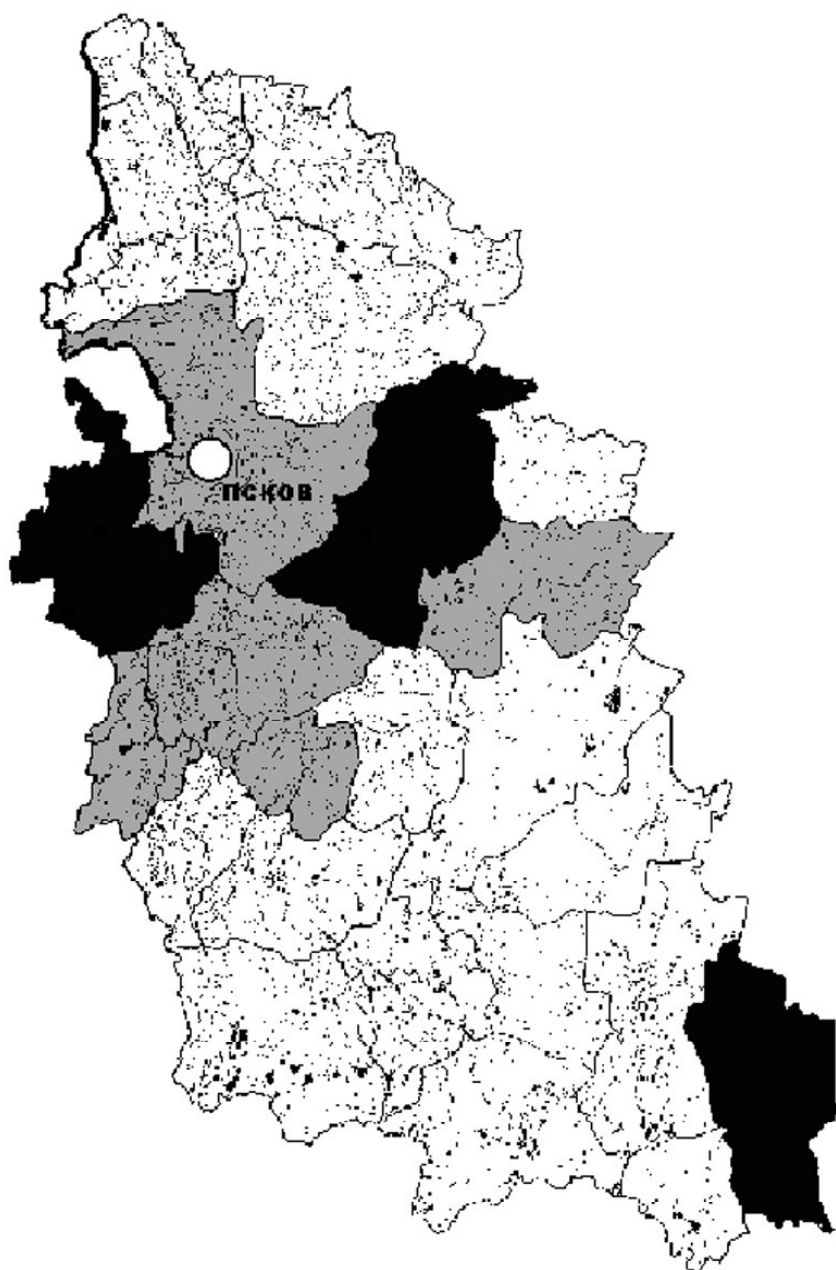


Рис. 56. Порайонное распределение масс туши лося в Псковской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам за 1987 – 1999 гг. ( $n = 7816$ ). Градации: черный цвет – 150 кг и менее; серый – 151 – 153 кг; отсутствие тушевки – 154 кг и более.

Обращает на себя внимание, что Ленинградская область с Карелией соединены через районы, лежащие на западном побережье Ладожского озера, т.е. через наиболее обжитые территории. В то же время восточные районы этой области и Карелии заняты более крупным лосем, подобным обитающим в Вологодской и Архангельской областях, контактирующих с этими районами.

В Карелии «пятна» «тяжелого» лося не сконцентрированы (как это имеет место для других территорий), а «размыты» по пространству. По-видимому, подобное объясняется «закольцованностью» данной республики транспортными магистралями, что позволяет охотникам с почти равным успехом охватывать различные районы. Немаловажно и то, что особых контрастов по плотности населения здесь нет.

Ранее мы отмечали, что в Карелии и Мурманской области масса лося уменьшается с востока на запад (табл. 28). То же, в общем-то, характерно и для Ленинградской области. Разделите карту на рисунке 54 пополам. Весь «легкий» лось окажется на западе.

Учитывая вышесказанное, остается принять, что подобное уменьшение вызвано не естественными причинами, а «рукотворным» процессом, предопределенным большей освоенностью человеком именно западных территорий (т.е. все, как в Архангельской области).

В качестве последнего примера приведем Кировскую область, лежащую восточнее от трансекты «Архангельск-Курск» (рис. 57).

Здесь также наблюдается аналогичная предыдущим случаям картина.

Учитывая, что порайонное деление позволяет воспроизвести лишь приблизительное соответствие реальности, можно принять, что и этот случай неплохо отражает влияние крупных городов, трасс и излюбленных для охоты (браконьерства) территорий на массу.

Итак, по всей видимости, именно охотничий пресс определяет как районные, так и областные различия лосей по размерам. Основным фактором он, по-видимому, является и на гораздо более масштабных территориях.

Чтобы снять некоторые возникающие в связи с этим вопросы, рассмотрим, каким образом пространственные различия в интенсивности охотничьего пресса на популяционные группировки могут приводить к наблюдаемой картине распределения масс по ареалу. Сделаем это на примере двух «контрастных» территорий «севера» и «юга» – Архангельской и Московской областей.

Площадь Архангельской области более, чем в 10 раз превышает площадь Московской. Численность же населения в Архангельской по крайней мере в десять раз меньше, чем в Московской (табл. 38). Уже из одного этого факта следует, что охотничий пресс и вообще антропогенная нагрузка на группировки лося, обитающие в данных областях, должны существенно различаться, о чем, собственно, и свидетельствуют приводившиеся нами выше сведе-

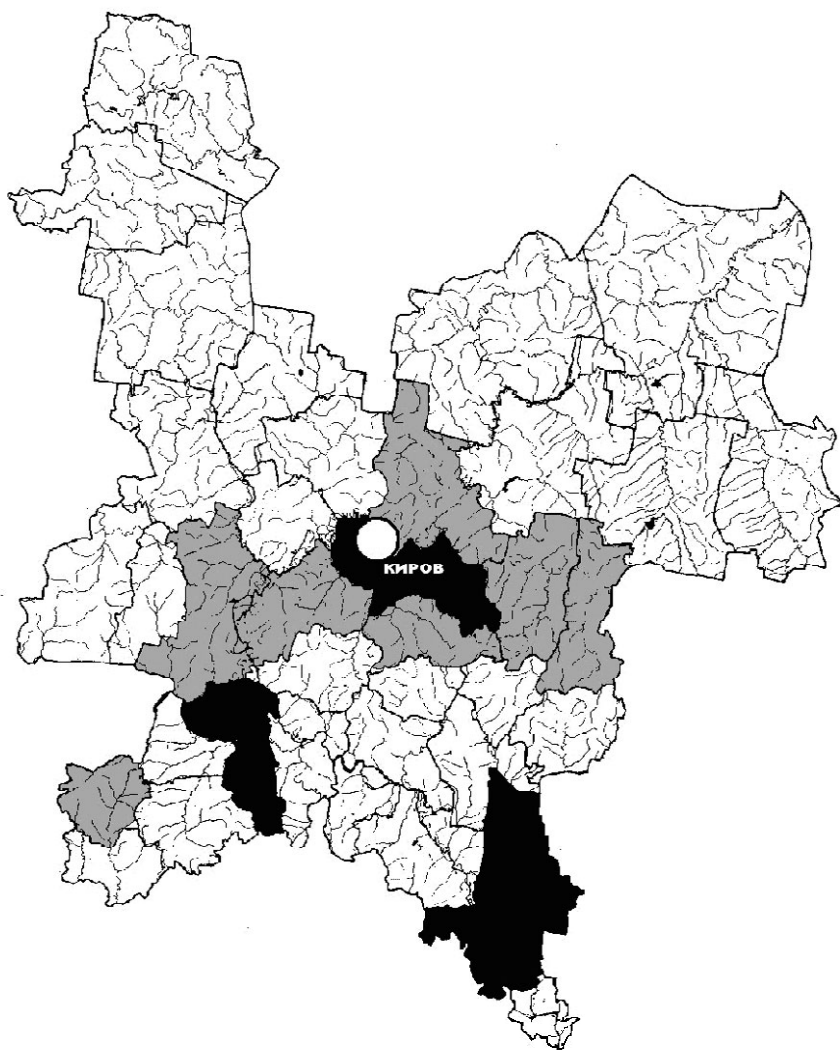


Рис. 57. Порайонное распределение масс туши лося в Кировской области. Животные возраста 2,5 лет и старше. Усредненные данные по самцам и самкам за 1988 – 1998.гг. ( $n = 6272$ ). Градации: черный цвет – 158 кг и менее; серый – 159–164 кг; отсутствие тушевки – 165 кг и более.

ния по средней массе лося, изменяющейся характерным образом вдоль трансекты «Архангельск-Курск» (рис. 39).

Для Архангельской и Московской областей эти массы, объединенные за 10 лет наблюдений без подразделения по полу и возрасту (с учетом сеголеток), равны 160,5 кг ( $n = 9430$ ) и 121,5 кг ( $n = 6028$ ).

Более верное представление об антропогенной нагрузке дают сведения по плотности населения. Плотности же различаются более, чем в 100 раз

(табл. 38). Однако и плотность населения лося существенно различается – в Московской области она в 5 раз выше, чем в Архангельских таежных лесах (табл. 38). Поэтому наиболее реальное представление об охотничьей нагрузке можно получить, поделив численность «людского» населения на «лосиное», получив тем самым цифры, характеризующие число человек, приходящихся на одного лося<sup>31</sup>.

Согласно этому подходу, нагрузка в Московской области в 25 раз выше, чем в Архангельской (табл. 38). Таким образом, «как не крути», охотничий пресс должен быть существенно выше в южных областях, чем в северных и давать более «контрастные» различия в цифрах по массе между «черными» и «бесцветными» районами.

Здесь, тем не менее, может возникнуть возражение. Формально охота на лося строго лимитирована лицензиями, при этом добыча в каждом из регионов регулируется так, чтобы она была пропорциональна «местной» численности лося. То есть, получается, что нагрузка вовсе не различна на «севере» и «юге», а идентична. В подобных, в общем-то, ошибочных рассуждениях не учитывается два важных обстоятельства.

Во-первых, официальная добыча составляет не более половины реальной. Остальное приходится на никак не регулируемое браконьерство (Перовский, 1998; Данилкин, 1999; Глушков, 2001).

Во-вторых, так как нагрузка не распределена ровным слоем по территории области, а значительно варьирует по пространству от нулевой до максимально возможной, даже полное исключение браконьерства не приведет к равенству масс на «севере» и «юге».

Разберем это подробнее. Вся территорию области, пригодную для охоты, можно разбить на участки, где лося добывают и где его не добывают (или практически не добывают). При этом, доля участков, где производится добыча, нарастает с севера на юг. Подобная мозаичность и характер ее широтного распределения, с одной стороны определяется тем, что на севере охотничьи хозяйства покрывают лишь небольшую часть пригодной для охоты территории (для Архангельской области – около 20%), на юге – всю или почти всю территорию (для Московской области – около 100%). С другой стороны, тем, что сами территории охотничьих хозяйств не однородны, в особенности на «севере», где они значительно больше, чем на «юге» и где имеется значительно большее число «диких» недоопромышленных участков, куда охотники по тем или иным причинам почти не проникают. Очевидно, что доля «диких» участков должна снижаться с «севера» на «юг». Таким образом, окончательно можно заключить, что нагрузка на «севере» варьирует по территории значительно больше, чем на «юге» (иными словами, моза-

---

<sup>31</sup> Мы исходим из простого предположения, что число охотников (браконьеров) пропорционально численности населения.

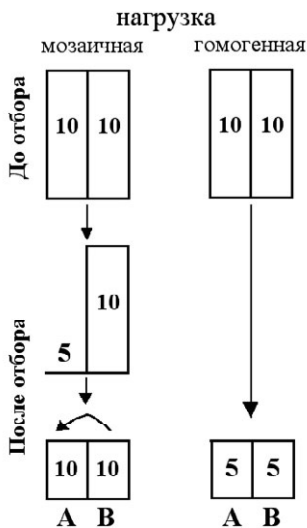


Рис. 58. Модель избирательного изъятия (отбора) животных из популяции в случае мозаично и гомогенно распределенной нагрузки. Цифры на верхних фрагментах – среднее значение признака в популяции на двух разных территориях (А, В) до отбора, на нижних фрагментах – то же после отбора. Высота столбиков характеризует численность популяции на разных территориях. Дугообразная стрелка символизирует перемещение особей.

ичность по нагрузке существенно выше на «севере»). На элементарной графической модели покажем, как мозаичность влияет на результаты отбора (избирательного в процессе охоты изъятия животных из популяции).

На рисунке 58 высота столбиков символически характеризует численность популяции, занимающей две территории (А, В). Цифры – среднепопуляционные значения условных признаков до и после отбора. Изображены два крайних варианта. Фрагмент слева – отбор в мозаичной среде, когда изъятие происходит только на «охотничьем» участке А, в то время как на «диком» участке В изъятия нет.

Фрагмент справа – отбор в гомогенной по нагрузке среде, когда участки (А, В) не отличаются по интенсивности изъятия (мозаичность отсутствует).

В первом варианте вся квота (50% популяции) выбирается из участка А. При этом значение признака под действием отбора изменяется на 5 единиц. Однако, последующее перемещение особей в пространстве, которое по понятным причинам происходит практически только из участка В, приводит к заполнению пустующей территории исходными особями. В итоге, фактически восстанавливается исходная картина – вся территория по-прежнему оказывается занятой 10-единичными особями.

Во втором варианте, та же 50% квота выбирается равномерно с обоих участков. Действующий при этом отбор, как и в предыдущем случае, приводит к понижению признака на 5 единиц (или любое другое число) равномерно по всей территории. Вполне понятно, что последующий обмен особями не приводит здесь ни к каким последствиям, и новое число 5 сохраняется.

Действительность варьирует между этими двумя крайностями. Таким образом, чем выше мозаичность среды по охотничьей нагрузке (север), тем ниже эффект отбора, вызванный этой нагрузкой (в данном случае прояв-

ляются своеобразные буферные свойства мозаичности). В итоге масса на севере будет выше, чем на юге и при идентичности квот.

Практически теми же причинами можно объяснить и большую межрайонную контрастность масс южных территорий. Основной эффект определится тем – перемешиваются ли особи из «диких» и «антропогенных» мест или же нет. Как будет показано в последующих главах, большая часть особей на севере «блуждающая», на юге<sup>32</sup> – «стоячая». Поэтому уже только в силу данных обстоятельств (даже когда мозаичность идентична на всех территориях), контраст масс всегда должен быть выше в Московской области, чем в Архангельской. Поясним это с помощью все той же модели (рис. 58). Обратите внимание на левую часть рисунка, иллюстрирующую отбор в мозаичной среде: центральный фрагмент это та конечная ситуация, когда перемешивания особей нет (юг), нижний фрагмент, когда группировки перемешиваются (север).

Теперь становится понятным, почему полное исключение браконьерства, скорее всего, не приведет к равенству эффектов на «севере» и «юге» и к нивелировке межрайонных различий между областями.

---

<sup>32</sup> В центральной полосе.

## ГЛАВА 9. Пространственная дифференциация лося Евразии по результатам оценки охотничьих трофеев

В 2002 и 2003 годах в Москве под патронажем Министерства сельского хозяйства РФ прошли две Международные выставки «Природа, охота и охотничьи трофеи», на которых экспертной комиссией при участии авторов проводилась оценка трофеев<sup>1</sup>. Результаты работы комиссии с таблицами измерений, включающих промеры рогов лося, были опубликованы в двух выпусках каталога охотничьих трофеев (2002, 2003).

Так как размеры рогов в значительной степени коррелируют с массой туши, то нам представилось интересным провести анализ, параллельный «лицензионному», и проверить, выявятся ли ранее обнаруженные закономерности и по «трофейным» признакам.

При работе с трофеями необходимо иметь в виду, что на выставках, как правило, представлены лучшие экземпляры от взрослых животных (не менее 4-летнего возраста). Но поскольку выборочность трофеев по регионам примерно одна и та же, то следует принять, что возрастной фактор существенно не искажает реальную картину относительных различий между популяционными группировками.

Итак, как следует из полученных лицензионных результатов (глава 8) популяционную структуру населения лося в России можно представить следующим образом.

В Европейской части России единую макропопуляцию образуют лоси, территория обитания которых простирается от побережий Баренцева и Белого морей на севере до Северного Кавказа на юге. На западе эта территория ограничена современным ареалом лося, включающего близлежащие сопредельные с Россией государства Балтии. На востоке, в районе Уральского хребта, европейская макропопуляция плавно переходит в другую макропопуляцию – западносибирскую, а та, в свою очередь – в восточносибирскую и далее в дальневосточную макропопуляции.

Европейскую макропопуляцию можно разбить на две дополнительные макропопуляционные группировки более низкого ранга: североевропейскую и южно-европейскую. Типичным местообитанием первой являются северные и среднетаежные леса, второй – лесостепные и степные территории (вернее отдельные лесные массивы на этих территориях).

Обе макропопуляции соединяются в центральной полосе Европейской России переходной зоной, шириной около 300 км. Эта зона охватывает южнотаежные, смешанные и широколиственные леса.

Если соответственно сравнивать северных лосей с южными по полу и возрасту, то выяснится, что они в среднем на 10% тяжелее.

---

<sup>1</sup> См. Приложение 5: «Оценка трофейных качеств рогов».



Таблица 39. Характеристика рогов лосей Европейской территории РФ

| Параметр                 | Северная макропопуляция<br><i>n</i> =105 | Переходная зона<br><i>n</i> =116 | Южная макропопуляция<br><i>n</i> =51 |
|--------------------------|--|----------------------------------|--------------------------------------|
| Окружность, см           | 17,98±0,2                                | 17,54±0,13                       | 16,7±0,22                            |
| Развал, см               | 112,9±1,42                               | 108,32±1,13                      | 105,61±1,67                          |
| Длина, см                | 97,9±0,97                                | 98,41±0,81                       | 94,17±1,4                            |
| Ширина лопаты, см        | 24,5±0,54                                | 21,95±0,5                        | 17,91±0,64                           |
| Оценка в баллах          | 302,0                                    | 287,5                            | 268,4                                |
| Доля оленеобразных,<br>% | 4,8±2,09                                 | 9,5±2,72                         | 17,6±5,33                            |
| Масса туши*, кг          | 172,8                                    | 161,7                            | 151,4                                |

\* Примечание: для массы туши значение ошибки не приводится, т.к. выборки содержат тысячи и десятки тысяч особей.

Если же посмотреть, как изменяются значения средней массы в европейской макропопуляции по трансекте, проложенной с севера Архангельской области до Белгородской на юге, то выявится интересная закономерность. Массы на юге и севере неизменны, они меняются скачком лишь в переходной зоне, являющейся, по существу, зоной интрогрессии между сильно различающимися в морфологическом плане «краевыми» макропопуляциями (рис. 39; рис. 59.1).

Аналогично выше приведенному делению, разделим трофеи по месту добычи на три большие выборки: добытые в северной и средней тайге (лоси северной макропопуляции); добытые в южнотаежных, смешанных и широколиственных лесах (лоси переходной зоны); добытые в лесостепной и степной зонах (лоси южной макропопуляции). В таблице 39 представлены средние показатели рогов и доля оленеобразных рогов для каждой выборки. Там же для сравнения приведены данные по средней массе туши.

Как следует из этого сравнения, характеристики рогов изменяются от северной к южной макропопуляции фактически точно так же, как и масса туши, т.е. крупные животные севера имеют и наиболее мощные рога. Из них лишь только около 5% имеют оленеобразные рога. На юге же рога у лосей менее развиты, и доля животных с оленеобразными рогами возрастает в 4 раза. В переходной зоне, как характеристики рогов, так и масса туши имеют промежуточные показатели<sup>2</sup>. Заметим, что наиболее эффективно оценивается степень развития (массивность) и качество рогов с помощью балльной оценки,

<sup>2</sup> Заметим, что наиболее эффективно оценивается степень развития (массивность) и качество рогов с помощью балльной оценки, являющейся интегральной характеристикой. Из частных характеристик (промеров) лучшие показатели для оценки массивности – ширина лопаты и развал (См. Приложение 5).

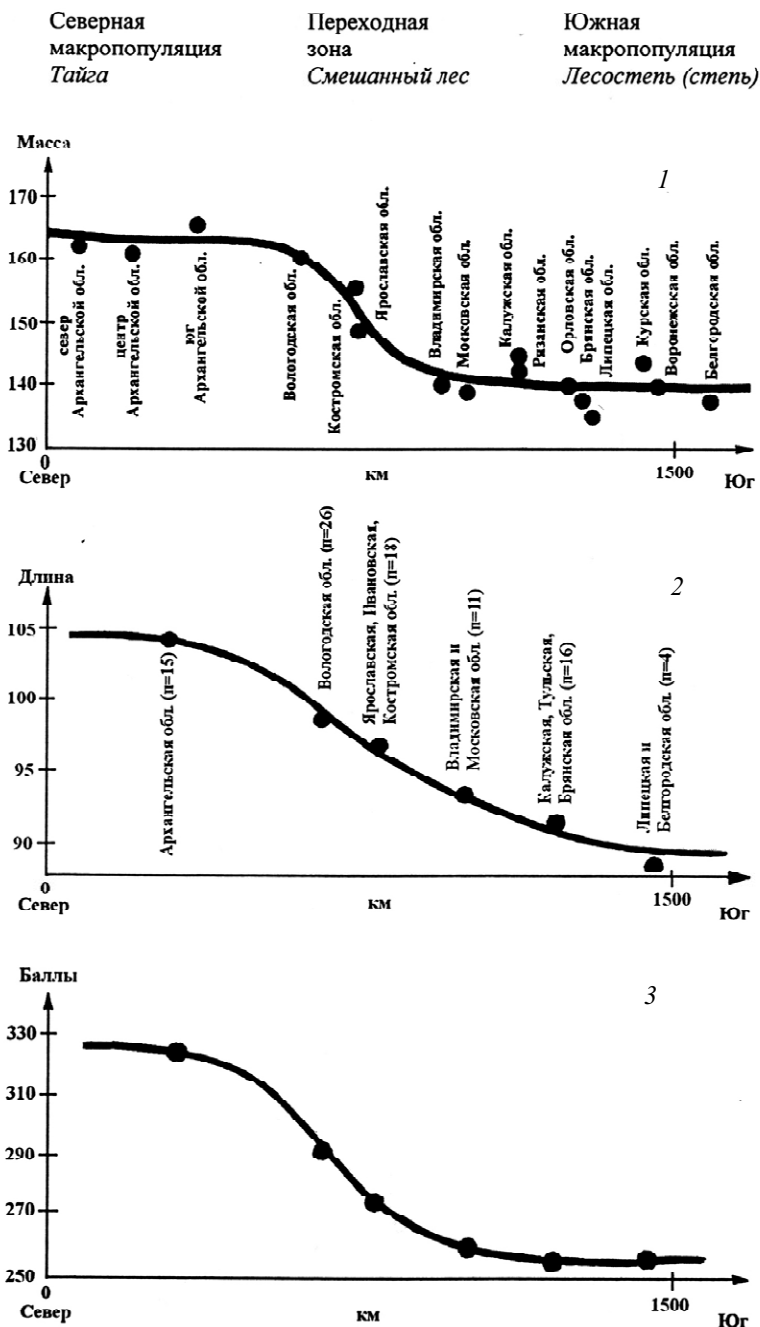


Рис. 59. Изменение массы туши лося (1), длины рогов (2) и оценки трофейных качеств рогов в баллах (3) по «трансекте» Архангельск – Курск (точки на фрагменте 3 аналогичны фрагменту 2).

являющейся интегральной характеристикой. Из частных характеристик (промеров) лучшие показатели для оценки массивности – ширина лопаты и развал (См. Приложение 5).

Для оценки изменений «трофейных» показателей применим схему, предложенную нами ранее для массы туши, и сделаем «разрез» в меридиональном направлении через всю территорию европейской макропопуляции. На рисунке приведены кривые, отражающие изменения «трофейных» показателей (рис. 59.2, 3) при движении с севера на юг. Сравним их с кривой по признаку «масса туши» (рис. 59.1). Как видим, в целом все три фрагмента подобны, хотя можно заметить и одно существенное отличие – кривые для «трофейных» характеристик более сглаженные. Причин здесь может быть несколько.

Во-первых, самая тривиальная – точки легли слишком «гладко» просто по воле случая. Действительно, выборки по отдельным «точкам» крайне малы, а значит, ошибки могут исказить форму кривых.

Во-вторых, если принять, что результат верно отражает действительность, то можно предположить, что давление отбора (избирательность отстрела лосей с более массивными рогами) интенсивней отбора по массе (по крайней мере, это можно отнести к Вологодской области, поскольку именно в этой области «точка» имеет провал, сглаживающий «трофейную» кривую).

В-третьих, основная масса трофеев из этой области может быть добыта в районах, где распространен сравнительно мелкий лось. Прежде всего, это относится к южным районам, прилегающим к Ярославской области.

В-четвертых, не учтены доли трофеев «крупных» мигрирующих и «мелких» оседлых особей.

Тем не менее, несмотря на указанное различие, «трофейные» характеристики все же тесно связаны с массой, причем эта связь проявляется даже в деталях. К востоку от трансекты масса нарастает и одновременно с ней растет массивность рогов. Одинаково проявляются и региональные связи. Так, например, некоторое повышение массы туши лосей в Волгоградской области (что, кстати, отличает эту область от других соседних «степных» областей) сопровождается и повышением массивности рогов.

Столь же связано с массой тела варьируют «трофейные» характеристики у лосей Сибири и Дальнего Востока. По массе сибирские лоси подразделяются следующим образом: наиболее крупный лось – колымский (*A.a. buturlini*), немного мельче – восточносибирский или якутский (*A.a. pfizenmayeri*) и близкий к нему по размерам западносибирский, относящийся к европейскому подвиду (*A.a. alces*), и, наконец, самый мелкий – уссурийский лось (*A.a. cameloides*). Аналогичным образом лоси дифференцируются и по размерам рогов (табл. 40).

Все это хорошо известно из многочисленных публикаций (Бутурлин, 1934; Флеров, 1952; Гептнер, Насимович, Банников, 1961; Данилкин, 1999 и др.),

но в нашем случае гораздо важнее то, что здесь прослеживаются мелко региональные совпадения.

Например, в Читинской области и далее на восток вдоль Амура распространен мелкий лось. Но на запад от Читинской области, в Бурятии лось значительно увеличивается в размерах, представляя собой, по-видимому, гибридную форму уссурийского (*A.a. cameloides*) и более тяжелого восточносибирского (*A.a. pfizenmayeri*) подвидов (в таблице 40 эти лоси обозначены как забайкальские). Связано это с тем, что особи, относящиеся к *pfizenmayeri*, очевидно «скатываются» с севера вдоль Байкала. Одновременно с увеличением массы у забайкальских лосей резко подрастают и характеристики рогов.

Другой пример. На обеих выставках в категории «Уссурийский лось» оценивались трофеи из Амурской области и Приморского края. При анализе пространственной дифференциации лося по массе обнаружилось, что у дальневосточных лосей к востоку от Амурской области происходит резкое возрастание массы животных. Лоси юга Хабаровского края крупнее своих амурских сородичей. Очевидно, что и лоси Приморья также превосходят последних по массе. Подтверждением этому могут служить трофейные показатели рогов лосей из этих двух областей (табл. 40). Возрастание же массы уссурийского лося на восточной окраине его ареала, видимо, связано с тем, что имеет место «подток» более крупных особей с севера вдоль охотского побережья.

Итак, в целом полученные «трофейные» результаты совпадают с «лицензионными» дополнительно подтверждая правильность сделанных ранее выводов.

В заключение отметим следующую деталь, важную для трофейной практики, но которую не берут во внимание при работе с трофеями. Всем известно, что лоси неоднородны в разных частях ареала, и это, конечно, учитывается при оценке трофеев. Измерения проводят отдельно по 3 группировкам: европейскому подвиду, восточносибирскому совместно с колымским подвидом и уссурийскому подвиду. Между тем, такая оценка не совсем полно отражает внутривидовую дифференциацию лосей по различиям рогов.

Пример тому лоси Европы. Формально принадлежат к одному подвиду, они фактически разделены на три большие группировки, различающиеся как по морфологическим характеристикам, так и по ряду других. При трофейной оценке эти группировки, в силу своих различий, находятся далеко не в равном положении. «Северные» трофеи претендуют по большей части на «золото», «промежуточные» – на «серебро», а «южные» – лишь на «бронзу». Это следует хотя бы из простого сравнения средней оценки в баллах (табл. 39). При этом «золото» присуждается при количестве баллов свыше 300, «серебро» – свыше 275, а «бронза» – свыше 250. Аналогичная ситуация наблюдается с лосями Сибири и Дальнего Востока.

Таблица 40. Характеристика рогов лосей Сибири и Дальнего Востока

| Параметр              | Западно-сибирский лось, $n=90$ | Восточно-сибирский лось, $n=26$ | Кольмский лось, $n=23$ | Уссурийский лось         |                        | Забайкальский лось, $n=4$ |
|-----------------------|--------------------------------|---------------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|---------------------------|
|                       |                                |                                 |                        | Амурская область, $n=20$ | Приморский край, $n=5$ |                           |
| Окружность, см        | 18,10±0,14                     | 18,17±0,29                      | 20,33±0,53             | 16,07±0,32               | 16,30±0,94             | 18,05±0,09                |
| Развал, см            | 118,79±1,32                    | 127,50±3,65                     | 161,54±3,23            | 87,28±1,99               | 88,66±1,16             | 113,90±9,77               |
| Длина, см             | 102,82±1,11                    | 102,04±1,93                     | 113,92±2,39            | 89,92±2,41               | 101,38±1,50            | 105,68±8,55               |
| Ширина лопасти, см    | 25,59±0,59                     | 31,46±6,98                      | 42,05±1,48             | –                        | –                      | 25,54±4,48                |
| Оценка в баллах       | 316,96                         | 389,39                          | 526,21                 | 249,45                   | 273,91                 | 337,69                    |
| Доля оленеобразных, % | 1,10±1,10                      | 0                               | 0                      | 96,0±4,4                 | 100                    | 0                         |

Так может быть стоит все-таки в трофейном деле применять более дифференцированный подход и в большей степени учитывать неоднородность зверей, принадлежащих разным популяциям?

## ГЛАВА 10. Динамика массы во времени и две альтернативные гипотезы динамики численности лося

В предыдущей главе мы попытались показать, что масса лося по пространству существенно меняется, и значительная часть этой изменчивости обусловлена, скорее всего, прессом охоты. Из естественных факторов, по-видимому, заметную роль играет высота снежного покрова и некоторые другие.

В стороне осталась динамика массы во времени. Между тем, она тоже меняется. Попробуем разобраться, в чем здесь дело, чем обусловлены заметные перепады масс от года к году.

Вполне понятно, что в данном случае нужны длительные ряды наблюдений. К сожалению, в нашем распоряжении имеется всего один такой ряд, но, к счастью, по наиболее изученной во всех отношениях Московской области. На примере этой области мы и рассмотрим кратко всю проблему.

Первое, что «приходит на ум» – динамика массы и динамика численности должны зависеть от одних и тех же факторов. Ведь размеры лося и количество особей – все это биомасса (точнее биомасса популяции, равная числу особей, умноженной на средний вес этих особей). В отношении же динамики численности лося имеются, как известно, две взаимоисключающие гипотезы. Первая гипотеза «трофическая» (Ломанов 1992, 1995, 2000), восходящая к работам Максимова (1984), а в конечном итоге к давним исследованиям Чижевского (1976).

Вторая гипотеза – «гастрономическая»<sup>1</sup> (Данилкин, 2001; 2006; 2009). Она наиболее популярна в среде зоологов, в отличие от первой, сторонники которой за пределами бывшего ЦНИЛ<sup>2</sup> встречаются лишь изредка.

Трофическая гипотеза утверждает, что глобальная динамика численности копытных (и в частности, лося) почти исключительно зависит от количества и качества растительных кормов. «Количество и качество», в свою очередь – от климатических характеристик (осадки, влажность, температура, уровень инсоляции и т.д.). «Климатические» же – от солнечной активности и физических процессов, происходящих в недрах земли, океана и атмосферы. Вслед за изменением количества и качества кормов (а, следо-

---

<sup>1</sup> Эта гипотеза старинная, имевшая своих приверженцев ещё в 19 веке, но полшутливое название «гастрономическая», новейшего происхождения, придумано оно, по-видимому, Данилкиным (2001). Им же введены в оборот и еще два полшутливых термина, в общем-то верно отражающие суть дела. Сторонники «трофической» гипотезы это «солнцепоклонники», «гастрономической» – «антропогенисты» (Данилкин, 2002).

<sup>2</sup> Ныне «Контрольный информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания» («Центрохотконтроль»).

вательно, и климатическими изменениями) происходят и изменения численности копытных.

Вполне понятно, что обосновать и доказать трофическую гипотезу сложно, так как для этого требуются длительные и трудоемкие исследования на стыках различных наук, выполнить которые способны только те, кто обладает достаточно широкой научной эрудицией. Но и этого мало. Подобной эрудицией должны обладать и «слушатели – читатели», иначе им просто невозможно будет донести не только проблематичное, но и очевидное. К сожалению, наука, а тем более практика, устроена так, что на 90% она состоит из узких специалистов. Это, по-видимому, главным образом и определяет соотношение исследователей, выступающих «за» и «против».

«Гастрономическая» гипотеза, с первого взгляда проста и, как будто, легко доказуема. Действительно, «ответственность» за динамику численности она возлагает на охотников и хищников (Данилкин 1999; 2001; 2006; 2009). Те и другие для своего пропитания и развлечения уничтожают большую часть поголовья копытных (лосей), являясь основной причиной кризисного падения их численности. Уничтожение хищников и запрет охоты ведет к подъему численности. На первый взгляд, предельно ясное и очевидное объяснение (в отличие от сложностей трофической гипотезы). Тем более, что каждый, при желании, может прочувствовать на себе, как он во время охоты убавляет число лосей и прибавляет их же, воздерживаясь от «оной».

Кроме подобного психологического обоснования имеется и теоретическое – глубоко осевшие в умах экологов различные математические модели «хищник-жертва» (охотник ведь с точки зрения математика – тот же «хищник»).

Имеются и практические расчеты, выполненные разными исследователями и подтверждающими правоту «гастрономического» подхода. Тем не менее, если отбросить психологию при более пристальном анализе доказательств, оказывается, что и эта гипотеза не более доказана, чем трофическая.

Математические модели касаются лишь элементарных случаев, которые лишь изредка встречаются в природе. Они и интересны только тем, что позволяют увидеть «простое в сложном» и представить себе «что было бы, если бы...».

Практические же расчеты во многом «умозрительны», так как, несмотря, казалось бы, на наличие голых цифр, зависят еще не только от «объективной реальности», но и от «субъективных причин»: методов сбора информации, используемых подходов при обработке этой информации и, наконец, теоретических пристрастий авторов, которые «подневольно» заставляют его двигаться в одном каком-то привилегированном направлении, иной раз не всегда верном.

Итак, на наш взгляд, не вполне понятно, что главнее – «трофика» или «гастрономические вкусы». Тем более, если принять во внимание, что сто-

ронники «того» и «другого» направления исследований в последние годы несколько «сближаются»<sup>3</sup>.

Долгое время мы не имели определенной точки зрения на эту проблему, считая для простоты и удобства общения с коллегами, что как климатические факторы, так и охота в равной мере определяют динамику численности лося. Однако, впоследствии под давлением фактов, все более стали склоняться к мнению, что климат (вернее его колебания) в глобальном масштабе все же главней. В этом убеждает значительное сходство динамики численности на всем пространстве обитания евразийского лося. На севере и юге РФ, западе и востоке, в людных и безлюдных местах общий характер динамики практически один и тот же (Ломанов и др., 2000)<sup>4</sup> – рис. 60.

Более того, динамика численности лося РФ и Западной Европы также, в значительной мере, совпадает. На рисунке 61 приводим динамику для Финляндии сравнительно с Российской. Как мы уже отмечали, граница здесь перекрыта и относительно не преодолима ни для людей, ни для крупных копытных, что исключает значительные обмены животными, а значит синхронизацию таким путем колебаний численности.

Даже динамика добычи в Финляндии и РФ во многом повторяют друг друга (рис. 62), несмотря на то, что этот показатель, в силу известных причин, не вполне подходит для подобных сравнений<sup>5</sup>.

---

<sup>3</sup> Впечатляющий пример «сближения» можно найти в некоторых «гастрономических» изданиях и в устных изложениях сторонников гастрономического подхода. Например, в климатически или экономически кризисные годы понижается продуктивность сельскохозяйственных угодий, соответственно этому меньше вырабатывается продуктов питания. Для компенсации этой недостачи (недоедания) в охотничьи угодья устремляется большее число охотников (браконьеров), добывается большее число зверей и, тем самым, снижается их численность. Когда сельхозугодья функционируют нормально, еды хватает, число браконьерствующих охотников уменьшается, а количество зверя соответственно нарастает. Вполне возможно, что это действительно так и есть. Непонятно только одно: если не хватает качественной еды для сельскохозяйственных животных и человека, то почему ее должно хватать для диких копытных. Они должны оказаться в гораздо худших условиях, так как лоси, косули и прочие копытные не проводят агротехнических мероприятий, смягчающих климатические кризисы.

<sup>4</sup> Детальными, конечно же, «динамики» отличаются, что дает повод противоборствующей стороне заявлять, что они разные. Вполне понятно, что с научной точки зрения подобные высказывания не вполне законны, так как здесь совмещается «общее» и «частное».

<sup>5</sup> Зависим не только от численности, но и от воли чиновников, устанавливающих квоты изъятия и от всякого рода других причин.



Экономическое же состояние Финляндии, не испытывавшей революционных катаклизмов 90-х годов, было, как известно, благополучным. Так что не удастся объяснить падение численности лосей на севере Западной Европы в этот период (так, как это иной раз делается для РФ) массовым появлением в охотничьих угодьях голодных старорусских браконьеров и

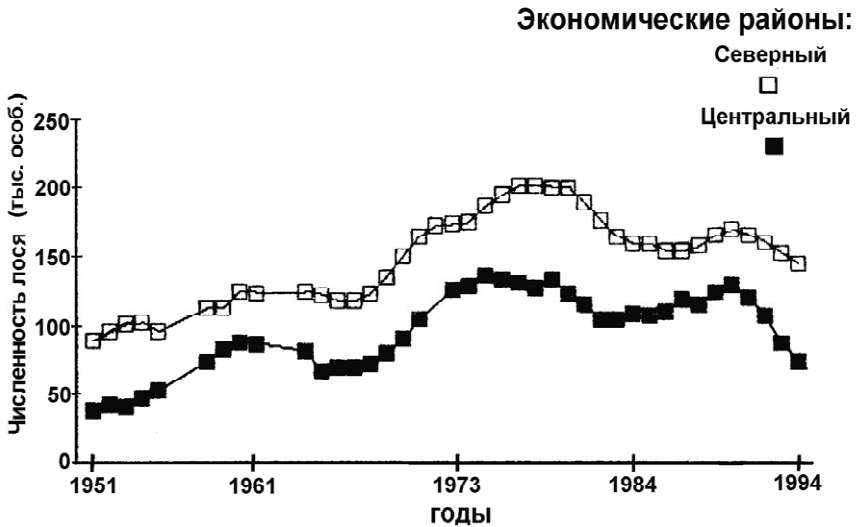


Рис. 60. Динамика численности лося в Северном и Центральном экономических районах России за 1951–1994 гг. (Ломанов, 1995).

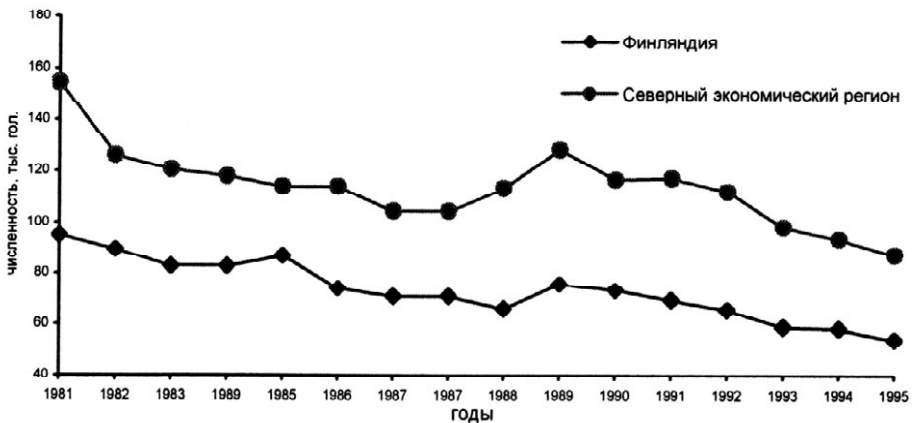


Рис. 61. Динамика численности лося в Финляндии и в Северном экономическом районе РФ (график предоставлен И.К. Ломановым).

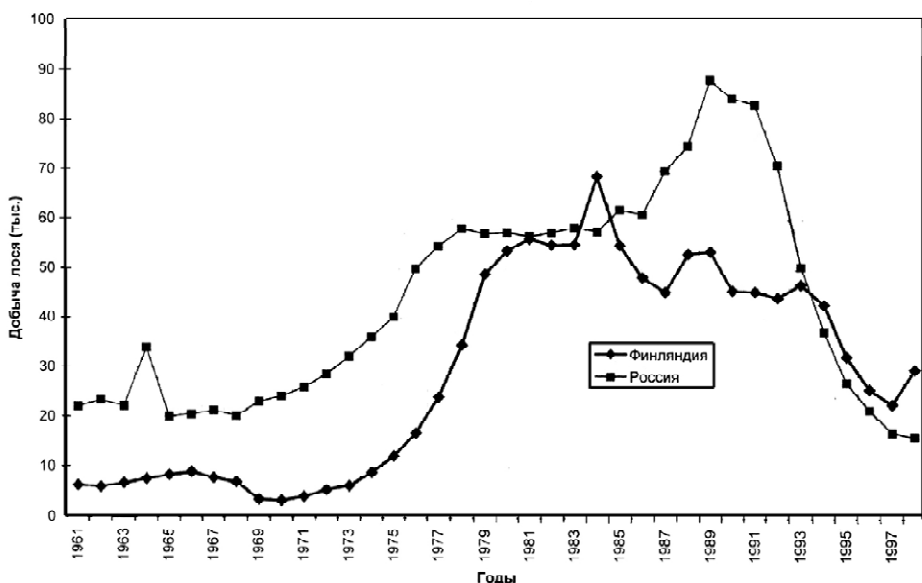


Рис. 62. Динамика добычи лося в Финляндии и РФ (график предоставлен И.К. Ломановым).

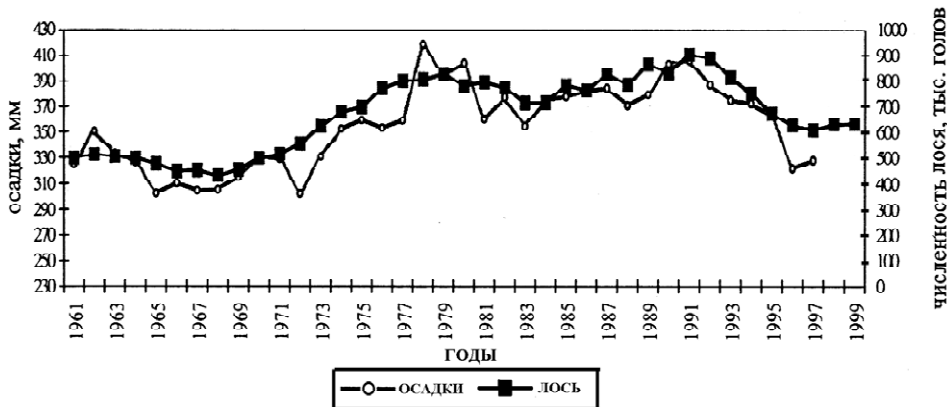


Рис. 63. Численность лося в России (1961–1999 гг.) и динамика среднего за три года (данный год и два предыдущих) количества осадков вегетационного периода (Ломанов и др., 2000).

развлекающихся новорусских, вооруженных нарезным оружием, оптическими прицелами и сопровождаемыми стаями озверевших волков.

Приведем еще два графика (рис. 63, 64) из другой работы того же автора (Ломанов и др., 2000), наглядно иллюстрирующих связь динамических характеристик с одной из климатических (количество осадков вегетационного

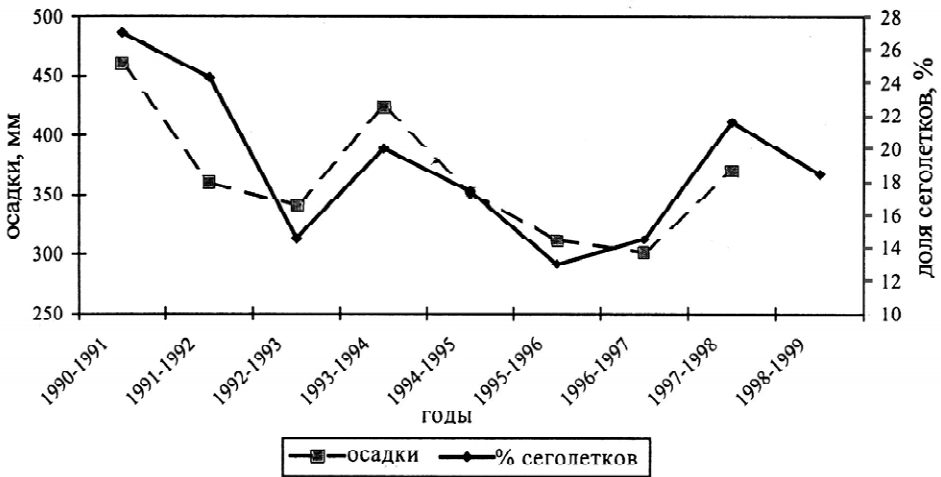


Рис. 64. Динамика доли сеголетков (%) в популяциях лоса Европейской части России и количества осадков вегетационного периода (Ломанов и др., 2000).

периода), в значительной мере определяющей «урожайность» лосиных кормов. Эти два графика потребуются нам также и чуть позже. Здесь же отметим, что наблюдается сильнейшая положительная связь в цепочке: количество осадков – средняя масса годовичного прироста растений<sup>6</sup> – скорость изменения численности лоса. Все это, опять-таки свидетельствует об определяющем влиянии «трофики».

Дополнительные доводы в пользу «трофической» гипотезы можно найти также в работах М.П.Павлова, одного из самых авторитетных и старейших охотоведов нашей страны (Павлов, 1998; 1999)<sup>7</sup>.

Прежде чем перейти к обсуждению собственных результатов, отметим одну скорее психологическую, чем научную ошибку, которую совершают иногда последователи «гастрономической» гипотезы, пытаясь доказать справедливость «своего» и ошибочность «чужого».

Дело в том, что, производя балансовые расчеты прироста и гибели особей в популяции, забывают, что климатический (а значит и трофический) фактор, явно не фигурирующий в этих расчетах, заключен внутри каждой из причин гибели (болезни, истощение, гибель от хищников, охота, браконьерство). Находится он и внутри плодovitости.

<sup>6</sup> Определялась средняя масса годовичного побега ивы, одного из наиболее любимых кормовых растений лоса.

<sup>7</sup> Интернетовский вариант публикации на эту тему: Павлов М.П. Лось – почему его становится меньше. г. Киров. 2000г. <http://www.hunter.km-net.ru/biblio/article/los.html>.

Никто не в состоянии определить, какая часть в гибели животных от той же охоты определяется действиями людей, а какая «действиями» климатического (трофического) фактора, влияющего на физическое состояние животных, их перемещения в пространстве, на характер занимаемых ими стадий и прочие особенности поведения, благоприятствующие или, напротив, не благоприятствующие охотничьему успеху<sup>8</sup>.

В этой связи поучителен пример из зоотехнической практики. В советские времена хозяйствам (совхозам, колхозам) не позволялось без крайних причин сокращать поголовье сельскохозяйственных животных, находившихся на верхнем пределе допустимой численности. В годы неурожая кормов (а это те же катастрофические годы, что и для диких копытных) животные недоедали, теряли в весе, снижали надои, ухудшались их воспроизводительные функции. Никто из них не погибал от истощения, так как физических резервов оказывалось вполне достаточно, чтобы пережить в «тлеющем» состоянии трудный период, но оборот стада резко возрастал, средняя продолжительность жизни сокращалась. Виной тому был человек, производивший выбраковку наиболее ослабленных и больных животных, дающих слишком мало продукции и экономически невыгодных для дальнейшего содержания. Выбраванные заменялись тут же на молодых, чтобы сохранить поголовье неизменным.

Если бы не было директив сверху по поддержанию поголовья, оно обязательно бы в годы климатических кризисов падало, а затем постепенно восстанавливалось. То есть, наблюдалась бы та же самая картина, что и в случае с лосем. Только место охотников и хищников здесь занял бы зоотехник. В обоих случаях изменившееся физическое состояние растительноядных животных делает их более доступными консументам второго порядка. Кстати, в овцеводстве, из-за специфики этой «полуприродной» отрасли животноводства, никогда не накладывались жесткие рамки на численность, она всегда менялась вслед за климатическими изменениями и, соответственно, за изменениями урожая трав на пастбищах, т.е. численность в значительной степени определялась «трофикой».

Таким образом, ситуацию с сельскохозяйственными животными можно рассматривать как хорошую модель того, что происходит с дикими. Раз это так, просто не корректно делать выводы, что именно добавление охотничьей нагрузки на популяцию (или какой-либо иной из перечисленных нагрузок) выводит ее из состояния равновесия и ведет к снижению численности, а снятие – к увеличению.

---

<sup>8</sup> Отметим, что гибель от истощения, встречающаяся относительно редко у лосей и истолковываемая обычно, как прямое действие трофического фактора, на самом деле может иметь сложную природу и обуславливаться совсем не отсутствием кормов (Данилкин, 1999). Последние всегда имеются, только количество и главное качество их меняется год от года.

Еще раз повторим. Интенсивность нагрузки определяется, с одной стороны – человеком, с другой – природой («в лице» климатического (трофического) фактора. На качественном уровне можно выяснить, что сильнее, опираясь на некоторые косвенные данные. Например, на те, которые приводятся в работах Ломанова (1992; 1995; 2000; 2007; Ломанов и др., 2000). Но эти данные свидетельствуют в пользу большей силы климата, чем человека и хищников<sup>9</sup>.

Прежде чем закончить с этой темой поддержим все же и «гастрономическую» гипотезу. Дело в том, что охотники, хотя и занимают по отношению к «трофике» подчиненное положение, способны существенно корректировать ход кривой динамики численности, особенно на ее спаде. То есть, совместное отрицательное действие охоты и климата (включая и «трофику») быстрее проредит популяции, нежели одно только действие климатического фактора. Отсюда можно ожидать большей амплитуды колебаний численности (выраженной в каких-либо относительных показателях) на территориях с высокой охотничьей нагрузкой. Вполне возможно, что расчетные данные, представленные в таблице 41 подтверждают это предположение. Здесь экономические районы Европейской территории РФ расположены приблизительно в порядке нарастания охотничьей нагрузки (нарастает сверху вниз)<sup>10</sup>.

---

<sup>9</sup> Можно указать и на еще два небольших заблуждения сторонников «гастрономической» гипотезы: 1. Они отмечают несовпадение циклов активности солнца и динамики численности, почему-то принимая как аксиому, что последнее зависит только от первого. Динамика численности зависима от климата. Он же – не только от солнца, но и в равной мере от Земли (вернее от физических явлений, которые происходят на ней и внутри неё). Так что прямую связь с солнечной цикликой вряд ли следует искать. 2. Возможности охотников часто иллюстрируются хорошо известными фактами полного или почти полного уничтожения ряда видов животных. Условия для такого уничтожения известны, они появляются только в одном случае – когда отсутствуют временные укрытия жертвы от хищника (вне зависимости от того, эндемик жертва или широко распространена по пространству). В своих знаменитых опытах на инфузориях, Гаузе (1984) все это смоделировал и доказал: когда жертва всегда доступна, она быстро уничтожается, когда же она может время от времени скрываться в укрытиях, возникает устойчивое состояние – хищник и жертва сосуществуют бесконечно долго. Без сомнения, взаимоотношения большинства видов копытных и человека (действующего в качестве хищника) развиваются по второму варианту, так как значительную часть территории, занимаемой потенциальной жертвой, охотник либо посещает редко, либо не посещает совсем (это верно, по крайней мере, для северных территорий).

<sup>10</sup> Мы предполагали, что нагрузка тем выше, чем больше численность населения и меньше лесопокрываемая территория, т.е. зависит от плотности «число человек / площадь леса».

Таблица 41. Предварительная оценка неустойчивости численности лося на территории Европейской части РФ за 1981-1999 гг. (по данным государственной службы учета охотничьих ресурсов РФ)

| Экономический район | Относительная разность | Коэффициент вариации |
|---------------------|------------------------|----------------------|
| Северный            | 0,298                  | 0,200                |
| Северо - Западный   | 0,368                  | 0,329                |
| Волго - Вятский     | 0,434                  | 0,226                |
| Центральный         | 0,485                  | 0,320                |
| Поволжский          | 0,503                  | 0,336                |
| Черноземный         | 0,576                  | 0,468                |
| Кавказский          | 0,747                  | 0,625                |

В первой цифровой колонке приведены относительные разности между максимальной и минимальной численностями<sup>11</sup> на промежутке времени 1981–1999 гг.

Во второй колонке помещены значения коэффициента вариации численности за те же годы. Очевидно, что оба показателя, хоть и не идеально, но могут служить мерой неустойчивости динамического ряда.

Вообще же разрешить разногласия между сторонниками «гастрономического» и «трофического» подходов («знаменосцами» которых у нас в стране являются с одной стороны А.А. Данилкин, с другой И.К. Ломанов) можно, как нам кажется, следующим образом.

На рисунке 65 изображён условный видовой ареал. Зачерчены территории «обжитые» человеком (охотником). Практически неэксплуатируемые им (охота) территории оставлены незачерченными. В зачерченных участках давление человека (охотника), да и хищника (волка), тяготеющего к более менее освоенным территориям, будет определяющим. То есть динамика численности в них будет подчиняться взглядам А.А. Данилкина. На неосвоенных территориях, скорее всего всё будет протекать путём отстаивавшимся И.К. Ломановым. Конечный результат для всего пространства определится долей «темных» и «светлых» участков.

Похоже, что в целом «светлых» существенно больше<sup>12</sup>. И, следовательно, глобальный анализ (охватывающий территории, значительно превышающие

<sup>11</sup>  $2(\max - \min) / (\max + \min)$

<sup>12</sup> Напомним, что только в Московской области охотничьи хозяйства охватывают около 70% лесопокрытой территории. Из этой территории лишь её часть активно посещается охотниками, что же касается Европейского Севера и всего Зауралья – это сплошные, почти нехоженные охотником пространства.

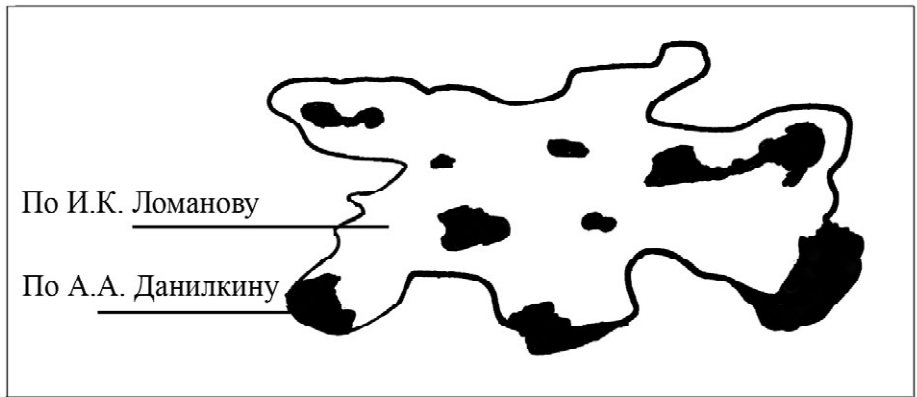


Рис. 65. Условный видовой ареал. Зачернены территории «обжитые» человеком (охотником). Прочие территории в границах ареала не «обжитые» им.

размеры областей) скорее всего, даст результат, изложенный в работах И.К. Ломанова (2007). Однако мнение большинства всё же будет иное, так как охотятся и собирают материал почти все на территориях живущих по А.А. Данилкину («тёмных»). Эти территории хоть и в меньшинстве, но по понятным психологическим причинам более «влиятельны».

Конечно же в реальности существуют и «серые» территории и общая картина значительно сложнее. Тем не менее, мы надеемся, общая идея понятна.

Подобные взгляды в конце жизни разделял и И.К. Ломанов (в наших с ним личных беседах), указывая, что в какой-то мере и А.А. Данилкин прав. К сожалению он не успел развить эти представления в статьях и обменяться мнениями (как это он обычно делал) с оппонентом.

Перейдем теперь к нашим наблюдениям. Выше мы уже заметили, что динамика средней массы во времени и динамика численности должны зависеть от одних и тех же факторов, так как все это лишь разновидности популяционной биомассы. То есть, теоретически мы должны ожидать значительного сходства динамических кривых. Посмотрим, соответствует ли это действительному положению вещей. На рисунке 66 представлены графики динамики следромысловой численности лоса в Московской обл. (с 1987 по 1998 гг.) с наложением динамики массы за те же годы. Точки на первом графике (рис.66.1) рассчитывались по животным всех возрастов, на втором (рис.66.2) – только по животным 2,5 года и старше. Существенных различий между графиками нет. Коэффициенты корреляций между динамикой массы и динамикой численности в первом случае 0,79, во втором 0,78. Как видим, связь высокая, что подтверждает высказанное выше предположение.

Она была бы еще выше, если бы общую картину не портили два подозрительных места в районе 1988 и 1996 гг. Запомним эти временные точки и будем двигаться дальше.

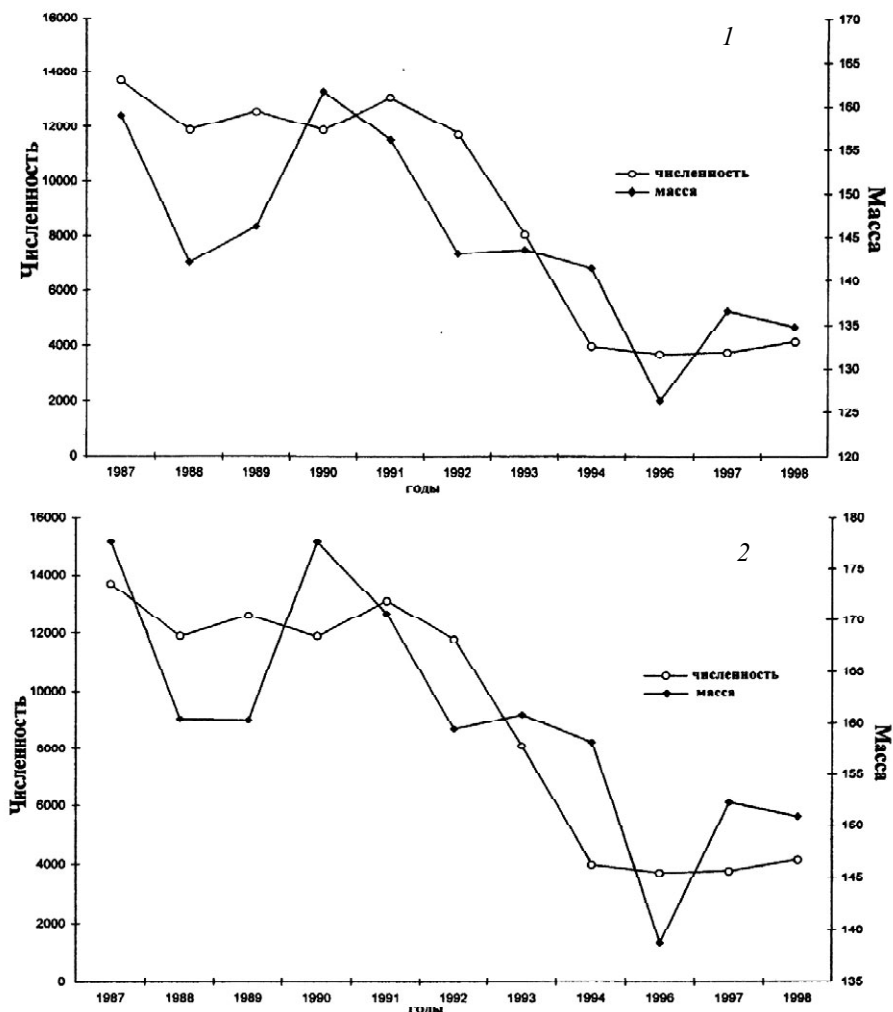


Рис. 66. Динамика массы лося в Московской области за 1987–1998 годы, сопряженная с динамикой его численности. 1. Точки средней массы рассчитаны по всем животным (самцам и самкам вместе), добытым в данном году. 2. Точки средней массы рассчитаны только по взрослым животным (самцы и самки 2,5 лет и старше).

Только что мы применили грубоватый подход, объединив животных всех возрастов. Вклады каждого возраста в значение средней массы не равноценны, так как численности животных, принадлежащих разным возрастным классам, существенно различаются (рис. 28, 29, глава 6).

Кроме того, так как отстрел имеет характер выборочного изъятия (глава 8), не исключено, что степень выборочности может меняться по возрастам, изменяя значения масс и возрастные распределения по годам. Все эти из-



лишние сложности не желательны. Поэтому перейдем к повозрастному рассмотрению.

Но поступим так. Рассчитав средние массы для каждого из возрастов, усредним их еще раз меж собой. Результатом такой манипуляции является то, что теперь животные всех возрастов войдут в расчет с равным вкладом, и мы избавимся, по крайней мере, от части затруднений, возникающих при расчете «скопом».

Кроме того, случайные флуктуации значений средних масс будут многократно понижены по сравнению с рассмотрением каждого из возрастов в отдельности. Отбросим также все возрастные классы, начиная с 5,5 лет и старше, так как животные, принадлежащие им, согласно возрастному распределению (рис. 28, 29, глава 6), встречаются в небольшом числе, а значит расчет средних масс по ним сопряжен с большой ошибкой, что в целом статистически ухудшит результат.

Отбросим и сеголеток по причинам, которые будут ясны позже. Эту группу животных мы рассмотрим отдельно.

Результат приведен на рисунке 67. Так же как и в первом случае, кривые динамики массы совмещены здесь с кривой динамики численности. На верхнем фрагменте рисунка представлена динамика масс для самцов (рис. 67.1.), ниже – для самок (рис. 67.2.) и на самом нижнем фрагменте (рис. 67.3.) – результат усреднения предыдущих значений<sup>13</sup>.

Для всех этих расчетных вариантов можно отметить высокую корреляционную связь (изменяется в зависимости от варианта от 0,8 до 0,9) между динамикой массы и численностью. Сходство кривых было бы почти полным, если бы не концевой всплеск значений масс, произошедший после 1996 года.

Проиллюстрируем сказанное еще двумя графиками. Это динамика масс животных 2,5-летнего возраста (рис. 68) – наиболее распространенного возрастного класса в добычи.

Несмотря на сокращение объема выборки по сравнению с предыдущим случаем в 2,5 раза, сохраняются достаточно высокие корреляционные связи между динамикой масс и численностью (для самцов – 0,74, рис. 68.1; для самок – 0,70, рис. 68.2; самцы + самки – 0,89, рис. 68.3), а также сохраняется и общий тип кривой с характерным всплеском на конце. Таким образом, мы имеем несколько повторностей, разбитых по полу и возрасту, что определенно свидетельствует в пользу статистически достоверного результата (сведения по объемам выборок см. в таблице, помещенной в приложении).

---

<sup>13</sup> Раздельный расчет для самцов и самок с последующим дополнительным усреднением по ним мы провели для того, чтобы два пола вошли в график с равным вкладом. Напомним, что самцов в добыче существенно больше (глава 6).

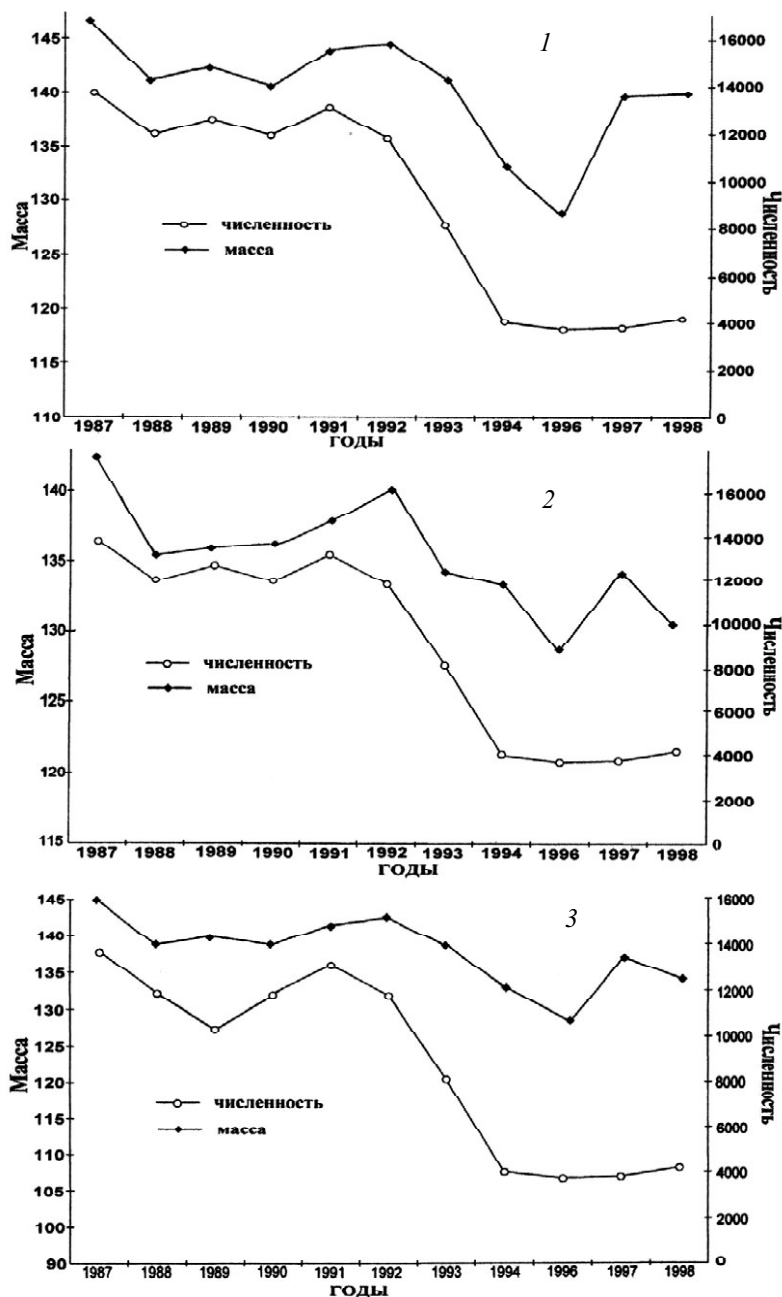


Рис. 67. Динамика массы лося в Московской обл. за 1987–1998 гг., сопряженная с динамикой его численности. Каждая точка получена вторичным усреднением средних масс лося (возраст 1,5 – 4,5 лет). 1 – самцы. 2 – самки. 3 – самцы и самки вместе (усредненные значения графиков 1 и 2).

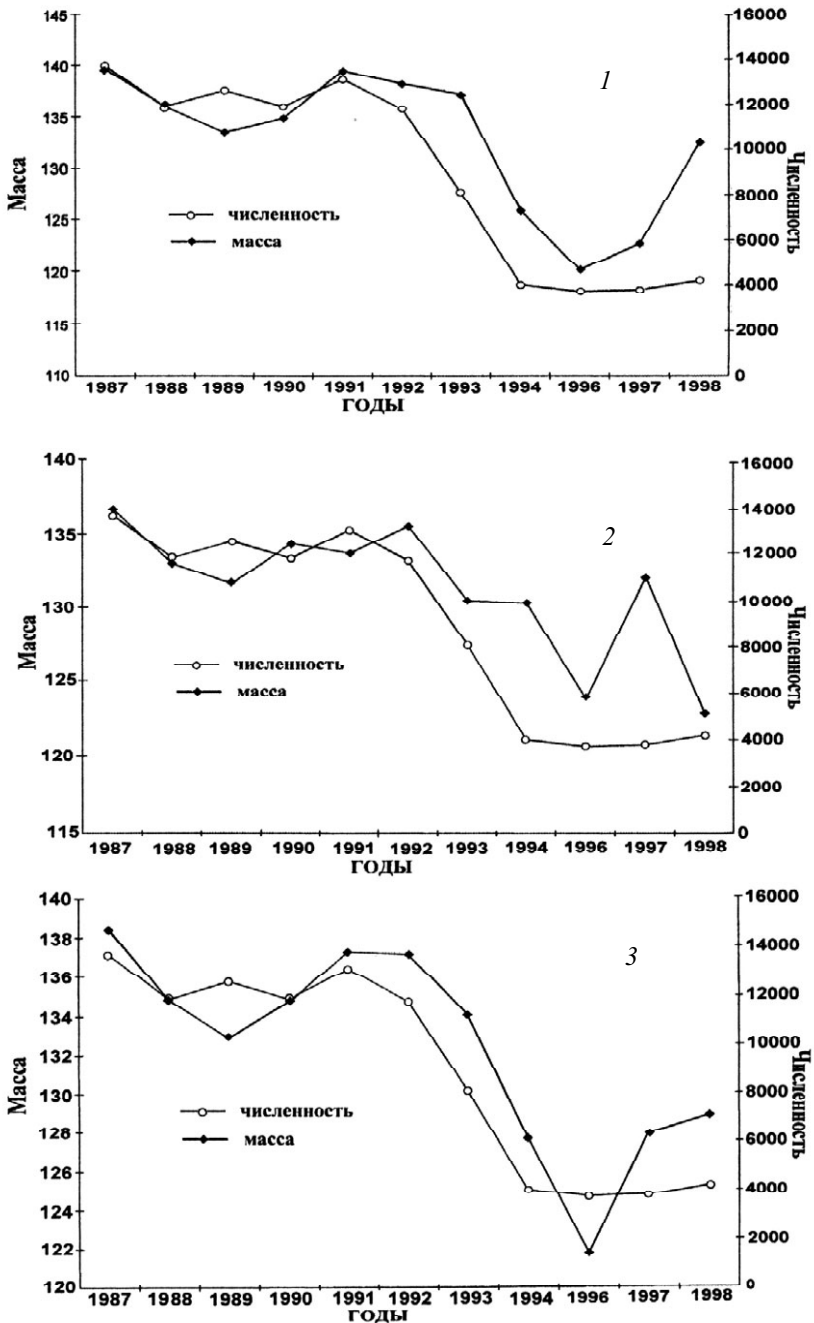


Рис. 68. Динамика средней массы лоса в Московской области за 1987–1998 гг., сопряженная с динамикой его численности. Животные возраста 2,5 лет. 1 – самцы. 2 – самки. 3 – самцы и самки вместе (усредненные значения графиков 1 и 2).

Итак, для взрослых животных изменения значений массы и численности достаточно хорошо соответствуют друг другу, за исключением конечных точек, что, в целом, свидетельствует об общности факторов, определяющих динамику этих двух различных характеристик биомассы.

Вряд ли у кого вызовет сомнения, что по-видимому главнейшим в динамике массы является трофический фактор. Отсюда и численность, раз уж она связана коррелятивно с массой, также, по-видимому, в первую очередь должна зависеть от «трофики».

Но как же быть с «конечными точками»? Ответ в данном случае достаточно прост. Масса в отличие от численности – «безынерционная» характеристика. Она почти «мгновенно» следует за изменениями пищевой ценности кормов. Численность, напротив – характеристика «инерционная». Она не может с такой же скоростью восстановиться как масса просто потому, что цикл размножения сам по себе длителен, а до полного восстановления надо пройти несколько таких циклов<sup>14</sup>. Кроме того, пресс охоты и хищников (а также и другие причины), сам по себе не способный существенно повлиять на динамику массы, может эффективно сдерживать некоторое время начавшийся подъем численности.

Отсюда следует вывод. После 1996 г. условия среды начали меняться кардинальным образом в сторону улучшения кормности угодий. На эти улучшения лось сразу же «ответил» нарастанием массы, «сигнализируя» о том, что и численность должна начать расти, сначала медленно, затем все быстрее и быстрее. И, действительно, с 1996 г. одновременно наблюдается медленный рост численности (послепромысловая численность по Московской обл. в тыс. голов: 1997 – 3,79; 1998 – 4,18; 1999 – 4,23 – данные Государственной службы учета охотничьих ресурсов России)<sup>15</sup>. Так что неудобные «конечные точки» скорее дополнительно подтверждают правоту «трофической» гипотезы, чем вносят затруднения.

Как мы отмечали, изменения кормности угодий «завязаны» на климатические изменения. И раз уж динамика массы имеет два «провала» (относительно небольшой «провал» 1988 года и значительный 1996 г.), аналогичную динамику следует наблюдать и для климатических характеристик.

Действительно, как можно судить из данных о количестве осадков вегетационного периода (рис. 63, 64), в районе 1988 г. наблюдался небольшой климатический «микрорезис», а в 1992–1996 гг. имели место существенно более мощные «микрорезисные» явления с пессимумом в районе 1996 г.

Конечно же, питательную ценность кормов определяет не только количество влаги, но и многие другие климатические характеристики. Тем не ме-

<sup>14</sup> Падение численности, по понятным причинам, скорее всего, осуществляется «безынерционно».

<sup>15</sup> Надо отметить, что одновременно нарастает и влажность.

нее, совпадение «вчерне» динамики «влаги», «массы» и «численности» о многом говорит<sup>16</sup>.

Перейдем теперь к массам сеголеток. Данная возрастная группа ведет себя, на первый взгляд, совершенно не так, как это наблюдается для взрослых животных всех возрастов.

Начнем с того, что корреляционная связь между численностью и массой практически нулевая и даже с некоторой тенденцией в сторону отрицательных значений (самцы –  $r = -0,19$ ; самки – около нуля,  $r = -0,05$ ).

Однако, если мы посмотрим на графики (построенные по тому же принципу, что и предыдущие) – рис. 68, сразу же увидим, что различия здесь не столь уж разительны. Во всяком случае, здесь присутствуют те же две «кризисные» точки 1988 и 1996 гг. с той лишь разницей, что «провал» 1988 г. у сеголеток намного глубже, чем у взрослых, да начало второго кризиса (1996 г.) смещено на более поздние сроки.

В чем причина этих различий? Надо сразу же отметить, что сеголетки, как это мы уже отмечали в главе 6, вообще являются «из ряда вон выходящей» группой. Это единственная возрастная группа, которая не снижает массу за весь осенне-зимний период, в то время как животные всех остальных возрастов за то же время сбрасывают до 20–25% веса (Кнорре, 1961). То есть, у молодняка не только годовая, но и повозрастная (сезонная) динамика массы ведет себя не так, как у взрослых.

Причина здесь в глубоких различиях двух групп в физиологии и питании. Для специалиста по кормлению животных – это аксиома. К молодняку относятся, по существу, как к особям другого «вида». Мы же обычно, считаем, что после окончания подсосного периода это один «вид». Между тем, как молодые еще длительный период питаются несколько по-иному.

Этим, однако, вряд ли что можно объяснить. Существует, по-видимому, еще что-то кроме «трофики», специфическое только для молодняка, оно-то и приводит к деформации кривой динамики масс. Таким «что-то», возможно, является время отела – один из факторов, способный существенно менять значения средних масс год от года.

Действительно, смещение средних сроков отела на плюс – минус месяца (при сохранении неизменными сроков начала и конца отела) может вызывать такие «переборы» или «недоборы» массы к октябрю месяцу<sup>17</sup> (если ис-

<sup>16</sup> Еще более удивительно то, что динамическая кривая «всех масс скопом» (рис. 66) почти «точно» следует за кривыми динамики доли сеголеток и количества осадков Европейской части России (рис. 64), обнаруживая влияние в районе 1992 г. на массу и третьего наиболее слабого «микроразвала». Однако характер данных здесь таков, что этот третий «провал» массы может быть и ложным.

<sup>17</sup> Напоминаем, что с октября месяца масса у сеголеток почти не меняется (Кнорре, 1961).

ходить из динамики набора массы сеголетками в летне-осенний период), что они полностью перекроют требуемый для объяснения зависимостей на рисунке 69 размах изменчивости<sup>18</sup>.

К сожалению, в нашем распоряжении нет обстоятельных количественных данных на этот счет (скорее всего, таковые и вообще отсутствуют). Поэтому подобные мысли нечем подтвердить и они остаются всего лишь гипотезой. Но возможна и еще одна причина.

В отличие от зимнего периода, когда рост молодняка фактически прекращается, летом, в период бурного роста, любые перебои с питанием могут приводить к значительному недобору массы по сравнению с оптимальными годами. Кроме влажности, здесь большую роль играет и температура<sup>19</sup>.

Конечно же, и влажностный и температурный режимы оказывают свое влияние и на взрослых, но для них не так важны «перебои», как для активно развивающегося молодняка. Они, в этом смысле, гораздо более инерционны и могут добрать требуемую массу без особых последствий для себя в какой-то иной период летнего сезона, более благоприятный климатически и по кормности.

То есть, здесь мы хотим подчеркнуть, что молодняк будет отвечать «безынертно» на колебания метеорологических и трофических условий, причем, пессимальные условия, всякий раз, будут приводить к общей не компенсируемой (или слабокомпенсируемой) задержке ростовых процессов (принцип «узкого места»)<sup>20</sup> в то время как у взрослых животных – всего лишь к задержке «нагула».

Два различных летних сезона, не различимых в среднем ни по погодным условиям, ни по питательности кормов, но резко различающиеся по устойчивости метеохарактеристик и «трофики», будут почти идентичны для взрослых особей (в плане среднего за летний сезон привеса) и крайне различны для молодняка (нормальный прирост при устойчивости «метео» и «трофики» и, обратное – при отсутствии устойчивости).

---

<sup>18</sup> Смещение сроков отела может происходить за счет микроклиматических вариаций от года к году.

<sup>19</sup> Влажность и температура играют двоякую роль. С одной стороны, чем выше значения обоих этих параметров, тем более бурно развивается растительность (потенциальная пища). С другой стороны, эти же параметры, изменяясь вместе и по отдельности как в плюс-, так и в минус- сторону, могут выйти за физиологически терпимые животными пределы с соответствующими последствиями для него. И, наконец, высокая жара и влажность приводят к появлению кровососущих насекомых. В такие периоды животные, как известно, не набирают вес, а даже теряют его (Кнорре, 1961).

<sup>20</sup> Интересные наблюдения для полувольно содержащихся лосят приводятся в этой связи Кнорре (1961).

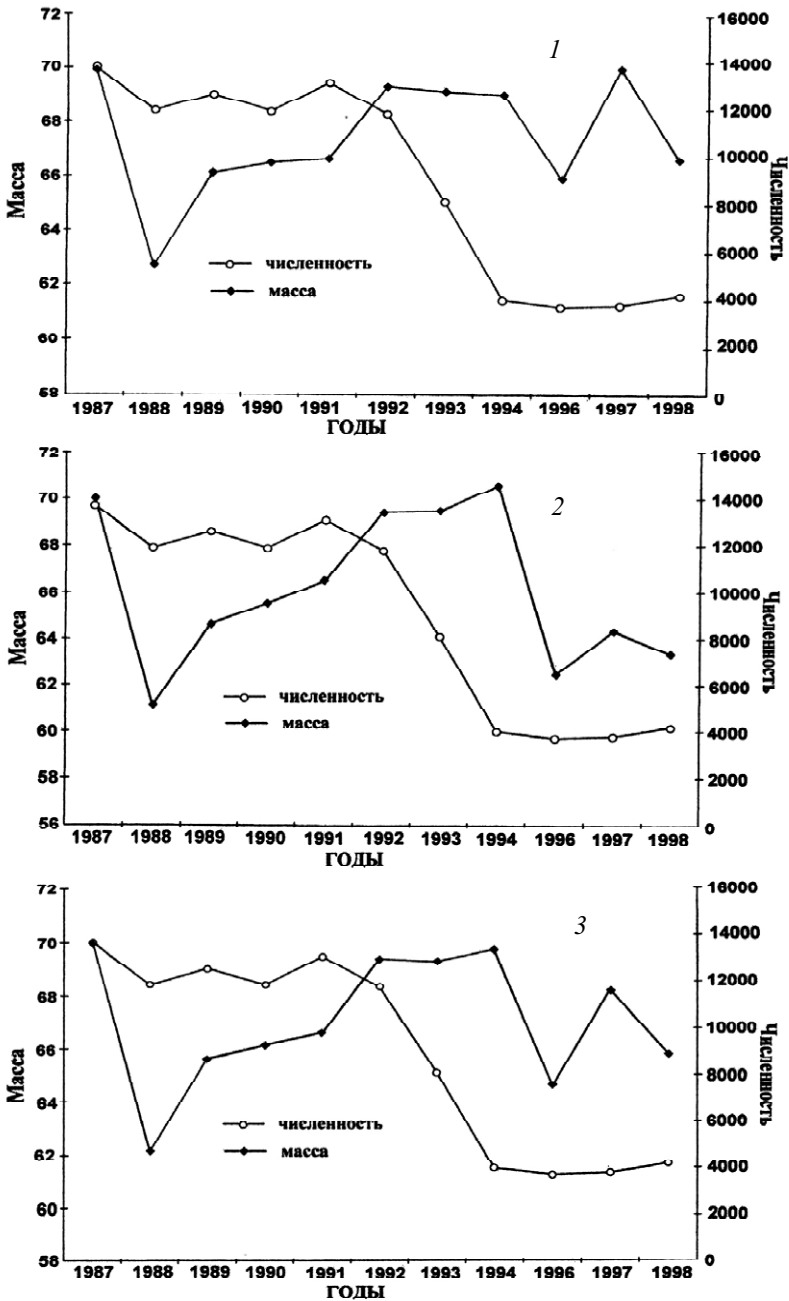


Рис. 69. Динамика средней массы сеголеток лося в Московской области за 1987–1998 гг., сопряженная с динамикой численности. 1 – самцы. 2 – самки. 3 – самцы и самки вместе (усредненные значения графиков 1 и 2).

Таким образом, и эта причина (динамически изменяющаяся по годам устойчивость) может приводить к различиям динамики масс у взрослых и се-голеток.

Но и подобное объяснение так же, как и предыдущее, всего лишь гипотеза, так как исследований по «устойчивости» и «привесам» никогда никем не проводились.



## ГЛАВА 11. Биологический и социальный аспекты динамики изъятия

Определяют динамику процесса изъятия, с одной стороны, биологические факторы, с другой – социальные, т.е. биология «жертвы» (лось) и социология «хищника» (охотник). То и другое взаимосвязанно влияет на характеристики изъятия, приводя к некоторым интересным эффектам. К их рассмотрению мы и приступаем в данной главе.

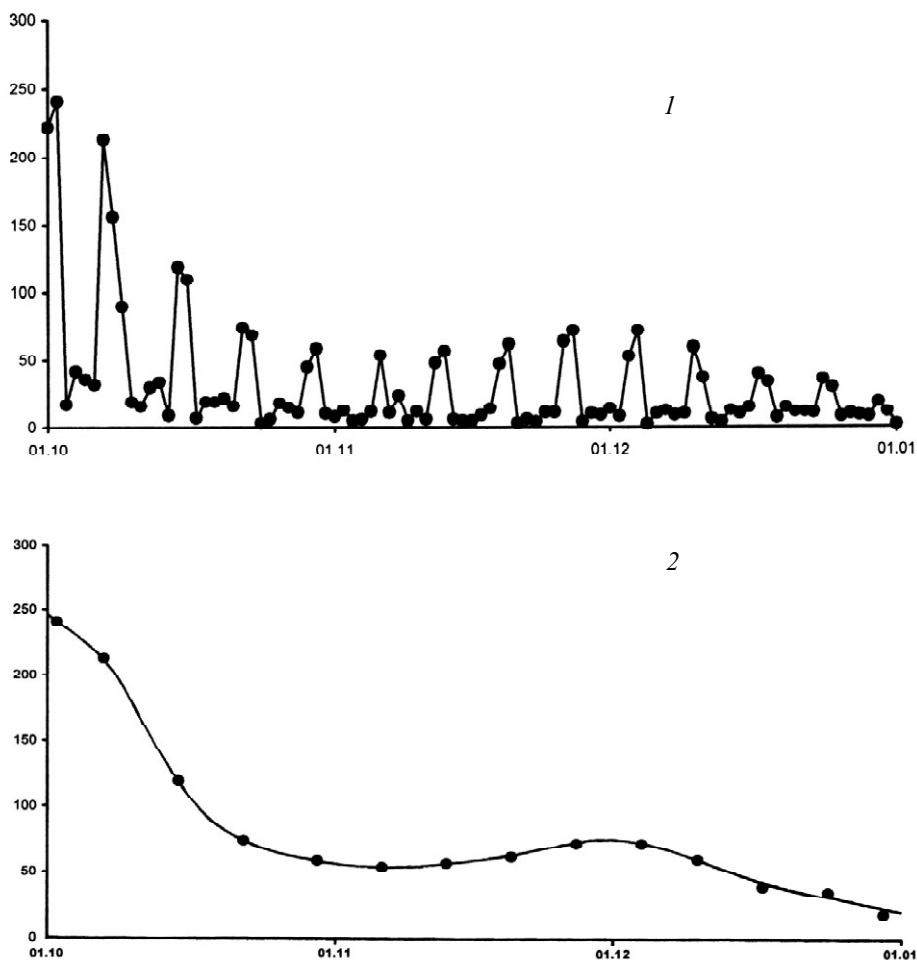


Рис. 70. Динамика изъятия лося (число закрытых лицензий на один день) в сезон охоты 1989/1990 гг. по Ярославской области. 1. Общая картина. 2. Сглаженная кривая с учетом только субботне–воскресных максимумов (точки).

### 11.1. Общая характеристика динамики изъятия

Интенсивность изъятия и динамику этого показателя можно изобразить графически, если в качестве оси абсцисс избрать календарную дату, а в качестве оси ординат – число закрытых на эту дату лицензий (рис. 70). В этом случае выявляется два динамических ряда. Первый ряд состоит из периодических колебаний изъятия с недельным периодом (рис. 70.1.). Максимумы приурочены к «субботе-воскресению» – времени наиболее активной охоты, минимумы выпадают на будни (в выходные дни, как известно, происходит массовый выезд охотников в уголья, в результате чего за это время добывается в 5–10 раз больше зверя, чем в будни).

Второй динамический ряд (модулирующий первый) включает длиннопериодные колебания совершенно другой природы, которые могут быть представлены графически (отдельно от общей картины – рис. 70.2.) путем учета только субботне-воскресных максимумов. Анализ динамики закрытия по большинству регионов РФ позволил дать следующую обобщенную картину закрытия для второго динамического ряда (рис. 71).

Первый, сентябрьский пик определяется добычей очень ограниченного количества зверя «на реву» в период гона. Это так называемая «трофейная охота». Ее удельный вес ничтожен, поэтому она в дальнейшем нами рассматриваться не будет.

Второй пик для средней полосы Европейской части России приходится на октябрь месяц (с «вариациями» – начало, середина или конец октября, в зависимости от того, южнее или севернее находится область). Для других



Рис. 71. Обобщенная картина закрытия лицензий (второй динамический ряд изображен без субботне-воскресных пиков по типу рис.70.2). На оси ординат – максимальное число лицензий, закрытых в один из выходных дней. На оси абсцисс – календарная дата.

климатических зон этот пик может смещаться на более позднее время. Обуславливается он охотой по «блуждающему» зверю<sup>1</sup>. Третий пик, охватывающий, как правило, ноябрь-декабрь (максимум для средней полосы приходится обычно на конец ноября – начало декабря), определяется, в основном, охотой по «стоячему» зверю.

Четвертый пик возникает как результат «ажиотажного» закрытия лицензий.

Проанализируем теперь природу возникновения трех последовательных пиков (за исключением «трофейного»).

### 11.2. Охота по «блуждающему» зверю (II пик)

Миграции и перекочевки лося, по данным различных исследователей (Насимович, 1955; Гептнер и др., 1961; Жирнов, 1967; Филонов, 1983, 1993; Формозов, 1990; Данилкин, 1999), начинаются сразу же после окончания гона и продолжают практически в течение всего октября месяца и даже значительно дольше, в зависимости от природно-климатических условий, года и местности, пока лось не выберет стаии, удобные для зимнего «стояния». Повышение миграционной активности животных, прошедших гон, подтверждается и данными по хронометрированию при полувольном содержании (Калецкий, 1967).

Отметим, что осенние миграции (как и весенние, только в обратную сторону) характерны для всех видов копытных. И, как правило, промысел зверя (осуществлявшийся до недавнего времени почти повсеместно) приурочивается к этому периоду. Причина здесь проста – промысел мигрантов относительно не сложен и позволяет добыть (особенно при знании путей миграции для таких видов, как, например, северный олень, косуля) большое количество зверя.

Причина миграций и кочевок лося, как и других копытных – необходимость смены летних стадий на зимние.

Участки лесных массивов, в которых обитает лось, должны отвечать двум основным условиям. Первое – осуществлять надежную защиту животных от хищников и человека. Второе – обеспечивать их кормом.

<sup>1</sup> Следует отметить, что на тех территориях, где нет устойчивых традиций охот на лося «по чернотропу» (к таким территориям относится, например, Московская область и ряд южных областей), второй пик на кривых динамики изъятия может почти (или совершенно) не просматриваться, так как выезды на охоту в это время проходят лишь эпизодически. Ярko выраженный второй пик характерен в основном для территорий, где раньше всегда активно велся промысел, и где даже сейчас, когда его значение стало почти нулевым, сохраняется соответствующий навык и проводятся охоты задолго до появления устойчивого снежного покрова.

На летний период лось, по преимуществу, перемещается в наиболее «глухие» территории, не измененные или малоизмененные хозяйственной деятельностью, удаленные от мест скопления людей и, по возможности, трудно доступные для хищников. Назовем их «дикими» стациями. Кормовой фактор, при его относительном избытии повсюду, не играет в этот период лимитирующей роли в распределении лося между «дикими» и освоенным человеком летом пространством<sup>2</sup>.

Летом кормные для лося территории могут располагаться в равной мере как в «глухих» местах, так и в освоенных человеком. В этих условиях выбор территорий лосем, естественно, определяется не их кормностью, а их недоступностью для людей. В пределах же выбранного «дикого» пространства распределение лосей все же определяется кормностью конкретных участков.

На зимний период лось перемещается из «диких» стаций, в которых с прекращением вегетации и выпадением снега обеспеченность кормами снижается до критического уровня, в участки более «культуренные», т.е., как правило, существенно измененные хозяйственной деятельностью человека (вырубки, просеки, молодняки, опушки, леса, в которых ведутся рубки ухода и т.д.) Подобные «культурные» стации, в которых лось останавливается на зиму, наиболее полно обеспечены кормами, так как для этих мест характерен высокий прирост «веточного корма». Причина этому простая. Средний возраст деревьев и кустарников в «культурных» стациях обычно в десятки раз ниже, чем в «диких», отсюда – большая величина прироста побегов (чем моложе растение, тем интенсивней вегетация) и большая доступность зимой веточного корма.

Защитные характеристики «культурных» стаций конечно же хуже, чем «диких». Но, тем не менее, из «двух зол приходится выбирать меньшее». В «диких» стациях – хорошая защита, но бескормица; в «культурных» – защита не очень хороша, но с кормом почти<sup>3</sup> все в порядке.

Пища в зимний период – лимитирующий фактор. В те места, в которых она есть в относительном достатке, и направлены перемещения животных, т.е. в «культуренные» участки леса. В конце концов, наличие большого количества пищи позволяет надолго «зафиксироваться» в таких местах на крохотных, особо кормных территориях и тем резко усилить защитные характе-

---

<sup>2</sup> Известно, что лось распределен по пространству крайне неравномерно, концентрируясь в наиболее кормных участках, причем самки с телятами чаще занимают наиболее выгодные в этом смысле стации (ивняки), самцы и яловые самки – менее выгодные (сосняки и т.д.).

<sup>3</sup> Слово «почти» здесь фигурирует потому, что в зимний период животные сбрасывают до 25 % веса (см. гл. 6), т.е. качество корма в зимний период невысокое.

ристики «культурных» станций (чем меньше животное бродит и «следит», тем труднее его обнаружить; примеры смотрите у Тимофеевой (1972)).

Таким образом, перемещения лося осенью определяется его движением в сторону «запасов» пищи («культурные» станции); весной – в сторону «укомных» мест («дикие» станции).

Зная среднюю скорость хода лося по прямой во время миграций (кочевок), можно приблизительно определить расстояние между зимними и летними станциями<sup>4</sup>.

Приблизительные оценки скорости хода можно найти в обзоре Жирнова (1967), а также у других авторов (см., например, работу Ballard et. all, 1987). По этим данным, скорость хода по прямой колеблется от 1 до 12 км. В качестве средних можно взять значения 3–3,5 км в сутки.

При таких оценках, учитывая, что массовые перемещения животных в средней полосе начинаются во второй половине сентября, а в начале октября уже идет активная добыча животных (см. примеры на рис. 72. 1 – 6)<sup>5</sup>, расстояние между зимними и летними станциями составляет порядка 20–30 км (с колебаниями, приблизительно, от 10 до 50 км). Естественно, это касается основного числа перекочевывающих животных (приблизительно 80%). До 20% в принципе могут подходить и с более удаленных территорий, превышающих 100 км. Однако, это мало вероятно, так как в противном случае просто не существовали бы различия в средних массах лосей между районами (гл. 8)<sup>6</sup>. При условии, конечно, если перемещения носят характер броуновского движения, а не упорядочены в пространстве и времени, т.е. не имеют характер миграций (см. ниже).

Вполне понятно, что наряду с основной, наиболее мощной волной существуют и дополнительные микроволны, приходящиеся как на более раннее, так и более позднее время. Во всяком случае, натурные наблюдения явно свидетельствуют о таком характере событий.

<sup>4</sup> Очевидно, что лось движется между станциями не по прямым линиям. Поэтому, чтобы не учитывать «бродяжничество» животных, необходимо использовать данные по месячному ходу (в крайнем случае – недельному), а уж затем их пересчитывать на суточный ход и рассчитывать кратчайшее расстояние между двумя точками (координаты станций).

<sup>5</sup> На рисунке 72 по графикам динамики изъятия проведены «сглаженные» кривые, отражающие общую «динамику точек» выходного дня. Эти вспомогательные линии потребовались здесь для того, чтобы отчетливей увидеть второй динамический ряд, «подпорченный» флуктуациями «точек». Объединение данных за ряд лет гасит подобные флуктуации, приводя к размещению «точек» вблизи сглаженных кривых или на них, т.е. «на манер» графика, изображенного на рисунке 70.2.

<sup>6</sup> За счет перемешивания особей из разных районов.

Известно, что подход лосей происходит даже в конце декабря – начале января, что может свидетельствовать об их движении с очень удаленных территорий. Подобные поздние перемещения не столь заметны для средней полосы. На севере же и востоке (Предуралье, Урал, Сибирь) ситуация меняется коренным образом. В этих районах, напротив, основная масса мигрирующих животных (до 70% и более) приходится на поздние сроки (декабрь-январь, рис. 72.8-10). Микроволны, которые создаются животными, переме-

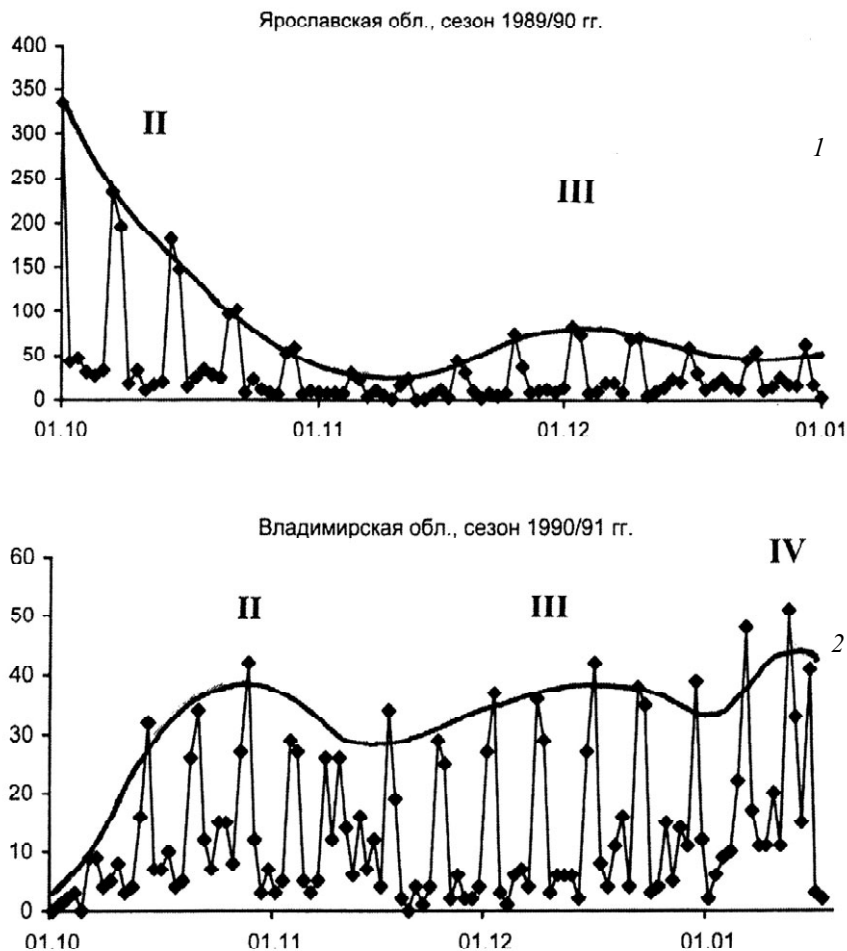


Рис. 72. Динамика изъятия лосей (закрытия лицензий) в различных областях РФ. Римскими цифрами на графиках обозначены второй, третий и четвертый «пики». Вертикальные оси так же, как и на предыдущем рисунке, отмечают число закрытых лицензий; горизонтальные – календарную дату (октябрь – январь).

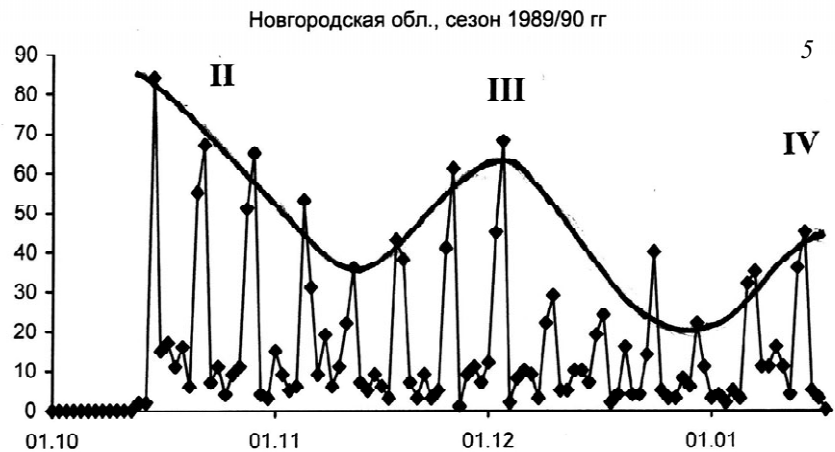
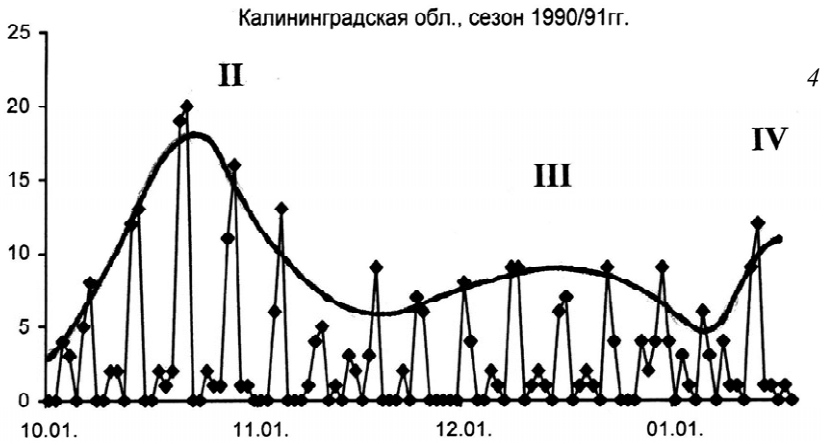
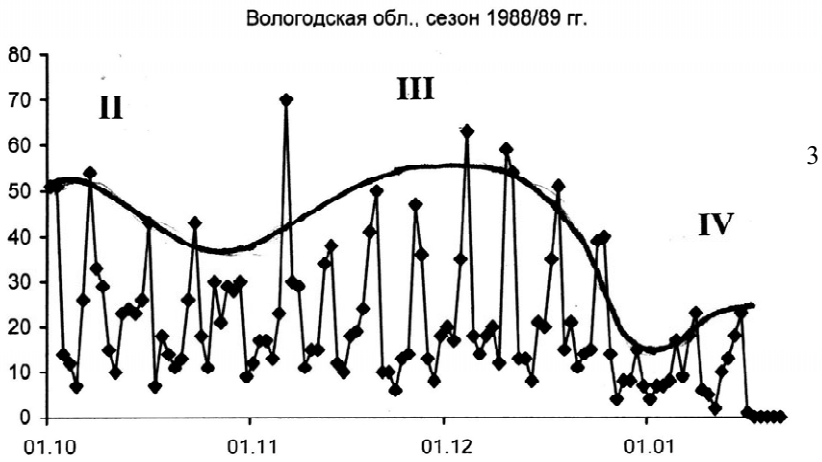


Рис. 72. (продолжение).

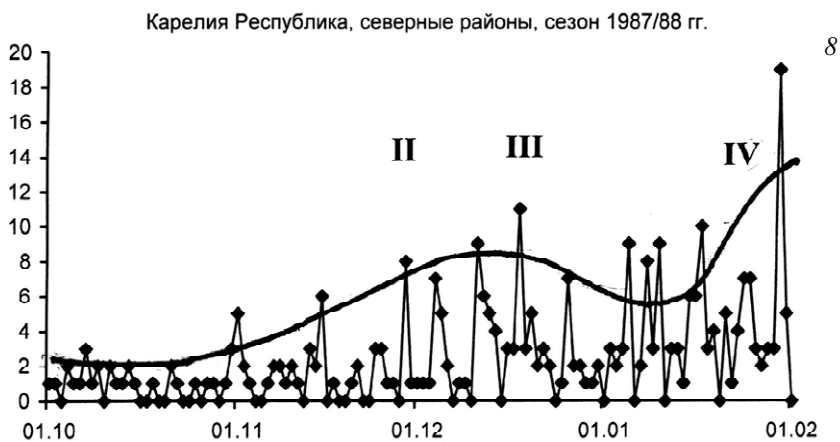
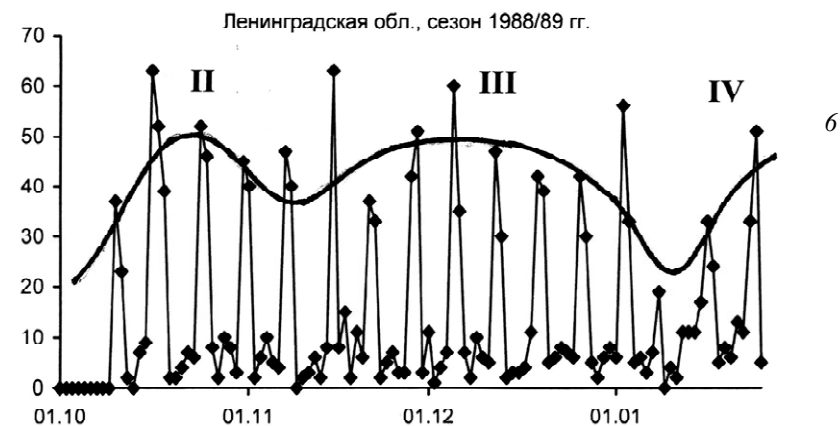


Рис. 72. (продолжение).



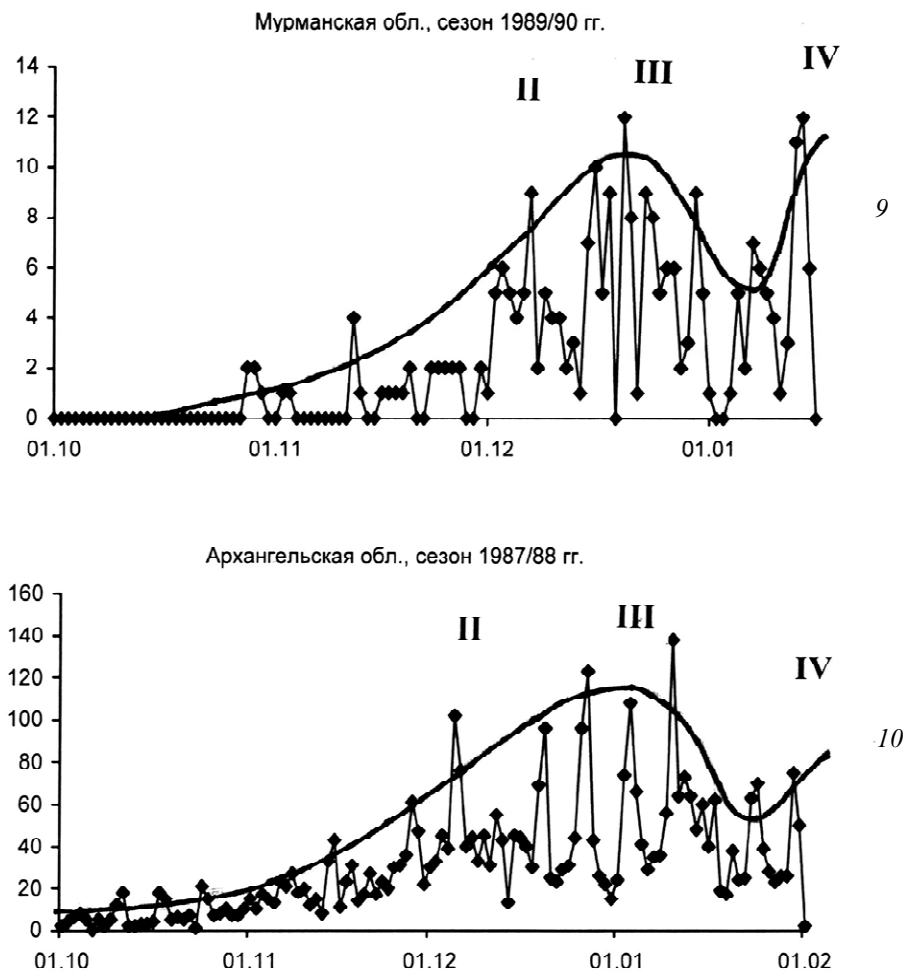


Рис. 72. (окончание).

щающимися с близких расстояний, характерны для октября-ноября месяца. Простой расчет по скорости хода по прямой показывает, что основная масса животных в этих регионах – дальние мигранты, которые, по-видимому, подходят с расстояний, составляющих около 200-300 км.

Не исключено, однако, что скорость хода «по прямой» для таежных и горных ландшафтов может быть в два-три раза ниже, чем для зоны смешанных и лиственных лесов<sup>7</sup>.

<sup>7</sup> В таежной и горной местности свобода перемещений, в силу известных причин, ограничена, и путь более извилист, в то время как леса средней полосы и юга паркового типа и практически не препятствуют перемещениям животных в любых направлениях.

Тогда средние расстояния между станциями, скорее всего, лежат в значительно меньших пределах (50–150 км). Тем не менее, истина, скорее всего, находится где-то посередине. На экстремальных территориях, по-видимому, имеют место протяженные миграции в 150–300 км. К таковым, в первую очередь, относятся территории, примыкающие к границе леса (или лесотундры) и тундры. Для этих мест регулярно отмечаются миграции лосей: весной в лесотундровую зону и далее, осенью обратно в лесную зону. Протяженность таких маршрутов в один конец должна быть никак не меньше 200–300 км. (Жирнов, 1967).

Другой пример экстремальной зоны – это территории, примыкающие к Уральскому хребту, восточные и западные отроги которого существенно различаются по климатическим характеристикам и, в частности, по высоте снежного покрова в зимний период. Это и является первопричиной миграций через хребет протяженностью в 100–200 км (Жирнов, 1967).

За пределами экстремальных зон массовые миграции постепенно затухают, и лось повсеместно переходит на кочевки с «блужданиями» в пределах 20–30 км. Это отчетливо прослеживается по данным динамики изъятия лося (по перемещению второго пика с зимы на осень), если сравнивать территории, примыкающие к экстремальным зонам с юга.

Так, в Мурманской области и примыкающей к ней на юге северной части Карелии (рис. 72.9,8) добывают, по большей мере, мигрантов, начинающих подходить из отдаленных мест только к началу зимы (календарной). На юге же Карелии добывают не только «пришлого», но и в значительном числе кочующего поблизости лося местного происхождения (рис. 72.7).

Аналогичную картину можно наблюдать для Архангельской области (рис. 72.10) сравнительно с Вологодской (рис. 72.3), а также и для многих других территорий, граничащих с экстремальными зонами.

Вместе с тем, дальние переходы животных, по-видимому, имеют место и на таежных территориях, достаточно удаленных от экстремальных зон. Об этом можно судить по тому, что массовый подход лося в охотничьи угодья такой обширной области, как Архангельская в ее центре и на юге происходит лишь к началу календарной зимы. Вполне понятно, что если исходить из максимума 300 км миграционного маршрута по прямой, эти территории не достижимы в один сезон для животных, пересекающих весной и осенью экстремальную зону на севере<sup>8</sup>.

Что же в таком случае может обуславливать дальние перемещения животных, обитающих в местах, далеких от северных миграционных «трасс»?

Известно, что плотность населения лося на таежных территориях на порядок ниже, чем на более южных (подзона южной тайги, смешанные и широколиственные леса) – Ломанов, 1995.

<sup>8</sup> Все это свойственно не только для лося Архангельской области, но и обитающего в соседней республике Коми и на таежных территориях Сибири.

Однако, это вовсе не значит, что таежные особи, подобно молекулам вещества в растворителе, «разведены» в 10 раз по сравнению с обитающими южнее. На самом деле, особи никогда равномерно не распределяются по пространству. Они всегда «держат» некоторую видовую плотность популяции<sup>9</sup>, что является необходимым условием для существования любого вида (по крайней мере, для вида, размножающегося половым путем) – см. гл. 1.

В силу этого, особи всегда скапливаются на некоторых локальных территориях, наиболее благоприятных для жизни. На подобных территориях и поддерживается видовая плотность. На всей же остальной могут встречаться только единичные особи, переходящие от одной группировки к другой. В результате оказывается, что распределение особей одного вида по пространству мозаично (где-то много, где-то нет совсем) – Флинт, 1977.

Эти локальные группировки и составляют костяк популяционной структуры вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987). Уменьшение общей плотности (но не видовой) означает, что на единицу площади сокращается количество локальных группировок. Но это в свою очередь говорит о том, что столь же падает и число благоприятных мест обитания (видовых участков), где только и могли бы находиться группировки. Значит при сокращении на порядок общей плотности, на порядок же должна сокращаться и плотность видовых участков, а, следовательно, столь же увеличивается расстояние между ними. Отсюда, если для южных территорий (точнее, для зоны смешанных лесов) подобное расстояние – 20–30 км, для северных (таежных) оно должно быть 200–300 км.

Таким образом, среда для лося мозаична, и наиболее выражена эта мозаика на юге (начиная от подзоны южной тайги). В принципе эту мозаичность можно увидеть и на карте лесов (рис. 73) (см. также гл. 1, рис. 4). Наибольшая плотность лося приходится на территории в равной пропорции покрытые лесом и «культурными» участками (луга, пастбища, вырубки и т.д.)<sup>10</sup>. Наименьшая плотность<sup>11</sup> соответствует верхнему, наиболее зачерненному участку карты. Зачерненные лесные пространства, граничащие с белым цветом, в какой-то мере отмечают локализацию «культурных» зимних видовых участков лося, в глубинах же черных пятен – локализацию летних «диких»

<sup>9</sup> Термин «видовая плотность», по-видимому, ввел и обосновал около 30 лет назад А.Л. Бородин.

<sup>10</sup> Это наиболее оптимальная для вида зона, в смысле равновеликого сочетания «диких» и «культурных» ландшафтов, изобилующих кормовыми станциями и станциями для укрытия.

<sup>11</sup> Имеется ввиду плотность лося на лесопокрытую территорию.

видовых участков. Между теми и другими и перемещается, вероятно, большинство особей<sup>12</sup>.

В заключение раздела отметим, что все расчетные данные, приведенные выше, в целом не противоречат результатам натуральных исследований, выполненных различными авторами (Туркин, Сатунин, 1902; Залесский, 1934; Капланов, 1935, 1948; Насимович, 1955; Успенский, 1969; Калецкая, 1961; Раков, 1964; Егоров, 1965; Жирнов, 1967; Язан, 1972; Раевский, 1974; Тимофеева, 1974; Дворядкин, 1975; Сигарев, 1975; Царев, 1975, 1980; Лавов, 1977; Верещагин, Русаков, 1979; Глушков, 1980, 1982; Перовский, 1980а,б; Гординок, 1981, 1982; Богатырев, 1982; Бромлей, Кучеренко, 1983; Слудский и др., 1984; Унжаков, 1986; Загузов, 1987; Байдавлетов, 1988, 1989, 1999; Сабанеев, 1988; Карапулько и др., 1989; Чернявский, Домнич, 1989; Балейшис, 1990; Дарман, 1990; Железнов, 1990; Собанский, 1992; Кичигаев, 1995; Edwards, Ritcey, 1956; Addison et. al., 1980; Bowles, Gladfeltei, 1980; Mytton, Keith, 1981; Doerr, 1983; Baleisis, 1985; Sweanor, 1987; Andersen, 1991; Herriges, 1997; Mauer, 1997, 1998).

### 11.3. Охота по «стоячему» зверю (III пик) и четвертый пик закрытия лицензий

После прохождения мигрирующих (кочующих) особей, их «расстановки» по станциям и «ознакомления» с занятой территорией начинается охота по «стоячему» зверю. Как известно, эта охота более трудоемка, так как «стоячего» лося, «затаившегося» где-то в угодьях, сложнее обнаружить и провести удачный загон<sup>13</sup>, в то время как «блуждающего» лося, досконально не знающего территории и находящегося в физиологически возбужденном состоянии (выражается в повышенной двигательной активности и потере осторожности), добыть значительно легче. Кроме того, подобного «блуждающего» зверя можно добывать менее трудоемкими способами, не используя никаких загонных вообщее, так как он значительно менее скрытен и пуглив, выходит на доступные для автотранспорта участки и может быть добыт с машин.

---

<sup>12</sup> Следует отметить, что здесь мы говорим об общих тенденциях. В действительности, как в «диких» станциях зимой, так и в «культурных» станциях летом, скорее всего, присутствует некоторое количество животных – аборигенов или полуаборигенов, которые практически не перемещаются, постоянно придерживаясь территорий одного типа. Однако, эти животные не делают «погоды», так как число их минимально по отношению к активно мигрирующим или кочующим.

<sup>13</sup> «Ознакомленные» с территорией животные, хорошо ориентируясь на местность, могут при удачных обстоятельствах легко уходить от загонщиков.

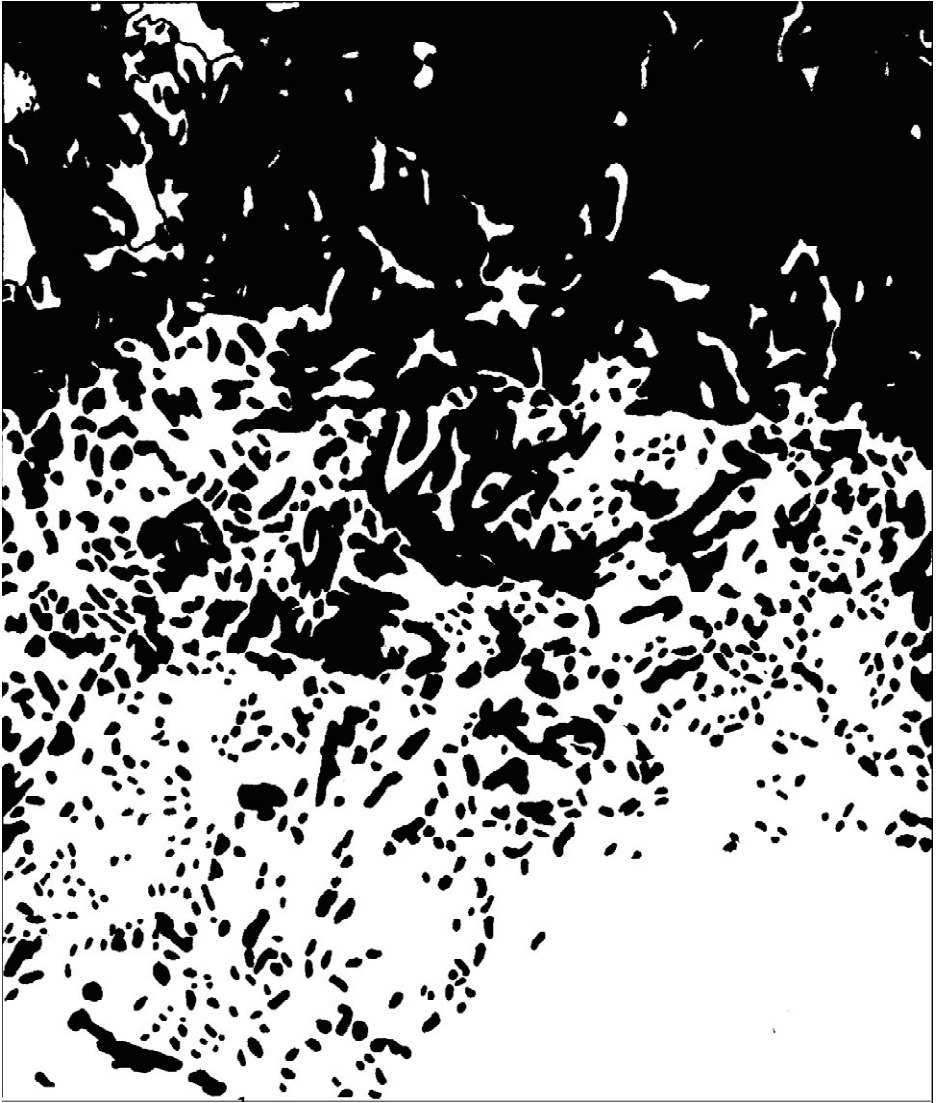


Рис. 73. Лесные массивы на Европейской территории РФ (рисунок сделан с карты лесов: Атлас лесов СССР. М, 1973 , с.6). Зачерненные участки – лес; светлые – «окультуренный» ландшафт (поля, луга, пастбища, озера, населенные пункты и т.д.).

По этой причине, в ту недавнюю пору, когда еще велся промысел, более трудоемкая и менее добычливая зимняя охота по «стоячему» зверю во многих областях «отдавалась на откуп» охотникам-любителям (спортивная охота), а охота по «бродящим» животным – промысловикам, выполняющим «план заготовок».

Казалось бы, к концу сезона должно происходить плавное снижение объемов закрытия лицензий до «нулевой отметки», по мере их использования и приближения к календарной дате завершения сезона охоты. Происходит, однако, прямо противоположное. Дата «завершения» обладает каким-то «магическим» действием на охотников.

За одну – две недели до конца сезона наблюдается новый всплеск закрытий, что и приводит к образованию четвертого пика на кривых динамики изъятия (рис. 72; 74). Правда надо отметить, что для территорий, где охота осуществляется по лосю, подходящему с больших расстояний и, следовательно, появляющегося в угодьях поздно, все главные пики (II, III, IV) в последние годы оказываются «слеplенными» друг с другом (рис. 74.4-6), в отличие от территорий со значительной долей местно-кочующего лося, для которых всегда характерны разделенные пики (рис. 72.1-7; 74.1-3).

Существует несколько точек зрения на причины образования четвертого «магического» пика (от нелепых до вполне допустимых). Перечислим некоторые.

1. Четвертый пик – результат подкочевки зверя в охотничьи угодья к моменту закрытия охоты. Часть охотников приберегает лицензии на конец сезона в ожидании этого момента и затем быстро их реализует.

2. Бесснежное в некоторые годы начало зимы (ноябрь, декабрь – время загонной охоты, формирующей III пик) не дает возможности обнаружить зверя по следам и оттягивает реализацию части лицензий на конец декабря – начало января, когда ложится устойчивый снежный покров<sup>14</sup>.

3. Охотники делятся на «активных» и «неактивных». Первые реализуют лицензии обычным образом – выезжая в угодья, как только для этого представляется возможность.

Вторые оттягивают поездку до последнего дня и, чтобы лицензия не «сгорела», ажиотажно устремляются в угодья, непосредственно перед закрытием сезона. Четвертый пик отмечает их появление там.

4. Часть охотников умышленно в течение сезона не закрывают лицензии, выезжая в угодья по несколько раз и неоднократно добывая зверя. Последняя поездка, в которую и осуществляется закрытие, приходится на конец сезона охоты. Сумма таких закрытий, по всем охотникам, браконьерствующим под прикрытием лицензий, и приводит к появлению последнего пика.

5. Отдаленность угодий от мест возврата лицензий (типично для северных областей) приводит к массовой их сдаче в конце сезона.

6. Четвертый пик формируется искусственно следующим образом. По мере приближения официальной даты закрытия сезона, количество выездов на

---

<sup>14</sup> Следует, однако, отметить, что загоны частенько делаются и без учета «входных-выходных» следов, а просто «на глазок» или же из учета какой-то иной информации.

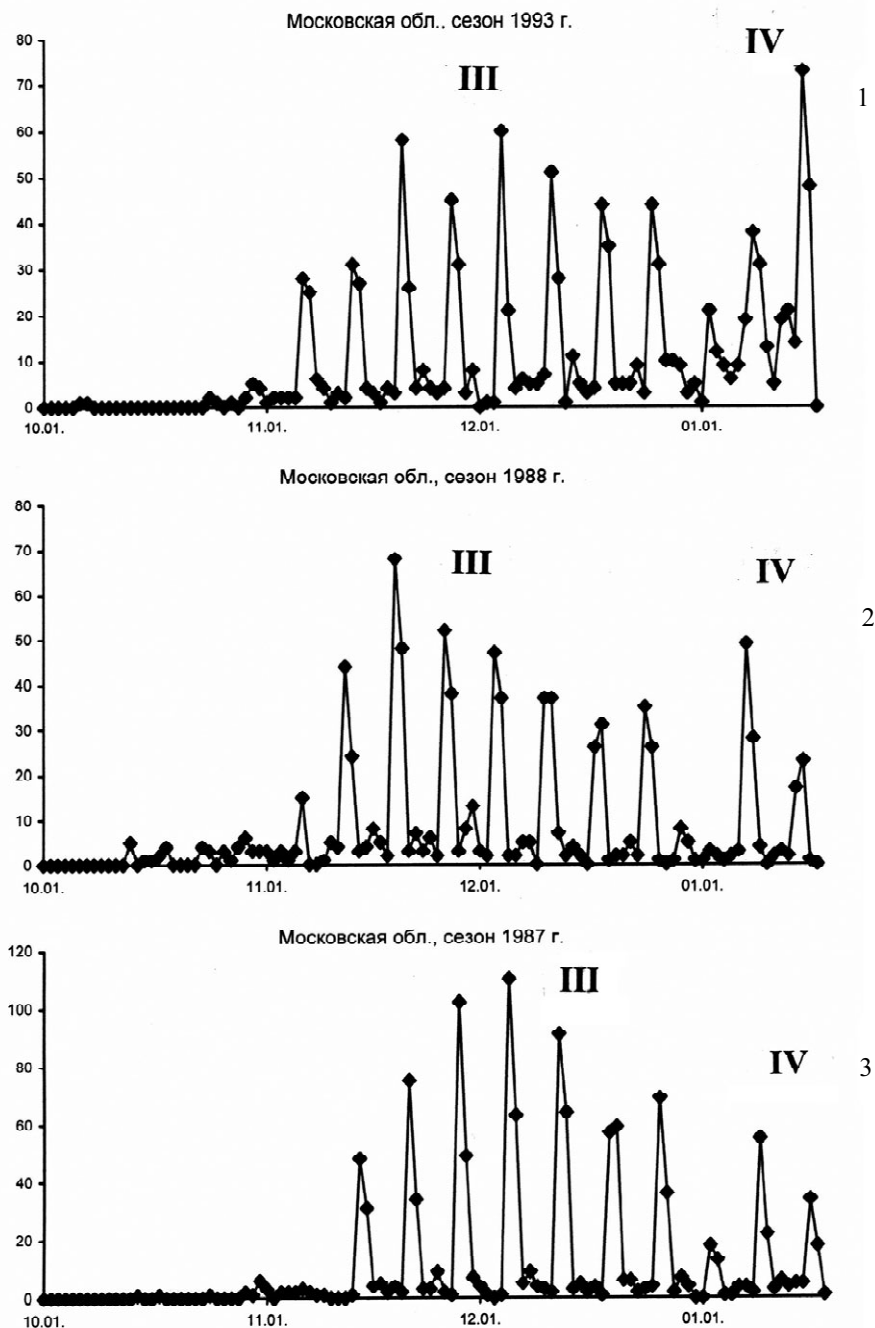


Рис. 74. Динамика закрытия лицензий. «Пики» изъятия отмечены римскими цифрами. Вертикальные оси графиков – число закрытых лицензий. Горизонтальные – календарная дата.

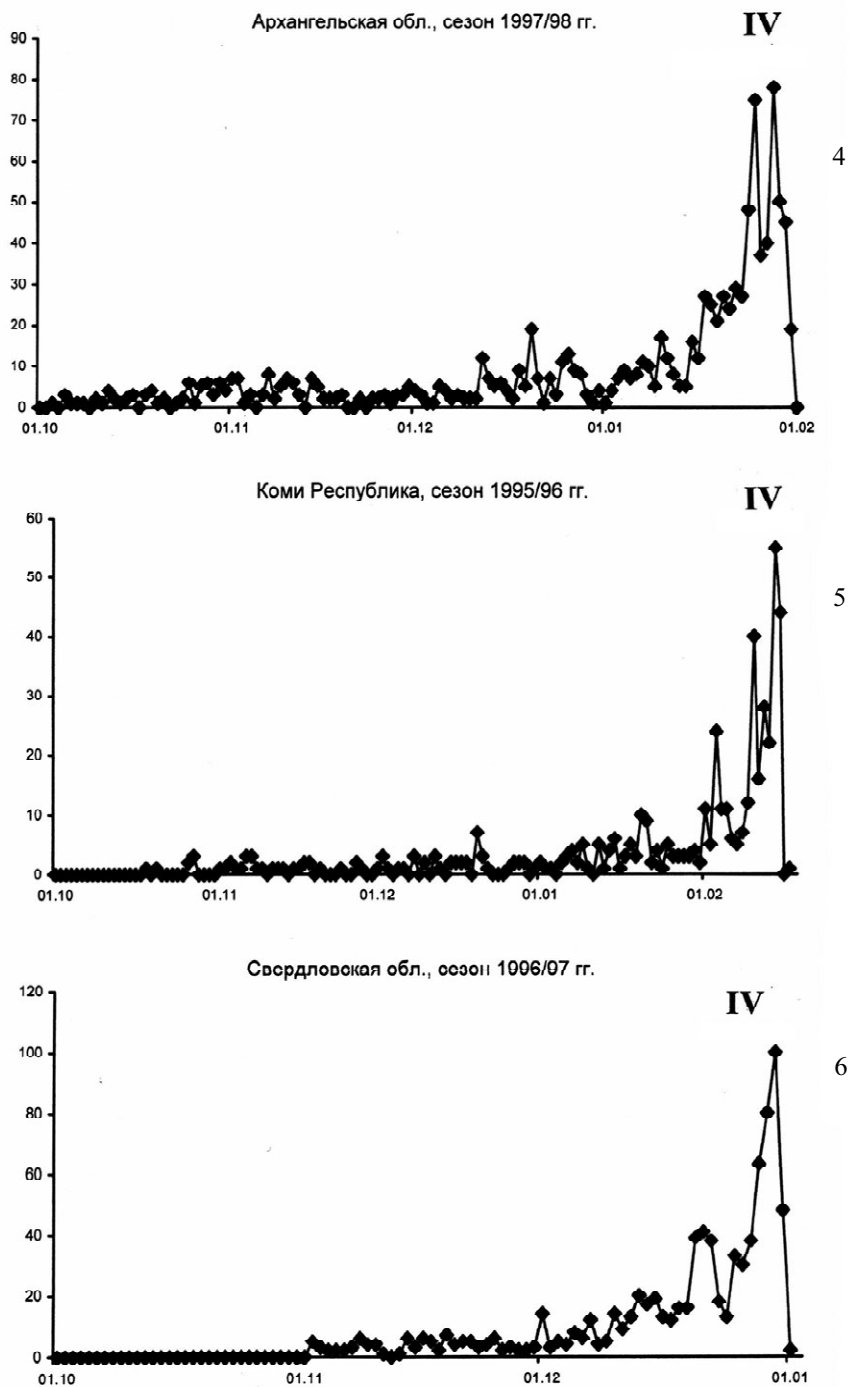


Рис. 74. (окончание).



охоту снижается. Однако, в этот период «начальство» принимает решение продлить охоту на две недели, открывая, тем самым, как бы новый сезон. В результате «затухшие» охоты вновь возобновляются, что мы и регистрируем в виде четвертого пика<sup>15</sup>.

Все эти точки зрения достаточно реалистичны и могут, в принципе, в равной мере влиять на образование второго пика. И все же некоторая искусственность, по крайней мере в части из них, чувствуется.

Например (первая точка зрения), почему дополнительная подкочевка (миграция) зверя регулярно осуществляется в самом конце охотничьего сезона, как будто он специально в качестве ориентира выбирает дату его закрытия. И, даже, более того, когда охота продлевается, скажем, на две недели, эта «подкочевка», как бы отслеживая дату, смещается на тот же срок.

Не все в порядке и со второй точкой зрения. Бесснежные зимы бывают раз-два в десять лет, а не ежегодно, четвертый же пик присутствует всегда. Но и в «мокрые» зимы он приходится на календарные сроки, далеко отстоящие от конца «чернотропа», так что зверя совсем не обязательно добывать в период закрытия охоты.

Третья точка зрения вроде бы вполне реалистична, не известно только – насколько много в действительности «неактивных» охотников, так как, если их единицы – пика, естественно, наблюдаться не будет.

Четвертая точка зрения, которая, по понятным причинам, наиболее приятна сторонникам «гастрономической» гипотезы (см. гл. 10), тоже не без недостатков, так как предполагает слишком большие объемы изъятия. Имеются, однако, натурные наблюдения (не бесспорные), которые будто бы подтверждают реальность этих объемов<sup>16</sup>. Основываясь на подобных наблюдениях,

<sup>15</sup> Иногда подобному двухнедельному «микросезону» предшествует даже некоторая активизация выдачи лицензий.

<sup>16</sup> Смотрите, например, статью А. Матвеева «Копытные Челябинской области» в журнале «Охота и охотничье хозяйство», № 2, 1999 г. Автор принимает, что по Челябинской области на одну лицензию добывается не менее четырех животных. Показательно, что и по другим видам копытных некоторые авторы отмечают такую же ситуацию. Так, например, по наблюдениям Данилкина (1999; Данилкин, Дарман, 1987), как правило, на одну лицензию добывается несколько особей косули. Аналогичные данные, а также сведения по объемам «нелегального» (без лицензий) браконьерства, можно найти и у многих других авторов (Банников, 1965; Банников, Жирнов, 1967; Херувимов, 1969; Приклонский, 1970; Штильмарк и др., 1970; Язан, 1972; Тимофеева, 1974; Троицкий, 1974; Дворядкин, 1975; Гординок, 1980, 1981; Камбалин, 1981; Глушков, 1983; Канаков, 1983; Дворников, 1984; Сицко, 1986; Перовский, 1988, 1998; Чернявский, Домнич, 1989; Краев, 1990; Матвеев, Бакунин, 1994; Полежаев, 1994; Смирнов, 1994; Глушков, 1997, 2001; Побединский, 1997).

некоторые пытаются объяснить падение численности лося, наблюдаемое в последние годы, за счет излишнего усердия охотников, браконьерствующих легально (с лицензией на руках) и «нелегально» (без нее). Но, как мы постарались показать в предыдущей главе, охотники занимают все же подчиненное по отношению к климату положение. Тем не менее, «одно другому не помеха», и, находясь даже в подчиненном положении, они, в принципе, способны (браконьерствуя «легально») приводить к появлению четвертого пика.

Пятая точка зрения – разновидность четвертой, но с условием, что все охотники абсолютно честны.

Наиболее реалистична 6 точка зрения, согласно которой «начальство» руководит появлением четвертого «пика». Однако, подобный «пик» появляется и тогда, когда сроки охоты экстренно не продляются в конце сезона. Это обстоятельство «вынуждает» нас предложить еще одно реалистичное объяснение.

Пусть в какой-то благополучный по численности период вероятность добычи лося за один выезд «бригады» охотников равна 0,9. Это значит, что 90% всех лицензий будет закрыто в первой же поездке. Остается 10%, из которых 9% ( $0,9 \times 10\%$ ) будут закрыты во второй выезд, а оставшийся 1% охотники либо закроют в третьем выезде, либо сдадут лицензию.

Теперь после математики перейдем к психологии. Понятно, что первый выезд всегда осуществляется в районе III пика. А вот где на временной шкале локализуется второй выезд (или, если и второй окажется неудачным, то последний)? Так как команду, обычно, собрать не так-то просто, следующий выезд осуществляется к концу сезона. Таким образом, возможно, и возникает IV пик. Он формируется в основном «неудачниками» с «горящими» лицензиями. Таким образом, согласно нашей простейшей модели, на третий пик должно приходиться 90% закрытий, на четвертый – 10% (здесь мы пересчитали проценты, отбросив условно незакрытые лицензии – 1%).

Даже в таком примитивном виде эта модель работает, если ее сравнить с реальными данными. По нашим расчетам, выполненным по 37 областям Европейской части России и Сибири, в 1985-87 годы, когда численность лося была значительна, доля IV пика составляла приблизительно 15%<sup>17</sup>.

Если же принять в нашей модели, что успешность охоты была несколько ниже (не 0,9, а 0,85), то как раз «попадем» в требуемый процент.

Более реальная модель должна учесть, что некоторые из повторных выездов осуществляются задолго до окончания сезона охоты.

Однако, это детали, которые могут лишь подкорректировать результат. Важно лишь то, что первый выезд происходит в «нормальные» сроки (III

---

<sup>17</sup> В тех случаях, когда границы между «пиками» были трудно различимы, процент закрытий рассчитывали по двум последним неделям сезона охоты, так как в абсолютном большинстве случаев IV пик приходится на эти сроки.

пик), а последний (будь он второй или третий) гораздо чаще приходится на конец отведенного для охоты срока. Кроме того, если уж рассчитывать «по всем правилам», необходимо учесть и то, что успешность охоты меняется во время сезона в основном по «вине» охотников (за счет распугивания животных и их «нахлестки»<sup>18</sup> – понижается; за счет увеличения числа загонов – увеличивается).

Учитывая, что успешность охоты напрямую зависит от численности животных в угодьях (чем меньше численность, тем меньше успешность), рассмотрим другой вариант модели: допустим, что численность упала настолько, что вероятность добычи лося за один выезд снизилась до 0,5. Тогда 50% всех лицензий будет закрыто после первой поездки, 25% ( $0,5 \times 50\%$ ) – после второй, 12,5% ( $0,5 \times 25\%$ ) после третьей, а оставшиеся 12,5% охотники закроют после четвертой поездки либо сдадут не использованными.

Закрытые лицензии первой поездки почти все расположатся в III пике. Большинство аналогичных лицензий второй и третьей поездок – в четвертом. Соображения здесь те же, что и в предыдущем случае, за исключением того, что из-за малой успешности необходимо считаться и с третьей поездкой. Отбросив условно не использованные лицензии (12,5%), получим, что на третий пик должно приходиться около 57% закрытых лицензий, на IV пик – около 43%.

Этот последний пик, согласно модели, существенно увеличивается при падении численности.

Реальные данные, рассчитанные для 37 областей РФ 1996–1998 гг., когда численность лося существенно снизилась, дают цифру, близкую к 40%.

Таким образом, доля концевого (IV) пика должна нарастать при падении численности, проявляя с последней отрицательную корреляционную связь.

То, как изменяется доля по годам, можно увидеть на соответствующем графике (рис. 75). Сравнив этот график с кривыми динамики численности (рис. 60; 62; 63, гл. 10) нетрудно заметить наличие подобной связи и то, что в том и другом случае «переломы» кривых приходятся, приблизительно на одни и те же 1991–1992 гг.

Численная оценка связи – 0,7. Цифра на первый взгляд не такая уж значительная, но она свидетельствует о том, что связь все же высокая. Нельзя забывать, что здесь сравниваются относительная (доля) и абсолютная (численность) величины, между которыми зависимости «по определению» криволинейные и, следовательно, всегда дающие заниженные (по абсолютной величине) коэффициенты корреляции (см. приложение).

Кроме того (и это самое важное), в качестве параметра численности использовались оценки населения лося для всей территории РФ, в то время как

---

<sup>18</sup> К концу охотничьего сезона зверь становится очень осторожным, «нахлестанным», как говорят охотники. Добыть такое животное очень трудно.

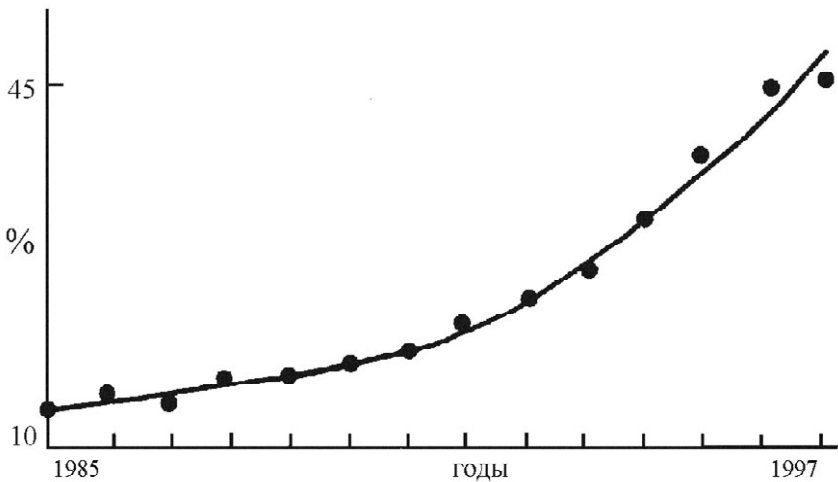


Рис. 75. Доля (%) концевого (IV) пика в общем объеме закрытых лицензий за ряд лет (по 37 областям Европейской части России и Сибири).

более правильным было бы использовать только оценки для той части территории РФ, где активно проводится охота. Пресс же ее, как можно было убедиться из 8 главы, существенно варьирует, даже в масштабах относительно небольших территорий и перепады численности на территориях с большим прессом, скорее всего значительней<sup>19</sup>.

Конечно же, рассмотренный только что механизм образования IV пика вряд ли действует в «одиночестве», ему почти наверняка «помогают» и все другие «точки зрения», разобранные нами выше, в особенности, как нам кажется — четвертая, которая реализуется тем лучше, чем хуже дисциплина среди охотников, а она, по известным причинам, в 90 годы неуклонно падала (вслед за численностью).

В заключение этого раздела приведем в качестве наглядной иллюстрации того, «что было» и того, «что стало», совмещенные динамики закрытия лицензий в виде гистограмм в благополучные (1987) и не благополучные (1997) по численности годы (рис. 76). График характеризует динамику северной территории, в данном случае Архангельскую область<sup>20</sup>.

<sup>19</sup> Стоит напомнить, что за период 90-х годов численность лося в целом по РФ сократилась в 1,5 раза, а в такой нагруженной прессом охоты, как Московская область — в 2,5-3 раза (данные Государственной службы учета охотничьих ресурсов России).

<sup>20</sup> 1987, 1997 годы выбраны произвольно. Аналогичные графики можно привести и для любых других пар «старых»—«новых» лет.

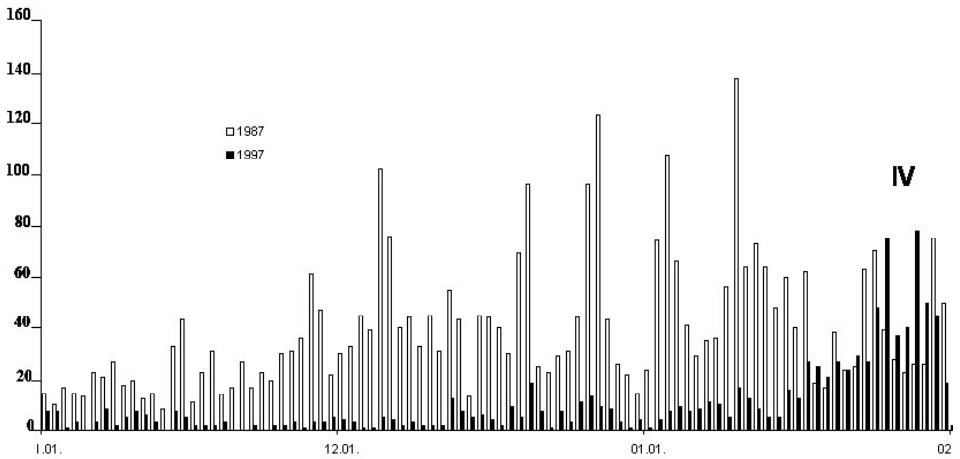


Рис. 76. Динамика закрытия лицензий в Архангельской области в сезоны 1987/88 и 1997/98 г.г. Ось ординат – число закрытых лицензий. Ось абсцисс – календарная дата. Римской цифрой на графике обозначен четвертый пик.

Судя по этим данным, фактор легального браконьерства (а тем более нелегального) на севере Европейской части и в Сибири играет, видимо, определенную роль, так как основной объем добычи (вернее, сдачи лицензий) за 10 лет сместился на последние две недели охотничьего сезона.

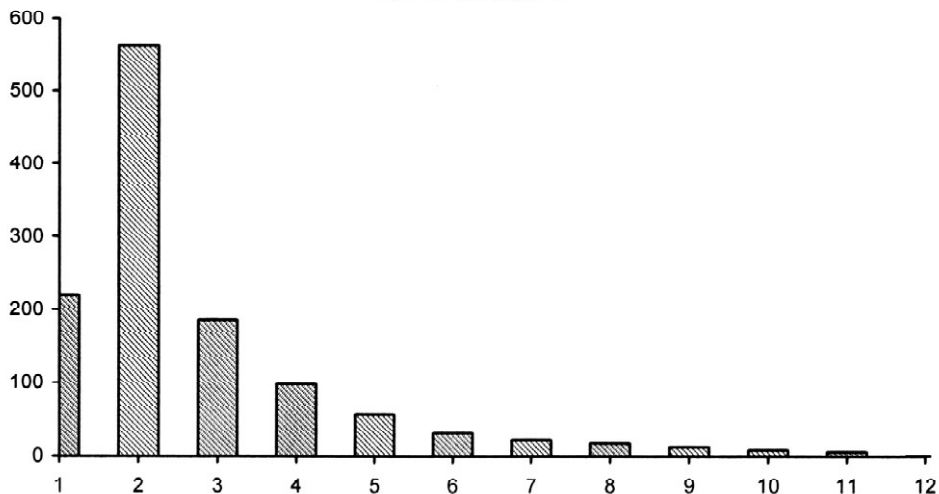
#### 11.4. Время использования лицензии

В данном разделе мы проанализируем то, как изменяется время использования лицензии (разница числа дней от даты выдачи лицензии до даты ее закрытия) в зависимости от периода, в который производится охота, и сопутствующих ей обстоятельств. На рисунке 77 даны типичные примеры распределений времени нахождения лицензии «на руках» (время использования лицензии).

Таблица 42. Среднее число дней использования лицензий в Московской области в 1987–1998 гг.

| Год  | Среднее число дней использования лицензий | Год  | Среднее число дней использования лицензий |
|------|---|------|---|
| 1987 | 13  | 1992 | 21  |
| 1988 | 16  | 1993 | 20  |
| 1989 | 19  | 1994 | 21  |
| 1990 | 18  | 1997 | 20  |
| 1991 | 21  | 1998 | 14  |

Сезон 1987/88 гг.



Сезон 1998/99 гг.

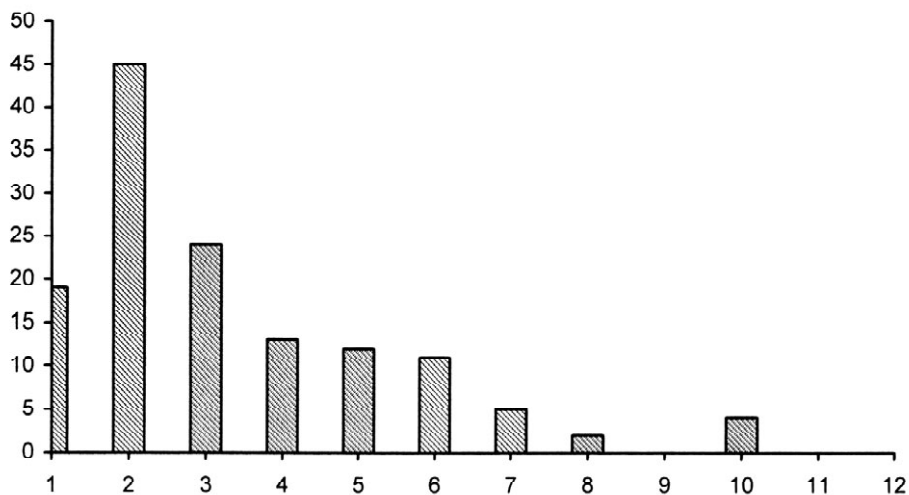


Рис. 77. Распределение времени использования лицензии (число дней от даты выдачи лицензии до даты ее закрытия) в Московской области.

По вертикали – количество использованных лицензий; по горизонтали – классы числа дней использования лицензии: **1** – 1 день; **2** – от 2 до 10 дней; **3** – от 11 до 20 дней; **4** – от 21 до 30 дней; **5** – от 31 до 40 дней; **6** – от 41 до 50 дней; **7** – от 51 до 60 дней; **8** – от 61 до 70 дней; **9** – от 71 до 80 дней; **10** – от 81 до 90 дней; **11** – от 91 до 100 дней; **12** – от 101 до 110 дней.

Таблица 43. Среднее число дней использования лицензий  
в Архангельской области

| Годы                                      | 1987 | 1988 | 1995 | 1998 |
|---|------|------|------|------|
| Среднее число дней использования лицензий | 51   | 49   | 66   | 70   |

Значительная часть лицензий в Московской области находится на руках около недели, что следует из графиков на рис. 76 (модальный 2-й класс приходится на 2-10 дней). В среднем же число дней использования лицензий, как это следует из таблицы 42, колебалось за период с 1987 по 1998 гг.<sup>21</sup> от 13 до 21 дня.

5–20 дней – это типичные сроки держания лицензий на руках не только для Московской области, но и для многих других областей средней и южной полосы, да и вообще для всей той части территории РФ, где обитает «легкий» лось и которую отличает наибольшая плотность населения. Северней, в таежной зоне (как в Европейской части РФ, так и в Азиатской) сроки использования лицензий резко удлиняются (в два, а то и в три раза). В таблице 43 в качестве примера приведены сведения по Архангельской области<sup>22</sup>.

Это и понятно, так как выдача лицензий производится в основном в начале охотничьего сезона (рис. 78), а закрытие в таежной зоне, в отличие от средней полосы и юга, производится в конце сезона (рис. 72; 74).

Далее, мы будем рассматривать более конкретную характеристику – эффективное время использования лицензии, которое отличается от обычного времени использования только тем, что для лицензий, полученных до начала открытия сезона охоты (например, в сентябре), счет числа дней начинается не с момента ее получения, а со дня открытия сезона (обычно, это 1 октября). Таким образом, из расчетов изымаются «мертвые» для охоты дни, когда лицензия не используется по независящим от охотника причинам, и засчитываются только те дни, когда он может потенциально или фактически отправиться на охоту.

Надо отметить, что в среднем эффективное время почти не отличается от обычного, так как в абсолютном большинстве областей (по крайней мере, в последние годы) основной объем лицензий выдается после открытия охоты.

На рисунке 79 приведен ряд графиков распределения эффективного времени использования лицензий. Уточним еще раз: для охотников, получивших лицензию после открытия сезона – это число дней с момента получения до закрытия; для охотников, получивших до открытия – это число дней с

<sup>21</sup> Сезоны 1987/88–1998/99 гг.

<sup>22</sup> В таблице фигурируют сведения по сезонам 1987/88 – 1998/99 гг.

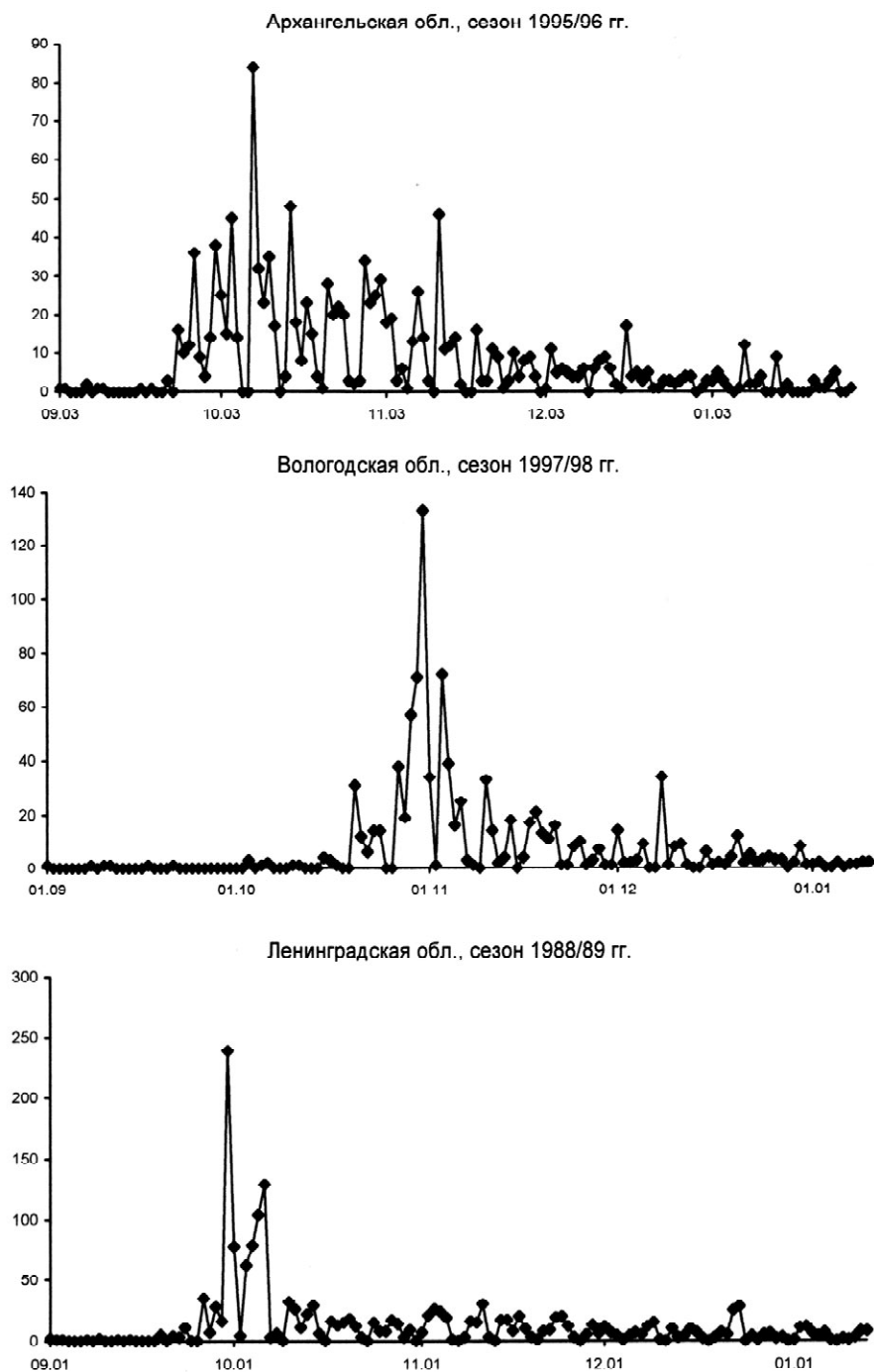


Рис. 78. Некоторые примеры динамики выдачи лицензий. Ось абсцисс – время (день, месяц). Ось ординат – число лицензий, выданных в течение дня.



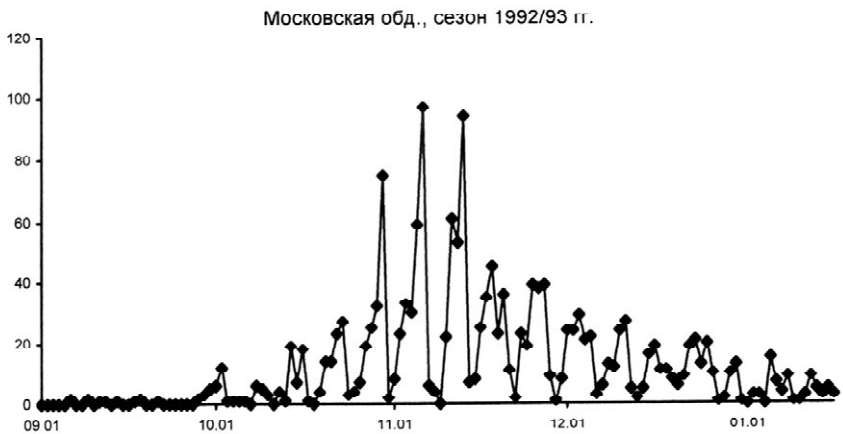
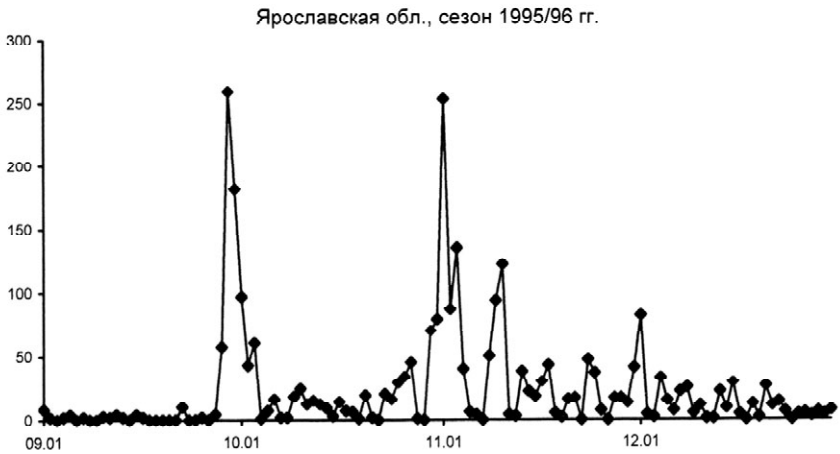
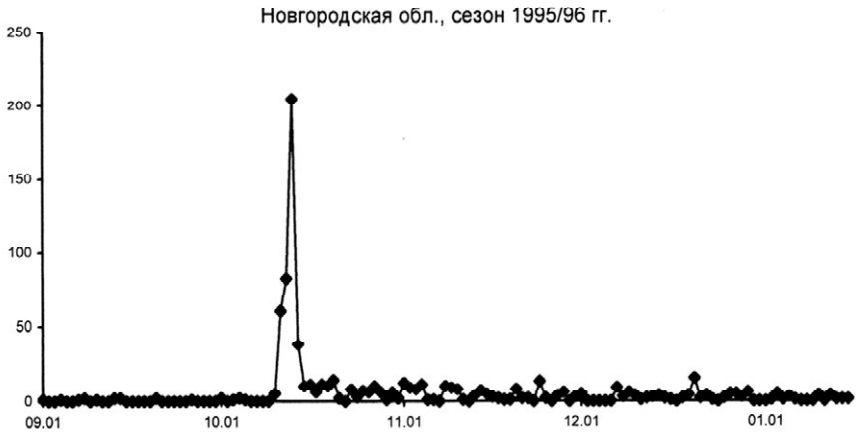


Рис. 78. (продолжение 1).

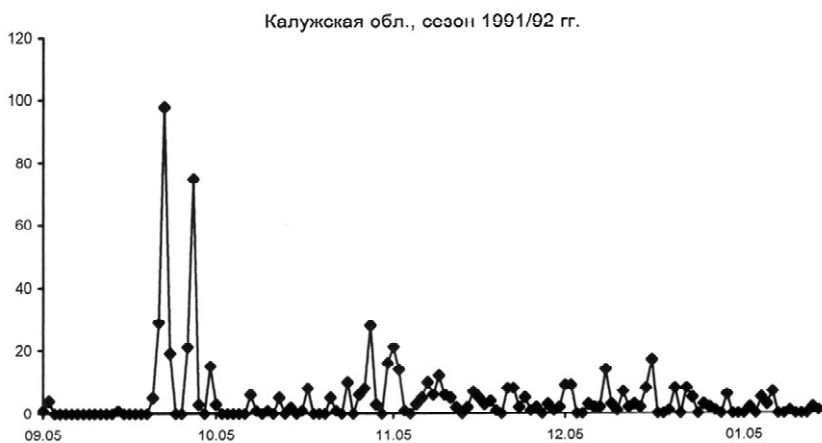
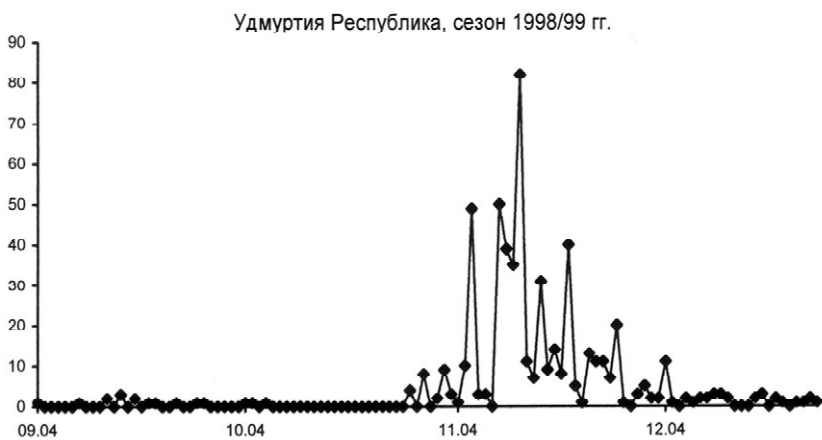
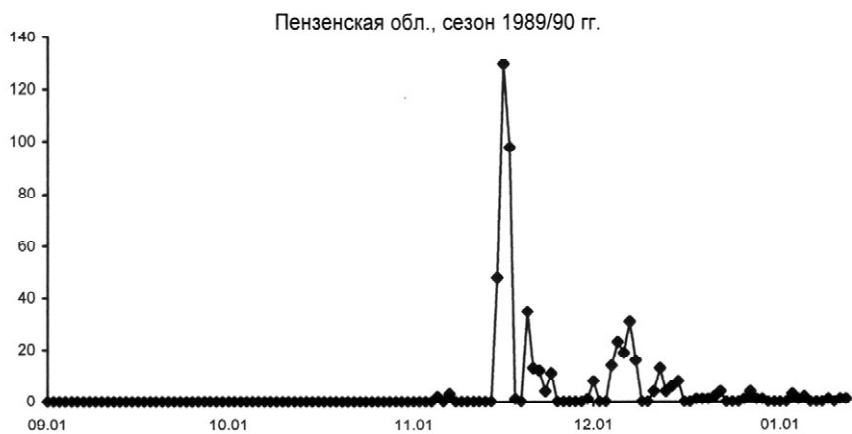


Рис. 78. (продолжение 2).

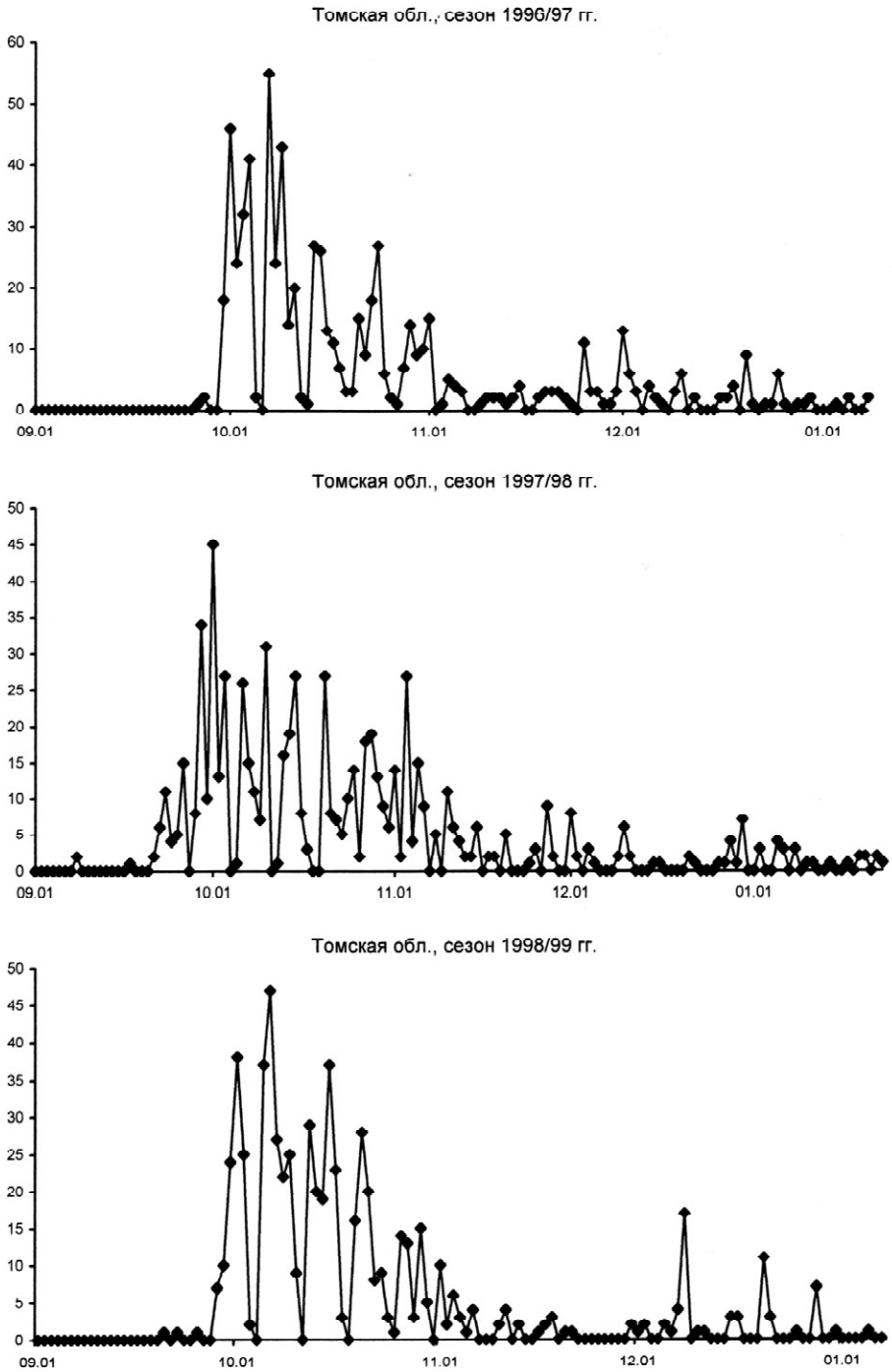
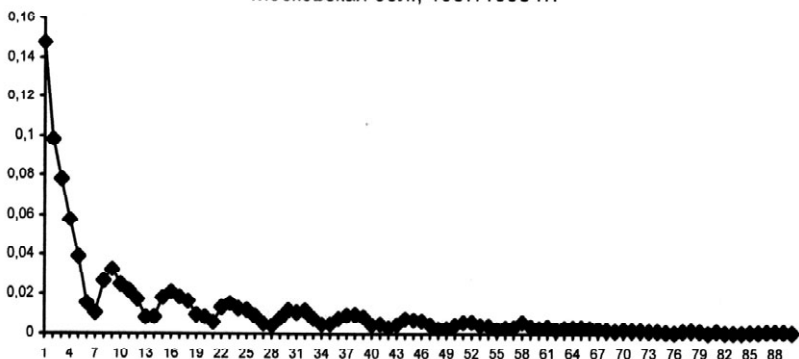


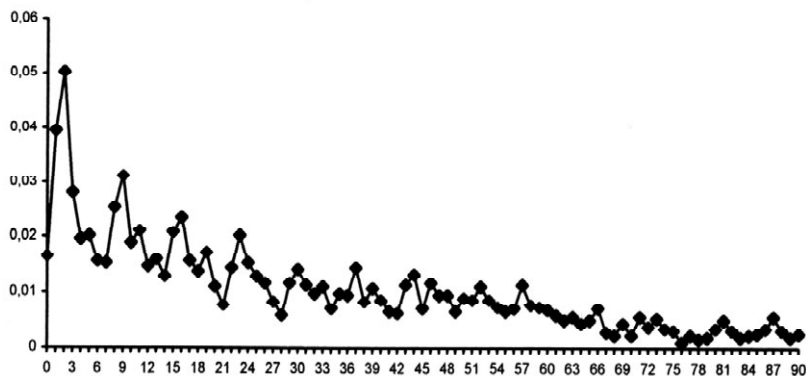
Рис. 78. (окончание).

Московская обл., 1987/1998 гг.



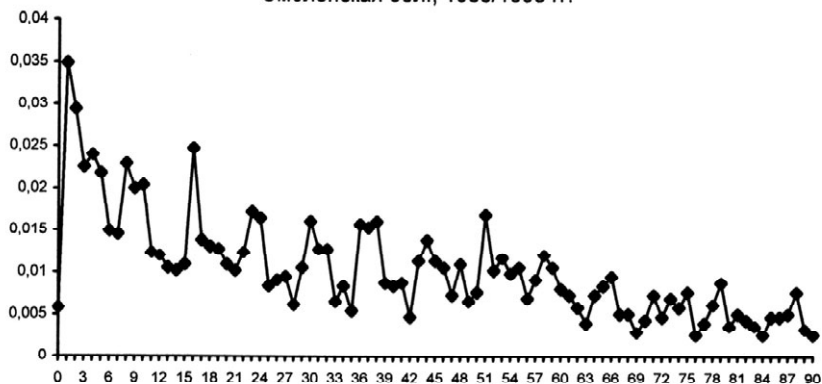
1

Новгородской обл., 1989/1998 гг.



2

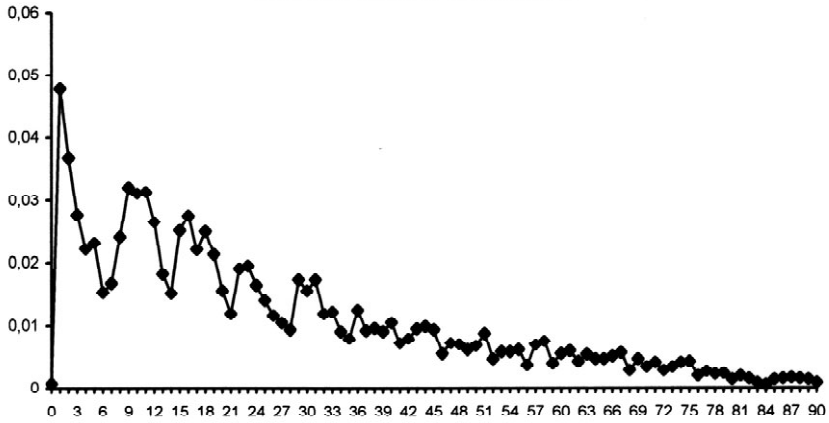
Смоленская обл., 1988/1998 гг.



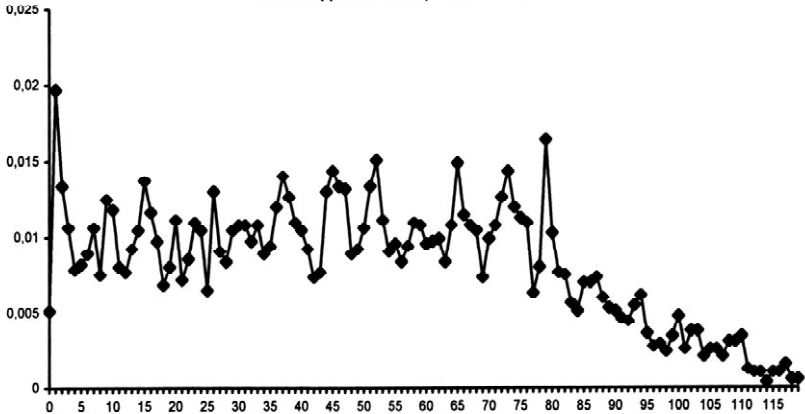
3

Рис. 79. Распределение эффективного времени использования лицензий (эффективного числа дней нахождения лицензий «на руках») для некоторых территорий. Ось абсцисс — эффективное число дней. Ось ординат — доля лицензий с тем или иным числом дней в общем объёме всех лицензий.

Лесостепная зона, 1986/1998 гг.



Вологодская обл., 1987/1998 гг.



Республика Коми, 1995/1998 гг.

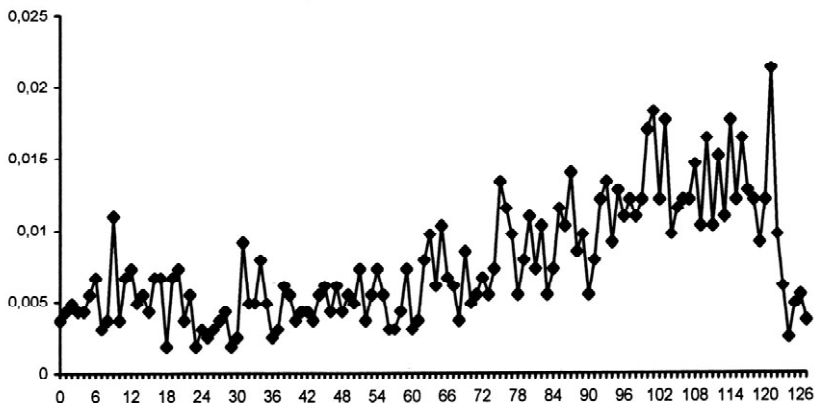


Рис. 79. (окончание).

начала открытия сезона охоты и до закрытия лицензии. При внимательном рассмотрении этих графиков (и им подобных для других областей) сразу же выявляется закономерность, характерная для центральных и южных территорий (точнее, почти для всех территорий, основательно заселенных человеком) – наличие основного недельного цикла, когда минимумы повторяются через каждые 7 дней. Эти циклы отчетливо прослеживаются, по крайней мере, до 30-дневного срока использования, т.е. пока число лицензий с тем или иным сроком велико. Для лицензий, длительно находящихся «на руках» (более 30 дней), это число незначительно (что видно и по «ниспадению» кривых на графиках – рис. 79, 1-4). В итоге статистика «не справляется» с малыми объемами выборок, и случайные флуктуации «разрушают» закономерные чередования пиков и впадин.

Возможно единственно разумное объяснение подобной периодичности. Наблюдаемые пики находятся «во взаимно – однозначном соответствии» с недельными пиками динамики закрытия лицензий (сравните рисунок 79 с рисунками 72 и 74), которые, как мы выяснили, возникают в результате массовых субботне-воскресных выездов в угодья. Следовательно, и наши новые пики приходятся на то же время. Обратим внимание, что первый, самый мощный пик выпадает на 2–3-дневный срок нахождения лицензий «на руках». Из обыденной охотничьей практики известно, что как раз этот срок и наиболее характерен для охот в выходные дни: получая лицензию в пятницу<sup>23</sup> (соответствует нулевой точке на графиках – рис. 79), охотники реализуют ее по большей части в субботу или воскресенье (т.е. на 2–3 день).

Те, кто по каким-то причинам не попали на охоту в текущие выходные, отправятся через неделю, в следующие «субботу-воскресенье» (отсюда – второй пик). Не поехавшие в выходные дни второй недели отправятся в выходные третьей и т.д. Отсюда и возникает череда пиков с недельным интервалом. Естественно, в это «чередование» попадают также и охотники – «неудачники», которые не смогли добыть зверя в первые по сроку выходные и выезжают в третьи, четвертые и т.д.

Все это, так сказать, общая картина «зарождения» пиков, реализуемая в среднем. В действительности же, конечно, выезжают на охоту и закрывают лицензии не только в выходные, но и в пятницу, и в понедельник, и в любой другой день (то же относится и к выдаче лицензий), как это, впрочем, и следует из графиков (рис. 79), показывающих, что основания пиков широкие, сливающиеся друг с другом. Иначе бы пики были острые и «независимые», подобные тем, которые характерны для кривых динамики закрытия (рис. 72; 74).

Если приглядеться повнимательнее к графикам (рис. 79, 1-4), то можно обнаружить и дополнительные «пички» на 7-дневно чередующихся всплес-

---

<sup>23</sup> Недельные пики выдачи (рис. 78) в большинстве своем приходятся на пятницу.

ках. Посчитав до них расстояния в днях, (для первого всплеска – от начала координат; для последующих – от «провалов» кривых, приходящихся на 7, 14, 21 и т.д. день), можно убедиться, что «пички» соответствуют 5–6 дням нахождения лицензии «на руках». Отсчитав эти дни от «субботы-воскресенья» назад, попадем на «понедельник-вторник».

Таким образом получается, что только часть охотников (хотя и большая) берет лицензии в конце недели и тут же, особо «не засиживаясь», выезжает на охоту. Другая когорта охотников (их примерно в 2 раза меньше), судя опять-таки по графикам на рис. 79, получает лицензии в начале недели и откладывает поездку на ее конец. Естественно, к ним применимы все выше приведенные рассуждения и замечания, которые мы сделали выше для охотников «большого пика» (т.е. все это верно, как средняя картина на фоне вариаций).

Как мы отмечали ранее, ссылаясь на динамику закрытия лицензий, «субботне-воскресных» охотников (включая и тех, что принадлежат к «малому пику») в 5–10 раз больше, чем «будничных» охотников, которые, в принципе, могут держать лицензии «на руках» самые различные сроки. Но и в среде охотников выходного дня имеется «минорная группа», члены которой получают лицензии в любой день недели и, следовательно, могут держать их «на руках» различное число дней, а не только 2–3 и 5–6 дней с периодическим недельным повтором.

Почти повторяясь, отметим: «2–3» и «5–6» – это только модальные классы, формирующие большие и малые пики. «Минорная группа» – это «шлейф», размывающий основания пиков. Легко понять, что если бы «шлейф» включал большую часть охотников, а не меньшую как в действительности, кривые распределения на рисунке 56 были бы сглаженными и плавно ниспадающими, а не пульсирующими.

По мере продвижения из средней полосы в таежную зону 7-дневная периодичность в появлении пиков нарушается (рис. 79, 5,6). В «безлюдных» местах охотники при получении лицензий и выездах на охоты ориентируются уже не только на выходные дни, но и на другие обстоятельства, которые могут, к тому же, меняться год от года. В результате, размещение пиков на кривой распределения приближается к хаотическому, через которые слабо просматриваются недельные «циклы». Очевидно, что это связано не только с тем, что быт охотников в индустриальных областях более жестко определяется чередованием будней и выходных, но и тем, что таежные области заняты мигрирующим зверем, волны миграции которого никак не укладываются в человеческий ритм.

Поэтому-то охотникам на подобных территориях приходится подстраиваться под зверя<sup>24</sup>, т.е. выезжать в угоды в те дни, когда там появляются животные, а не в формально узаконенные дни отдыха.

<sup>24</sup> И отчасти, под погоду.

### 11. 5. Связь между временем использования лицензии и численностью

Вполне понятно, что время (срок) использования лицензии и численность животных в угодьях должны быть скоррелированы друг с другом, так как чем выше численность, тем быстрее может быть обнаружено животное и тем меньше будет повторных выездов в последующие выходные, т.е. число дней, потраченных на закрытие лицензии, в среднем будет сокращаться с увеличением численности.

Это наглядно подтверждают данные таблицы 44, где приведена динамика среднего числа дней использования лицензии и численности лося в Московской области. Вторая и предпоследняя колонки в таблице прямо показывают, что пока численность была высока, закрытие лицензий происходило, в общем-то, быстрее, чем при пониженной численности.

Учитывая, что сравнивались цифры, с одной стороны, привязанные к сезону охоты (срок использования лицензии, сезоны 1987/88, 1988/89 и т.д.), с другой – ко времени проведения ЗМУ<sup>25</sup> (численность, годы 1987, 1988 и т.д.),

Таблица 44. Динамика среднего числа дней использования лицензии, численности и показателя учета (ПУ) в Московской области

| Год  | Среднее число дней использования лицензий |                        |                        | Численность, тыс. особей | ПУ   |
|------|---|------------------------|------------------------|--------------------------|------|
|      | Вся выборка                               | 1-я половинная выборка | 2-я половинная выборка |                          |      |
| 1987 | 13  | 4                      | 18                     | 13,7                     | 9,65 |
| 1988 | 16  | 8                      | 24                     | 11,9                     | 8,63 |
| 1989 | 19  | 9                      | 29                     | 12,6                     | 7,9  |
| 1990 | 18  | 9                      | 27                     | 11,9                     | 7,4  |
| 1991 | 21  | 12                     | 30                     | 13,1                     | 7,27 |
| 1992 | 21  | 13                     | 29                     | 11,8                     | 6,31 |
| 1993 | 20  | 15                     | 25                     | 8,1                      | 4,48 |
| 1994 | 21  | 16                     | 26                     | 4,0                      | 3,05 |
| 1997 | 20  | 11                     | 29                     | 3,8                      | 2,41 |
| 1998 | 14  | 10                     | 18                     | 4,2                      | 2,65 |

Примечание. Первая и вторая половинные выборки рассчитывались на основе деления по медиане общего массива лицензий, распределенных согласно числу дней их использования. Численность особей и ПУ – данные Государственной службы учета охотничьих ресурсов России.

<sup>25</sup> ЗМУ – зимний маршрутный учет.



между которыми временная дистанция более полугода, можно считать результат сравнения не плохим.

Однако, даже «на глаз» видно, что более тесная связь обнаруживается не с численностью, а с показателем учета (ПУ – число следов на 10 км зимнего маршрутного учета).

По-видимому, причина здесь в том, что поиск зверя охотниками во многих случаях осуществляется по оставляемому им следу. Число же следов, как и ПУ, зависит не только от численности, но и от подвижности зверя. Подвижность же – от глубины снежного покрова (животное тем меньше «следит», чем выше глубина снега), от кормности угодий. Так что изменения год от года уровня зимних осадков и кормности может вносить свои коррективы.

Если продолжить «изучение» таблицы 44, то можно обнаружить, что «согласование» среднего числа дней использования лицензии с численностью и с ПУ, в основном, зависит от «коротких» лицензий (3 колонка в таблице 44) и гораздо меньше – от «длинных» (4 колонка в таблице 44; см. также примечание к таблице). Большинство «коротких» лицензий используется в первую половину охотничьего сезона, «длинные» – во вторую, что неплохо иллюстрирует график (рис. 80) распределения сроков использования лицензий по

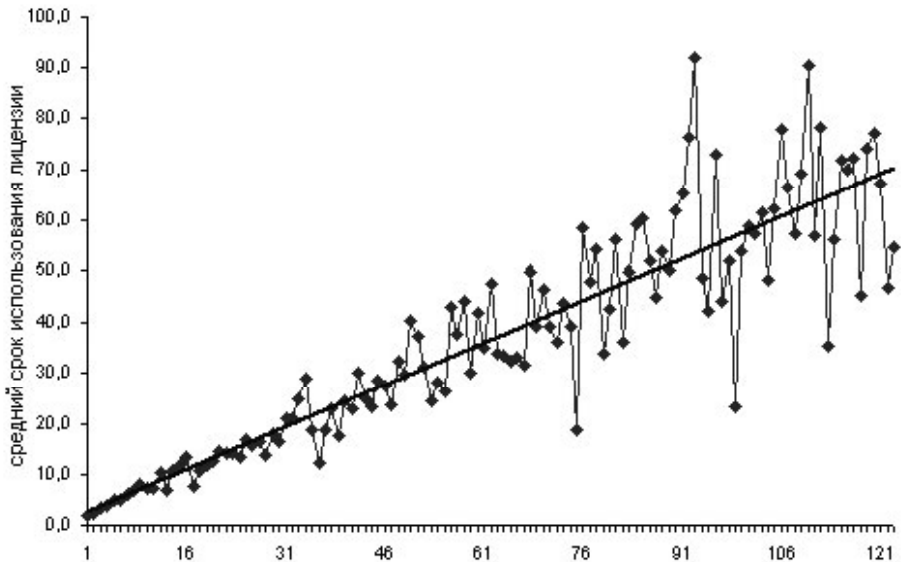


Рис. 80. Распределение сроков использования лицензий в течение охотничьего сезона 1987/88 г.г., Карелия. Ось абсцисс – время в днях с 1 октября (начало сезона) до дня закрытия сезона. Ось ординат – средний на день срок использования лицензий. Прямая на графике – линия регрессии.

ходу охотничьего сезона (для примера выбран график по Карелии за 1987 год, но и для других лет и территорий зависимости подобны).

Отсюда напрашивается вывод: если мы хотим повысить «согласование» срока использования с ПУ и численностью (например, с целью разработки метода определения промысловой численности), необходимо брать в расчет только «короткие» лицензии. Срок использования, выраженный в числе дней, дает, однако, и в этом случае не очень высокие значения корреляций, на уровне 0,7.

Скорость процесса закрытия лицензий можно охарактеризовать и другим способом – исчисляя не число дней, а долю закрытых лицензий с тем или иным сроком использования к общему количеству закрытых. Рассчитав коэффициенты корреляций для связи «доля-численность» (или «доля – ПУ»), обнаружим, что значения коэффициентов не остаются постоянными (с поправкой на ошибку выборки), как можно было бы ожидать, а колеблются каким-то странным образом от положительных до отрицательных значений (для Московской области см. пример на рис. 81.1).

Первая реакция при рассматривании таких зависимостей – мы имеем дело со случайными флуктуациями коэффициента. Однако это не так, в чем очень просто убедиться двумя способами.

Во-первых, выделив отдельно субботние и воскресные доли, мы получим дублирующие друг друга в деталях кривые, которые, по сути дела, являются повторностями для самых нагруженных охотой дней (рис. 81,2)<sup>26</sup>.

Во-вторых, нетрудно заметить, что пики и впадины корреляционных кривых приблизительно совпадают с соответствующими пиками и впадинами распределений числа дней использования лицензий (сравните рисунки 81.1,2 с рисунком 81.3). Это совпадение можно считать хорошим (учитывая, что коэффициенту корреляции вообще свойственна невысокая устойчивость оценок) и оно, конечно же, не может быть случайным. Более того, вспомним, что «всплески» на кривых распределения (рис. 79. 1-4) делятся на два пика («большой» и «малый»). Они столь тесно слиты, что не очень-то хорошо просматриваются (по крайней мере, для Московской области – рис. 81.3). На корреляционных кривых эти пики выглядят, как вполне обособленные.

Примерно те же корреляционные зависимости просматриваются и для других областей, для которых имеется информация по закрытию лицензий за ряд лет.

На рисунке 82, в качестве примера, приведена Новгородская область. Совпадение здесь с кривой распределения лицензий хуже, но это по-видимому, обусловлено тем, что использовались данные, ограниченные всего лишь

---

<sup>26</sup> Напомним, что в субботу-воскресенье добывается в 5-10 раз больше зверя, чем за 5 дней будничных.

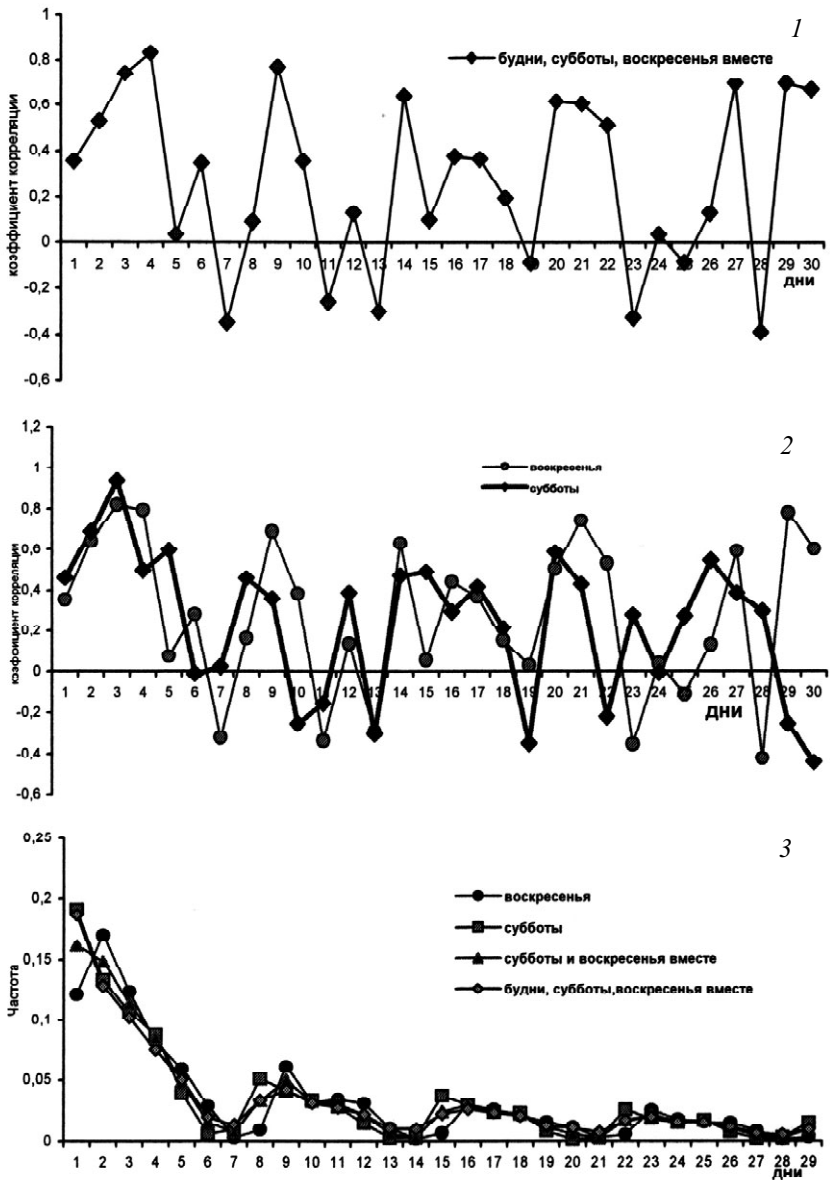


Рис. 81. Динамика коэффициентов корреляций и распределения числа дней закрытия лицензий для Московской области, 1987–1998 гг. 1. Корреляционная зависимость численности от доли дней с тем или иным сроком использования. 2. Корреляционная зависимость ПУ от доли дней с тем или иным сроком использования в субботу и воскресенье. 3. Распределение лицензий по срокам их использования. Для всех графиков: Ось абсцисс – срок использования лицензий. Ось ординат для графиков 1,2 – коэффициент корреляции; для графика 3 – доля закрытых лицензий с тем или иным сроком использования.

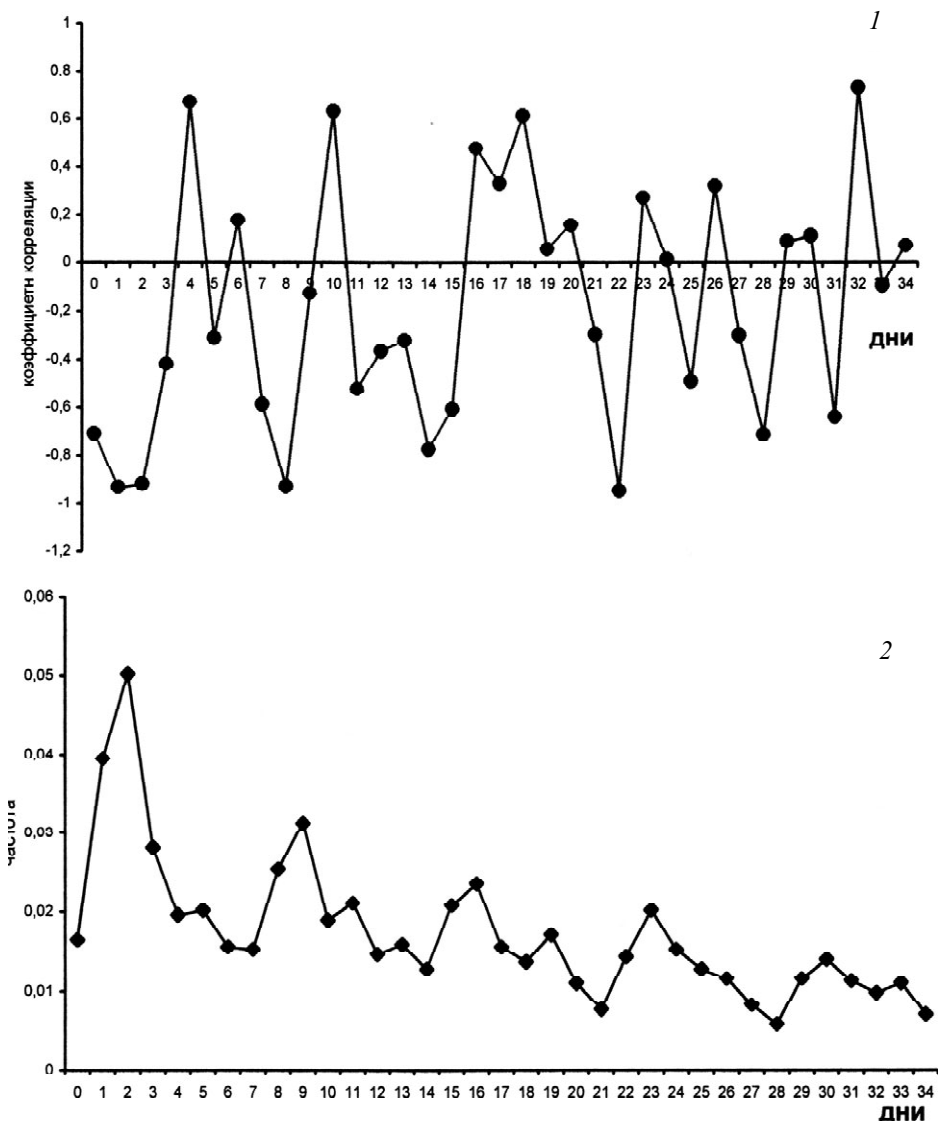


Рис. 82. Динамика коэффициента корреляции и распределения числа дней закрытия лицензии для Новгородской области, 1987–1998 гг. 1. Корреляционная зависимость ПУ от доли дней с тем или иным сроком использования. 2. Распределение лицензий по срокам их использования. Для обоих графиков: ось абсцисс – срок использования лицензии. Для первого графика ось ординат – коэффициент корреляции. Для второго графика ось ординат – доля закрытых лицензий с тем или иным сроком использования.

5 годами, в силу чего случайные флуктуации более значительно смещали в плюс- или минус- сторону по временной шкале чередующиеся понедельно «минимумы-максимумы» коэффициента корреляций.

Попытаемся разобраться, в чем причина столь специфических колебаний коэффициента, оценивающего связь между долей и численностью (или ПУ).

Очевидно, что все его положительные значения свидетельствуют о прямой связи между численностью (ПУ) и «долей» и о том, что поиск зверя тем продолжительней и трудней (и, следовательно, тем медленнее закрываются лицензии), чем меньше в угодьях этого зверя. Выбрав «долю» при том числе дней, при котором коэффициент корреляции имеет максимальное значение (для Московской области это доля при 3 днях нахождения лицензии на руках со значением коэффициента корреляции, колеблющимся от 0,8 до 0,95), можем использовать эту характеристику для относительной оценки промысловой численности. Построив же калибровочный график «доля – численность (ПУ)», можем определить и абсолютные значения.

Таким образом, положительные значения корреляций – своего рода результат бессознательного учета охотниками животных, находящихся в угодьях. Таких охотников, как мы уже убедились ранее, две группы: охотники «большого» и «малого» пиков.

Первые берут и реализуют лицензии в пятницу, субботу, воскресенье. Для Москвы и Московской области это, скорее всего, «рядовые» областные охотники, т.е. те, для которых места получения и реализации лицензий предельно сближены (охота в пределах района проживания), а также те из «избранных», включая и некоторое количество москвичей, которым «открывают» лицензии непосредственно в хозяйствах (для некоторых из таких и зверя заранее добывают).

Вторые берут лицензии в будни, в начале недели и реализуют их так же, как и первые, в выходные. Таким путем, видимо, поступает большинство «рядовых» охотников, проживающих в Москве.

Нулевые значения коэффициентов корреляций означают полную независимость «доли» от численности (ПУ). То есть, какая бы не была численность, добыча всегда гарантирована. Отрицательные значения коэффициентов свидетельствуют о том, что эффективность добычи в этих группах охотников даже нарастает с уменьшением численности зверя. На первый взгляд, это кажется странным. На самом же деле это все следствие той же «гарантированной добычи». Просто, чем меньше численность, тем меньше квота, меньше охотников в хозяйстве, меньше происходит распугивание и «нахлестывание» зверя и тем легче оказывается его найти для гарантированной охоты и добыть.

Таким образом, гарантированная охота, связанная, как не трудно догадаться, с «избранными» и со «своими» для хозяйства охотниками, ответствен-

на за три «провала» в значениях коэффициента корреляций, охватывающих недельный цикл (см. рисунки 81–83).

Первый «провал» – это лицензии нулевого дня, когда «открытие» и «закрытие» лицензии происходит в течение одного выхода на охоту. Второй провал приходится на лицензии 4–5 дня (для суббота-воскресений это лицензии, получаемые среди недели).

Третий провал – это лицензии 6–7-го дня. Как нетрудно догадаться, по сути дела это те же лицензии нулевого дня. Вернее аналогичные им лицензии (для «избранных»), с которых начинается новый 7-дневный цикл. Далее, в следующем цикле они «превращаются» в 14-дневные и т.д. Скорее всего, это лицензии, которые предоставляются непосредственно в хозяйстве приезжающим «гостям» и закрываются в тот же день, сразу же после завершения ими охоты.

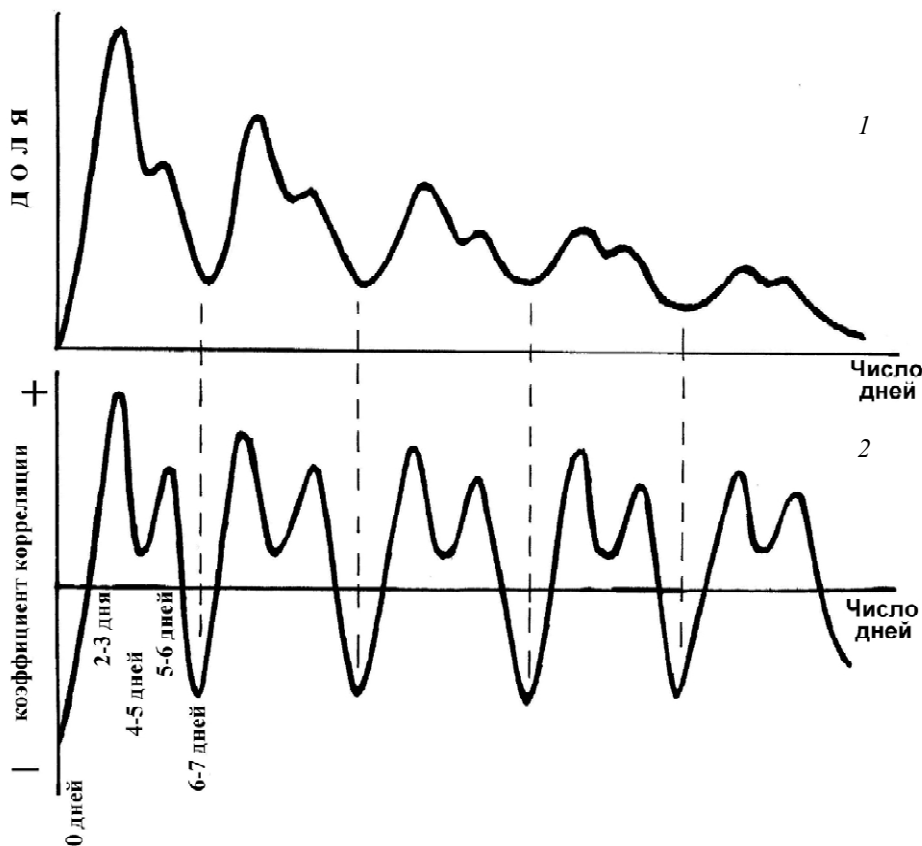


Рис. 83. Обобщенное представление предыдущих графиков характеризующих типичную картину распределения числа дней закрытия лицензий (1) и динамику коэффициента корреляций от числа дней (2).

Обрисованная здесь схема из «впадин» и пиков» не вполне удовлетворительно разъясняет динамику коэффициента корреляций. В частности, остается непонятным, почему «избранные» не только предпочитают лицензии «нулевого дня» (и ему подобные), но и те, которые «открываются» среди недели (4-5 дней нахождения «на руках»). Не является ли всего лишь заблуждением это странное пристрастие «избранных» к «4-5 дням». В действительности «избранные», как подсказывает здравый смысл и личные наблюдения, могут с равным успехом закрыть лицензию с любым числом дней нахождения «на руках». Будем исходить из этого предположения и построим следующую простейшую модель. На фрагменте 1 рисунка 84 изображены три распределения для числа дней нахождения лицензии «на руках», которые мы не можем получить в чистоте из фактических данных, но которые, тем не менее, как это следует из вышеприведенных материалов и рассуждений, объективно существуют.

Два распределения колоколообразные: одно принадлежит областным охотникам с пиком «держания на руках» в 2-3 дня, другое – охотникам областных центров с пиком «держания» 5-6 дней.

Третье прямоугольное распределение (горизонтальная линия на графике – рис. 84.1) характеризует «избранных» охотников<sup>27</sup>.

Усреднение всех трех кривых дает «суммарное» распределение (рис. 84.2), которое мы должны наблюдать, исходя из фактических данных. Сравнив его с соответствующими графиками на рисунках 79.1-4; 81.3; 82.2, можем убедиться, что это так и есть (на «модельных» графиках (рис. 84) изображен только первый 7-дневный цикл, для последующих не изображенных циклов все повторяется аналогично).

Чтобы получить динамику коэффициента корреляций, для простоты положили, что доля дней «держания» лицензии «на руках» коррелирует с численностью (ПУ) в случае «рядовых» охотников на уровне, равном +1, в случае «избранных» – на уровне -1. Расчет «смешанного» коэффициента для «суммарного» распределения производился известным образом и дал картину динамики (рис. 84.3.), хорошо соответствующую реальной (сравните рис.84.3 с рисунками 81.1,2; 82.1).

Меняя значения коэффициентов корреляций для исходных распределений (которые конечно же меньше 1 по абсолютной величине) и доли «рядовых» и «избранных» в общем распределении, можно получать результаты, как угодно близкие к конкретным случаям. Все это убеждает нас в том, что приведенные выше рассуждения вполне корректны, и, в общем правильно объясняют наблюдаемую лицензионную динамику. Исходя из тех же рассуждений, мы вправе ожидать, что коэффициент корреляций, усредненный

<sup>27</sup> Естественно, что реальное распределение может очень приблизительно напоминать прямоугольное, но для общей формулировки модели это не важно.

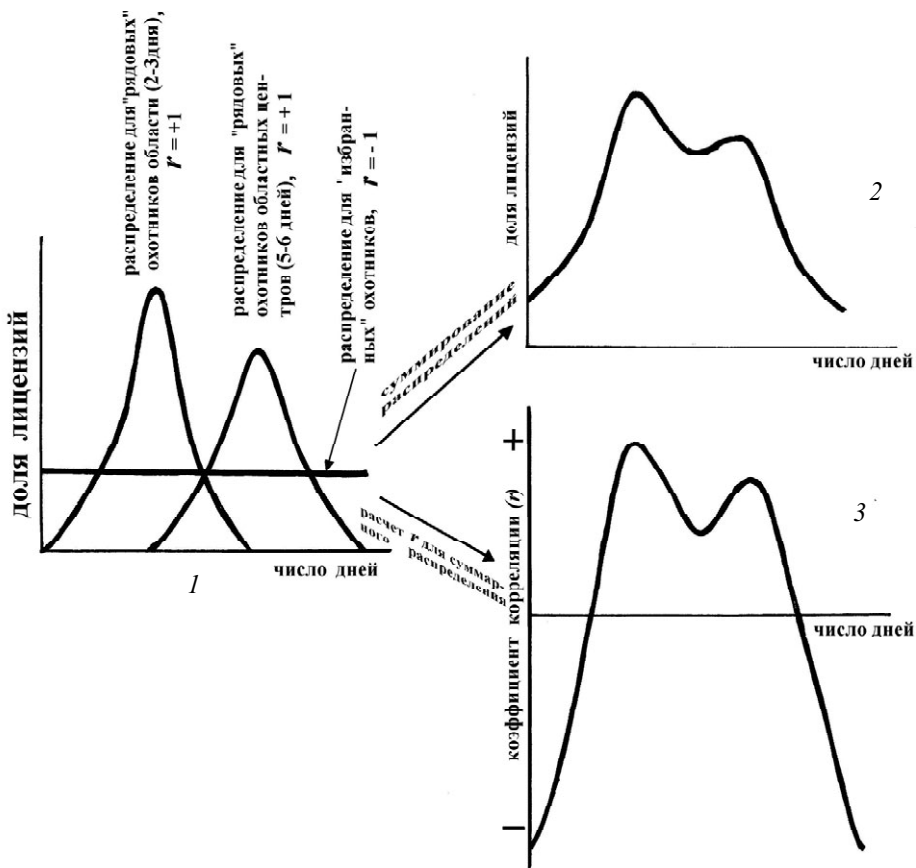


Рис. 84. Графическая модель возникновения распределения для числа дней закрытия лицензий (2) и динамики коэффициента корреляций (3) из исходных распределений (1).

по всем выходным дням держания лицензий, должен иметь положительное значение независимо от его плюс-, минус- флуктуаций (рис. 81.1,2; 82.1), так как абсолютное большинство «рядовых» охотников посещает уголья в эти дни (отсюда колоколообразные распределения – рис. 84.1).

Для будней же усредненный коэффициент скорее всего будет минусовым (или, по крайней мере, близким к нулевым значениям), так как количество «рядовых» резко снижается в этот период, в то время как, исходя из наших предположений, количество «избранных» и «своих» заметно не изменяется (отсюда и прямоугольное распределение на рис. 84.1).

Такие различия действительно наблюдаются по Московской области, для которой собрана самая достоверная из центральных областей информация.

Усредненный коэффициент корреляций выходных дней равен +0,26, будней – 0,15.



Конечно же, нельзя забывать, что все рассуждения, которые мы здесь привели, и модельные схемы, которые строили, имеют самый общий характер. Естественно, на лицензионную динамику в той или иной мере влияют и еще какие-то факторы. Они могут быть второстепенными для центральных областей, но выходить на первое место для каких-то других территорий, сильно изменяя характер динамики. На некоторые факторы мы уже указали ранее.

Здесь же отметим один из наиболее важных второстепенных факторов – эффект узкого места. Заключается он в том, что количество «бригад», которые может принять охотхозяйство, ограничено в силу ряда причин (ограниченное число егеров, которые «по закону» должны сопровождать команды; мест ночевки и т.д.). В этом случае при «насыщении» хозяйств, время закрытия лицензий начинает удлиняться, какова бы ни была плотность зверя на его территории, так как охотники «выстраиваются в очередь», дожидаясь «своего часа».

Если торможение, вызванное «узким местом», существенно, значения коэффициентов корреляций могут не только резко понизиться (вместо того, чтобы расти), но и «превратиться» в отрицательные, даже на 2–3 – и 5–6 – дневных «точках».

При этом, вся кривая динамики коэффициента как бы согласованно опустится на графике вниз, в зону отрицательных значений. Возможно, что именно с проявлением этого эффекта мы имеем дело в случае Новгородской области.

Если сравнить соответствующие графики для нее и Московской области, то даже визуально без количественных оценок видно, что «новгородская кривая» (рис. 82.1) лежит существенно ниже «московской» (рис. 81.1,2).

Цифры же, характеризующие «согласованное опускание» и полученные через усреднение коэффициентов корреляции по всем точкам за 30 дней, такие: Московская область +0,27; Новгородская -0,21.

## **11.6. Распугивание животных в течение охотничьего сезона**

О том, что охота приводит к распугиванию животных, писалось и говорилось неоднократно (Глушков, 2001). По лицензионным данным можно в какой-то степени составить представление об общем характере этого явления.

Массовый выезд охотников в уголья в выходные дни – первопричина распугивания, так что в будни численность зверя в угольях падает и не столько вследствие отстрела, сколько вследствие его ухода в «укрытия». К четвергупятнице «нахлестанный» зверь «успокаивается» и выходит из «укрытий». Новая субботне-воскресная волна охот опять «заставляет» переместиться его туда же.

Подобные маятниковые перемещения с недельным циклом продолжают на протяжении всего охотничьего сезона.

По лицензионным данным, в таких областях, как Московская, Ленинградская и некоторые другие, число закрытых лицензий в воскресенье примерно на 30% меньше, чем в субботу. Если численность охотников в эти дни примерно одинакова, тогда этот процент свидетельствует о том, что за день охоты встречаемость животных уменьшилась на ту же величину.

Следовательно, численность зверя (или его встреча) на доступных для охотника территориях охотугодий к понедельнику сократится двукратно (если конечно принять, что темпы распугивания в воскресенье такие же, как и в субботу).

К сожалению, эти рассуждения не вполне корректны, так как численности бригад (охотников), посещающих угодья в субботу и воскресенье, не известны. Однако понятно, что «застревают» в охотхозяйствах на воскресенье частенько те, которые неудачно провели загоны в субботу, и если основная доля воскресных охотников состоит именно из таких неудачников (а не из нового пополнения), то наши 30% отражают не эффект распугивания, а только процент тех охотников-«счастливиц», которые покинули угодья в предшествующий воскресенью день.

Еще более затемняет истину то, что в некоторых областях, где и людей, и зверя поменьше, чем под Санкт-Петербургом и в Подмоскowie, в воскресные дни лицензий закрывается даже более, чем в субботние, или по крайней мере число закрытий в эти два дня приблизительно равно. Здесь, скорее всего, «в раскладке процентов» определяющую роль играет поведение человека, а не поведение лосей.

Более менее объективно можно судить не о недельном цикле распугивания (который, без сомнения, существует), а о «глобальном» цикле, охватывающем весь сезон.

Вполне резонно предположить, что в течение сезона животные «устают» циклически перемещаться между «открытыми» и «укрытыми» участками угодий, становятся более осторожными, и постепенно все в большей и большей степени оседают в последних. Попробуем оценить этот эффект (если, конечно, он действительно имеется).

Поступим так. Рассчитаем долю лицензий, закрытых, скажем, за первые 4 дня месяца, к «открытым» на данный момент (можно взять какое-то иное число дней, как убедимся позже – конечный результат не намного изменится). Рассчитаем по отдельности доли для октября, ноября, декабря, января. Отнормировав помесячно «добычу» на «разрешение на нее», мы таким путем все перечисленные месяцы охоты поставим как бы в одинаковые условия в отношении успеха охоты, зависимого от действий человека.

Теперь, если коэффициент (доля) будет изменяться по месяцам, мы вправе будем ожидать, что это изменение обусловлено только варьированием чис-

Таблица 45. Доли закрытых лицензий за 4 дня начала месяца для трех территорий. Сводные данные за 1988–1997гг.

| Территория  | Месяц   | Доля  | Соотношение январь/октябрь   |
|---|---------|-------|------------------------------|
| Вологодская область   | октябрь | 0,012 | 0,27<br>(для 12 дней — 0,22) |
|   | ноябрь  | 0,019 |                              |
|   | декабрь | 0,008 |                              |
|   | январь  | 0,003 |                              |
| Смоленская область  | октябрь | 0,017 | 0,41                         |
|   | ноябрь  | 0,013 |                              |
|   | декабрь | 0,007 |                              |
|   | январь  | 0,006 |                              |
| Все лесостепные и степные области Европейской части РФ вместе | октябрь | 0,058 | 0,17                         |
|   | ноябрь  | 0,047 |                              |
|   | декабрь | 0,014 |                              |
|   | январь  | 0,010 |                              |

ленности зверя на «открытых» участках. Таблица 45 дает наглядное представление, как меняется коэффициент по месяцам для трех выбранных «на пробу» территорий. С октября по январь везде его значения падают, регистрируя снижение темпов добычи зверя, которое может быть объяснимо, в первую очередь, снижением его встречаемости в угодьях охотниками (и лишь в последнюю — изъятием в процессе охот).

Поделив значения января на значения октября, получим величину, характеризующую встречаемость зверя (точнее успех охоты на него) в январе по сравнению с октябрём.

Для Вологодской области это всего лишь 27% (при расчете для 12 дней — 22%, что достаточно хорошо согласуется с 4-дневной цифрой). Для Смоленской области — 41% и для лесостепи (степи) — 17%.

Таким образом, если верны наши рассуждения, численность зверя в охотничьих угодьях с октября по январь сокращается в 2-6 раз, что, по-видимому, нельзя объяснить его изъятием в процессе охоты, а только уходом на «закрытые» для охотников территории.

Конечно же, все эти расчеты и рассуждения следует рассматривать лишь как «черновые». Дальнейшие исследования могут и не подтвердить их справедливость.

В заключении отметим (во избежание неправильного понимания изложенного), что мы рассматривали весь процесс в общем, усредняя данные по большим территориям и за значительные отрезки времени. В отдельных частных случаях может происходить (и происходит) «неожиданное» нарастание численности лося и в январе (за счет подхода мигрантов – см. начало главы). Если не отличать «частное» от «общего», подобные «неожиданности» неизбежно приведут оппонентов к ложным выводам и неверной критике.

## **ГЛАВА 12. Теоретическое обобщение: популяционное деление и отбор**

Наиболее важно, с нашей точки зрения, разобраться в данном исследовании с организацией популяционной структуры лося, населяющего Евразию. Еще более необходимо составить хоть какое-то представление о механизмах, приводящих к дифференциации евразийских популяций.

Фактологически и на уровне деталей эти вопросы были разобраны нами в главе 8. Выяснилось, что человек и природа одинаково «виноваты» в том, что происходит с лосем на обширных пространствах РФ.

Вооружившись этими знаниями, а также сведениями из других глав нашей книги, от деталей и фактов перейдем к общему рассмотрению. Заодно коснемся и тех «наблюдений», которые мы «забыли» упомянуть ранее.

### **12.1. Популяционно-типологическое деление населения лося на территории РФ**

Название этого раздела, у тех, кто не ознакомился предварительно с частью I книги, наверняка, вызовет недоумение. Что такое «популяционно-типологическое деление» и почему не просто популяционное? Отсылаем читателя к главе 1.

\* \* \*

Начнем с известного по 7 главе. Итак, лось, обитающий на территории РФ, организован в иерархически соподчиненную систему популяций. Высший уровень этой системы – популяция первого ранга. Она включает всего лося Евразии (т.е. лося РФ и относительно небольших сопредельных территорий). Ареал этой глобальной популяции (евразийской мегапопуляции) простирается с запада на восток от «океана до океана» (от берегов Норвегии до Чукотки). Практически на всем этом обширном пространстве, протяженностью более 10 тыс. км, нет препятствий, которые не смог бы преодолеть лось<sup>1</sup>.

То есть, гены с крайнего запада «по эстафете» (в процессе многочисленных циклов расселений, перекочевок и размножений особей) могут перетекать на самый, что ни на есть Дальний Восток, встречаясь на пути с восточными генами, тем же способом, текущими на Запад.

---

<sup>1</sup> Если не считать границы РФ с Финляндией и Норвегией перекрытой колючей проволокой. Однако и подобное препятствие лось, по сведениям специалистов, работающих в пограничной зоне, иногда преодолевает. Более того в некоторых местах с финской стороны сделаны хитроумные проходы – ловушки. Лось раздвигая жерди направленные в сторону Финляндии попадает на её территорию. В обратном же направлении переместится не может. Так что на границе миграции идут практически в одну сторону – от «нас» к «ним».

Конечно же, эти «перетоки» достигают цели через многие десятки, а быть может и сотни поколений. Скорости их могут быть где-то высоки, а где-то низки («торможение» на препятствиях в виде полноводных рек, горных хребтов и прочего). При этом часть генов- «пришельцев», скорее всего, теряется. Одни исчезают в ходе отбора, в пользу наиболее типичных для той или иной территории особей и соответственно их генов, другие – в силу случайных процессов. Тем не менее, если уж наиболее удаленные группировки евразийского лося взаимосвязаны (пусть и ничтожно малыми «силами» в виде изредка встречающихся «эстафетных» генов), их необходимо признать принадлежащими к единой глобальной популяции. Вполне понятно, что «в мировом масштабе» таких популяций две (вторая на североамериканском континенте).

Следующий уровень – популяции второго ранга. В Евразии они, как известно, представлены «доенисейским» и «заенисейским» лосем (гл. 7).

«Границам» популяций третьего ранга на заенисейской территории соответствуют, по-видимому, «границы» трех официальных подвидов восточного лося (т.е. типологические и популяционные «границы» совпадают): уссурийский подвид (*A.a. cameloides*), восточно-сибирский (*A.a. pfizenmayeri*) и колымский (*A.a. buturlini*)<sup>2</sup>.

На доенисейской территории, скорее всего, существуют две популяции третьего ранга. Это европейский лось (до Урала) и западно-сибирский, которые составляют один подвид (*A.a. alces*), но которые, тем не менее, в такой степени отличимы, что их можно было бы описать и как отдельные подвиды, будь различия между ними немного резче (Гептнер, Насимович, Банников, 1961). Граница двух популяций проходит по Уралу.

На Европейской территории РФ вполне однозначно можно выделить две популяции четвертого ранга. Вспомним трансекту Архангельск-Курск. Один вид графика (рис. 39), характеризующего изменения массы вдоль этой трансекты, свидетельствует о стыковке, по крайней мере, двух огромных популяций (северной и южной), которые соединяются «прослойкой», толщиной не более 300 км (гл. 8).

Аналогичная ситуация просматривается для Западной Сибири, где как и в Европе, в южных районах сосредоточен наиболее мелкий лось, в северных – наиболее крупный. То есть, западносибирская популяция 3 ранга делится, по крайней мере, на две четвертого.

Немного сложнее деление для восточносибирского лося. Тем не менее, и оно в общих чертах повторяет то, что известно для Европы и Западной Си-

<sup>2</sup> Конечно же, реально подвиды более менее плавно переходят друг в друга через ряд промежуточных популяций более низкого ранга, что и отличает их от видов. Поэтому-то слово «граница» здесь, и в подобных последующих случаях, мы «закавычиваем», подчеркивая тем самым его некоторую условность.

бири. Правда на севере, скорее всего, можно выделить две макропопуляции – это эвенкийский лось, который отличается крупными размерами (гл. 8), и лось Якутии, основной ареал которого лежит между Леной и Колымой. Этот лось, по-видимому, менее крупный, чем эвенкийский (Тавровский и др., 1971). Однако ближе к Колыме он «подрастает» за счет постепенного «перемешивания» с лосями другого подвида (колымско – пенжинская популяция, *A.a. buturlini*)<sup>3</sup>.

В междуречье Енисея и Ангары и в сопредельных восточных территориях, примыкающих к Байкалу, располагается макропопуляционная группировка относительно мелкого южного лося Восточной Сибири.

Уссурийская популяция III ранга (*A.a. cameloides*) распадается на три популяции IV ранга, неоднородные по размерным характеристикам. Это мелкий лось Приамурья (Амурская популяция) и две популяции (бурятская и приморская), представленные относительно крупным лосем<sup>4</sup> и являющиеся, скорее всего, результатом слияния *A.a. cameloides* с *A.a. pfizenmayeri* (гл. 8)<sup>5</sup>.

Вся описанная выше система подразделений группировок с I по IV ранги изображена на схеме (рис. 85). Для лучшей ориентировки в ареальном пространстве, на карте (рис. 86) приблизительно отмечены «границы» популяций III и IV рангов.

Популяциями IV ранга, пожалуй, заканчивается более менее определенное разграничение в пространстве группировок лося. По мере того, как мы опускаемся ниже по иерархической лестнице, нарастает интенсивность обменов генами между «контактирующими» группировками. Но чем интенсивней эти обмены, тем меньше различия по фено- (гено) фондам, динамике численности, проявлениям сезонной активности (кочевки, миграции и прочее). Об уровне обменов мы можем судить только по этим косвенным характеристикам и то по принципу «семь раз отмерь – один раз отрежь», так как косвенные связи могут быть всегда нарушены. Естественно, что в подобных условиях стремительно нарастают трудности в однозначном разграничении, а то и в самом выделении популяций. Тем не менее, некоторые из популя-

<sup>3</sup> В отношении якутского лося можно лишь строить предположения, основанные отчасти на литературных данных, отчасти на лицензионных, полученных из сопредельных с Якутией регионов, так как непосредственно из этой республики никаких сведений о добыче лося в Департамент охоты не высылаются.

<sup>4</sup> Средняя масса туши по всем добытым особям: бурятская и приморская популяции – 150–160 кг, Амурская популяция – 120–130 кг.

<sup>5</sup> Если эти представления верны, то типичной формой *A.a. cameloides* (уссурийский лось) следует признать ту, что распространена по среднему течению Амура (амурская популяция).

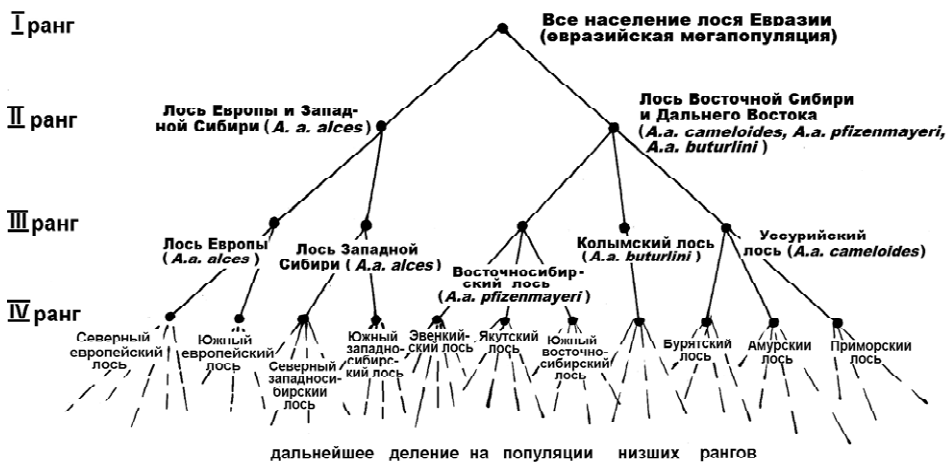


Рис. 85. Подразделение лосося Евразии на иерархически соподчиненные мега- и макропопуляции (популяции I–IV рангов).

ций, ранг которых ниже IV (назовем их мезопопуляциями), все же явно просматриваются на ареале.

Как и в случае с макропопуляциями, «границы» которых, в значительной мере, совпадают с тормозящими потоки генов преградами (обширные водоемы, крупнейшие сибирские и европейские реки, горные хребты и т.д.), мезопопуляции «ограничены», во многом, тем же способом. Другого рода «пре-

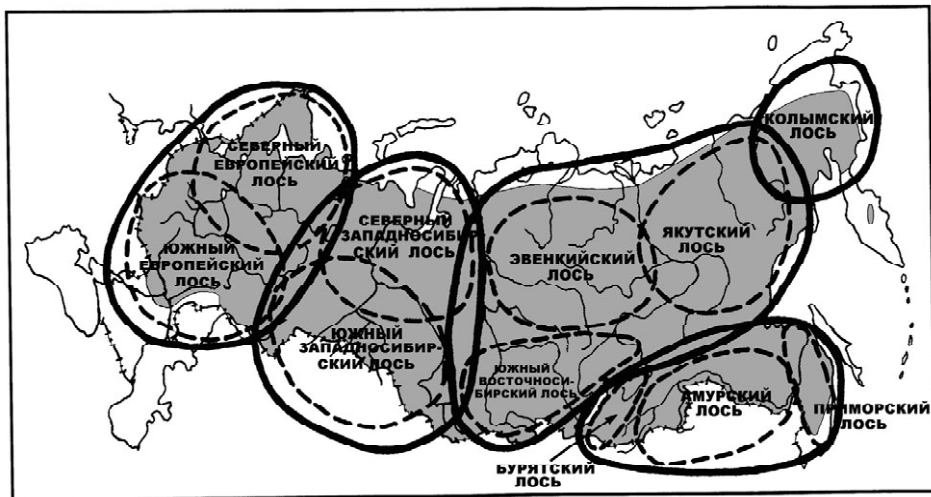


Рис. 86. Ареал лосося, распространенного на территории РФ, с примерными «границами» макропопуляций (популяции III ранга выделены сплошным контуром, IV ранга – прерывистым, ареал выделен тушевкой).



грады», которые не менее важны для них (как, впрочем, и для макропопуляции) – это изолирующее действие самого пространства (изоляция расстоянием) и действие человека или «сил природы», препятствующих проникновению чужеродных генов (действие посредством отбора). В качестве примера мезопопуляций, возникших в результате влияния подобных преград, можно указать на несколько группировок.

Кольский лось представлен, по-видимому, в значительной мере сезонно мигрирующими особями и «ограничен» с юга (на территории Карелии) системой озер и рекой Кемь. Эти водные преграды, возможно, и приостанавливают спускающихся с севера мигрантов (см. графики динамики закрытия лицензий для Карелии и Мурманской области – гл. 11).

По соседству с кольской мезопопуляцией выделяется карельская мезопопуляция, охваченная с запада слабопроницаемой для лося государственной границей РФ (гл. 8), с юга – Ладожским, Онежским озерами и рекой Свирь, с востока – системой более мелких рек, озер и каналов, соединяющихся в конечном итоге с Белым морем; с севера – все той же Кемью с озерами.

Ареал лося Архангельской области естественным образом делится Северной Двиной на западную («легкий» лось) и восточную («тяжелый» лось) мезопопуляции (гл. 8).

Река Волга также является «делителем» населения лося на западные и восточные мезопопуляционные группировки. Скорее всего, таких группировок несколько и они «послойно» распределены вдоль берегов Волги.

В какой-то мере необычна группировка лося, обитающего на Среднерусской возвышенности и прилегающих к ней территориях (Орловская, Липецкая, Воронежская, Белгородская, Ростовская области) – гл. 6. Ее отличает от всех прочих регионов низкая плодовитость (доля стельных – от 0,178 до 0,476 – см. табл. 14). В связи с этим, невольно возникает вопрос: не является ли лесостепная группировка своего рода «синтетической» популяцией<sup>6</sup>, состоящей из двух групп особей: из условно оседлых размножающихся особей с нормальной плодовитостью (в среднем для РФ доля стельных равна 0,6 – табл. 14) и холостых мигрантов обоих полов из других популяций, «стекающих» сюда на зимовку из отдаленных северных и западных территорий более насыщенных лесом<sup>7</sup>. Если это действительно так, то, учитывая вышеприведенные цифры для доли стельных на Среднерусской возвышенности и

<sup>6</sup> Синтетическими популяциями и линиями в исследованиях по генетике и разведению сельскохозяйственных животных называют «смеси», составленные из нескольких не родственных группировок.

<sup>7</sup> Напрашивается аналогия с тундрой (лесотундрой), куда, по некоторым наблюдениям, также «стекаются» (но, правда на летовку) в первую очередь холостые особи.

в среднем для РФ, легко подсчитать и приблизительную долю таких мигрантов. В зависимости от местности их должно быть от 70 до 20%<sup>8</sup>.

На Поволжской возвышенности (правый берег Волги) также можно выделить отдельную группировку, заселяющую в основном Приволжские ленточные леса. Животные здесь немного крупнее (масса туши самцов 140–150 кг), чем в соседних степных (лесостепных) регионах (масса туши самцов 120–130 кг). Не исключено, что здесь имеет место (когда-то бывший или существующий и поныне) «сток» к нижнему течению реки верхневолжских лосей, имеющих сходные размерные характеристики. Во всяком случае, сезонные миграции вниз и вверх вдоль Волги, неоднократно отмечались различными наблюдателями. Аналогичные примеры мезопопуляционных разграничений можно приводить и далее как для Европы, так и для Сибирского региона.

Однако, наибольший научный и практический интерес, с нашей точки зрения, представляют не эти деления, которые к тому же во многом спорны (из-за недостатка фактических данных), а сведения о микропопуляционной организации заселенных лосем территорий. К сожалению, такие сведения на современном уровне знаний добыть невозможно. То есть, нельзя увидеть (на карте местности) эфемерные и к тому же с размытыми «границами» образования, каковыми являются микропопуляции, и подобным «простым» путем убедиться в реальности их существования. Можно, однако, подойти к проблеме не прямолинейно, а рассмотреть ее в общем, без всякой конкретной локализации микропопуляционных группировок. Это мы и попытаемся сделать<sup>9</sup>.

Явным свидетельством существования микропопуляций служат данные по распределению «легкого» и «тяжелого» лося в областных масштабах (гл. 8). Напомним, что порайонное распределение лося по массам повторяется из года в год. Те районы, которые были «наполнены» «легким» лосем 10 лет назад, «наполнены» им и сейчас. Вполне понятно, что если бы особи по всей областной территории передвигались абсолютно свободно, то распределение районов на «легкие» и «тяжелые» не наблюдалось бы, так как все население полностью «перемешивалось». Следовательно, поскольку явного «пе-

---

<sup>8</sup> Грубый расчет делается следующим образом. Учитывая, что доля стельных среди аборигенов 0,6, а среди мигрантов 0, составляется простейшее уравнение:  $0,178$  (или  $0,476$ ) =  $(1-m)0,6 + m 0$ , где  $m$  – доля мигрантов.

<sup>9</sup> Известны, однако, работы по выделению границ мезо- и микропопуляций. Одна из наиболее примечательных и заслуживающих внимания – работа Ракова (1964) по выделению географических и экологических популяций лося в Амуро-Уссурийском крае. Если перевести его терминологию на наш язык, первые являются мезо-, вторые – микропопуляциями.

ремешивания» нет, районы должны включать в себя микрогруппировки, состоящие из малоподвижных, а точнее, полуоседлых (в масштабах рассматриваемых территорий) особей. При этом площадь, приходящаяся в среднем на одну группировку, заведомо должна составлять менее половины площади среднего района, а не быть равной ему. Иначе пришлось бы предположить невероятное – «границы» микропопуляций совпадают с границами районов.

Для большинства центральных областей (территорий, на которых обитает южный «легкий» лось Европы – рис. 86) размер района варьирует в пределах 1–2 тыс. кв. км (к примеру, для Московской области средний размер района составляет 1,2 тыс. км<sup>2</sup>). Плотность населения лося в относительно благоприятный по численности 1991 год на этих территориях колебалась в основном от 3 до 5 особей на 10 км<sup>2</sup> лесной площади. После падения численности (1995 и последующие годы) – на уровне 1–3 особей (Ломанов и др., 1996; 2000). Отсюда можно рассчитать максимально возможную численность микропопуляции, принимая, что для средней полосы лесная площадь приблизительно в 2 раза меньше общей.

Из этих расчетов следует, что в годы подъема численности максимальный размер микропопуляции (в среднем) должен лежать в пределах 75–250 особей. В годы падения численности – в пределах 25–150 особей. Учитывая приблизительность подобных оценок, пойдем на дальнейшее упрощение. Примем, что средний размер микропопуляции равен 150 особям (плюс-минус 50 особей). Это вполне естественный размер популяционной группировки низшего ранга, так как более мелкие единицы внутри микропопуляции представляют собой половозрастные и семейные (а не популяционные) группировки, распределенные по пространству характерным для этих «этологических» групп образом (Зайцев, 1994). В среднем на область центрального региона (зоны смешанных, широколиственных лесов и южной тайги, в которых численность лося максимальна для территории РФ), приходится порядка 100 микропопуляций.

Принимая, что и для других природных зон численность микропопуляционной группировки лежит в пределах 100–200 особей, можно рассчитать, что для Центрально-Черноземного региона (лесостепь-степь) на область должно приходиться порядка 10 микропопуляций.

Около 20 микропопуляций может вмещать средний район Архангельской области (площадь северных районов Архангельской области приблизительно соответствует размеру области Центрально-Черноземного и Центрального регионов – около 30 тыс. км<sup>2</sup>, площади южных районов примерно в 1,5–3 раза меньше этой цифры). Далее на восток, на 30 тыс. км<sup>2</sup>, приходится, скорее всего, порядка 10 микропопуляций. А в Сибири на площади того же размера вряд ли их размещено более 5.

Остается открытым вопрос: какую площадь занимает микропопуляция? Для того, чтобы ответить на него, необходимо знать, по крайней мере,

«видовую плотность» в участках обитания, а не применяемую нами в расчетах плотность лося на лесопокрытую территорию. Очевидно, что большая часть лесной территории лосем практически не используется и на ней он либо не встречается вообще, либо минует ее в ходе миграций или перекочевок. Даже так называемые «участки обитания» длительное время могут оставаться фактически необитаемыми по самым различным причинам. Кроме того, особи регулярно меняют летние участки на зимние и обратно.

Тем не менее, опираясь на различные литературные данные (Зайцев, 1994; Матвеев, Бакунин, 1994; Мамаев, 1984; Teifer, 1978), можно принять, что искомая «видовая плотность» должна быть приблизительно на уровне 10 особей на  $10 \text{ км}^2$ .<sup>10</sup>

Учитывая эти две последние цифры и «стандартный» размер микропопуляции (150 особей), получим, что площадь, занимаемая этой минимальной группировкой, равна приблизительно  $150 \text{ км}^2$ . Зная площадь лесопокрытой территории и численность лосей, не сложно рассчитать, что в зоне смешанных и широколиственных лесов, в южной тайге, степной и лесостепной зонах лосем освоено примерно 60–80% территории, условно пригодной для его обитания. В северной тайге освоенность территории не превышает 10%. Все это верно для Европейской части РФ. В Сибири и на Дальнем Востоке лось также вряд ли занимает более 10 % лесопокрытой территории. Скорее же всего, значительно меньше. Опираясь предыдущими цифрами и общей площадью, вместо лесопокрытой, можно рассчитать линейное расстояние между микропопуляциями<sup>11</sup>.

Для центрального региона необходимо учесть, что численность лося здесь максимальна, им занята большая часть лесопокрытой территории и, следовательно, микропопуляции рассеяны по всему региону более менее равномерно. Расчет дает цифру порядка 20 км плюс-минус 10 км. Цифра эта хорошо согласуется с нашими предыдущими оценками, полученными из совершенно других соображений (гл. 11 – сезонная смена стадий во время кочевок лося в центральной полосе).

Подобные же расчеты для таежной зоны дают расстояния в три-четыре раза более значительные. То есть соседние микропопуляции, при условии их равномерного распределения по пространству, оказываются удаленными на 50–100 км. Здесь явное несоответствие с оценками, приводившимися ранее в гл. 11 (100–300 км). Однако несоответствие исчезает, если мы примем, что микропопуля-

---

<sup>10</sup> На особо продуктивных территориях «видовая плотность» может быть, конечно же, значительно выше, а на малопродуктивных – много ниже 10 особей на 10 кв. км. (Зайцев, 1994; Матвеев, Бакунин, 1994; Мамаев, 1984; Teifer, 1978).

<sup>11</sup> Точнее, расстояние между «ядрами» соседних микропопуляций.

ции в таежной зоне распределены неравномерно<sup>12</sup>, а зимние и летние станции значительно разнесены в пространстве и преодолеваются лосем уже не за счет кочевок, а за счет миграций (гл. 11). Вполне понятно, что при подобных условиях значительные миграционные расстояния могут сочетаться с существенно меньшими расстояниями между центрами мигрирующих группировок<sup>13</sup>, так как животные перемещаются сезонно с севера на юг и обратно или по другим направлениям в некотором смысле, как «единая масса»<sup>14</sup>.

В степной и лесостепной зонах неравномерность распределения микропопуляций и их приуроченность к руслам крупных рек определяется исключительно известными особенностями распределения лесных массивов в этих зонах. Сравнительно крупные ленточные леса, протянувшиеся вдоль рек, являются своего рода донорными территориями, питающими выселяющимся лосем ближние и дальние степные (лесостепные) территории с колковыми (или им подобными) лесами. Как мы обсуждали выше, в большинстве своем это самцы и яловые самки, которыми, вероятнее всего, и наполняются наиболее остепненные пространства Белгородской, Ростовской и других областей Европейской территории РФ. Расстояния в 50–200 км между относительно крупными лесными массивами, по существу, и являются расстояниями между «степными» микропопуляциями, так как прилегающие кое-где к рекам леса способны вместить не более одной – двух группировок.

## 12.2. Механизмы отбора в популяциях лося

В свое время в ряде статей (Рожков и др., 1989; Рожков и др., 1991; Проняев, Рожков, 1988; Проняев и др., 1990; Проняев и др., 1991; Охалкин и др. 1987; Охалкин и др. 1996; 1997), в нескольких книгах (Рожков, Проняев, 1994;

<sup>12</sup> Для Сибири и Дальнего Востока неравномерность в распределении лося – для многих почти очевидный факт, так как встречается он там, в основном, вблизи рек. Не исключено, тем не менее, что этот факт, отчасти иллюзия, вызванная тем, что человек (охотник) в таежных лесах Сибири перемещается именно по рекам.

<sup>13</sup> Здесь мы остерегаемся применять термин «микропопуляция», так как в процессе осенних миграций и в особенности на местах зимовок эти объединения особей могут терять свою индивидуальность, сливаясь с другими или, напротив, распадаясь. Весной же, после прохождения обратного потока мигрантов, в местах летовок прежние микропопуляционные группировки (да и популяции более высоких рангов) в значительной мере восстанавливаются. Подобные «структурные переходы» характерны, как известно, для многих мигрирующих видов животных (см. гл. 1).

<sup>14</sup> Очевидно, что при этом на покидаемых лосем северных пространствах плотность животных снижается, а на южнее лежащих территориях – возрастает.

Охапкин и др., 1995; Проняев, Рожков 1998) и диссертациях (Охапкин, 1992; Пискунов, 1992; Проняев, 1998) мы развили векторную модель отбора по количественным признакам.

В этом разделе мы будем использовать основные её положения. Поэтому, прежде чем двигаться далее рекомендуем, тем, кому теория не знакома, обратиться к главе 4, где она изложена в объёме необходимом для дальнейшего чтения нашей книги. Тем же, кому всё это хорошо известно напомним очень кратко суть.

Отбор по количественным признакам можно разделить на несколько типов (индивидуальный, позиционный, групповой), каждый из которых, в свою очередь, подразделяется на несколько форм. В данной работе нас будет интересовать, в основном, лишь индивидуальный отбор.

Он включает в себя стабилизирующую и движущую формы. Последняя подразделяется на движущий отбор I, состоящий из одного «элементарного» вектора и движущий отбор II, состоящий, как и стабилизирующий, минимум из двух разнонаправленных векторов.

Расчеты показывают, что взаимодействие мощного вектора со слабым приведет к появлению движущего отбора, действующего в том же направлении, что и наиболее сильный вектор. Такой составленный из двух «элементарных» противодействующих векторов «результатирующий» вектор мы и называем движущим отбором II, в отличие от движущего отбора I, представленного каким-нибудь одним «элементарным» плюс- или минус- вектором. Если же «элементарные» плюс-, минус- векторы равны по интенсивности в системе возникает стабилизирующий отбор, выбраковывающий крайние варианты и тем самым «стягивающий» исходное распределение в направлении его центра (см. рис. 12; 13, гл. 4).

Возможны и промежуточные ситуации, когда результатом взаимодействия будет сочетание стабилизирующего отбора с движущим II (Рожков, Проняев, 1994). Работая с популяциями, в некоторых особых случаях, в принципе, не сложно воспроизвести всю систему взаимодействующих векторов. Она, как правило, оказывается полностью соответствующей рассмотренной выше модели<sup>15</sup> с той лишь поправкой, что «элементарных» векторов может быть значительно больше двух.

Выполняя подобные работы, необходимо: **1** – располагать информацией о значении признаков (промеров особей), по крайней мере, на начальный момент времени (до элиминации); **2** – следует производить сбор информации безвыборочно. К сожалению, для рассматриваемых популяций лося ни

---

<sup>15</sup> Иногда, в пределах анализируемой популяции, может, кроме индивидуального отбора, действовать еще и групповой (и/или позиционный отбор), тогда вся картина усложняется и соответственно усложняется ее анализ (Гл. 4, Рожков, Проняев, 1994).

то, ни другое, как раз и невозможно. Мы получаем информацию на момент отстрела, сам же отстрел, по сути дела, выборочен, т.е., как мы убедились из предыдущих глав, действия охотников наводят в популяциях минус- вектор (искусственный отбор реализующийся в виде минус- вектора движущего отбора  $I$ )<sup>16</sup>.

Однако, главная «неприятность» заключается в том, что мы имеем дело не с выборками особей, остающимися в популяции и воспроизводящими ее, а с выборками, выведенными из состава популяции. Посмотрим, какие искажения при этом вносятся в полученные данные.

Ситуация, соответствующая нашему случаю изображена на рисунке 87. Пресс охоты наводит в популяции минус-вектор (рис. 87.2), который смещает моду и среднее значение признака в отрицательном направлении (рис. 87.1). Это то, что остается в популяции и нами не анализируется. Анализу подвергается лишь группировка добытых животных, а в ней значения признаков меняются в прямо противоположном направлении – (рис. 87.3). Причем, сдвиг среднего значения признака в выжившей группировке ( $\Delta\bar{x}_w$ ) по абсолютной величине всегда должен быть меньше аналогичного сдвига в элиминированной ( $\Delta\bar{x}_s$ ), т.е. ( $\Delta\bar{x}_w < \Delta\bar{x}_s$ ). Последнее объясняется просто. Объем элиминированной под действием охотничьего пресса выборки, как правило, существенно меньше оставшейся. Поэтому тот сдвиг, который мы в принципе могли бы получить от отбора (если бы элиминация была бы значительна) и который мы фиксируем в чистоте на добытой в процессе охоты группировке (но, с противоположным знаком), просто «тает» в объеме выживших особей. Все это можно представить себе более наглядно следующим образом. Произведем имитацию отбора слабой интенсивности, «отщипнув» от исходного распределения фрагмент справа (на рис. 87.2 зачерненный участок распределения).

Очевидно, что ( $\Delta\bar{x}_s$ ) будет равно почти половине ширины распределения (расстояние по оси абсцисс между вершинами исходного распределения и «зачерненного»), в то время как ( $\Delta\bar{x}_w$ ) по абсолютной величине примет значение, едва отличное от нуля (исходное распределение после исключения элиминированных особей практически не изменится).

Таким образом, «щипок» (при незначительном объеме элиминации) почти не поменяет среднего значения признака в популяции, так как почти вся популяция при этом выживет. По мере того, как объем будет нарастать, увеличится и  $\Delta\bar{x}_w$ . При соотношении выживших и элиминированных 1:1 абсолютные значения  $\Delta\bar{x}_s$  и  $\Delta\bar{x}_w$  сравняются. При дальнейшем увеличении объемов элиминации  $\Delta\bar{x}_s$ , в свою очередь, превратится почти в нулевое значе-

<sup>16</sup> Подробному рассмотрению этой темы посвящена одна из глав нашей предыдущей книги (Рожков, Проняев, 1994).

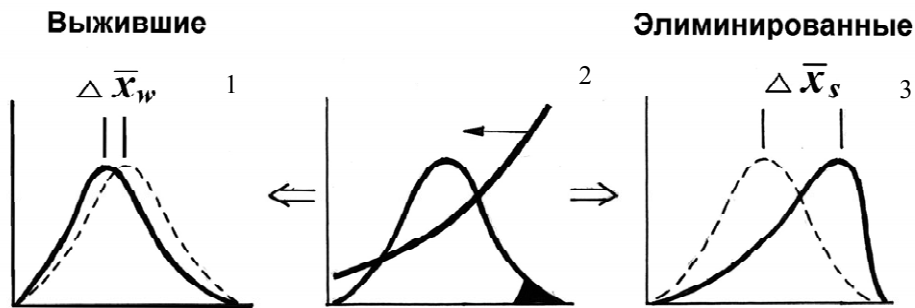


Рис. 87. Графическая модель, иллюстрирующая влияние движущего отбора на форму распределений значений признака для выживших и элиминированных из популяции группировок. Ось абсцисс – значение признака, ось ординат – частота встречаемости особей с тем или иным значением признака (на графике 2, кроме того, и коэффициент элиминации). Сплошные линии отмечают распределения в группировках до и после отбора, прерывистые линии – «тень» исходного распределения, изображенного на графике 2. Сплошная линия с вектором (стрелкой) – элиминационная кривая, аналогичная изображенным на рисунке 12.  $\Delta\bar{x}_w$  – сдвиг среднего значения признака в выжившей группировке,  $\Delta\bar{x}_s$  – в элиминированной. Остальные обозначения объяснены в тексте. 1 – состояние условной популяции после отбора, 2 – до отбора, 3 – распределение в элиминированной группировке.

ние, а  $\Delta\bar{x}_w$  достигнет максимальных величин, равных половине ширины распределения (симметричная ситуация).

Объем элиминации, приходящийся на минус-вектор, наводимый охотниками в популяциях лося с учетом всех видов браконьерства, по-видимому, должен лежать в пределах 10–20%. Отсюда, очень приблизительно можно подсчитать, что по абсолютной величине превышает раз в пять. К сожалению, нам не известны истинные (безвыборочные) значения признаков в исходных (до отбора) популяциях. Поэтому, действуя подобным образом, мы не можем пойти дальше и рассчитать величины сдвигов, а по ним – ожидаемый селекционный эффект ( $\Delta\bar{X}$ ), т.е. закрепленный генетически в следующем поколении сдвиг признака. Тем не менее, приближительные расчеты все же можно сделать, подойдя к проблеме с другой стороны.

Примем, что «охотничий» минус-вектор линеен (наподобие изображенных на рисунке 12.2,5; гл. 4). Его действие обеспечивается 15% элиминированных из популяции особей. Воспользовавшись для расчетов распределениями массы туши лося в отдельности для каждого возрастного класса, получим, что значение сдвига ( $\Delta\bar{x}_w$ ) в популяции за год в среднем для всех возрастов равно примерно 1,5 кг (при объеме элиминации около 15% и линейном векторе, действующем идентично для каждого возрастного класса,



средняя масса должна изменяться приблизительно на 1%, т.е. от 700 г для сеголеток до 2 кг для наиболее старших возрастных группировок)<sup>17</sup>.

Селекционный эффект можно рассчитать, исходя из следующей формулы (Фолкнер, 1985):  $\Delta\bar{X} = h^2 \Delta\bar{x}_w$  где  $h^2$  – наследуемость признака. Ориентируясь на известные для сельскохозяйственных видов животных значения показателя наследуемости живой и убойной массы (Плохинский, 1964; Иванова, 1974), примем вполне реальную для массы туши лоса величину  $h^2 = 0,5$ . Отсюда, для  $\Delta\bar{X}$ , получим 0,75 кг. Таким образом, в результате непреднамеренной селекции, которую, не подозревая ни о чем, проводят охотники, 600–800 г вполне может убывать из средней массы туши ежегодно.

Последнее расширение ареала лоса на юг (Европейская территория РФ) активно началось примерно полвека назад из таежных мест его обитания (гл. 7). Отсюда получим, что за полувековой период за счет охоты лось мог «сбросить» 30–40 кг<sup>18</sup>.

Эти расчеты, конечно же, чрезвычайно приближительны и иллюстрируют только принципиальную возможность относительно быстрой микроэволюции лоса под действием бессознательно проводимой человеком в природных условиях селекции (уместнее было бы сказать – «антиселекции», так как под действием ее уменьшается масса и ухудшаются трофейные качества добычи)<sup>19</sup>.

<sup>17</sup> Отсюда можно подсчитать, что средние массы, рассчитанные по группировкам добытых взрослых особей, могут превышать (за счет  $\Delta\bar{x}_s$  – анализа, а не  $\Delta\bar{x}_w$ ) средние значения масс остающихся в популяции группировок килограмм на 5–10. Подобный систематический сдвиг имеет место везде и всегда. По этой причине он, не искажая серьезным образом наблюдаемой картины, приводит лишь к одному «малозначительному» неудобству (которое следует «держать в голове», если мы хотим поточнее узнать, «что осталось в популяции»), необходимо все средние массы, фигурирующие в данной книге, уменьшить на несколько килограмм. Существует, правда, и еще одно осложнение. Если интенсивность элиминации, обеспечивающей минус-вектор, по регионам существенно меняется – будет несколько меняться и  $\Delta\bar{x}_s$ , слегка разнообразя поправки к расчету «остающейся» массы.

<sup>18</sup> Имеется ввиду масса туши.

<sup>19</sup> Снимем одно возражение, которое может возникнуть в отношении приведенных выше расчетов. Теоретический «полувековой» сдвиг равен 30–40 кг лишь при одном из двух условий: первое заключается в предположении, что охотничий минус-вектор наводится только в южной макропопуляции. При этом интенсивность элиминации за счет охоты на севере может быть равной или даже большей по интенсивности, чем на юге, но элиминация эта безвыборочна. Как было показано в главе 8, подобное предположение не верно. На

Реальный «полувековой» сдвиг массы можно подсчитать, воспользовавшись графиками, характеризующими распределения масс лося по природно-климатическим зонам Европы, в зависимости от возраста (точнее цифровыми данными к ним) – рис. 37 (гл.8).

Северную макропопуляцию характеризует верхняя кривая, южную, образовавшуюся, как мы считаем, относительно недавно из северной – нижняя кривая. Среднюю кривую мысленно отбросим, так как она построена на данных, включающих переходную зону между двумя интересующими нас макропопуляциями (см. рис. 37, гл. 8). Для каждого возраста (за исключением сеголеток) относительная разница в массе между югом и севером составляет 10% (варьирует от 10,2 до 10,8%).

Для сеголеток эта разница в два раза меньше (около 4%). В абсолютном выражении разницы таковы: около 3 кг – для сеголеток, 12 кг – для 1,5-леток, 15–17 кг – для 2,5–4,5-леток и 20 кг – для более старших возрастов. Нет никаких оснований считать, что природно-климатические условия и кормовая база для лося на юге хуже, чем на севере. Здравый смысл подсказывает, что, скорее всего, все как раз наоборот, раз уж плотность южного лося выше.

Отсюда, наблюдаемую разницу масс следует рассматривать ни как модификационное влияние, обусловленное «худшими» условиями юга, а как генетически закрепленную разницу, которая, если и модифицирована условиями, то в прямо противоположном направлении, (т.е. в сторону уменьшения этой разницы).

---

севере также идет избирательное изъятие (хотя, конечно же, и не с такой интенсивностью). Если бы мы провели расчеты по всем правилам (т.е. учли бы северную избирательность, в условиях неравновесия по отбору как севера, так и юга), получили бы несколько иной «полувековой» сдвиг. Однако вспомним, что при мозаичном (а не гомогенном) распределении охотничьей нагрузки на севере действие минус-вектора отбора нивелируется (см. модель, приведенную в конце гл. 8 – рис. 58). Так как мозаичное распределение нагрузки, скорее всего, действительно характерная особенность севера, такую ситуацию можно условно рассматривать как состояние с безвыборочной элиминацией. То есть, формально наша модель остается все же верной. Второе условие вытекает из того, что на севере, по крайней мере, на протяжении последних 100 лет состояние популяций по отбору, по-видимому, равновесно. То есть, охотничий минус- вектор уравнивается плюс-вектором (рис. 12.6; гл. 4) и, следовательно, не дает никакого сдвига, что, в некотором смысле, также эквивалентно безвыборочной элиминации. Это состояние сохранялось и в тот период, когда лось выселялся на юг, на неравновесные по отбору территории, и, следовательно, мог свободно видоизменяться там на расчетные 30–40 кг.

Итак, разница составляет 15–20 кг (без учета сеголеток). Модель же предсказывает в два раза более значительную величину. Обратим внимание, что относительные различия между сеголетками севера и юга существенно меньше (4%), чем между взрослыми (10%). Это сразу указывает на то, что отбор действует по ним значительно слабее, а не с той же интенсивностью, что и для старших возрастных групп. Скорее же всего, сеголетки вообще не подвержены прямому действию «охотничьего» вектора (элиминация по ним, по-видимому, безвыборочна). Наблюдаемый же «полувековой» сдвиг в 4% (3 кг) коррелятивно наводится через отбор в группировках, принадлежащих к старшим возрастным группам. Более того, и у 1,5-леток сдвиг может быть также отчасти наведен (подробней об отборе по коррелятивно связанным признакам см. в нашей книге – Рожков, Проняев, 1994).

Если ввести подобные поправки в модель, селекционный дифференциал ( $\Delta\bar{x}_s$ ) будет существенно меньше (чем это следовало из первоначальных расчетов), а следом за ним уменьшится и селекционный эффект ( $\Delta\bar{X}$ ). Скорее всего, его годовое значение вряд ли будет выше 400–500 г, что соответствует «полувековому» сдвигу в 20–25 кг. Существуют и другие причины, способные уменьшить разницу в массах между севером и югом – это обмен мигрантами и возникновение встречного плюс-вектора, противодействующего минус-вектору и приводящего (по схеме, изображенной на рисунке 12.4-6; гл. 4) к стабилизирующему отбору.

Обмен мигрантами, без сомнения, существует. Однако мощность этого фактора незначительна и вряд ли может привести к заметным влияниям (если учесть, что почти весь лось центральных районов малоподвижен). Возникновение же встречного вектора более чем вероятно, так как без него невозможен переход популяции в эволюционно-стабильное состояние. В упрощенном виде этот переход можно проиллюстрировать рисунком 88.

Плюс-вектор первоначально существует как бы виртуально, почти не соприкасаясь с движущимся влево (под действием минус-вектора) распределением (рис. 88.1). Постепенно распределение «наползает» на плюс-вектор и останавливается, когда мощности противодействующих векторов уравниваются (рис. 88.2). Совместное рассмотрение их действия в этой ситуации, как известно, дает обычную картину стабилизирующего отбора (рис. 88.3, см. также рис. 12. 4-6; гл. 4).

Заметим, что плюс-вектор – это не «экзотика». Его действие по массе обнаруживается всегда в популяциях самых различных видов животных и человека (Рожков, Проняев, 1994; Проняев, Рожков, 1998)<sup>20</sup>. Другое дело, что для лосей полноценная «встреча» векторов (рис. 88.2) могла еще и не

<sup>20</sup> Далее мы рассмотрим причины, приводящие к его возникновению в популяциях лося.

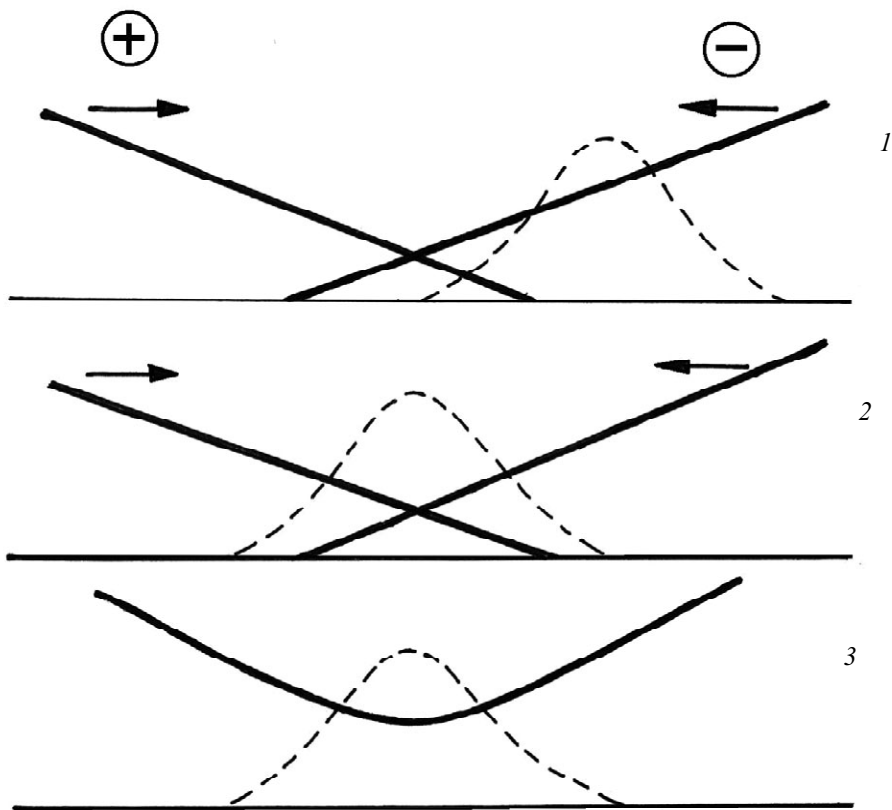


Рис. 88. Графическая модель, иллюстрирующая смещение распределения признака, под действием минус- вектора (1) и последующую остановку распределения при встрече с плюс- вектором (2; 3). Распределения изображены прерывистыми линиями, элиминационные кривые – сплошными.

наступить. Так это или нет, нам неизвестно. Однако, совершенно ясно, что присутствие плюс- вектора даже в системе, далекой от равновесия, будет приводить к уменьшению абсолютного значения сдвига в любой популяции.

Рассмотрим теперь то, что происходит на уровне микропопуляций. Как можно было убедиться из главы 8, порайонные различия в интенсивности действия охотничьего минус- вектора неизбежно приводят и к порайонным различиям в массах. Воспользовавшись данными по динамике средней массы в зависимости от возраста для «легких» и «тяжелых» районов (т.е., действуя точно так же, как и в выше разобранным случае с макро-популяциями), получим, что эти группировки животных по всем возрастам (за исключением сеголеток) отличаются друг от друга на 4-6%, что соответствует разнице в массе между взрослыми в 6-8 кг. Сеголетки же из «легких» и «тяжелых»

районов, напротив, почти не отличаются по массе. Это хорошо видно даже на графиках динамики массы от возраста, приведенных для «конкретных» областей (Архангельской и Московской) рис. 46, 51, гл. 8<sup>21</sup>.

Объяснение подобных различий между взрослыми и сеголетками может быть только одно: «охотничий» минус- вектор интенсивно действует только по взрослым животным, приводя к соответствующим сдвигам по массе, молодняк же почти не подвержен его действию (т.е., элиминация в этой возрастной группе имеет практически безвыборочный характер).

Меньшие различия между микропопуляциями из «легких» и «тяжелых» районов (4–6%), чем между «южными» и «северными» макропопуляциями (10%), легко объяснимы.

Во-первых, это обмены особями, которыми здесь уже нельзя пренебречь, как это мы сделали в случае макропопуляций. Вполне понятно, интенсивность обменов на микроуровне такова, что они, по сути дела, противодействуют отбору, сглаживая возникающие различия между соседствующими группировками.

Во-вторых, мы не можем предположить, как в предыдущем случае, что отбор эффективно действует только на одной территории и отсутствует на другой (см. сноску 19). Все микропопуляции подвержены его действию, но те из них, что расположены в «тяжелых» районах, испытывают меньшее его давление<sup>22</sup>.

Отсюда следует, что расхождение между группировками будет не столь значительным, каким оно могло бы быть при полном отсутствии «охотничьего» отбора в «тяжелых» районах.

Интересен вопрос: в какой мере генетически закреплено наблюдаемое межрайонное различие? Вопрос этот сложный и в настоящее время (да и не в столь отдаленное будущее) ответить на него более менее определенно невозможно (неизвестны ни сдвиги масс ( $\Delta\bar{x}_w$ ), ни многое другое, что для этого требуется).

Тем не менее, попытаемся произвести ориентировочную оценку, руководствуясь исключительно «здравым смыслом». Очевидно, что долю унаследованного, например, за одно поколение сдвига, можно оценить, поделив (наследственно обусловленный эффект отбора) на  $\Delta\bar{x}_w$  (селекционный

<sup>21</sup> Если, однако, разделить данные в зависимости от пола, то можно заметить, что между самцами-сеголетками северных территорий (в отличие от самок), все же наблюдаются заметные различия. Это видно и на соответствующем графике, характеризующем Архангельскую область (рис. 46, гл. 8). Причина подобного отклонения северных областей от расположенных южнее будет ясна из дальнейшего.

<sup>22</sup> За счет меньшей интенсивности охотничьей нагрузки или, возможно, за счет меньшей ее выборочности.

дифференциал). Но  $\Delta\bar{X} / \Delta\bar{x}_w = h^2 \cdot h^2$ , как мы отмечали, скорее всего, равен 0,5<sup>23</sup>. Так что за один акт действия отбора минимум половина сдвига будет наследственно закреплена.

В реальной ситуации наследственная составляющая межрайонного «полувекового» сдвига накапливается в поколениях и, следовательно, она заведомо должна быть выше этой минимальной величины.

С различиями в массах между макропопуляциями проще. Здесь, почти наверняка, можно принять, что практически весь «полувековой» сдвиг, составляющий 10%, накоплен и наследственно закреплён в течение ряда поколений<sup>24</sup>.

Как мы уже не раз отмечали, отбор, проводимый «бессознательно» охотниками по массе животных, попутно изменяет и возрастную структуру популяции (так как более крупные животные являются и более старшими по возрасту)<sup>25</sup>.

Казалось бы, влияние возрастной структуры на расклад средних масс должно быть определяющим. Это следует из того, что скорость движущего отбора пропорциональна дисперсии признака ( $\sigma^2$ , т.е.  $\Delta\bar{x}_w \sim \sigma^2$ )<sup>26</sup> – см. главу 4.

Действительно, если сравнить дисперсии массы для каждого возраста в отдельности с дисперсией для всех возрастов вместе, можно вычислить вклад в изменчивость массы возрастной структуры. Этот «межвозрастной» вклад будет, по крайней мере, раза в три больше «внутривозрастного». Однако подобные абсолютно правомерные рассуждения верны только в отношении

<sup>23</sup> На самом деле, биологи (генетики), в отличие от математиков, воспринимают формулы  $\Delta\bar{X} / \Delta\bar{x}_w = h^2$  и  $\Delta\bar{X} = h^2 \Delta\bar{x}_w$ , как совершенно разные. По первой из них определяется наследуемость, которая получила название «реализованная». По второй рассчитывается селекционный эффект с помощью «обычной» наследуемости, определенной совершенно иным способом. Чаще всего, как показывает опыт, обычная наследуемость меньше реализованной.

<sup>24</sup> Это следует из того, что вызванный отбором годовой сдвиг ( $\Delta\bar{x}_w$ ) по абсолютной величине скорее всего не менее, чем на порядок меньше «полувекового» сдвига.

<sup>25</sup> Так как возрастная структура определяется по элиминированной группировке, а ее распределение смещено в сторону больших значений, средний возраст, приводимый нами в некоторых таблицах, несколько превышает (учитывая действия минус-вектора) реальные популяционные значения. Подобно аналогичному случаю с массой, это смещение систематическое и никак не влияет на общие результаты, приводимые в данной книге.

<sup>26</sup> Этот теоретический результат был обоснован математически еще в 30-х годах как в отношении количественных признаков, так и генов (вывод соответствующей формулы для количественных признаков мы приводим в нашей книге (Рожков, Проняев, 1994).

годовых сдвигов признаков ( $\Delta\bar{x}_w$ ). Мы же должны учитывать еще и селекционный эффект (т.е. накопление наследуемой составляющей в популяции –  $\Delta\bar{X}$ ). Принимая, что возрастная структура популяции по вполне понятным причинам не наследуется<sup>27</sup>, можем сразу же предположить, что ее влияние на различия популяций по массам будет, по крайней мере, не столь велико.

Расчеты показывают, что различие по массам между «южной» и «северной» макропопуляциями за счет различий в возрастной структуре лежит в пределах 8-12 кг. За счет описанных выше внутривозрастных процессов это различие, как мы отмечали, достигает 15-20 кг. Следовательно, большая часть (60-70%) макропопуляционной разницы по массе возникло под воздействием внутривозрастного отбора, а не в результате изменения структуры.

К сходному выводу можно прийти, анализируя и микропопуляционные различия. Средняя разница (рассчитанная по областям Европейской части РФ) между «тяжелыми» и «легкими» районами – около 12 кг. Разница за счет действия отбора внутри возраста – 6–8 кг, за счет отбора, меняющего возрастную структуру – около 5 кг. Отсюда 50–70% различий приходится на внутривозрастную разницу масс. Этот результат дополнительно свидетельствует в пользу того, что и на микроэволюционном уровне значительная часть разницы в массах между районами зафиксирована генетически. Так как в противном случае изменения в возрастной структуре действовали бы определяюще.

### 12.3. О «пришлых» и «местных» лосях

Обратимся теперь к данным, помещенным в таблице 46. Они воспроизводят рассмотренную в 6 главе «пилу» (рис. 24) для трех природно-климатических зон, т.е. изменение массы животных за осенне-зимний период. Напомним, что, согласно Кнорре (1961), осенью у сеголеток рост останавливается, и масса сохраняется неизменной до начала вегетации. У взрослых же животных (1,5 лет и старше) неизменно наблюдается значительная потеря массы за этот период, доходящая до 20% и более. Эти натурные данные получены в условиях полувольного содержания лосей в Печоро-Илычском заповеднике, и мы рассматриваем их как своего рода стандарт для сравнения. Такому стандарту удовлетворяют в таблице 46 только относительные цифры перепада масс для зон смешанных, широколиственных лесов и южной тайги, т.е. территорий, наиболее благоприятных для обитания лося (если судить

<sup>27</sup> Так как возрастная структура – не индивидуальная характеристика, а популяционная (наподобие численности, плотности и т.д.), к ней вообще не применимо понятие наследуемости. Действие отбора по изменению возрастной структуры не передается следующему поколению и не накапливается из года в год в популяции.

Таблица 46. Относительный перепад массы с октября по январь для разных природно-климатических зон Европейской части РФ (самцы и самки вместе)

| Возраст                               | Тайга<br>( $n= 46189$ ) | Смешанный лес<br>( $n= 45013$ ) | Лесостепь<br>( $n= 4367$ ) |
|---------------------------------------|-------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| 0.5                                   | 0,0900                  | - 0,0007                        | 0,0248                     |
| 1.5                                   | - 0,0175                | - 0,0820                        | - 0,0583                   |
| 2.5                                   | - 0,0013                | - 0,0764                        | - 0,0507                   |
| 3.5                                   | - 0,0060                | - 0,0862                        | - 0,0668                   |
| 4.5                                   | - 0,0100                | - 0,0930                        | - 0,0162                   |
| Среднее значение для 1,5 – 4,5- леток | - 0,0087                | - 0,0841                        | - 0,0480                   |

Примечание. Под тайгой в данной таблице понимаются подзоны средней и северной тайги, под смешанным лесом – подзона южной тайги, смешанные и широколиственные леса средней полосы, под лесостепью – лесостепная и степная зоны. Расчет «относительного перепада» производили следующим образом: разницу (масса января минус масса октября) делили на среднюю массу за октябрь-январь.

по численности и плотности его населения на данных территориях – Лома-нов, 1995).

Именно поэтому в главе 6 для сравнения с «пилой» Кнорре мы выбрали одну из областей средней полосы (подобный «запрещенный прием» позволил нам «до поры» не касаться более сложных проблем).

Итак, только для средней полосы, по лицензионным данным, выявляется закономерность, обнаруженная Кнорре (отсутствие изменения массы у сего-леток и ее значительный сброс у старших возрастов). В зоне тайги и лесостепи, напротив, наблюдается неожиданный рост массы у молодняка, причем, наиболее значителен он на севере, а не на юге. Взрослые таежные животные почти не сбрасывают массу, а лесостепные взрослые, хотя и заметно ее сбрасывают, но менее значительно, чем животные зоны смешанных лесов. Если отнестись к этим данным «поверхностно», то их можно интерпретировать следующим, почти абсурдным образом.

Условия среды наиболее благоприятны в северной тайге, поэтому молодые растут даже зимой, а старые почти не теряют вес. В лесостепи условия похуже. И уж совсем они невыносимы в средней полосе. Однако вспомним, где находится Печоро-Илычский заповедник – пограничье средней и северной тайги. Следовательно, общая закономерность, выявленная Кнорре, должна реализоваться и в этой зоне, но какие-то дополнительные влияния «искажают» ожидаемый результат. Что же это за влияния?



Таблица 47. Перепад массы с октября по январь (февраль) для разных природно-климатических зон Европейской части РФ (самцы и самки вместе)

| Месяц   | Тайга         |                 | Смешанный лес |                 | Лесостепь    |                |
|---------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|--------------|----------------|
|         | сеголетки     | взрослые        | сеголетки     | взрослые        | сеголетки    | взрослые       |
| Октябрь | 70,54<br>2628 | 162,28<br>9816  | 72,33<br>1438 | 163,93<br>6900  | 70,94<br>48  | 146,73<br>173  |
| Ноябрь  | 73,13<br>2470 | 161,41<br>11706 | 72,14<br>2218 | 151,66<br>9228  | 69,83<br>518 | 143,27<br>2336 |
| Декабрь | 73,65<br>3334 | 160,13<br>17626 | 72,14<br>3021 | 147,45<br>12884 | 73,31<br>484 | 140,78<br>2173 |
| Январь  | 77,13<br>1852 | 161,63<br>13849 | 72,28<br>1765 | 144,83<br>7373  | 72,71<br>294 | 136,73<br>1002 |
| Февраль | 79,55<br>49   | 162,23<br>1357  | —<br>—        | —<br>—          | —<br>—       | —<br>—         |

Примечание. Более мелкие цифры справа – объемы выборок. Смотрите также примечание к предыдущей таблице.

Проведем обработку данных другим способом. Разделим животных на два возрастных класса (сеголетки и взрослые) и проследим, как изменяется масса по месяцам в разных зонах (табл. 47).

Подобная перегруппировка данных для средней полосы ничего нового не добавляет. Сеголетки неизменны по массе (с октября по январь – около 72 кг); взрослые резко сбрасывают массу (со 164 кг в октябре до 145 кг в январе). В таежной зоне сеголетки «стартуют» в октябре с массы в 70-71 кг, а в январе-феврале масса их уже превышает 77 кг.

Создается впечатление, что где-то в декабре начинается наиболее сильное ее наращивание. Если приглядеться (табл. 47) к динамике массы у взрослых, то обнаружим, что декабрь и здесь является «переломной точкой». Вначале масса снижается (со 162 кг в октябре до 160 кг в декабре), затем начинает подниматься, возвращаясь в январе-феврале к исходному уровню (162 кг). Вспомним (гл. 11), что именно с декабря в таежной зоне наблюдается подход мигрантов к местам, где обычно и проводится охота. Этот подход отмечается как наблюдателями (охотники, зоологи, охотоведы), так и регистрируется по динамике закрытия лицензий.

Отсюда естественно принять объяснение, базирующееся на следующих четырех основных положениях: **1** – «пила» Кнорре однотипно реализуется

по всему ареалу лося; **2** – почти весь лось средней полосы местного происхождения, совершающий в течение года незначительные по протяженности кочевки (гл. 11; см. так же Приложение 6); **3** – большая часть лося тайги и некоторая часть лесостепи (степи) представлена мигрирующими особями, сезонно перемещающимися на большие расстояния (гл. 11); **4** – на многих территориях группировки лося состоят из двух типов особей – оседлых (кочующих) и пришлых (мигрирующих).

В октябре месяце почти весь таежный лось, в местах его добычи, представлен оседлыми особями. Масса сеголеток на этот момент приблизительно равна 70 кг и далее в течение зимы не меняется. Масса взрослых равна 162 кг и постепенно падает. Объем этого ниспадения на отрезке времени с октября по январь можно определить, обратившись к таблице 47 (колонка, характеризующая животных смешанного леса). Ниспадение равно приблизительно 12%, что в целом согласуется с натурными данными приведенными Кнорре (1961)<sup>28</sup>.

Приняв «стартовую» массу взрослых (162 кг) за 100%, получим, что в январе месяце ее значение по группе оседлых особей будет равно 142 кг.

По таблице 47 находим, что в январе месяце таежные сеголетки имели массу около 77 кг. Судя по тенденции нарастания веса, пришлые должны иметь массу в районе 79-80 кг. Учитывая эти цифры, можем написать следующее соотношение для «смеси» пришлых и местных сеголеток:

$$70p + 80(1-p) = 77,$$

где  $p$  – доля местных, а  $1-p$  – соответственно доля пришлых.

Отсюда находим, что доля местных в январе составила 20-30%, остальные пришлые.

Вновь обратимся к таблице 46. Масса таежных взрослых в январе – 162 кг, расчетная масса местных – 142 кг. Составляем новое соотношение для январской «смеси»:

$$142p + x(1-p) = 162,$$

где  $x$  – искомая январская масса пришлых.

---

<sup>28</sup> Мы принимаем вслед за Кнорре, что наблюдаемое снижение массы происходит за счет смещения баланса между энергозатратами и энергопотреблением в минус- сторону в осенне-зимний период. Но в популяции действует отбор, который также приводит к снижению массы. Не обусловлено ли наблюдаемое явление, именно, этим фактором, а не энергетическим «дисбалансом»? Здесь стоит, однако, еще раз напомнить, что сдвиг за счет охотничьего минус- вектора для взрослых животных не может быть выше 1% за сезон охоты. Скорее же всего, значительно меньше. Если же популяционные группировки на момент исследования достигли равновесного состояния по отбору, то он вообще нулевой. По сеголеткам же, по-видимому, идет безвыборочное изъятие (см. раздел 12.2.).

Таблица 48. Расчетные параметры массы для местных и пришлых таежных группировок и «смеси» из них

| Месяц   | Местные   |          | Пришлые   |          | «Смесь»   |          | Доля пришлых, % |
|---------|-----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|-----------------|
|         | Сеголетки | Взрослые | Сеголетки | Взрослые | Сеголетки | Взрослые |                 |
| Октябрь | 70        | 162      | 80        | 190      | 70        | 162      | Пришлых нет     |
| Январь  | 70        | 142      | 80        | 168      | 77        | 162      | 70 – 80         |

Принимая, что  $p = 0,2-0,3$  (см. выше), получим, что  $x$  приблизительно равен 168 кг. Учитывая 12% сброс массы с октября по январь, не трудно рассчитать, что масса пришлых в октябре равна приблизительно 190 кг.

В таблице 48 все эти данные сведены воедино.

Перейдем теперь к рассмотрению данных по лесостепной (степной) зоне.

Сеголетки «стартуют» в этом случае в октябре месяце с массы в 70 кг<sup>29</sup> и «финишируют» в январе с массой, равной 73 кг (табл. 47). Цифры по взрослым в те же сроки меняются со 147 кг до 137 кг. Следовательно, группировки местных особей (считая, что в октябре в них отсутствуют чужаки) должны по сеголеткам сохранять в течение зимы массу, равную 70 кг, а взрослые (принимая 12% снижение) уменьшать ее со 147 до 129 кг. Чтобы произвести дальнейшие расчеты (подобные вышеприведенным для тайги), необходимо задать хотя бы одно реальное значение массы для пришлых. Примем ее равной в октябре месяце 164 кг. Делая такой выбор, мы исходим из следующих соображений. Лось в лесостепной (степной) зоне появился в свое время в результате его заходов (при расширении ареала) из зоны смешанных лесов, для которых как раз и характерна «стартовая» масса в 164 кг (табл. 47).

В настоящее время большая часть населения лося сосредоточена именно в этих лесах и ничтожная – в лесах лесостепной зоны (рис. 89).

Естественно, что заходы из средней полосы продолжают и в настоящее время. То есть, «срединная» территория постоянно подпитывает своим лосем лесостепь. Она же на население этого «срединного» лося никакого влияния не оказывает (ввиду малочисленности южной макропопуляции). Срединный лось, «осевший» на тех лесостепных территориях, где проводится охота, приближается за счет избирательности изъятия (минус-вектор) к параметрам «местного» лося. «Осевший» на территориях, закрытых для охоты (заповедники, заказники) или малопосещаемых охотниками, сохраняет свои свойства «срединного» лося (охотничий минус-вектор отсутствует или мал по интенсивности).

<sup>29</sup> Учитывая незначительность выборки за октябрь, начальную массу оценивали, ориентируясь также и на ноябрь месяц.

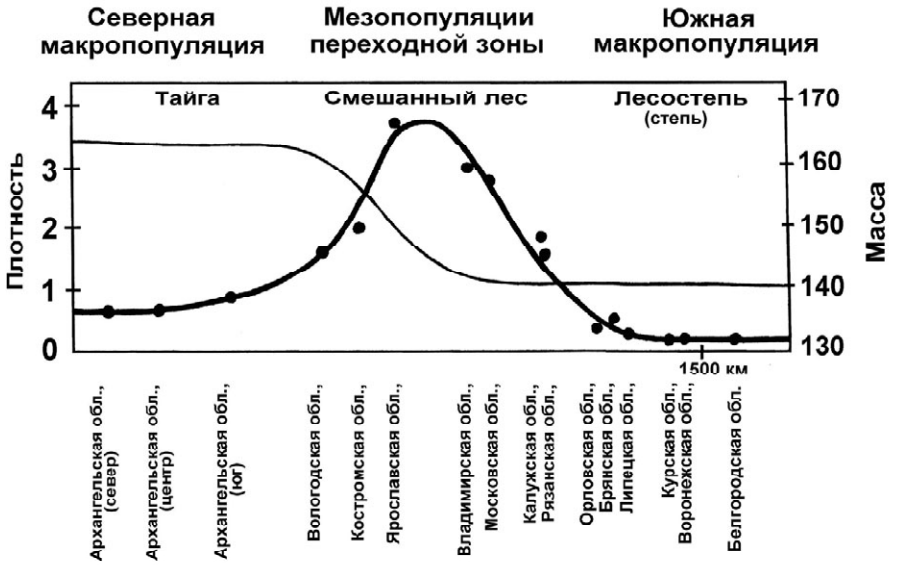


Рис. 89. Изменение плотности населения лосей (численность, деленная на общую площадь) по «трансекту» Архангельск – Курск. График совмещен с кривой изменения массы вдоль «трансекты» (см. рис. 392, с которого эта кривая воспроизведена). Кривая плотности выделена широкой линией, кривая массы – узкой. Ось абсцисс – расстояние от Архангельска по прямой. Левая ось ординат – значения плотности, увеличенные в 1000 раз. Правая ось ординат – средняя масса. Плотность рассчитана по данным, усредненным за 1981–1999 гг.

Этот-то лось и появляется, по-видимому, на охотничьих участках в период осенне-зимних миграций. Для него мы принимаем, что точно так же, как и в случае лосей средней полосы, его октябрьская масса в 164 кг снижается к январю до 144 кг (табл. 47). Проводя вычисления (наподобие приведенных выше) для «смеси», получим, что доля пришлых в группировках местных должна составлять 50–60%. Чтобы при такой доле средняя масса для «смеси» сеголеток равнялась 73 кг, необходимо предположить, что масса пришлых сеголеток около 75 кг.

Все характеристики, рассчитанные подобным путем, сведены нами в таблицу 49.

Все эти расчеты (как для лесостепи, так и для тайги) приблизительны. Однако, в целом они воспроизводят, по-видимому, вполне верную общую картину распределения масс по «местным» и «пришлым» группировкам, хотя, конечно, конкретные цифры могут несколько (а возможно и более значительно) отличаться от приведенных в таблицах 48, 49. По существу, все наши теоретические расчеты основывались на данных таблицы 47. В ней объединены оба пола. Для получения ориентировочных, а не конкретных, цифр вполне достаточно такого подхода.

Таблица 49. Расчетные параметры массы для местных и пришлых лесостепных (степных) группировок и «смеси» из них

| Месяц   | Местные        |               | Пришлые        |               | «Смесь»        |               | Доля приш-<br>лых,<br>% |
|---------|----------------|---------------|----------------|---------------|----------------|---------------|-------------------------|
|         | Сего-<br>летки | Взрос-<br>лые | Сего-<br>летки | Взрос-<br>лые | Сего-<br>летки | Взрос-<br>лые |                         |
| Октябрь | 70             | 147           | 75             | 164           | 70             | 147           | Приш-<br>лых<br>нет     |
| Январь  | 70             | 129           | 75             | 144           | 73             | 137           | 50-60                   |

Однако, мы рискнули пойти немного дальше, разделив выборку на самцов и самок, и попытались, тем самым, выявить возможные различия между полами (табл. 50).

Сравнение таблиц 50 и 47 показывает, что в целом они дублируют друг друга. Это подтверждает достоверность представленных в них данных<sup>30</sup>.

Имеются и межполовые отличия – сброс массы у самцов более значителен, чем у самок. Причем, это особо ярко проявляется у таежных взрослых животных. Судя по данным таблицы 50, группировки таежных самцов снижают массу, в то время как группировки таежных самок, наоборот, набирают ее, что легко объясняется с точки зрения представлений о «местных» и «пришлых» лосях. Все подобные «динамические» различия хорошо иллюстрирует таблица 51, в которой мы привели относительный сдвиг массы, рассчитанный тем же способом, что и ранее (см. примечание к таб. 46).

По-видимому, у самцов, в силу известных причин, энергозатраты значительней, чем у самок. Это приводит к интенсивному использованию в осенне-зимний период накопленных за лето жировых веществ и как следствие – к более существенной потере массы. У неполовозрелых особей подобные межполовые различия отсутствуют.

Итак, в лесостепной (степной) и особенно в таежной зоне имеются территории, с которых подходит на освоенные охотниками участки мигрирующий лось. Он существенно крупнее местного (оседлого) лося, постоянно обитающего в интенсивно эксплуатируемых охотничьих угодьях. Это говорит о том, что кроме описанного в главе 8 порайонного деления на «легкие» и «тяжелые» популяции, на территориях, где ежегодно происходят миграции, можно выделить и еще один тип деления: на группировки более крупного лося, приходящего извне зимовать, и на «мелкого», зимующего на месте. Эти две «этологические формы», различающиеся морфологически, при-

<sup>30</sup> Впрочем, объемы выборок таковы, что сам по себе вопрос о достоверности может даже и не подниматься.

Таблица 50. Перепад массы с октября по январь (февраль) для разных природно-климатических зон Европейской части РФ (самцы и самки отдельно)

| Месяц   | Тайга         |                | Смешанный лес |                | Лесостепь    |                |
|---------|---------------|----------------|---------------|----------------|--------------|----------------|
|         | сеголетки     | взрослые       | сеголетки     | взрослые       | сеголетки    | взрослые       |
| самцы   |               |                |               |                |              |                |
| Октябрь | 71,58<br>1492 | 168,60<br>5111 | 72,49<br>889  | 169,99<br>3892 | —<br>—       | 152,56<br>116  |
| Ноябрь  | 74,04<br>1449 | 166,65<br>6227 | 71,82<br>1408 | 155,65<br>5242 | 70,57<br>309 | 146,38<br>1380 |
| Декабрь | 74,10<br>2086 | 163,65<br>9335 | 72,37<br>1962 | 149,68<br>7259 | 73,62<br>309 | 143,02<br>1220 |
| Январь  | 77,53<br>1178 | 163,17<br>7864 | 72,38<br>1178 | 145,76<br>4328 | 72,08<br>179 | 137,17<br>592  |
| Февраль | —<br>—        | 162,49<br>1066 | —<br>—        | —<br>—         | —<br>—       | —<br>—         |
| самки   |               |                |               |                |              |                |
| Октябрь | 69,18<br>1136 | 155,42<br>4705 | 72,08<br>549  | 156,09<br>3008 | —<br>—       | —<br>—         |
| Ноябрь  | 71,85<br>1021 | 155,45<br>5479 | 72,69<br>810  | 146,42<br>3986 | 68,74<br>209 | 138,77<br>956  |
| Декабрь | 72,90<br>1248 | 156,17<br>8291 | 71,71<br>1059 | 144,57<br>5625 | 72,74<br>175 | 137,91<br>953  |
| Январь  | 76,42<br>674  | 159,61<br>5985 | 72,08<br>587  | 143,50<br>3047 | 73,70<br>115 | 136,10<br>410  |
| Февраль | —<br>—        | 161,29<br>291  | —<br>—        | —<br>—         | —<br>—       | —<br>—         |

Примечание. Более мелкие цифры справа – объемы выборок. Все выборки с объемом, менее 100 особей, в данной таблице отброшены как недостоверные. Смотрите также примечание к таблице 46.

надлежат разным популяциям, смешиваются только в зимний период, а с наступлением весны, разделяются вновь. Такой дуализм населения наблюдается и в «легких» и в «тяжелых» районах таежных областей.

Охотничий пресс, реализующийся в популяции, в виде минус-вектора отбора, действует на местную (оседлую) форму лоса в течение всего охотничьего сезона, т.е. около 4 месяцев. Пришлый лось подходит к местам проведения охот в конце сезона. Поэтому приблизительный срок наиболее активного действия минус-вектора по этой группировке животных вряд ли превышает один месяц.

Таким образом, в грубом приближении, сила действия «охотничьего» отбора по «пришлым» должна быть раза в 3-4 меньше, чем по «местным».

Таблица 51. Относительный перепад массы с октября по январь для разных природно-климатических зон Европейской части РФ

| Перепад             | Тайга    |           | Смешанный лес                 |          | Лесостепь |          |
|---------------------|----------|-----------|-------------------------------|----------|-----------|----------|
|                     | самцы    | самки     | самцы                         | самки    | самцы     | самки    |
| взрослые            |          |           |                               |          |           |          |
| С октября по январь | -0,0327  | + 0,0280  | -0,1535                       | -0,0841  | —         | —        |
| С ноября по январь  | - 0,0211 | + 0,02664 | - 0,0656                      | - 0,0202 | - 0,0649  | - 0,0194 |
| сеголетки           |          |           |                               |          |           |          |
| С октября по январь | + 0,0798 | + 0,00994 | Достоверный сдвиг отсутствует |          | —         | —        |
| С ноября по январь  | + 0,0464 | + 0,0616  |                               |          | + 0,0212  | + 0,0696 |

Одновременно мигрирующие (пришлые) группировки лосей должны испытывать более значительное давление естественного отбора, определяемого действием «снегового фактора» и «фактора расстояния».

Действительно, перемещение лосей из отдаленных мест по заснеженным территориям требует значительных энергетических затрат. Чем больше преодолеваемое расстояние и высота снежного покрова, тем эти затраты выше. Вполне понятно, что естественный отбор здесь действует в сторону увеличения размеров животных, так как более крупные животные менее зависимы от высоты снежного покрова и, в принципе, могут перемещаться на большие расстояния по заснеженным пространствам.

Взрослый лось, однако, высокорослое животное. Критическая высота снежного покрова для него, как известно, 90–100 см. Мест, где высота снега выше одного метра, ни так уж много, да и распределены они локально, так что лось может либо обойти их, либо уйти из этих мест загодя. Высоконогость в сочетании с подвижностью и с использованием тактики ускользания от крайнего глубокоснежья<sup>31</sup> привело к тому, что лось в свое время расселился по всей территории северной Евразии.

В связи с этим, создается обманчивое впечатление, что снеговой фактор (в качестве плюс-вектора отбора) не столь уж мощно действует в сторону увеличения размеров животных, как мы только что предположили. Это, од-

<sup>31</sup> Миграции часто связаны именно с переходом животных из мест с закритической высотой снежного покрова в менее заснеженные (Жирнов, 1967; Данилкин, 1999).

нако, не так. Любая высота снежного покрова, не превышающая запредельную, затрудняет перемещение животных любого роста, но значительней наиболее мелких особей. Запредельная же высота не затрудняет, а делает движение всех животных невозможным.

Следовательно, она не может выступать как фактор, дифференцирующий животных по размеру (т.е. не может быть фактором отбора). Наиболее мелкими особями в популяции являются сеголетки, они-то и испытывают наибольшее давление снегового фактора и фактора расстояния. Небольшие различия в мощности и высоте сеголеток будут, в значительной степени, определять их жизнеспособность в условиях длительных переходов по заснеженным территориям, благоприятствуя переживанию более крупных особей.

В итоге, складывается следующая общая картина взаимодействия различно направленных векторов отбора. Снеговой фактор и фактор расстояния формируют плюс-вектор движущего отбора I, действующего в сторону увеличения средних размеров особей. В основном этот плюс-вектор действует на сеголеток, существенно ослабевая у животных старших возрастных классов.

Фактор охоты действует как минус-вектор движущего отбора I, определяя уменьшение средних размеров особей (рис. 90). В основном, этот вектор действует у взрослых особей, ослабевая у молодняка. В силу корреляционных связей признаков, результат отбора (селекционный эффект  $-\Delta\bar{X}$ ) по сеголеткам распространяется также и на взрослых особей, результат по взрослым – на молодняк (Рожков, Проняев, 1994).

В группировках пришлых (мигрантов) наиболее интенсивно действует «снеговой» вектор и слабо выражен «охотничий» вектор (рис. 90.1). В группировках местных (оседлых, кочующих) все наоборот (рис. 90.2).



Рис. 90. Графическая модель, иллюстрирующая взаимодействие плюс-вектора отбора (снег, расстояние) и минус-вектора (охота). 1 – группировка мигрантов (пришлых); 2 – группировка местных (оседлых). Стрелка с точкой в основании указывает направление смещения распределения. Остальные обозначения идентичны приведенным для рисунка 12.



Распределения признаков (размерных характеристик), попадая в такую «раскладку» векторов, для «пришлых» будут смещаться вправо, для «местных» – влево по шкале абсцисс (рис. 90) до тех пор, пока точки пересечения векторов не окажутся приблизительно под модами распределений. В результате возникнет состояние стабилизации признаков, т.е. та ситуация, когда в группировках действует только стабилизирующий отбор (рис. 12,4-6, гл. 4), и средние значения масс и других размерных характеристик, зафиксировавшись у «пришлых» на более высоком уровне, а у «местных» на менее высоком, далее никуда не смещаются.

Таким образом, в случае различных группировок лосей, мы имеем дело с равновесной<sup>32</sup> по отбору ситуацией или приближающейся к ней, так, как это показано на графической модели (рис. 90). Та же, по существу, модель подходит для грубого описания более глобальных различий по ареалу, которые мы рассмотрели в главе 8, с тем лишь отличием, что в нее надо добавить множество других плюс- и минус- векторов (второстепенных для рассмотренной только что ситуации, но могущих иметь существенное значение в иных случаях: действия температуры, хищников, кормового фактора и многое другое).

Однако создается впечатление, что взаимодействие между «снеговым» вектором и «охотничьим»<sup>33</sup> и здесь может составлять «доминирующую пару». Во всяком случае, на территориях с повышенной высотой снегового покрова лоси заметно «подрастают». Большие массы лося на карте его ареала (рис. 42, гл. 8) сопряжены с более глубокоснежными территориями, что указывает на смещение здесь «баланса» между векторами в правую сторону за счет более эффективного действия «снегового» вектора (рис. 90.1)<sup>34</sup>.

На более южных территориях, где снега поменьше, а охотников побольше, соотношение между взаимодействующими векторами меняется в пользу минус-вектора (рис. 90.2).

<sup>32</sup> Точнее было бы сказать не с «неравновесной», а с «квазиравновесной», так как векторы в природе постоянно меняют свою интенсивность, только в среднем создавая ту картину, которую мы попытались представить на рисунке 90.

<sup>33</sup> Или «охотничьим» в комбинации с какими-либо другими отрицательными.

<sup>34</sup> В особенности массивны лоси, населяющие «черные пятна» (рис. 42). По-видимому, эти территории наиболее глубокоснежны. Приведем пример для Эвенкии (рис. 40, гл. 8). Крупный лось встречается только на юге этой территории. В окружающих же ее пространствах он заметно меньше. Но именно

#### 12.4. «Кормовой» фактор и отбор

Кратко остановимся на роли «кормового» фактора. Если судить по главе 10, его роль велика, если же ориентироваться на настоящую главу (да и на главу 8), он не играет заметной роли.

Дело, однако, в том, что в 10 главе мы обсуждали модификационную изменчивость, в остальных же главах – ту изменчивость, которая определяется действием отбора и, которая, по крайней мере, частично, определена генетически. То есть, первый и второй тип изменчивости – это по существу «разные вещи».

Кормовой фактор может инициировать появление в популяциях как плюс, так и минус- векторов отбора. Последний, по-видимому, возникает гораздо чаще. И вот по какой причине.

Если количество корма, которое может потребить самое неприхотливое животное на данной территории, «ниже прожиточного минимума», кормовой фактор со временем приводит к полной элиминации всех особей популяции, и, следовательно, говорить о действии отбора в данном случае бессмысленно. Когда количество корма «выше прожиточного минимума» для самого «изнеженного» в популяции животного, кормовой фактор не может дифференцировать (отбирать) особей по энергопотребностям, так как все особи одинаково «сыты» вне зависимости от их «энергозапасов». То есть, их гибель и размножение никак не зависят от количества корма, рассредоточенного в среде обитания.

Отбор, инициируемый кормовым фактором, возникает только в том случае, если количество потребляемого корма не ниже и не выше прожиточного минимума, а варьирует где-то между этими пределами. При этом, подобное «межпредельное» количество всегда наводит в популяции отрицательный вектор отбора по массе. Это происходит в силу того, что энергопотребление меньше у более мелких животных (по крайней мере, в летний период), а значит энергообеспеченность их в среднем выше, чем у более крупных, и, следовательно, они с меньшей вероятностью вымирают по причине дефицита кормов.

Так как в природе всегда совершаются переходы от полной обеспеченности кормом через межпредельное его количество до временного снижения

---

здесь отмечается средняя максимальная высота снега – 79 см (Байкит), в то время как на севере Эвенкии (Тура) высота снега достигает лишь 42 см. Примерно столько же в Иркутской области, а в Якутии еще меньше. Кроме того, в южной Эвенкии повсеместно встречаются болота, в отличие от сопредельных территорий. В некотором смысле, она «моделирует» болотистые и относительно многоснежные территории северной части Западной Сибири, где лось также крупный (Ханты-Мансийский АО).

ниже «прожиточного минимума» и в обратную сторону, то «кормовой» минус- отбор по массе периодически действует всегда. «Сопротивляются» ему (противодействуют) плюс- векторы отбора, наводимые другими факторами, иначе лось «автоматически» измельчал бы только из-за подобных динамических изменений в кормообеспеченности<sup>35</sup>.

Необходимо отметить, что так как кормовой фактор не только инициирует отбор, но и вызывает модификационные изменения массы тела и других размерных характеристик (чем выше кормообеспеченность, тем больше масса тела и наоборот), может создаться впечатление, что вторая «функция» этого фактора сглаживает или даже нивелирует первую «функцию» (раз уж особи, в какой-то мере, «подстраивают» свои размеры и энергетику под кормовые условия).

В действительности это не так. Модификационные изменения массы (и прочего) просто «уводят» часть особей популяции от опасности попадания в состояние «ниже прожиточного минимума». А это вовсе не прекращает отбор, а лишь спасает значительную часть популяции от неизбежной гибели и, следовательно, сохраняет ее на более высоком уровне численности. Вообще, создается впечатление, что в случае лоса кормовой вектор достаточно надежно «блокирован» противодействующими ему. И, кроме того, он, видимо, не имеет той силы действия, как это, скажем, наблюдается для многих, более мелких видов. Таких, например, как северный олень (*Rangifer tarandus*), масса (размеры) которого почти «точно» привязаны к кормовой емкости угодий<sup>2</sup>.

Объясняется все это, видимо, различиями в территориальном распределении кормовых участков и их реакцией на воздействие климатических факторов. Можно выделить как бы два крайних типа таких различий.

<sup>35</sup> Из противодействующих плюс- векторов, в первую очередь, можно назвать обсуждавшийся выше «снеговой», далее зимний «температурный» (чем больше масса, тем меньше потери энергии на терморегуляцию в зимнее время), доступность пищи в зимнее время (более крупному животному легче добывать корм, как «верховой», так и «низовой»), защищенность от хищников (более крупные особи менее доступны хищникам) и др. Одновременно «кормовому» минус- вектору сопутствуют векторы, действующие в том же направлении. Это, в первую очередь, «охотничий», летний «температурный» (чем меньше животное, меньше траты энергии на испарение (охлаждение тела), меньше вероятность перегрева с вытекающими отсюда последствиями) и др.

<sup>36</sup> Достаточно вспомнить наличие размерных различий между тундровой и таежной формами оленей. Первый, «мелкий», обитающий в угодьях с пониженной, по сравнению с зоной тайги, кормовой емкостью, второй – «крупный». Островные же формы тундрового оленя, где кормовая емкость еще ниже, заметно мельче материковых. Несомненно, что часть этих различий обусловлена модификационной изменчивостью, но часть должна быть закреплена и наследственно действием отбора.

Первый тип: корма распределены более менее равномерно по всей территории. Повышение или, напротив, понижение кормности угодий вслед за изменениями климатических факторов затрагивает, почти в равной степени, каждый участок территории.

Второй тип: корма распределены мозаично в территориальных локальностях с особым микроклиматом. Изменения климатических факторов приводит к понижению (повышению) количества территориальных локальностей, пригодных для обитания.

Виды, придерживающиеся территорий первого типа, по понятным причинам чрезвычайно зависимы от действия «кормового» отбора. К ним можно отнести северного оленя. Виды, занимающие территории второго типа, менее зависимы. «Кормовой» отбор у них не достигает такой, как в первом случае, мощности просто потому, что некоторая часть территориальных локальностей не снижает (или значительно не снижает) кормности в неблагоприятные годы. Особый микроклимат придает таким локальным участкам буферные свойства (например, растительность (корм), развивающаяся по берегам рек, менее зависима от чередования засушливых и влажных периодов, чем растительность, занимающая удаленные от этих участков территории).

К видам, придерживающимся кормовой стратегии второго типа, как раз и относится лось (вспомним, что он и локализуется-то чаще всего вблизи рек и других водоемов). Благодаря этому, он, вероятно, и способен проникать далеко на север, не снижая массы, а, напротив, увеличивая ее. Уменьшается только его численность, так как, очевидно, что количество кормных локальностей в данном направлении падает.

Заканчивая обсуждение влияния кормового фактора на популяции лося, необходимо, хотя бы в двух словах, отметить значение сезонности. Не секрет, что для некоторых представляется загадочным резкое снижение численности лося с запада на восток (даже при учёте снижения числа кормных локальностей в восточном направлении). Казалось бы, летние восточные станции, по крайней мере на некоторых территориях, ничуть не хуже таких же западных (лежащих на одной широте) и, следовательно, там и тут зверя должно быть поровну. Однако, численности лося на западе и востоке ареала отличаются на порядок (то же для севера и юга).

Здесь однако не надо забывать про зимний период, когда звери не живут, а переживают. Энергобаланс в это время отрицательный. Причем, он смещается в отрицательную сторону тем больше, чем дальше на восток и север.

Суммируем положительный летний баланс с отрицательным зимним, и получим, что общая летне-зимняя энергоёмкость угодий резко падает в тех же направлениях, т.е. на север и восток. Для лося падение энергоёмкости – это уменьшение количества «среднегодовых» кормных локальностей, а, следовательно, и снижение численности. Поэтому неверно, как это делают не-

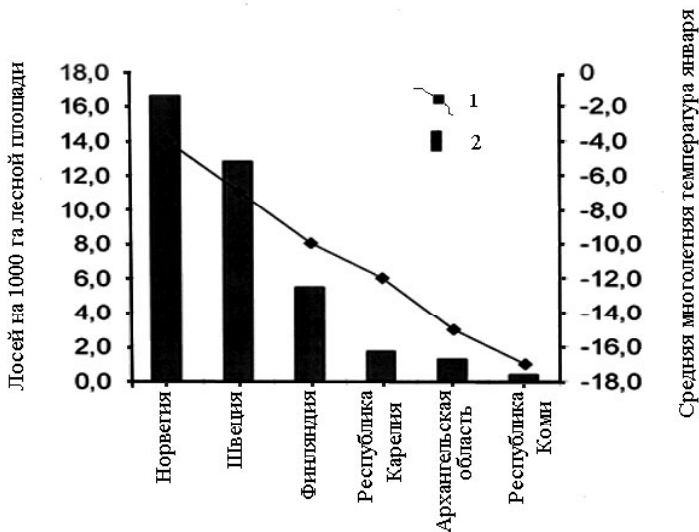


Рис. 91. Плотность населения лося в Северной Европе. 1 – средняя многолетняя температура января; 2 – плотность населения лося (Ломанов, 2007).

которые, определять потенциальную численность лосей для тех или иных угодий (емкость), ориентируясь только на лето. Цифры будут всегда, в подобных случаях, намного превышать реально возможные.

Приведём два графика взятых нами из работы И.К. Ломанова (2007) в какой-то мере (косвенно) иллюстрирующих всё то о чём мы только что говорили.

При понижении средней многолетней температуры января численность лосей на единицу площади резко снижается (рис. 91). Это обусловлено: 1, изменением флористического состава (лиственные > хвойные) и следовательно качества кормов (высокая пищевая ценность > низкая ценность); 2, уменьшением кормовых локальностей; 3, смещением в минус сторону летне-зимнего энергетического баланса. Рисунок 92 вполне, как нам представляется, подтверждает эти три пункта. (Продуктивность растительности в гкал/га на рис. 92 рассчитана с учётом флористических различий территорий). Примерно тоже можно наблюдать и в относительно малых масштабах, если структура растительности и её состав резко меняется. И.К. Ломанов (2007) приводит соответствующие данные для Финляндии (изменение численности лося – изменение климата и флоры с севера на юг) для которой в принципе можно дать графики аналогичные приведённым для макромасштабов (рис. 91; 92).

В заключении отметим, что, хотя лося мы и отнесли к видам придерживающимся стратегии второго типа, это вовсе не значит, что он не чувствителен к годовым колебаниям качества кормов. В главе 10 мы уже попытались про-

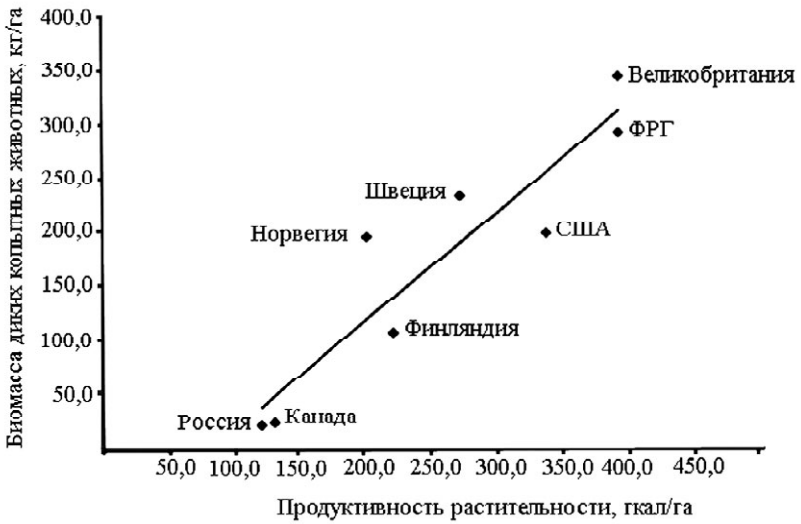


Рис. 92. Связь между продуктивностью растительности и биомассой диких копытных животных.  $Y = 1,0235X - 85,092$ ;  $R^2 = 0,8562$  (Ломанов, 2007).

демонстрировать что это не так. Лось лишь, по нашему мнению, более защищён, чем виды первой стратегии, от бескормицы возникающей от снижения качества кормов, так как придерживается «забуференных» локальностей. Не будем забывать, что даже наиболее «защищённые» сельскохозяйственные животные зависимы (отвечают изменением продуктивности) от меняющегося по годам (вследствие климатических изменений) качества заготовленных кормов.

## **ГЛАВА 13. Заключение к «фенотипическому подходу».** **Итоги и перспективы дальнейших исследований на других** **видах копытных**

Подведем итоги проведенного исследования на «фенотипах». Информация, содержащаяся в лицензиях, при условии массового анализа и использования средних, адекватно отражает динамику основных популяционных характеристик (масса, возраст, плодовитость). Опираясь этими характеристиками, их производными, динамикой изъятия, динамикой численности и прочими параметрами, удалось выявить основные закономерности фенотипической дифференциации населения лося по его ареалу, предложить популяционно-типологическую структуру и рассмотреть некоторые особенности ее строения, проанализировать действие движущих дифференцировку факторов, а также рассмотреть социальный аспект охоты.

Сформулируем кратко наиболее значимые результаты.

1. Лось на территории РФ представлен системой иерархически соподчиненных популяционных группировок (начиная от единиц высшего ранга мега- и макропопуляций, охватывающих огромные пространства Европы, Западной Сибири и Дальнего Востока и состоящих из десятков тысяч особей, до микропопуляций, включающих в среднем 100-200 особей и занимающих территории, меньшие среднего района Центральной полосы).

2. Размеры лося (масса туши) существенно изменяются с севера на юг и менее значительно с запада на восток.

3. Почти вся таежная зона занята «тяжелым» лосем. Зона смешанных лесов и лесостепи (степи) – «легким» лосем, который мельче примерно на 20% (по массе туши). Подзона южной тайги является переходной между той и другой «формами».

4. Ширина «перехода» между северным («тяжелым») и южным («легким») не велика и составляет около 300 км. Этот переход можно интерпретировать как своего рода зону интрогрессии между южными и северными макропопуляциями, «перекрывающимися» на всем протяжении южной тайги.

5. Микропопуляции также дифференцированы в пределах занимаемых ими территорий по средней массе лося на «легкие» и «тяжелые» формы. Разница между той и другой формами для различных областей Европейской части РФ примерно 10% (с колебаниями от 5 до 20% – Московская область).

6. На макропопуляционном уровне (в масштабах РФ) «тяжелый» лось занимает территории, относительно безлюдные и малолюдные. «Легкий» лось – с высокой плотностью населения.

7. На микропопуляционном уровне «легкий» лось также занимает районы, где плотность населения наиболее высока (в основном это районы, прилегающие к крупным областным центрам); кроме того, он распространен в

пределах тех участков, по которым проходят основные транспортные магистрали.

**8.** В зоне тайги и лесостепи (степи) лось представлен двумя «формами»: мигрирующей и оседлой. В «переходной» зоне (южная тайга и смешанный лес) в основном распространены оседлые (кочующие) особи.

**9.** Мигрирующие лоси тайги и лесостепи (степи), с одной стороны и оседлые (кочующие в пределах 10-30 км) тех же зон – с другой, принадлежат к разным популяциям и различаются по массе на 10-20%. Мигранты тяжелее и, видимо, подходят из отдаленных (на 100-200 и более км), малолюдных мест или с территорий, закрытых для охоты.

**10.** Наблюдаемые различия между популяциями с «тяжелым» и «легким» лосем могут быть объяснены действием отбора по массе (размеру), наводимо сознательно или бессознательно охотниками (выборочное изъятие).

**11.** Расчеты показывают, что по крайней мере половина наблюдаемых различий по размерам (средней массе) между популяциями должны быть генетически закреплены. Вторая половина различий определяется изменением возрастного состава (омолаживание «легких» популяций) и другими причинами.

**12.** Наблюдаемые на Европейской части РФ различия могли произойти не более, как за столетие в ходе расширения ареала лося с севера на юг после предыдущей депрессии<sup>1</sup>.

**13.** Кроме изменений в средней массе, вызванных давлением отбора, в популяциях лося наблюдаются и модификационные изменения масс (размеров тела), сопряженные, видимо, с различиями в кормообеспеченности животных в разные годы. В благоприятные годы средняя масса животных примерно на 20% выше, чем в годы с предполагаемой низкой кормообеспеченностью.

**14.** У взрослых животных сопряженно с изменениями массы изменяется и численность популяций, видимо, сходным образом зависящая от кормообеспеченности территорий.

---

<sup>1</sup> Вполне возможно, что подобные события совершались и в прошлом, так как сжатия и расширения ареала лося из зоны его «переживания» на севере, видимо, повторялись неоднократно. Здесь, правда, можно возразить, что численность людского населения была в прошлом невелика (так, в 15-16 веках она была на территории Восточной Европы раз в 10 меньше, чем теперь). Отсюда, казалось бы, и давление охотничьего минус- вектора тогда должно было быть существенно меньше. Это, однако, вряд ли соответствует действительности, так как в отдаленном прошлом, в отличие от нынешнего времени, большинство мужчин активно занималось заготовкой дичи для собственных нужд. А во время военных походов, которые на Руси практически никогда не прерывались (за исключением, разве что, периода княжения Ивана Калиты, да и то, на относительно ограниченной территории Великого княжества Мос-



15. Сеголетки, по-видимому, более тонко реагируют массой на изменения природно-климатических параметров, в то время как массы взрослых более инерционны. Наиболее же инерционна численность.

16. Определяющим количество биомассы в популяции (численность  $\times$  масса) является кормовой фактор. Охота выступает лишь как корректирующий фактор, на фоне годовых и сезонных изменений в кормообеспеченности (модификации). Однако, она является более значимым фактором в наследственно определяемой дифференциации по пространству.

17. Закрытие лицензий осуществляется наиболее интенсивно в четырех временных промежутках. Первый промежуток связан с трофейной охотой, второй – с охотой по «блуждающему» зверю, третий – с охотой по «стоячему» зверю, четвертый – с особенностями закрытия лицензий в конце сезона охоты.

18. В субботне-воскресные дни охотников обычно выезжает в угодья в 5–10 раз больше, чем в будни.

19. Скорость закрытия лицензий (в определенных условиях) тесно коррелирует с численностью животных (чем выше численность, тем быстрее закрываются лицензии).

20. К концу охотничьего сезона встречаемость лосей в угодьях, по-видимому, резко сокращается (в 2–4 раза), что объясняется не столько последствиями снижения численности за счет охоты, сколько распугиванием животных охотниками.

Все эти выводы, в свою очередь, можно подытожить следующим образом.

Применение лицензий в качестве источника информации дает обширный и вполне объективный материал, в целом пригодный для слежения за состоянием популяций лося (мониторинг) на всей территории РФ. Кроме этой практической задачи, выполнение которой с необходимостью вытекает из закона «О животном мире», работы подобного плана могут стать одним

---

ковского), ее заготовка провиантскими отрядами (как об этом свидетельствуют летописи) имело во многом определяющее значение для содержания многочисленных войск. При этом лось являлся одним из основных заготавливаемых видов. Так что в то далекое время охотничий пресс мог быть не меньше, а значительно больше, чем ныне. Достаточно вспомнить, что именно тогда одни охотничьи виды бесследно исчезли (тур, дикая лошадь), другие оказались на стадии вымирания. Другое дело, что в прошлом существовали обширные безлюдные территории, где охота (промысел) практически не проводилась, и из которых зверь расселялся в те места, в которых он уничтожался. В связи со всем этим можно предположить, что территориальные контрасты по «тяжелому» и «легкому» лосю существовали и в средние века, а может быть и во времена еще более от нас отдаленные.

из подходов к разработке более глубоких научно-практических проблем. В частности, могут послужить основой выработки в будущем стратегии рационального использования популяций охотничьих животных, с учетом тех микроэволюционных сдвигов, которые в этих популяциях происходят и, которые как правило, направлены совсем не в желательных для человека направлениях. «Конструирование» метода коррекции подобных направлений в нужную сторону и будет конечным итогом исследований.

Уже из данной работы вытекает одно предварительное соображение, относящееся к рациональному использованию популяций: квоты на добычу животных должны быть дифференцированы порайонно, раз уж на этом уровне наблюдаются существенные различия по массам.

Один из возможных способов исправить такое положение это понизить квоты на территориях с «легким» лосем и соответственно повысить там, где лось «тяжелый». Со временем это несколько сгладит различия и позволит, по крайней мере, некоторое время вести добычу более крупных особей.

В дальнейшем, после «потяжеления» легких районов можно вернуться к прежней системе квотирования (с последующим повторением цикла, если потребуется). Насколько выполнимо это технически – другой вопрос. «Традиции» и «экономика», скорее всего, будут препятствовать таким нововведениям. Но, даже если нововведения и будут осуществлены, без решения проблемы браконьерства они принесут немного пользы.

Дело в том, что легальная добыча лося по лицензиям, по-видимому, сопровождается примерно такой же по объему нелегальной добычей. Последняя, как известно, существует в виде «чистого» браконьерства и браконьерства под прикрытием лицензий (так называемое легальное браконьерство с добычей нескольких животных на одно разрешение)<sup>2</sup> – гл. 11.

---

<sup>2</sup> В отношении объемов браконьерской добычи в литературе и в устном творчестве существуют самые противоречивые мнения: от близких к нулю объемов до превышающих 50 и более процентов. Обычно, сверхвысокие цифры дают специалисты, работающие в конкретных хозяйствах, а существенно меньшие – работники Госохотучета. Как не трудно заметить, и те и другие правы по-своему, и «копыя здесь ломаются зря». Просто первые имеют дело с «частным» явлением, а вторые – с «общим». К тому же, высокие проценты браконьерства «рассчитываются» как раз для самых неблагополучных «легких» районов. Обобщение же (пусть, даже и теоретическое) на всю территорию неизбежно приведет к тем ориентировочным цифрам, которыми пользуемся мы вслед за многими нашими коллегами (вполне понятно, что если бы объемы браконьерства существенно превышали объемы лицензионной добычи, лось за счет невозможности компенсации смертности рождаемостью давно бы исчез из многих мест, где он и поныне существует).

Общеизвестны способы, с помощью которых можно снизить браконьерство – это усиление охраны охотничьих угодий за счет увеличения штатных единиц и повышения дисциплины как охотников, так и егерей. Выполнение ни того, ни другого в настоящее время не реалистично главным образом по экономическим причинам. Однако в определенной мере цели можно достигнуть и другим путем. Браконьерство во многом обуславливает дефицит лицензий на лося. Если же сделать их значительно более доступными, то исчезнет одна из побудительных причин участия в нелегальной охоте. Для этого необходимо резко сократить срок, отведенный на добычу зверя, увеличить выпуск лицензий и пустить те из них, что остались незакрытыми в повторный оборот.

Этим путем, по крайней мере, можно существенно ограничить легальное браконьерство, так как занимающимся подобной «деятельностью» выгодней как можно дольше держать лицензию «неиспользованной»<sup>3</sup>.

<sup>3</sup> В свое время С.А. Царёвым (Центрохотконтроль) была предложена интересная схема реализации такой программы. Выдаются неименные лицензии, являющиеся единицами (квотами) разрешенного к отстрелу количества животных конкретного вида в области, крае, республике. Выдаются они территориальными органами Охотдепартамента в количестве, соответствующем квоте изъятия в текущем году. Срок охоты (по неименной лицензии) ограничивается для Центрального и Центрально-Черноземного регионов на 10 дней, для Северного региона – 20 дней, для отдаленных (малодоступных) промысловых районов Сибири – 30 дней или на весь промысловый сезон. Плата за лицензию производится через Сбербанк с указанием в «Квитанции» Ф.И.О. охотника, № его охотничьего билета, вида животного, № лицензии, срока охоты. По предъявлении квитанции, охотовед (егерь) делает в лицензии отметку (с указанием срока ее действия и № кассового аппарата «Квитанции») и заносит в журнал данные из квитанции и № выдаваемой лицензии. При выдаче лицензии охотовед (егерь) предупреждает охотника о сроке возврата лицензии представителям охотуправления. При проведении отстрела охотник должен иметь при себе охотничий билет, лицензию и квитанцию об оплате конкретного срока охоты (продублированного на лицензии). Без квитанции охота запрещается! При отстреле животного лицензия закрывается на месте. Если животное подранено, а оплаченный срок охоты истек, в лицензии делается об этом отметка, и при ее возвращении она изымается из обращения (закрывается, больше не продается). Возвращенная (не закрытая) лицензия может быть реализована (продана) вторично на следующий ограниченный срок (10 дней). Квитанция сдается вместе с лицензией и подшивается в журнал (с закрытой лицензией или без нее). Сократив срок использования лицензий, снизив их цену (например, в 1,5 раза для заинтересованности охотников), введя их повторный оборот и одновременно увеличив двукратно выпуск, можно повысить доход от продаж лицензий в 1,5 раза.

Вторую часть нашей книги, учитывая её важность, как для практических целей, так и фундаментальных исследований, мы постарались обсудить с возможно большим числом исследователей, занимающихся сходными проблемами. Принципиальную критику мы учли в нашей работе. Туже критику, которую не приняли, решили нейтрализовать в этой главе.

1. Некоторые оппоненты высказывали замечания о применении неравноинтервальных рядов на областных картах (гл. 8) и различиях в ширине интервалов для разных карт.

Применяют как равно-, так и неравноинтервальные ряды. Например, в картографии неравноинтервальные ряды имеют повсеместное применение. Причем крайние интервалы обычно неограничены (например: 100 и более; 10 и менее). По этой причине они намного больше центральных. Если имеется один центральный интервал, его положение определяется значением средней величины, а широта интервала определяется шириной варьирования признака (т.е. пропорциональна сигме или просто разнице между максимальным и минимальным значением ряда). Именно так мы и поступали при построении карт. Так как широта варьирования признака в разных областях различная (например, Московская и Архангельская области по значениям коэффициентов вариаций различаются в два раза), то и широта центрального интервала столь же различна. При построении карт можно было бы пойти и несколько другим путем – делить по средней на два интервала (например, более 50 и менее 50). Но информативность этого подхода ниже, поэтому мы его и не использовали.

2. По данным различных исследователей плодovitость лосей в лесостепной–степной зоне нормальная, в то время как, судя по главе 6, она значительно понижена.

Пониженная плодovitость только в узком «коридоре» от Орловской до Ростовской области. На остальных лесостепных– степных территориях она нормальная и в целом по этой зоне даже превышает плодovitость зоны смешанных лесов (гл. 6).

3. Результаты мечения лосей отечественными и зарубежными авторами показывают, что отдельные особи могут перемещаться на очень значительные расстояния (до 800 км, а возможно и более). В книге же фигурируют гораздо меньшие цифры.

В нашей работе всегда говорится только о средних характеристиках. Это относится и к протяженности перемещений. Естественно, что отдельные особи могут преодолевать очень большие расстояния. Подобное характерно для большинства видов животных. Плотность распределения расстояний, на которые способны перемещаться особи, представляет собой резко ассиметричную кривую (один из вариантов такой кривой изображен на рисунке 93). Поэтому всегда при наличии в среднем умеренных расстояний (отмечено вертикальным столбцом на рисунке 93) имеется некоторый процент дальних

перемещений (отмечено прямоугольником на том же рисунке). Однако они не характеризуют популяцию в целом.

Повышенное внимание к подобным дальним заходам зверей или залетам птиц в прошлом иногда приводило к неверным выводам. Так, например, видный советский орнитолог А.С. Мальчевский на этом основании часто вообще отрицал наличие популяционной структурированности у птиц, признавая лишь вид в качестве единственной популяции. Якобы даже единичные обмены особями между удаленными группировками нивелируют генетические различия. Это мнение, по-видимому, возникло под влиянием работ известного японского математика, занимающегося эволюционными проблемами, М. Кимура. Во всяком случае, такая точка зрения была популярна в 70–80-х годах. Но потом, в связи с тем, что математика касалась только искусственных ситуаций (объясняла «поведение» лишь нейтральной для отбора изменчивости, при длительности событий в десятки и сотни тысяч лет), а так же под давлением фактических данных, эту точку зрения «забыло» большинство исследователей. В настоящее время предпочтение отдается тому, что характеризует систему в среднем (т.е. тому, что на рисунке 93 выделено столбцом, а не прямоугольником).

4. Предлагалось заменить термин «популяционно–типологическое деление» на термин «популяционно–таксономическое».

Это, однако, вряд ли оправдано, так как последний термин не вполне соответствует, по нашему мнению, сути дела. Таксономическое и популяционное деление, как известно, не одно и то же. Эти два понятия только коррелируют

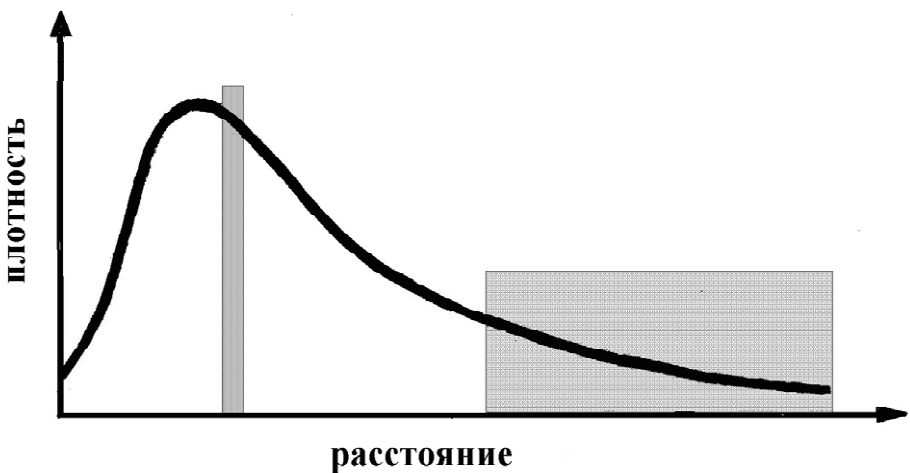


Рис. 93. Плотность распределения расстояний, на которые перемещаются особи условного вида. Столбцом выделено среднее расстояние; прямоугольником расстояние, которые можно охарактеризовать, как дальние заходы.

между собой, а не совпадают, означая по сути разные вещи (см. гл. 1). К тому же прилагательное «таксономический» с «давних времен» задействовано систематиками и на интересующем нас уровне соотносится только с двумя категориями – видом и подвидом (см. «Кодекс зоологической номенклатуры»). То есть это прилагательное не охватывает все разнообразие имеющейся внутривидовой изменчивости группировок и противоестественно смотрится со словом «популяция». Поэтому мы воспользовались нейтральным термином – «популяционно-типологическое деление». Типологический, значит выделенный на основе какого-то морфологического типа (или на основе каких-то других характеристик фенотипа), который может и не соответствовать официально принятой (в Кодексе...) таксономической категории.

5. Некоторые оппоненты высказывали предположение, что зимняя температура также принимает заметное участие в формировании градиента масс с севера на юг.

Нам казалось, что данных о формировании градиента масс именно действиями человека в книге вполне достаточно. Поэтому мы вывели из нее ряд наглядных, но по нашему мнению, дублирующих графиков.

Здесь приводим два из них. На рисунке 94 изображено изменение плотности населения с севера на юг для трансекты Архангельск – Курск с совмещением этого графика с кривой изменения массы (кривая скопирована с рис. 39.2). Обе кривые зеркально симметричны и образуют в одном и том же месте зону «стыка». Это свидетельствует дополнительно о прямой связи того и другого. В тоже время кривая зимних температур проведенных через те же точки ведет себя совсем по-другому. Она относительно плавно изменяется

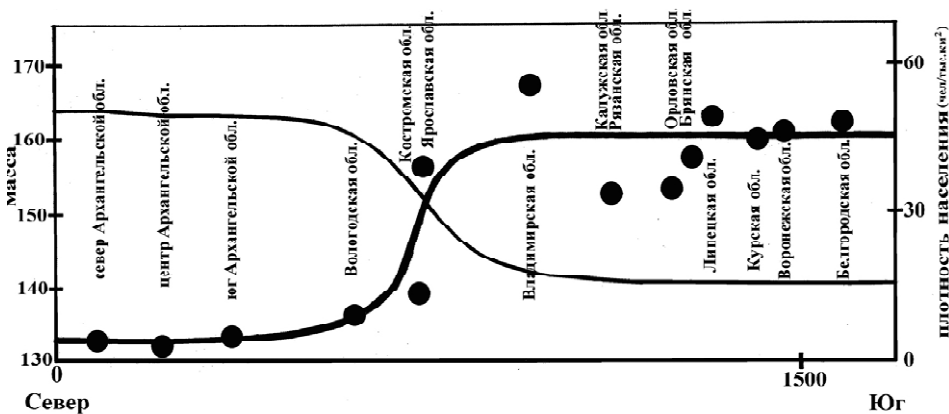


Рис. 94. Изменение плотности людского населения вдоль трансекты Архангельск – Курск (точки и выделенная жирной линией кривая). Тонкая линия характеризует изменение массы (см. рис. 39.2).

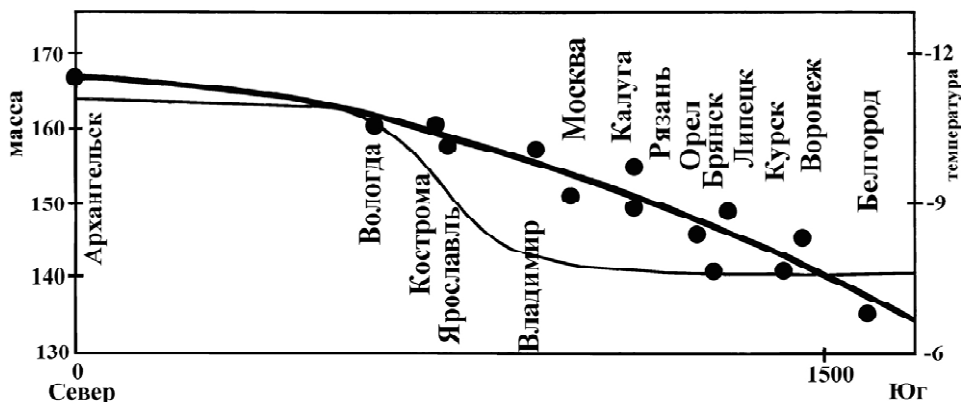


Рис. 95. Изменение зимних температур (усреднение по трем месяцам: декабрь, январь, февраль) по трансекте Архангельск – Курск (точки и выделенная жирной линией кривая) по данным метеостанций, расположенных в областных центрах (Кожукова и др., 1971). Тонкая линия характеризует изменение массы (см. рис. 39.2).

по широте, не образуя ни плато на севере и юге, ни стыка в средней полосе (рис. 95).

Надо отметить, что приведенная кривая для населения (рис. 94) одна из худших по «качеству» из имеющихся, так как Московская область, через которую проходит Архангельская трансекта имеет аномально высокую плотность (на порядок выше окружающих областей – по этой причине данные по ней не внесены на график). Трансекты, лежащие в стороне от Москвы, дают более яркую картину «взаимно–однозначного» соответствия населения и масс и несоответствия масс и температур. Подтверждая то, что в принципе можно увидеть и без дополнительных построений, сравнивая только карты на рисунках 42 и 43.

Отметим также, что с началом повсеместной охоты на лося в первые ее годы масса животных была значительно выше, чем в последующие (когда формирование «стыка» подходило к концу) и это не раз отмечалось в литературе.

Кроме этих 5 основных замечаний было и множество мелких, которые мы оставляем без ответа. Вот некоторые из них.

Термин «генерация» едва ли применим к лосю. Это типичный термин ученых, изучающих грызунов.

В окладе (заgone) самка ведет себя более спокойно и идет (ведет «стадо») более прямолинейно на номера и гораздо медленнее самцов. В результате легче попадает под выстрел. Самцы держатся от групп в стороне, часто отстаиваются, идут криволинейно, зигзагами и двигаются быстрее самок. Мишень это более трудная. При охоте с подхода и троплением успех примерно

одинаков. Мечение лосей это хорошо показало, так как была постоянная необходимость по техническим причинам приближаться к ним на 15–30 м. Результаты мечения: 35 лосей, 17:18, т.е. практически 1:1. По-видимому, все, что пишется об избирательности (по полу) этих способов охоты не имеет под собой особых оснований. Охотники на крупных животных практически 100% мужчины, которые в силу половой принадлежности чаще стараются стрелять самцов (особенно это характерно для городских жителей). Занимающиеся заготовкой мяса (обычно жители деревень или настоящие «профессионалы») предпочитают стрелять самок.

Нельзя не учитывать того, что особенно типично для ряда высокоорганизованных охотхозяйств. Часть «гостевых» лицензий закрывается уже заранее заготовленной для этого тушей лося. Бывает, что такие «охотники» даже не выходят в угодья. Проводят все время в гостинице, забирают готовую тушу, а лицензию оставляют в хозяйстве.

В районе Волго-Балтийского канала и у Онежского озера обитает самый крупный в Вологодской области лось. С одной стороны, Онежское озеро и Волгобалт играют роль «прижимов» (см. аналогичные примеры для озера Байкал и Рыбинского водохранилища – гл. 8), с другой, при обследовании этой территории оказалось, что на ней присутствует значительное количество жидких солонцов, значение которых для полноценного питания животных известно.

Отдельные территории внутри областей могут заметно отличаться по высоте снежного покрова и температуре, что связано с рельефом местности и наличием водоемов. Вполне возможно, что и эти различия приводят к по-районным вариациям масс.

Наряду с этими и им подобными конструктивными замечаниями, мы получили и множество замечаний, на наш взгляд, курьезных, в том числе и от известных авторов, видимо не вникших обстоятельно в проблему и по сути дела не ознакомившихся по настоящему с работой. По понятным причинам мы не будем на них останавливаться.

В заключении очень кратко остановимся на перспективах проведения исследований на других лицензионных видах парнокопытных, которые в будущем наравне с лосем также должны быть вовлечены в систему работ по мониторингу популяций охотничьих животных. Каких результатов здесь можно ожидать при проведении лицензионного анализа? На рисунках 96 и 97 представлены графики, отражающие динамику изъятия для некоторых видов<sup>4</sup>. Точно так же, как и для предыдущего вида наблюдается недельная периодичность максимумов изъятия (приходящаяся на выходные дни); нарастание изъятия к концу сезона, что особенно характерно для Сибири; до-

<sup>4</sup> Эти графики, в отличие от аналогичных, помещенных в гл. 11, выполнены в гистограмной форме.



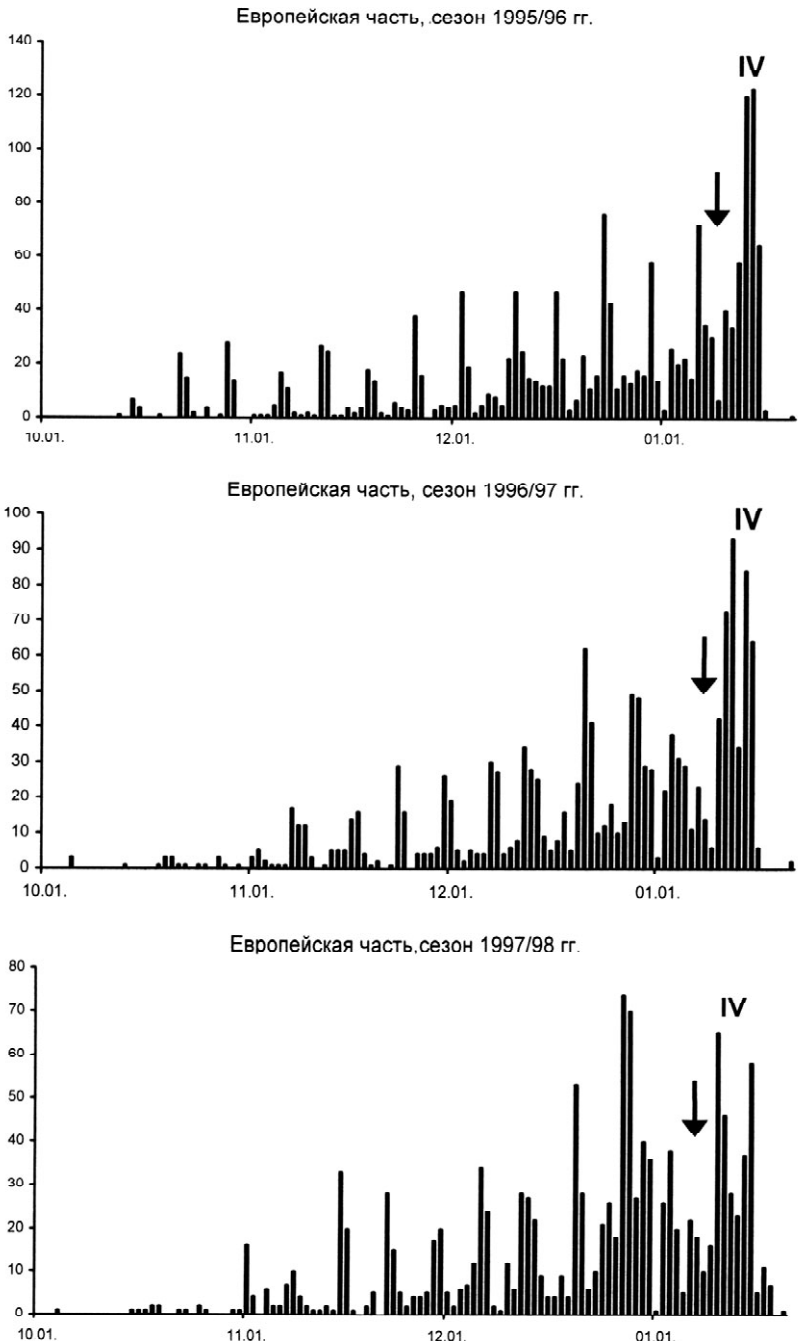


Рис. 96. Динамика изъятия косули на Европейской части РФ (*Capreolus capreolus*) и в Сибири (*C. pygargus*). Начало последнего всплеска (IV пик) отмечено стрелкой. Ось ординат – количество закрытых лицензий. Ось абсцисс – дата.

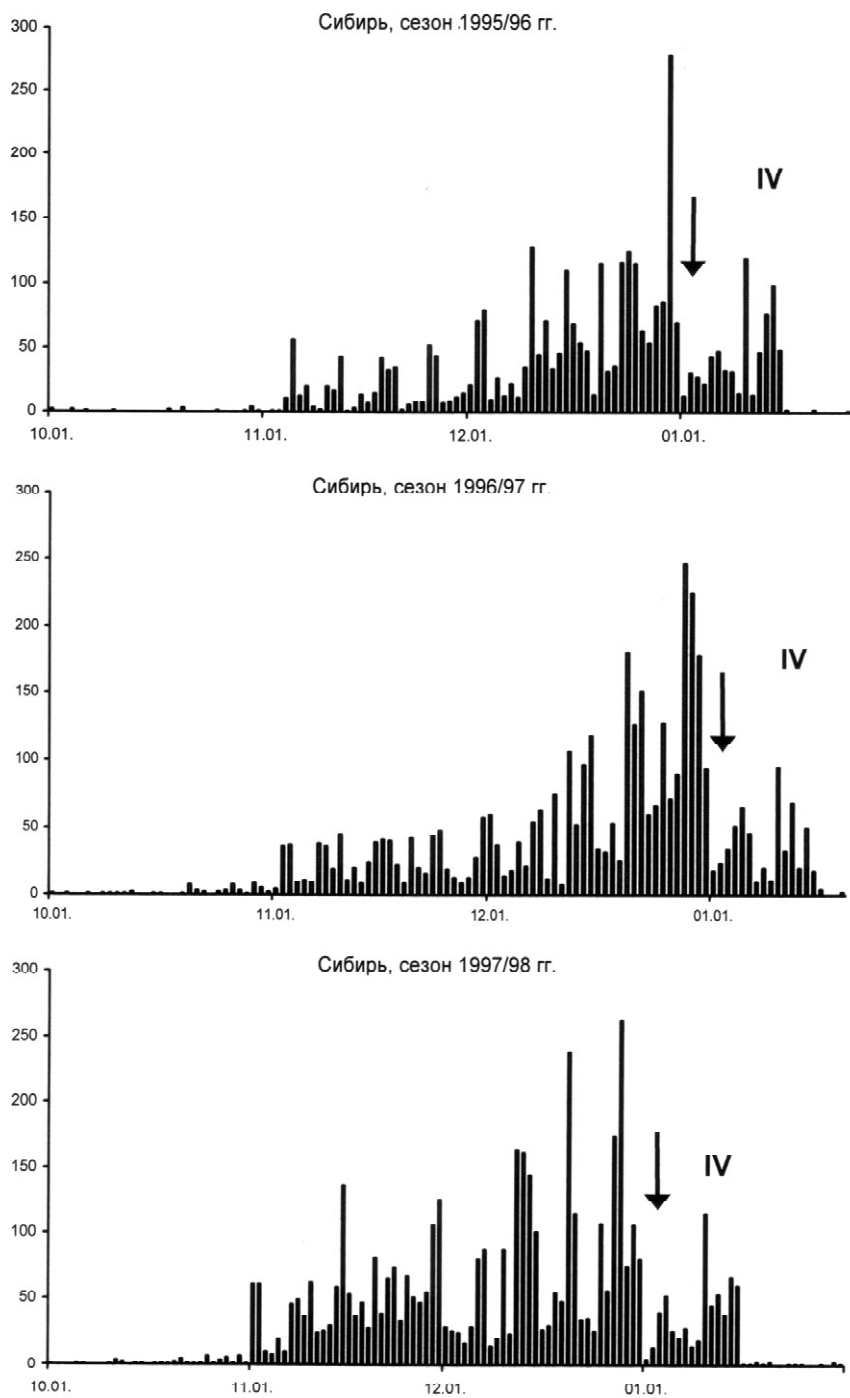


Рис. 96. (окончание).

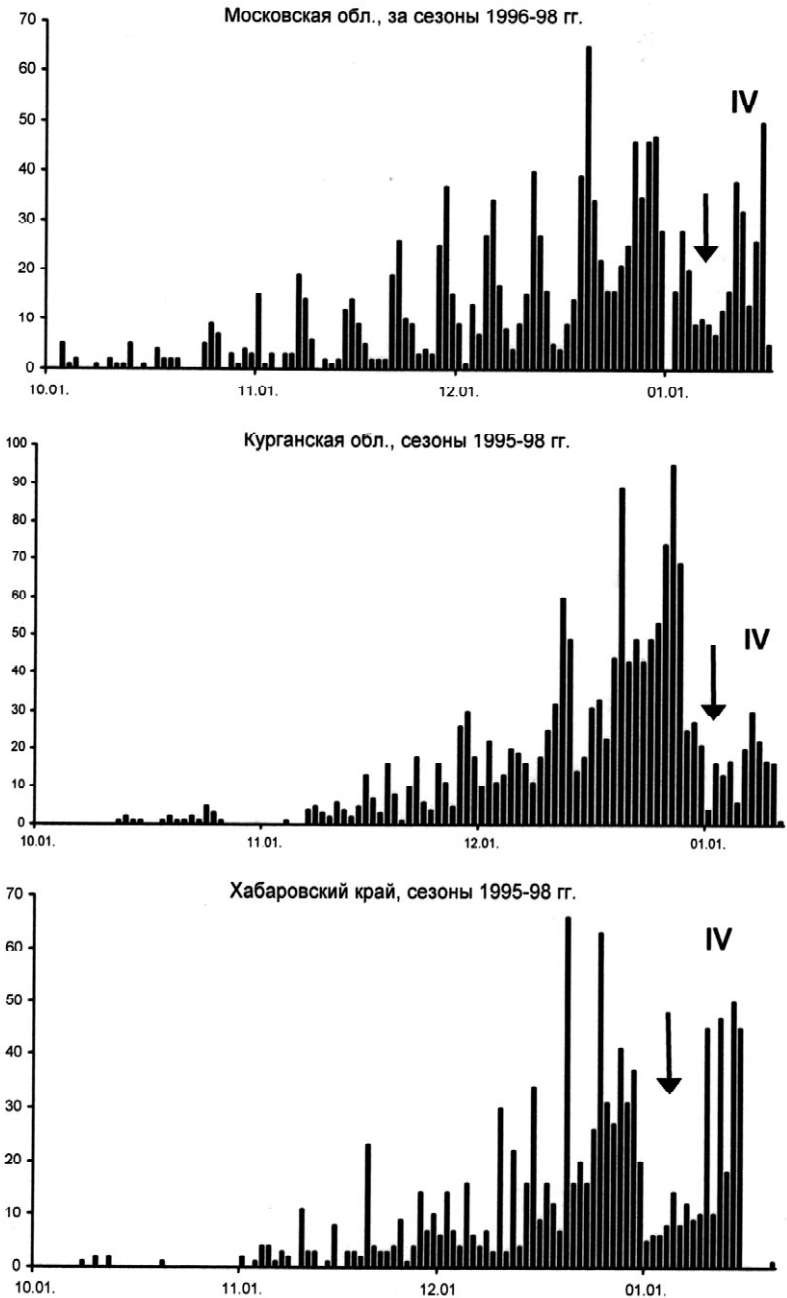


Рис. 97. Динамика изъятия кабана (*Sus scrofa*) в Московской и Курганской областях и благородного оленя (*Cervus elaphus xanthopygus*) в Хабаровском крае. Цифры на графиках – годы. Начало последнего всплеска (IV пик) отмечено стрелкой. Ось ординат – количество закрытых лицензий. Ось абсцисс – дата.

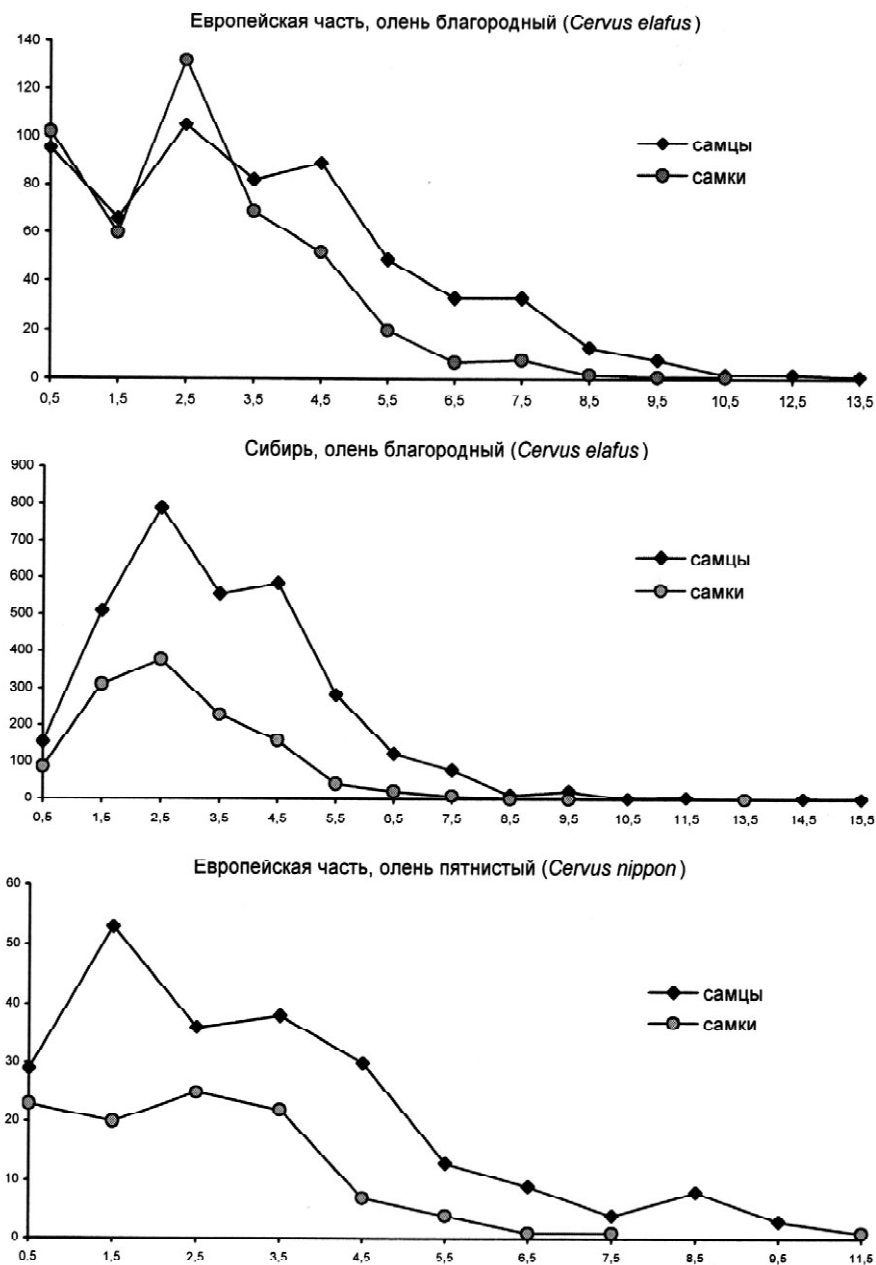


Рис. 98. Возрастные распределения добытых за 1995–1999 гг. лицензионных видов парнокопытных. Вид, пол и место добычи обозначены на графиках. Ось ординат – количество особей. Ось абсцисс – возраст.

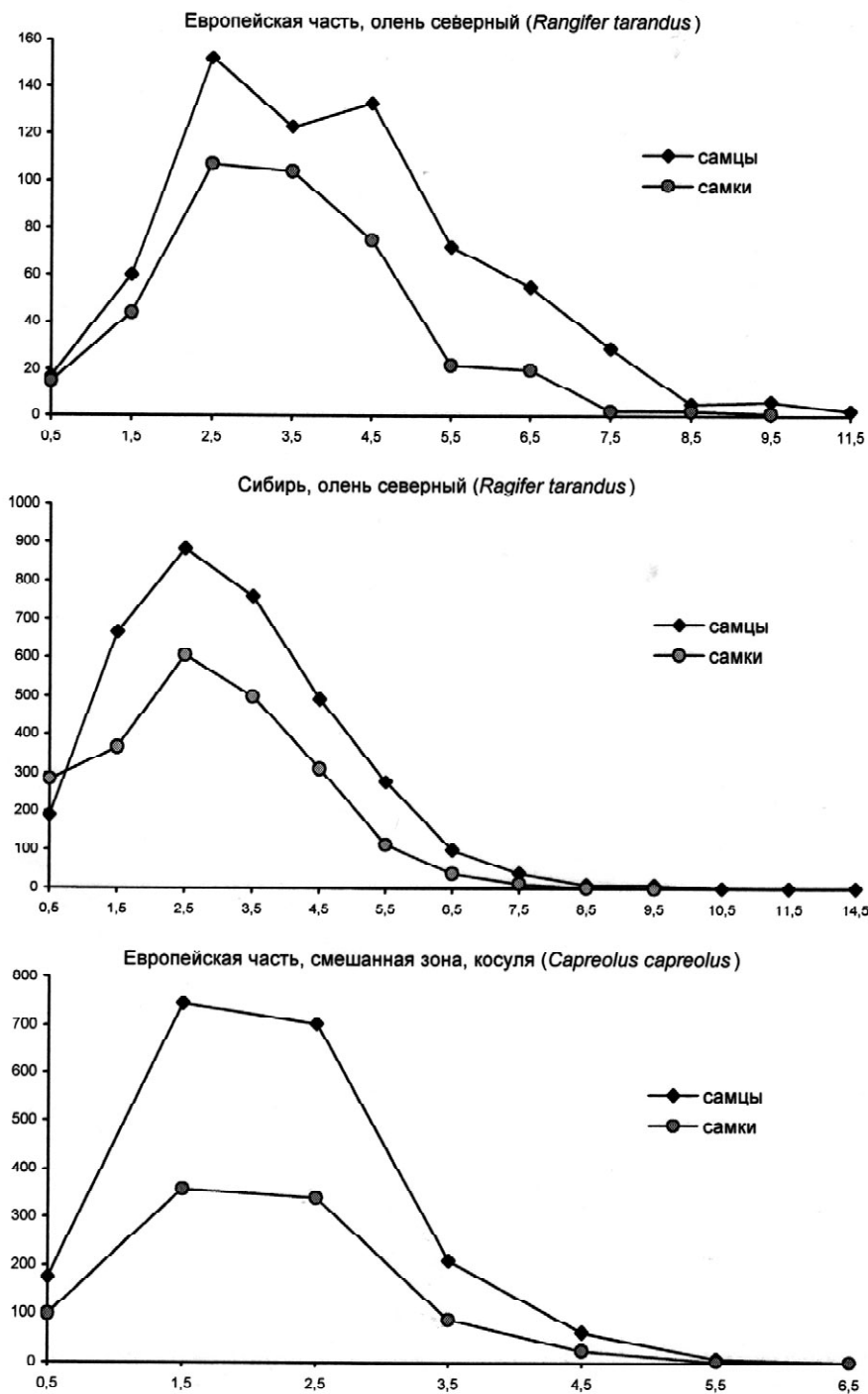


Рис. 98. (продолжение).

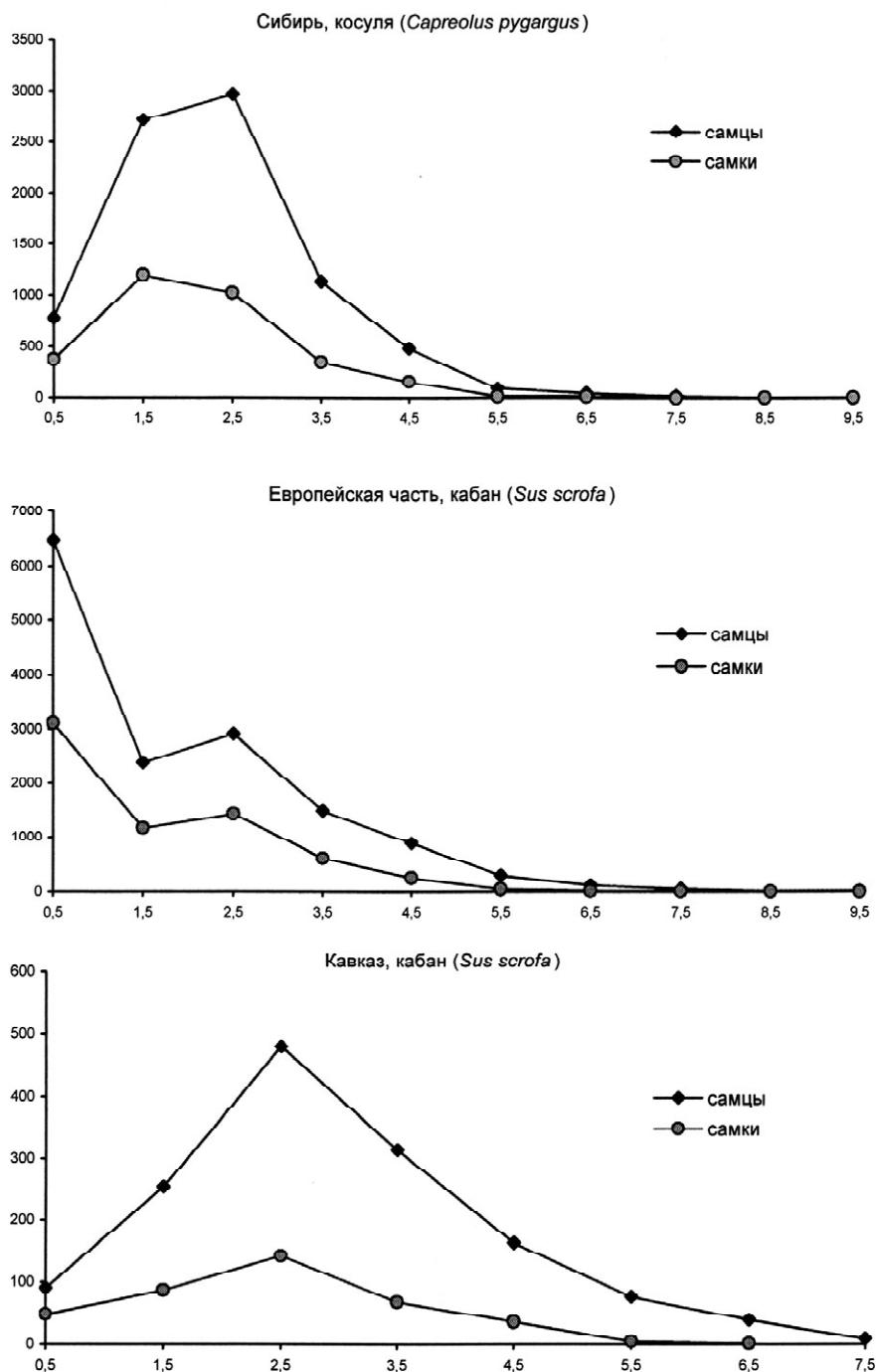


Рис. 98. (окончание).

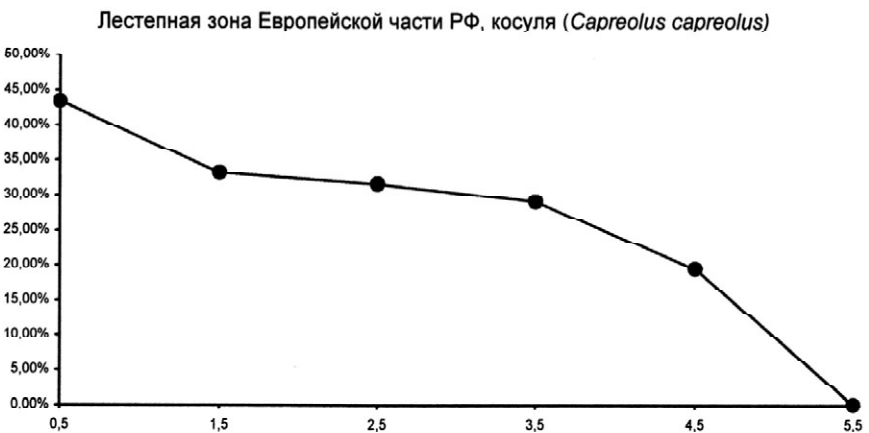
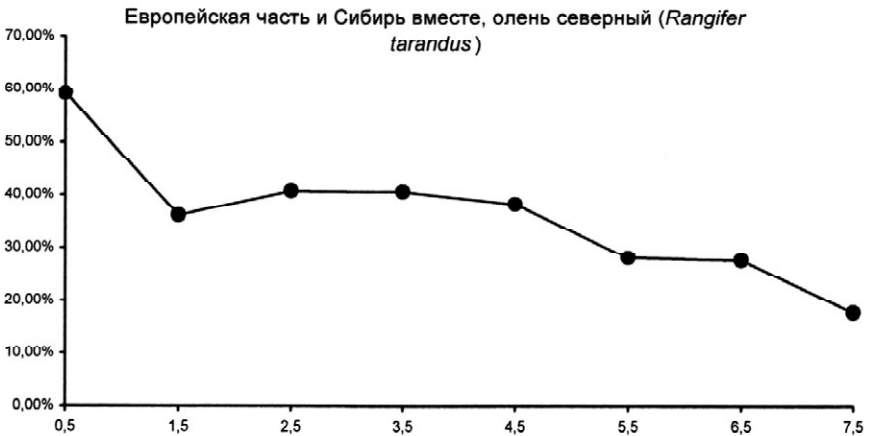
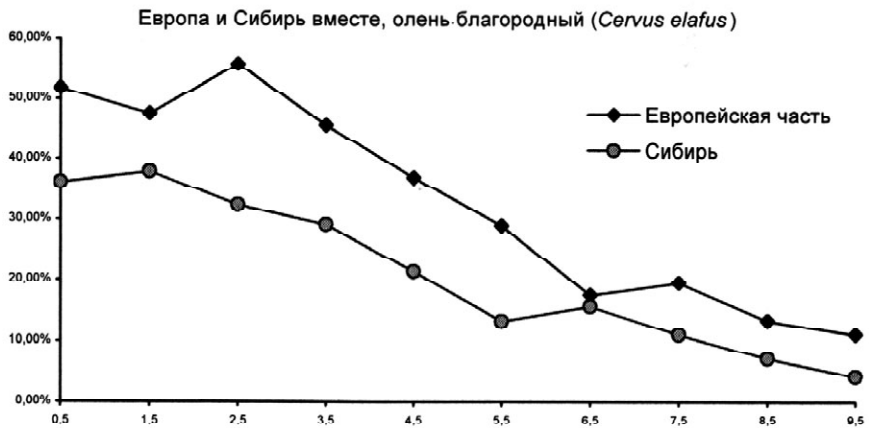


Рис. 99. Изменение доли самок с возрастом у различных лицензионных видов парнокопытных. Вид и территория обозначены на графиках. Ось ординат – доля самок (%), ось абсцисс – возраст.

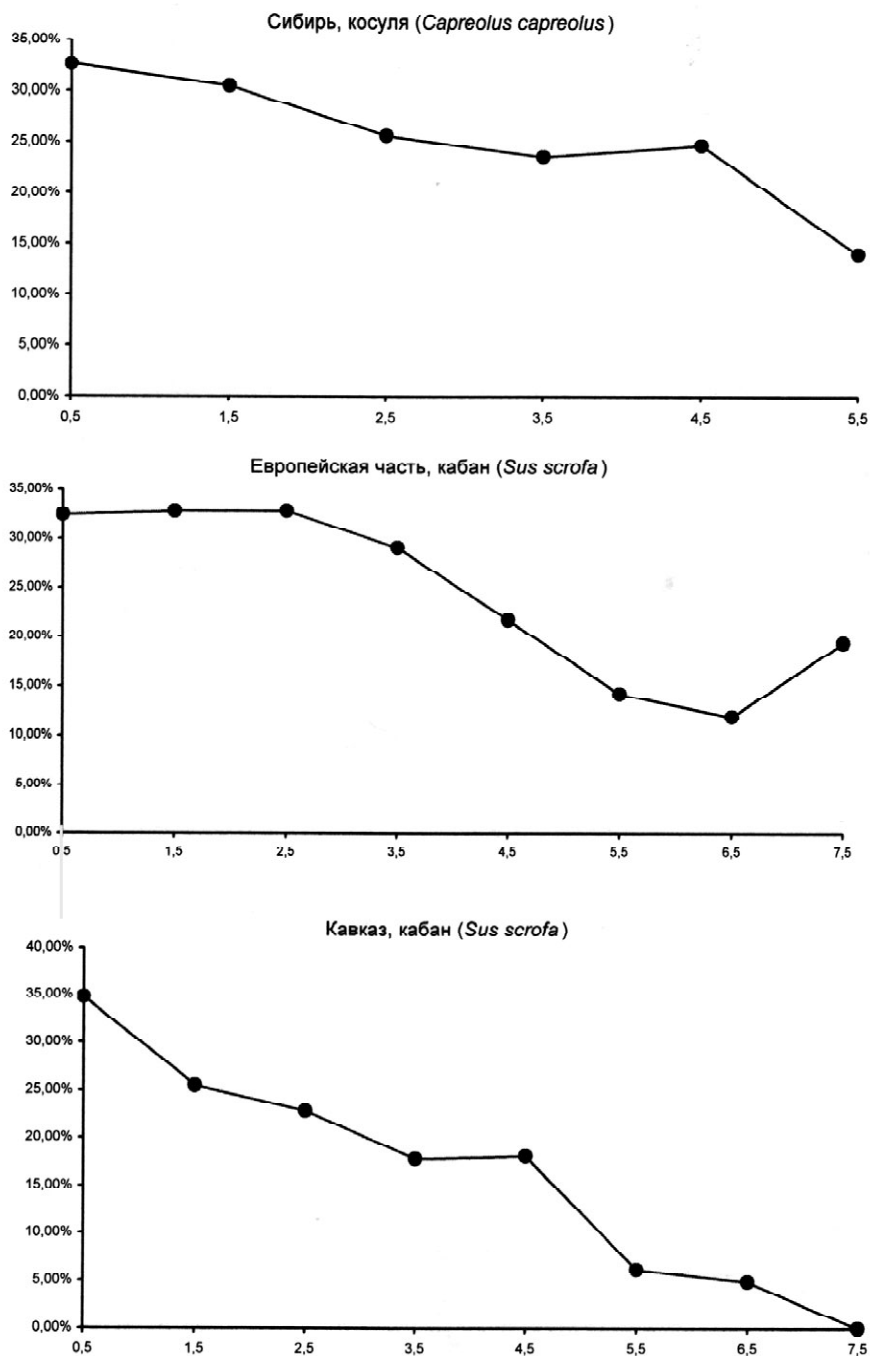


Рис.99. (окончание).



полнительный январский всплеск изъятия, обусловленный, скорее всего, продлением сезона охоты на новый срок и, возможно, другими причинами (гл. 11).

Возрастные распределения (рис. 98), характер которых также указывает на избирательность изъятия, во многом напоминают аналогичные для лося (рис. 28, 29, гл. 6).

Имеются, правда, и отличия: для некоторых видов (благородный, пятнистый, северный олень) характерно наличие дополнительных максимумов, особенно выраженных у самцов. По нашему мнению, подобное явление, скорее всего, объясняется тем, что рост, развитие и старение животных происходят, как известно, не плавно, а рывками, чередующимися с длительными периодами относительно стабильного состояния. А так как ориентируясь на внешний вид (габитус, стертость зубной системы<sup>5</sup>), мы определяем не «астрономический», а «биологический» возраст, неизбежно, возникает многовершинность возрастных кривых (за счет того, что особи разного «астрономического» возраста, но находящиеся в одном стабильном состоянии, причисляются к одному «биологическому» возрастному классу). Чем плавнее рывки переходят в стабильные состояния, тем менее «биологический» (дискретный) возраст отличается от «астрономического» (непрерывного). Дополнительные максимумы при этом почти (или совершенно) исчезают. Таким удачным видом, возможно, и является лось, в отличие, например, от благородного оленя.

В качестве последнего примера, иллюстрирующего сходство наших «новых» видов со «старым» приведем зависимости доли самок от возраста (рис. 99). Сравните их с аналогичными зависимостями для лося (рис. 30, гл. 6). Характер зависимостей определенно указывает на избирательность изъятия по полу и возрасту и объясняется, по крайней мере, отчасти, теми же причинами, которые мы приводили ранее (гл. 6).

Итак, следует ожидать, что и в случае других видов парнокопытных, анализ лицензионных данных, скорее всего, приведет к информации, во многом подобной той, что была получена нами для лося и изложена в предыдущих главах этой нашей книги.

---

<sup>5</sup> По нашим данным, возрастные распределения, построенные на основе данных по стертости зубов, также могут давать многовершинные кривые. Подобное, например, мы обнаружили для северного оленя о. Врангеля.

## ЧАСТЬ III. Генетический подход

### ГЛАВА 14. Введение в проблему

Изучение микроэволюционных процессов протекающих у того или иного вида на уровне генов обычно начинается с проведения исследований по генетическому полиморфизму (гл. 5). Для лося первые такие попытки были сделаны в 60–70 годах XX века при электрофоретическом анализе белков, но не привели к существенным результатам. Были сформулированы только предварительные выводы о его пониженной генетической изменчивости по сравнению с другими видами парнокопытных и наличии некоторых различий между популяциями Европы и Америки (Nadler et al., 1967; Wilhelmson et. al, 1978; Reuterwall, Ryman, 1979). Положение резко сдвинулось с «мёртвой точки» лишь после появления методов, позволяющих проводить массовые ДНК-анализы. С помощью этих методов, в основном связанных с секвенированием ПЦР-продуктов (гл. 5), была исследована изменчивость некоторых ядерных и митохондриальных генов, а так же и некодирующих участков ДНК. И получена важная информация, подтвердившая в общих чертах «белковые» выводы и давшая совершенно новую информацию по вероятным путям эволюции лосей и устройству их популяций (Cronin, 1992; Mikko, Andersson, 1995; Udina, Danilkin, 1998; Удина и др., 2001, 2002; Hudertmark et al., 2002; Холодова и др., 2005; Рожков и др., 2005; Давыдов и др., 2007).

Основные результаты были получены при анализе первичной структуры митохондриальной (мт) ДНК. Её же использовали и мы в своих исследованиях.

Дадим краткую справку по этой структуре (Одинцова, Юрина, 2002, 2005; Даниленко, Давыденко, 2003; Корниенко и др., 2004; Burger et al., 2003).

Митохондрии являются потомками  $\alpha$ -протеобактерий в глубокой древности перешедших к внутриклеточному симбиозу с эукариотами. Главная их функция в клетке – выработка АТФ. Второстепенные функции – участие в поддержании ионного гомеостаза, развитии апоптоза и прочего. Геном митохондрий (подобно геному бактерий) состоит из кольцевой ДНК (у животных длина её 13–19 тпн) содержащей (в отличие от бактерий) очень ограниченное число генов (от нескольких до нескольких десятков). Структурная организация митохондриальных геномов человека (16569 пн, около 93% кодирующие последовательности) и большинства изученных позвоночных животных практически идентична (рис.100).

В их клетках обычно присутствуют тысячи копий мтДНК, каждая из которых длиной около 5 мкм. При этом в одной митохондрии может содержаться несколько копий. А всего в клетке размещается от сотни до тысячи этих органелл. Общее содержание мтДНК в клетке, как правило, не превы-

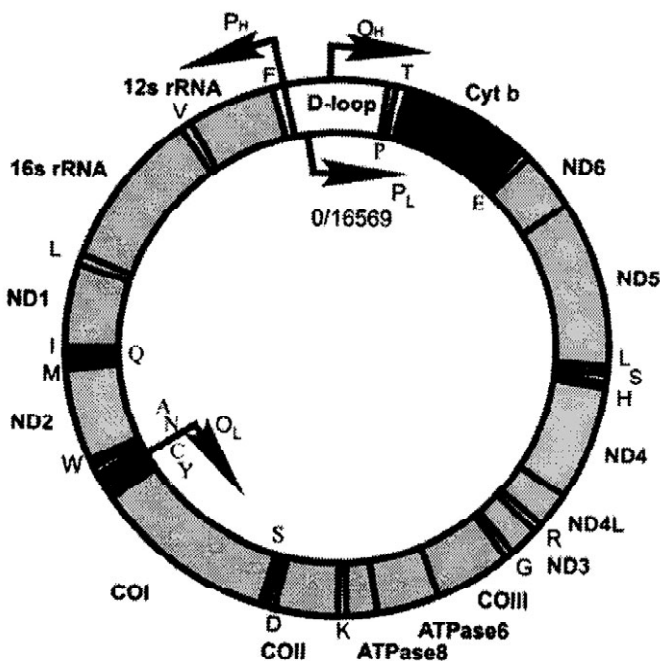


Рис. 100. Схема структурной организации митохондриального генома человека. Показана локализация генов на мтДНК, D-петли (loop) и точки начала репликации.

шает 0,1% ядерного генома. МтДНК содержит участок, где сосредоточены регуляторные элементы – это контрольный регион или D-петля. У позвоночных этот регион кроме промоторов, необходимых для инициации транскрипции, содержит точку начала репликации ДНК. В ходе репликации одна из комплементарных родительских цепей вытесняется вновь образующимся двухцепочным участком. В результате на первом этапе возникает структура, напоминающая латинскую букву D. Отсюда и название.

Длина D-петли обычно варьирует от нескольких сот до нескольких тысяч п.н. У млекопитающих эти вариации значительно меньше. Для этой области характерна выраженная гипервариабельность. Наиболее вариабельны участки примыкающие к 5г и 3г концам D-петли, а область между ними высококонсервативна. По этой причине данный регион делят на три домена: левый, центральный и правый (рис. 101). Левый и правый домены содержат отдельные консервативные последовательности различной длины, несущие, как предполагается сайты начала и завершения синтеза D-петли. Так как некоторые её участки лишены отчётливой функциональной нагрузки они эволюционируют значительно быстрее, чем вся мтДНК в целом (в свою очередь прочие участки эволюционируют в 3-5-10 и более раз быстрее, чем гены ядерной (я) ДНК). По этой причине мтДНК и в особенности гипервариа-

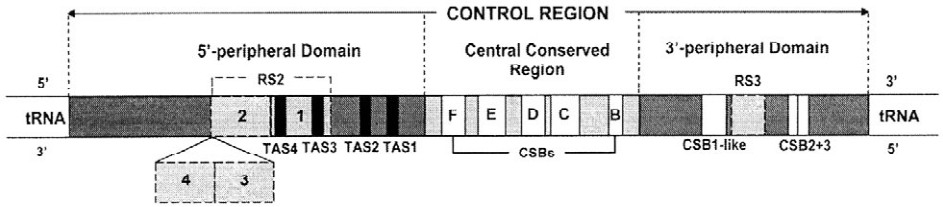


Рис. 101. Устройство контрольного региона D-петли у *Odocoileus virginianus*. Район RS2 содержит несколько копий повтора в 75 п.н. длиной, занумерованных цифрами. 1 и 2 копии встречаются у всех особей. 3 и 4 – дополнительные копии, которые могут быть встречены лишь у некоторых особей (полиморфизм). Объяснение остальных обозначений – в оригинале (Purdue et. al., 2006).

белые области D-петли очень удобны для микроэволюционных исследований для которых пригодны лишь высокоизменяемые последовательности (гл. 3). С этой целью их и используют популяционисты. Ещё одним неоспоримым преимуществом анализа мтДНК по сравнению с анализом яДНК является то, что первая в отличие от второй наследуется матрилинейно «бесполом» путём (как это и положено предкам бактерий) передавая лишь один материнский вариант последовательности (гаплотип) от одного поколения к другому. Понятно, что это позволяет судить о родственных отношениях по материнской линии, так как здесь нет никакого перепутывания с отцовскими генами. Имеются и другие преимущества технического характера.

Итак в дальнейшем мы будем использовать в основном данные по мтДНК (D-петля, левый домен).

Напомним теперь основные сведения по лосю, которые потребуются нам для рассмотрения микроэволюционных проблем на генетическом уровне.

Современный вид *Alces alces* L., 1758 – единственный представитель рода *Alces*, появившийся, как считается, в раннем плейстоцене более 1,5 млн. лет назад (Thouveny, Bonifay, 1984; Вислобокова, 1990). Предполагается, что за это время произошла эволюция от вида родоначальника (*A. gallicus*) через промежуточный вид (*A. latifrons*) к современному виду (*A. alces*) – Lister, 1987, 1993; Вислобокова, 1990<sup>1</sup>.

Так как наиболее ранние из найденных палеонтологических остатков *A. alces* имеют дату около 100 000 лет принимается, что не позже этого време-

<sup>1</sup> Далеко не все придерживаются того мнения, что древние формы лосей (*A. gallicus*, *A. latifrons*) принадлежат к тому же роду (*Alces*), что и современные лоси (*A. alces*). Некоторые считают, что *A. gallicus* это *Libralces gallicus*, а *A. latifrons* – *Cervalces latifrons*. Более того полагают, что широколобые лоси этих родов врядли могли быть родоначальниками современных лосей. Высказываются и другие предположения. Подробнее об этом можно прочесть в монографии Г.Г. Боеской (2001).

ни и возник современный вид (Lister, 1993). Имеются и другие точки зрения. Исходя из того, что в районе Беринги 35000 лет назад ещё присутствовал *A. latifrons* (Harington, 1978; Guthrie, 1990) предполагается и преобразование этого вида в *A. alces* где то в тоже время (Guthrie, 1995). С другой стороны, исходя из генетических данных (Mikko, Andersson, 1995) вполне возможно предположить, что время появления *A. alces* не менее чем в 2–3 раза превышает дату в 100000 лет. Однако обе эти крайние точки зрения могут быть интерпретированы и по-другому. Вид предок и вид потомок могут длительное время существовать параллельно – отсюда короткие даты, а эволюция генов по разным причинам может разительно не соответствовать эволюции видов – отсюда и значительное завышение или занижение дат.

Предполагается, что примерно 15000–10000 лет назад (то есть в самом конце последнего ледникового периода *A. alces* из первоначальной области своего обитания (по-видимому, юг Восточной Сибири и Дальнего Востока) расширяя свой ареал на северо-восток заселил Берингию, а затем и Северную Америку. Такое развитие событий, по-видимому, подтверждается, как палеонтологическими, так и отчасти генетическими данными (Sher, 1987; Guthrie, 1990; Hundertmark et. al., 2002). Последующее затопление Берингии, приблизительно 11000 лет назад (Elias et al., 1996), когда уровень океана вследствие таяния ледников поднялся на 100 метров, отделило азиатский континент от северо-американского и сделал невозможным обмен особями между двумя группировками. Изоляция американских лосей от азиатских продолжается около 10000 лет. Не исключено, что европейские лоси отделились от азиатских значительно раньше, но здесь роль изолирующего фактора, по-видимому, играло в большей степени расстояние (изоляция расстоянием) и отчасти реальные преграды (горные массивы, ледники, водные преграды). Такой вывод можно сделать, основываясь на генетических данных (Hundertmark et. al., 2002).

Считается, что независимое или отчасти независимое существование двух новых популяционных группировок (американской и европейской) отделившихся в разное время от материнской группировки (Восточная Азия) в конце концов и привело к ныне наблюдаемому распределению форм лося в Евразии и Америке (Удина и др., 2002; Hundertmark et. al., 2002; Боесков, 2000; Данилкин, 1999).

По фенотипическим и некоторым другим популяционным характеристикам всё население лося, распределённое по двум континентам, подразделяется, как и у абсолютного большинства других видов на иерархически соподчинённые группировки. По морфологическим и цитогенетическим данным выделяют две самые крупные группировки: европейско-западносибирскую и американско-восточносибирскую (с Дальним Востоком). Их можно определить как своего рода полувиды (Groves, Grubb, 1987), что вполне соответствует ожидаемым (из генетических данных) результатам эволюции

лося, если события происходили так как их представляют себе Хундертмарк с соавторами (Hundertmark et. al., 2002) – см. выше. То есть недавно отделившиеся группировки ещё не столь значительно дифференцированы друг от друга и могут вполне принадлежать к одному полувиду (Восточная Сибирь, Дальний Восток и Америка), и другому полувиду может принадлежать давно отделившаяся группировка (Европа и Западная Сибирь). Так как европео-западносибирская группировка (далее европейский полувид) не только контрастно отличается морфологически от лосей Восточной Сибири, Дальнего Востока и Америки (далее американский полувид), но, и, как мы отмечали, цитогенетически – имеют разное число хромосом ( $2n=70$  – американский полувид и  $2n=68$  – европейский полувид – Gustavsson, Sundt, 1968; Hsu, Benirschke, 1973; Графодатский, Раджабли, 1988; Боескоров, 2001; Боескоров и др., 1993) некоторые авторы вслед за Флёровым (1934), судившим только по морфологии, считают что в действительности имеют дело с двумя видами (Боескоров, 1996; 1999; 2001). Другие наоборот призывают считать эти полувиды подвидами (Geist, 1998). В данном случае мы имеем дело с типичной в систематике ситуацией. Так как такой таксономической категории, как полувид официально не существует (не предусмотрено кодексом зоологической номенклатуры), то в зависимости от вкусов авторов полувид могут поименовать либо как вид либо как подвид (гл. 2). Не спасают желающих придать полувидам чёткий видовой статус и ссылки на различия в числе хромосом. Скорее всего, как считают в настоящее время, хромосомные отличия не играют никакой (или почти никакой) роли в видообразовании (Бородин, 1998), хотя ранее в них усматривали первопричину этого процесса (Воронцов, 1998). Часто хромосомные перестройки, ввиду своей относительной безобидности, встречаются на полиморфных частотах в популяциях (это характерно, как для парнокопытных вообще, так и для ряда оленьих) ничем не отличаясь в этом смысле от белкового и ДНК-полиморфизма (напомним, что у благородного оленя – *Cervus elaphus*, число хромосом варьирует от 66 до 68, у пятнистого оленя *C. nippon*, от 62 до 68). Типичные перестройки такого рода – это, как мы не раз отмечали (см. также гл. 5) робертсоновские транслокации, возникающие в результате слияния двух V-образных акроцентрических хромосом (видимых на стадии метафазы) в одну X-образную метацентрическую. У гомозигот по такой перестройке общее число хромосом убывает на две единицы, но объёмы генетического материала остаются прежними. Очевидно, что закрепление V или X хромосомных вариантов и приводит к различиям кариотипов наблюдаемых, как числа 68 (рис. 36 а) и 70 у полувидов лося (рис. 36 б).

Американский полувид дополнительно распадается уже на «настоящие» 7 подвидов (некоторые считают, что их меньшее число – Боескоров, 2001). В Северной Америке это *A.a. gigas*, *A.a. schirasi*, *A.a. andersoni*, *A.a. americana*. В Азии – *A.a. pfizenmayeri*, *A.a. cameloidea*, *A.a. buturlini* (Данилкин, 1999).

Европейскому полувиду присвоен номинальный статус европейского подвида (*A.a. alces*). Отсутствие крупномасштабной морфологической дифференциации подвидового уровня у европейского полувида резко контрастирует с тем, что наблюдается для той части американского полувида, которая обитает на территории Америки (4 подвида). Если следовать простейшим представлениям о равномерности генетической эволюции, то следует признать, что не выселенцы в Америку, а лоси расселявшиеся в направлении Европы из восточно-азиатской прародины исторически наиболее молоды. Этот вывод контрастирует с основанными на генетических данных (см. выше) и ставит вопросы о неравномерности темпов эволюции и об отсутствии взаимнооднозначного соответствия между генетическими (ДНК) и морфологическими преобразованиями.

Все ныне существующие подвиды в свою очередь можно подразделить на ряд «полуподвидов». В своё время это отмечал ещё В.Г. Гептнер (Гептнер и др., 1961), выделяя западно-сибирского лося, но, не приписывая, тем не менее, «доуральской» (Европа) и «зауральской» (Западная Сибирь) формам подвидовой статус. В настоящее время (на основании морфологических данных, анализа различных популяционно-биологических характеристик и генетических данных) на территории Европы и Западной Сибири можно выделить не менее пяти таких «полуподвидовых» форм (Рожков и др., 2002; Давыдов и др., 2004; Холодова и др., 2005; Рожков и др., 2005, а также часть II книги). Не меньшее число подобных форм существует и в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (часть II книги). По-видимому, и Америка в этом смысле не исключение, хотя литература по этому вопросу нам не известна. «Полуподвиды» в свою очередь можно разделить на более мелкие группировки, а те на ещё более мелкие.

Так как в настоящее время отсутствует однозначная трактовка микроэволюционных событий происходящих в популяциях лося, мы предприняли попытку на основе собственных и литературных данных (GenBank – Удина и др., 2002; Hundertmark et. al., 2002) изложить наше видение этих событий.

Напомним (гл. 3), что эволюцию на внутривидовом уровне мы делим на «ближнюю» микроэволюцию (охватывает события, происходящие в течении десятков или сотен лет и связанных, в нашем случае, с изменением частот гаплотипов в популяциях) и «дальнюю» микроэволюцию (охватывает события, происходящие в течении тысяч, десятков тысяч и первых сотен тысяч лет и связанных с накоплением различий в нуклеотидных последовательностях).

В следующих двух главах мы рассмотрим в основном, то что определяет «ближним» микроэволюционным процессом и лишь отчасти «дальним».

## ГЛАВА 15. Генетическое и пространственное распределение гаплотипов контрольного региона мтДНК

Наиболее важные и принципиальные результаты получены для популяционных группировок лося обитающего в Европе. На этих результатах мы в основном и сосредоточимся.

В последние годы опубликован ряд работ, посвященных молекулярно-генетическому разнообразию лося. Достаточно подробно изучен молекулярно-генетический полиморфизм лося из разных частей Северной Америки, Скандинавии. Получены интересные данные по лосю Сибири, Дальнего Востока и Якутии (Удина и др., 2002; Ellegren et al., 1996; Hundertmark et al., 1992, 2002). В то же время до сих пор практически «белым пятном» в этом отношении остается обширная область ареала европейского лося, расположенная на территории России.

На основании собственных и литературных данных по полиморфизму гипервариабельного участка (левый домен) контрольного региона мтДНК мы попытались исследовать генетическое разнообразие европейского лося.

Особенности выборки образцов, большинство которых собраны в разных областях ареала в течение одного сезона, позволяют получить картину территориального распределения гаплотипов в течение короткого временного периода, т. е. сделать «временной срез» современного состояния молекулярно-генетического разнообразия.

Собственный материал (образцы тканей лося) собран в различных регионах России преимущественно в 2005–2006 гг. (ноябрь–декабрь).

ДНК выделяли с помощью набора Diatom Prep (Изоген, Москва, Россия) по прописи производителя.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) для исследования внутривидового полиморфизма проводили с праймерами для гипервариабельного участка контрольного региона мтДНК (левый домен) LmPro (L15766) и TDKD (H00074) разработанными для этого вида (Mikko, Andersen, 1999; Удина и др., 2002; Hundertmark et al., 2002).

Очистку ПЦР-продукта проводили с помощью смеси раствора уксуснокислого аммония и этилового спирта с последующей промывкой 70%-ным этиловым спиртом, охлажденным до  $-20^{\circ}\text{C}$ .

Определение первичных нуклеотидных последовательностей в исследуемом фрагменте проводили методом автоматического секвенирования на генетическом анализаторе ABI-310 (Applied Biosystems) с использованием набора BigDye 3.1 (Applied Biosystems, США) с прямыми и обратными праймерами, использованными при проведении ПЦР.

Построение деревьев сходства и бутстреп-анализ проводили с помощью программы Mega 3.0 (Kumar et al., 2004). Для этого использовали алгоритм ближайшего связывания (Neighbor-joining) (Saitou, Nei, 1987; Nei,



Кумар, 2004), и матрицу генетических дистанций, вычисленную по методу Тамуры-Нея (Tamura, Nei, 1993).

Для анализа эволюционных взаимоотношений между гаплотипами также были построены медианные сетевые деревья (Median Joining Network) на основании расчета минимальных расстояний (мутационных шагов) между соседними гаплотипами в программе Network 4.111 (Bandelt et al., 1999). Этот метод, базирующийся на парных различиях между гаплотипами, отличается от традиционных методов построения деревьев тем, что позволяет концевым гаплотипам располагаться на внутренних узлах. Тем самым, дает возможность избежать при анализе эффекта «притяжения длинных ветвей» (Ней, Кумар, 2004), который может приводить к неточностям в трактовке результатов. Этот метод также позволяет находить гипотетические узловы гаплотипы, через которые и мог происходить переход от одного гаплотипа к другому.

Внутрипопуляционную изменчивость выражали в показателях гаплотипической ( $H$ ) и нуклеотидной ( $\pi$ ) изменчивости, рассчитанных в программах Arlequin 2.000 (Schneider et al., 2000) и MEGA.

Для всех образцов получены нуклеотидные последовательности гипервариабельного фрагмента (левый домен) мтДНК длиной более 500 п.н. После выравнивания для сравнительного анализа использовали участок длиной 464 п.н. В состав исследованного фрагмента отдельные основания входили в следующих долях: С – 19,33%, Т – 33,03%, А – 36,69%, G – 10,95%, что соответствует характерной картине распределения азотистых оснований в мтДНК. Все полученные фрагменты являлись фрагментами мтДНК, поскольку при визуализации результатов электрофореза продукта ПЦР в агарозном геле ни в одном случае не было обнаружено двойных полос, а все полученные последовательности существенно отличались от ядерной копии контрольного региона мтДНК, описанной ранее (GenBank # AF309768, Varvio, S.-L., Kostia, S. and Vainola, R. «Multiple integrations of the mtDNA control region into the nuclear genome of ruminants», Unpublished).

Всего для выборки 121 образца европейского лося из Европейской части России, Урала описан 21 гаплотип. При этом для фрагмента 464 п.н. отмечено 36 вариабельных сайта (рис. 102). Для образцов только из европейской части России описано 16 гаплотипов (29 вариабельных сайтов).

Количество транзаций для всей выборки европейских лосей составило 31, трансверсий – 6. Среднее количество парных различий между гаплотипами составило  $3,96 \pm 2,00$ , нуклеотидное разнообразие 0.8 (0.048) %. Гаплотипическое (генное) разнообразие по Нею (Nei, 1987) составило 0.72 (0.033). Для всей выборки образцов, относящихся к лосям европейского подвида, парные различия между гаплотипами составили от 1 до 18. Распределение гаплотипов лося по некоторым частям подвидового ареала приводятся в таблице 52.

| Гаплотип           | № варибельного сайта  |                       |                       |                         |     |   |
|--------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|-----|---|
| [                  | 11111111              | 1122222222            | 3333333333            | 3344444444              | 44  | ] |
| [                  | 2390334555            | 8903556778            | 2222344678            | 8801112233              | 45  | ] |
| [                  | 7940015237            | 2283077679            | 0245868542            | 4661291905              | 22  | ] |
| #L1 (44)           | ТААСТАGCAA            | ТТААТТТАТТ            | GCTTTATGTT            | GCCATGGTTT              | ТА  |   |
| #L2 (49)           | . . . . . A . . G     | C . . . . C . . . .   | . . . . .             | . . . . . C . . . . .   | . . |   |
| #L12 (1)           | A . . . . A . . G     | C . . . . C . . . .   | . . . . .             | . . . . . C . . . . . C | G . |   |
| #L14 (2)           | A . . . . .           | . . . . . C . .       | . . . . .             | . . . . .               | . . |   |
| #L23 (1)           | . . . . . A . . G     | C . . . . C . . . .   | . . . . .             | . . . . . C . . . . .   | . . |   |
| #L36 (1)           | . . . . . A . . . .   | . C . . . . C . . . . | A . . C . G . A . .   | . . T G . A . . . . .   | . . |   |
| #L42 (2)           | . . . . . A . . . .   | . . . . .             | . . . . .             | . . . . .               | . . |   |
| #L46 (4)           | . . . . . A . . . .   | . . . . . C . . . . . | . . . . .             | . . . . . A . . . . .   | . . |   |
| #L56T (1)          | . . . T . . ATG . .   | . C . . . . C . . . . | . . C . . G . A . .   | . . . . .               | . . |   |
| #L63 (1)           | . . . . . A . . G     | C . . . . CC . . . .  | . . . . .             | . . . . . C . . . . .   | . . |   |
| #L73 (1)           | . . . . . A . . . .   | . . . . .             | . . . . .             | . . . . . A . . . . .   | . . |   |
| #L83ed (1)         | . . . . . A . . . .   | C . . . . C . . . .   | A . . . CG . AC . .   | . . T . C . TC . . . .  | . . |   |
| #L84 (2)           | . . . . . A . . . .   | C . . . . C . . . .   | A . . . . G . AC . .  | . . T . C . . C . . . . | . . |   |
| #L89 (1)           | . . . . .             | . . . . .             | . . . . . G . . . . . | . . . . .               | . . |   |
| #L107 (1)          | . . . . . C . . . . . | . . . . .             | . . . . . G . . . . . | . . . . . C . . . . .   | . . |   |
| #L200 (1)          | . C . . . . .         | . . . . .             | . . . . .             | . . . . .               | . . |   |
| #LAC-Ur (1)        | C . . . . .           | . . . . .             | . . . . .             | . . . . .               | . . |   |
| #Kr11-Ur (4)       | . . . . . A . . . .   | C . . . . C . . . .   | . . . . .             | . . . . . C . . . . .   | . . |   |
| #VP3-Ur (1)        | . . . . . A . . G     | C . . . . C . . . .   | . . . . .             | . . . . . C . . . . .   | . G |   |
| #LVS2-Ur (1)       | . . N . . A . . . .   | C . . . . C . . . .   | . . . . .             | . . . . . C . . . . .   | . . |   |
| #LP4-Ur (1)        | . . G . C . . . . .   | . . C . . . . . G . . | . . . . . K . . . . . | . . . . .               | . . |   |
| #L91WS             | . . . . .             | . . . . .             | . . . . .             | . . . . . A . . . . .   | . . |   |
| #L94WS             | . . . . . A . . . . . | . . . . .             | . T . . . . .         | . T . . A . . . . .     | . . |   |
| #L98WS             | . . . . . GA . . G    | . . . . . C . . . . . | . . . . . A . C       | AT . . A . . C . . . .  | . . |   |
| NSeqs=24 NSites=42 |                       |                       |                       |                         |     |   |

Рис. 102. Варибельные сайты в выборке европейского подвида лося (*A. a. alces*) из Европейской части России и Урала по фрагменту гиперварибельного участка контрольного региона мтДНК (464 п.н.).

У европейского подвида лося ( $n=121$ ) по исследованному фрагменту D-петли (464 п.н.) было выявлено абсолютное преобладание (81%) на большей части ареала всего двух гаплотипов (L1 и L2). На долю уникальных гаплотипов, встреченных в 2–4 образцах, приходилось по 9–10 % (рис. 103). Большинство из них были дериватами двух доминирующих гаплотипов, отличаясь от них всего на 1–2 нуклеотида. В то же время, в общей выборке были встречены редкие гаплотипы, существенно отличающиеся от доминирующих линий, что свидетельствует о достаточной продолжительности эволюционного развития европейского лося и о том, что предковая популяция возможно была более полиморфна по сравнению с современной. Эти сильно различающиеся гаплотипы встречались в разных частях ареала. Частота распределения доминирующих гаплотипов L1 и L2 у лося в Европейской части

Таблица 52. Распределение гаплотипов гипервариабельного участка контрольного региона мтДНК в разных частях ареала *A. a. alces* в России (Европа и Урал)

| Область РФ    | n   | Гаплотип, количество |    |     |     |     |     |                           |
|---------------|-----|----------------------|----|-----|-----|-----|-----|---------------------------|
|               |     | L1                   | L2 | L14 | L46 | L84 | L42 | Уникальные                |
| Нижегородская | 1   |                      | 1  |     |     |     |     |                           |
| Рязанская     | 3   | 1                    |    |     |     |     |     | L89, L107                 |
| Тульская      | 4   | 4                    |    |     |     |     |     |                           |
| Калужская     | 1   |                      | 1  |     |     |     |     |                           |
| Московская    | 4   | 3                    |    |     |     |     |     | L12                       |
| Владимирская  | 2   | 1                    |    |     |     |     |     | L36                       |
| Тверская      | 22  | 14                   | 4  | 1   |     |     |     | L63, L56, L200            |
| Ярославская   | 17  | 6                    | 9  | 1   |     |     |     | L23                       |
| Костромская   | 2   |                      | 2  |     |     |     |     |                           |
| Вологодская   | 7   | 5                    | 2  |     |     |     |     |                           |
| Новгородская  | 4   | 1                    | 3  |     |     |     |     |                           |
| Ленинградская | 10  | 1                    | 6  |     | 2   |     | 1   |                           |
| Карелия       | 8   | 2                    | 3  |     | 2   |     |     | L73                       |
| Архангельская | 8   | 1                    | 7  |     |     |     |     |                           |
| Мурманская, 4 | 4   |                      | 1  |     |     | 2   |     | L83                       |
| Свердловская  | 17  | 4                    | 8  |     |     |     | 1   | UKrIII, ULVS2, ULAC, ULTC |
| Пермская      | 7   | 2                    | 2  |     |     |     |     | UKrIII, USP3, ULP         |
| Всего         | 121 | 45                   | 49 | 2   | 4   | 2   | 2   | 17                        |

РФ носит клинальный характер. На основании распределения их частот в этой части ареала выделяются три основных группировки европейского лося - «южная» с преобладанием L1, населяющая зону широколиственных и смешанных лесов и лесостепь (Рязанская, Тульская, Калужская, Московская, Владимирская обл.), «северная» с доминированием L2, занимающая преимущественно зону таежных лесов (Вологодская, Новгородская, Ленинградская, Архангельская обл. и Карелия), и «переходная» (Тверская, Ярославская, Костромская области), отличающаяся сходным соотношением основных гаплотипов и занимающая промежуточные территории со смешанными и южно-таежными лесами (рис. 104).

В значительной степени разделение европейской части ареала *A.a. alces* на основании генетических данных поддерживается и результатами исследования морфологической изменчивости лося, также имеющей градиентный характер (часть II).

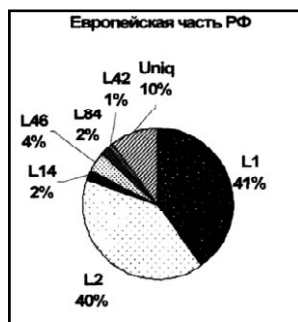
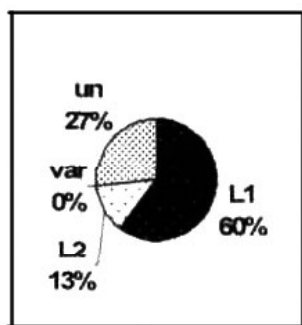
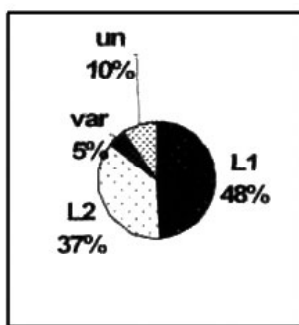


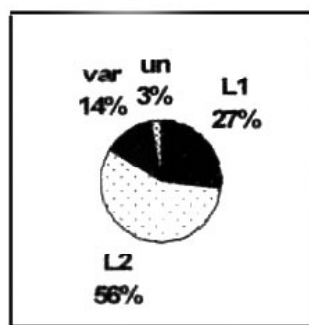
Рис. 103. Частота встречаемости гаплотипов европейского лося Европы и Урала ( $n = 121$ ). Обозначения гаплотипов: L1, L2, ... , Uniq – уникальные гаплотипы.



«южная»



«переходная»



«северная»

Рис. 104. Распределение отдельных гаплотипов по ареалу европейского лося. Обозначения гаплотипов: L1, L2, var – встреченные в 2–4 образцах, un – уникальные,  $n = 97$ .

Уральская популяция, образцы для которой были добыты из Свердловской и Пермской областей, помимо того, что в ней присутствует новый уральский гаплотип (UKr111 – встречен в обеих областях), включает в себя гаплотипы, уже описанные для Европейской части РФ – два наиболее обычных L1, L2, а также L42. «Северный» гаплотип L2 в уральских образцах встречается с более высокой частотой, чем «южный» L1 (соответственно 42 и 25 %).

Некоторые гаплотипы обнаруженные у лосей с Урала и из Западной Сибири оказались идентичными друг другу.

Сравнительный анализ лосей из различных частей ареала *A.a. alces*, основанный на вычислении генетической дистанции (Net distance), F-статистики, вычисления среднего на поколение количества самок-мигрантов и др., показал, что генетически лоси Урала чрезвычайно близки лосям из Европы. Несмотря на то, что среди уральских образцов описаны новые, специфические для этого региона гаплотипы, более 70% гаплотипов были общие с лосями из Европейской части России. В целом генетическая структура уральской группировки была близка к «северной» группировке Европейской части РФ. В свою очередь, регион Урала представляет собой, как мы только что

отметили, переходную зону между лосьями Европы и Западной Сибири, в которых обнаружены гаплотипы, идентичные уральским, но отсутствующие в Европейской части РФ. По-видимому, аналогичный градиент существует и в районе границы разделяющей два полувида лося (европейский и американский) на что указывает наличие на севере Томской области гаплотипов родственных гаплотипам восточносибирских лосей. Таким образом, у *A.a. alces* градиентное изменение генетического состава внутри ареала проявляется и на уровне крупных регионов.

Сравнение наших данных с результатами, полученными теми же методами для других популяций лося, показало, что характеристики молекулярно-генетической изменчивости лося, обитающего в европейской части России достаточно характерны для вида в целом. Внутрипопуляционный показатель нуклеотидного разнообразия для разных популяций лося (из опубликованных данных мы взяли для сравнения лишь данные для выборок, включающих не меньше 6 особей из региона) колебался от 0 (Швеция,  $n = 6$ ) до  $2,1 \pm 1,1$  (Восточная Азия,  $n = 14$ ) (Hundertmark et al, 2002). Так, для наиболее представительной выборки ( $n = 141$ ), собранной в разных регионах Северной Америки, показатель нуклеотидной изменчивости ( $\pi$ ) такой же, как и в нашей работе. При этом необходимо отметить, что североамериканская выборка включала образцы от лосей, добытых в разных регионах этого континента и очевидно относящихся к нескольким подвидам. Показатели гаплотипической изменчивости ( $H$ ), для разных популяций лося колебались от 0 (Швеция), 0,38 в Финляндии до 0,98 (Восточная Азия) (Hundertmark et al., 2002). Столь высокие показатели генетического разнообразия лосей, регион обитания которых авторы обозначили как «Восточная Азия», очевидно, обусловлены значительной удаленностью друг от друга и высокой экологической гетерогенностью областей, которые были объединены в этот регион, таких как Якутия, Амурская область, Хабаровский край, северо-западный Китай, и, что вероятно более важно, тем, что в эту объединенную группу, судя по регионам добычи, могли попасть образцы от лосей, по наиболее широко принятой классификации (Данилкин, 1999), относящиеся к разным подвидам – уссурийскому (*A.a. cameloides*) и восточносибирскому или якутскому (*A.a. pfizenmayeri*). Несколько более высокое значение гаплотипического разнообразия ( $H$ ), равное 0,86, полученное для американских лосей, очевидно обусловлено значительно более широким регионом сбора образцов по сравнению с нашим исследованием, и охватывающим несколько относительно изолированных группировок лося в Северной Америке (разные части Аляски, Колорадо, центральные и восточные регионы Северной Америки), представляющих согласно ряду исследований (Peterson, 1955; Филонов, 1983; Боесков, 2001) разные подвиды американской группы лосей. Характерно, что в работе Хундертмарка с соавторами (Hundertmark et al., 2002) среди 6 шведских лосей описан только один гаплотип, т.е. изменчивость в исследо-

ванной популяции по данному фрагменту мтДНК была нулевой. Ранее была исследована группа из 30 образцов лося, собранных в разных районах Швеции (Mikko, Andersson, 1995), в которой было обнаружено всего лишь 2 гаплотипа, что также отражает чрезвычайно низкую генетическую изменчивость лосей данного региона.

По сравнению с другими представителями оленьих, показатели внутривидового полиморфизма по гипервариабельному участку контрольного региона мтДНК, как по нуклеотидной, так и гаплотипической изменчивости, у лося оказались относительно низкими. Так, у косули (*Capreolus capreolus*) показатели внутривидового нуклеотидной изменчивости составляли 0,22–1,1% (Wiehler, Tiedemann, 1998; Randi et al., 1998; Vernesi et al., 2002), у южноамериканского пампасового оленя (*Ozotoceros bezoarticus*) – 1,1–2,5% (Gonzales et al., 1998), у пятнистого оленя (*Cervus nippon*) 1,4–2,2% (Nagata et al., 1999). Необходимо отметить, что наиболее низкие показатели генетической изменчивости по данному маркеру обнаружены в малочисленных изолированных популяциях этих видов. Так, например, у восточноазиатского оленя лира (*Cervus eldi*), общая численность которого очень низкая, а ряд популяций находятся на грани вымирания, нуклеотидная изменчивость для разных популяций менялась от 0 до 2,4% (Balakrishnan et al., 2003).

В то же время лось – широко распространенный вид, большинство популяций которого, и, в частности, обитающая на территории европейской части России, достаточно многочисленны и относительно слабо изолированы от соседних группировок, демонстрирует низкие генетические показатели как по гаплотипическому, так и нуклеотидному разнообразию. Сравнительный анализ наших данных подтверждает предположение о том, что в основном утрата генетического разнообразия у лося происходила в ледниковые периоды позднего плейстоцена (Mikko, Andersson, 1995; Hundertmark et al., 2002). В то же время, резкое снижение численности лося в результате прямых и опосредованных антропогенных воздействий, особенно интенсивно происходившее в Европе в разные периоды начиная с середины XVIII в. (Кириков, 1960, Филонов, 1983) также могло отразиться на современном уровне генетического разнообразия. Критическое состояние лося на всей европейской части популяции наблюдалось в начале XX в. (Тимофеева, 1974; Филонов, 1983; Данилкин, 1999). Например, в сводке Данилкина (1999) указывается (см. так же часть II нашей книги), что в центральных областях европейской части России к концу 20-х годов численность лося насчитывала десятки, в лучшем случае сотни особей. Филогенетические отношения между отдельными гаплотипами европейского лося графически отражены на дендрограмме (рис. 105). Помимо наших данных при построении дерева использовали гаплотипы, полученные из компьютерной базы (Генбанк).

На рисунке 106 филогенетические отношения между отдельными гаплотипами представлены в виде медианной сети (Median joining Network), где

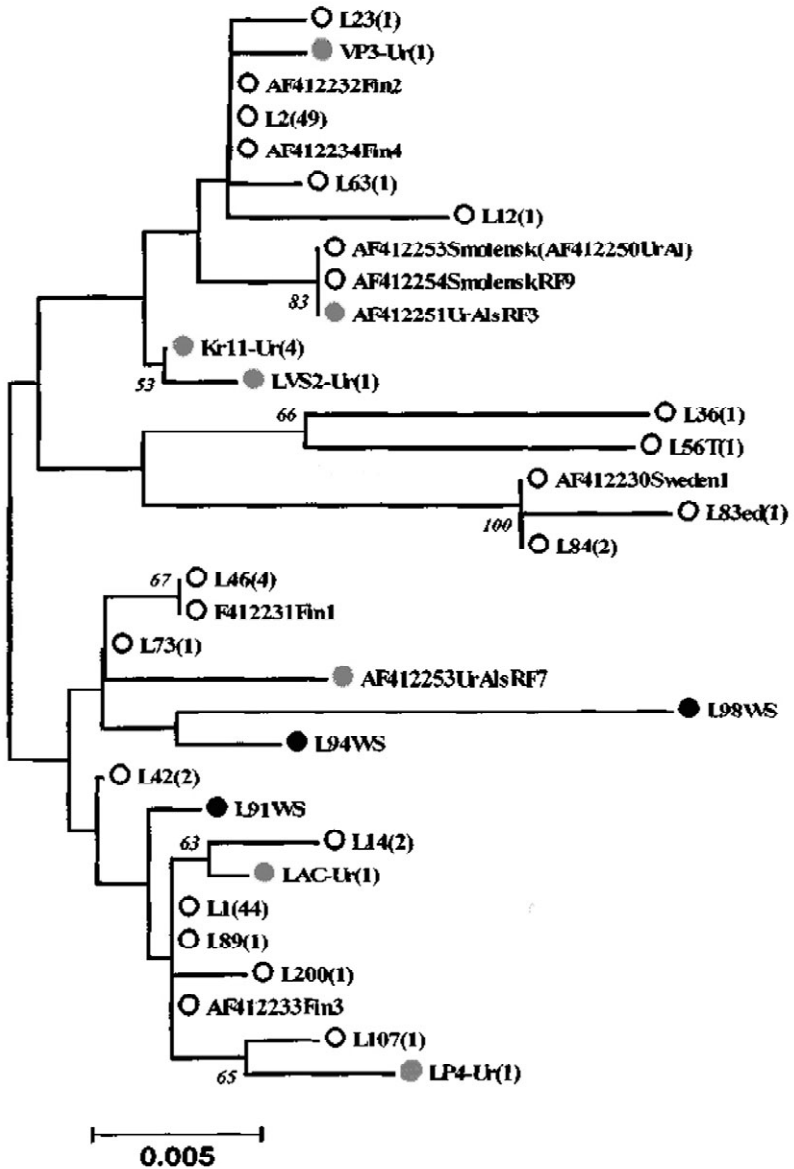


Рис. 105. Дендрограмма филогенетических отношений различных гаплотипов гиперварибельного фрагмента (левый домен) контрольного региона мтДНК европейского лося, построенная методом ближайшего связывания (соседства) с использованием модели Тамуры–Нея. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1550 реплик). Кружками обозначены лоси подвида *A. a. alces* (незакрашенные круги – образцы из европейской части России, серые – с Урала, черные из Западной Сибири). (AF – обозначение гаплотипов европейского лося из Генбанка).

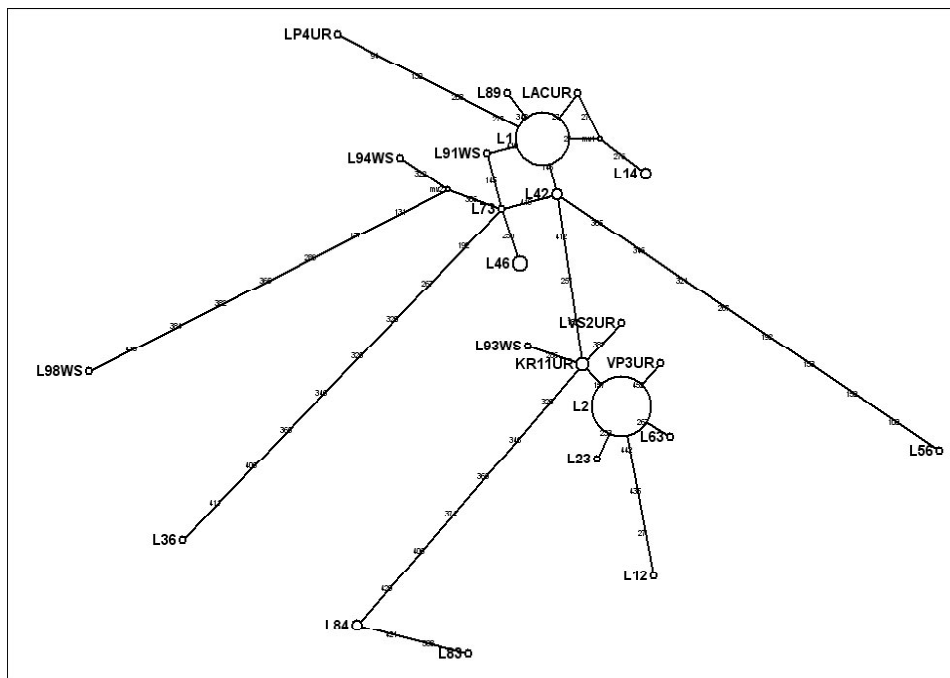


Рис.106. Медианная сеть гаплотипов *A.a. alces* из разных регионов. Диаметр кружков пропорционален количеству образцов с данным гаплотипом. Расшифровка гаплотипов в подписи к рис. 113.

расстояние между гаплотипами пропорционально количеству мутационных шагов, необходимых для превращения одного гаплотипа в другой. На этой схеме видно, что гаплотип L1 от гаплотипа L2 отделяет несколько мутационных шагов, а гаплотип L42 является одним из переходных типов между этими двумя наиболее широко распространенными гаплотипами.

Сравнение наших результатов с данными, полученными другими авторами (Hundertmark et al., 2002) для гомологичного фрагмента мтДНК *A.a. alces* из других частей ареала, показало, что среди лосей Финляндии описаны гаплотипы идентичные наиболее распространенным в Европейской части РФ и на Урале (рис.105). Очевидно, генетическое единство лосей из России и Финляндии обусловлено прямыми и обратными миграциями животных, неоднократно отмечавшимися в прошлом для этих регионов (Верещагин, Русаков, 1979; Филонов, 1983)<sup>1</sup>. Гаплотипы лосей из Мурманской области, выделенные в отдельную «скандинавскую» группу, оказались сходными с таковыми, описанными для лосей из Швеции (Hundertmark et al., 2002). Эти

<sup>1</sup> Как мы уже отмечали в части II в настоящее время переход лосей через границу крайне ограничен и происходит в основном в одну сторону: Россия > Финляндия.



данные отражают генетическую близость между лосьями северо-западных регионов России и Скандинавии и подчеркивают особый статус лося из Мурманской области и прилежащих районов.

Таким образом, европейский лось, имеющий широкий ареал отличается низкой общей генетической изменчивостью. При этом, среди большинства описанных близких между собой гаплотипов встречаются редкие, существенно отличающиеся от основной массы. Эти данные возможно свидетельствуют о том, что в основном утрата генетического разнообразия у лося происходила в ледниковые периоды позднего плейстоцена (Mikko, Andersson, 1995; Hundertmark et al, 2002). В то же время, необходимо учитывать и то, что катастрофическое снижение численности лося в результате прямых и опосредованных антропогенных воздействий, особенно интенсивно происходившее на всей европейской части ареала начиная с середины XVIII в. (Кириков, 1960, Тимофеева, 1974; Филонов, 1983; Данилкин, 1999) также могло отразиться на современном уровне

## **ГЛАВА 16. Некоторые важные следствия из предыдущей главы: пространственная дифференциация европейского лося**

Как мы только что выяснили территорию Скандинавии населяет лось не-сущий другой набор гаплотипов значительно отличающихся от L1 и L2 (Hundertmark et al., 2002). «Скандинавские» гаплотипы выявлены нами в Мурманской области (L84). Единственный уникальный гаплотип обнаруженный на этой территории, так же принадлежит к скандинавской «гаплогруппе» являясь вариантом L84.

Ранее мы уже отмечали (часть II), что Мурманскую область и север Карелии населяет отдельная мезопопуляционная группировка, по-видимому, входящая в состав северной макропопуляции. Генетические данные требуют небольшой корректировки. Они свидетельствуют о том, что эта мезопопуляция является частью скандинавской макропопуляции которая, скорее всего, охватывает не только Швецию, но и Норвегию и север Финляндии (рис. 107).

Южная, по-видимому, центральная часть Карелии, а так же вся Ленинградская область занята другой мезопопуляцией входящей в состав северной макропопуляции о чём одинаково свидетельствуют как данные по фенотипу (часть II), так и генетические данные. Её отличительной особенностью является наличие гаплотипа L46, близкого, как мы отмечали, по структуре L1 и встречающегося как в Карелии, так и в Ленинградской области. Подобные гаплотипы характерны и для Финляндии, что позволяет продолжить границы Ленинградской мезопопуляции на южную и центральную части этой территории (на рисунке 107 мезопопуляция выделена пунктиром).

В настоящее время связь между западной и восточной частями группировки затруднена в силу наличия защитных сооружений на государственной границе (вертикальная линия на рисунке 107). Те же препятствия отсекают и восточную часть скандинавской макропопуляции (Мурманская область и юг Карелии). Так что, пока существуют преграды, правильней говорить не о популяционных, а о популяционно-типологических единицах (гл. 1).

Надо отметить, что в целом результаты генетических исследований подтверждают то, что было ранее выявлено при анализе фенотипической изменчивости (часть II). Однако, эти параллели между «генетикой» и «морфологией» (табл. 53) ставят новые вопросы. Все особенности «морфологии» северных, южных и «переходных» лосей видимо сформировались в основном под действием отбора (часть II). Не свидетельствует ли это о том, что и наблюдаемая генетическая картина так же результат его действия?!

Обычно считается, что генетическая изменчивость подобного типа нейтральна (или почти нейтральна) и, следовательно, её преобразования связаны лишь с объединённым действием генетического дрейфа (понимаемого в широком смысле слова) и мутационного процесса – гл. 4.

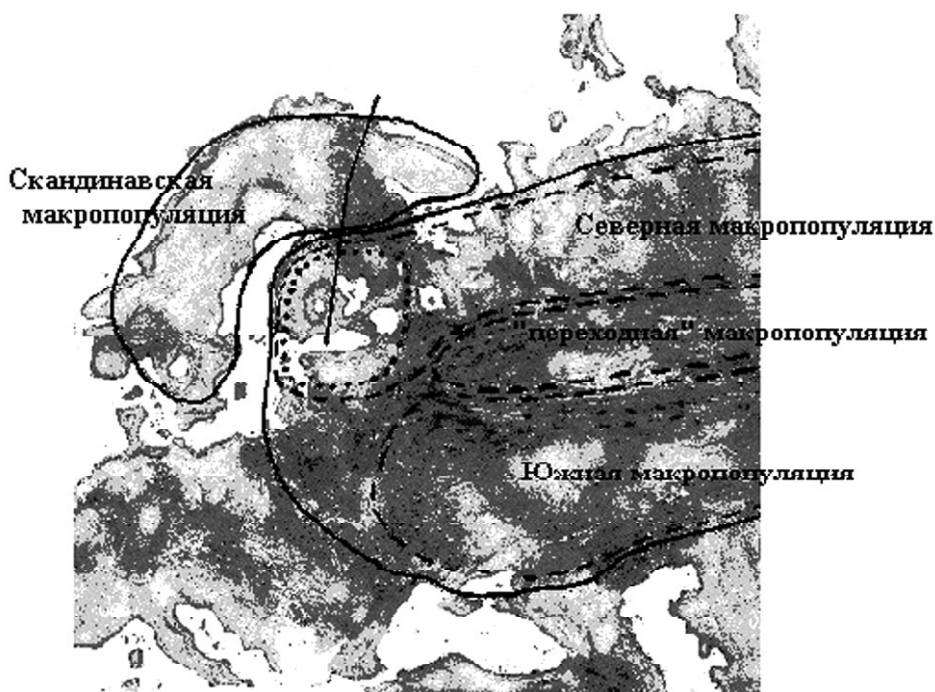


Рис. 107. Границы популяций лося на территории Европы. *Сплошные линии* – границы макропопуляций высокого ранга (скандинавской и восточно–европейской). *Прерывистые линии* – границы северной, южной и «переходной» макропопуляций, имеющих более низкий ранг. *Пунктир* – границы ленинградской мезопопуляции. *Вертикальной линией* обозначена государственная граница на северо–западе РФ.

Следует, по-видимому признать, что ни принцип основателя (гл. 4), ни предполагаемые катастрофические снижения численности, вряд ли способны дать в данном случае удовлетворительное объяснение. Южная макропопуляция сформировалась за срок меньший, чем 100 лет (около 50) скорее всего за счёт выселенцев из «переходной» зоны. В значительной степени, по-видимому, за счёт той же «переходной» зоны формировалось в отдалённом прошлом и население севера, так как эта зона вряд ли всегда была равно пригодной для обитания лося (часть II). Периодически повторяющиеся выселения из «переходной» зоны десятков особей, наверняка исключали заметное действие эффекта (принципа) основателя (к тому же этот эффект, как, впрочем, и другие формы генетического дрейфа, не приводит к закономерно меняющимся частотным градиентам). Видимо, проще предположить, что наблюдаемая изменчивость гипервариабельного участка контрольного региона мтДНК далеко не нейтральна. В центральной, наиболее оптимальной, для жизни лося «переходной» зоне, как мы отмечали «уживаются» оба гаплотипа (L1 и L2), а в субоп-

Таблица 53. Основные параметры, характеризующие три главные группировки лося на территории Восточной Европы

| Параметры   |    | Северная макро-<br>популяция (тайга) | Переходная зона<br>(смешанный лес) | Южная макро-<br>популяция<br>(лесостепь-степь) |
|---|----|--------------------------------------|------------------------------------|--|
| *Масса туши, кг   |    | 172,8                                | 161,7                              | 151,4  |
| *Ширина лопаты<br>рогов, см                               |    | 24,5                                 | 21,95                              | 17,91  |
| *Доля<br>оленеобразных<br>рогов, %                        |    | 4,8                                  | 9,5                                | 17,6   |
| <b>Частоты гаплотипов</b>                                 |    |                                      |                                    |  |
| <b>**Трансекта Архангельск-Курск (шириной 250-300 км)</b> |    |                                      |                                    |  |
| Основные  | L1 | 0,13                                 | 0,52                               | 0,90   |
|   | L2 | 0,87                                 | 0,48                               | 0,10   |
| <b>***С севера на юг во всей Восточной Европе</b>         |    |                                      |                                    |  |
| Основные  | L1 | 0,27                                 | 0,48                               | 0,60   |
|   | L2 | 0,56                                 | 0,37                               | 0,13   |
| Встреченные в 2-4<br>образцах                             |    | 0,14                                 | 0,05                               | -  |
| Уникальные  |    | 0,03                                 | 0,10                               | 0,27   |

\*подробные сведения в таблице 39. \*\*расчёт только по основным гаплотипам;

\*\*\*расчёт по всем гаплотипам.

тимальных зонах преимущество получает на юге L1, а на севере L2. То есть, мы полагаем, что отбор шёл (а может быть идёт и поныне) на севере и на юге в противоположных направлениях. Это, однако, всего лишь гипотеза

Тем не менее необходимо отметить, что не только частоты основных гаплотипов изменяются согласованно с «морфологией», но и редковстречаемые и уникальные гаплотипы ведут себя так же (табл. 53). Разнообразие (по числу гаплотипов) на юге даже больше чем в других зонах. Это ещё один довод в пользу того, что перечисленные выше случайные процессы здесь не причём. Однако, и отбор здесь может быть играет второстепенную роль, а на первое место выходит «экологический» фактор или как мы его ещё называем фактор «выбора профессии» или «субнишевый» фактор (см. гл. 5), когда редкие гаплотипы «приживаются» просто потому, что их носители не очень

то успешные на севере, находят на юге в более разнообразных условиях свои субниши, где могут процветать.

Ещё одно свидетельство в пользу отбора то, что собственно клинальная изменчивость (север-юг) чётко просматривается лишь на коротком 300 километровом участке в зоне популяционного ядра европейской макропопуляции с высокой плотностью населения лося (часть II). Весь север и весь юг по морфологии более менее однообразен. Вполне вероятно, что и генетика ведёт себя так же, но подтвердить это на сегодняшний день невозможно из-за ограниченности собранных генетических материалов.

Заметим так же, что «состыкованные» в переходной зоне южная и северная макропопуляции при желании вполне могут быть представлены как различные подвиды. Несмотря на то, что основные различия между этими двумя формами возникли совсем недавно. Тому имеется прецедент – выделение из подвида *A.a. gigas*, ареал которого охватывал краевые участки двух континентов, *A.a. buturlini* (Чернявский, Железнов, 1982) занимающего северо-восток Азии (за гигасом оставлена лишь Аляска).

Некоторые протестуют против такого решения (Боескоров, 2001), считая, что не правомерно придавать подвидовой статус на основе различий возникших за несколько десятков лет, да ещё под влиянием перепромысла лося на Аляске. С этим, по нашему мнению, врать можно согласиться. Известно, что за такой же срок могут возникнуть даже виды (гл. 3) причём немаловажную роль при этом играет и антропогенное влияние.

Известно, что при описании (переописании) видов часто возникают споры. При выделении же подвидов такие (по большей части «политизированные») споры бесконечны (гл. 2). Поэтому мы в подобных случаях предпочитаем в своей практике говорить о «полуподвидах» считая вопрос не принципиальным. Более подробно на проблеме гигаса и лося Бутурлина мы остановимся в 18 главе.

## ГЛАВА 17. Особенности дифференциации различных форм лося по генетическим данным

В главе 15 для отражения филогенетических связей между гаплотипами мы использовали один из методов построения дендрограмм. Соответствующая схема приведена на рисунке 105. Это древо гаплотипов, которое лишь в самой поверхностной мере отражает интересующие нас события происходящие на фенотипическом (популяционном) уровне. Попробуем используя всё те же генетические данные перейти к построению и анализу древа популяций.

Как мы уже отмечали (гл. 3), для анализа «различия-сходства», дистанций, родственных связей между сравниваемыми единицами (формы, подвиды, виды) применяют разнообразные методики компьютерного конструирования филогенетических схем-древес. Для макроэволюционных построений они дают более-менее объективную и, в какой-то мере, соответствующую реальным эволюционным событиям картину ветвящегося филогенетического древа. Для микроэволюционных событий получаемая дендрограмма, как правило, не отражает (хотя и не всегда) реальных эволюционных событий, так как на довидовом (а иногда и видовом) уровне эволюция носит сетчатый характер, и реальное древо представляет собой систему сливающихся и разделяющихся ветвей (популяций) – (гл. 3).

Тем не менее, ставший уже давно стандартным подход построения дендрограмм в целом и здесь крайне полезен, так как позволяет наглядно проиллюстрировать родство (или, по крайней мере, уровень сходства) сравниваемых форм и сделать соответствующие выводы об их предшествующей истории.

Как в макро-, так и в микроэволюционных исследованиях, конечно же, нужно стремиться делать сравнения по множеству генов (если конечно целью не является рассмотрение эволюции отдельных генов). К сожалению, это оказывается далеко не всегда возможным. При микроэволюционных исследованиях задача усложняется еще и тем, что необходимо учитывать нуклеотидные последовательности всех аллелей (для мтДНК это гаплотипы), а при близком сходстве сравниваемых групп принимать в расчет и частоты аллелей. Исходя из этого, оценку сходства-различия необходимо производить по усредненным по всем аллелям (гаплотипам) данным со взвешиванием, если это возможно, полученных значений частотами. Затем вычисленный таким способом показатель применять для построения древес.

В нашем случае от взвешивания, без больших потерь, можно отказаться. Применять (как это иногда делают) дистанции, «изобретенные» для макроэволюционного уровня, нет особой необходимости так как время дивергенции последовательностей и их различие в числе нуклеотидов на микроуровне связаны практически линейно (Ней, Кумар, 2004), то есть в качестве по-

казателя для построения деревьев достаточно использовать только число нуклеотидов, по которому различаются гаплотипы.

Как известно, в распоряжении исследователя имеются различные способы построения деревьев. Одним из самых «древних» и наиболее простых методов является, по-видимому, UPGMA-метод (невзвешенное попарное сравнение – Приложение 1). С помощью него относительно неплохо справлялись с рядом филогенетических задач, однако, впоследствии он стал вытесняться на макроуровне другими, гораздо более сложными и, как представляется сейчас многим (но не всем), более объективными методами. Трудно судить, насколько это верно для макроэволюционных филогений, но для микроуровня нет принципиальной разницы между применяемыми различными методическими подходами, так как в строгом смысле, ни один из них не отражает реальной картины. UPGMA - подход традиционен, логически хорошо обоснован и часто не хуже (а на микроуровне иногда и лучше), чем другие может передать графически дифференциацию группировок по сходству-различию (которое фактически эквивалентно на генетическом уровне родству). Один из недостатков метода - он не учитывает неравномерность темпов эволюции. Но этот недостаток можно превратить в его достоинство, если ввести коэффициент, характеризующий отставание в темпах или, наоборот, превышение темпов. Для UPGMA-метода подобное легко сделать, если дополнительно к таблице средних различий по нуклеотидным последовательностям гаплотипов для пар сравниваемых форм (обозначим эти различия через  $x_j$ ), построим аналогичную таблицу теоретических значений (обозначим их через  $c_j$ ), считанных непосредственно с UPGMA-дендрограммы.

Нормированная разница между тем и другим

$$\frac{\bar{x}_j - c_j}{c_j}$$

и дает основу для расчета коэффициента, который окончательно можно вычислить, взяв среднюю арифметическую для каждой формы. При числе сравниваемых форм –  $n$ , число усредненных значений  $n-1$ , отсюда искомым коэффициент «эволюционного темпа» ( $u$ ) можно представить в следующем виде:

$$u = \frac{1}{n-1} \sum_{j=1}^n \left( \frac{\bar{x}_j}{c_j} - 1 \right). \quad [1]$$

Поясним, что следует ожидать при использовании коэффициента.

Допустим, что некоторая предковая форма  $A$  породила две новые формы  $B$  и  $C$  (рис. 108.1), но и сама не вымерла, а существует одновременно с этими формами, то есть темп её эволюции снизился до нуля.

Так как форма  $A$  не вымерла, дендрограмму на рисунке 108.1 правильной перерисовать так, как это показано на рисунке 108.2, где по горизонтали – дистанция, а по вертикали – время.

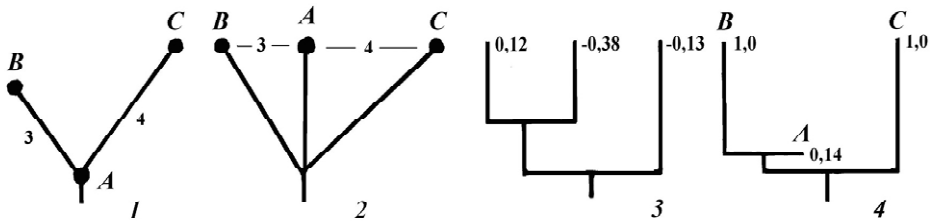


Рис. 108. Модельные дендрогаммы (1 – 4). Объяснение в тексте.

Таблица 54. Дистанции ( $x_j$ ) между тремя условными формами  $A$ ,  $B$ ,  $C$ 

| $x_j$ | $A$ | $B$ | $C$ |
|-------|-----|-----|-----|
| $A$   | –   |     |     |
| $B$   | 3   | –   |     |
| $C$   | 4   | 7   | –   |

Исходя из дистанций (цифры на рис. 108.1,2), мы можем построить таблицу расстояний между формами (табл. 54).

Применив UPGMA-метод построения дендрогамм (Ней, Кумар, 2004), получим картину, изображенную на рисунке 108.3. Эта дендрогамма не несет в себе никакой информации о замедлении «эволюционного темпа», что вполне и понятно, так как UPGMA-метод основан на предположении о постоянстве хода эволюции во всех ветвях.

Но мы можем обойти подобное затруднение, снабдив ветви цифрами, характеризующими «эволюционный темп». Для этого надо построить еще одну таблицу дистанций (табл. 55), промеренных непосредственно по дендрогамме (рис. 108.3), и воспользоваться формулой [1].

Полученные значения с отрицательными знаками (см. цифры над дендрогаммой – рис. 108.3) указывают на замедление «темпов». Учитывая, что все методы построения дендрогамм лишь на качественном уровне отражают действительность, можно принять как вполне удовлетворительный полу-

Таблица 55. Дистанции ( $c_j$ ) между тремя условными формами  $A$ ,  $B$ ,  $C$ 

| $c_j$ | $A$ | $B$ | $C$ |
|-------|-----|-----|-----|
| $A$   | –   |     |     |
| $B$   | 3,2 | –   |     |
| $C$   | 5,9 | 5,9 | –   |



ченный нами результат, отражающий расчётными цифрами «качественный» уровень «эволюционного замедления» формы *A*.

Однако увидеть «замедление» можно и вполне «официальным» путём, воспользовавшись, например, NJ-методом построения дендрограмм, так как считается, что он, как и некоторые другие методы, отражает этот процесс.

На рисунке 108.4 приводится NJ-дендрограмма для рассматриваемого примера. Конечно же, и здесь можно ввести цифры оценивающие замедление «темпов», измерив, расстояние от основания дендрограммы до конца ветви – чем больше «замедление», тем ниже будут цифры (на рис. 108.4 цифры отнормированы на максимальное значение).

Но можно пойти и более сложным путём, опять воспользовавшись выше приведенной формулой. Только  $x_j$  будут означать теоретические значения, считанные с NJ-дендрограммы.

Существует и ещё один «третий» подход для измерения замедления «темпов». Он является самым простым и одновременно самым естественным. В таблицы сравнений различных внутривидовых форм следует ввести ближайший к анализируемому виду сестринский вид, совершенно изолированный генетически. В этом случае, измеряя дистанции от сестринского вида до той или иной формы, можно вполне объективно оценить, какие из форм развивались быстрее после разделения видов, какие медленнее.

Разумеется, любой из трёх подходов можно применять как к морфологическим, так и генетическим характеристикам. Наиболее ценно последнее.

Рассмотрим это на примере лося.

На рисунке 109 приводится UPGMA-дендрограмма для евразийских форм (североамериканские формы рассматриваются как одна группировка – все гаплотипы из разных географических точек объединены, и все различия между гаплотипами из разных точек усреднены). На том же рисунке проставлены и значения «эволюционного темпа», полученные с помощью «первого» подхода: минусовые значения – замедленный «эволюционный темп», положительные значения – ускоренный; близкие к нулевым – «норма». Все значения рассчитаны по представленной выше формуле, но без учета постоянного множителя  $-1/(n-1)$ . Сравнительный анализ гаплотипов проводился по участку длиной 373 нуклеотида.

Подытожить этот анализ можно следующим образом. Из UPGMA-дендрограммы и значений «эволюционного темпа» (рис. 109) видно, что как европейский, так и американский полувиды поделены на две группы форм – с замедленным темпом эволюции и ускоренным темпом.

Для европейского лося это скандинавский «полуподвид», значительно (на уровне подвида) отличающийся по уровню генетической дифференциации и по «эволюционному темпу» от других европейских форм.

Для американского лося это колымо-индигирский (чукотский) подвид, также значительно (генетически) отличающийся от всех других подвидов этой группы.

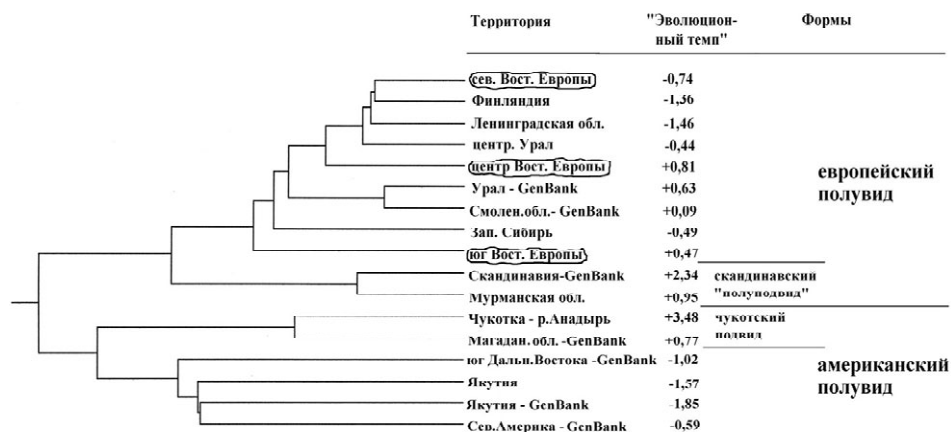


Рис. 109. UPGMA–дендрограмма, характеризующая близость подвидов *A. alces* по среднему различию в нуклеотидных последовательностях их гаплотипов (представлены оценки «эволюционного темпа» без деления на  $n-1$ , длина участка 373 нуклеотида). Контуром выделены территории градиентно–связанных популяций.

Отсюда можно предположить, что на двух «полюсах» Евразийского материка – скандинавском и чукотском (последний «полюс» с учетом Берингии можно рассматривать как «полюс» и для Северной Америки), у лосей происходили быстрые генетические изменения. Они, видимо, мало связаны с темпами морфологических изменений, так как скандинавский лось существенно не отличается (фенотипически) от соседних группировок, а чукотский лось значительно менее своеобразен среди американских подвидов, чем уссурийский.

Однако, такие несоответствия между морфологией и генетикой просматриваются среди форм, возникших, видимо, многие тысячелетия назад (дальняя микроэволюция). Среди форм, образовавшихся недавно (ближняя микроэволюция), и морфология, и генетика идут «рука об руку».

Так, на европейской территории РФ, как следует из предыдущих разделов книги, существует как морфологический (часть II), так и генетический (табл. 53) градиенты с севера на юг, образовавшиеся совсем недавно (видимо в XX столетии). Причем частоты гаплотипов изменяются сопряжённо с морфологией, что дает возможность, как мы отмечали, предположить действие отбора, затрагивающего не только фенотип, но и гипервариабельную область мтДНК (гл. 16).

Здесь же мы рассматривали не различие популяций по частотам гаплотипов, а различия по нуклеотидным последовательностям. Оказалось, что и в этом случае северные, центральные и южные популяции градиентно связаны («север» более значительно отличается от «юга», чем от «центра») – рис. 109). Подобные оценки делались не по идентичным для всех группировок

гаплотипам (нуклеотидное различие для которых нулевое), а по отличающимся гаплотипам, т.е. по относительно редким последовательностям, которыми обогащены южные группировки.

Как мы уже отмечали различия по частотам могут возникнуть за десятки лет (ближняя микроэволюция), различия по нуклеотидам за тысячи и десятки тысяч лет (дальняя микроэволюция). Отсюда можно сделать вывод, что на юге существенное преимущество (отбор?) получали гаплотипы, предсуществовавшие на низких частотах в других (более северных) группировках, из которых происходило заселение юга.

Получить сходный результат и сделать сходные выводы можно воспользовавшись «вторым» NJ-методом. На рисунке 110 приведена соответствующая дендрограмма. Легко убедиться, что она дает качественно тот же результат. Если сравнить цифровые данные, представленные на рисунке 109 с измерениями длины ветвей от основания NJ-дендрограммы (рис. 110), получим коэффициент корреляции 0,88, что свидетельствует о хорошем совпадении обоих подходов.

«Третий» подход также дает сходные результаты.

Мы взяли в качестве сестринского вида *Rangifer tarandus*.

Для «севера», «центра» и «юга» Европы данные представлены в таблице 56.

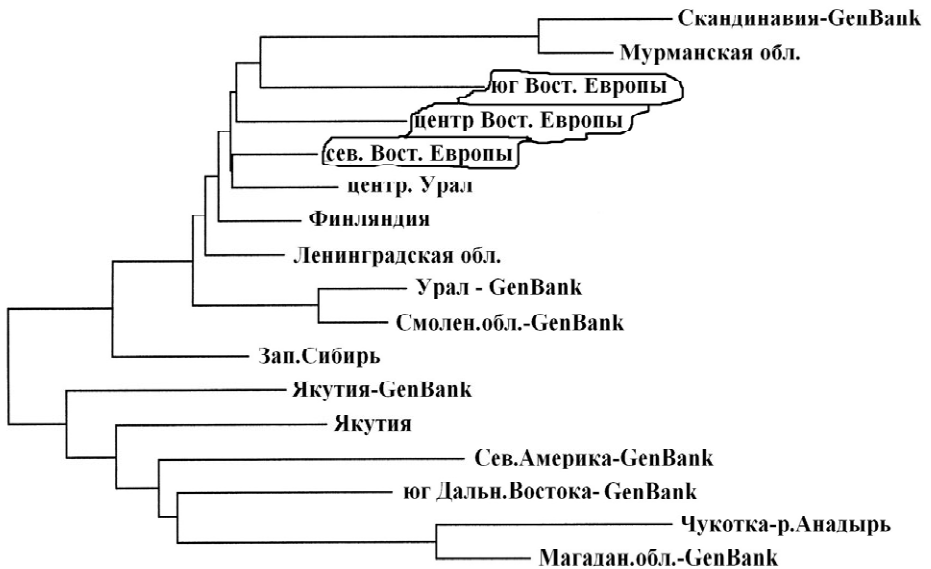


Рис. 110. NJ-дендрограмма, характеризующая близость подвидов *A. alces* по среднему различию в нуклеотидных последовательностях гаплотипов (длина участка 373 нуклеотида). Контуром выделены территории градиентно-связанных популяций.

Таблица 56. Среднее различие между пятью гаплотипами *R. tarandus* и всеми гаплотипами *A. alces*, обитающего в Восточной Европе (сравнивались последовательности длиной 364 нуклеотида)

| Форма       | Значения |       |       |       |       |
|-------------|----------|-------|-------|-------|-------|
| Северная    | 57       | 54    | 57    | 59    | 59    |
| Центральная | 57,33    | 54,67 | 57,33 | 59,33 | 59,33 |
| Южная       | 57,75    | 55,25 | 57,75 | 59,75 | 59,75 |

Рассчитывали средние нуклеотидные различия между пятью гаплотипами мтДНК *R. tarandus*, взятых из пяти мест: Норвегия, Мурманск, Ямал, Тува, Канада (данные мы не усреднили только с одной целью, чтобы показать их достоверность).

Таким образом, и здесь наблюдается все тот же градиент, позволяющий сделать все те же выводы.

Кроме того, эти данные дают возможность сделать дополнительный вывод: так как различие меньше на севере, гаплотипы и, по-видимому, обитающие там группировки генетически несколько «древнее» южных (точнее, они эволюционировали медленнее южных или, иначе, северные группировки содержали большее число «древних» гаплотипов).

Аналогичное приведённому в таблице 56 сравнение можно выполнить и другим путём. Сравнивая не все гаплотипы *A. alces* восточной Европы с отдельными гаплотипами *R. tarandus*, а поступая наоборот - сравнивая все имеющиеся в нашем распоряжении гаплотипы *R. tarandus* (37 гаплотипов Евразии и Северной Америки - собственные данные и GenBank) с отдельными гаплотипами *A. alces alces*. После чего окончательный результат, получается усреднением различий по лосиным гаплотипам встречающимся на «севере», в «центре» и «юге». Результат для разных длин сравниваемых фрагментов ДНК представлен в таблице 57.

Ошибка в данном случае велика (колеблется от  $\pm 0,6$  до  $\pm 1,4$ ) и, следовательно, результат недостоверен. Однако прослеживается тот же характер

Таблица 57. Различия между всеми гаплотипами *R. tarandus* и отдельными гаплотипами *A. alces alces* (путём усреднения различий лосиных гаплотипов для «севера», «центра» и «юга» Восточной Европы)

| Длина сравниваемых фрагментов | Север | Центр | Юг    |
|-------------------------------|-------|-------|-------|
| 389 н.                        | 56,5  | 56,7  | 57,5  |
| 448 н.                        | 59,2  | 59,05 | 59,96 |
| 464 н.                        | 60,8  | 60,8  | 61,4  |

Таблица 58. Средний «эволюционный темп» для гаплотипов лося «севера», «центра» и «юга» Восточной Европы (на основе сравнения дендрограмм – рис. 109; 110)

| Метод | «Север» | «Центр» | «Юг»   |
|-------|---------|---------|--------|
| UPGMA | - 0,74  | + 0,81  | + 0,47 |
| NJ*   | 0,65    | 0,84    | 1,0    |

\*Значения получены делением на длину наиболее протяжённой ветви («юг»).

нарастания различий с севера на юг (то есть увеличение темпов эволюции в данном направлении).

Та же тенденция выявляется и при анализе рисунков 109 и 110. В таблице 58 приведены цифры «эволюционного темпа» (UPGMA - рис. 109) для «севера», «центра» и «юга» и цифры характеризующие относительные длины ветвей (характеризующие «темпа») для тех же зон снятых с NJ-дендрограммы (рис. 110).

Таким образом, три разных подхода дают сходный результат.

Если обратиться к другим группировкам, то окажется, что наиболее «продвинуто» в европейской группе скандинавский лось, в американской – всё те

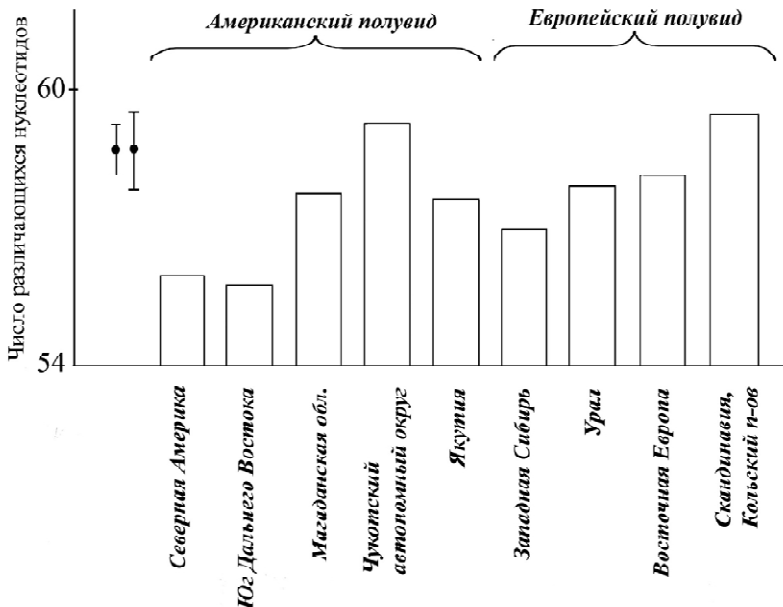


Рис. 111. Гистограмма средних различий между гаплотипами лося и северного оленя (усреднённые данные для разных длин сравниваемых фрагментов ДНК, слева отмечены величины максимальных и минимальных ошибок).

же чукотские лоси. Наименее «продвинутые» в своей группе западносибирские, в другой – собственно американские, уссурийские и якутские лоси (рис. 109; 110).

Но этот результат не очень надежен, так как получен путём сравнений различий между отдельными лосиными гаплотипами и построением соответствующих UPGMA- и NJ-дендрограмм. Более надёжно и естественно, как мы уже отмечали, сравнение гаплотипов лося с гаплотипами сестринского вида (*R. tarandus*).

Мы провели подобное сравнение тем же способом, с помощью которого построена таблица 57, но, естественно, с использованием всех имеющихся в нашем распоряжении гаплотипов (по всему ареалу лося). Усреднённые данные для разных длин сравниваемых фрагментов ДНК представлены на рисунке 111.

Качественно и здесь результат совпадает с дендрограммным подходом. Это позволяет надеяться, что, несмотря на заметную ошибку (колеблется приблизительно от  $\pm 0,6$  до  $\pm 0,8$ ) основные вариации различий по территориям отражают реальную картину. Для наглядности эти основные вариации мы наложили на карту ареала (рис. 112). Здесь чёрным цветом выделены груп-

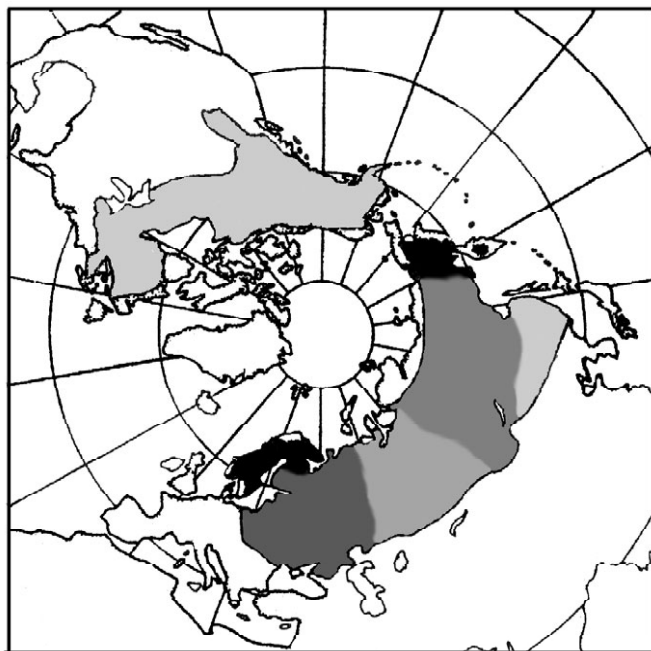


Рис. 112. Карта ареала лося. Цветом выделен уровень различий между гаплотипами *A. alces* и *R. tarandus* (чёрная заливка – максимальные различия, светло-серый цвет – минимум различий).

пировки наиболее удалённые от сестринского вида (максимальное различие лосиных гаплотипов от гаплотипов *R. tarandus*) разными оттенками серого отмечены менее существенные различия. На рисунке явно просматривается наличие градиентов тянущихся от двух евразийских полюсов (Чукотка, Скандинавия). А также существование на юге Азии популяций *A. a. cameloides* содержащих столь же древние гаплотипы, что и на территории Америки.

## ГЛАВА 18. Время дивергенции различных форм лося и его микроэволюция в плейстоцене

Используя результаты предыдущих глав, можно попытаться восстановить главнейшие эволюционные события филогенеза лося во времени.

Для этих целей воспользуемся известным соотношением

$$t = d / (2r), \quad [1]$$

где  $t$  – время события (например, расхождение двух видов),  $d$  – наблюдаемая генетическая дистанция между видами,  $r$  – скорость нуклеотидных замен. В качестве  $d$  используются разные меры в зависимости от того, каков уровень различий между видами. Если виды принадлежат к одному подсемейству или роду, вполне подойдет расстояние Пуассона.

В этом случае  $d = -\ln(1 - p)$ , где  $p = n_d / n$  – доля несовпадений между двумя последовательностями,  $n_d$  – число различающихся нуклеотидов в сравниваемых последовательностях,  $n$  – общее число нуклеотидов (длина последовательности в нуклеотидах).

При больших различиях применяют гораздо более сложные меры (Ней, Кумар, 2004).

При сравнении гаплотипов на микроэволюционном уровне  $p \ll 1$ . Отсюда  $d = -\ln(1 - p) = p$  и выражение [1] может быть записано, как

$$t = p / (2r) \quad [2]$$

Эту формулу мы здесь и будем использовать.

Для двух сравниваемых популяций можно написать  $d_t = d_{st} + d_s$ . Здесь  $d_t$  – общая дистанция;  $d_{st}$  – межпопуляционная средняя дистанция, (т.е. дистанция, усредненная по всем сравниваемым неидентичным гаплотипам);  $d_s$  – внутривидовая дистанция,  $d_s = (d_{s_1} + d_{s_2}) / 2$ , где  $d_{s_1}$  и  $d_{s_2}$  – средние внутривидовые дистанции для 1 и 2 популяций (расчет также ведётся только по различающимся гаплотипам).

При макроэволюционных расчетах обычно используют  $d_p$ , так как  $d_t \gg d_s$  и, следовательно,  $d_t = d_{st}$ . При микроэволюционных – необходимо учитывать внутривидовый полиморфизм, оцениваемый через  $d_s$ , и пользоваться мерой  $d_{st}$ , оценивающей межпопуляционную дистанцию в чистоте без внутривидовых примесей. Действительно, при разделении одной большой популяции на две мы получим для  $d_t$  не нуль, а  $d_t = d_s$  так как в каждой из популяций присутствует один и тот же набор гаплотипов, и лишь при появлении новых гаплотипов (дивергенция) появляется компонента  $d_{st}$ , отмечающая уровень расхождения популяций. В нашем случае

$$d_{st} = p_{st} = p_t - p_s,$$

где  $p_{st}$ ,  $p_t$ ,  $p_s$  – межпопуляционная средняя, общая и внутривидовая средняя дистанции рассчитанные по описанным выше принципам.



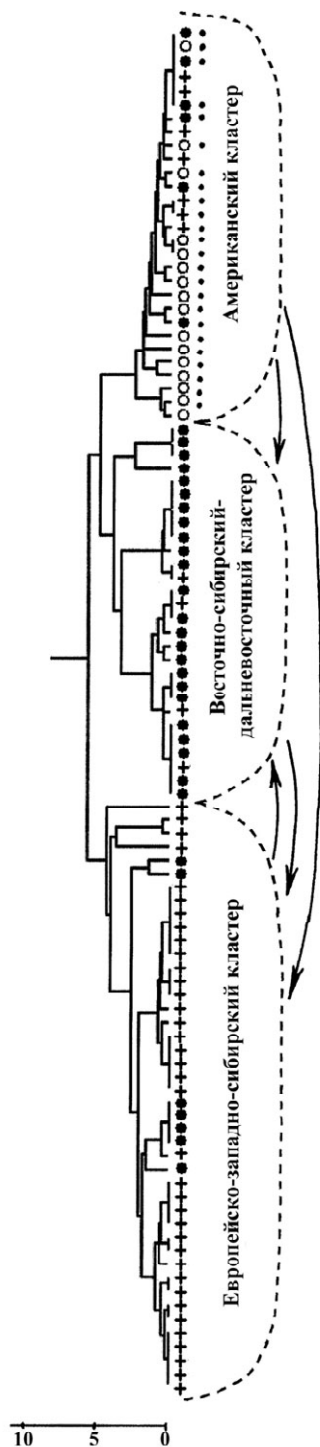


Рис. 113. UPGMA-дерево, характеризующее филогенетические связи гаплотипов мтДНК (D-петля, гипervариабельный участок, левый домен). Контурами выделены три главных кластера. Кругжками выделены гаплотипы из Америки; зачернёнными кругжками – из Восточной Сибири и Дальнего Востока; крестообразными фигурами – из Европы и Западной Сибири. Точками отмечено наличие дедупликации в 75 п.н. Направление миграций гаплотипов между отдельными регионами показано стрелками. Гаплотипы на дендрограмме сверху– вниз:

L143YakC; AF412235Alaska1; L157YakC; 1LWS-08; L142YakC; AF412269YakutiaRF50; 8LWS-08; AF412236Alaska2; L98WS(1); AF412244Central4; AF412255FarEastRF11; 7LWS-08; 12LWS-08; 13LWS-08; AF412240Central1; AF412242Central3; AF412239East1; AF412243East2; AF412238Colorado1; AF412249BC4; AF412252FarEastRF5; AF412246BC1; AF412241Central2; AF412247BC2; AF412245Central5; AF412250Alaska2; AF412237SEAlaska1; AF412248BC3; FarEast1; AF412262FarEastRF38; AF412224China1; AF412259FarEastRF20; Yak12-07; AF412265YakutiaRF46; AF412264YakutiaRF45; Yak11-07; Yak16-07; AF412263YakutiaRF43; L139Yak; AF412226Siberia2; L159YakC; AF412225Siberia1; AF41222660FarEastRF22; L152Yak; AF412257MagadanRF16; AF412258MagadanRF17; L90ES(1); L122Kamch; L90Chuk; AF412228Siberia4; L112Chuk; L121Kamch; L113Chuk; AF412227Siberia3; L114Chuk; L124Kamch; L56T(1); L83ed(1); L84(2); L36(1); L110YakW; AF412256MagadanRF13; L2(39); L63(1); LYamal97-08(2); L12(1); L23(1); 63-Ur(6); AF412251UralsRF3; AF412253Smolensk(AF412250Ural); AF412254SmolenskRF9; VP3-Ur(1); LVS2-Ur(1); 5LWS-08; Kr11-Ur(2); 2LWS-08; 15LWS-08; 98WS(3); AF412261FarEastRF23;

Рис. 113. (окончание)

AF412267YakutiaRF48; AF412268YakutiaRF49; L141Yak; L94WS(3);  
AF412266YakutiaRF47; L73(1); AF412253UralsRF7; 10LWS-08; L46(4); L42(1);  
LGRI-Ur(1); L91WS(1); L107(1); LP4-Ur(1); L14(2); LAC-Ur(1); LYamal98-08(2);  
LP2-Ur(10); L1(39); L89(1); L200(1).

AF и последующий номер – код в Генбанке. Без индекса AF гаплотипы не содержащиеся в Генбанке. С индексом L без дальнейших буквенных пояснений – гаплотипы из Восточной Европы. С пояснениями WS, ES, FarEast, China, Yak, Kamch, Magadan, и т.д. (Западная Сибирь, Восточная Сибирь, Дальний Восток, Китай, Якутия, Камчатка, Магадан и т.д.) – гаплотипы из соответствующих мест.

Определим  $r$  из выражения [2]. Примем, что  $t = 10$  тыс. лет (приблизительное время затопления Берингии 10 – 12 тыс. лет назад). Последние обмены американской популяции с азиатской могли происходить только до этого момента. На дендрограмме (рис. 113) найдём американские гаплотипы у азиатских лосей. Эти гаплотипы отличаются от ближайших к ним гаплотипов обнаруженных на территории Северной Америки на 0, 1, 2, 3 нуклеотида. В

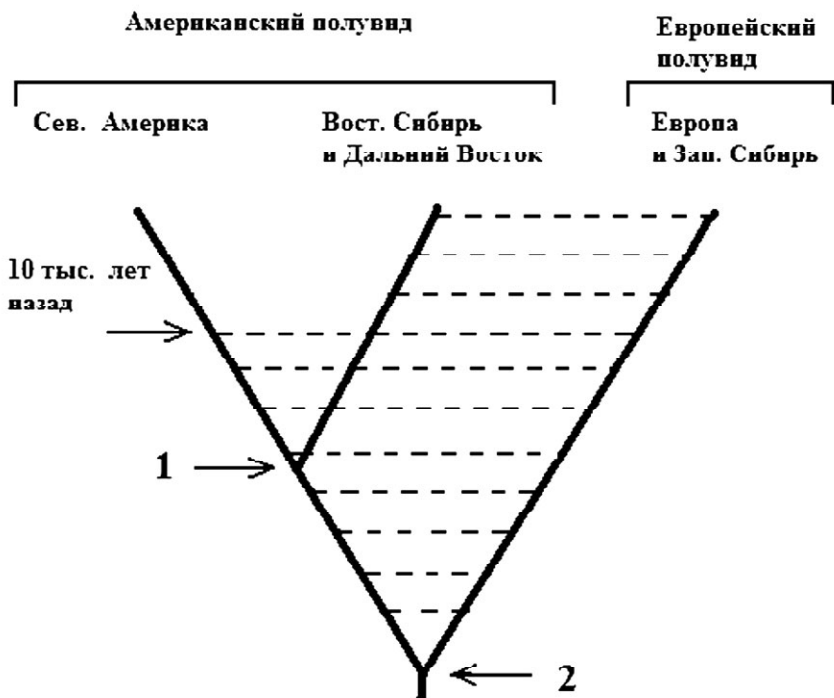


Рис. 114. Обобщённая схема (дендрограмма) расхождения основных форм лося. 1, 2 – узловые точки. Штриховые линии символизируют обмены особями между популяциями.

среднем на 1,5. Поделив этот результат на 365 (длина выравненной последовательности с исключёнными инсерциями/делециями – инделами) и подставив полученное значение в [2] вычислим  $r$ , которое составит приблизительно  $1,5 \times 10^{-7}$ .

Теперь можно рассчитать время (по формуле [2]) для двух основных узловых точек (обозначены стрелками на рис. 114), подставляя для них  $p_{st}$  и найденное значение  $r$ .

Первая условная точка – около 25 тыс. лет. Вторая – около 50 тыс. лет. Учитывая, однако, что микроэволюционный процесс имеет сетчатый характер (то есть между популяциями идут обмены особями), для этих точек правильной все же принять полученные оценки как минимальные.

В данной ситуации возможен и альтернативный способ определения времени, не по  $p_{st}$ , а по  $p_s$ .

Если популяции прошли «бутылочное горлышко» и кардинально потеряли изменчивость ( $p_s = 0$ ), они будут постепенно наращивать  $p_s$  вплоть до достижения равновесия, когда появление новых гаплотипов уравновешивается их потерей. Отсутствие равновесия явно просматривается из данных по американским гаплотипам (Hundertmark et. al., 2002) – рисунок 115. Среднее

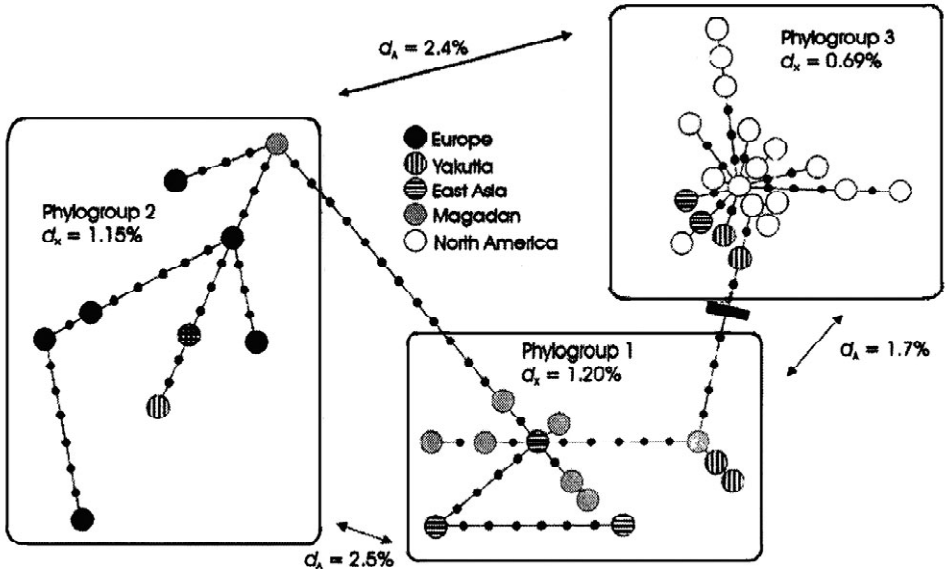


Рис. 115. Сетевое дерево минимальных расстояний, построенное для гаплотипов лосося. Обозначения: закрашенные и незакрашенные круги – описанные в данной работе гаплотипы; чёрные точки – гипотетические гаплотипы, отличающиеся на одну замену за шаг; чёрный блок отделяет ветвь гаплотипов содержащих делецию длиной 75 п.н. (Hundertmark et. al., 2002). Примечание. Для меж- и внутригрупповой изменчивости авторы использовали несколько иные обозначения  $d_a, d_x$ .

внутригрупповое различие между гаплотипами лосей Америки (0,69 %) значительно меньше, чем лосей Европы (1,15 %) и Восточной Сибири (1,20%). По той же причине общая картина связи американских гаплотипов на дереве минимальных расстояний (рис. 115 – phylogroup 3) имеет звёздчатую и одновременно сжатую в ограниченном пространстве «недефинированную» структуру, что свидетельствует об относительно недавнем возникновении всего их набора из крайне ограниченного их числа ( $d_s \approx 0$ ). Примерно тот же результат и тем же методом можно получить и из наших более полных данных.

Рассматривая всех американских лосей как единую макропопуляцию и подставив рассчитанное для такой популяции значение  $p_s$  в [2], получим для первой точки значение также близкое к 25 тыс. лет.

Подобным же образом можно поступить и с другими макропопуляциями, помня только о том, что здесь мы также можем дать только минимально возможные оценки, поскольку в этом случае ничего неизвестно о близости популяций к состоянию равновесия. Как для европейского полувида, так и для азиатской части американского полувида  $t \geq 50$  тыс. лет. Точно также, предположив, что вид *A. alces* возник из крохотной группировки, можно определить и время его появления, рассматривая  $d_s$  для всей мегапопуляции. Получим  $t \geq 70$ –80 тыс. лет, что вполне соответствует палеонтологическим данным (около 100 тыс. лет).

Отметим, что найденные даты укладываются на различные фазы вюрмского оледенения, и есть все основания полагать, что они, скорее всего, связаны с периодами климатических перестроек (фазы перехода от похолодания к потеплению и обратно), а не с относительно стабильными в климатическом отношении периодами.

Хундертмарк с соавторами (2002) предпринял попытку оценить время дивергенции филогрупп гаплотипов изображённых на рисунке 115. При этом были использованы скорости замены нуклеотидов ( $r$ ) определённые для крупного рогатого скота (Brady et al., 1996) и бизона (Brzynska et al., 1999). Результат оказался близок к нашим. Время разделения восточно-сибирской и американской филогрупп (phylogroup 1, phylogroup 3) от 21500 до 27000 лет. Для восточно-сибирской и европейской филогрупп (phylogroup 1, phylogroup 2) 30000–38000 лет.

Учитывая меньшие выборки гаплотипов и отличия в методах расчётов, эти оценки следует рассматривать, как вполне удовлетворительное совпадение с нашими. Тем более, что для популяционных группировок (а не для филогрупп), как и в нашем случае (и по тем же самым причинам) данные оценки дают лишь минимальные значения.

Встаёт вопрос: Когда произошло перемещение лося (*A. alces*) через участок беренгийской суши?

Если связывать происхождение *A. alces* с Евразией (как это обычно и делают), то переход из Северной Азии в Америку мог осуществляться по тер-

риториям относительно свободным от льда в условиях может быть и пессимальных по питанию (и другим потребностям животных), но вполне переносимых ими в течении длительных периодов времени.

Такие условия, скорее всего, могли сложиться в начальной фазе потепления (или в начальной фазе похолодания), то есть в тот период когда ещё имеются участки суши связывающие два континента и благоприятные условия на этих участках (немного ранее этого периода сухопутные территории покрыты льдом, немного позднее они отсутствуют; наоборот, для фазы похолодания).

Подобный «переходный» период вполне мог продолжаться около 1–2 тыс. лет.

Таким образом, на каждую ледниковую фазу вюрмского периода приходится две переходные фазы, во время которых и могут совершаться межконтинентальные перемещения животных.

В нашем распоряжении имеются две ключевые даты 10000–12000 лет и > 25000 лет. Если взять за основу первую дату, то лось вполне мог переместиться на американский континент 12000–14000 лет назад в последнюю фазу вюрмского оледенения, когда похолодание сменялось на потепление и когда, скорее всего, и имел место последний «переходный» период. Однако, как мы выяснили, сама американская популяция должна была возникнуть значительно ранее (> 25000 л.н.) и обитать где-то в восточной (или юго-восточной части) Северной Азии судя по приведённым выше цифрам > 10000–15000 лет назад.

Потепление («переходный» период) должно было привести к расширению ареала популяции. Часть её (состоящая из очень ограниченного числа животных) вполне могла проникнуть при этом на американский континент и в конечном итоге дать наблюдаемое ныне подвидовое разнообразие. Процветающая же азиатская часть по неизвестным причинам (в условиях улучшения климата!) должна исчезнуть.

Если взять за основу вторую дату (> 25000 л.н.) события должны были бы происходить в начале предпоследней фазы вюрмского оледенения, когда потепление сменялось похолоданием («переходный» период). Процветающий в благоприятных условиях межледниковья на евразийском континенте лось мог вполне при появлении первых признаков беренгийской суши (напомним, что образование и затопление суши в районе Берингии происходило неоднократно при смене фаз потепления-похолодания) в малом числе переместиться на американский континент. В дальнейшем этот крохотный «осколок» азиатской популяции умножился и распространился по приемлемым территориям и местообитаниям. Ледники, затем перекрыли сообщение между азиатской и американской группировками на длительный период. Но оно вновь возобновилось с окончанием очередной ледниковой фазы и развитием кратковременного «переходного» периода. В дальнейшем район Берингии

был местом развития ещё двух «переходных» периодов, последний из которых завершился 10000-12000 лет назад и, как мы убедились ранее, оставил в популяциях сибирских лосей следы последних мигрантов из Америки (американские гаплотипы)<sup>1</sup>.

Вторая гипотеза расселения выглядит гораздо более естественной, чем первая. К тому же в пользу неё свидетельствуют и палеонтологические данные. В 1940 г. на Аляске была найдена позднеплейстоценовая мумия молодого лося с датировкой  $33000 \pm 75$  л.н. отнесённая к *Cervalces scotti* (Guthrie, 1990). Последующее исследование этого экземпляра привело к выводу, что в данном случае обнаружен не оленелось (*Cervalces*), а настоящий лось (*Alces*) - Боесков, 2001.

Таким образом, лоси рода *Alces* присутствовали на территории Северной Америки именно в то время, которое предполагается второй гипотезой.

Однако проникновение на новые территории может сопровождаться не только процветанием популяций, но и их последующим вымиранием при резких изменениях климата. То есть, возможно, существование нескольких волн миграций порождающих популяции, существующие поочередно в различные периоды времени и при этом никак не связанные друг с другом генетически. Такая ситуация наблюдалась скорее всего у северного оленя (*Rangifer tarandus*). Наиболее древние остатки северного оленя на территории Северной Америки датируются 200 000 – 300 000 лет (Верещагин, Мекаев, 2003), то есть датами близкими к риску оледенению. Генетические же данные дают для появления современных группировок даты близкие к началу (70-80 тыс. лет назад) и концу (10–12 тыс. л.н.) вюрмского оледенения (Давыдов и др., 2009). Отсюда очевидным становится что «те» и «эти» олени представляют собой совершенно различные и генетически не связанные группировки. То есть «те» вымерли, на смену же им появились «эти». Более того, вселение, рассвет популяций и их вымирание могли происходить многократно. Очевидно, что тоже могло происходить и с лосём. Поэтому нет полной уверенности в том, что вторая гипотеза совершенно справедлива, а первая нет.

Обратимся теперь вновь к рисунку 113. Гаплотипы формируют три главных кластера (гаплогруппы, филогруппы): американский, восточносибирский-дальневосточный и европейско-западносибирский. Однако, далеко не для всех гаплотипов территория, где они обнаружены и гаплогруппы в которой они находятся, совпадают, что является следствием миграций лосей (?) одной популяционной группировки в другую. Следовательно, этим обстоятельством можно воспользоваться для прояснения основных направлений миграций осуществлявшихся в прошлом (> 10 тыс. лет назад).

---

<sup>1</sup> Достоверные следы миграции (если они, конечно, были) в предыдущие «переходные» периоды, в виду их более значительной давности практически неуловимы.

Наличие гаплотипов с территории (x) принадлежащих гаплогруппе, которая ассоциируется с территорией (y) свидетельствует, что направление миграций было от y к x (y→x). Обратная ситуация, естественно даст: y←x. И так как миграции скорее всего должны были идти в обе стороны, обычным должно быть состояние y↔x.

Реальный результат, представленный на рисунке 113, несколько отличается от ожидаемого (направления миграций на этом рисунке изображены вертикальными стрелками).

Если с Европейским континентом «всё в порядке» – миграции идут в обоих направлениях (Восточная Сибирь и Дальний Восток ↔ Европа и Западная Сибирь), то Америка выступает лишь в качестве донора гаплотипов для Евразии ничего не получая взамен.

Такая ситуация, как нам кажется, может быть более менее правдоподобно объяснена большой разницей в плотности населения лося на Азиатской и Американской частях Берингии 10–12 тыс. л.н. Различия в плотностях на порядок между соседствующими территориями и сегодня обычное явление. Очевидно, что в этом случае будет наблюдаться преимущественная миграция из мест с высокой плотностью в места, где плотность понижена.

Если плотность лося в Северной Азии была в период существования сухопутного моста, скажем в десять раз ниже чем в Америке<sup>2</sup>, то обмен мигрантами между материками должен был осуществляться в соотношении 1:10. То есть на одну особь, перешедшую на американский континент, будет приходиться десяток направляющихся в Азию. Этого вполне достаточно чтобы создать эффект «однонаправленной» миграции. Кстати наличие этого эффекта свидетельствует в пользу второй миграционной гипотезы. Так как постулируемая высокая плотность лося в Америке в период завершения ледникового периода, может, по нашему мнению, быть связана лишь с заселением и успешным освоением континента в предшествующие эпохи.

Аналогично, близкие значения плотностей предковых популяций Евразии должны были привести к той картине двунаправленности миграции, которую можно наблюдать на рисунке 113<sup>3</sup>.

Мы уже отмечали ранее, что все американские лоси отличаются в интересующей нас области мтДНК отсутствием участка длиной 75 п.н. присутствующего у европейских и большей части азиатских лосей. Что было первич-

<sup>2</sup> Обычное для настоящего времени различие в плотностях для популяционных группировок лося (гл. 10).

<sup>3</sup> Можно конечно предположить, что направления миграций выявляемые по распределению гаплотипов на дендрограмме - результат игры случая (недостаточный объем выборки, недостаточные различия между гаплотипами), а так же неоднозначность построения дендрограмм с использованием разных методов. Однако подробный анализ убеждает в обратном. Кроме того, отметим, что построение дендрограмм разными методами даёт примерно тот же результат, что и изображённый на рисунке 113.

ным состоянием (наличие или отсутствие) – не понятно. Те, кто считает первичным его наличие – говорят о возникшей у американских лосей делеции. Те кто, ссылаясь на отсутствие этого участка у сестринских видов (косуля, северный олень)<sup>4</sup>, говорят о вставке (инсерции) произошедшей в предковой европейской популяции. Наконец те, кто ссылаются на наличие этого участка у других сестринских видов (олени рода *Odocoileus*)<sup>5</sup>, вообще затрудняются дать какой-либо определённый ответ, именуя эту область просто большим инделом (от инсерция-делеция)<sup>6</sup>.

Ситуация несколько проясняется если проанализировать на наличие «делеции» те американские гаплотипы, которые «волею судеб» оказались на евроазиатском континенте.

Если принять за основу, что 10–12 тыс. л.н. (в последнее тысячелетие существования сухопутного моста между континентами) ситуация с «делецией» была на американском континенте та же самая, что и теперь (монотипизм), следует ожидать, что и все проникшие в Евразию гаплотипы будут нести её же. Это, однако, далеко не так. Верно это лишь для гаплотипов осевших в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Именно они и только они (по крайней мере, из обнаруженных по сию пору) несут эту делецию. «Аборигенные» же гаплотипы её не имеют (вставка). Американские гаплотипы проникшие на территорию восточной части Западной Сибири - Томская область (то есть на те участки Западной Сибири, которые являются скорее всего гибридной зоной между двумя полувидами лося) лишь в половине случаев (3 из 7) несут «делецию». Прочие американские гаплотипы (4 из 7) вместо «делеции», точно так же как и «аборигенные» гаплотипы несут «вставку» – рис. 113; 116.

Наиболее вероятное объяснение такого «положения вещей» - это возникновение «вставки» у части американских гаплотипов после их проникновения в зону другого полувида (европейского). Подобное событие должно было произойти конечно же где то в промежутке времени от 10 тыс. л.н. до современности. Отсюда и следующий вывод: рассматриваемый участок мтДНК лабилен, он может, как лишаться «вставки», так и приобретать её с относи-

---

<sup>4</sup> Длины этих участков и их положение относительно друг друга у разных видов немного отличаются (результат их эволюционной предистории). Так, например, у лося участок «делеции-инсерции» в 75 п.н. лежит с 245 по 330 п.н. У северного оленя (при совместном выравнивании последовательностей ДНК *A. alces* и *R. tarandus*) тот же участок, но уже длиной в 73 п.н., лежит с 257 по 330 п.н.

<sup>5</sup> В действительности *Odocoileus* могут быть полиморфными (так же, как и лоси) по «наличию-отсутствию» участка. Более того, содержать разное число дополнительных копий (Purdue et.al., 2006).

<sup>6</sup> Кроме большого индела при выравнивании выявляется ещё и ряд малых инделов протяжённостью 1, 2, 3 нуклеотида, происхождение которых ещё более туманно.



7LWS  
 ATATAGTTCACAAAAATTC AAGAACCTTATCAGTATTA AATTCCTTAAAAATCTTTAACAATTTAATACAGTTTTGTA CT  
 AACAGCCATATTAATATTT CATATACCATTAATTACACTAAGTACATAATGATTTATATGCATCAGTACTCCATACGGGT  
 ATAGTACATAACATTAATGTATCAAGACATATTATGTATAATAGTACATTACACTATTTACCCCATGCTTATAAGCAAGT  
 ACAT-----G  
 ACATTATTAATAGTACATAGTACATATTATTATTGATCGTACATGGCACATTATGTCAAATCCATTCTTGTCAACATGGC  
 TATCCGTCATTAGATCAGGAGCTTAATTACCATGCCGCGTGAACCAACAACCCGCTTGGCA

8LWS  
 ATATAGTTCACAAAAATTC AAGAACCTTATCAGTATTA AATTCCTTAAAAATCTTTAACAATTTAATACAGTTTTGTA CT  
 AACAGCCATATTAATATTT CATATACCATTAATTACACTAAGTACATAATGATTTATATGCATCAGTACTCCATACGGGT  
 ATAGTACATAACATTAATGTATCAAGACATATTATGTATAATAGTACATTACACTATTTACCCCATGCTTATAAGCAAGT  
 ACATAACATTAATGTATCAAGACATATTATGTATAATAGTACATTACACTATTTACCCCATGCTTATAAGCAAGTACATG  
 ACATTATTAATAGTACATAGTACATATTATTATTGATCGTACATAGCACATTATGTCAAATCCATTCTTGTCAACATGGC  
 TATCCGTCATTAGATCAGGAGCTTAATCACCATGCCGCGTGAACCAACAACCCGCTTGGCA

Рис. 116. Нуклеотидные последовательности гаплотипов мтДНК американского происхождения из Томской области (Западная Сибирь). 7LWS – гаплотип с делецией, 8LWS – гаплотип со вставкой. Вставка (повтор) – подчеркнута двумя линиями. «Оригинал» – одной.

тельно высокой частотой. Поддерживает этот вывод и то, что нечто подобное происходило, по крайней мере, и у некоторых сестринских лосю видов (наличие-отсутствие по несколько «вставок», повторов у *Odocoileus virginianus* произошедших в разное время и в разных популяциях, а так же полиморфизм по их числу – Purdue et. al., 2006; – рис. 101). Главный же довод, что вставка является повтором, то есть той последовательностью, которая может как легко «исчезнуть», так и легко «возникнуть» в «первозданном виде» из своего оригинала расположенного по соседству (рис. 116).

Возможно, что наличие-отсутствие «вставки» (повтора) имеет какое-то приспособительное значение. Может быть об этом свидетельствует географическая «полярность» появления-исчезновения повтора: Европа - повтор есть, Америка - его нет. Причём при движении мигрирующих американских гаплотипов в сторону Европы наблюдается появление в них повторов (см. выше). Вполне правомерно предположить, что аналогичное движение евразийских гаплотипов (около 30 тыс. л.н.) в сторону Америки могло сопровождаться прямо противоположным процессом – потерей повторов (если, конечно же, принять, что для современных лосей исходным было состояние с повтором). К сожалению те же события более или менее успешно можно истолковать и с позиций нейтральной эволюции. То есть наличие-отсутствие повторов не влияет заметно на приспособленность и распределяется по пространству согласно законам «случая». В настоящее время сделать полноценный выбор между двумя гипотезами невозможно (главным образом по причине недостаточности статистического материала). Мы, однако, всё же склоняемся к первой гипотезе. Думается, что увеличение или уменьшение рассматриваемого участка мтДНК на 1/10 часть вряд ли является совершенно

нейтральным событием, хотя отдельные нуклеотидные замены вполне могут быть таковыми.

Исходя из результатов предыдущей и данной глав, можно сделать предположение о центре происхождения современных лосей. На основе генетических данных высказывалось мнение, что данный вид скорее всего произошёл где-то в районе Восточной Сибири и Дальнего Востока (Удина и др., 2002; Hundertmark et. al., 2002).

Первое весомое основание для этого - предок принадлежал к древней 70-хромосомной форме. Лоси населяющие ныне, вышеуказанную территорию, являются 70-хромосомным американским полувидом. Европейский 68-хромосомный полувид возник, скорее всего, гораздо позже (гл. 7).

Второе – более высокое генетическое разнообразие лося на этой территории.

Однако повышенное генетическое разнообразие чаще всего связано обратной зависимостью с интенсивностью формообразования и прямой с величиной популяции и интенсивностью притока мигрантов (глава 5). Таким образом, высокое генетическое разнообразие не стоит серьёзно принимать в расчёт для разыскания центра. Однако из окраинных частей макропопуляционных группировок вполне могли возникнуть микропопуляции с пониженной генетической изменчивостью и, следовательно, с «препотентностью» к формообразованию (подвидообразованию) в особых условиях среды. На окраинах современных ареалов могут сохраниться и древние группировки, когда-то процветавшие, давшие начало всем прочим и продолжающие существовать мало приметно по сию пору.

Следует ожидать, что скорость эволюции (эволюционный темп) будет выше в эволюционно развивающихся группировках и замедлен в древних. И что эти различия в типах группировок можно будет обнаружить на генетическом уровне. Эффективнее всего для этих целей использовать сравнение удалённости гаплотипов лося от гаплотипов одного из сестринских видов. Чем меньше удалённость (различие) тем ближе эти гаплотипы к предковой форме. Такую работу мы уже проделали и изложили её в конце предыдущей главы. Остаётся только воспользоваться итоговым результатом, изображённым на рисунке 112. Как следует из этого результата, имеются две перспективные для наших целей территории - Северная Америка и территории Монголии, Манчжурии и юга Дальнего Востока России. Так как Северная Америка заведомо не может быть прародиной современных лосей - остаётся вторая территория. Она как нельзя лучше подходит на эту роль. Во-первых, по той простой причине, что она была относительно свободна от ледников (во всяком случае, её юг) во все интересующие нас времена и имела условия вполне пригодные для обитания лосей. Во-вторых, именно эту территорию занимает ныне подвид (*A. a. cameloides*) выглядящий подозрительно «упрощённо» (небольшие

размеры, мелкие оленеобразные рога)<sup>7</sup> и генетически (если судить по гаплотипам мтДНК) эволюционировавший с наименьшей скоростью. Отсюда и сделанный вывод не являющийся, конечно же, неоспоримым. Возможно *A. a. cameloides* и есть та предковая форма лосей (или близкая к ней форма) от которой произошли позднее все другие подвиды.

При очередном таянии ледников происходило расширение ареала лося из исходного «центра» на север, восток и запад. Расширение, как это обычно бывает, сводилось к выселению отдельных особей в указанных направлениях и образованию микропопуляций. Сохранившиеся и расширившиеся группировки через очередных выселенцев давали новые группировки и т.д. В этой цепочке действовало несколько эволюционных факторов, главные: действие движущего отбора направленного в новых средовых условиях на изменение фенотипа; дрейф генов (понимаемого в широком смысле) и связанного с потерей генетической (ДНК) изменчивости; действие экологического фактора (фактора «профессии») связанного с распределением особей по пространству (по биотопам) в зависимости от их «вкусов», «предпочтений» и «навыков» (гл. 5). Последний фактор основан на естественной животной потребности поиска такого местообитания, которое наилучшим образом соответствовало бы поведенческим и физическим особенностям выселяющихся из предковой популяции особей (основателей очередной микропопуляционной группировки). То есть с помощью экологического фактора происходила максимизация приспособленности не через **отбор**, а через свободный поиск «нужных» стадий. А так как потребности особей обитающих в одной популяции несколько различаются, на основе подобного различия могла происходить дифференциация микропопуляций образованных выселенцами по пространству. Во времени этот процесс многократно повторяясь вполне мог значительно (и, что самое главное без участия отбора) изменять исходный фенотипический облик особей составляющих популяции, приводя к появлению новых форм (в том числе и подвидового уровня). В действительности все эти процессы конечно же шли гораздо сложнее накладываясь на действие отбора, дрейф генов и прочих эволюционных факторов (более менее полное представление обо всём этом можно получить из части первой книги).

Перебравшись, в конце концов, с одного материка на другой (Северная Америка) ничтожное число вселенцев образовало очередную микропопуля-

---

<sup>7</sup> Некоторые считают, что «карликовость» *A. a. cameloides* связана с образом его жизни – этот лось более лесной, чем другие подвиды. Однако ни что не мешает нам считать, что «лесную» форму поведения и «подогнанный» под это внешний вид он не приобрёл в позднее время, а сохранил от предков. Мы исходим из того, что предковые формы современных оленей, где бы впоследствии ни обитали их проэволюционировавшие потомки, первоначально заселяли лесные территории.

цию, потеряв при этом одну из копий 75-нуклеотидного повтора левого домена D-петли мтДНК. Там эта популяция встретила, видимо, с оптимальными условиями существования и длительное время её дальнейшая эволюция происходила относительно вяло (на генетическом уровне), итогом чего, возможно, явились низкие темпы изменений гаплотипов (рис. 112).

Последовавшая затем морфологическая дивергенция возможно в меньшей степени захватила популяции обитавшие на самом юге современного ареала лося и занятого ныне подвидом *A. a. shirasi* подозрительно напоминающим по положению на континенте и габитусу *A. a. cameloides* (находящегося, может быть, ближе всех к предковой форме).

Несколько по иному развивались события на Евразийском материке. Ближайшая территория при перемещении на запад от «центра» – юго-восток Западной Сибири.

Но это область где в настоящее время, скорее всего, локализируются популяционные группировки, состоящие из особей промежуточного типа (переходные между американским и европейским полувидами). Именно здесь, скорее всего можно будет обнаружить полиморфизм по числу хромосом (70; 69; 68). Последний может быть как результатом смешения современных 68- и 70-хромосомных форм так и древним проявлением полиморфизма (поддерживаемым в настоящее время, в том числе и за счёт смешения). В древней микрогруппировке проникшей на территорию юга, юго-востока Западной Сибири вполне могли при близкородственных скрещиваниях периодически возникать нарушения в структуре хромосом, из которых «безобидное» нарушение в виде робертсоновской транслокации выжило и закрепилось случайным образом в одной из многочисленных популяций возникавших по «пути следования» лосей на запад (гл. 7).

Возможна и другая ситуация, более предпочтительная с теоретической точки зрения: обитавшая в «центре» предковая популяция была исходно полиморфна по робертсоновской транслокации (полиморфизм в ней мог возникнуть, по сценарию, описанному выше), ещё на стадии, когда она сама была микрогруппировкой. Если в будущем у *A. a. cameloides* будут обнаружены, хотя бы 69-хромосомные формы («гетерозиготы») это явится дополнительным подтверждением «предковости» данного подвида.

Как мы уже отмечали в начале главы эти события (сопровождаящие отделение «западной» группировки от «центральной») происходили 50 или даже более 50 тыс. л.н., то есть примерно на 25 тыс. л. ранее отделения «американской» группировки от «центральной». Остаётся выяснить – когда же отделилась от предковой («центральной») популяции «северная» группировка сформировавшая впоследствии население лося Восточной Сибири. Очевидно, что путь в Америку из выделенного нами гипотетического «центра» (местообитания *A. a. cameloides*) лежит по дороге на «север». Следовательно, эти события должны были быть практически одновременными. Принимая

*A. a. cameloïdes* за исходную форму можно попытаться вычислить время, сравнивая гаплотипы этого подвида с гаплотипами *A. a. pfizenmayeri* (примерно так же как мы это делали ранее). Здесь, однако, нужно отбросить гаплотипы попавшие на территорию «центра» из Америки (в ходе обратного проникновения в Азию 10–12 тыс. л.н.). К сожалению при таком подходе остаётся слишком малом материала, но всё же можно сделать, предварительный вывод, что подобное произошло где-то 20–30 тыс. л.н. То есть мы попали в ожидаемую дату.

Все описанные события в целом происходили в периоды межледниковий, когда льды отступали, и условия среды на севере Евразии и Северной Америки становились пригодными для их занятия лосём. В последующие фазы оледенения границы распространения лося вновь отодвигались на юг (как в Евразии, так и в Америке). И так до окончания последнего оледенения около 12 тыс. л.н. Именно тогда из сохранившихся в основном на юге рефугиумов стало формироваться современное население лося на обоих континентах. Тогда же, видимо, происходило окончательное формирование общих черт известных нам подвидов. Это формирование, однако, никак нельзя представлять себе, как плавно происходящее и растянутое во времени на многие тысячелетия.

Все эволюционные события происходят путём больших и малых революций (гл. 2). Черета частых малых революций создаёт видимость равномерности и плавности изменений (градуализм). Черета редких, но значительных революций приводит к существенным фенотипическим сдвигам за ничтожное время (прерывистое равновесие). Все эти революции (и большие и малые) прямым образом опосредованы различными по силе экологическими кризисами, разрушением устоявшихся связей в экосистемах разного уровня. Далеко не всегда вид с прежним фенотипом может вписаться в новую структуру связей, изменений климата, возникших новых геофизических особенностей среды и прочего. Тогда и запускается процесс «подгонки» фенотипа отбором к новым условиям. Отбор при этом способен действовать и приводить к значительным фенотипическим сдвигам в популяции за десятки поколений и даже меньшее их число (в части I книги – гл. 4 – подробно рассмотрена теория, а в части II фактические данные по популяциям лося).

Таким образом, скорее всего различные формы лося (включая подвидовые) если и возникали в ходе «рывка» (или «рывков») в далёком прошлом, окончательной переделке могли быть подвергнуты в любой малый промежуток времени, лежащий между современностью и 12 тыс. л.н. Наглядный пример таких событий разбирается в части II книги, где мы попытались показать, как могут возникнуть «полуподвидовые» формы европейского лося в течении двадцатого века. Другой наглядный пример «доводки за счёт отбора» разберём чуть позже.

Итак, отбор действует как фактор формообразования. Но точно также действует и экологический фактор (фактор «профессии» или просто – «вы-

бор», как мы иногда этот фактор называем между собой). Мы даже только, что отдавали ему предпочтение. Нет ли здесь противоречия? Внесём ясность. Отбор действует по пространству занятой популяцией, а свободный «выбор» в основном за пределами этого пространства. Так что при следовании за отступающими ледниками (на кромке ареала) преимущество будет за «выбором». Внутри ареала – за отбором. Вполне можно предположить, что скорость эволюционных изменений происходящих за счёт «выбора» близка к скорости за счёт отбора, так как в основе обоих процессов лежит одна и та же накопленная в исходной популяции генетически обусловленная изменчивость. Тоже подобие видимо, верно, и в отношении «рывков», так как и «выбор» связан с периодами экологических перестроек.

Теперь вернёмся к «другому наглядному примеру». Мы имеем ввиду описание в 1982 году нового подвида *A. a. buturlini* Ф.Б. Чернявским и Н.К. Железновым-Чукотским (Чернявский, Железнов, 1982), который ранее и по сию пору некоторыми (Боесков, 2001) считается идентичным аляскинскому подвиду *A. a. gigas*.

Отметим сразу, что выявленные нами гаплотипы у *A. a. buturlini* не принадлежат к группе гаплотипов американского происхождения, а являются родственными гаплотипам восточно-сибирского происхождения (рис. 113). Следовательно, предки этого подвида, так же как и двух других подвидов распространённых к востоку от Енисея (*A. a. pfizenmayeri*, *A. a. cameloides*) отделились от американцев > 25 тыс. л.н. То есть генетически *A. a. buturlini* родственен своим азиатским соседям, а не *A. a. gigas*. Морфологически, однако, считается, что эти две формы очень сходны. Мы воспользовались краниометрическими данными приведёнными Г.Г. Боесковым в его монографии (Боесков, 2001, табл. 2 на стр. 20; 21) и рассчитали дистанции (Рожков, Проняев, 1992; Проняев, Рожков, 1998) между подвидами по 9 промерам черепа.

Метод позволяет оценить отличие сравниваемых форм отдельно по пропорциям ( $D_p$ ) и размерам ( $D_v$ ) – подробности в Приложении 7.

На рисунке 117 приведены дендрограммы (UPGMA) построенные на основе расчётных данных ( $D_p$ ,  $D_v$ ). Наряду с ненормированными промерами использовали и нормированные на максимальное значение (т.е. брали все промеры с одним весом). Как видно из приведённых оценок *gigas* и *buturlini* всякий раз попадают в один кластер (и по размеру и по пропорциям). Тоже происходит если использовать  $D_p$ -UPGMA-оценку для индексов приведённых в таблице 3 книги Боескова (2001) на странице 22<sup>8</sup> (рис. 118).

Это свидетельствует о фактической краниометрической идентичности сравниваемых форм. Если же вспомнить, что и по телесному фенотипу они подобны не вызовет никаких удивлений, что их причисляли к одному подви-

<sup>8</sup>  $D_v$  – оценка в случае индексов не имеет смысла.

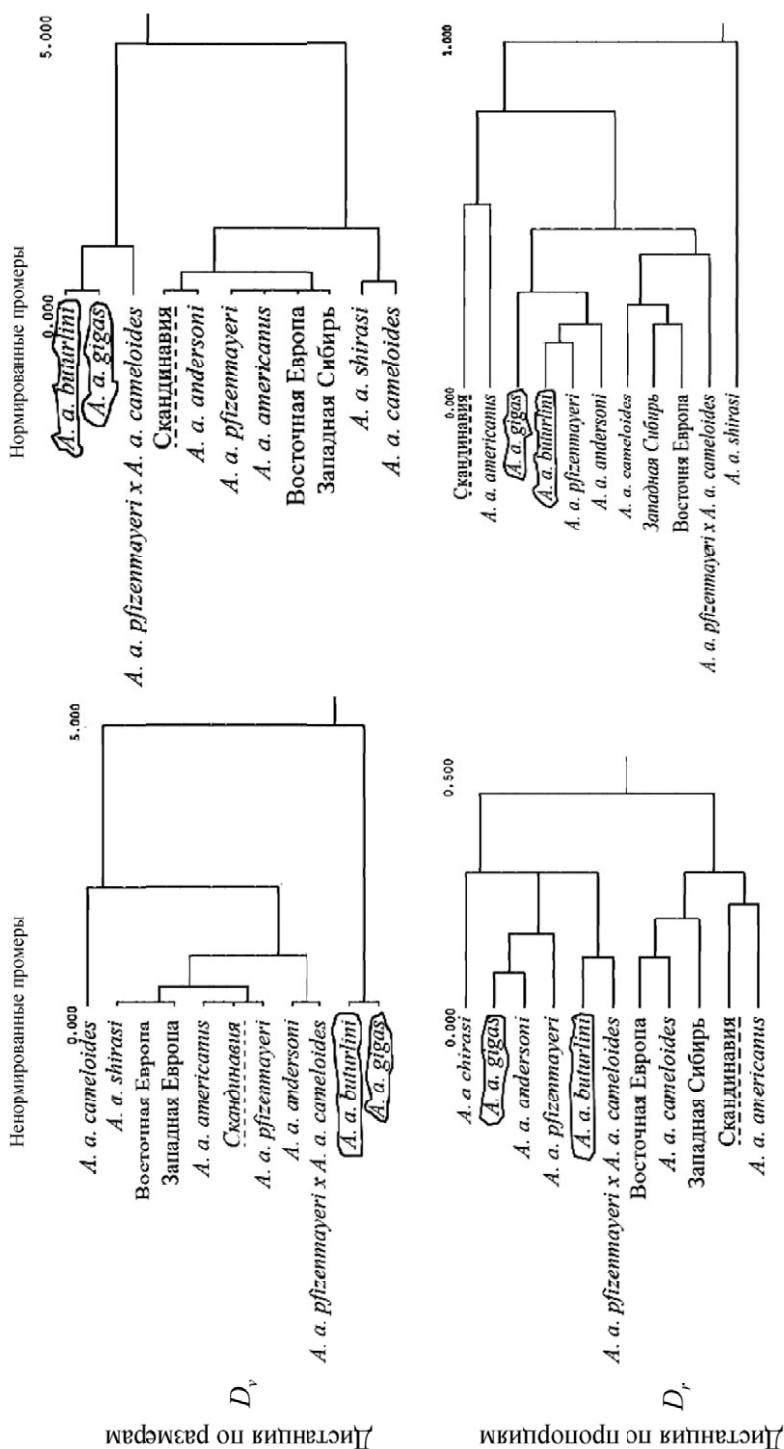


Рис. 117. Результаты сравнения подвидов *A. alces* по 9 промерам черепа. UPGMA-метод построения дендрограмм. Контуром выделены подвиды *gigas* и *buturlini*. Прерывистой линией – скандинавский лось.  $D_y$ ,  $D_p$  – дистанции по размерам и по пропорциям на основе которых построены дендрограммы.

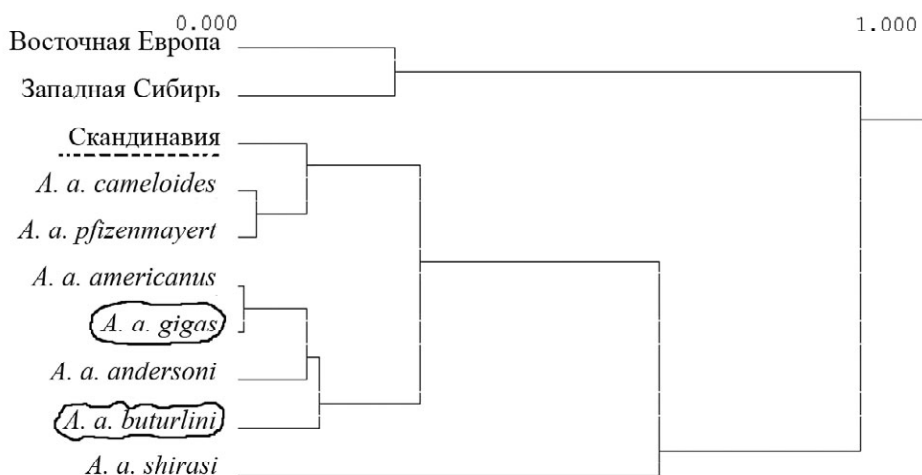


Рис. 118. Результат сравнения подвидов *A. alces* по трём индексам ( $D_r$ , -UPGMA-метод построения дендрограмм). Контуром выделены подвиды *gigas* и *buturlini*. Прерывистой линией скандинавский лось.

ду. Вспомним в связи с этим о видах-двойниках (гл. 2), подобных (иногда до неотличимости) друг другу, но отличающихся генетически, поведенчески и сексуально изолированных. Существование такой ситуации на уровне вида указывает, что на уровне подвидовых форм она должна встречаться никак не реже, а даже чаще. Причём морфологическое сходство здесь не только может быть следствием отсутствия эволюционных преобразований «внешности» (как это, чаще всего, имеет место для видов двойников), но и быть результатом параллельной (или конвергентной) эволюции по фенотипу. Видимо этот случай мы имеем для пары *buturlini* – *gigas*. Членов этой пары вполне можно поименовать подвидами-двойниками.

Но как же в таком случае Ф.Б. Чернявский и Н.К. Железнов-Чукотский используя морфологические данные «угадали», что здесь на самом деле два подвида? Как мы ранее уже отмечали в других разделах книги, они провели своё исследование уже после того, как на Аляске произошли события во всём подобные (часть II) событиям произошедшим в Восточной Европе. И там и здесь, причём примерно в одно и то же время, под воздействием прессы охоты<sup>9</sup> сформировался минус-вектор отбора, который и привёл к снижению массивности животных и к изменению их внешних характеристик. Это

<sup>9</sup> Для Аляски по Г.Г. Боескову (2001) – под воздействием перепромысла, что имеет тот же смысл.



позволило нам с одной стороны осторожно утверждать, что мы фактически теперь уже имеем дело на территории Восточной Европы с южным и северным «полуподвидами» (см. выше), а авторам описания, учитывая длительную изоляцию Чукотки от Аляски выделить на территории северной Азии новый подвид более крупный чем на той стороне Берингова пролива<sup>10</sup>. По нашим сведениям (неопубликованные лицензионные и опросные данные) массивность *buturlini* после начала 90-х годов начала снижаться, что является результатом проведения массовых трофейных охот (опять действие того же минус-вектора искусственного движущего отбора). Так что не исключено, что ныне *buturlini* и *gigas* вновь «абсолютно» не различимы<sup>11</sup>.

Прежде чем завершить этот раздел обратим внимание ещё на скандинавский «полуподвид» *A. a. alces*. Ранее мы неоднократно отмечали его генетическое своеобразие. Однако это своеобразие ненадёжно, так как не набирается статистики. Нам известно лишь два специфичных и близкородственных гаплотипа по которым можно сделать какие то выводы. Вероятно, эта популяционная группировка отделилась от основной (европейско-западно-сибирской) более 25 тыс. лет назад (если судить по уровню отличий сохранившихся двух гаплотипов) и претерпела неоднократные катастрофические падения численности. Так что в конце концов её генетическое разнообразие значительно сократилось. Чтобы прояснить ситуацию остаётся одно – обратиться к морфологии.

Как следует из дендрограмм на рисунке 117, скандинавские лоси (если ориентироваться на  $D_7$ -показатель, как наиболее объективный морфологический показатель) «держаться» совсем не с родственными им восточноевропейско-западносибирскими, а с подвидом *americanus* обитающим на территории Северной Америки.

Лоси восточной Европы с одной стороны и с другой лоси Западной Сибири «держатся» вместе, объединяясь в одном кластере с *cameloides* (юг Дальнего Востока). При сравнении индексов (Боесков, 2001 стр. 22, табл. 3) эти отличия выявляются ещё более ярко (рис. 118).

Таким образом, есть все основания говорить о своеобразии скандинавских лосей, в том числе, и на морфологическом уровне.

В заключении следует обратить внимание, что кластеризация лосей по морфологии даёт очень мало информации о родстве форм. Всё это находит вполне ясное объяснение. В данном случае производилось сравнение по сход-

<sup>10</sup> Приводившиеся выше краниометрические данные относятся к допромысловой «эре». Поэтому различия по размерам ( $D_7$ ) между *buturlini* и *gigas* отсутствуют (рис. 117).

<sup>11</sup> Это, естественно, не даёт никаких оснований слить их в один подвид, так как они относятся к разным генетическим линиям и соответственно с этим к разным подвидам-двойникам.

ству-различию морфологии (выраженному через показатель дистанции). Именно это сходство-различие (и ничего более) и выявляет метод (тем он и ценен). Степень родства форм может лишь, в какой то мере коррелировать с морфологическими различиями. По этой причине в систематике (где важно родство, а не сходство) этот метод (или подобные ему) давно уже не применяются (Павлинов, 2005). В нашем же случае он необходим, так как позволяет наглядно проиллюстрировать уровень взаимных различий внутривидовых форм. Ещё следует отметить, что для внутривидового (микроэволюционного) уровня в гораздо большей степени, чем для макроэволюционного характерны те морфологические направления эволюции, которые обычно именуется, как параллелизмы, конвергенции, реверсии. К ним же следует добавить и последствия слияния популяций («гибридизация»). Отличить всё это друг от друга на микроуровне совершенно невозможно. Кластеризация по морфологии форм принадлежащих разным генетическим линиям наглядно свидетельствует, что эти процессы у лося идут полным ходом.

## ГЛАВА 19. Кратко о макроэволюционных проблемах

Прежде чем окончательно завершить с генетическими приложениями к эволюционной истории лося, мы просто обязаны кратко рассмотреть филогенетические взаимосвязи этого вида с ближайшими к нему, то есть принадлежащими к подсемейству *Odocoileinae*. Для нас это важно не только по той причине, что данный вопрос до сих пор остаётся дискуссионным и имеет самостоятельное фундаментальное значение, но так же и потому, что эти виды в качестве сестринских используются в микроэволюционных построениях (о чём свидетельствуют и предыдущие главы), поэтому, с чисто технической точки зрения, на будущее немаловажно знать кто из них ближе к *A. alces*.

Согласно морфологическим данным лось ближе к американским оленям *Odocoileus* и северным оленям (*Rangifer*) нежели к косулям (*Capreolus*) – рис. 119.

Однако различные молекулярно-генетические данные в совокупности свидетельствуют о несколько ином - *Odocoileinae* включают две клады: в первую входят роды *Alces* (лоси), *Hydropotes* (водяные олени) и *Capreolus* (косуля); во вторую *Odocoileus* (американские олени), *Mazama* (мазама) и *Rangifer*

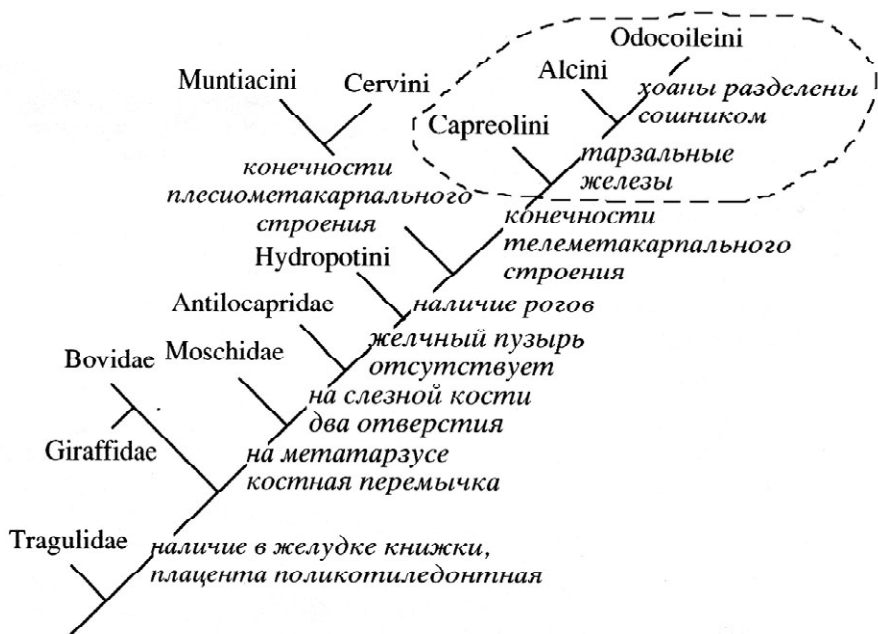


Рис. 119. Кладограмма филогенетических отношений между таксонами Ruminantia по морфологическим данным. Указаны некоторые существенные морфологические синапоморфии. Прерывистой линией выделены *Odocoileinae* (Кузнецова и др., 2005).

(серный олень) – обзор литературы можно найти в работе Кузнецовой с соавторами (2005). На рисунках 120 и 121 приведены два примера.

Поскольку на морфологическом уровне даже применение методов кладистики (специально разработанных для установления родства между таксонами) сопряжено с неизбежными ошибками (см. гл.3), большинство исследователей, всё же склонны доверять молекулярно-генетическому методу, а не морфологическому, кажущемуся менее надёжным при построении филогений.

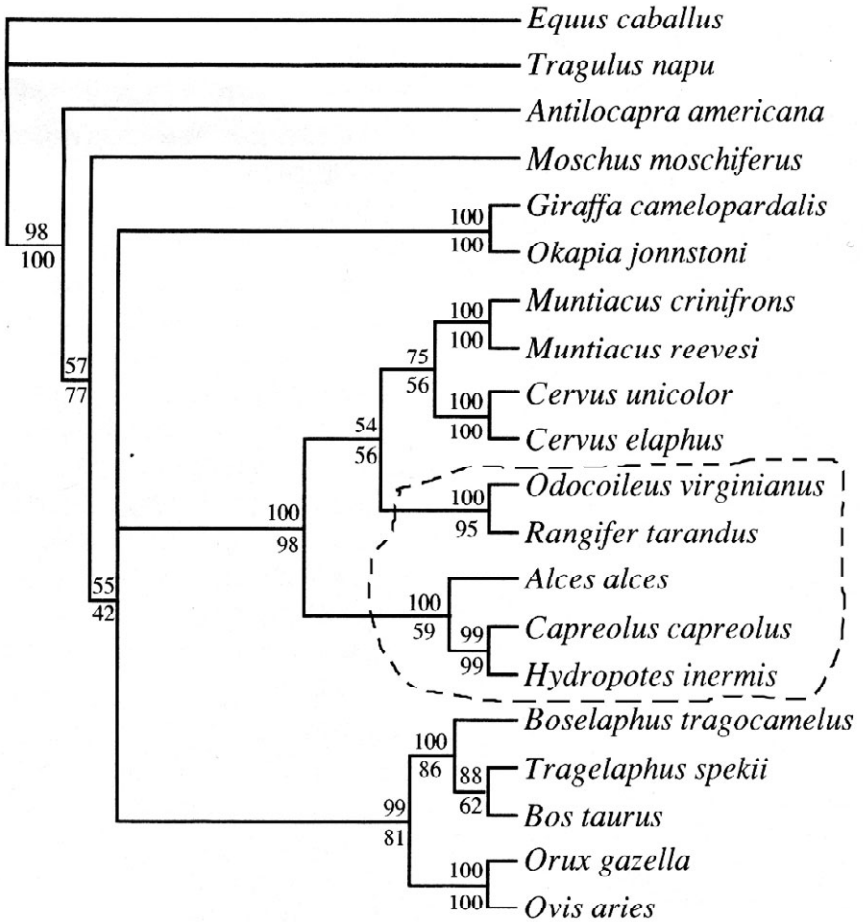


Рис. 120. Кладограмма, полученная в результате анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов рРНК методами максимального правдоподобия в программе MetaPIGA. Верхний коэффициент – поддержка методом максимального правдоподобия, нижний – поддержка методом максимальной экономии. Прерывистой линией выделены Odocoileinae (Кузнецова и др., 2005).

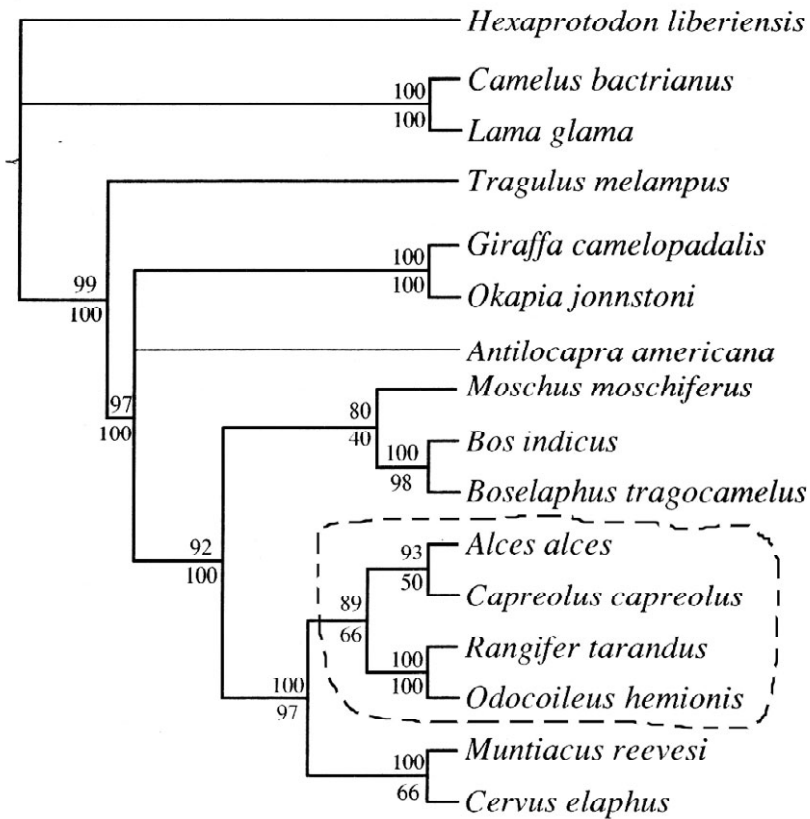


Рис. 121. Кладограмма, полученная в результате анализа нуклеотидных последовательностей бета-спектрина методом максимального правдоподобия в программе MetaPIGA. Верхний коэффициент – поддержка методом максимального правдоподобия, нижний – поддержка методом максимальной экономии. Прерывистой линией выделены Odocoileinae (Кузнецова и др., 2005).

Однако известны примеры, когда и сравнения по генам дают заведомо абсурдные результаты. И это не смотря на использование пакетов программ с самой изощрённой математикой.

Основной источник ошибок – различия в ходе молекулярных часов по сравниваемым генам у сравниваемых видов. Если бы часы шли по одним и тем же генам равномерно, грубых ошибок либо не было бы, либо было очень мало. Поясняющий это простой пример приведён на рисунке 122.

После всех этих замечаний можно перейти к анализу полученных нами результатов. На рисунке 123 мы приводим стилизованные дендрограммы соответствующие компьютерным деревьям, но с удалёнными мелкими ветвями, характеризующими внутривидовые отношения гаплотипов (Генбанк

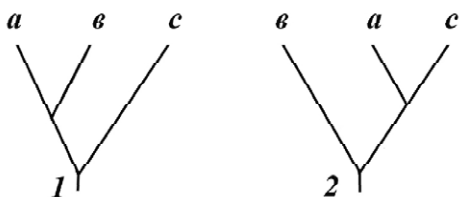


Рис. 122. Пример влияния неравномерности хода молекулярных часов на результаты кластеризации.

1. Ход часов равномерен.

В начальный момент времени предковый вид разделяется на два. Затем одна из линий делится ещё на два вида. Построенное дерево по равномерно эволюционирующему во всех линиях гену, адекватно отражает филогенетические отношения видов.

2. Ход часов различается в разных линиях.

Например, в линии ведущей к виду *b* ход часов резко ускоряется. В результате сравниваемый ген вида *b* оказывается значительно удалённым как от соответствующего гена вида *a* так и *c*. В итоге получается диаметрально противоположный результат совершенно не соответствующий действительным филогенетическим отношениям между видами.

и наши данные). Это позволяет сделать дендрограммы, гораздо более наглядными и простыми с сохранением исходных длин ветвей.

Деревья построены: 1, с учётом всех нуклеотидных замещений (транзиций + трансверсий); 2 с учётом только транзиций и 3, только трансверсий. Кроме того, отдельно было построено дерево по «дыркам» (выглядящим как делеции по 1, 2, 3 нуклеотидам) выявляющимся при выравнивании последовательностей (большая «дыра» вместе с соответствующим ей повтором в 75 п.н. вырезалась)<sup>1</sup>.

Так как «дыры» (за исключением 75-нуклеотидной) в отличие от замен, ведущих к транзициям и трансверсиям, появляются только на макроуровне (при сравнении видов), они, видимо, наиболее значимо влияют на приспособленность (точнее влияют мелкие делеции и вставки – инсерции возникшие в разное время в ходе эволюции и выявляемые при выравнивании, как «дыры»).

Следующими по значимости, идут трансверсии, как способные изменять более существенно, чем транзиции структуру ДНК (замена основания одного типа на основание другого типа). И наконец самые «безобидные» транзиции связанные с заменой оснований принадлежащих к одному типу. По крайней мере, отчасти по этой причине частота транзиций на много превышает частоту трансверсий (гл. 15).

<sup>1</sup> Техника построения «дырчатого» дерева, сводится к замене всех нуклеотидов в выровненных последовательностях на тимины и заполнению «отверстий» - аденинами. Затем применяется обычная программа. Конечно же вместо А и Т можно взять любые две пары из четырёхбуквенного набора (А, Т, Г, Ц).

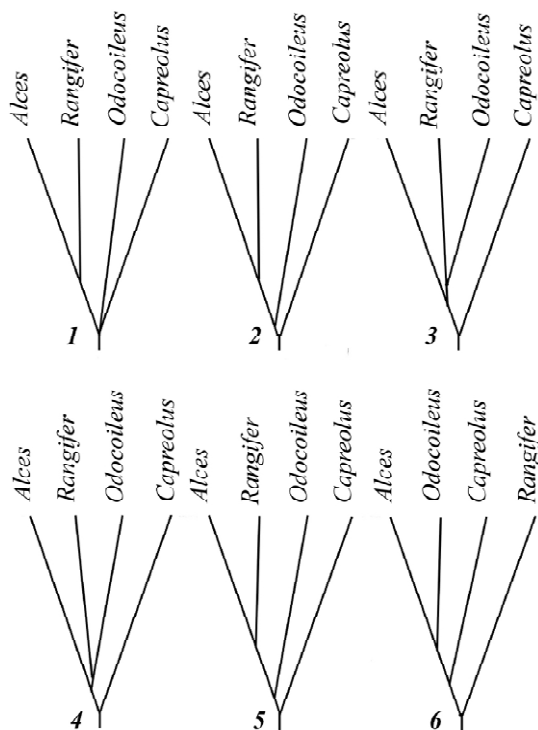


Рис. 123. Филогенетические отношения между видами *Odocoileinae* (приведены только родовые названия) выявленные при сравнении последовательностей мтДНК (D-петля гипервариабельный участок, левый домен), длина участка после выравнивания 365–386 п.н.). 1. UPGMA, различия по числу нуклеотидов, учёт транзиций и трансверсий. 2. UPGMA, различия по числу нуклеотидов, учёт только транзиций. 3. UPGMA, различия по числу нуклеотидов, учёт только трансверсий. 4. NJ, Tamura–Nei, учёт транзиций и трансверсий. 5. NJ, различие по числу нуклеотидов учёт только трансверсий. 6. UPGMA, учёт различий по мелким «дыркам» (1, 2, 3 нуклеотида) появляющимся при выравнивании. Участки соответствующие большой «дыре» (75 п.н.) вырезаны. В случаях 1–5 вырезаны все участки соответствующие «дырам» разной величины (включая и 75–нуклеотидный участок).

В принципе очень грубо можно оценить скорость накопления различий, подсчитав число замен, например, до точки ветвления дендрограммы ведущей к *Odocoileus* и поделив на длину последовательности.

Получим ряд: транзиции – 0,164; трансверсии – 0,063; «дыры» – 0,008.

Подобные же результаты можно получить, выбирая и другие точки ветвления.

А теперь вспомним, что молекулярные часы способны идти более менее равномерно, когда замены нуклеотидов заметным образом не влияют на приспособленность (Кимура, 1981). Три цифры в ряду прямо показывают, что

наиболее предпочтительны для построения правильных дендрограмм - транзиту и наименее предпочтительны – «дыры».

Обратимся к рисунку 123. Просматривая дендрограммы с первой по пятую нетрудно заметить, что все они в той или иной мере соответствуют морфологической кладограмме (рис. 119) – наиболее удалены от лося (*Alces*) *Capreolus*, поближе к нему *Odocoileus* и *Rangifer*. Из двух последних видов – ближайший северный олень (*Rangifer*).

Если перебрать все известные нам значения различий между гаплотипами четвёрки видов, представленной на рисунке 123, то минимальное значение мы опять-таки отыщем для пары лось – северный олень. Так что мы видимо правильно сделали, используя именно этот вид в качестве сестринского.

Теперь обратимся к шестой дендрограмме на рисунке 123. Всё в ней переставлено самым несоответствующим предыдущим дендрограммам образом. Наиболее удалённым от лося оказывается *Rangifer*. Его от лося, как и от других видов, отделяет наибольшее количество мелких «дыр». И даже большая «дыра» у него, как мы уже отмечали, видоизменилась. Длиной она не 75 н., как это имеет место у лося и американского оленя (*Odocoileus*), а 73 н. Всё это, скорее всего, указывает на быструю «дырочную» эволюцию в линии ведущей к *Rangifer*. А к чему это ведёт, мы уже разобрали на рисунке 122.

Вполне возможно, что несоответствие молекулярно-генетических результатов приводившихся нами в начале главы морфологическим данным является следствием выбора функционально значимых генов, так же «любящих» эволюционировать рывками, как и наши «дырки».

В подобных случаях рекомендуют брать десяток – два генов, чтобы разнонаправленные рывки скомпенсировали друг друга. Но и это не всегда помогает (гл. 3).



## **ЧАСТЬ IV. Практические проблемы связанные с изъятием**

В данном разделе мы рассматриваем практические проблемы наиболее общего характера, связанные с рациональным использованием популяционных группировок лосей, а так же и других охотничьих видов копытных.

### **ГЛАВА 20. Способы изъятия в теории и реальности (к вопросу минимизации ущерба популяциям охотничьих животных при их добыче)**

Принципы минимизации ущерба популяциям охотничьих животных неоднократно рассматривались многими исследователями. По диким копытным наиболее полный материал по данной проблематике приводится в монографиях Данилкина (1999, 2002, 2005). Обстоятельный анализ (правда, на одном виде – лосе) был проведен Глушковым (2001), который, используя метод компьютерного моделирования, рассмотрел разные сценарии изъятия. Ту же проблему оптимизации изъятия и, по возможности, сведения к минимуму ущерба решают математическими методами и другие авторы (Лопатин, Росоловский, 1997; Sylven et al., 1979; Crete et al., 1981). С общих позиций подошли к этому Свиричев и Тимофеев (1980), проведя соответствующий математический анализ.

Все подобные работы, за исключением «общезоологического» рассмотрения, выполненного Данилкиным (1999, 2002, 2005), с трудом воспринимаются читателями, которым они адресованы (охотоведы, зоологи), по причине перегруженности математикой. Обычно, если они и читаются, то поверхностно, а чаще же просто прочитываются и принимаются на веру только выводы и авторефераты.

Здесь мы попытались максимально уйти от математики (хотя вообще избавиться от неё невозможно) и рассмотреть проблему минимизации ущерба, не затрагивая, как это обычно делается, проблему сбора «урожая», то есть получения максимальной продукции от эксплуатируемой популяции с минимизацией причиняемого ей ущерба. Так как охота в последние годы приняла спортивный характер, на наш взгляд, килограммы и тонны «урожая» потеряли свою актуальность. Ныне актуальны численность и трофейные качества.

В настоящее время у нас в стране конкурируют несколько подходов, каждый из которых имеет своих защитников, считающих, что отстаиваемая ими точка зрения наилучшая. Все подходы в той или иной мере логически обоснованы, однако, одновременно все они не лишены и субъективизма, что и приводит к отсутствию единого взгляда на данную проблему.

Можно выделить четыре главных подхода по минимизации ущерба.

## 1. «Пропорциональный» подход.

Суть подхода заключается в том, что изъятие в каждом возрастном классе производится пропорционально его численности (рис. 124). В итоге форма возрастного распределения в популяции не изменяется, то есть остается такой же, как и до изъятия (рис. 124.2).

Считается, что таким путем наиболее успешно минимизируется ущерб от охоты, так как популяция сохраняет неизменным относительное возрастное распределение (относительные демографические параметры). Однако абсолютные параметры могут меняться очень существенно, что не исключает появление отрицательных эффектов.

Кроме того, у пользователя создается полная иллюзия того, что этим способом молодняк подвергается передобычи, так как в числе добытых особей именно он превалирует (рис. 124.3). Однако, это совершенно неверно, так как в каждом возрастном классе изымается количество животных, соответствующее своей численности.

## 2. «Равномерный» подход.

Изъятие в каждом возрастном классе производится с одинаковой интенсивностью, то есть в каждом классе изымается одно и то же число особей (рис. 125). Кривые, отражающие число особей в популяции до и после добычи, на первый взгляд, мало, чем отличаются (рис. 125.1).

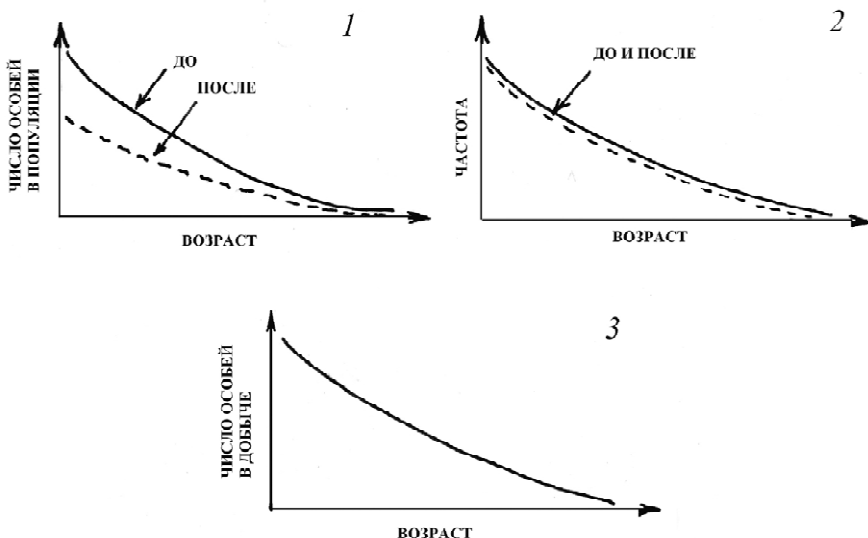


Рис. 124. Изъятие, пропорциональное численности группы. Сплошная кривая – до изъятия (добычи), прерывистая – после; 1, 3 – численность; 2 – относительные значения (нормировка на максимальное значение численности).

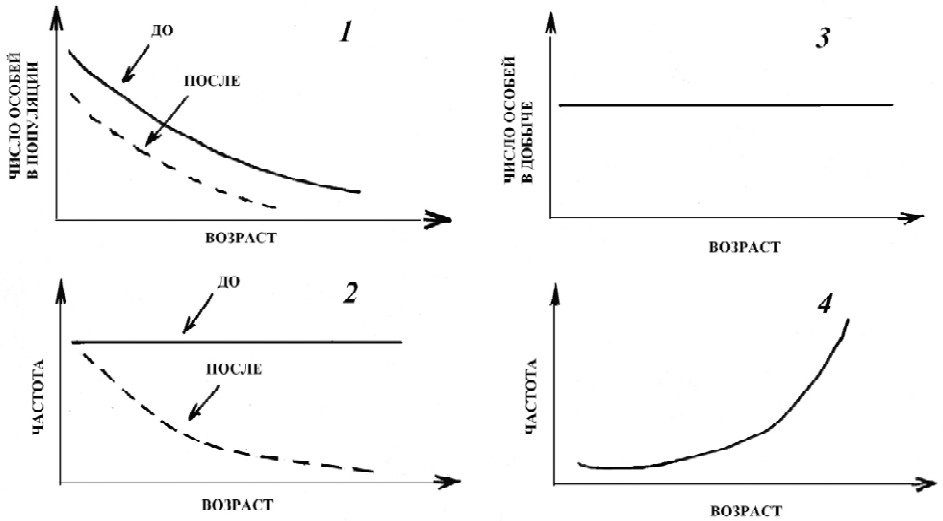


Рис. 125. «Равномерное» изъятие. Сплошная кривая – до изъятия (добычи), прерывистая – после; 1, 3 – численность; 2, 4 – относительные значения (отнормированные на число особей в классе).

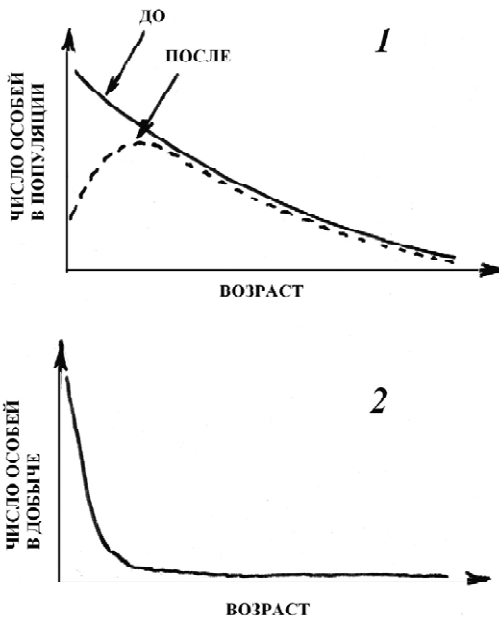


Рис. 126. Преимущественное изъятие молодых особей. Сплошная кривая – до изъятия (добычи); прерывистая – после; 1, 2 – численность.

## 3. «Ювенильный» подход.

Максимальное изъятие осуществляется для наиболее многочисленного возрастного класса (рис. 126.1). Так как наиболее многочисленны молодые особи, то они преимущественно и изымаются (рис. 126.2).

Считается, что, так как большинство молодых особей все равно будут элиминированы естественным путем, можно «ответственность» за элиминацию «лишних» (иначе говоря, молодых, недоживущих по тем или иным причинам до репродуктивного возраста) отнять у природы и возложить на человека. Мнение спорное, так как совершенно не обосновано теоретически.

## 4. Изъятие «старых» особей.

Преимущественно изымаются «старые» особи (рис. 127.1,3), вклад которых в репродукцию популяции не высок, вследствие чего подобное изъятие, как считают многие, не может нанести серьезного вреда популяции. Подобный вариант изъятия может затрагивать и не совсем «старых» особей (такое может происходить из-за трудностей идентификации возраста у половозрелых особей), тогда «вершина» изъятия смещается на графике (рис. 127.3,4) влево, что, скорее всего, будет все-таки связано с нанесением определенного вреда популяционной группировке (см. ниже).

Все четыре рассмотренных подхода в относительной чистоте проявляют себя лишь изредка. Реальная картина – это смесь всех подходов. В этом убеж-

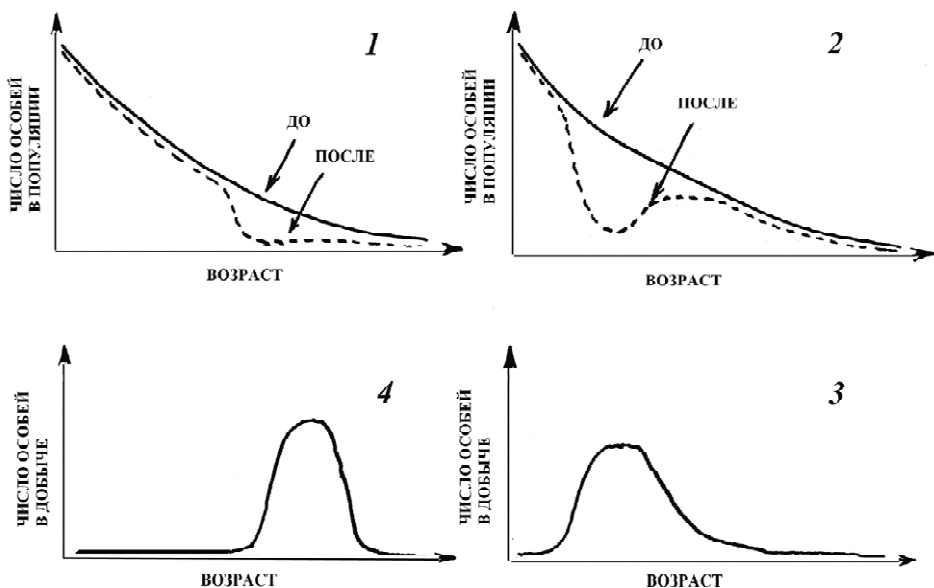


Рис. 127. Преимущественное изъятие «старых» и половозрелых особей. Сплошная кривая – до изъятия (добычи); прерывистая – после; 1–4 – численность.

дают многочисленные данные по возрастным распределениям, указывающие, что охота высокоизбирательна по возрасту. Для иллюстрации приведем несколько возрастных распределений лосей, известных из литературы (рис. 28). Подобные распределения всегда отличает нехватка молодых особей. Вместо плавной ниспадающей кривой, как это должно быть в действительности, если бы охота была безвыборочна, неизменно выявляется кривая с провалом в районе 1,5–2,5 лет. Для России этот «провал», как правило, приходится на особей второго года жизни. Для Финляндии – третьего года, что, скорее всего, объясняется различиями в организации, технике охоты и традициях. Причем подобные провалы в кривых наблюдаются в разные годы и характерны для самых различных регионов. На рисунке 28 представлены суммарные данные (объединены вместе годы и регионы). Однако, в первоисточниках интересующиеся могут отыскать более подробную информацию. Наличие «провала» в 1,5–2,5-летнем возрасте предполагает одновременно и наличие переизбытка добываемых животных в более старших возрастных группах. В Российской Федерации эта «передобыча» приходится обычно на животных в возрасте 2,5–4,5 лет, в Финляндии 3,5–5,5 лет.

Если возрастная структура строится в основном по результатам трофейных охот, «провал» захватывает более старший возраст, и максимумы в возрастной структуре добытых особей приходится на 4,5–6,5-летних животных, а иногда и на еще более старшие группы.

На рисунке 29 приводятся графики, построенные на основе лицензионных данных. Очевидно, что они свидетельствуют о том же.

Все реальные распределения добычи, приведённые на рисунках 28, 29, можно представить себе либо как совмещение подхода 2 (рис. 125) и 4 (рис. 127.4) с преимущественным вкладом четвертого подхода, либо как (наиболее распространенный случай) дополнительное совмещение и с подходом 1 (рис. 124.3) или даже с подходом 3 (рис. 126.2). Последнее (подход 3), видимо, наиболее характерно для Финляндии, где делается акцент на добычу молодых животных и где в 5 районах из 19 можно даже наблюдать почти чистый «ювенильный» подход (Nygren et.al., 1999).

Для большей наглядности и иллюстрации сказанного на рисунке 128 приводим кривые совмещения 3 и 4 подходов.

Попытаемся более объективно подойти к стратегии изъятия животных из популяции.

Вполне понятно, что оценить значение особей по их вкладу в жизнеспособность популяции можно по их биологической ценности. Что взять в качестве критерия ценности? Видимо, таким критерием может стать адаптивная ценность или приспособленность (или, по крайней мере, характеристики, напрямую связанные с приспособленностью).

Приспособленность измеряется числом произведенных потомков одной особью данного класса за всю жизнь. Так как численности популяций могут

Таблица 59. Число потомков, производимых одной самкой

| Возраст, годы                        | 0,5 | 1,5 | 2,5 | 3,5 и более |
|--------------------------------------|-----|-----|-----|-------------|
| Число потомков на одну самку ( $r$ ) | 0   | 0,4 | 0,8 | 1,0         |

быть самыми разными, удобнее пользоваться не абсолютными значениями. В качестве расчетной модели по-прежнему будем брать популяционные группировки лося. Для этого вида можно принять следующее число особей, производимых одной самкой (часть II) – таблица 59.

Далее потребуется стационарное возрастное распределение особей в популяции. Данных подобного рода в литературе нет. Имеются лишь данные по добычи, которые дают искаженную картину возрастного распределения из-за высокой избирательности изъятия по возрасту. Однако, можно приблизительно аппроксимировать реальную кривую возрастного распределения, исключив заведомо «ложные» точки на кривой добычи. Для этих целей мы выбрали наиболее удачную, как нам кажется, кривую добычи, полученную Глушковым (Глушков и др., 1999). На рисунке 129 эта кривая изображена с соответствующей ей аппроксимирующей «реальность» кривой. С последней мы и сняли «данные», характеризующие частоты ( $P_j$ ) каждого класса возрастного распределения.

Воспользовавшись этими «данными», а также данными таблицы для числа потомков на одну самку ( $r_j$ ) можно записать следующее выражение:

$$R_j = \sum_{i=j}^m P_i r_i \quad [1]$$

где  $i = 1, 2, \dots, m$  – число лет;  $j = 1, 2, \dots, n$  – возраст (1 соответствует 0,5; 2 соответствует 1,5 и т.д.);  $R_j$  – среднее число особей, приходящееся на одну самку, принадлежащую  $j$ -возрасту.

Из формулы [1] можно узнать, сколько потомков произведут народившиеся особи. Для этого надо подставить в [1]  $i = 1$  (т.е.  $j = 1$ ), а затем умножить  $R_j$  на максимальное количество лет – 19. Учитывая, что  $R_j \approx 0,6$ , получим приблизительно 11 особей. То есть такое число особей производит в среднем пара животных за всю жизнь (на одну особь, с учетом приближительного равенства полов, приходится 5 потомков – 5 на самца и 5 на самку).

С возрастом, естественно, количество произведенных потомков убывает – ниспадающая кривая  $R$  на рисунке 130 (точки на кривой  $R_1, R_2, \dots, R_n$ ).

Казалось бы, за биологическую ценность можно принять  $R$  – чем больше число потомков оставляет особь того или иного возраста, тем более она ценна. Отсюда наиболее ценны молодые особи (способные произвести много), наименее ценны старые особи (производящие мало). Однако, здесь не учи-

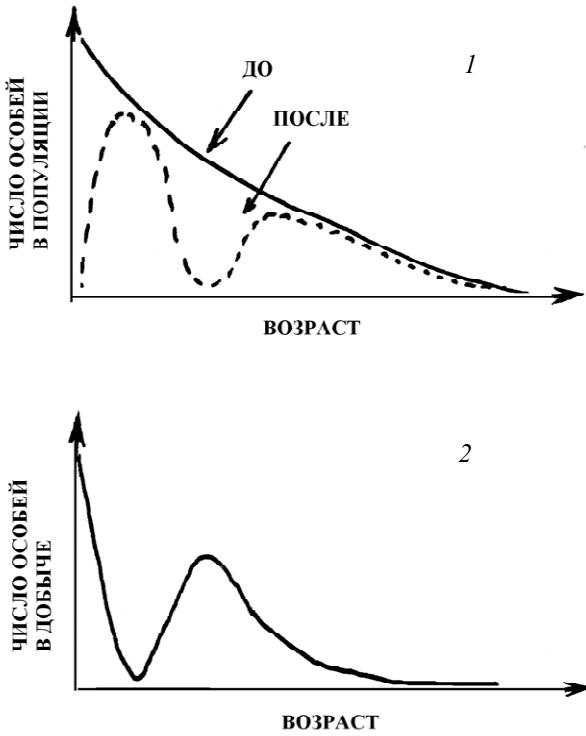


Рис. 128. Кривые совмещения третьего и четвертого подходов. Сплошная – до изъятия (добычи); прерывистая – после; 1, 2 – численность.

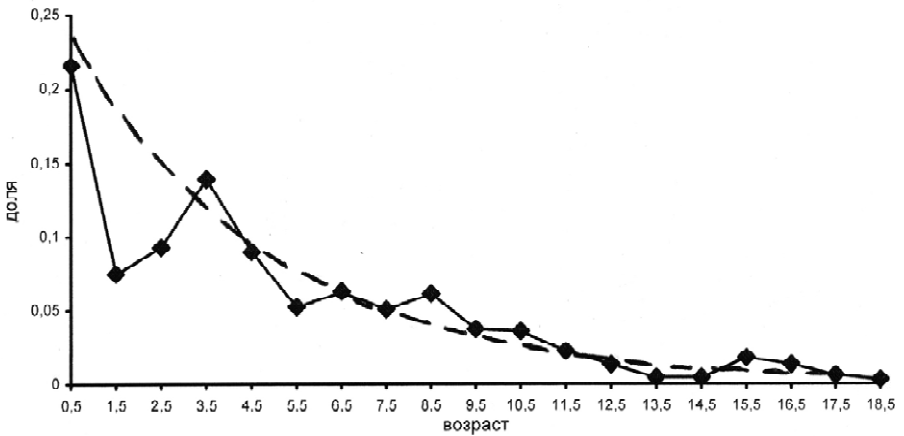


Рис.129. Частоты ( $P_i$ ) каждого класса возрастного распределения, полученные от аппроксимации кривой (прерывистая линия) «реального» возрастного распределения, приведенного на рисунке 28.1.

тывается одно немаловажное обстоятельство – потомство, производимое молодыми и старыми возрастными группировками неравноценно. Молодые еще не прошли сквозь «сито отбора» (в отличие от старых), поэтому они будут поставлять менее полноценное потомство, чем старые. Полноценность потомства должно быть пропорционально произведенному ранее числу потомков той или иной возрастной группой. Очевидно, что сеголетки будут иметь ноль подобных потомков; 1,5-летки – 0,4 и т.д. (таблица 59). Необходимо только эти числа умножить на частоту класса и суммировать полученные значения. То есть для расчета необходимо использовать ту же формулу [1], только «повернув» расчет в другую сторону.

Такая «повернутая» формула будет иметь следующий вид:

$$R'_j = \sum_{i=1}^j P_i r_i \quad [2]$$

где  $i = 1, 2, \dots, m$  – число лет;  $j = 1, 2, \dots, n$  – возраст (1 соответствует 0,5; 2 соответствует 1,5 и т.д.);

$R'_j$  – среднее количество потомков (на одну особь на год), произведенных ранее особью ( $\text{♀}$ ) и принадлежащей  $j$ -той возрастной группировке.

Отсюда следует, что  $R'$  будет нарастать в зависимости от возраста (начиная с нуля, где в первом возрасте нет потомков), так как потомков с увеличе-

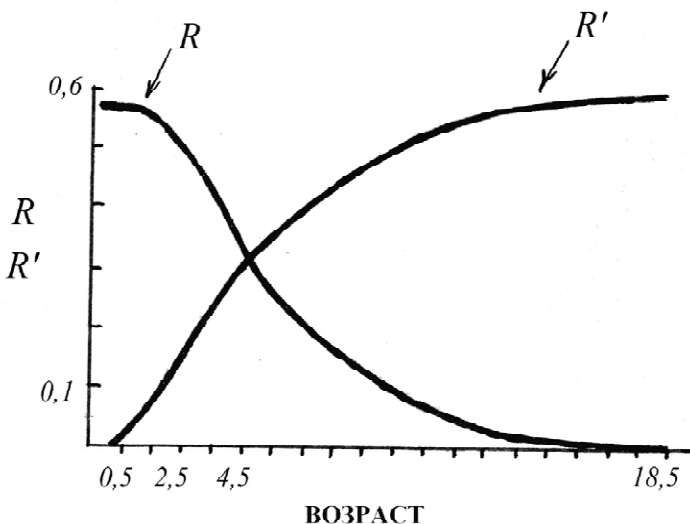


Рис. 130. Кривые среднего числа потомков на одну особь (самку) на один год.  $R$  – число потомков, которое появится.  $R'$  – число потомков, которое появилось.



нием возраста особей остается все больше и больше. Кривая для  $R'$  также приведена на рисунке 130.

Теперь, если мы хотим более правдоподобно рассчитать биологическую ценность, разумнее всего взять геометрическое среднее из [1] и [2], т.е.:

$$\tilde{R}_j = \sqrt{R_j R'_j} \quad [3]$$

Кривая для изображена  $\tilde{R}$  на рисунке 131.1. Согласно [3], наиболее ценные животные находятся в возрастных классах от 3,5 до 9,5 лет.

Можно подойти к той же проблеме немного по-иному – приняв, что, чем больше особей содержит возрастной класс, тем он может быть менее ценен. Это вытекает из того, что более молодые и одновременно менее жизнеспособные особи наиболее многочисленны. Отнормировав  $R_j$  на частоту класса в популяции ( $P_{i=j}$ ), мы учтем это обстоятельство. На рисунке 131.2 дана соответствующая кривая для  $R_j/P_{i=j}$ .

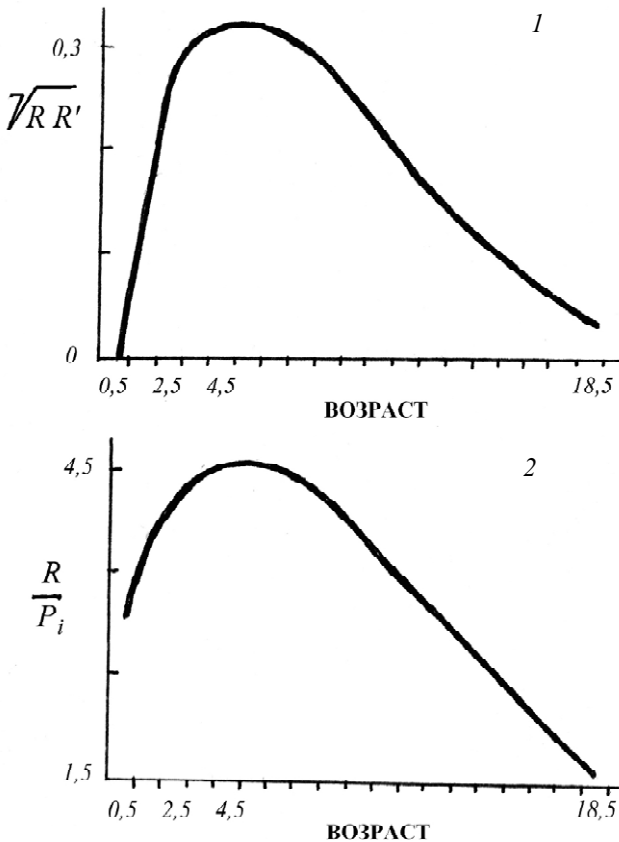


Рис. 131. Кривая для  $\tilde{R}$  – 1; кривая для  $R/P_i$  – 2.

Этот более естественный, чем предыдущий, подход (так как он одновременно учитывает жизнеспособность и плодовитость) дает, по существу, тот же качественный результат – наибольшая биологическая ценность лежит в диапазоне от 3,5 до 9,5 лет. Отсюда вывод, что животных именно этого возраста наименее желательно «извлекать» из популяции. Почти без последствий можно добывать самых старых животных и частично молодых, ценность которых (судя по кривым на рисунке 131) в полтора-два раза ниже, чем средневозрастных. К сожалению, в действительности, если судить по рисункам 28 и 29, именно средневозрастные в основном и добываются (а в Финляндии еще к тому же и молодые).

В оптимальном варианте добыча животных должна быть организована следующим образом – минимум добычи средневозрастных (3,5–9,5), максимум старых (более 9,5) и среднее число молодых (менее 3,5). К сожалению, такой подход практически организовать невозможно по той простой причине, что старые и средневозрастные животные в полевых условиях неразличимы или почти неразличимы. Остается два подхода: либо ориентация на «ювенильную» добычу (как в Финляндии), либо на «пропорциональную», как наиболее оптимальную и для охотника и для популяции в условиях охоты. Последняя, впрочем, также вряд ли осуществима по той же причине – невозможности охотником точно дифференцировать взрослых животных по возрасту.

Следует отметить еще одно неприятное обстоятельство при преимущественной добыче взрослых животных. В случае подобной охоты в популяции обязательно наводится отрицательный вектор движущего отбора (часть II), то есть снижается доля крупных животных.

Надо отметить, что реально судить об интенсивности этого фактора в популяциях по кривым добычи (рис. 28, 29) затруднительно, так как они строятся либо в численностях, либо в долях, то есть в численностях, отнормированных на максимальное значение. Различий в кривых между двумя этими отображениями нет никаких.

Намного более прозрачная картина возникает, если мы отнормируем численность в добыче того или иного класса на численность того же класса в популяции ( $P_i$  добыча /  $P_i$  популяция). В этом случае мы, скорее всего, обнаружим картину, изображенную на рисунке 132. Здесь на фрагменте 1 ниспадающая кривая характеризует распределение особей в популяции до отбора.

Горбообразная кривая – типичное распределение в добыче. После указанной нормировки кривая «частота-возраст» будет выглядеть совсем по-другому (рис. 132.2). Сразу же обнаружится, что в действительности интенсивность элиминации в зависимости от возраста увеличивается. Все это создает реальные предпосылки для действия отбора как по количественным признакам (символически изображено на рис. 132.2. вектором и распределением признака – пунктир), так и по скорости созревания животных.

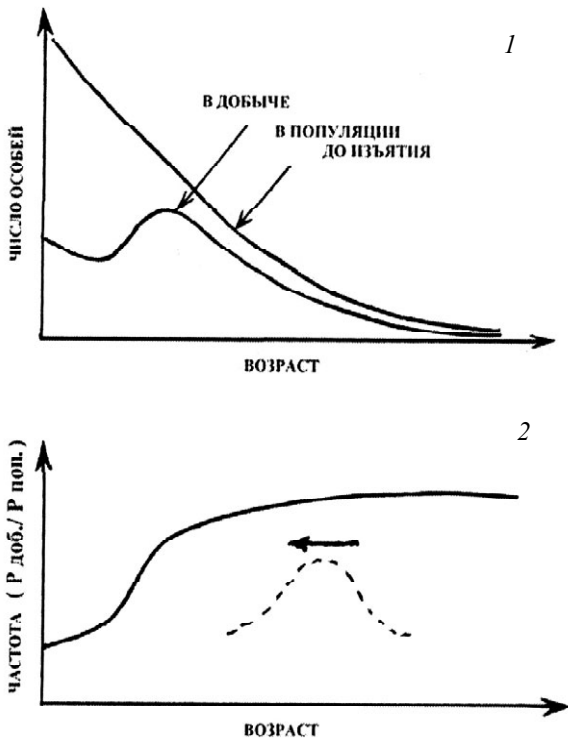


Рис. 132. Кривые, характеризующие распределение особей по возрастам в популяции и в добыче (фрагмент 1), а также характеризующие нагрузку на разные возрастные классы (фрагмент 2).

Обусловлено это тем, что возрастная изменчивость по массе и размерам сопряжена с внутриклассовой фенотипической изменчивостью по тем же признакам. Масса же и размеры напрямую скоррелированы со скоростью полового созревания – чем выше скорость (быстрее созревает животное), тем меньше его масса. Таким образом, добывая наиболее взрослых животных, мы одновременно уменьшаем их массу у их потомков и ускоряем их созревание. То же происходит, если мы добываем наиболее крупных животных, не обращая внимания на их возраст.

Таким образом, и выходит, что изъятие из популяции лучше производить из левой части возрастного распределения. Это разворачивает отбор в положительную сторону (или, по крайней мере, гасит отрицательный отбор) и нормализует воспроизводство популяции.

Надо отметить, что, хотя мы рассмотрели проблему применительно к популяциям лоса, однако, и для других видов охотничьих животных следует ожидать тех же результатов и выводов. В этом убеждает просмотр возрастных распределений добычи, принципиально не отличающихся от обсужда-

шихся распределений (рис. 98). Здесь также преимущественно изымаются старшие возрастные группы.

Попытаемся теперь оценить ущерб при незаконной добыче. В качестве основной идеи оценки ущерба можно принять упущенную выгоду, то есть производить расчет на основе потенциального вклада добытого животного в случае, если бы, во-первых, оно осталось жить и, во-вторых, из учета того, сколько бы потеряло государство при его незаконной добыче. В основе этой оценки, как нам кажется, должно лежать число потомков, определенных из формулы [1], или, что более правильно, рассчитанное на той же основе, но по отнормированной формуле –  $R_j / P_{i=j}$  (рис. 131), то есть:

$$\frac{1}{P_{i=1}} \sum_{i=j}^m P_i r_i \quad [4]$$

Так как оценка ущерба в конечном итоге должна осуществляться через стоимость (сумма штрафа за незаконно добытое животное), мы должны еще раз отнормировать формулу [4] таким образом, чтобы для молодняка, дающего наибольший выход потомков (состояние –  $R_j$  – рис. 130) все выражение было бы равно  $R_j$ . Для этого [4] мы должны умножить на  $P_j$ , после чего еще раз умножить на 19 – число лет жизни.

В результате получим для состояния  $R_j$  (то есть для сеголетков) 10 потомков на 1 самку. Поделив на 2, получим число потомков на одну особь при  $R_j$  равное 5.

Затем следующий шаг. Чтобы сделать общую денежную оценку, надо умножить полученное число на стоимость одной особи. Однако, стоимость зависит от возраста. Так, ставки сбора при изъятии молодняка на 50% меньше ставок сбора взрослых животных.

Кроме того, стоимость может изменяться в зависимости от фазы популяционного цикла и по другим причинам. Отсюда для оценки штрафа можно записать следующую формулу:

$$S = k \frac{5P_1}{P_{i=j}} \sum_{i=j}^m S_i P_i r_i \quad [5]$$

где  $S$  – общая стоимость;  $k$  – некоторый коэффициент, определяющий общий размер штрафа;  $S_i$  – стоимость  $i$ -того возрастного класса.

При  $S_i = \text{const}$   $S$  будет полностью соответствовать функции, изображенной на рисунке 131.1. Но и при более сложных зависимостях она будет напоминать ее.

Как следует из формулы [5],  $k$  и  $S_i$  – субъективные параметры (как впрочем, и вообще любая цена). Значения этих параметров целиком и полностью должны устанавливаться волевым решением специалистов, учитывающих

реальные возможности для выплаты штрафов в различных регионах. Отсюда встает вопрос: возможно ли вообще объективно оценить ущерб в денежном выражении? Ведь любая хитроумная формула с любым числом объективных параметров будет тут же «испорчена», если в неё ввести хотя бы одну субъективную величину.

В связи с этим, наш подход следует рассматривать лишь как предварительное теоретическое обоснование. В законченной форме (методика расчёта) это обоснование может появиться лишь после тщательных исследований, проведенных экономистами, практикующими почти исключительно с подобными субъективными характеристиками.

## **ГЛАВА 21. Способы определения лимитов добычи лосей и других охотничьих видов копытных**

В охотничьем хозяйстве, как и во всех отраслях, связанных с использованием возобновляющихся природных ресурсов проблеме определения оптимальных размеров изъятия отводится центральное место. В этом смысле природопользовательский аспект этой проблемы, очевиден, но у неё есть и другая важная составляющая - социально-экономическая, суть которой можно выразить в следующем.

Основной целью ведения охотничьего хозяйства является получение как можно больше охотничьей продукции, что выражается в количестве добываемой дичи. Интересы охотпользователей, как ведущих охотничье хозяйство, так и непосредственно охотников в этом отношении полностью совпадают, причём учесть интересы всех можно только при обязательном соблюдении двух условий: корректного обоснования лимитов (объёмов) добычи охотничьих животных и справедливого распределения квот добычи по охотпользователям<sup>1</sup>.

На современном этапе развития охотничьего хозяйства в России проблема нормирования добычи приобретает особую остроту. Вызвано это изменениями, которые произошли в охотничьей отрасли в последние годы. В частности изменения коснулись порядка распределения лимитов (объёмы) добычи охотничьих животных. Не так давно субъекты РФ получили полномочия согласовывать и утверждать лимиты изъятия и в соответствии с ними распределять квоты по своим охотпользователям.

Добавим, что в связи с появлением частных охотничьих хозяйств изменилась и сама структура охотпользования. Это привело к значительной дифференциации хозяйств по уровням организации. В отдельных из них создаются повышенные концентрации поголовья животных, порой в несколько раз превышающие плотности животных на сопредельных территориях. Между тем, согласно принятому порядку лимиты изъятия непосредственно определяются лишь для крупных по площади территорий (на уровне субъектов) и при этом отсутствует адекватный механизм расчёта лимитов изъятия на относительно малых территориях (на уровне отдельных охотничьих хозяйств), что ставит высоко- и малопродуктивные хозяйства в равные условия. Но

---

<sup>1</sup> Лимит (объем) добычи – ежегодно устанавливаемый размер добычи на конкретной территории, определяемый в пределах нормы добычи.

Норма добычи – научно обоснованная величина предельно допустимого размера добычи, определяемая в процентах от численности (плотности) животных.

Квота добычи – доля добычи, ежегодно выделяемая для конкретной территории.

согласимся, что охотничьи хозяйства, затрачивающие значительные финансовые средства и организационные усилия на поддержание высокой численности животных вправе рассчитывать на получение более высокой квоты.

Поскольку отсутствуют чёткие критерии для определения размера изъятия, процедура распределения квот, будь то районные хозяйства или крупные регионы, часто становится предметом разногласий. Всё это указывает на необходимость совершенствования порядка нормирования добычи и применения более дифференцированного подхода в распределении квот.

В настоящее время нормативным документом для определения лимитов (объемов) добычи диких копытных животных на территории Российской Федерации служит Инструкция «О порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР», выпущенная в 1984 г. В ней рекомендуются нормы добычи по всем охотничьим видам диких копытных в процентах от после- или предпромысловой численности животных. По каждому виду установлена своя единая норма, за исключение лося и кабана, по которым приняты дифференцированные нормы в зависимости от географического расположения региона.

Численность животных, от величины которой берется определенный процент изъятия, традиционно является основным показателем при нормировании добычи. Численность считают как непосредственно по числу наблюдаемых животных и/или их следам, так и по косвенным параметрам, характеризующим обилие животных. В Скандинавских странах, США и Канаде при нормировании добычи копытных животных берут во внимание результаты отстрела за сезон охоты, которые связывают с так называемым показателем охотничьего успеха (Дёжкин, 1983; Глушков, 2001). Наряду с этим широко используется анкетирование охотников. Так, в Финляндии разработана специальная система сбора анкетных данных в виде опросных карточек (Коскела, Нюгрэн, Блюдник, 2006). В них указываются встреченные и добытые животные, их пол и возраст, количество и состав участников охоты, способы охоты и некоторые другие сведения, которые обобщаются и на основе которых определяются нормы добычи по отдельным охотничьим округам.

Показатель успеха охоты напрямую зависит от плотности животных в угодьях. Следовательно, принцип регулирования добычи, применяемый на Западе, хоть и опосредованно, но учитывает величину плотности животных и относительно неё производится корректировка размеров изъятия. В этом отношении принцип нормирования добычи, где процент изъятия «раз и навсегда» закреплён в установленном пределе, как это принято в России, несомненно, менее удачен и эффективен.

В Финляндии расчёт квот по лосю производится непосредственно от плотности животных (Нюгрэн и др., 2007). Сам расчёт довольно прост, важна только полнота исходных данных. После анализа всех учётных данных определя-

ется послепромысловая численность животных. Далее рассчитывается ожидаемый прирост и предпромысловая численность. Если хотят сохранить имеющуюся плотность животных, тогда изъятию подлежит весь или почти весь прирост. При расчёте прироста учитывается не только репродуктивный потенциал, но и влияние миграций на прирост или убыль животных. В квоте изъятия также определяется доля взрослых самцов, взрослых самок и сеголеток.

Известный специалист по лосю В.М. Глушков (2008) считает, что норма изъятия должна регламентироваться показателями рождаемости и смертности, включая такие компоненты как скорость роста и смертность от браконьеров. Сама же стратегия изъятия должна быть построена на том, что квота на предстоящий сезон должна определяться исходя из реакции популяций на предшествующую квоту добычи.

В последние годы всё чаще звучат предложения пересмотреть сложившийся порядок нормирования добычи в России (Данилкин, 2006; В.К. Мельников, В.В. Мельников, 2008; Глушков, 2008). Основную причину для пересмотра видят в том, что выделяемые в настоящее время квоты в значительной степени не соответствуют реальным уровням добычи. Лимит лицензий реализуется в среднем по России примерно на 50%. Поражает тот факт, что добыча лося в последние годы составляла всего около 3% от численности. Ситуацию с недоиспользованием лицензий объясняют по-разному. Согласно одной точки зрения эта ситуация сложилась в результате резкого падения численности животных из-за перепромысла, высокого уровня браконьерства и хищничества волка. Одновременно с этим полагают, что оценки численности животных завышены. Сторонники иной позиции объясняют недоиспользование лицензий низким уровнем успешности охот, недостаточной эффективностью ведения охотничьего хозяйства, но отнюдь не низкой численностью животных. Однако, не смотря на различия мнений, все озабочены сложившейся ситуацией и считают, что необходим такой порядок нормирования, который более реально отражал бы состояние ресурсов охотничьих копытных. В качестве одной из мер рассматривается переход к нормированию добычи от плотности животных.

Между тем, реального механизма, позволяющего улучшить ситуацию с квотированием, пока не найдено. Во многом это связано с тем, что автоматически перенести зарубежный опыт на российскую «почву» нельзя или, по крайней мере, очень сложно.

Если рассматривать возможность применения у нас показателя успеха охоты, то единственным инструментом для этого мог бы стать анализ добычи на основе лицензионного материала. Но из этого вряд ли что получится из-за существующей системы лицензирования. Выдаваемые у нас лицензии действуют на весь срок охотничьего сезона. Ни для кого нет секрета, что на одну лицензию нередко добывается несколько животных. По этой причине



судить об успешности охоты не представляется возможным. В своё время С.А.Царёвым с соавторами предлагалось ввести лицензии, действующие на короткий срок (гл. 13, сноска 3). Срок действия этих лицензий можно было бы ограничить, например, 3-5 днями, при этом они должны быть недорогими и неименными (фамилию ответственного за отстрел лица с указанием сроков охоты можно вписывать в лицензию)<sup>2</sup>. Если лицензия не использована, её реализуют вторично и так до тех пор, пока животное не будет добыто. Таким образом, исходя из оборота лицензий, можно было бы в той или иной мере судить об успешности охоты.

Можно предложить схему анкетирования охотников, подобно тому, как это сделано в Финляндии, но, поскольку для многих наших сограждан охота – это в значительной мере средство пополнить свою продуктивную «корзину», что обычно не принято афишировать, то и такой подход, по-видимому, не нашёл бы применение.

Касаясь других показателей, которые могли бы использоваться для расчёта норм добычи (смертность, рождаемость, скорость роста, демографические параметры и т.д.), то их применение серьёзно затруднено из-за сложностей сбора и анализа подобной информации.

Если ввести регламентацию добычи от плотности животных, то и здесь нас ждут свои трудности. Неоднородность территории России, её ландшафтов приводит к значительной дифференциации охотничьих видов копытных по пространству и по плотности населения. Например, если мы возьмем популяции лося в Ярославской области и где-нибудь в Сибири, например в Якутии, то характер пространственного размещения животных на этих территориях будет существенно отличаться между собой. В Ярославской области животные довольно равномерно распределены по всем лесным угодьям. При численности, равной 18 тыс. особей, плотность животных в области составляет свыше 10 особей на 1000 га. Иначе в Якутии, где животные распределены по территории крайне неравномерно и концентрируются отдельными группами по пойменным участкам рек с кустарниковой растительностью. Численность в республике определена в 42 тыс. особей при плотности около 0,35 особей на 1000 га. Если непосредственно применить нормирование добычи от показателя плотности, то в Якутии нам пришлось бы на лося закрыть охоту, что явно не приемлемо при указанной численности в несколько десятков тысяч особей. Возможно, по этой причине принцип расчёта добычи от плотности у нас не «прижился». Тем не менее, выход из ситуации есть, если предложить комбинированный подход, т.е. производить расчет, как от плотности, так и от численности.

---

<sup>2</sup> Именные лицензии, выдаваемые на весь срок сезона охоты, могут быть сохранены, но их должно быть относительно немного. Стоимость этих лицензий должна быть гораздо выше стоимости короткосрочных лицензий.

Исходя из этого, мы и предлагаем новый принцип нормирования. Выбор способа расчёта – от плотности или от численности зависит от видовой принадлежности животных, их территориального распределения и плотности. Рассмотрим данную схему в деталях на примере лося.

Общеизвестно, что стратегия оптимальной добычи построена на изъятии части животных из популяции, при условии, что уровень добычи не превышает скорости роста этой популяции или иначе её прирост на определенный момент времени. Обычно для расчёта норм изъятия берут размер годового, или как его называют, хозяйственного прироста на момент начала использования стада (для диких копытных животных – это начало осени). Поскольку на момент использования стада невозможно точно установить истинное (а не теоретическое) значение хозяйственного прироста из-за погрешностей учётов, незнания реального уровня смертности, плодовитости животных, размеров браконьерства и т.д., то нормы добычи относительно хозяйственного прироста снижают с «запасом». Для лося норму добычи обычно берут примерно в половину или чуть более от хозяйственного прироста или в размере 10–15% от после промысловой численности. Эти цифры и фигурируют в действующей Инструкции («О порядке добычи...», 1984).

На рисунке 133 показаны две прямые, из которых сплошной линией (1) обозначен процент хозяйственного прироста (назовём его приростом I), а пунктирной (2) – процент изъятия. Данные прямые отражают принятый способ нормирования изъятия, по которому хозяйственный прирост и нормы добычи имеют постоянную фиксированную величину и не зависят от плотности животных.

В процентном отношении показатель хозяйственного прироста имеет постоянную величину, но в абсолютных значениях размер прироста изменяется в прямой зависимости от фактической численности (плотности) животных, проживающих на конкретной территории.

При существующей схеме расчёта изъятия, как уже было отмечено, величина плотности не влияет на процент изъятия. Между тем, рациональное использование популяций должно предполагать соответствие между плотностью животных и уровнем промысловой нагрузки.

В действующей Инструкции не установлен предел, который ограничивает изъятие при низких плотностях животных, но, очевидно, что при плотности поголовья менее 1 особи на 1000 га свойственных для вида угодий (в частности для лося это лесопокрытая территория) добыча в таких угодьях должна быть запрещена. С другой стороны, ресурсы копытных при высокой их численности у нас используются не в полном объеме. Для сравнения в странах Фенноскандии добыча лося доходит до 60% от после промысловой численности его поголовья (Нюгрен и др., 2007). У нас повсеместно изъятие не превышает 10%. В охотничьих хозяйствах Европы изымают 100% и более поголовья кабана (Данилкин, 2002). У нас, согласно Инструкции, его добы-

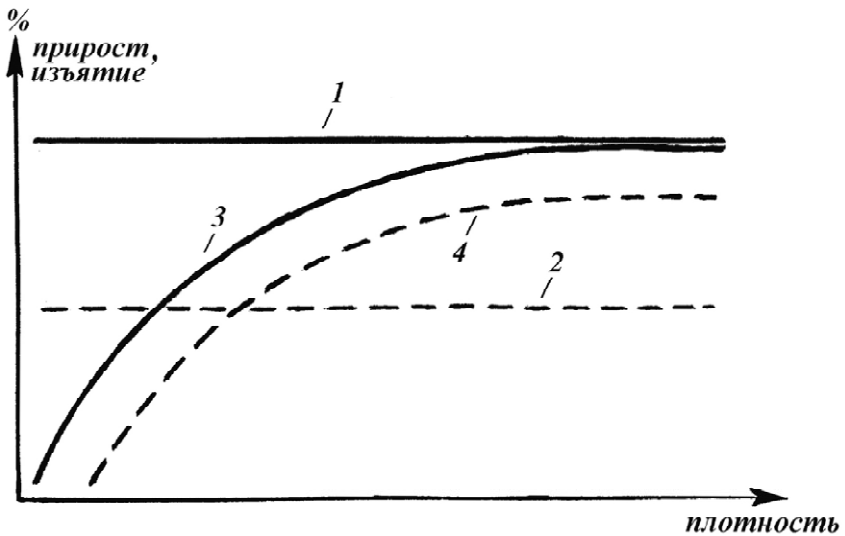


Рис. 133. График, отражающий разные способы нормирования добычи диких копытных животных. Прямые линии характеризуют существующий способ нормирования; изогнутые линии — предлагаемый. 1 — хозяйственный прирост I, определённый без учёта плотности; 2 — норма изъятия, рассчитанная от хозяйственного прироста I; 3 — хозяйственный прирост II, определённый с учётом плотности; 4 — норма изъятия, рассчитанная от хозяйственного прироста II.

ча не должна превышать 60%, что накладывает ограничение на использование этого вида. Аналогично в относительно больших объемах в странах Запада добываются и другие виды копытных (косуля, благородный олень и т.д.), при этом ощутимого ущерба популяциям животных там не наблюдается.

Приводимые в действующей Инструкции нормы добычи ограничивают верхний предел размера изъятия и допускают любую его величину ниже этого предела. Так, в Центральных областях Европейской части России, включая Поволжье, допускается изъятие лоса до 20–25%, в остальных районах — до 10–15%. При невысокой численности животных процент изъятия берут ниже допустимого, причем дать конкретную цифру изъятия — задача трудная, поскольку показатель численности не может служить для этого объективным критерием. Действительно, если, к примеру, на разных по площади территориях обитает 1000 животных какой процент изъятия брать для каждой из этих территорий — 8, 10, 15%? Поэтому при существующей схеме определения лимитов доминирующую роль играют субъективные оценки. Недаром согласование квот при проведении экологических экспертиз становится предметом бурных обсуждений и «торгов». Совсем по-другому данная проблема будет решаться, если в качестве критерия для определения лимитов использовать показатель плотности.

Предлагаемая схема нормирования добычи от плотности животных (рис. 133) отличается от ныне действующей тем, что используются иной принцип определения хозяйственного прироста. В существующих нормативах предполагается, что хозяйственный прирост (прирост I) – величина постоянная, а, следовательно, формально для всех популяций можно брать один и тот же процент изъятия (для большинства копытных это 10% от численности). Между тем, это не совсем корректно, поскольку популяции различаются как по половозрастным структурам, так и по уровням воспроизводства. В нашей схеме хозяйственный прирост (прирост II) определяется исходя из величины плотности. Прирост II учитывает возможное развитие событий: при низких плотностях может наблюдаться нарастающее относительно средних величин падение прироста, при высоких – прирост может достигать максимальных значений.

При низкой плотности населения животные распределены по территории мозаично, не образуют крупных скоплений, а состоят из отдельных разбросанных особей и небольших групп. Количество площадок, где отсутствуют животные, обратно пропорционально плотности животных. Данная закономерность отмечена и в группировках лося (Глушков, 2001). Территории с низкой плотностью обычно представляют пессимальные условия для обитания животных, поэтому заселяются животными периодически. При этом велика доля мигрирующих особей, из которых большую часть составляют годовалые и взрослые самцы. В совокупности всё это приводит к тому, что относительный прирост стада на территориях с низкой плотностью в среднем оказывается ниже.

Состояние популяций с низкой плотностью животных довольно неустойчивое по отношению к лимитирующим факторам среды. При сильной депрессии у них наблюдается обвальный характер падения численности и они первыми оказываются на грани гибели. Происходит это по причине резкого снижения репродуктивности из-за сокращения или полного прекращения контактов между животными. Даже незначительное изъятие животных из той или иной половозрастной группы может существенно изменить структуру популяции, что сразу же скажется на её воспроизводственном потенциале. По отношению к таким популяциям требуется более щадящий режим эксплуатации, при этом стратегия управления должна быть направлена на быстрое наращивание численности до оптимального уровня.

Ещё одним основанием для снижения процента прироста при низких плотностях является то обстоятельство, что в разреженных популяциях сложно оценить число животных (велика ошибка учётов), а, следовательно, необходимо подстраховываться и дополнительно снижать размер изъятия.

С другой стороны, новая схема даёт возможность хозяйствам более эффективно использовать имеющееся поголовье животных при высокой их плотности. Применяемая в действующей Инструкции единая для всех популяций норма

добычи не позволяет хозяйствам, в которых имеется повышенное (относительно средних величин) поголовье, изымать в должном объеме имеющейся ресурс. Естественно, уровень добычи здесь должен быть выше, чем на сопредельных территориях. При высокой концентрации животные активно расселяются, поэтому данные хозяйства фактически становятся донорами, ресурсами которых пользуются другие. Мы полагаем, что при высоких плотностях можно «безболезненно» изымать почти весь прирост поголовья.

Отметим, что негативные последствия изъятия с постоянным уровнем нагрузки могут со временем приводить к раздроблению ареалов и образованию изолированных очагов обитания животных (инсуляризации) с участками пониженной или повышенной плотности, что, естественно, снижает устойчивость популяций. Конечно, в природе такие процессы сглаживаются за счёт перераспределения животных по территории в процессе их расселения и миграций. Но с другой стороны, они могут сохраняться искусственно под воздействием различных антропогенных факторов, в том числе и фактора охоты.

Плотность и прирост – взаимосвязанные параметры, причем они коррелируют не только напрямую, но и опосредовано, поскольку плотность в определенной мере характеризует условия существования животных, их приспособленность и выживаемость. С плотностью связан и такой параметр, как плодовитость. В частности можно привести следующие данные по лосю. В Московской области в 1969–1971 годах на фазе роста численности (при высокой плотности животных) плодовитость лоса составляла 0,79–0,99 эмбриона на взрослую самку; в 1979–1980 годах на фазе снижения (при низкой плотности) – 0,27–0,54 эмбриона; в 1985–1986 годах на фазе роста – 0,78 эмбриона; в 1992–1993 годах на фазе спада – 0,47 эмбриона (Филонов, 1983; Ломанов, 2006). По наблюдению за шведскими лосями установлено, что в прибрежных районах Швеции с благоприятными климатическими и кормовыми условиями при высокой плотности животных и уровне овуляции у взрослых самок, 50% годовалых лосих участвовало в размножении, а в предгорных районах страны с менее благоприятными условиями при низкой плотности и уровне овуляции, доля размножавшихся годовалых самок составляла всего 1–2% (Markgrena, 1974, по Глушкову, 2001).

При сравнении отдельных популяций животных между собой не всегда прослеживается закономерность между плотностью и приростом, но в среднем между этими параметрами имеется чёткая положительная корреляция, причем, как мы уже показали, чем ниже плотность, тем сильнее падает прирост. Совсем иная картина наблюдается при возрастании плотности. Поэтому хозяйственный прирост, взятый от плотности (прирост II), изменяется не равномерно, а по экспоненте примерно так, как это показано на графике рисунка 1 (кривая 3). Соответственно приросту необходимо изменять и размер изъятия (кривая 4).

Для обоснования расчётов норм изъятия от плотности воспользуемся шкалой, которую применяют в охотоустройстве для определения продуктив-

Таблица 60. Соотношения хозяйственного прироста стада, плотности животных и класса бонитета угодий (Русанов, 1986)

| Вид животного     | Класс бонитета |       |       |      |     |
|-------------------|----------------|-------|-------|------|-----|
|                   | I              | II    | III   | IV   | V   |
| Лось              | 13/30*         | 8/25  | 5/15  | 3/4  | 1/– |
| Благородный олень | 30/40          | 16/30 | 10/20 | 5/5  | 1/– |
| Кабан             | 20/60          | 12/50 | 8/30  | 4/7  | 1/– |
| Косуля            | 100/40         | 60/30 | 40/20 | 20/5 | 5/– |

\*В числителе указана плотность животных, ос./1000 га; в знаменателе – прирост, %.

ности угодий по копытным (табл. 60). В ней приводятся уровни плотности копытных (лося, благородного оленя, кабана и косули) и соответствующие им значения прироста стада, увязанные с классами бонитета угодий. Попытаемся выяснить, какие расчеты лежат в основе определения значений прироста от плотности. Для примера возьмём расчёт по лосю.

Известно, что в популяции этого вида продуцирующие самки составляют примерно 30%. На каждую рожающую самку в среднем приходится 1,3–1,6 теленка. К осени сохраняется примерно 50% всего приплода (в среднем 1 теленок). Таким образом, хозяйственный прирост стада у лося к этому периоду приблизительно составляет 30%.

Если мы обратимся к таблице, то увидим, что прирост, равный 30%, устанавливают лишь для максимальных значений плотности (13 ос./1000 га), а затем по мере уменьшения плотности его снижают и в конечном итоге доводят до нуля (1 ос./1000 га). Считается, что 8–13 ос./1000 га – это оптимальная плотность лося в высокопродуктивных угодьях I и II класса бонитета. Очевидно, что при такой плотности обеспечивается максимальная продуктивность стада. В средних по качеству угодьях (III класс бонитета) плотность животных относительно высокопродуктивных угодий снижается приблизительно вдвое. Отсюда принимают, что и прирост должен также сокращаться в 2 раза. При переходе к оценке продуктивности в низкобонитетных угодьях (II класс бонитета) прирост уже снижают в 4 раза относительно среднебонитетных угодий. Таким образом, соотносят величину прироста с величиной плотности.

Далее для обоснования наших расчётов определим, какую долю от прироста должна составлять норма изъятия. Для этого нужно, очевидно, располагать данными о смертности животных. Оценить смертность лосей можно лишь очень приблизительно, поскольку разброс по этому показателю по России настолько велик, что не поддается никакому статистическому анализу. По обобщенным данным за 1986–1987 г.г. в регионах России за год в процентах от весенней численности погибало от хищников и других причин (браконьерство, болезни, травмы, неустановленные причины гибели) от 3,2 до 29,7% животных (Глушков, 2001).

В.М. Глушковым (2008) был проведен приблизительный расчёт нормы добычи лося в Кировской области. Норма добычи в 5,5% была посчитана путём вычитания из величины хозяйственного прироста (скорость роста по терминологии автора), составившей 19%, величин зимней смертности от хищников (2%), гибели от браконьеров (8%), резерва для расширенного воспроизводства (2%), смертности от болезней, ран и прочих, в том числе от не установленных причин, - 1,5-2%. Таким образом, отход в поголовье лося с учётом резерва для воспроизводства составил около 70% от прироста, при этом примерно 50% приходилось на гибель от браконьеров и хищников.

Безусловно, гибель лося от браконьеров и хищников составляет существенную долю в общей смертности животных. По некоторым оценкам смертность лося от этих причин в России достигает 60% и даже более (Перовский, 1988; Данилкин, 1999, 2006; Глушков, 2001), причём половину из этой величины составляет процент браконьерства. Между тем, считать, что везде «процветает» браконьерство и хищничество, по-видимому, будет неправильно, тем более, когда это касается разработки единых нормативов. Когда указанные факторы не оказывают чрезмерного давления, то естественный отход в популяциях лося составляет не более 30–35% от прироста. Этот процент отхода согласуется со средним показателем годового прироста лося, который составляет примерно 20%. Эти цифры и должны быть ориентировочными для расчета норм изъятия. В этом случае, как показано на рисунке 133, процент изъятия примерно на 30% ниже величины хозяйственного прироста (кривые 3, 4), в отличие от существующей практики нормирования, когда долю изъятия снижают до 50% и более от этой величины (прямые 1, 2).

Хотя мы берём минимальные потери от браконьерства и хищничества, но возможные потери от этих причин, как, впрочем, и от других причин, тем не менее, нами в полной мере учитываются. Осуществляется это за счёт экспоненциального уменьшения размера прироста при падении плотности. Очевидно и другое, если плотности животных высоки, то браконьеры и хищники никакого существенного влияния на поголовье копытных не оказывают, а, следовательно, долю изъятия относительно прироста в этом случае следует брать по максимуму.<sup>3</sup>

---

<sup>3</sup> Если сравнить предложенную схему нормирования добычи лося с финской, то они существенно отличаются. В Финляндии, если хотят сохранить плотность на одном уровне (такую плотность мы определяем как хозяйственно-целесообразную), изъятию подлежит весь или почти весь прирост поголовья (приблизительно 30%). Для наших финских соседей такое изъятие вполне допустимо, учитывая ничтожно низкий уровень браконьерства и хищничества (2,1% от официального изъятия – Нюгрен и др., 2007) при высокой численности лося. В нашем случае мы вынуждены применять более гибкую схему и учитывать высокий процент отхода.

Таблица 61. Нормы изъятия лося, рассчитанные от плотности животных (предварительный расчёт)

|                        |    |        |        |        |     |
|------------------------|----|--------|--------|--------|-----|
| Плотность, ос./1000 га | ≤1 | 1,01-3 | 3,01-5 | 5,01-8 | > 8 |
| Нормы изъятия, %       | –  | 3      | 7      | 12     | 15  |

Теперь после всех необходимых пояснений составим таблицу норм изъятия (табл. 2), взяв для расчёта из таблицы 61 значения прироста, но уменьшенные примерно на 30%. Полученные цифры предварительные и их уточнённые значения мы представим ниже.

Представленный расчёт можно дополнить и, хотя это несколько усложнит порядок нормирования, но качественно улучшит его.

При нормировании охотничьей нагрузки оперируют одним показателем – численностью животных, посчитанной на текущий год, но при этом не учитывается динамика изменения численности в предыдущие годы. Между тем, сравнение многолетних и ежегодных данных позволяет синхронизировать добычу с фазой численности животных путем корректировки размеров добычи. Такая корректировка имеет существенное значение для оптимизации добычи, т.е. с одной стороны снижаются негативные последствия промысла на фазе падения численности и с другой стороны можно полнее собирать «урожай» на фазе подъёма.

В качестве индикатора текущего состояния поголовья копытных обычно используют показатель среднемноголетней численности (плотности), который определяется для конкретной территории по данным учетных работ за ряд лет. Поскольку среда обитания животных постоянно трансформируется, то период, характеризующий динамику изменения численности (плотности), должен быть относительно небольшим – в пределах 5 лет.

Вместо среднемноголетней плотности при определении лимитов изъятия можно использовать другой показатель – хозяйственно-целесообразную плотность. Данный показатель также может характеризовать текущее состояние численности, хотя и в несколько ином качестве.

Хозяйственно-целесообразная плотность животных – это количество особей, которое должно существовать в конкретных угодьях без ущерба для ведения комплексного охотничьего хозяйства и других смежных отраслей (сельское, лесное и т.д.). Этот показатель не должен превышать оптимальную плотность, т.е., то максимальное количество животных, которое на протяжении неограниченно долгого времени может существовать в данных угодьях, полностью используя, но не истощая, их жизненные ресурсы (корма, водопои т.д.). Чаще всего, оптимальная плотность и рассматривается в качестве хозяйственно-целесообразной. При определении хозяйственно-целесообразной плотности берутся во внимание среднемноголетние данные по численности животных. Если хозяйство специализируется на использовании того или



инового вида, то, очевидно, для этого вида хозяйственно-целесообразная плотность не должна быть ниже среднемноголетней.

Из двух показателей – хозяйственно-целесообразной и среднемноголетней плотности, на наш взгляд, предпочтительней использовать первый. Во-первых, среднемноголетняя плотность не всегда может соответствовать оптимальному уровню плотности. К примеру, если в течение ряда лет ведется интенсивный промысел, то среднемноголетняя плотность животных может быть ниже плотности, которая отмечалась ранее и которая может быть достигнута при умеренной эксплуатации.

Во-вторых, среднемноголетняя плотность не всегда точно отражает численность животных, проживающих на той или иной территории. Для расчёта лимитов изъятия большинства видов копытных используют данные зимних маршрутных учетных работ, которые проводят в послепромысловый период в конце зимы. Часто этого бывает не достаточно, чтобы установить численность постоянно проживающих на конкретной территории животных. При установлении хозяйственно-целесообразной плотности оценку численности животных проводят более тщательно, в частности включают данные предпромыслового учёта. Осуществляется это в ходе проведения охотоустроительных работ.

Наконец, использование показателя хозяйственно-целесообразной плотности дает возможность охотпользователям самим определять размеры эксплуатируемого поголовья с учётом направления ведения охотничьего хозяйства, пропускной способности хозяйства, ущерба, который могут причинить дикие копытные растительным и животным сообществам и т.д.

Определение хозяйственно-целесообразной плотности животных в охотничьих хозяйствах может быть увязано с расчётами минимального и максимального количества охотничьих ресурсов. Необходимость определения предельно допустимых количеств животных диктуется требованиями принятого недавно Федерального закона «Об охоте и о сохранении охотничьих ресурсов и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации» от 24 июля 2009 г. Очевидно, что величина хозяйственно-целесообразной плотности должна находиться в пределах значений минимальной и максимальной численности животных, установленных в охотничьем хозяйстве, и её поддержание должно обеспечивать сохранение этих уровней численности.

К недостатку данного показателя следует отнести его статичность, т.е. он не отражает текущие изменения численности (в отличие от среднемноголетней плотности). Эти изменения могут быть не связаны с охотой, а вызваны трансформацией ландшафтов или иными причинами антропогенного характера. Но этот недостаток может быть компенсирован, если регулярно (хотя бы раз в 5 лет) проводить охотоустройство территорий.

Таблица 62. Размеры добычи лося с учётом хозяйственно-целесообразной плотности (предварительный расчёт)

| Хоз.-целесообразная<br>плотность,<br>ос./1000 га | 1  | 1,01-3 | 3,01-5 | 5,01-8 | 8,01-10 |
|--|----|--------|--------|--------|---------|
| Факт.<br>плотность,<br>ос./1000 га               |    |        |        |        |         |
| ≤1   | –  | –      | –      | –      | –       |
| 1,01-3   | +1 | 3      | –1     | –2     | –       |
| 3,01-5   | +2 | +1     | 7      | –1     | –2      |
| 5,01-8   | +3 | +2     | +1     | 12     | –1      |
| > 8  | +4 | +3     | +2     | +1     | 15      |

Для определения размеров добычи с учётом хозяйственно-целесообразной плотности удобно использовать таблицу, построенную по принципу корреляционной решётки (табл. 62). В ячейках таблицы, расположенных по диагонали (выделенные ячейки), укажем нормы изъятия из таблицы 61. Слева от диагонали даются проценты, которые добавляются к нормам изъятия, если фактическая плотность превышает хозяйственно-целесообразную. Соответственно справа указываются проценты, на которые снижают норму изъятия, если фактическая плотность ниже хозяйственно-целесообразной.

Как известно, стратегия использования охотничьих ресурсов направлена на достижение максимального постоянного уровня добычи и необходимым условием для этого является поддержание оптимальной плотности животных. С помощью предложенного подхода оптимальная плотность может быстро достигаться за счёт того, что с одной стороны, мы реагируем на текущее состояние популяции, экспоненциально увеличивая или уменьшая нормы добычи; с другой стороны, синхронизируем добычу с фазой численности, добавляя и вычитая для этого соответствующие проценты изъятия (в нашем случае фаза численности отражает разницу между фактической и хозяйственно-целесообразной плотностями).

Естественно, достичь абсолютно постоянного уровня добычи нельзя, поскольку, во-первых, нельзя точно соотнести плотность с нагрузкой (даже при одной плотности прирост в зависимости от тех или иных условий может варьировать) и, во-вторых, обычно не известна точная величина численности (плотности) животных, тем не менее, длительно поддерживать высокий уровень добычи в пределах близких к оптимальной плотности, вполне реально.

Положительное значение в применении данной схемы нормирования заключается также в том, что за счёт добавления или вычитания процентов изъя-

тия можно эффективнее использовать продуктивность угодий, при этом охотничья нагрузка по территориям будет распределяться более равномерно.

Рассмотрим ситуацию, когда имеется разница между фактической и хозяйственно-целесообразной плотностями. В этом случае низкопродуктивные угодья должны опромышляться более интенсивно (левая от выделенной диагонали сторона таблицы), тогда как в высокопродуктивных угодьях, в которых обычно сосредоточено маточное поголовье, охота должна производиться в щадящем режиме, а при совсем низких фактических плотностях должна быть сведена к минимуму или запрещена (соответственно, правая сторона).

Предложенная схема, ориентированная на избирательную добычу животных в зависимости от продуктивности угодий, может вызвать у части специалистов, занимающихся проблемами нормирования, определённый скептицизм. Причина в том, что подвергается сомнению связь между продуктивностью угодий и плотностью животных. И для этого на самом деле есть все основания, так как животные не всегда заселяют наиболее подходящие для них места обитания. Более того, в многочисленных публикациях показано, что в ландшафтах, находящихся под сильным антропогенным влиянием, крупные млекопитающие стараются занимать не столько кормные, сколько защищенные территории, которые нередко находятся в труднодоступных и отдаленных от жилья угодьях. Обобщив многочисленные литературные и собственные данные В.М. Глушков (2001) пришёл к выводу, что на территориальное распределение лоса в местах, где производится его добыча, прежде всего влияет интенсивность охоты, а плотность населения животных напрямую зависит от расстояния до антропогенных объектов. Помимо антропогенного влияния, полагают, что существенную роль в распределении животных, играют и случайные факторы. На основании этого ставят под сомнение незыблемость постулата, согласно которому плотность охотничьих животных всегда зависит от качества (бонитета) угодий. Конечно, отчасти это верно, но, очевидно и другое: животные всегда стремятся занять наиболее благоприятные по кормовым, защитным и иным свойствам угодья, и то, что эта закономерность не соблюдается почти исключительно «заслуга» человека. Между тем, стратегия использования ресурсов диких копытных должна быть ориентирована на то, чтобы животные заселяли в первую очередь наиболее оптимальные для них места обитания. Нет смысла поддерживать численность животных на высоком уровне там, где для них нет благоприятных условий и где они не могут обеспечить максимальную продуктивность. Инструментом для этого как раз и может служить порядок нормирования добычи, при котором охотничья нагрузка распределяется не одинаково для всех территорий, а в зависимости от их продуктивности.

Так как продуктивность территорий определяется их географическим положением, то, следовательно, уровень нагрузки для разных территориальных группировок будет отличаться, даже если они будут иметь одинаковую

плотность животных. Таким образом, для регионов и отдельных хозяйств будут устанавливаться свои пределы норм изъятия. В действующей Инструкции о порядке добычи диких копытных животных такая дифференциация не предусмотрена, лишь для лося и кабана региональные различия в продуктивности угодий отчасти учитываются, но только на уровне крупных экономических районов, включающих в себя несколько областей.

Практика территориального регулирования нагрузки не нова. В частности имеются примеры, когда для достижения более равномерной нагрузки на охотничьи угодья в Северной Америке в отдельных штатах для привлечения охотников к охоте на лося в труднодоступных угодьях плата за разрешение на отстрел животных взималась дешевле, чем в легкодоступных районах с развитой дорожной сетью, или разрешался отстрел лося любого пола и возраста (Pimlotta, 1959; Mercer, Manuel, 1974, по Глушкову, 2001).

Для того, чтобы удостовериться, насколько полученные значения отвечают рекомендуемым лимитам изъятия, мы обобщили данные по добычи лося в центральных областях Европейской части России за 5 последних лет. Вставив наши данные в новую таблицу (табл. 63 – выделенная диагональ) и немного изменив и скорректировав их с рекомендуемыми лимитами, мы получили цифры, которые несколько отличаются от вышеприведенных в таблице 62. Для полноты схемы мы ввели более частую градацию по плотностям, а также слева и справа от выделенной диагонали со своим знаком добавили к значениям норм изъятия соответствующие проценты.

В левом нижнем углу таблицы значения норм изъятия отсутствуют, поскольку, как мы полагаем, соотносимые друг с другом фактические и хозяйственно-целесообразные плотности не должны по величине сильно различаться между собой, особенно при высоких плотностях животных. Если это не соблюдается, то такие значения плотностей должны быть подвержены ревизии и пересмотрены.

Если плотности населения лося превышают 10 особей на 1000 га, то величину изъятия можно рекомендовать до 30–35% от после промысловой численности.

Основное возражение, которое может возникнуть при принятии данной схемы, может заключаться в том, что повышается верхний предел лимитов добычи, которые обычно устанавливают не более 10–15%. Такое повышение не должно быть поводом для беспокойства, поскольку увеличение интенсивности охотничьей нагрузки при высоких плотностях животных – это способ компенсировать действие механизма авторегуляции, который включается, когда животные перенаселены. Для лося максимальная плотность, которая отмечается в центральной и самой населенной части его ареала (зона смешанных лесов с континентально-морским климатом) в среднем составляет 8 особей или чуть более на 1000 га. Эта предельная оптимальная плотность, которая, вероятно, связана с размерами индивидуальных (семейных)

Таблица 63. Нормы изъятия лося (%), скорректированные с рекомендуемыми лимитами изъятия

| Факт.<br>плотность,<br>ос./1000 га | Хоз.-цел. плотность, ос./1000 га |        |        |        |        |        |        |        |         |  |
|------------------------------------|----------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|--|
|                                    | 1                                | 1,01-2 | 2,01-3 | 3,01-4 | 4,01-5 | 5,01-6 | 6,01-7 | 7,01-8 | 8,01-10 |  |
| ≤1                                 | —                                | —      | —      | —      | —      | —      | —      | —      | —       |  |
| 1,01-2                             | 4                                | 3      | 2      | 1      | —      | —      | —      | —      | —       |  |
| 2,01-3                             | 6                                | 5      | 4      | 3      | 2      | 1      | —      | —      | —       |  |
| 3,01-4                             | 8                                | 7      | 6      | 5      | 4      | 3      | 2      | 1      | —       |  |
| 4,01-5                             | 10-11                            | 9-10   | 8-9    | 7-8    | 6-7    | 5-6    | 4-5    | 3-4    | 2-3     |  |
| 5,01-6                             | —                                | 12-14  | 11-13  | 10-12  | 9-11   | 8-10   | 7-9    | 6-8    | 5-7     |  |
| 6,01-7                             | —                                | —      | 15-18  | 14-17  | 13-16  | 12-15  | 11-14  | 10-13  | 9-12    |  |
| 7,01-8                             | —                                | —      | —      | 19-23  | 18-22  | 17-21  | 16-20  | 15-19  | 14-18   |  |
| 8,01-10                            | —                                | —      | —      | —      | 24-29  | 23-28  | 22-27  | 21-26  | 20-25   |  |

участков лося. Превышение оптимального уровня плотности создает переизбыток животных, которые или мигрируют или составляют конкуренцию остальным животным.

Помимо этого, излишняя концентрация животных может наносить вред лесным насаждениям. В целях предотвращения ущерба лесу, рекомендуется поддерживать плотность лося на уровне 5–10 голов (Данилкин, 2006).

В предлагаемой схеме более высокие нормы добычи устанавливаются именно для тех случаев, когда фактическая плотность превышает хозяйственно-целесообразную (левая от выделенной диагонали сторона таблицы), т.е. когда в хозяйствах имеется переизбыток животных и их численность необходимо довести до оптимального уровня.

Представленные цифры, скорее всего, не являются окончательными. Для их обоснования требуется более глубокий анализ на гораздо большем объеме данных. Несомненно, согласование размеров норм на основе предложенной схемы должно быть вынесено на широкое обсуждение с привлечением высококвалифицированных специалистов.

Рассчитанные нами нормы отчасти совпадают с рекомендуемыми лимитами добычи, отчасти нет. Уровень совпадения можно оценить из таблицы 64, в которой приводятся данные по

размерам добычи в субъектах центральной части России за 2007/2008 г.г. Из таблицы исключены лесостепные регионы, а также те, в которых плотность лося составляла менее 1 особи на 1000 га. Хозяйственно-целесообразная плотность бралась из данных, рекомендованных службой учётов охотничьих ресурсов ЦНИЛ (ныне ФГУ «Центрохотконтроль») для регионов России. В таблице указаны средние значения этого показателя. Для некоторых субъектов (Вологодская, Ярославская, Псковская области, Удмуртская Республика) показатели хозяйственно-целесообразной плотности нами были изменены и приравнены к среднемноголетней плотности, поскольку они явно занижены по отношению к фактическим плотностям<sup>4</sup>.

Возвращаясь к нашей методике расчета лимитов добычи, напомним, что выбор способа расчета (от плотности или от численности) определяется, исходя из видовой принадлежности животных, их плотности и территориального распределения.

Способ нормирования добычи от плотности наиболее подходит для массовых и популярных охотничьих видов диких копытных животных - лося, благородного оленя, косули, кабана в местах интенсивного ведения на них охотничьего хозяйства. Прежде всего, это относится к центральной и отчасти южной лесной и лесостепной полосе европейской части России, к отдельным районам Западной и Южной Сибири, Дальнего Востока. В целом нормирование добычи от плотности может быть рекомендовано на закрепленных и охотоустроенных территориях. Таковыми в основном и являются указанные территории.

Если в охотничьих хозяйствах не определена хозяйственно-целесообразная плотность животных, то можно ограничиться определением норм изъятия по одному показателю фактической плотности. Но в любом случае нормирование размеров изъятия с учётом хозяйственно-целесообразной плотности будет предпочтительней по причинам, указанным выше.

Для активно мигрирующих видов, таких как дикий северный олень и сайгак этот способ в подавляющем большинстве случаев не подходит. Как исключение, могут рассматриваться отдельные популяции этих видов, расположенные на географически изолированных территориях (например, на островах). По-видимому, этот способ малопригоден и для горных копытных животных из-за трудностей в оценки их численности.

Полагаем, что минимальная плотность населения видов оленей при расчете норм изъятия от плотности должна составлять не менее 1 особи на 1000 га, для кабана – не менее 5 особей на 1000 га в свойственных для них угодьях (лесопокровные территории).

---

<sup>4</sup> В связи с трансформацией ландшафтов и изменениями численности популяций лося, произошедших за последние годы, показатели хозяйственно-целесообразной плотности, очевидно, повсеместно должны быть пересмотрены.

Таблица 64. Квоты изъятия лося, рекомендованные для регионов ФГУ «Центрохотконтроль», и нормы изъятия, рассчитанные по предложенной методике

| Субъекты Российской Федерации (центральная часть) | Фактическая плотность, ос./1000 га | Хозяйственно-целесообразная плотность, ос./1000 га | Рекомендованные квоты, % | Нормы изъятия, % (табл. 63) |
|---|------------------------------------|--|--------------------------|-----------------------------|
| Владимирская                                      | 4,54                               | 5,6  | 3,6                      | 5-6                         |
| Вологодская                                       | 2,79                               | 2,5  | 4,1                      | 4                           |
| Ивановская  | 3,40                               | 6,3  | 4,1                      | 2                           |
| Калужская   | 2,39                               | 2,8  | 3,6                      | 4                           |
| Костромская                                       | 1,99                               | 2,7  | 3,4                      | 2                           |
| Ленинградская                                     | 2,43                               | 3,8  | 4,2                      | 3                           |
| Московская  | 3,37                               | 4,0  | 4,6                      | 5                           |
| Новгородская                                      | 3,23                               | 3,3  | 6,2                      | 5                           |
| Псковская   | 3,22                               | 3,1  | 5,7                      | 5                           |
| Рязанская   | 2,62                               | 3,8  | 3,3                      | 3                           |
| Смоленская  | 2,56                               | 3,3  | 3,7                      | 3                           |
| Тверская  | 2,20                               | 3,3  | 5,3                      | 3                           |
| Ярославская                                       | 10,46                              | 9,4  | 8,5                      | 20-25                       |
| Респ. Марий Эл                                    | 3,07                               | 3,7  | 3,2                      | 5                           |
| Респ. Татарстан                                   | 4,40                               | 4,3  | 5,0                      | 6-7                         |
| Удмуртская Респ.                                  | 5,35                               | 5,1  | 8,0                      | 8-10                        |

Данный способ применим, когда животные имеют сплошное распределение по территории. В нашей трактовке под сплошным распределением (в отличие от очагового) подразумевается такое состояние, когда животные на всей рассматриваемой территории заселяют каждый участок обитания определенного размера. При выборе размера участка следует исходить из средней минимальной плотности, характерной для популяций того или иного вида, а также точности результата, которого мы хотим получить (т.е., чем меньше размер участка, тем лучше.). При очаговом характере распределения животных расчёт нормирования должен производиться также как и раньше от численности.

Чтобы оценить уровень дисперсии животных в охотничьем хозяйстве, достаточно воспользоваться сложившейся системой проведения зимнего маршрутного учёта (ЗМУ). Для этого необходимо ввести в методику проведения ЗМУ порядок, согласно которому учётник должен отмечать на каждом отрезке маршрута в 10 км наличие пересечений следов. Таким образом, мы лишь немного дополняем методику проведения ЗМУ, в которой фиксируется количество следов на отрезке маршрута, а не их наличие. Можно принять, что, если следы встречаются на каждом отрезке маршрута с достоверностью  $P=0,95$ , то распределение будет считаться сплошным. Фактически это будет

означать, что почти все участки обитания площадью 10x10 км заняты или посещаются одним или несколькими животными.

На рисунке 134 показана схема маршрутного учета, позволяющая определить характер распределения животных в охотничьих угодьях.

При распределении региональных квот добычи по отдельным территориям (районам, охотничьим хозяйствам) расчёт добычи от плотности можно производить по формуле:

$$k_i = \frac{N K k'_i}{\sum n_i k'_i}$$

где  $k_i$  – фактический процент добычи на конкретной территории;  $N$  – общая численность животных по региону (суммарная численность животных на территориях региона);  $K$  – общий процент добычи по региону, выбираемый по табличным значениям (таблица норм изъятия);  $k'_i$  – процент добычи на конкретной территории, выбираемый по табличным значениям (таблица норм изъятия);  $n_i$  – численность животных на конкретной территории.

Считается, что численность животных определена точно, когда статистическая ошибка не превышает 15%. Такую точность обычно получают при учёте животных на больших по площади территориях. Поскольку квотирование производится в пределах административных территорий, то такими площадями обладают территории субъектов (областей, республик, краев), реже административных районов (преимущественно расположенных в се-

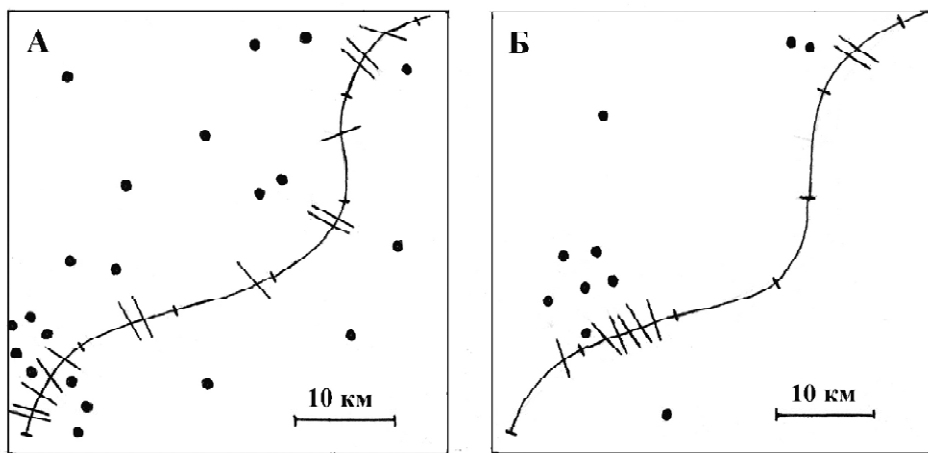


Рис. 134. Условная схема сплошного (А) и очагового (Б) распределения животных в охотничьих угодьях.

Изогнутая линия обозначает траекторию учётного маршрута. На ней короткими штрихами отмечены 10-ти километровые отрезки и длинными штрихами места пересечения следов. Точками обозначены местонахождения животных.



верных и восточных регионах страны). Для большинства охотничьих хозяйств, находящихся в границах административных районов, статистическая ошибка обычно превышает установленный лимит в 15%.

Чтобы распределить лимиты изъятия по охотничьим хозяйствам, где оценка плотности произведена с недостаточной точностью, необходимо выполнить следующую простую процедуру. Вначале суммируются данные по численности, полученные из хозяйств (районов) данного региона, и определяется численность (плотность) животных в регионе (статистическая ошибка при этом не должна превышать 15%). После этого, используя вышеприведённую формулу, определяется квота для конкретного хозяйства. Таким образом, региональная квота пропорционально распределяется по всем хозяйствам (районам).

Если численность в хозяйстве определена с допустимой точностью, то для определения лимита изъятия можно непосредственно воспользоваться таблицей норм изъятия. В том случае, когда применение метода ЗМУ нецелесообразно (велика статистическая ошибка) или невозможно по тем или иным причинам (отсутствие снегового покрова и т.д.), то можно использовать иные методы учёта или, если и они не дают искомый результат, устанавливать величину плотности экспертным путём.

Нами были обсуждены требования, которые необходимы для применения способа определения лимитов изъятия от плотности, и, если какое-то из этих требований не выполняется, то определение лимитов изъятия должно производиться от численности по схеме, принятой в настоящее время и отраженной в действующей Инструкции о порядке добыче диких копытных животных.

При распределении региональных квот добычи по отдельным хозяйствам (районам), когда лимиты изъятия определяются от численности, расчет добычи для конкретной территории (при условии, что не известна численность животных на этой территории) производится по формуле:

$$k_i = \frac{Ks_i}{S},$$

где  $k_i$  – фактический процент добычи на конкретной территории;  $K$  – общий процент добычи по региону;  $s_i$  – площадь конкретной территории;  $S$  – площадь региона.

При кажущейся громоздкости представленной методики расчёта лимитов изъятия, она довольно проста в чём можно убедиться при её непосредственном использовании. Но важно не столько это, сколько принцип, лежащий в основе этой методики, который, как мы надеемся, должен улучшить ситуацию с квотированием добычи охотничьих копытных животных (и, в частности, лосей) в России.

## ВМЕСТО ЗАКЛЮЧЕНИЯ

### Кратко о наиболее интересных результатах по европейскому лосю

В этом разделе мы постараемся кратко рассмотреть наиболее, с нашей точки зрения интересные результаты, касающиеся только популяционных группировок лосей Европы.

Естественно половина текста книги вообще не затронута в этом обзоре-заключении.

Возможно, кому-то покажется, что как раз не затронутая половина и является наиболее интересной. Недостающую информацию общего характера можно получить, рассмотрев последнюю главу части II, подытоживающую результаты, изложенные в этом разделе. Составить представление о других разделах, не вошедших в заключение (часть III и IV), можно просмотрев рисунки и таблицы.

Население лося Европы является единой макропопуляцией простирающейся на севере от побережья Баренцева и Белого морей и доходящей на юге почти до северного Кавказа. На западе она ограничена современным ареалом лося на этих территориях, т.е. лежит относительно близко к границам бывшего Советского Союза и, пожалуй, еще ближе к границам Российской империи, когда в ее состав входили Финляндия и Польша. На востоке эта европейская макропопуляция, в районе Уральского хребта, плавно переходит в другую макропопуляцию – Западно-Сибирскую<sup>1</sup>.

В свою очередь, европейскую макропопуляцию можно разбить на две дополнительные макропопуляционные группировки более низкого ранга, чем предыдущая – северо-европейскую и южно-европейскую.

Типичным местообитанием первой являются северо- и среднетаежные леса, второй – лесостепные и степные территории (вернее отдельные лесные массивы на этих территориях).

Обе эти макропопуляции соединяются в центральной полосе России переходной зоной шириной около 300 км. Эта зона охватывает южнотаежные, смешанные и широколиственные леса (рис. 86).

Макропопуляции в свою очередь можно разделить на группировки еще меньшего масштаба – мезопопуляции. Их «границы» друг от друга, конечно же, условны, как и предыдущих, более крупномасштабных, группировок. Однако, если в первом случае, скорее всего, существенную роль играет изо-

---

<sup>1</sup> Исходя из генетических данных из европейской макропопуляции можно выделить скандинавскую, охватывающую север Финляндии, Скандинавию, Мурманскую область и север Карелии.

ляция расстоянием и «пристрастие» особей к определенным биотопам, то во втором, по-видимому, важнее притормаживающие потоки генов преграды (например, естественные – обширные водоемы, крупнейшие реки и искусственные – территории, населенные человеком или, в тех или иных формах, эксплуатируемые им своего рода «репеллентные» ландшафты).

Вполне понятно, что не только северная и южная макропопуляции, но и вся переходная зона заполнена мезопопуляциями.

Каждая из подобных группировок, хотя и не может быть четко ограничена, скорее всего занимает площади от 25 до 100 тыс. кв. км, т.е. пространство, соответствующее по площади одной-четырем областям центрального района (это как раз те площади, которые могут «уложиться» между наиболее значимыми препятствиями).

По-видимому, с севера на юг размеры территорий, занимаемых мезопопуляциями, меняются закономерным образом – на севере они максимальны, меньше на юге и минимальны в переходной зоне. Почему это должно быть именно так, мы поясним позже.

Мезопопуляции можно разделить на микропопуляционные группировки – минимальные совокупности особей, которые еще возможно рассматривать как популяции<sup>2</sup>.

Территории занимаемые ими, по-видимому, лежат в пределах 100–200 кв. км. (естественно, с вариациями пределов).

Количество особей, держащихся на такой территории и составляющих собственно микропопуляцию, колеблется от 25 до 250 особей (опять-таки с существенными вариациями пределов)<sup>3</sup>.

Микропопуляции разбросаны по макропопуляционному пространству неравномерно. В переходной зоне, на 30 тыс. кв. км. (эта цифра приблизительно соответствует среднему размеру области Центрального региона РФ), приходится порядка 100 микропопуляций. На севере, на ту же территорию, их приходится гораздо меньше – около 20. И еще меньше на юге – около 10 микропопуляций.

Расстояния между популяционными ядрами следующие. Переходная зона 20 км (плюс-минус 10 км), Север – 50–100 км, Юг – 50–200 км (что соответствует расстояниям между лесными массивами в степи-лесостепи).

Таким образом, «минимальные» популяции распределены мозаично – обитаемые территории чередуются с незаселенными пространствами, которые наиболее обширны на севере и юге. Последние не заселены не только пото-

---

<sup>2</sup> Микропопуляции разлагаются до отдельных «атомов» – «этологических» групп (семейных и прочих), не играющих самостоятельного значения в микроэволюционных преобразованиях.

<sup>3</sup> Столь широкие пределы определяются экологическими различиями территорий и тем, находится ли группировка в депрессии или «расцвете».

му, что они «цивилизованы» человеком или экологически не пригодны для вида, но и в силу других причин.

Теперь коснемся морфологических различий между популяциями (точнее, различий в массах тела). Начнем опять с макропопуляций.

Если сравнить северных особей с соответствующими по полу и возрасту южными, то выяснится, что они в среднем на 10% тяжелее. Если же посмотреть, как изменяются значения средней массы в европейской макропопуляции по трансекте, проложенной с севера Архангельской области до Белгородской на юге, то выявится интересная закономерность. Массы на юге и севере неизменны, они меняются скачком лишь в переходной зоне (рис. 89). О том же свидетельствуют и генетические данные.

Таким образом, северная и южная макропопуляции на всем пространстве занимаемых ими территорий совершенно «самобытны» в морфологическом плане и отчасти в генетическом. Они «контактируют» в переходной зоне, являющейся по существу зоной интрогрессии, т.е. той территорией через которую перетекают гены (в виде особей, конечно), из одной популяции в другую, в результате чего и создается 300 километровый градиент масс.

Возникает вопрос: какие силы поддерживают ступенчатый характер этого градиента? При отсутствии этих сил ступень также отсутствовала бы, даже если сделать далекое от реальности предположение, что первоначально особи, заселявшие «юг» с середины XX века были значительно мельче своих северных собратьев. Не было бы ступени, но был бы плавный переход масс и в том случае, если бы действовали естественные силы в виде, например, температуры, которая ответственна за выполнение правила Бергмана (где холодней, там больше масса у теплокровных животных). Как известно, метеопараметры изменяются относительно плавно с севера на юг. Столь же плавно должна была бы меняться и масса.

Единственная сила способная создать ступенчатый градиент имеет искусственный характер – это пресс охоты<sup>4</sup>.

Действительно, если наложить друг на друга две карты, на одной из которых отмечена плотность людского населения, а на другой распределение средней массы по территории РФ, то окажется, что высокие плотности населения почти точно совпадут с низкими массами. Причем, изменение плотности с севера на юг имеет точно такой же ступенчатый характер, как и массы. С той лишь разницей, что в 300 километровой переходной зоне совершается зеркально отображенный скачек (так как численность населения мала на севере и велика на юге), который без труда можно себе представить, взглянув на рисунок 89 и дорисовав в воображении симметричную к кривой массы кривую плотности.

<sup>4</sup> Имеется ввиду не только законная охота, но и браконьерство.

Вполне понятно, что плотность охотников пропорциональна плотности населения.

Чтобы окончательно понять механизм образования «ступени» необходимо принять, что изъятие животных по массе не случайно, а выборочно, т.е. в первую очередь изымаются наиболее крупные особи. В этом случае более сильный пресс охоты на юге, чем на севере и приведет к тому распределению массы по пространству, которое мы имеем.

Теоретические расчеты показывают, что за полвека существования южной макропопуляции возможен даже больший, чем 10%, сдвиг в массе. Детали этого механизма подробно рассматриваются в части II книги. Там же показано, что даже при отсутствии браконьерства и изъятии животных согласно устанавливаемым государством квотам (т.е. при изъятии, осуществляемом пропорционально их численностям и, следовательно, при формальном выполнении условия равенства охотничьей нагрузке на юге и севере), «ступень» неизменно будет возникать.

События, наблюдаемые на макропопуляционном уровне, «воплощаются в жизнь» на уровне микропопуляций. В свою очередь, микропопуляции не находятся в идентичных условиях: где-то пресс охоты выше, где-то меньше. И не только из-за того, что в каких-то местах браконьерство более распространено, а в каких-то менее. Просто охотники не распределены равномерно по пространству. В силу известных причин они тяготеют к тем участкам охотничьих угодий, до которых можно добраться без особого труда. Отсюда можно ожидать, что микропопуляции, занимающие территории вблизи транспортных магистралей и крупных населенных пунктов, в целом будут менее «весомы», чем микропопуляции из малодоступных и малонаселенных мест.

Это ожидание легко проверить – нанесением на областные карты средних масс для каждого из районов. После выполнения такой процедуры выяснилось, что лоси, обитающие ближе к «цивилизованным» местам легче на 4–6%. Таким образом, даже использование столь грубого (но единственно возможного) подхода, как порайонное деление, позволило обнаружить различия.

Итак, и на микро- и на макроуровне выявляется эффект избирательности изъятия. Об этом эффекте различные авторы писали много, но почти всегда имели ввиду избирательность по возрасту. То есть, масса лосей падает (как большинство из них считало и считает) только из-за того, что охотник, выбирая более крупное, а, следовательно, более взрослое животное, смещает возрастное распределение популяции в сторону ее омоложения, а значит и более легкой массы.

Заметим, что все те процессы, которые мы приводили выше, никак не связаны с избирательностью по возрасту.

Мы рассматривали только результат действия «чистого» искусственного (наводимого человеком) отбора, который оставляет след в следующем по-

колении в виде изменения генофонда и действует внутри отдельных возрастных классов. Тем не менее, интересно было указать, какая доля при избирательном изъятии в изменении массы (рассчитанной «скопом» для всех возрастных групп) приходится на возрастную структуру, а какая на действие «чистого» отбора.

Оказалось, что как на микро-, так и на макропопуляционном уровне, изменение возрастной структуры обеспечивает всего лишь 30–50% изменения «средневозрастной» массы, остальное приходится на последствия отбора внутри отдельных возрастных классов, т.е. на то, что закрепляется в популяциях и выявляется как 10 и 4–6 % различия между ними (различия с учетом возрастной структуры, естественно, гораздо выше этих процентов в полтора-два раза).

Итак, существуют значительные морфологические различия как между микро-, так и между макропопуляциями вызванные, по всей видимости, в первую очередь действиями охотников. Однако подобное разнообразие группировок этим только не исчерпывается. Вспомним, что лоси – «непоседливые» животные, активно перемещающиеся по пространству. Отдельные «уникальные» особи, как известно, преодолевают очень большие расстояния (по литературным данным) – до 800 км. Множество других совершают сезонные миграции в 100–200–300 км, связанные с переменной летних стадий на зимние и наоборот. Наконец, третьи кочуют в пределах одной ограниченной территории, не удаляясь дальше двух, трех десятков километров. Если отбросить единичных «уникальных животных, значение которых велико только для расселения, остаются две стабильные группы – мигрирующие и условно оседлые. Невольно возникает следующее предположение – так как мигранты активно перемещаются между местами летовок и зимовок и, следовательно, спариваться и размножаться они могут не только в тех же, но и совсем в других местах, нежели оседлые особи, вполне возможно существование микропопуляций двух различных «этологических» типов – миграционных и оседлых. Мы решили проверить это.

Не будем останавливаться на технике анализа (отсылаем к части II книги), а сразу же дадим результат.

Лоси на большей части их ареала в Восточной Европе представлены двумя типами группировок – условно оседлыми и мигрирующими. На северных (таежных) территориях до 80% особей – мигранты, остальные 20% оседлые. На южных (степных – лесостепных) территориях мигрантов до 60% и соответственно 40% оседлых особей.

Совершенно иная ситуация характерна для переходной зоны. Здесь практически все особи ведут оседлый образ жизни, т.е. перемещаются в пределах 20–30 км. Хотя можно предположить, что несколько процентов (не более 5) все же являются мигрантами, но они «неразличимы» из-за погрешности метода.

Переходная зона охватывает наиболее оптимальные для жизни лосей территории. Очевидно, по этой причине сезонные миграции сведены в ней к минимуму или вовсе отсутствуют. Напротив, территории, занятые северной и южной макропопуляциями (в силу вполне понятных причин), экстремальны для лосей. Отсюда и «организация» большинства особей в них в миграционные группировки, перемещающиеся сезонно между редкими, а, следовательно, и значительно удаленными зимовочными и летовочными участками.

Своеобразным индикатором пригодности территории к проживанию на ней вида является его плотность (чем выше плотность, тем выше пригодность). Кривая плотности вида изображенная на рисунке 89 наглядно иллюстрирует выше сказанное<sup>5</sup>.

Оседлые и мигрирующие особи различаются не только «этологически» но и морфологически. Мигранты существенно тяжелее оседлых (в тайге примерно на 15% в лесостепи – степи примерно на 10%). Подобные различия, по-видимому, связаны с тем, что оседлые особи круглый год обитают на наиболее «цивилизованных» территориях, испытывающих максимальный пресс от осенне-зимних охот. Мигрирующие особи «подтягиваются» в эти участки с относительно недоступных человеку территорий уже в конце охотничьего сезона. Кроме того, мигрирующие животные должны иметь более крупные размеры и в силу чисто естественных причин, так как рослые и мощные наиболее приспособлены для преодоления значительных пространств покрытых снегом (подробности в части II книги).

Пятипроцентное отличие разницы в массе между таежными и степными (лесостепными) животными (5%=15% – 10%) можно объяснить тем, что южные территории в целом менее экстремальны (это подтверждается более низким процентом мигрантов по сравнению с тайгой), в силу чего пространственные перемещения совершаются в менее жестких условиях (да и, возможно, не на столь значительные расстояния как в тайге).

Наличие стабильных «этологических» и морфологических различий между оседлыми и мигрирующими животными предполагает, что они могут принадлежать к разным микропопуляциям. Причем, территории годового пребывания (популяционные арены)<sup>6</sup> микропопуляций мигрантов намного больше, чем микропопуляций оседлых особей. Часть (а возможно и большин-

---

<sup>5</sup> Заметим, что с плотностью часто связана обратной зависимостью плодовитость (число эмбрионов на самку и прочие показатели). В нашем случае мы наблюдаем подобную же зависимость. Если пририсовать на рисунке 89 кривую плодовитости, она будет выглядеть как зеркально отраженная от линии плотности. То есть, плодовитость минимальна в переходной зоне, существенно выше в зоне тайги и максимальна в лесостепной (степной) зоне (подробнее смотрите в части II книги).

<sup>6</sup> Термин использован А.Б. Линьковым в его книге (Линьков, 2001).

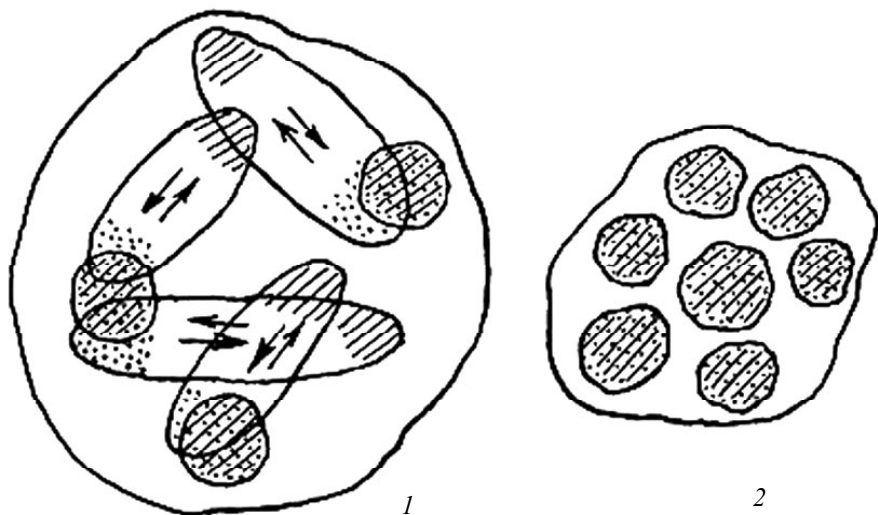


Рис. 135. Гипотетическая микропопуляционная структура мезопопуляции экстремальной зоны (1) и переходной (оптимальной) зоны (2). Общим овалом ограничены мезопопуляции. Продолговатые овалы внутри них – популяционные арены, занятые микропопуляциями мигрантов. Окружности – популяционные арены микропопуляций оседлых животных. Стрелки указывают направления сезонных миграций. Штриховкой обозначены летние станции. Точками – зимние.

Таблица 65. Основные параметры, характеризующие три главных подразделения Европейской макропопуляции

| Параметры                          | Северная макропопуляция (тайга) | Переходная зона (смешанный лес) | Южная макропопуляция (лесостепь - степь) |
|------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--|
| Масса туши, кг                     | около 165                       | переход от 165 до 140           | около 140                                |
| Ширина лопаты рогов, см            | 24,5                            | 21,95                           | 17,91                                    |
| Доля оленеобразных рогов, %        | 4,8                             | 9,5                             | 17,6                                     |
| Частота «северного» гаплотипа (L2) | 0,56                            | 0,37                            | 0,13                                     |
| Эмбрионов на самку                 | 0,98                            | 0,87                            | 1,01                                     |
| Плотность                          | 0,6-1,0                         | 2,0-4,0                         | около 0,2 - 0,5                          |
| Процент мигрантов                  | 70-80                           | 0-5                             | 50-60                                    |



ство) популяционных арен мигрантов и оседлых животных перекрывается. То есть, и те и другие особи в зимний период, во многих случаях, существуют на одних и тех же территориях, спариваются же и размножаются на различных. Эта ситуация изображена на рисунке 135.

Из этого же рисунка видно, что скопление микропопуляций, представляющих собой, по сути дела, мезопопуляцию, в экстремальных зонах намного более рыхло (в основном за счет огромных микропопуляционных арен мигрантов – рис. 135.1) по сравнению с аналогичным и равным по числу микропопуляций скоплениям (рис. 135.2), находящимся в оптимальной зоне.

Отсюда и наше утверждение в начале заключения, что мезопопуляции севера и юга должны занимать большие по площади территории, чем мезопопуляции переходной зоны.

Приводим итоговую таблицу 65, кратко характеризующую все три основных подразделения европейской макропопуляции.

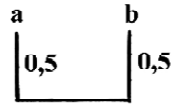
## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

### UPGMA – метод построения деревьев (Sneath, Sokal, 1973)

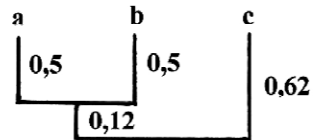
Метод попарного внутригруппового невзвешенного среднего (UPGMA) является простейшим из известных. Часто с его помощью удаётся получать хорошее приближение к ожидаемой топологии даже в тех случаях, когда скорости замен для сравниваемых генов скорее всего не постоянны. По нашему мнению, для микроэволюционного уровня, он даёт более ясные «филогении» чем те, что получены с помощью математически изошрённых методов.

Суть его проиллюстрирована на рисунке.

| Вид      | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>c</i> | <i>d</i> |
|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>a</i> |          |          |          |          |
| <i>b</i> | 1,0      |          |          |          |
| <i>c</i> | 1,2      | 1,3      |          |          |
| <i>d</i> | 1,8      | 2,0      | 1,9      |          |



| Вид          | <i>(a-b)</i> | <i>c</i> | <i>d</i> |
|--------------|--------------|----------|----------|
| <i>(a-b)</i> |              |          |          |
| <i>c</i>     | 1,25         |          |          |
| <i>d</i>     | 1,9          | 1,9      |          |



Дистанция кластера  $(a - b)$  от вида  $c$

$$\frac{(ac) + (bc)}{2} = \frac{1,2 + 1,3}{2} = 1,25$$

Дистанция кластера  $(a - b)$  от вида  $d$

$$\frac{(ad) + (bd)}{2} = \frac{1,8 + 2}{2} = 1,9$$

Рис. Иллюстрация общего принципа построения дендрограмм UPGMA-методом.

На первом этапе строится матрица дистанций между сравниваемыми единицами, например, видами, гаплотипами и т.д. (верхний фрагмент на рисунке). Из всех табличных цифр выбирается наименьшее. В данном случае это

1,0 – дистанция между «видами»  $a$  и  $b$ . Строится первая «вилка» с длинами ветвей по 0,5 ( $0,5+0,5=1,0$ ).

На следующем этапе виды  $a$  и  $b$  рассматриваются как единый составной таксон (или кластер). Расстояние между этим таксоном и другими видами оценивается как среднее между дистанциями «кластерных» видов со сравнимым. Строится новая таблица (нижний фрагмент на рисунке), выбирается в ней минимальное значение равное 1,25 и достраивается «вилка» с длиной ветви 0,62 ( $0,62+0,62=1,25$ ). Далее расчёт производится аналогичным образом до исчерпания таблицы.

### Литература

Sneath P.H.A., Sokel R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco.: W.H. Freeman & Co, 1973. 398 p.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

### Определение возраста лосей по зубам

Зубная формула (рис.1):

$$I \frac{0}{3} C \frac{0}{1} P \frac{3}{3} M \frac{3}{3} = 32$$

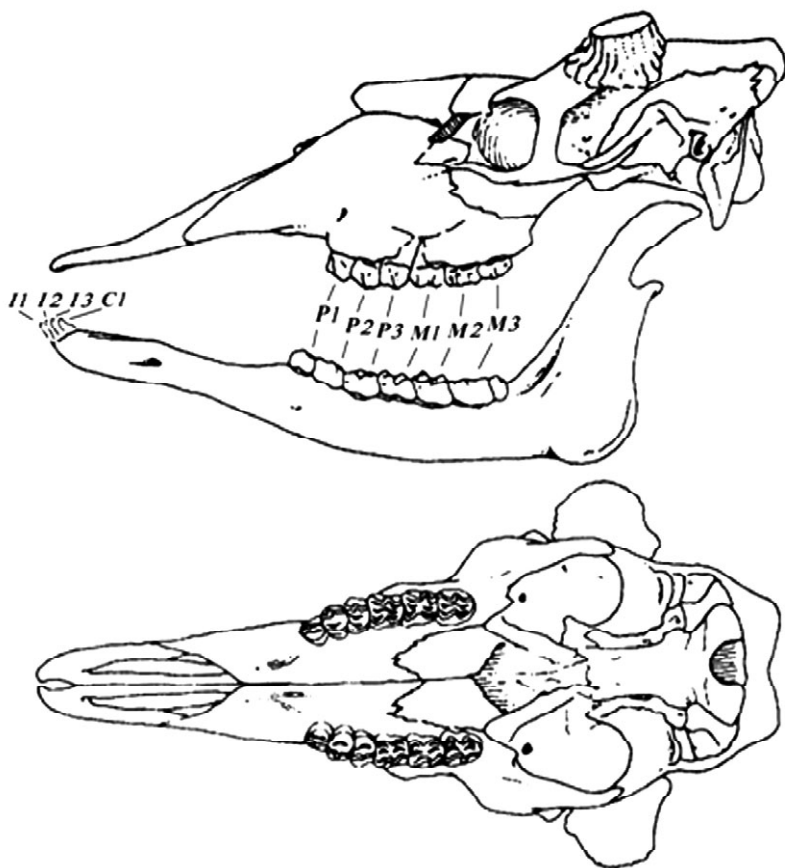


Рис. 1. Порядок расположения зубов в черепе лося.

Определение возраста у лося по стертости и смене зубов имеет следующую схему.

Возраст до 1 года

*Новорожденный* лосенок имеет молочные резцы, клыки и премоляры.

В 6 месяцев обнажаются шейки молочных резцов и премоляров – признак приближающейся смены их постоянными зубами; появляются  $M_1$ ; начинают прорезаться  $M_2$ .

В год зацепы постоянные, начинают меняться  $Id_2$ , имеются стертости на  $M_1$ , появляются следы стирания  $M_2$  и прорезаются  $M_3$ .

1,5 года

В 1,5 года смена зубов у большинства лосей заканчивается. Премоляры и  $M_3$  отличаются от  $M_1$  и  $M_2$  более светлой окраской. На  $P_2$  следов стертости нет. На  $P_3$  и  $P_4$  появляется стертость на внешних гребнях. На  $M_1$  и  $M_2$  видны темно-желтые обнажения дентина на обоих гребнях. Как правило,  $M_3$  еще не полностью вышли из челюсти, их задние доли частично скрыты.

2,5 года

Появляются следы стирания на  $P_2$ . На  $P_3$  и  $P_4$  видны темно-желтые обнажения дентина, на  $P_3$  начинает появляться стертость на внутренних гребнях; на  $P_4$  она уже хорошо видна.  $M_3$  достигают полного развития, и начинает стираться передняя внешняя складка его последней доли – талонида.

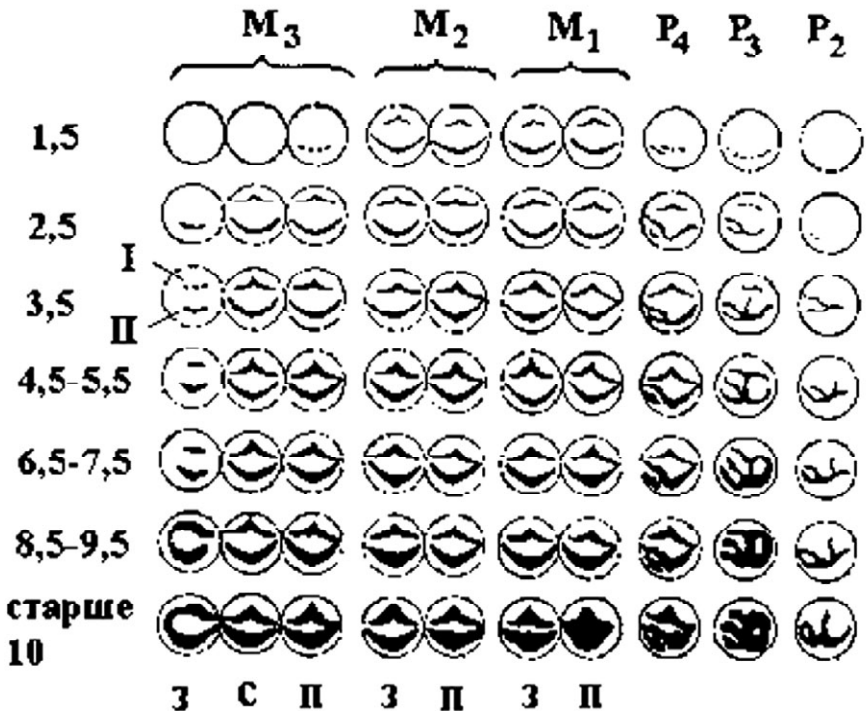


Рис. 2. Определение возраста лосей по стертости поверхности коренных зубов (по Кнорре, 1949).

Зубы схематично показаны кружочками, внутри которых черным цветом обозначены следы стирания. У моляров указана стертость для внутренних (I) и внешних (II) гребней. Вверху – буквенные обозначения зубов с индексами по порядку их расположения. Сбоку арабскими цифрами указан возраст. Буквы внизу означают доли зубов: п – передняя; с – средняя; з – задняя.

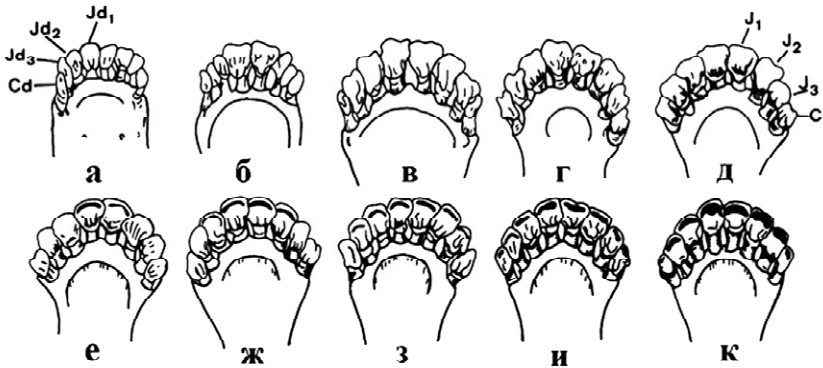


Рис. 3. Возрастные изменения резцов и клыков нижней челюсти лосо (по Heptner, Nasimowitch, 1967).

**а** – 6 месяцев; **б** – 9 месяцев; **в** – 1,5 года; **г** – 1 год 9 мес.; **д** – 2,5 года; **е** – 3,5 года; **ж** – 4,5 года; **з** – 5,5 лет; **и** – 6,5 лет; **к** – 7,5 лет.

3,5 года

Начинают появляться обнажения дентина в виде темно-желтых полос на передних краях зацепов. Имеются стирания на обоих гребнях  $P_2$  и на внутренних гребнях  $P_3$  и  $P_4$ . На  $P_2$  внешний гребень при осмотре становится ниже высшей точки внутреннего гребня. Отмечается сближение и даже слияние темно-желтых полосок обнаженного дентина на внешних и внутренних гребнях  $M_1$  и  $M_2$  в передних долях. Появляются следы стирания на внутреннем гребне талонида.

4,5 – 5,5 лет

Обнажения дентина в виде полос распространяются на все резцы. На  $P_3$  появляется темно-желтая поперечная полоска дентина между внешними и внутренними гребнями. В передней части первой доли  $P_4$  и  $M_3$  сливаются полосы дентина между внешними и внутренними гребнями. На внешнем гребне талонида обнажения дентина приобретают форму треугольной или серповидной площадки.

6,5 – 7,5 лет

На клыках имеются темно-желтые обнажения дентина. Полоски дентина внешнего и внутреннего гребней  $P_3$  в передней части зуба сливаются, образуя округлое углубление, а поперечная полоса между этими гребнями достигает в ширину около 1 мм. Длина стертости дентина на внутреннем гребне талонида, как правило, менее 5 мм.

8,5 – 9,5 лет

На резцах и клыках хорошо выражена стертость в виде полосы. Начинают сливаться полосы дентина в задней части  $P_2$ , образуя замкнутое или почти замкнутое округлое углубление. Темно-желтая поперечная полоса у  $P_3$

имеет ширину не менее 2 мм. Длина полосы дентина на внутреннем гребне талонида превышает 5 мм и начинает сближаться с потертостью на внешнем гребне.

Старше 10 лет

Высота коронок резцов и клыков значительно снижается. У  $M_1$  жевательная поверхность сглаживается; исчезает лунка между внешними и внутренними гребнями; темно-желтые обнажения дентина сливаются в одно сплошное пятно. Близки к такой степени стертости и другие коренные зубы. С возрастом коронки коренных зубов стираются практически до корней. Наблюдается слияние полосок дентина между средними и задними долями  $M_3$ , а также слияние потертостей внешних и внутренних гребней в задней части талонида.

Иллюстрации к тексту представлены на рисунках 2 и 3.

### Литература

1. Кнорре Е.П., Шубин Г.Г. Определение возраста лося // Труды Печоро-Ильчского заповедника, вып.7. Сыктывкар, Коми кн. изд-во, 1959. С.123-133.
2. Heptner W.G., Nasimowitch A.A. Der Elch. // Wittenberg Lutherstadt, 1974. 239 s.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 3

### Возможно ли использование лицензионной информации при слежении за состоянием популяций?

На вопрос, который поставлен в заглавии, почти все исследователи, имеющие касательство к лицензионным данным, ответят скорее всего отрицательно. Связано это главным образом, с одной причиной – с небрежным, мягко говоря, заполнением лицензий, когда, например, одна из главных характеристик животного – масса, определяется «на глазок».

Для любого биолога это, конечно же, вопиющая ситуация, однозначно говорящая, что подобные данные никак нельзя использовать в любого рода исследованиях. Однако широко известно, что в экспериментальной физике часто используются очень неточные результаты измерений. Тем не менее, преобразуя их с помощью «закона больших чисел», физики получают точные результаты.

Этот методологический подход по аналогии решили испытать и мы, используя неограниченные объемы очень приблизительных лицензионных «измерений», в надежде получить правильный результат. Попытка в целом, по нашему мнению, удалась.

Из личных бесед с самыми «яркими» противниками мы уяснили себе, в чем суть непонимания используемого нами подхода. Просто-напросто биологи привыкли измерять все «точно» (относительно того класса точности, который принят в исследовании). В силу этого, для них существует только ошибка выборки и нет ошибки измерений (любые измерения с ошибкой они воспринимают «в штыки»). Между тем, если обратиться, как мы только что отметили, к физике (к самой точной из естественных наук), то заметим, что там ситуация прямо противоположная. Физики оперируют только ошибками измерений и им «не известна» ошибка выборки (потому как они имеют дело со снятием параметров с одного объекта, процесса, явления).

Мало кто из биологов догадывается, что индивидуальные ошибки измерений в физике (относительно требуемой точности оценки) иногда просто огромны, но путем усреднений (закон больших чисел) они сводятся к ничтожным значениям. Приведём наглядный пример из физики элементарных частиц (как наиболее точном разделе). Где-то около десятка лет назад проводились измерения массы нейтрино. «Весы» были настолько неточны, что авторы были вынуждены произвести более тысячи измерений, чтобы ликвидировать гигантскую ошибку. Некоторые сравнивали их действия с измерением объекта весом в 1 грамм на килограммовых весах. Ситуация усложнялась тем, что распределение экспериментальных значений было резко асимметричным (так как «сигма» много больше среднего), и определить истинное значение можно было не путем расчета средней, а через нахождение «моды».



Ошибка «наших» данных, занесенных в лицензии (по сравнению с этим «нейтринным случаем»), просто ничтожна. Расчеты показывают, что она составляет плюс-минус 10–15 кг (при измеряемой массе в 140–180 кг).<sup>1</sup>

Так как «сигма» много меньше средней, распределения симметричны (рис. 19, 20). В данном случае простой расчет средней дает искомую величину (эквивалентную истинной) с ошибкой, равной десятым, сотым и тысячным долям килограмма (учитывая, что основные выборки в наших работах составляют сотни, тысячи и десятки тысяч значений).

Так как выборки очень велики, мы получали бы, по сути дела, правильные результаты (при расчетах средних) даже в тех случаях, если бы масса измерялась исключительно числом рюкзаков. Видимо отчасти, это и имеет место в действительности, судя по «сигме» и по размеру деления «шкалы» в 25–30 кг, которую используют некоторые охотники.

Немаловажно и то, что оценки массы туши производят множество самых различных людей. При этом «автоматически» ликвидируются смещения, обусловленные личностными особенностями того или иного человека. Ни для кого не секрет, что даже при инструментальных замерах обычно всю выборку исследователи стремятся пропустить через «одни руки», чтобы ограничить влияние на результаты смещений за счет подобного «личностного фактора». Все это верно, когда измерители единичны и, каждая «личность», делая замеры на свой лад, может тем самым несколько навредить исследованию. Когда же измерителей очень много, то подобные систематические ошибки, свойственные конкретным личностям, исчезают, нивелируя друг друга (опять-таки в силу действия «закона больших чисел»).<sup>2</sup>

Итак, используя методологический подход, который находится на вооружении у физиков, можно вполне успешно «превращать» (путем усреднений) очень приблизительные индивидуальные оценки в соответствующие истинным. При этом, конечно же, надо всегда помнить, что лицензионную информацию ни в коем случае нельзя анализировать на уровне отдельных индивидуальных значений. Такой анализ возможен лишь при «точном» измерении с помощью соответствующих инструментов.

---

<sup>1</sup> Заметим, что при глазомерной оценке массы большое значение имеет опыт. Известно, что зоотехники товарных и животноводческих хозяйств, работающих с мясным скотом, достаточно хорошо визуальнo оценивают массу животных. Отклонения от истинных масс при таких оценках обычно составляют 10–20 кг при оцениваемой массе в 600,... 700,... 800 кг.

<sup>2</sup> Вполне возможно, что существует и групповая систематическая ошибка, когда человеку (как виду) свойственно завышать или занижать значение масс. Тем не менее, это не нарушит (наиболее важную для популяционных исследований) относительную картину изменения масс по пространству и времени. (Ситуация по сути эквивалентна измерению «одними руками», см. выше).

Именно поэтому, на основе только лицензионных данных, нельзя непосредственно оценить уровень изменчивости признака в популяции (например, через коэффициент вариации), так как за счет большой ошибки измерений оценка будет значительно завышена. Однако, сравнивая лицензионные расчеты с инструментальными, можно ввести соответствующую поправку. Как выяснилось, лицензионный уровень изменчивости примерно в два раза выше (т.е. ошибка измерений сопоставима с уровнем истинной изменчивости признака в популяции).<sup>3</sup>

Вполне понятно, что для анализа относительных изменений уровня изменчивости можно обойтись и без введения поправок (этот подход и реализован в книге). Динамика, в общем-то, будет одна и та же как при фактическом, более низком уровне изменчивости, так и при повышенном (за счет ошибки измерений).

Коснемся еще одного вопроса – определение возраста.

Вообще говоря, точного определения возраста в подобного рода исследованиях и не требуется. Достаточно выделения основных возрастных групп, например: сеголетки, молодые животные, взрослые животные.

Именно так или почти так и поступают в большинстве зоологических исследований (добавляя иногда одну-две дополнительные возрастные категории). В исследованиях же по зоотехнии и разведению животных такое деление является почти правилом, несмотря на то, что возраст для сельскохозяйственных животных известен точно. Все это объясняется в общем-то просто: внутри отдельных групп можно пренебречь незначительными изменениями параметров, получив взамен более солидные (для статобработки) выборки.

В противоположность этому подходу, в своей работе мы пошли по пути «точного» определения возраста, поскольку он указан в лицензии. Но главной причиной было то, что, имея огромные выборки и разбивая их не на три возрастных класса, как обычно, а на гораздо большее число, мы смогли получать как бы повторности классов (среди старших групп), повышая тем самым достоверность результатов анализа.

По нашим данным, совпадение лицензионного возраста и возраста, определенного по стертости зубной системы, лежит где-то на уровне 30%. Исходя из этой цифры, можно было ожидать, что, в свою очередь, совпадение лицензионного возраста с истинным должно быть несколько выше, на уровне 40–55% (объяснения см. в части IV книги). Однако, такое может наблюдаться лишь в том случае, если нет систематических смещений. При их наличии (а подобные смещения действительно имеют место – см. часть II) процент совпадений может быть гораздо меньше (вплоть до нуля %).

Эту мысль можно выразить и в лаконичной математической форме.

<sup>3</sup> Ошибкой выборки при использованном нами «N» можно пренебречь.

Так, если через  $y$  обозначить точный возраст, а через  $x$  – лицензионный возраст группировки, определенный как результат усреднения индивидуальных значений ( $x$ ), то можно записать:

$$y = ax,$$

где  $a$  – коэффициент пропорциональности, характеризующий размер шкалы.

Только при  $a = 1$  совпадение истинного (индивидуального) возраста с лицензионным (индивидуальным) может быть на уровне примерно 50%.

Если же  $a$  немного больше или меньше 1 (т.е. «деления» лицензионной шкалы больше или меньше истинных «делений»), процент совпадений индивидуальных значений будет быстро стремиться к нулю.

Н.С. Корытин, в личной беседе, продемонстрировал нам таблицу, в которой он сравнил лицензионный возраст с истинным, определенным по слоистым структурам в цементе зубов.<sup>4</sup> Для старых животных совпадения оказались на уровне 15 %. Происходит подобное занижение, как это и следовало из его таблицы, главным образом, видимо за счет укорочения возрастной шкалы при глазмерных оценках ( $a > 1$ ). Подобное укорочение, однако, не приносит большого вреда, так как вне зависимости от того, каково значение  $a$  (шире или уже шкала), все основные закономерности будут сохраняться (в том числе и классические логарифмические зависимости массы от возраста) в силу линейной (или близкой к ней) зависимости  $y$  от  $x$  у взрослых животных.

Тем не менее, работая с данными лицензий, надо помнить, что мы имеем дело с лицензионным возрастом, который всегда занижен по сравнению с истинным и в этом смысле не эквивалентен ему в полной мере.

Следует сказать несколько слов о статобработке при анализе лицензионных данных. Мы отмечали в части II и повторимся здесь: объемы выборок (указанные практически во всех таблицах) таковы, что делают излишними такие оценки. Подкреплять соответствующей статобработкой следует только результаты, полученные на недостаточно весомых выборках. Там же, где их объемы перекрывают все мыслимые уровни достоверности (и к тому же, где есть повторности), это представляется излишним. Тем не менее, «особо недоверчивые» без особого труда могут найти в тексте все необходимые параметры для статрасчётов и убедиться лично в бесполезности вносить в перегруженное таблицами издание, в общем-то, ненужные цифры.

Особо следует сказать о коэффициентах корреляции, которые также не подвергались «украшению» статистикой.

Во-первых, в большинстве своем это не совсем обычные коэффициенты, так как построены на основе не индивидуальных, а групповых характерис-

<sup>4</sup> Надо отметить, что определение возраста по слоистым структурам также не безупречно, но на сегодняшний день это наилучший метод, дающий, по-видимому, более 90% совпадений с истинным возрастом.

тик (и об этом, ни в коей мере, нельзя забывать). Во-вторых, эти характеристики вряд ли варьируют на манер «нормально» организованных случайных величин (т.е. «экспериментальные» точки смещаются в стороны от линии регрессии в основном за счет закономерных, а не случайных причин). По-видимому, в силу подобных обстоятельств стандартная статобработка здесь вряд ли уместна. Даже если мы ее и выполним формально, она, скорее всего, ничего не даст для оценки действительной достоверности результата

Некоторые исследователи высказывали свои критические соображения относительно внутриобластных распределений масс. Так указывалось, что далеко не всегда выполняется отмеченная нами закономерность «притяжения» легких масс к территориям, наиболее насыщенным транспортными магистралями и населением. Например, по южной границе Архангельской области проходит трасса по направлению к Котласу с относительно высокой плотностью людского населения. Тем не менее, лось здесь более «тяжёлый», чем можно было бы ожидать.

Отметим следующее; в части II книги нами излагается закономерность, выполняющаяся лишь в самом общем виде, а не математически точно, как некоторым представляется. Идеально «правильную» картину распределения масс нарушает множество естественных и искусственных факторов (что отмечено и в основном тексте). Поэтому нельзя буквально вблизи каждой одиноко лежащей магистрали или в районе некоторого локального повышения плотности населения искать «легких» лосей<sup>5</sup>. «Силы» охотников (браконьеров) по уменьшению массы могут оказаться в некоторых местах гораздо слабей, чем противодействующие им другие силы.

Кроме того, для такой области как Архангельская, все усложняется тем, что зимние группировки лосей состоят здесь из двух морфологически и этнологически различающихся группировок: крупных мигрантов и гораздо менее крупных местных. От того, каковы порайонные соотношения в добыче тех и других, тоже многое зависит. Во всяком случае, местные отклонения в ту или иную сторону могут несколько исказить получаемую на основе отстрела картину.

Кстати, институтом географии РАН с 80-х годов (и по сию пору) проводятся работы по районированию территории Российской Федерации по степени экологической напряженности, обусловленной деятельностью человека (деградация лесных массивов, загрязнение почв, воздуха и вод, нарушение режима стоков и прочее).

Краткий научно-популярный обзор этих работ (а также ссылки на чисто научные издания) можно найти в последнем за 2002 г. номере журнала «При-

<sup>5</sup> Московская область, например, вся испещрена трассами и сверхплотно заселена людьми, но массы лося всё же меньше там, где человек появляется чаще в лесных угодьях и где в целом трассы лежат гуще, а плотность людей выше.

рода» (Б.И. Кочуров, А.В. Антипова, В.А. Лобковский, С.К. Костовска «Экологическая ситуация в России на обзорной карте»). Так вот, если обратиться к приводимой в статье карте, то сразу можно отметить достаточно близкое совпадение экологически напряженных районов Архангельской области с районами, занятыми «легким» лосём. Того же характера совпадения просматриваются и для других территорий Северо-Западного региона.

В заключение очень кратко коснемся выборочности изъятия по массе. Несмотря на то, что большинство исследователей считает, что охотник сознательно (или бессознательно) стремится добывать более крупных особей, некоторые искренне полагают, что его действия все же безвыборочны, и, следовательно, охотничий вектор отбора будет отсутствовать.

В связи с этим надо заметить, что в действительности выборочность изъятия (охотничий минус-вектор отбора) обусловлена не только действиями охотника, но еще и в значительной мере реакцией животного (поведением) на его присутствие<sup>6</sup>.

Хорошо известно, что определенным типам нервной деятельности соответствуют и вполне конкретные конституционные особенности (морфология). Отсюда следует, что отбор животных по поведению, например, преимущественный отстрел менее пугливых и более выдержанных особей вполне может привести и к выборочности изъятия по массе, так как выдержка и масса, по-видимому, коррелируют положительно.

Таким образом, охотнику совсем не обязательно самому напрямую отбирать крупных и «пренебрегать» мелкими. Особи, составляющие популяцию, в принципе, могут и «самоотобраться» по массе только за счет реакции на экстремальную ситуацию (т.е. различий в поведении и корреляций поведения с морфологией).

Итак, какое бы неприятие не вызывало использование лицензионной информации, на сегодняшний день (да и, по-видимому, на относительно отдаленное будущее) использование этого источника данных в целях физического мониторинга популяций охотничьих видов животных неизбежно, так как только он позволяет получать обширные сведения со всех территорий нашей страны, заселенных этими (лицензионными) видами.

Успешность анализа подобной информации будет, конечно же, зависеть от того, насколько учитываются различия между лицензионными и истинными данными и насколько будут ужесточаться требования к заполнению лицензий.

---

<sup>6</sup> В более общем случае избирательность может возникать не только на основе реакции животного на «персону» охотника, но и на «сопровождающих его лиц» (собак) и даже на самоловные орудия добычи, что мы в свое время обсуждали в одной из наших книг (Рожков, Проняев. Микроэволюционный процесс. М., 1994).

## Литература

Рожков Ю.И., Проняев А.В. Микроэволюционный процесс. М. Изд-во ЦНИЛ.  
1994. 364 с.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 4

### Корреляция и связь

Для отражения связи между различными количественными характеристиками широко используется коэффициент корреляции ( $r$ ):

$$r = \frac{\text{cov } x, y}{\sigma_x \sigma_y}$$

где  $\text{cov } x, y$  – ковариация значений  $x, y$ ;  $\sigma_x, \sigma_y$  – средние квадратичные отклонения  $x, y$ .

Однако, мало кто задумывается, что, по крайней мере, в биологических приложениях этот показатель, даже при его абсолютной статистической достоверности, на самом деле далеко не всегда дает верное отражение связи. То есть, мы хотим сказать, что связь и корреляция не одно и то же. Используемый для оценки связи коэффициент корреляции – всего лишь «инструмент», который может выявить, а может и не выявить заведомо существующую связь, или, напротив, обнаружить ее там, где ее нет. Все зависит от того, правильно или нет мы используем этот «инструмент». Очень кратко разберем основные ошибки, возникающие при использовании коэффициента корреляции в качестве меры связи, а также отметим, как можно избежать этих ошибок.

#### 1. Влияние отклоняющихся наблюдений

Коэффициент корреляций чувствителен к «выбросам» – резким отклонениям в вариационном ряду. Рисунок 1 иллюстрирует эту особенность. Два

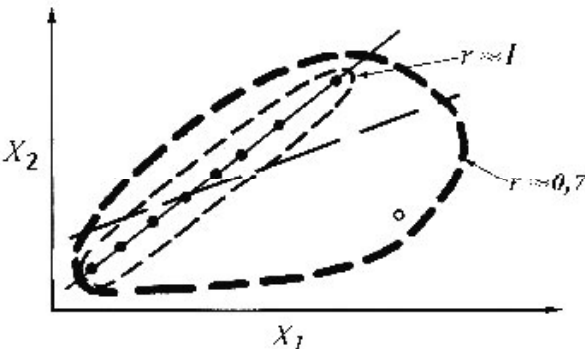


Рис. 1. Влияние отклоняющегося наблюдения на значение коэффициента корреляции и линию регрессии.

Наблюдения обозначены черными кружками. Линии регрессии изображены без учета (сплошная линия) и с учетом (пунктирная линия) отклоняющегося наблюдения (светлый кружок) – по Животовскому, 1991, с изменениями.

признака взаимосвязаны друг с другом. Коэффициент корреляции оценивает эту связь на уровне 0,7. Однако, одно из значений, по существу, является «выбросом», принадлежащим к другой совокупности статистических данных. Если отбросить его, получим связь на уровне 1. Как правило, статистики советуют проводить именно эту операцию – «выброс выбрасывать», так как он приводит к значительным ошибкам не только в оценках связи, но и при построении линии регрессии.

## 2. Принадлежность к различным статистическим совокупностям

Эта ситуация, по сути дела, является более общим случаем предыдущей. Связь между двумя характеристиками в несходных условиях может быть различной («условия» фактически создают две разные совокупности данных). Если условия меняются в процессе снятия значений характеристик, произойдет «искусственное» объединение двух совокупностей, что дает неверную оценку связи. Эта ситуация проиллюстрирована на рисунке 2. Здесь корреляция в одной совокупности  $+1$ , в другой  $-1$ . Неправильное объединение в единое целое двух разных совокупностей приводит к выводу, что связи нет ( $r \approx 0$ ).

## 3. Двухуровневая организация статистических совокупностей

Статистические совокупности, в принципе, могут образовывать упорядоченные структуры – статистические совокупности второго порядка, анализ которых имеет собственный научный интерес. Рисунок 3 иллюстрирует один из возможных вариантов такой организации.

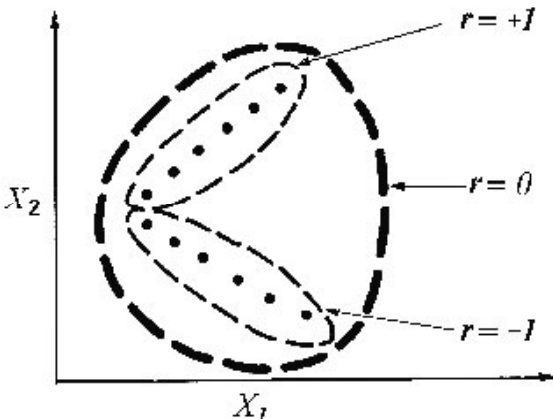


Рис. 2. Пример объединения двух разных статистических совокупностей в одну. Наблюдения обозначены черными кружками.



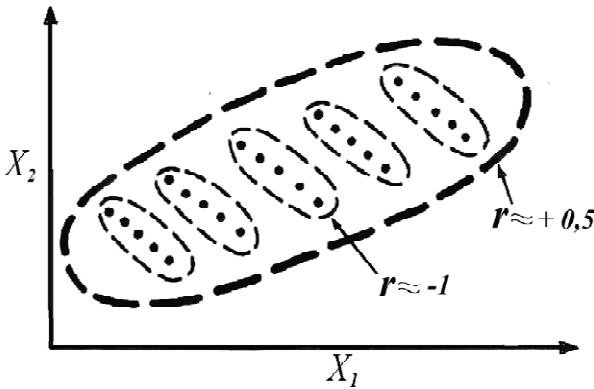


Рис. 3. Статистические совокупности первого ( $r \approx -1$ ) и второго ( $r \approx +0,5$ ) порядков.

Здесь совокупности первого порядка с  $r \approx -1$  образуют более сложную совокупность с  $r \approx +0,5$ . Вполне понятно, что «низшие» совокупности могут быть ориентированы не только в «минусовом» направлении, но и по-иному, а высшая совокупность может как бы и не существовать вовсе ( $r=0$ ).

#### 4. Криволинейные связи

Коэффициент корреляции характеризует только линейную связь. Если связи не линейные, этот коэффициент дает заниженные значения. В подобных случаях более правильную оценку связи можно получить, как известно, переходя к соответствующим криволинейным зависимостям.

#### 5. Колебательные системы

Если две взаимосвязанные характеристики образуют колебательную систему (один из возможных примеров – численности видов в системе хищник – жертва), значение коэффициентов корреляций может быть вообще любым, так как зависит от уровня смещения по времени (запаздывания) одной «синусоидально» изменяющейся характеристики относительно другой (рис. 4.).

В приведенном на рисунке 4 примере уровень связи во всех трех случаях один и тот же, несмотря на полное различие коэффициентов.

«Правдиво» измерить связь в данном случае можно только одним способом – сместить все значения одной из характеристик на величину запаздывания (при этом, правда, будут потеряны краевые точки, так как после такой процедуры для них исчезнут парные значения « $X_1, X_2$ »), т.е. привести характеристики к состоянию, изображенному на первом фрагменте рисунка 4.

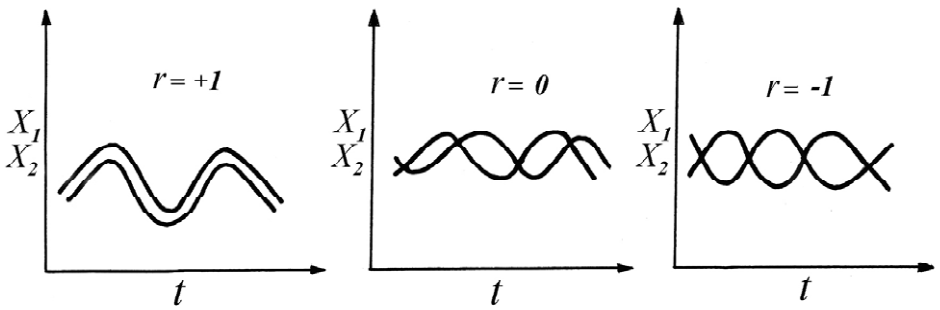


Рис. 4. Значения коэффициентов корреляций в колебательных системах. Точки наблюдений, лежащие на «синусоидальных» кривых не изображены. На оси абсцисс – время ( $t$ ); на оси ординат – значения характеристик ( $X_1, X_2$ ).

## 6. Ложные связи

Одна из распространенных ошибок в научной практике – принятие ложных связей за реальные. Ложная связь появляется тогда, когда две абсолютно независимые характеристики меняются во времени или пространстве.

Простой пример. Выращивая одновременно кристалл в пробирке и куст розы в саду, мы получим очень высокие коэффициенты корреляции между их изменяющимися массами. Тем не менее, понятно, что реальной связи между массой розы и кристалла нет никакой. К сожалению, в научной практике ложные связи далеко не всегда легко отличить от реальных.

## 7. Зависимость коэффициента корреляции от масштабирования

За счет произвольного изменения масштабов, в которых рассматриваются характеристики, могут значительно меняться значения коэффициентов корреляций. В то время как реальная связь будет оставаться не измененной. Эту ситуацию иллюстрирует рисунок 5.

## 8. Смещение значений коэффициента корреляции

Когда мы имеем дело не с индивидуальными, а с групповыми характе-

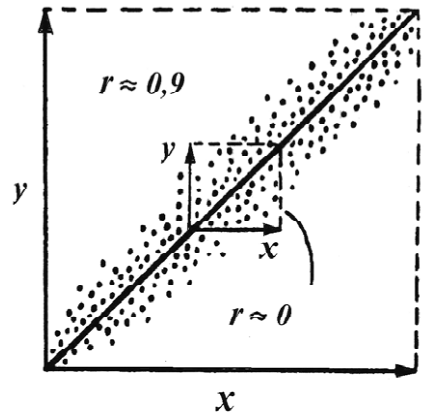


Рис. 5. Пример коррелятивной связи между характеристиками  $x$  и  $y$  при большом ( $r \approx 0,9$ ) и малом ( $r \approx 0$ ) масштабах.

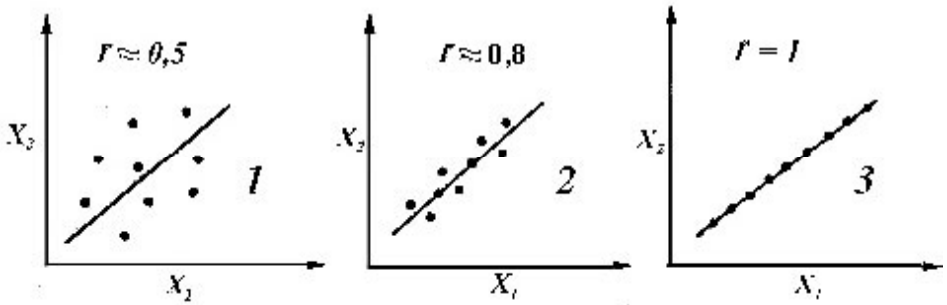


Рис. 6. Изменение коэффициента корреляции, рассчитанного по групповым характеристикам, по мере увеличения объема выборки в каждой из групп. Фрагменты 1, 2, 3 иллюстрируют последовательное увеличение.

ристикami, надо иметь в виду, что значения коэффициентов корреляций, рассчитанных по ним, всегда смещены в сторону нуля. То есть, коэффициент корреляции, вычисленный по групповым характеристикам (среднеарифметическим значениям) будет занижен по абсолютной величине. Рисунок 6 иллюстрирует это.

Если объемы выборок, по которым рассчитываются средние значения характеристик в группах, невелики, то за счет «ошибки выборки» формируется рыхлое облако «групповых» точек (рис. 6.1) с небольшим коэффициентом корреляции ( $r \approx 0,5$ ). По мере увеличения объема выборки облако стягивается к линии регрессии и коэффициент корреляции нарастает (рис. 6.2).

Дальнейшее увеличение приводит к выстраиванию всех «групповых» точек на линии регрессии (рис. 5.3), т.е. к коэффициенту корреляции, равному 1.

Этот умозрительный пример иллюстрирует только общий принцип. В действительности групповые характеристики также разбрасываются в силу действия каких-то факторов. Поэтому в пределе коэффициент корреляции стремится не к 1, а к какой-то другой, вполне определенной величине. Целью анализа корреляционной связи между групповыми характеристиками как раз и является выявление действия подобных факторов. Однако, количественная оценка этого действия (через коэффициент корреляции) всегда будет занижена.

В заключение отметим, что все перечисленные «трудные» случаи, как правило, не встречаются в абсолютной чистоте, а представляют собой «хитросплетение», которое необходимо распутать, прежде чем анализировать связи.

## Литература

## ПРИЛОЖЕНИЕ 5

### Измерение рогов

Рога лося подразделяют на лопатообразные, оленеобразные и промежуточные (рис.1).

Для оценки трофейных качеств рогов лося используются следующие промеры (в см) и вычисления:

- 1) окружность рогов (левый, правый);
- 2) развал рогов;

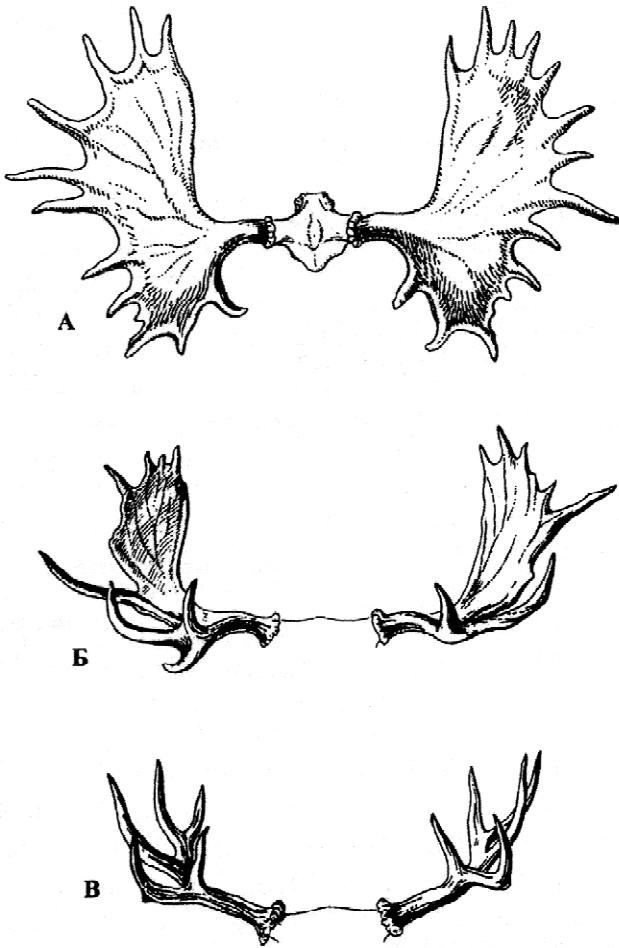


Рис.1. Типы рогов лося. А – лопатообразные, Б – промежуточные, В – оленеобразные (Данилкин, 1999).

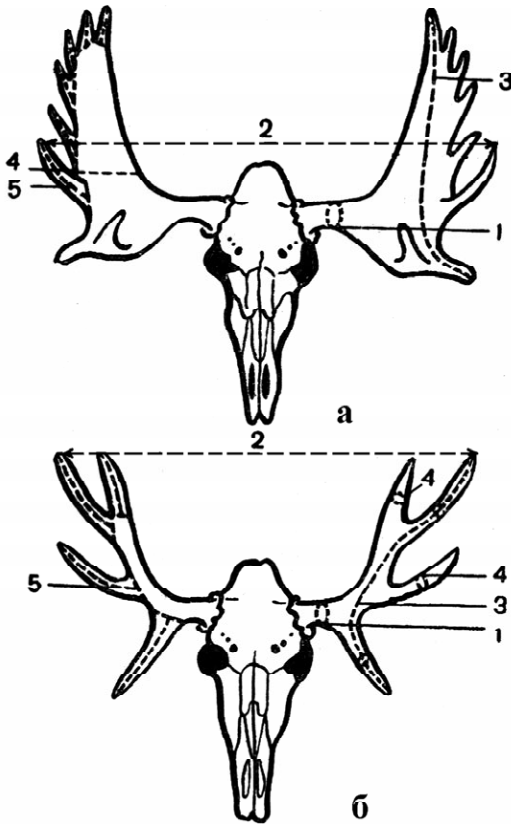


Рис.2. Измерение лопатообразных (а) и оленеобразных (б) рогов лося. 1 – окружность рогов; 2 – развал рогов; 3 – длина лопаты; 4 – ширина лопаты (а) или окружность отростков на роге (б); 5 – средняя длина всех отростков.

- 3) длина лопаты (левой, правой);
- 4) при лопатообразных рогах ширина лопаты (левой, правой) и при оленеобразных рогах окружность отростков на роге (левом, правом);
- 5) средняя длина всех отростков;
- 6) количество отростков.

Схема измерений представлена на рисунке 2.

#### Разъяснение к измерениям, характеристике скидок и начислению баллов

1. Окружность стволов измеряется в самом тонком месте выше розетки. При начислении баллов сумма измерений умножается на единицу.  $\Sigma L \times 1$ .

2. Развал измеряется по наибольшему расстоянию между концами наиболее удаленных друг от друга противоположных отростков.  $\bar{L} \times 0,5$ .

3. Длина рогов лопатообразной формы измеряется по внешнему изгибу рогов от конца самого длинного отростка передней части рогов до конца самого длинного отростка верхней части рогов.  $L \times 1$ .

4.1. Ширина лопацы у рогов лопатообразной формы измеряется как окружность (лента должна быть прижата к поверхности рогов) перпендикулярно внутреннему краю лопацы в самом широком месте. Полученную величину необходимо разделить на 2.  $\Sigma L \times 2$ .

4.2. Окружность отростков рогов оленеобразной формы измеряется в их средней части. Замеры осуществляются на пяти (не более) самых длинных отростков на каждом стволе.  $\Sigma L \times 0,65$

5. Определение средней длины отростков.

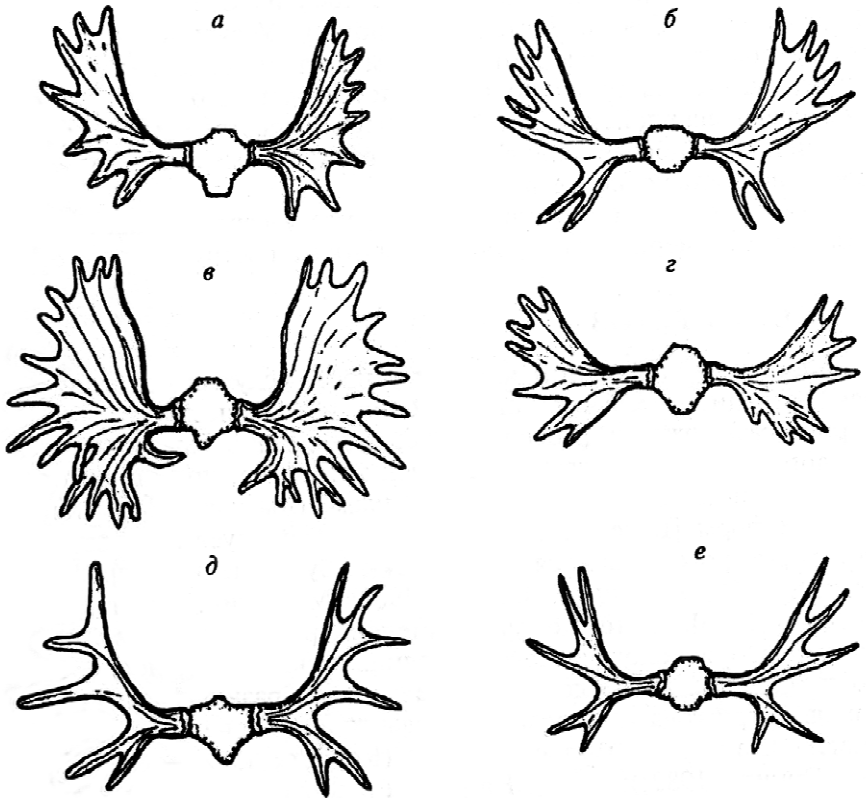


Рис.3. Форма рогов европейских лосей (Боесков, 2001).

*a* – Норвегия (по экземпляру из МК, Бонн); *б* – Швеция (по экземпляру из МК); *в, г* – Западная Сибирь, Васюганье, р. Демьянка [Капланов, 1948]; *д* – Эстония [Бутурлин, 1934]; *е* – Тверская обл. (№ 51087, ЗМ МГУ).

Если у лопатообразных рогов средняя величина отростков 5 см и больше, то за каждый см присуждается по 1 баллу (наибольшее количество баллов – 15).

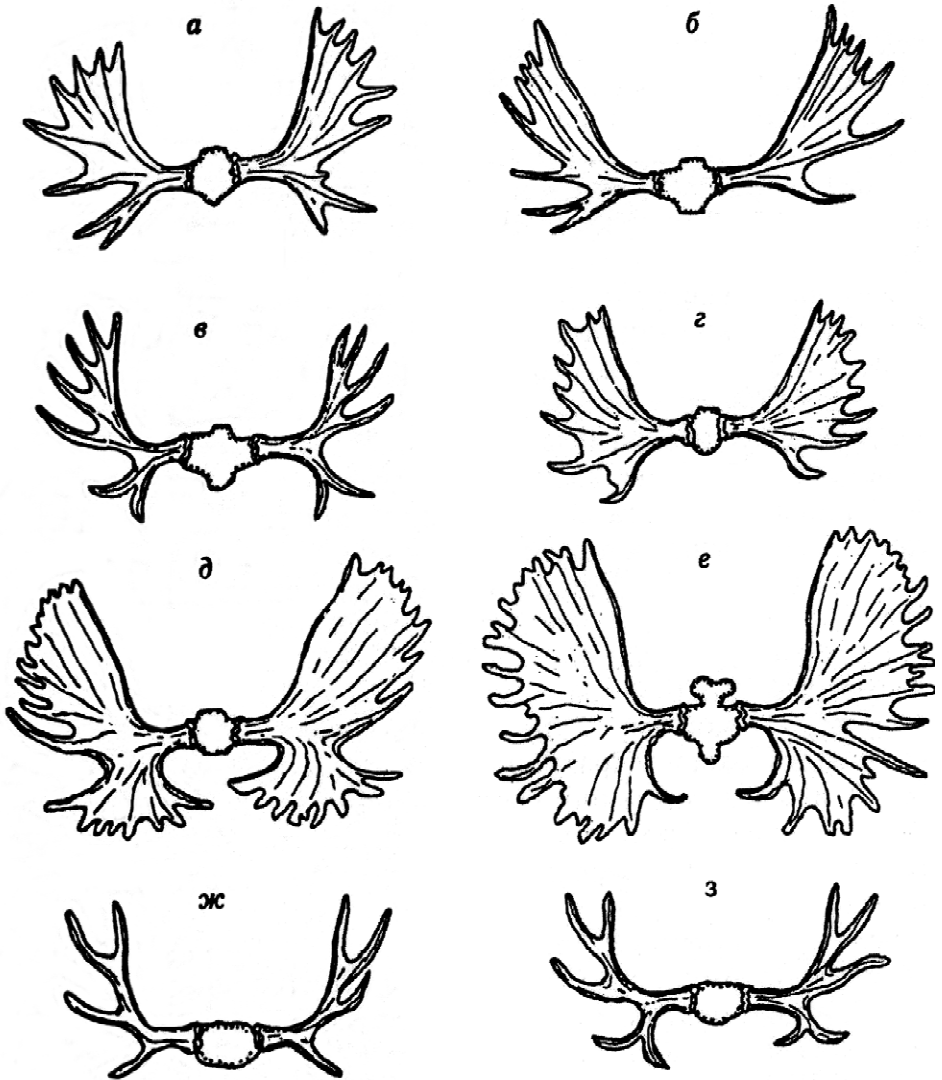


Рис. 4. Форма рогов восточносибирских (*A.a. pfizentmayeri*, а–г) и дальневосточных (*A.a. buturlini*, д,е; *A.a. camelooides*, ж,з) лосей (Боескоров, 2001).

а – Монголия, р. Иро (№43661, ЗМ МГУ); б – Центральная Якутия (ИБПК, Якутск); в – Якутия, Вилюйский р-н (ЯОКМ, Якутск); г – Центральная Якутия (ЯО, Якутск); д – Якутия, бассейн р. Колыма (ЯО); е – Камчатская обл., бассейн р. Пенжина [Клепиков, 1974]; ж,з – Сихотэ-Алинь (ЗМ МГУ).

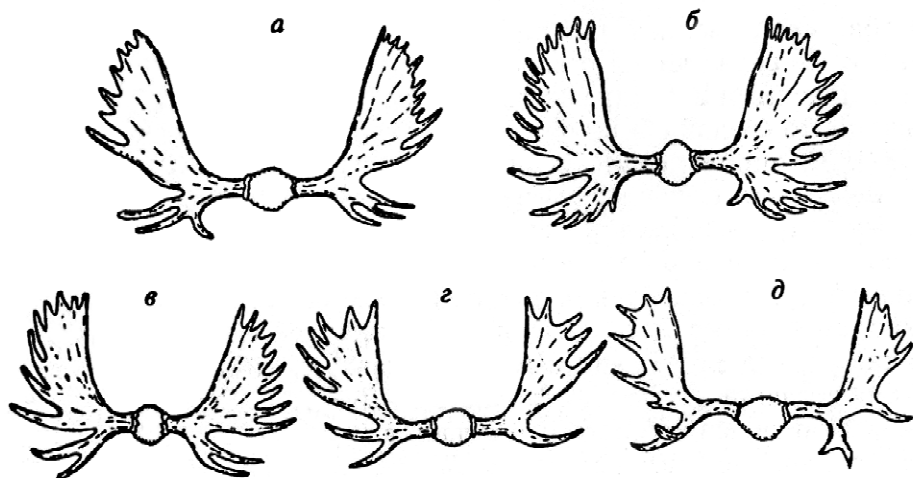


Рис. 5. Рога американских лосей *A.a. gigas* (а,б), *A.a. andersoni* (в), *A.a. americanus* (г) и *A.a. shirasi* (д) (Боесков, 2001).

а – Аляска (№ 16923, ЗИН РАН); б – Аляска (№ 42413, МЗ); в – Северная Канада (МК); г – Восточная Канада [Peterson, 1955]; д – Вайоминг, Йеллоустон (№ 98206, АМЕИ).

У оленеобразных рогов за каждый см средней длины отростков начисляется по 1 баллу.

#### 6. Количество отростков.

Если у лопатообразных рогов общее количество отростков больше 10, то за каждый отросток свыше этого числа присуждается 1 балл. У оленеобразных рогов за каждый отросток присуждается 1 балл (учитывается не более 5 отростков на каждом роге).

Скидки (от 0 до 8 баллов).

В случае большой разницы в длине отростков на правом и левом рогах из суммы баллов вычитают от 0 до 5 баллов.

За асимметричность лопат или стволов скидка составляет от 0 до 3 баллов.

Разнообразие форм рогов представлено на рисунках 3–5.

### Литература

1. Боесков Г.Г. Систематика и происхождение современных лосей. Новосибирск: Наука, 2001. 120 с.
2. Данилкин А.А. Олени (Cervidae). М.: ГЕОС, 1999. 552 с.



## **ПРИЛОЖЕНИЕ 6**

### **Радиомечение**

В 2005 году группой сотрудников «Центрохотконтроль» под руководством И.К. Ломанова проводились экспериментальные работы по применению радиомечения GPS-GSM радиомаяками для изучения перемещения лосей в период весенних миграций. Работы проводились в «переходной» зоне, разделяющей северную и южную макропопуляции лосей европейской части России (центр Ярославской области) – рис.1–12.

Полученные данные свидетельствуют об осёдлости помеченных животных. Подробности в опубликованном отчёте (Ломанов, 2007).

### **Литература**

Ломанов И.К. Научные основы охотничьего ресурсоведения (избранные работы). Под редакцией Н.В. Ломановой. М.: Центрохотконтроль, 2007. 291 с.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 7

### Показатели, оценивающие различие, сходство, дистанцию

Процессы формообразования, происходящие в дивергирующих популяциях, сопровождаются постепенным накоплением различий, которые на морфологическом уровне можно охарактеризовать с помощью показателей сходства, различия, дистанции (Классификация ..., 1980; Песенко, 1982; Пасеков, 1983; Sneath, Sokal, 1973; Животовский, 1991). Предложено таких показателей множество. Все они с большим или меньшим успехом могут быть использованы для сравнения популяций или отдельных особей, позволяя делать достаточно совпадающие выводы. Однако ни один из них не позволяет "разложить" общую количественную (внутри- и межпопуляционную) изменчивость на ее главнейшие компоненты, отражающие "план" строения животных: изменчивость по размерам и изменчивость по пропорциям тела.

В своё время нами был предложен подход, позволяющий провести та-кое разделение компонент (Рожков, Проняев, 1992). Так мы показали, что сходство между особями (популяциями) можно оценить тремя коэффициентами, связанными простейшей зависимостью:

$$s = vr, \quad [1]$$

где  $s$  – общее сходство,  $v$  и  $r$  – сходство соответственно размеров и пропорций тела, определяемые формулами, помещёнными в таблицу.

Удобней использовать не сами коэффициенты, а дистанции, полученные на их основе, путём логарифмирования [1]. При этом,  $D_s = D_r + D_v$ , где  $D_s = -\ln s$  – общая дистанция,  $D_r = -\ln r$  – дистанция по пропорциям,  $D_v = -\ln v$  – дистанция по размерам (Рожков, Проняев, 1994).

Таблица. Коэффициенты сходства по количественным признакам.

| Показатель         | Формула  |
|--------------------|--|
| Общее сходство     | $s = \frac{1}{n-1} \left[ \frac{\sum_{j=1}^k (\sum_{l=1}^n x_{jl})}{\sum_{j=1}^k \sum_{l=1}^n x_{jl}^2} - 1 \right]$ |
| Сходство размеров  | $v = \frac{1}{n-1} \left[ \frac{\sum_{j=1}^k (\sum_{l=1}^n x_{jl})}{\sum_{j=1}^k \sum_{l=1}^n x_{jl}^2} - 1 \right]$ |
| Сходство пропорций | $r = s/v$  |

Примечание.  $x_{jl}$  обозначают значения  $j$ -того признака у  $l$ -ной особи (или же, если сравниваются популяции,  $x_{jl}$  – это среднее значение  $j$ -того признака в  $l$ -ной популяции),  $l=1,2,\dots,n$ ,  $n$  – число сравниваемых особей (популяций).

### Литература

1. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
2. Классификация и кластер / Ред. Дж. Вэн Райзин. М.: Наука, 1980. 252 с.
3. Пасеков В.П. Генетические расстояния //Итоги науки и техники. Сер. Общая генетика. М.: ВИНТИ, 1983. Т. 8. С. 4-75.
4. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 212 с.
5. Sneath P.H.A., Sokel R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco.: W.H. Freeman &Co, 1973. 398 p.

## Приложение 8

### Доля (%) закрытия лицензий по месяцам для различных регионов Российской Федерации

| Регионы,<br>республики,<br>края,<br>области,<br>А.О. | Годы            | Количество закрытых лицензий |           |         |        |         |        |
|--|-----------------|------------------------------|-----------|---------|--------|---------|--------|
|  |                 | Всего,<br>шт.                | из них, % |         |        |         |        |
|  |                 |                              | Сентябрь  | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Январь |
| 1  | 2               | 3                            | 4         | 5       | 6      | 7       | 8      |
| <b>Северный экономический район</b>                  |                 |                              |           |         |        |         |        |
| Архангельская  | 1987            | 3900                         | -         | 5,72    | 17,95  | 36,67   | 39,67  |
|  | 1988            | 4650                         | 0,19      | 13,63   | 23,42  | 30,86   | 31,89  |
|  | 1996            | 1136                         | 0,88      | 4,23    | 7,04   | 14,00   | 73,86  |
|  | 1997            | 1038                         | 0,39      | 6,36    | 9,06   | 15,90   | 68,30  |
| Вологодская  | 1988            | 2299                         | 0,13      | 32,58   | 29,27  | 30,54   | 7,48   |
|  | 1995            | 1790                         | 0,56      | 10,61   | 19,05  | 34,53   | 35,25  |
|  | 1996            | 1219                         | 0,49      | 9,27    | 11,48  | 22,56   | 56,19  |
| Карелия Республика                                   | 1987 в<br>целом | 2341                         | 0,04      | 27,08   | 16,19  | 24,69   | 31,99  |
|  | 1987 север      | 304                          | -         | 9,87    | 16,12  | 29,93   | 44,08  |
|  | 1987 юг         | 1338                         | 0,07      | 30,19   | 15,99  | 23,02   | 30,72  |
| Коми Республика                                      | 1995            | 475                          | 0,21      | 1,47    | 5,89   | 9,05    | 83,37  |
|  | 1996            | 409                          | 0,24      | 3,67    | 5,62   | 6,60    | 83,86  |
|  | 1997            | 406                          | 0,49      | 2,96    | 9,36   | 19,70   | 67,49  |
| Мурманская   | 1975            | 436                          | -         | 4,13    | 2,52   | 7,34    | 86,01  |
|  | 1976            | 538                          | -         | 1,30    | 2,79   | 10,59   | 85,32  |
|  | 1977            | 615                          | -         | 2,11    | 1,95   | 9,27    | 86,67  |
|  | 1978            | 592                          | -         | 3,38    | 7,94   | 6,08    | 82,60  |
|  | 1979            | 354                          | -         | 1,69    | 5,65   | 13,56   | 79,10  |
|  | 1988            | 242                          | -         | 1,65    | 31,40  | 39,26   | 27,69  |
|  | 1989            | 255                          | -         | 1,96    | 9,80   | 63,14   | 25,10  |
|  | 1990            | 255                          | -         | -       | 23,14  | 42,75   | 34,12  |
|  | 1995            | 155                          | 7,74      | 0,65    | 10,32  | 23,87   | 57,42  |
| 1996   | 119             | 9,24                         | 2,52      | 2,52    | 19,33  | 66,39   |        |
| 1997   | 109             | -                            | 2,75      | 11,93   | 15,60  | 69,72   |        |
| <b>Северо-Западный экономический район</b>           |                 |                              |           |         |        |         |        |
| Ленинградская  | 1988            | 1727                         | -         | 24,72   | 26,98  | 26,29   | 22,00  |
|  | 1995            | 310                          | 1,61      | 2,26    | 15,48  | 50,00   | 30,65  |
|  | 1997            | 218                          | -         | 0,92    | 12,84  | 39,91   | 46,33  |
| Новгородская   | 1989            | 1586                         | -         | 27,74   | 30,90  | 27,11   | 14,25  |
|  | 1995            | 794                          | 1,13      | 15,37   | 26,32  | 29,35   | 27,83  |
|  | 1997            | 483                          | 2,69      | -       | 9,32   | 45,55   | 42,44  |
| Псковская  | 1987            | 1885                         | -         | 50,61   | 26,05  | 16,02   | 7,32   |
|  | 1988            | 1841                         | -         | 56,93   | 22,00  | 15,75   | 5,32   |
|  | 1989            | 2047                         | -         | 49,93   | 19,64  | 22,67   | 7,77   |
|  | 1990            | 2202                         | -         | 41,69   | 21,25  | 24,66   | 12,40  |
|  | 1995            | 805                          | -         | 19,63   | 22,24  | 27,08   | 31,06  |
|  | 1996            | 829                          | -         | 19,78   | 15,32  | 24,61   | 40,29  |
|  | 1996<br>запад   | 261                          | -         | 25,29   | 13,41  | 22,22   | 39,08  |
|  | 1997            | 339                          | -         | -       | 27,73  | 72,27   | -      |
| 1998   | 395             | -                            | -         | 34,68   | 65,32  | -       |        |

| Прибалтийский экономический район |               |      |       |       |       |       |       |
|-----------------------------------|---------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Калининградская                   | 1990          | 322  | 0,31  | 39,13 | 19,25 | 27,95 | 13,35 |
| Центральный экономический район   |               |      |       |       |       |       |       |
| Брянская                          | 1988          | 345  | -     | 17,39 | 36,23 | 23,77 | 22,61 |
|                                   | 1989          | 274  | -     | 27,37 | 24,82 | 27,74 | 20,07 |
|                                   | 1990          | 345  | 0,29  | 10,43 | 23,48 | 30,72 | 35,07 |
|                                   | 1991          | 499  | -     | 14,03 | 20,84 | 23,65 | 41,48 |
|                                   | 1992          | 454  | -     | 3,52  | 21,37 | 36,34 | 38,77 |
|                                   | 1988-1992     | 1954 | 0,05  | 14,99 | 24,21 | 28,16 | 32,60 |
|                                   | 1995          | 65   | -     | -     | 32,31 | 29,23 | 38,46 |
|                                   | 1997          | 49   | -     | -     | 32,65 | 26,53 | 40,82 |
| Владимирская                      | 1989          | 1717 | -     | 25,98 | 24,40 | 33,78 | 15,84 |
|                                   | 1990          | 1444 | -     | 23,34 | 23,13 | 31,93 | 21,61 |
|                                   | 1995          | 251  | 0,40  | 0,40  | 12,35 | 41,43 | 45,42 |
|                                   | 1997          | 100  | -     | -     | 6,00  | 56,00 | 38,00 |
| Ивановская                        | 1995          | 99   | 5,05  | 5,05  | 40,40 | 49,49 | -     |
|                                   | 1996          | 68   | 10,29 | -     | 48,53 | 41,18 | -     |
| Калужская                         | 1988          | 337  | -     | 16,91 | 28,78 | 33,83 | 20,47 |
|                                   | 1989          | 525  | 0,38  | 32,19 | 20,19 | 27,81 | 19,43 |
|                                   | 1995          | 41   | -     | -     | 26,83 | 41,46 | 31,71 |
| Костромская                       | 1989          | 1723 | 1,22  | 43,41 | 18,28 | 25,77 | 11,32 |
|                                   | 1989 спорт    | 539  | 3,15  | 2,41  | 17,25 | 49,91 | 27,27 |
|                                   | 1989 промысел | 1184 | 0,34  | 62,08 | 18,75 | 14,78 | 4,05  |
| Московская                        | 1990          | 1663 | 1,32  | 31,87 | 27,60 | 23,69 | 15,51 |
|                                   | 1991          | 1593 | 1,19  | 31,58 | 24,23 | 19,84 | 23,16 |
|                                   | 1995          | 578  | 1,56  | 0,35  | 30,80 | 34,95 | 32,35 |
|                                   | 1996          | 311  | 2,25  | 0,64  | 16,08 | 28,94 | 52,09 |
|                                   | 1997          | 101  | -     | -     | 37,62 | 62,38 | -     |
|                                   | 1998          | 135  | -     | 2,96  | 23,70 | 71,85 | 1,49  |
| Орловская                         | 1986          | 76   | -     | -     | -     | 43,42 | 56,58 |
|                                   | 1987          | 105  | -     | -     | 31,43 | 36,19 | 32,38 |
|                                   | 1988          | 112  | -     | 8,04  | 35,71 | 30,36 | 25,89 |
|                                   | 1989          | 150  | -     | 1,33  | 35,33 | 36,67 | 26,67 |
|                                   | 1990          | 152  | -     | 1,32  | 11,18 | 60,53 | 26,97 |
|                                   | 1992          | 1685 | -     | 5,88  | 35,61 | 34,81 | 23,68 |
|                                   | 1993          | 1132 | -     | 1,50  | 30,48 | 38,07 | 29,95 |
|                                   | 1994          | 413  | -     | 1,69  | 23,24 | 48,43 | 26,63 |
| Рязанская                         | 1988          | 394  | -     | 6,09  | 53,30 | 25,89 | 14,72 |
|                                   | 1989          | 476  | -     | 11,55 | 28,15 | 38,03 | 22,27 |
|                                   | 1990          | 394  | -     | 8,63  | 17,77 | 43,15 | 30,46 |
| Смоленская                        | 1988          | 702  | -     | 32,76 | 32,05 | 22,22 | 12,96 |
|                                   | 1989          | 668  | 13,92 | 50,75 | 25,45 | 9,13  | 0,75  |
|                                   | 1990          | 798  | 2,13  | 11,78 | 23,18 | 32,58 | 30,33 |
|                                   | 1995          | 218  | 0,46  | 0,92  | 7,34  | 33,03 | 58,26 |
|                                   | 1996          | 217  | 0,92  | 7,37  | 16,13 | 30,88 | 44,70 |

|  |       |      |      |       |       |       |       |
|--|-------|------|------|-------|-------|-------|-------|
|  | 1997  | 194  | 0,52 | 2,58  | 26,29 | 50,00 | 20,62 |
| Тверская                                   | 1988  | 1067 | -    | 38,80 | 30,65 | 30,46 | 0,09  |
| Тульская                                   | 1988  | 363  | -    | 26,45 | 33,88 | 24,52 | 15,15 |
|  | 1989  | 334  | -    | 15,87 | 26,95 | 36,53 | 20,66 |
|  | 1990  | 646  | -    | 18,27 | 21,36 | 36,22 | 24,15 |
|  | 1996  | 68   | -    | 5,88  | 10,29 | 19,12 | 64,71 |
| Ярославская                                | 1997  | 57   | -    | 5,26  | 14,04 | 35,09 | 45,61 |
|  | 1988  | 2983 | -    | 59,64 | 20,21 | 20,08 | 0,07  |
|  | 1989  | 3194 | 0,09 | 59,11 | 13,24 | 27,46 | 0,09  |
|  | 1990  | 3388 | 0,21 | 51,83 | 18,68 | 29,04 | 0,24  |
|  | 1995  | 916  | 2,84 | 17,25 | 33,73 | 46,18 | -     |
|  | 1996  | 871  | 0,23 | 9,30  | 27,90 | 61,88 | 0,69  |
|  | 1997  | 1105 | 2,90 | 9,14  | 40,63 | 47,33 | -     |
|  | 1998  | 1127 | 2,40 | 10,56 | 34,96 | 51,91 | 0,18  |
| Волго-Вятский экономический район          |       |      |      |       |       |       |       |
| Кировская                                  | 1990  | 2941 | 3,57 | 9,55  | 36,21 | 38,46 | 12,21 |
|  | 1991  | 1646 | 7,78 | 5,22  | 22,30 | 35,36 | 29,34 |
|  | 1992  | 2822 | 3,37 | 9,99  | 26,29 | 32,46 | 27,89 |
|  | 1995  | 1736 | 0,40 | 4,72  | 21,54 | 43,55 | 29,78 |
|  | 1996  | 1136 | -    | 4,40  | 10,65 | 37,06 | 47,89 |
|  | 1997  | 837  | 1,55 | 0,12  | 33,45 | 44,80 | 20,07 |
| Марий-Эл                                   | 1995  | 236  | 0,85 | 5,08  | 23,73 | 41,95 | 28,39 |
|  | 1996  | 104  | -    | -     | 6,73  | 44,23 | 49,04 |
| Нижегородская                              | 1992  | 442  | -    | 9,28  | 17,19 | 53,17 | 20,36 |
|  | 1997  | 40   | -    | -     | -     | 90,00 | 10,00 |
| Чувашия                                    | 1988  | 448  | -    | 34,82 | 33,71 | 18,08 | 13,39 |
|  | 1989  | 490  | -    | 9,59  | 30,20 | 37,76 | 22,45 |
|  | 1990  | 432  | -    | 1,62  | 28,24 | 37,96 | 32,18 |
|  | 1996  | 63   | -    | -     | 19,05 | 41,27 | 39,68 |
| Центрально-Чернозёмный экономический район |       |      |      |       |       |       |       |
| Белгородская                               | 1981  | 99   | -    | -     | 20,20 | 28,28 | 51,52 |
|  | 1982  | 33   | -    | -     | 18,18 | 33,33 | 48,48 |
|  | 1985  | 47   | -    | -     | 51,06 | 42,55 | 6,38  |
|  | 1986  | 75   | -    | -     | 29,33 | 41,33 | 29,33 |
|  | 1987  | 101  | -    | -     | 40,59 | 44,55 | 14,85 |
|  | 1988  | 110  | -    | -     | 44,55 | 36,36 | 19,09 |
|  | 1989  | 143  | -    | 5,59  | 37,06 | 31,47 | 25,87 |
|  | 1981- | 608  | -    | 1,32  | 35,36 | 36,18 | 27,14 |
|  | 1989  |      |      |       |       |       |       |
| Воронежская                                | 1991  | 594  | -    | 17,51 | 28,79 | 30,13 | 23,57 |
| Курская                                    | 1988  | 82   | -    | 2,44  | 12,20 | 41,46 | 43,90 |
|  | 1989  | 78   | -    | 2,56  | 29,49 | 38,46 | 29,49 |
|  | 1990  | 87   | -    | 5,75  | 5,75  | 49,43 | 39,08 |
|  | 1998  | 23   | -    | -     | 4,35  | 47,83 | 47,83 |
| Липецкая                                   | 1987  | 99   | -    | 18,18 | 17,17 | 47,47 | 17,17 |
|  | 1988  | 98   | -    | 12,24 | 51,02 | 13,27 | 23,47 |
|  | 1989  | 76   | -    | 7,89  | 13,16 | 34,21 | 44,74 |
| Тамбовская                                 | 1990  | 157  | -    | -     | 17,83 | 61,78 | 20,38 |
|  | 1991  | 159  | -    | -     | 23,27 | 50,31 | 26,42 |
|  | 1992  | 185  | -    | -     | 17,30 | 57,30 | 25,41 |
|  | 1993  | 165  | -    | -     | 32,12 | 41,21 | 26,67 |
| Поволжский экономический район             |       |      |      |       |       |       |       |
| Пензенская                                 | 1988  | 77   | -    | -     | -     | 67,53 | 32,47 |
|  | 1989  | 556  | -    | -     | 28,60 | 51,98 | 19,42 |
|  | 1990  | 435  | -    | -     | 34,71 | 52,64 | 12,64 |

|  |      |      |       |       |       |       |        |
|--|------|------|-------|-------|-------|-------|--------|
|  | 1991 | 475  | -     | -     | 45,05 | 38,11 | 16,84  |
| Самарская                              | 1986 | 401  | -     | -     | 43,64 | 45,14 | 11,22  |
|  | 1987 | 703  | -     | -     | 65,01 | 25,89 | 9,10   |
|  | 1988 | 703  | -     | -     | 46,80 | 33,43 | 19,77  |
|  | 1989 | 1225 | -     | -     | 50,20 | 36,16 | 13,63  |
|  | 1995 | 49   | -     | -     | -     | 38,78 | 61,22  |
| Саратовская                            | 1985 | 167  | -     | -     | 56,29 | 31,74 | 11,98  |
|  | 1986 | 229  | -     | -     | 62,01 | 27,95 | 10,04  |
|  | 1987 | 186  | -     | -     | 74,19 | 17,74 | 8,06   |
|  | 1988 | 94   | -     | -     | 19,15 | 46,81 | 34,04  |
|  | 1989 | 221  | -     | 17,65 | 43,89 | 22,17 | 16,29  |
| Татарстан                              | 1997 | 42   | -     | -     | -     | -     | 100,00 |
| Уральский экономический район          |      |      |       |       |       |       |        |
| Башкирия                               | 1997 | 724  | -     | -     | 10,36 | 23,20 | 66,44  |
| Коми-Пермяцкий А.О.                    | 1995 | 149  | 3,36  | 6,71  | 33,56 | 24,83 | 31,54  |
| Свердловская                           | 1995 | 1264 | 3,48  | 2,53  | 13,29 | 61,31 | 19,38  |
|  | 1996 | 854  | -     | -     | 11,83 | 87,94 | 0,23   |
|  | 1997 | 432  | -     | -     | 19,21 | 80,79 | -      |
| Западно-Сибирский экономический район  |      |      |       |       |       |       |        |
| Алтайский край                         | 1995 | 805  | 0,99  | 0,62  | 7,83  | 42,98 | 47,58  |
|  | 1996 | 551  | -     | 4,17  | 17,42 | 63,16 | 15,25  |
| Томская                                | 1996 | 690  | -     | 3,62  | 13,48 | 44,64 | 38,26  |
|  | 1997 | 689  | 0,29  | 3,63  | 8,85  | 24,67 | 62,55  |
|  | 1998 | 649  | 0,15  | 4,78  | 8,17  | 27,73 | 59,17  |
| Тюменская                              | 1995 | 194  | -     | -     | 5,15  | 93,81 | 1,03   |
|  | 1996 | 266  | -     | -     | 8,27  | 56,39 | 35,34  |
|  | 1997 | 97   | -     | -     | 10,31 | 89,69 | -      |
| Восточно-Сибирский экономический район |      |      |       |       |       |       |        |
| Бурятия                                | 1995 | 150  | -     | -     | 5,33  | 46,67 | 48,00  |
|  | 1997 | 111  | -     | -     | 4,50  | 35,14 | 60,36  |
| Иркутская                              | 1995 | 451  | 2,22  | 5,76  | 14,63 | 31,26 | 46,12  |
|  | 1996 | 518  | -     | 5,21  | 18,73 | 33,40 | 42,66  |
| Красноярский край                      | 1997 | 709  | -     | 4,09  | 31,73 | 25,95 | 38,22  |
| Эвенкия                                | 1995 | 89   | 2,25  | 20,22 | 25,84 | 29,21 | 22,47  |
| Дальневосточный экономический район    |      |      |       |       |       |       |        |
| Амурская                               | 1996 | 715  | 0,14  | 16,22 | 16,22 | 34,27 | 33,15  |
| Камчатская                             | 1996 | 38   | 2,63  | -     | 15,79 | 26,32 | 55,26  |
|  | 1997 | 44   | 4,55  | 9,09  | 9,09  | 31,82 | 45,45  |
| Корякский А.О.                         | 1995 | 156  | 7,05  | 11,54 | 5,13  | 26,92 | 49,36  |
|  | 1996 | 211  | 14,22 | 8,53  | 5,21  | 24,64 | 47,39  |
|  | 1997 | 251  | 12,75 | 5,18  | 3,59  | 21,91 | 56,57  |
| Магаданская                            | 1995 | 424  | 4,72  | 9,67  | 37,50 | 48,11 | -      |
|  | 1996 | 462  | 4,76  | 12,99 | 36,15 | 46,10 | -      |
|  | 1997 | 244  | 11,07 | 9,02  | 30,74 | 49,18 | -      |
| Хабаровский край                       | 1996 | 530  | 9,43  | 1,32  | 12,64 | 38,49 | 38,11  |



### Численность и добыча лося в России (Состояние ресурсов ..., 2009)

| Федеральные округа, субъекты Российской Федерации | Лось           |               |                      |               |                                       |
|---|----------------|---------------|----------------------|---------------|---------------------------------------|
|   | добыча, особей |               | Численность, тыс.ос. |               | Изменение численности, 2008/07 гг., % |
|   | 2006-2007 гг.  | 2007-2008 гг. | 2007 гг.             | 2008 гг.      |                                       |
| <b>Россия</b>                                     | <b>14324</b>   | <b>16032</b>  | <b>610,67</b>        | <b>615,58</b> | <b>0,8</b>                            |
| <b>Центральный</b>                                | <b>2537</b>    | <b>2814</b>   | <b>66,66</b>         | <b>68,67</b>  | <b>3,0</b>                            |
| Белгородская область                              | *-             | 1             | 0,17                 | 0,16          | -5,9                                  |
| Брянская область                                  | 2              | 17            | 1,02                 | 1,15          | 12,7                                  |
| Владимирская область                              | 180            | 222           | 6,40                 | 5,60          | -12,5                                 |
| Воронежская область                               | -              | 4             | 0,31                 | 0,55          | 77,4                                  |
| Ивановская область                                | 109            | 119           | 3,20                 | 3,20          | 0,0                                   |
| Калужская область                                 | 69             | 88            | 3,08                 | 2,54          | -17,5                                 |
| Костромская область                               | 235            | 278           | 8,78                 | 9,45          | 7,6                                   |
| Курская область                                   | 8              | 1             | 0,26                 | 0,23          | -11,5                                 |
| Липецкая область                                  | 4              | 4             | 0,35                 | 0,35          | 0,0                                   |
| Московская область                                | 174            | 228           | 6,08                 | 6,50          | 6,9                                   |
| Орловская область                                 | 2              | 5             | 0,48                 | 0,54          | 12,5                                  |
| Рязанская область                                 | 41             | 70            | 2,61                 | 2,00          | -23,4                                 |
| Смоленская область                                | 80             | 170           | 5,20                 | 5,80          | 11,5                                  |
| Тамбовская область                                | -              | -             | 0,61                 | 0,60          | -1,6                                  |
| Тверская область                                  | 350            | 416           | 9,78                 | 11,00         | 12,5                                  |
| Тульская область                                  | 20             | 44            | 1,33                 | 1,30          | -2,3                                  |
| Ярославская область                               | 1263           | 1147          | 17,00                | 17,70         | 4,1                                   |
| <b>Северо-Западный</b>                            | <b>3049</b>    | <b>3463</b>   | <b>121,07</b>        | <b>115,07</b> | <b>-5,0</b>                           |
| Республика Карелия                                | 381            | 497           | 18,23                | 18,59         | 2,0                                   |
| Республика Коми                                   | 136            | 102           | 11,96                | 12,27         | 2,6                                   |
| Архангельская область                             | 660            | 792           | 29,38                | 25,22         | -14,2                                 |
| Вологодская область                               | 668            | 842           | 27,84                | 23,64         | -15,1                                 |
| Калининградская область                           | 7              | 8             | 0,49                 | 0,52          | 6,1                                   |
| Ленинградская область                             | 296            | 306           | 10,82                | 11,36         | 5,0                                   |
| Мурманская область                                | 34             | 35            | 4,45                 | 4,30          | -3,4                                  |
| Новгородская область                              | 580            | 591           | 11,26                | 11,70         | 3,9                                   |
| Псковская область                                 | 287            | 290           | 6,64                 | 7,47          | 12,5                                  |
| <b>Южный</b>                                      | <b>4</b>       | <b>18</b>     | <b>1,12</b>          | <b>1,13</b>   | <b>0,9</b>                            |
| Астраханская область                              | -              | -             | 0,05                 | 0,05          | 0,0                                   |
| Волгоградская область                             | -              | 15            | 0,86                 | 0,86          | 0,0                                   |
| Ростовская область                                | 4              | 3             | 0,21                 | 0,22          | 4,8                                   |
| <b>Приволжский</b>                                | <b>2854</b>    | <b>3418</b>   | <b>90,11</b>         | <b>93,67</b>  | <b>4,0</b>                            |
| Респ. Башкортостан                                | 48             | -             | 10,30                | 11,00         | 6,8                                   |
| Республика Марий Эл                               | 108            | 106           | 3,79                 | 3,74          | -1,3                                  |
| Республика Мордовия                               | -              | -             | 0,31                 | 0,61          | 96,8                                  |
| Республика Татарстан                              | 95             | 212           | 5,00                 | 5,40          | 8,0                                   |
| Удмуртская Республика                             | 683            | 760           | 10,21                | 10,80         | 5,8                                   |
| Чувашская Республика                              | -              | -             | 0,42                 | 0,44          | 4,8                                   |
| Пермский край                                     | 934            | 989           | 21,50                | 22,20         | 3,3                                   |
| Кировская область                                 | 625            | 868           | 19,23                | 21,04         | 9,4                                   |
| Нижегородская область                             | 142            | 182           | 6,50                 | 6,70          | 3,1                                   |
| Оренбургская область                              | 32             | 43            | 2,41                 | 1,24          | -48,5                                 |
| Пензенская область                                | 15             | 14            | 1,89                 | 1,70          | -10,1                                 |
| Самарская область                                 | 81             | 104           | 3,36                 | 2,78          | -17,3                                 |
| Саратовская область                               | 50             | 68            | 2,65                 | 3,17          | 19,6                                  |
| Ульяновская область                               | 41             | 72            | 2,54                 | 2,85          | 12,2                                  |
| Уральский   | 1552           | 1620          | 59,07                | 60,06         | 1,7                                   |
| Курганская область                                | 183            | 172           | 3,68                 | 3,28          | -10,9                                 |

|                            |      |      |        |        |       |
|----------------------------|------|------|--------|--------|-------|
| Свердловская область       | 419  | 539  | 18,42  | 21,21  | 15,1  |
| Тюменская область          | 143  | 130  | 5,61   | 5,49   | -2,1  |
| Челябинская область        | -    | -    | 3,21   | 3,79   | 18,1  |
| Ханты-Мансийский а.о.      | 646  | 626  | 23,65  | 21,79  | -7,9  |
| Ямало-Ненецкий а.о.        | 161  | 153  | 4,50   | 4,50   | 0,0   |
| Сибирский                  | 1846 | 1954 | 158,5  | 161,4  | 1,8   |
| Республика Алтай           | -    | -    | 1,19   | 1,19   | 0,0   |
| Республика Бурятия         | 79   | 126  | 6,44   | 6,50   | 0,9   |
| Республика Тыва            | 21   | 39   | 4,00   | 4,65   | 16,3  |
| Республика Хакасия         | -    | -    | 0,39   | 0,48   | 23,1  |
| Алтайский край             | 44   | 67   | 6,21   | 6,35   | 2,3   |
| Забайкальский край**       | 28   | 80   | 12,08  | 11,74  | -2,8  |
| Красноярский край* *       | 608  | 662  | 60,68  | 63,30  | 4,3   |
| Иркутская область**        | 653  | 514  | 40,60  | 40,90  | 0,7   |
| Кемеровская область        | -    | 11   | 2,36   | 2,49   | 5,5   |
| Новосибирская область      | 42   | 75   | 6,40   | 6,50   | 1,6   |
| Омская область             | 77   | 105  | 2,79   | 2,81   | 0,7   |
| Томская область            | 294  | 275  | 15,40  | 14,48  | -6,0  |
| Дальневосточный            | 2482 | 2745 | 114,10 | 115,59 | 1,3   |
| Респ. Саха (Якутия)        | 782  | 940  | 48,00  | 52,00  | 8,3   |
| Камчатский край            | 158  | 141  | 3,17   | 3,51   | 10,7  |
| Приморский край            | 30   | 25   | 2,50   | 2,50   | 0,0   |
| Хабаровский край           | 703  | 738  | 25,50  | 26,00  | 2,0   |
| Амурская область           | 505  | 645  | 18,10  | 18,28  | 1,0   |
| Магаданская область        | 213  | 164  | 10,27  | 8,20   | -20,2 |
| Еврейская авт.область      | -    | -    | 0,56   | 0,40   | -28,6 |
| Чукотский авт. округ округ | 91   | 92   | 6,00   | 4,70   | -21,7 |

\* – добыча не производилась; \*\* – Забайкальский край, в т.ч. Читинская область и Усть-Ордынский Бурятский а.о.; Красноярский край, в т.ч. Красноярский край, Таймырский и Эвенкийский а.о.; Иркутская область, в т.ч. Иркутская область и Агинский Бурятский а.о.

## Литература

Состояние ресурсов охотничьих копытных животных, медведей, соболя, бобра, выдры и их добыча в Российской Федерации в 2003–2008 гг. (Информационные материалы в графиках и таблицах). Выпуск 1. М. 2009. 100 с.

## Литература

- Абрамов К.Г. Материалы к распространению, экологии и промыслу лосей Приамурья // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1949. Т. 54, вып. 1. С. 17-28.
- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 232 с.
- Алексеев А.И. Амурская экспедиция 1849-1855 гг. М.: Мысль, 1974. 191 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. Компьютерное моделирование генетических процессов в структурированных популяциях // Докл. АН СССР, 1991. Т. 219, № 6. С. 1464 – 1472.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31. № 5. С. 507-526.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в в популяционной генетике // Генетика 2002. Т. 38, № 9. С. 1173 – 1195.
- Андреев Н. И. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск, 1999. 452 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. О скорости эволюционных преобразований в условиях некогерентной эволюции // Биологическая эволюция. Т. 2. Томск: ТГУ. 2002. С. 32-42.
- Андреева С. И. Современные *Cerastoderma (Bivalvia, Cardiidae)* Аральского моря. Омск, 2000. 240 с.
- Антонов А.С. Геномика и геносистематика // Генетика. 2002. Т. 28, № 6. С. 751– 757.
- Антонов А.С. О взаимосвязи геносистематики и геномики // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, №. 2. С. 181-186.
- Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика, 2006. Т. 42, № 3. С. 310–324.
- Байдавлетов Р.Ж. Лоси // Маралы, лоси. Алма-Ата: Кайнар, 1989. С. 211-301.
- Байдавлетов Р.Ж. Радиомечение лосей (*Alces alces* L.) в Казахстане // VI съезд териолов. о-ва. М. 1999. С. 17.
- Байдавлетов Р.Ж. Экология и поведение лося в Западном Алтае // Экология и поведение млекопитающих Казахстана. Тр. Ин -та зоологии. Алма-Ата, 1988. Т. 44. С. 7-36.
- Балейшис Р.М. Сезонные миграции лося в Литве // III Междунар. симпоз. по лосю. Сыктывкар, 1990. С. .97.
- Банников А.Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 669 с.
- Банников А.Г. О промысле лося // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. Сб. 2. С. 3-8.
- Банников А.Г., Жирнов Л.В. Некоторые вопросы охраны лося в РСФСР // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Сб. 3.
- Банникова А.А. Молекулярные маркёры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биологии, 2004. Т.65, № 4. С. 278-305.

- Богатырев А. Лось в Костромской области // Охота и охотничье хоз-во. 1982. №5. С. 8-10.
- Боескоров Г.Г. К систематике ископаемых лосей Якутии // VI съезд териол. о-ва. М., 1999. С.32.
- Боескоров Г.Г. О таксономической структуре рода *Alces* (*Artiodactyla Cervidae*) // Вестник зоологии. 1996. №6. С.70-78.
- Боескоров Г.Г. Систематика и происхождение современных лосей. Новосибирск. Наука Сиб. Издат. фирма РАН, 2001. 119 с.
- Боескоров Г.Г., Щелчков М.В., Ревин Ю.В. Кариотип лося (*Alces alces L.*) из Северо-восточной Азии // Докл.РАН. 1993. т.329. №4. С.506-508.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1084, 233 с.
- Боркин Л.Ю., Даревский И.С. Ретикулярное (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. Общей биологии. 1980. Т. 41, № 4. С. 485 – 506.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 936-960.
- Бородин П.Н. Мифы и рифы хромосомного видообразования. Вестник ВОГИС. 1998. № 3 (интернет-журнал).
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука, 1983. 305 с.
- Бутурлин С.А. Лоси. М.-Л.: КОИЗ, 1934. 69 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Классики советской генетики. М.: Наука, 1968, с. 9 – 50.
- Вейр Б. Анализ генетических данных. М.: Мир, 1995. 400 с.
- Верещагин Н.К. Геологическая история лося и его освоение первобытным человеком // Биология и промысел лося. М., Россельхозиздат, 1967, сб. 3, с. 3-37.
- Верещагин Н.К., Николаев А.И. Промысловые животные у неолитических племен Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. 1979. Т. 84., вып. 5. С. 40-44.
- Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 309 с.
- Верещагин Н.К., Мекаев Ю.А. Происхождение и история северного оленя // Северный олень в России, 1982 –2002 гг. М.: Триада-фарм, 2003. С. 16-33.
- Войлочников А.Т., Войлочникова С.Д. Охотничьи лайки. М.: ООО «ПТП Эра», 2000. 352 с.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. Отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс – Традиция, АБФ, 1999. 640 с.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии // Тр. Палеонтологического ин-та. М., 1990. Т. 240. 208 с.
- Галака Б.А. Расширение ареала лося на Украине // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. 1964, сб. 1, с. 35-43.
- Галь Э. Медьеша Г; Верецкеи Л; Электрофорез в разделении биологических макромолекул. М.: Мир. 1982, 448 с.
- Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. 5-152 с.
- Гёбель Г. Влияние человека и его культуры на царство животных // Природа и охота. 1879. Т.1. С. 95-117.

- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. / Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 776 с.
- Герасимов И.П., Марков К.К. Ледниковый период на территории СССР. Физико-географические условия ледникового периода. Труды Института Географии. М.: АН СССР, 1939, вып. 33. 462 с.
- Герасимова Т.И. Молекулярные основы гибридного дисгенеза // Генетика, 1985. Т.21, № 1. С. 5 – 17.
- Гилёва Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука, 1990. 198 с.
- Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. Киев: Урожай. 1993. 526 с.
- Глушков В.М. Лось вятских лесов // Охота и охотничье хоз-во. 1982. № 1. С. 16-18.
- Глушков В.М. Лось. Экология и управление популяциями. Киров, 2001. 317 с.
- Глушков В.М. Норма или квота? // Охота и охотничье хозяйство. 2008. № 12. С. 1-2.
- Глушков В.М. Особенности экологии лося в охотничьих угодьях бассейна Вятки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 22 с.
- Глушков В.М. Совершенствовать промысел лося // Охота и охотничье хоз-во. 1983. № 1. С. 4-5.
- Глушков В.М. Сукцессии или антропоген? Почему исчезают лось и кабан // Охотничье дело. 1997. № 5-6. С. 8-9.
- Глушков В.М., Граков Н.Н., Козловский И.С., Колесников В.В., Машкин В.И., Пименов В.Н., Сафонов В.Г., Синицын А.А., Шляева Л.М. Управление популяциями охотничьих животных. Киров. 1999. 212 с.
- Гордиук Н.М. Миграции южно-уральских лосей // Охота и охотничье хоз-во. 1982. № 4. С. 12-14.
- Гордиук Н.М. Особенности экологии копытных Башкирского заповедника: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1981. 24 с.
- Гордиук Н.М. Факторы смертности лося и марала в Башкирском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. 1980. С. 140-141.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Гречко В.В. Молекулярные маркёры ДНК в изучении филогении и систематики // Генетика. 2002. Т. 38, № 8. С. 1013-1033.
- Гросвальд М.Г. 1983. Покровные ледники континентальных шельфов. М., Наука, 1-216.
- Гросвальд М.Г. Евразийский ледниковый покров // Гляциологический словарь. Л.: Гидрометеоздат, 1984. С. 130-131.
- Гросвальд М.Г. Материалы гляциологических исследований, 1998. Вып.84. С. 121-129.
- Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М., 1999. 84 с.
- Гросвальд М.Г., Котляков В.М. Великая приледниковая система стока Северной Евразии и ее значение для межрегиональных корреляций (Четвертичный период). Палеогеография и литология. Кишинев: Штиинца, 1989. С. 5-13.
- Груздев А.Р., Проняев А.В. Определение возраста сайгака (*Saiga tatarica*) по слоям цемента зубов // Зоологический журнал, 1994, т. 73, вып. 7, 8. С. 223-226.

- Давыдов А.В. Внутривидовая дифференциация северного оленя Евразии по морфологическим признакам и генотипу // Северный олень в России, 1982–2002 гг. М.: Триада-фарм, 2003. С. 34-55.
- Давыдов А.В., Пискунов О.Д., Проняев А.В., Рожков Ю.И. Пространственная дифференциация лося Евразии (*Alces alces* L.) по результатам оценки охотничьих трофеев // Вестник охотоведения, 2004, т. 1, № 1, С.36-40.
- Давыдов А.В., Холодова М.В., Марков Н.И., Мещерский И.Г. и др. Генетическая изменчивость (мтДНК), расселение и дифференциация форм лося (*Alces alces* L.) // Материалы междунар. конф. «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». Черноголовка, 26-30 ноября 2007 г. Москва. КМК, 2007. С. 41-48.
- Давыдов А.В., Холодова М.В., Мещерский И.Г. и др. Микроэволюция северных оленей (*Rangifer tarandus* L.). Анализ мтДНК // Вестник охотоведения. 2009. Т. 6. № 2, с. 146-150.
- Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл. Минск: Технология, 2003. 495 с.
- Данилкин А.А. Куда исчез лось? Охота и охотничье хозяйство. 2001, № 5. С. 12-15.
- Данилкин А.А. Олени (*Cervidae*). М: Геос. 1999. 552 с.
- Данилкин А.А. Свиньи (*Suidae*). М.: ГЕОС, 2002, 309 с.
- Данилкин А.А. Полорогие (*Bovidae*). М.: ГЕОС, 2005. 505 с.
- Данилкин А.А. Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами). М.: ГЕОС, 2006. 366 с.
- Данилкин А.А. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Товарищество научных изданий. КМК, 2009. 310 с.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А. От дискуссий - к действиям // Охота и охотничье хозяйство. 1987. № 4. С. 6-7.
- Данилов П.И. Популяционная динамика. Размножение. В кн.: Биология и использование лося. М.: Наука, 1986. С. 90-98.
- Дарман Ю.А. Млекопитающие Хинганского заповедника. Благовещенск, 1990. 164 с.
- Дворников М.Г. Экология и биогеоэкологическая роль копытных в Ильменском государственном заповеднике им. В.И. Ленина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1984. 25 с.
- Дворячкин А.В. Лось Нижнего Приамурья (экология и хозяйственное использование): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1975. 23 с.
- Дёжкин В.В. Охота и охотничье хозяйство мира. М.: Лесн. пр-сть, 1983. 358 с.
- Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. М.: Мир, 1980. 119 с.
- Дицевич В.Н. Систематика и морфология лося Восточной Сибири // III Международный симпозиум по лосю. Сыктывкар. 1990. С. 30.
- Дмитриев В.В. Копытные звери Алтайского заповедника и прилежащих мест (Восточный Алтай и Западные Саяны) // Тр. Алтайского заповедника. М. 1938. Вып. 1. С. 171-262.
- Друри И.В., Митюшев П.В. Оленеводство. М.; Л.: Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1963. 243 с.
- Дубинин Н.П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксп. биол., 1931. Т.7. С. 463 – 479.

- Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 743с.
- Егоров О.В. Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 259 с.
- Емельянов А.Ф., Расницын А.П. Систематика, филогения, кладистика // Природа. 1991. №7. С. 26-37.
- Железнов Н.К. Дикие копытные северо-востока СССР. Владивосток, 1990. 479 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Жирнов Л.В. Миграции лосей в европейской части СССР // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. 1967. Сб. 3. С. 80-104.
- Житков Б.М. О лосях Уссурийского края. Дневник зоологического отделения общества любителей естествознания. Новая серия. 1914. Т. 2, № 3. С. 5-14.
- Загузов А.В. Миграции лося в условиях трансформированных ландшафтов средне-таежного Зауралья // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч. 1. С. 169-170.
- Зайцев В.А. Пространственная структура популяции лося центральной части европейской России. // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 3. С. 3-14.
- Залесский П.М. Северные олени и лоси в Колыванском районе // Охотник и рыбак Сибири. 1934. № 3. С. .24.
- Захаров Б.П. Трансформационная типологическая систематика. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. 164 с.
- Иванова О.А. Генетика. М.: Колос, 1974. 431 с.
- Ильин Н.А. Генетика и разведение собак. Генетическое введение в кюнологию: М; Государственное издательство сельскохозяйственной академии, 1932 (Переиздание. М; Российское кинологическое общество, 1992. 164 с.
- Иммунологические методы. Под ред. Фримеля. М.: Мир, 1979, 518 с.
- Инструкция о порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР. М., 1984. 40 с.
- Калецкая М.Л. Экология и хозяйственное значение лося на побережьях Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1961. Вып. 7. С. 175-246.
- Калецкий А.А. Суточный цикл активности лосей в первый год их жизни // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Сб. 3. С. 247-256.
- Камбалин В. Промхозы Приамурья // Охота и охотничье хоз-во. 1981. № 1. С. 4-6.
- Канаков Е.С. Лось нечерноземной зоны РСФСР (экология и хозяйственное значение): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М. 1983. 20 с.
- Капланов Л.Г. Биология и промысел лося в бассейне р. Демьянки // Лось и его промысел. М.: Главпушнина, 1935. С. 5-102.
- Капланов Л.Г. Тигр, изюбрь, лось. М.: Изд-во МОИП, 1948. 125 с.
- Каракулько Н.Р., Иванов М.А., Семихатова С.Н. Антропогенное влияние на лося в Саратовской области // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1989. Ч. 1. С. 128-130.
- Каталог охотничьих трофеев. 1-ая Международная выставка «Природа, охота и охотничьи трофеи», 2002 г. // М.:ПИК «Максима», 2002. 192 с.
- Каталог охотничьих трофеев. 2-ая Международная выставка «Природа, охота и охотничьи трофеи», 2003 г. // М.: ПИК «Максима», 2003. 100 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.

- Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 1966. 346 с.
- Кичигаев Э.Е. Миграция лосей и их численность в заповеднике «Басеги» // Природные ресурсы Западно-Уральского Нечерноземья, их рациональное использование и охрана. Пермь, 1995. С. 29-35.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. С. 246.
- Клевезаль Г.А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е., Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 1967. 144 с.
- Кнорре Е.П. Итоги и перспективы одомашнивания лося // Тр. Печёро-Ильчского гос. заповедника. 1961. Вып. IX. С. 5-113.
- Кнорре Е.П. Экология лося // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. из-во, 1959. Вып. VII, с. 5-122.
- Кнорре Е.П., Шубин Г.Г. Определение возраста лося. // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1959, вып. VII, С. 123-132.
- Кодекс зоологической номенклатуры. Л.: Наука, 1988. 205 с.
- Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н.К. Беренгия: история и эволюция. М.: Наука. 1995. 383 с.
- Козло П.Г. Динамика плодовитости лося (*Alces alces* L.) В Белоруссии // Зоол. журн. 1980. т. 58, № 6. С. 925-933.
- Козло П.Г. Эколого-морфологический анализ популяций лося. Минск: Наука и техника, 1983. 216 с.
- Козловский А.И. Хромосомный полиморфизм и цитогенетический механизм регуляции соотношения полов у лесного лемминга *Myopus schisticolor* Lill. // Генетика, 1985. Т. 21. № 1. С. 60-68.
- Козырев Р.В. Древнейшее прошлое Сахалина. Южно-Сахалинск, 1960. 95 с.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Колчанов Н.А., Соловьёв В.В. Перестройка ДНК по участкам повторов и эволюция геномов // Структура и эволюция геномов / Итоги науки и техники. Молекулярная биология. М.: ВИНТИ, 1985. Т. 21. С. 81 – 122.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В. Кодирование и эволюция сложности биологической организации. В кн. Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 60-96.
- Конюкова Л.Г., Орлова В.В., Швер Ц.А. Климатические характеристики СССР по месяцам. Гидрометеоздат: Л. 1971. 144 с.
- Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка, 1982. 261 с.
- Корневен С., Лесбр М. Распознавание возраста по зубам и другим производным кожи лошади, коровы, овцы, свиньи, верблюда, собаки, кошки и домашних птиц. М.: Новая деревня, 1929. 383 с.
- Корниенко И.В., Брень А.Б., Войнова Н.В., Гуськов Е.П. Структурная организация митохондриальной ДНК позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 2004. Т. 124. № 1. С. 17-27.
- Коскела Т., Нюгрэн Т., Блюдник Л.В. Охота на лосей в Финляндии (анализ опросного материала 1999 года // Вестник охотоведения. 2006. Т. 3, № 3. С. 333-344.



- Краев Н.В. Проблема охотничьего браконьерства и пути ее решения // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 17-30.
- Крюков А.П. Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке // Проблемы эволюции. Т. V. Под ред. А.П. Крюкова и Л.И. Якименко. Владивосток: Дальнаука. 2003. С. 31-39.
- Кузнецова М.В., Холодова М.В., Данилкин А.А. Молекулярная филогения оленых (Cervidae, Artiodactyla) // Генетика. 2005. Т. 41, № 7. С. 910-918.
- Кулагин Н.М. Лоси СССР // Тр. Лаборатории прикладной зоологии. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 120 с.
- Кучеренко С.П. К распространению, численности и использованию уссурийского лося // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 108-109.
- Кэйн А. Вид и его эволюция. М.: Изд. Иностран. литер. 1958. 244 с.
- Кэрролл Р. Палеантология и эволюция позвоночных. Т.3 – М.: Наука, 1993. С. 141 – 168.
- Лавов М.А. Лось и северный олень на Среднесибирском плоскогорье // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977. С. 89-90.
- Лаптев И.П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск.: Изд-во Томского ун-та, 1958. С. 1-285.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Наука, 2004. С. 166.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Линьков А.Б. Охотничьи водоплавающие птицы России. М.: ГУ «Центрохотконтроль». 2002. С. 268.
- Лихтенштейн Е.А., Басина И.Л. Исследование полости рта у близнецов. Сообщение II. Прорезывание, смена, морфология и расположение зубов // Труды медико-генетического научно-исследовательского института им. М. Горького. Том IV. М.- Л.: государственное издательство биологической и медицинской литературы, 1936. С. 328-352.
- Ломанов И.К. Эколого-географический анализ размещения населения лося. Автореф. диссерт. на соиск. канд.географ. наук. М., МГУ, Географический факультет, 1992. 23 с.
- Ломанов И.К. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в Европейской части России. М.: изд-во ЦНИЛ, 1995. 60 с.
- Ломанов И.К. Зимний маршрутный учет охотничьих животных на больших территориях: итоги и перспективы // Зоол. журн. 2000. т. 79, № 4, С. 430-436
- Ломанов И.К. Многолетние колебания численности охотничьих животных // Вестник охотоведения. 2006. Т. 3, № 2. С. 129-137.
- Ломанов И.К. Научные основы охотничьего ресурсоведения (избранные работы). Под ред. Н.В. Ломановой. М.: Центрохотконтроль. 2007. С. 291.
- Ломанов И.К., Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ломанова Н.В., Мирутенко В.С., Молочаев А.В., Мошева Т.С., Наумова А.А., Новиков Г.В., Овсякова Н.Э. Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991-1995 гг.), М.: ЦНИЛ, 1996. 225 с.
- Ломанов И.К., Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ломанова Н.В., Межнев А.П., Межнева О.П., Мирутенко В.С., Молочаев А.В., Мошева Т.С., Наумова А.А.,

- Папонов В.А., Сиголаева Е.А., Сидоров С.В. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. Информационно-аналитические материалы. М.: Из-во «Центрохотконтроль», 2000. 132 с.
- Лопатин В.Н., С.В. Росоловский. Оптимальная селективная эксплуатация популяции растительноядных млекопитающих на примере лося (*Alces alces*) // Зоологический журнал. 1997. Т. 76, № 5. С. 608-614.
- Ляпунова Е.А., Иваницкий С.В., Кораблев В.Н., Янина И.Ю. Полный робертсоновский веер хромосомных форм слепушонок подвида *Ellobius talpinus* // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 5. с. 1209-1219.
- Маак Р.К. Вилуйский округ Якутской области. СПб, 1887. Ч. 3.; переиздано: Маак Р.К. Вилуйский округ Якутской области. 2-е изд. М.: Яна, 1994. 592 с.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. изд. иностр. лит. 1947. С. 504.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1968. 597 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир. 1974. 460 с.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир. 1986. 286 с.
- Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 249 с.
- Мамаев Ю. Добыча лосей в Швеции.// Охота и охотничье хоз-во. 1984. № 5. С. 10-11.
- Марков Г.Г., Данилкин А.А. Краниометрическая характеристика лося (*Alces alces* L.) Евразии // Изв. РАН. Сер. Биолог. 1996. № 2. С. 244-247.
- Марковский О.С. К вопросу о современном состоянии популяции лося в Карелии. В кн.: Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: КФ АН СССР. 1978. С. 182-186.
- Матвеев А. Копытные Челябинской области // Охота и охотничье хозяйство. 1999. № 2, С.10-11.
- Матвеев А.С., Бакунин В.А. Промысловые звери и птицы Челябинской области. Челябинск, 1994. 383 с.
- Машуров А.М. Генетические маркеры в селекции животных. М.: Наука. 1980. 320 с.
- Матишев Г.Г. Кризис экосистемы Баренцева моря. Причины дестабилизации. Препринт I. Апатиты. 1990а. 65 с.
- Матишев Г.Г. Море на грани опустошения // Природа, 1990б. № 3. С. 30-37.
- Медников Б.М. Закон гомологической изменчивости. М.: Знание, 1980. 64 с. / То же в кн. Б.М. Медников. Избранные труды. Организм. Геном. Язык. М.:Т- во научных изданий КМК. 2005. С. 168 – 203.
- Мельников В.К., Мельников В.В. Управление ресурсами охотничьих животных // Вестник охотоведения. 2008. Т. 5, № 1. С. 32-45.
- Мензбир М. О путях распространения животных // Природа и охота. Октябрь. 1878. С. 32-34.
- Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири: Сибирская фауна. СПб., ч. 2. Отд. 5. 1869. 310 с.
- Михайлов К.Е. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц // Орнитология. Вып. 30. 2003. С. 9-24.

- Мичурин Л.Н., Мироненко О.Н. О лосе в горах Путорана // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Сб. 3. С. 72-75.
- Монахов В.Г. Динамика размерной структуры некоторых популяций соболя в СССР // Анализ размерной и возрастной структуры
- Назаренко А.А. Возможна ли единая концепция вида в орнитологии (мнение практикующего систематика) // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 2. С. 180-186.
- Назаров В.И. Учение о макроэволюции. На путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: Ком Книга, 2005. 520 с.
- Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 403 с.
- Наумов Н.П. Млекопитающие Тунгусского округа. Труд полярной комиссии АН СССР. 1934. Вып. 17. 120 с.
- Недзельский Е.М. Экология, охрана и воспроизводство диких копытных животных в Предбайкалье. Дис. на соискание уч. степ. доктора биол. наук. М. 2008. 387 с.
- Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев: КВЦ, 2004. 418 с.
- Нюгрэн Т., Песонен М., Тюккюлайнен Р., Вален М., Руусила В. Причины высокой продуктивности лося в Финляндии // Вестник охотоведения. 2007. Т. 4, № 2. С. 148-160.
- Обермайер Г. Доисторический Человек. Пер. с нем. П.Ю. Шмидта. Изд. Брокгауз и Ефрон. СПб., 1913. 63 с.
- Одинцова М.С., Юрина Н.П. Геном митохондрий протистов // Генетика. 2002. Т. 38. № 6. С. 773-778.
- Одинцова М.С., Юрина Н.П. Геномика и эволюция клеточных органелл // Генетика. 2005. Т. 41. № 9. с. 1170-1182.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 1973. 227 с.
- Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. Цитогенетические методы в систематике млекопитающих. М.: Наука. 1974. 207 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 1983. 405 с. Яковлев А.Ф. Цитогенетическая оценка племенных животных. М.: Агропромиздат. 1985. 256 с.
- Охапкин С.К. Микроэволюционные процессы в популяциях крупного рогатого скота. // Дис. на соиск. уч. степени докт. с.-х. наук. М.: ВНИИплем, 1992. .300 с.
- Охапкин С.К., Дунин И.М., Рожков Ю.И. Селекция и эволюционный процесс. М.: Изд. ВНИИПД, 1995. 218 с.
- Охапкин С.К., Проняев А.В., Рожков Ю.И. Особенности микроэволюционных процессов при пороодообразовании у крупного рогатого скота // С.-х. биология, 1997. № 6. С. 15 -30.
- Охапкин С.К., Проняев А.В., Рожков Ю.И. Отбор в «гибридных» популяциях крупного рогатого скота // Генетика, 1996. т. 32, № 8, с. 1112-1118.
- Охапкин С.К., Рожков Ю.И., Хрунова А.И. Стабилизирующий отбор и В-локус групп крови крупного рогатого скота // Сельскохозяйственная биология, 1987. № 5, с. 75-79.
- Ошанин А. Промысловая и спортивная охота с северной Маньчжурии. 1934. № 7. с. 12-24.

- Павлинов И.Я. Методы кладистики. М.: Изд-во МГУ, 1989. 118 с.
- Павлинов И. Я. Основания новой филогенетики // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, №. 4. С 334-366.
- Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладистический аспект). М.: КМК. 2005. 391 с.
- Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть III. Копытные. Киров. 1999. 666 с.
- Павлов М.П. Почему исчезают лоси? // Охотничьи просторы. 1998. Кн. 1. С. 158-171.
- Панов Н.К. История развития растительности горной части Южного Урала в позднем плейстоцене и голоцене, по палинологическим данным // Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1999. С. 144 - 158.
- Папонов В.А. Влияние промысла на структуру популяции лося // Управление популяциями диких копытных животных. М., 1985. С. 34-39.
- Пасеков В.П. Генетические расстояния // Итоги науки и техники. Сер. Общая генетика. М.: ВИНТИ, 1983. Т. 8. С. 4-75.
- Пасеков В.П. Генный дрейф и изменчивость в системах популяций. В кн. Математические модели в экологии и генетике. М.: Наука, 1981. С. 148-173.
- Перовский М.Д. Лось. Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980 а. С. 95-97.
- Перовский М.Д. Методы управления популяциями ценных охотничьих животных России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 1998. 59 с.
- Перовский М.Д. Первые результаты мечения лосей в СССР. // Повышение продуктивности звероводства и охотничье-промысловой фауны. М.: 1980 б. С. 36-45.
- Перовский М.Д. Плодовитость лосей в различных ландшафтных зонах Европейской части Российской Федерации.// Повышение продуктивности звероводства и охотничье-промысловой фауны. Тр. ВСХИЗО, Вып. 119. М. 1976. С. 68-73.
- Перовский М.Д. Роль различных факторов в потерях популяций диких копытных животных в РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М. 1988. С. 106-126.
- Перовский М.Д. Роль различных факторов в потерях популяций диких копытных животных в РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М., 1988. С. 106-126.
- Песенко Ю. А. Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции, как научные гипотезы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 234. С. 61-156.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 212 с.
- Петров Н.Б., Алёшин В.В. Условно-нейтральные филогенетические признаки крупных таксонов – новый аспект эволюции макромолекул // Генетика. 2002. Т. 38, № 8. С. 1043-1062.
- Пискунов О.Д. Анализ механизмов отбора в популяциях крупного рогатого скота. / / Дисс. на соиск. уч. степени к. с.-х. наук. М.: ВНИИплем, 1992. 120 с.
- Плохинский Н.А. Наследуемость. Новосибирск: Наука. 1964. 194 с.
- Побединский Г.Д. Антропогенное воздействие на динамику численности копытных Центрального Черноземья (на примере липецкой области): Автореф. дисс... канд. биол. наук, Воронеж, 1997. 19 с.
- Полежаев Н.М. Структура населения лося и его использование в республике Коми / / Тр. Коми науч. центра УО РАН. 1994. № 136. С. 39-44.

- Поливанов В.М. Ранги и особенности структуры популяций у птиц // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 6. С. 43-50.
- Преображенский В.С. Кодарский ледниковый район (Забайкалье). «Гляциол. исслед. в период МГТ» Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 4. с. 1-32.
- Приклонский С.Г. Численность охотничьих зверей в европейской части РСФСР и Белоруссии в 1968 г. // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970. Вып. 2. С.9-10.
- Приходько В.И. Кабарга. Происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М.: Геос. 2003. С. 443.
- Проняев А.В. Микроэволюционные процессы и рациональное использование популяций животных. // Диссер. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. М.: РГАЗУ, 1998, 300 с.
- Проняев А.В., Охапкин С.К., Рожков Ю.И., Галимов И.Р. Пискунов О.Д. Направленный отбор, как основа образования различных форм отбора по количественным признакам // Докл. ВАСХНИЛ, 1991. № 4. С. 40–43.
- Проняев А.В., Пискунов О.Д., Охапкин С.К., Рожков Л.В., Рожкова Ю.И. Стабилизирующий отбор в популяциях крупного рогатого скота по признаку «уровень нормальных антител» // Докл. ВАСХНИЛ, 1990. № 10. С. 35-37.
- Проняев А.В., Рожков Ю.И. Генетический эффект действия стабилизирующего отбора в изолированной популяции сайгака (*Saiga tatarica* L.) // Генетика, 1988, т. 24, № 7. С. 1256-1261.
- Проняев А.В., Рожков Ю.И. Две фазы формообразования, реализующиеся в ходе микроэволюции // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57, № 3. С.346-359.
- Проняев А.В., Рожков Ю.И. Исследование по теории отбора. М.: ЦНИЛ, 1998. 100 с.
- Проняев А.В., Рожков Ю.И., Охапкин С.К. и др. Фазы формообразования животных, реализующиеся в ходе дифференциации популяций // Доклады РАСХН. 1995, № 4. С.31-33.
- Раевский В.В. Очерки охотничьих млекопитающих Кондо-Сосьвинского заповедника // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1974. С. 319-332.
- Раков Н.В. Географические и экологические популяции лося в Амуро -Уссурийском крае // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1964. Сб. 1. С. 44-100.
- Раков Н.В. Материалы по распространению и экологии лося в Амуро -Уссурийском крае // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. Сб. 2. С. 28-65.
- Раменский С.Е., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке. Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 92-102.
- Расницын А.П. «Кошмар Холдейна» – фикция. Реплика Б.М. Медникову // Журн. общей биол., 1989. Т. 50, №1. С. 136 – 137.
- Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: КМК, 2005. 347 с.
- Рожков Ю.И. Базовые понятия эволюционной биологии. 1. Популяция // Вестник охотоведения, 2004. Т. 1. №. 3. С. 299-314.
- Рожков Ю.И. Базовые понятия эволюционной биологии. 2. Вид // Вестник охотоведения, 2005. Т. 2. №. 1. С. 75-84.
- Рожков Ю.И. Базовые понятия эволюционной биологии. 3. Приспособленность // Вестник охотоведения, 2005. Т.2, № 1. С. 85 – 89.

- Рожков Ю.И. Факторы эволюции // Вестник охотоведения, 2006а. Т.3, №2. С. 193 – 221.
- Рожков Ю.И. Генетический полиморфизм амилаз, выявляемый у некоторых видов парнокопытных методом электрофореза в полиакриламидном геле // Генетика, 1983б. Т. 19, № 3. С. 488 – 497.
- Рожков Ю.И. Базовые понятия эволюционной биологии. 4. Эволюция // Вестник охотоведения, 2006в. Т. 3, № 1. С. 63–80.
- Рожков Ю.И. Проняев А.В. Микроэволюционный процесс. М.: ЦНИЛ, 1994. 364 с.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В. Коэффициент сходства между популяциями по количественным признакам и генотипам // С.-х. биология. 1992. № 6. С. 26-35.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В., Пискунов О.Д., Овсяюкова Н.Э., Давыдов А.В., Рожкова Л.В. Лось Европейской части Российской Федерации. Популяционное деление, отбор, сезонные изменения, морфологическая и этологическая дифференциация (по результатам анализа лицензионной информации) // Вопросы современного охотоведения. М.: Центрохотконтроль, 2002. С. 153-158.
- Рожков Ю.И. Проняев А.В., Пискунов О.Д., Овсяюкова Н.Э., Давыдов А.В., Рожкова Л.В. Лось европейской части Российской Федерации. Популяционное деление, отбор, сезонные изменения, морфологическая и «этологическая» дифференциация (по результатам анализа лицензионной информации). // Вопросы современного охотоведения. М.: Центрохотконтроль, 2002. С. 152-158.
- Рожков Ю.И. Электрофоретическое разделение множественных форм фермента в среде содержащей субстрат // С.-х. биология, 1983а, № 11. С. 107 – 115.
- Рожков Ю.И., Давыдов А.В., Холодова М.В. Формы северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) 2. Генетическая изменчивость и пути циркумполярного расселения // Вестник охотоведения, 2005. Т. 2, № 2, С. 125-134.
- Рожков Ю.И., Охупкин С.К., Воробьев Э.Г., Безенко С.П., Галимов И.Р., Пискунов О.Д., Рожкова Л.В. Действие отбора на гетерозиготность сельскохозяйственных животных // Цитология и генетика, 1989. т. 23, № 1, С. 36-39.
- Рожков Ю.И., Охупкин С.К., Галимов И.Р., Проняев А.В. Механизм отбора по количественным признакам в популяциях животных. Классификация типов и форм отбора // С.-х. биология. 1991. № 4. С. 3 – 16.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В. Микроэволюционный процесс. М.: Изд-во ЦНИЛ. 1994. 364с.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В. Современные представления о естественных факторах эволюции популяций животных // С.-х. биология, 1994б, № 6. С. 9 – 24.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В., Охупкин С.К. и др. О двухфазности формообразования в ходе микроэволюции популяций животных // С.-х. биология. 1995. № 4. С. 26-38.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В., Пискунов О.В., Овсяюкова Н.Э., Давыдов А.В., Рожкова Л.В. Лось. Популяционно-биологический анализ лицензионной информации // Охотничьи животные России. М.: Изд-во Центрохотконтроль, 2001. Вып. 4. 263 с.
- Рожков Ю.И., Холодова М.В., Давыдов А.В., Мещерский И.Г., Пискунов О.Д. Пространственная дифференциация европейского лося (*Alces alces alces* L.) по результатам анализа мтДНК // Вестник охотоведения, 2005. Т. 2. № 3, с. 287-290.
- Ромашов Д.Д. Об условиях «равновесия» // Журн. эксп. биол., 1931. Т.7. С. 442 – 454.

- Русаков О.С. Лось. В кн.: Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. С. 182-186.
- Русанов Я.С. Основы охотоведения. М.: Изд-во МГУ, 1986. 160 с.
- Рысков А.П. Мультилокусный ДНК – фингерпринтинг в генетикопопуляционных исследованиях биоразнообразия // Молекуляр. биология, 1999. Т. 33, № 6. С. 997 – 1011.
- Сабанеев Л.П. Охотничьи звери. М.: Физкульт. и спорт, 1988. 480 с.
- Саблина Т.Б. Копытные Беловежской Пуши // Труды ИМЖ им. А.Н. Северцова. 1955. Т. 15. 191 с.
- Саики Р., Гиленстен Н., Эрлих Г. Полимеразная цепная реакция // Анализ генома. Методы. Под ред. Дейвиса. М.: Мир, 1990. С. 176 – 190.
- Свирижев Ю.М., Тимофеев Н.Н. О регулировании численности популяции с возрастной структурой // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 2. С. 200-209.
- Северцов А.С. Современные концепции вида // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 3-15.
- Северцев А.С. Теория эволюции. М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. 380 с.
- Северцев Н.А. Лось или сохатый // Вестник естественных наук. 1854. № 19. С. 290-299.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Лось на Кольском полуострове // Труды Лапландского заповедника. 1948. Вып. 2. С. 91-162.
- Сержанин И.Н. Млекопитающие Белоруссии. Минск.: Изд-во АН БССР, 1961. 318 с.
- Сигарев В.А. Особенности сезонных миграций лосей на Южном Урале // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 120-121.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 359 с.
- Сипко Т.П., Филь В.И., Груздев А.Р. Переселение лося. Сибирская зоологическая конференция. Тезисы докладов всероссийской конференции, посвященной 60-летию ИСЭЖ СО РАН, 15-22 сентября 2004 г. Новосибирск. 2004. С. 188-189.
- Сипко Т.П., Филь В.И., Груздев А.Р. Расселение лося на Камчатке. Труды VI Международного симпозиума по лосю. Лось в девственной и измененной человеком среде. Якутск 14-20 августа 2008. 2008 С. 115-116.
- Сицко А. Рационально использовать ресурсы копытных // Охота и охотничье хозяйство. 1986. № 6. С. 1-2.
- Скалон В.Н., Щербаков И., Базыкин М. Природа и социалистическое хозяйство. 1941. Вып 8. 270 с.
- Слудский А.А. Выселение «таежных» зверей в лесостепи и степи Западной Сибири и Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1953. Т. 53. вып. 2. С. 14-32.
- Слудский А.А., Байдавлетов Р.Ж., Бекенов А. и др. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1984. Т. 3, ч. 4. 231 с.
- Смирнов М.Н. Крупные промысловые млекопитающие Южной Сибири (история формирования видового состава, ресурсы, экологические основы использования и охраны): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 68 с.
- Собанский Г.Г. Копытные Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1992. 257 с.
- Собанский Г.Г. Территориальное размещение копытных в Алтайских горах. // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 122-123.
- Соколов И.И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla L.) // Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1, вып. 3. 640 с.

- Соколов И.И., Рашек В.Л. Развитие зубов у сайгака (*Saiga tatarica*) // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 6. С. 77-98.
- Сокэл Р.Р. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, N 3. С. 297-317.
- Стегний В.Н. Эволюционное значение хромосомных инверсий // Журн. общ. биологии, 1984. Т. 45. № 1. С. 3-13.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. С. 660.
- Тахтаджан А.Л. Предисловие редактора перевода книги В. Гранта «Видообразование у растений». М.: Мир, 1984. С. 8.
- Тимофеев – Ресовский Н.В., Свиричев Ю.М. Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. // Проблемы кибернетики. М. 1966, вып.16. С. 137 – 146.
- Тимофеева Е.К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 168 с.
- Тихонов А.Н. История и систематика лосей Западной Сибири // III Междунар. сим. по лосю. Сыктывкар, 1990. С. 51.
- Троицкий Г.А. Численность и промысел лося в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 161-173.
- Трофимов В.Н. Охота на зверей. Копытные. Продукты диких животных: – Минск: «Современное слово», М.: «Издательство Рученькина», 1997. 352 с.
- Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. М.: Изд. Н.В. Туркина, 1902. 506 с.
- Удина И.Г., Данилкин А.А., Боескоров Г.Г. Генетическое разнообразие лося (*Alces alces* L.) // в Евразии // 1-е Международное рабочее совещание «Биоразнообразие и динамика экосистем Сев. Евразии: Информационные технологии и моделирование. Новосибирск. 2001. С. 23.
- Удина И.Г., Данилкин А.А., Боескоров Г.Г. Генетическое разнообразие лося (*Alces alces* L.) в Евразии // Генетика. 2002. Т. 38, № 8, С. 1125-1132.
- Унжаков В.В. Особенности зимней экологии лося (*Alces alces* L.) Верхнего Приобья / / Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 76-80.
- Успенский С.М. Летние миграции лосей в тундры востока европейской части СССР // Миграции животных. М., 1960. Вып. 2. С. 38-41.
- Фалькнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. 486 с.
- Федосов Л.В., Никитин К.Н. Животный мир Брянской области. Изд-во Брянский рабочий, 1951. С. 6-8.
- Филонов К.П. Лось. М.: Лесн. пр-сть, 1983. 248 с.
- Филонов К.П. Оценка состояния популяций оленей. М.: Наука, 1993. 271 с.
- Филь В.И., Демьянюк В.П. Распространение и численность лося в Камчатской области // Сб. НТИ ВНИИОЗ. Киров, 1972. № 34. С. 32–36.
- Флеров К.К. О географическом распространении и систематике лосей // Докл. АН СССР. 1934. т. 2, № 2. С. 137-143.
- Флеров К.К. Кабарги и олени. // Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 1, вып. 2. 256 с.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 189 с.



- Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц. М.: Изд-во МГУ, 1990. 288 с.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- Херувимов В.Д. Лось. Воронеж: Центр. – Черноземное кн. изд-во, 1969. 432 с.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука. 1984. 472 с.
- Холодова М.В., Давыдов А.В., Мещерский И.Г., Пискунов О.Д., Рожков Ю.И. Изучение молекулярно-генетического разнообразия лося (*Alces alces* L.) центральный и северо-западной части России: анализ мт ДНК // Вестник охотоведения, 2005. т. 2, № 1. С. 26-33.
- Холодова М.В., Истон Э, Милнер-Гулланд Э.Д. Использование образцов шерсти, собранных в поле, для изучения генетического разнообразия оленей // Известия Академии наук, Сер. Биол. 2000, № 6. С. 695-701.
- Храмов А.Ф. Состояние популяции и промысел лося европейского (*Alces alces alces*) в Удмуртской республике. Автореф. диссер. на соискание уч. степени кандидата биол. наук. Киров: ВНИИОЗ, 1998 г. 21 с.
- Храмов А.Ф. Состояние популяции и промысел лося европейского (*Alces alces alces* L.) в Удмуртской республике. Автореф. . . . канд. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ, 1998. 21 с.
- Царев Ю.С. Местобитания и миграции лосей на Среднем Енисее // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 139-140.
- Царев Ю.С. Миграции лосей на левобережье Среднего Енисея // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 213-215.
- Червонный В.В. Распределение, плотность населения и динамика численности лося в Европейской части РСФСР. В кн.: Млекопитающие. Численность, ее динамика и факторы, их определяющие: Тр. Окск. заповедника. 1975. Вып. 11. С. 255-288.
- Чернявский Ф.Б., Домнич В.И. Лось на северо-востоке Сибири. М.: Наука, 1989. 127 с.
- Чернявский Ф.Б., Железнов Н.К. О распространении и систематике лося на северо-востоке Сибири // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1982. Т. 87, вып. 5. С. 25-32.
- Чжень Цзо-Синь. Звери и птицы Китая // Ж. Природа. 1956. № 10. С. 3-18.
- Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1976. 368 с.
- Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомологическое обозр. 1965. Т. 44. № 1. С. 3-25.
- Штильмарк Ф.Р., Сухомиров Г.И., Сапаев В.М., Кучеренко С.П. Динамика запасов охотничье-промысловых зверей Нижнего Приамурья за последние сто лет // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 3. С. 29-39.
- Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.
- Юрлов К.Т. Об изменении ареала лося в южной части Западно-Сибирской низменности // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965, сб. 2. С. 17-27.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 1966. 363 с.
- Язан Ю., Глушков В. Эффективность и избирательность промысла лосей // Охота и охотничье хозяйство. № 11, 1973, С. 20-21.
- Язан Ю.П. Лось на северном Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1966. Т. 71, вып. 4. С. 123-125.

- Язан Ю.П. Охотничьи звери печёрской тайги. Киров. Кировск. отд. Волго-Вятского изд-ва. 1972. 383 с.
- Яковлев А.Ф. Цитогенетическая оценка племенных животных. М.: Агропромиздат. 1985. 256 с.
- Янушевич А.И. Фауна позвоночных Тувинской области. Новосибирск: Изд-во Зап.-Сиб. Филиал АН СССР, 1952. 61 с.
- Addison R.B., Williamson J.C., Sounders B.P., Fraser D. Radiotracking of moose in the boreal forest of northwestern Ontario // Can. Field-Natur. 1980. Vol. 94, № 3. P. 269-276.
- Andersen R. Habitat deterioration and the migratory behavior of moose (*Alces alces* L.) in Norway // J. Appl. Ecol. 1991. Vol. 28, N 1. P. 102-108.
- Arber W. Promotion and limitation of genetic exchange // Science, 1979. V. 205. P. 361 – 365.
- Arctander, P., Kat, P.W., Aman, R.A., Segismund H.R. Extreme genetic differences among populations of *Gazella granti*, Grant's gazelle, in Kenya // Heredity. 1996. № 76.P. 465-475.
- Arnold M.L., Burke J.M. Natural hybridization // Evolutionary Genetics: Concepts and Case Studies/ Eds Fox C.W., Wolf J.B. Oxford: Oxford Univ. Press, 2005.
- Avise J.C. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman&Hall. NY. 1994. 511 p.
- Balakrishnan C.N., Monfort S.L., Gaur A., Singh L., Sorenson M.D. Phylogeography and conservation genetics of Eld's deer (*Cervus eldi*) // Molecular Ecology. 2003. № 12. P. 1-10.
- Baleisis R. Briedziu migracijos // Musu garnta. 1985. N 8. P. 31.
- Bollard W.B., Whitman J.S., Gardner C.L. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska // Wildlife Monogr. 1987. № 98. P. 1-54.
- Bonhomme F., Selander R.K. Estimating total genic diversity in house mouse // Biochem. Genet., 1978. V. 16, n 3 – 4. P. 287 – 297.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M., Davies R.W. Construction of a genetic linkage map in map using restriction fragment length polymorphisms // Amer. J. Human Genet., 1980. V. 32. P. 314 – 331.
- Bowles J.B., Gladfelter H.L. Movement of moose south of traditional range in the upper Midwestern United States // Proc. Iowa Acad. Sci. 1980. Vol. 87, N 4. P. 124-125.
- Bradschaw W.H., Hsu T.S. Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). III. Polymorphism in *Peromyscus maniculatus* // Cytogenetics. 1972, v. 11, N 6, p. 436-451.
- Brady D.C., MachHugh D.E., Cunningham P., Loftus R.T. Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 1996. V. 93. p. 5131-5135.
- Bull J.J., Cunningham C.W., Molineux I.J. et al. Experimental molecular evolution of bacteriophage T7 // Evolution, 1993. V. 47. N. 4. P. 993-1007.
- Burger G., Gray M.W., Lang B.F. Mitochondrial genomes: anything goes // Trends in genetics. 2003. V. 19. N. 12. P. 709-716/
- Burzynska B., Olech W., Topczewski J. Phylogeny and genetic variation of the European bison *Bison bonasus* based on mitochondrial DNA D-loop sequences // Acta Theriol. 1999. V. 44. P. 253-262.

- Carson H.L. Genetic conditions which promote or retard the formation of species // Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959. V. 24. P.87-105.
- Carson H.L. Speciation and the founder principle // Stadler Genet. Symp., 1971. V.3. P.51-70.
- Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002. V. 52, n. 2. P. 297 – 354.
- Cracraft J. Species concepts and speciation analysis // Curr. Ornithol. 1983. V. 1. P. 159-187.
- Crete M., Taylor R.J., Jordor P.A. Optimization of moose harvest in Southwestern Quebec // Journal of Wild. Manag. 1981. V. 45, № 3. P. 598-611.
- Cronin M.A., Intraspecific variation in mitochondrial DNA of North American Cervids / J. Mammal. 1992. V. 73. № 1. P. 70-82.
- Cunningham C.W., Zhu H., Hillis D.M. Best –fit maximum likelihood models for phylogenetic inference: Empirical tests with known phylogenies // Evolution, 1998. V. 52. N. 4. P. 978-987.
- Danell K., Bergstrum R. The history of moose management in Sweden – an 800 year perspective // Moose (*Alces alces* L., 1758) in Virgin and Anthropogenic Altered Landscapes» Works of the VIth International Moose Symposium. Yakutsk, Russia, 14 - 20 August, 2008. 2008. P. 26-29.
- Darimont C.T., Carlson S.M., Kinnison M.T., Paquet P.C., Reimchen T. E., Wilmers C.C. Human predators outpace other agents of trait change in the wild // PNAS, 2009, vol.106 . P. 952-954.
- DeWoody J.A., Avise J.C. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals // J. Fish Biol., 2000. V. 56. P. 461 – 473.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N.Y. : Columbia University Press, 1937. 364 p.
- Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York: Columbia University Press, 1970. 505 p.
- Doerr J. Home range size, movements and habitat use in two moose *Alces alces*, populations in Southeastern Alaska // Can. Field-Natur. 1983. Vol. 97, N 1. P. 79-87.
- Donoghue M.J. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative // The Bryologist. 1985. V. 88. № 3. P. 172-181.
- Dover G.A. Molecular drive – a cohesive model of species evolution // Nature, 1982.V. 299, N 5878.P.111 – 117.
- Drake J. W. Mutation: major evolutionary trends // 18<sup>th</sup> Nuel. Acids Chem., Sendai, Oct. 29 – 31, 1991 / Pharm. Inst. Tohoku Univ.-Oxford etc. P. 159 – 160.
- Edwards R.Y., Ritecy R.W. The migrations of a moose herd // J. Mammal. 1956. Vol. 37, N 4. P. 486-494.
- Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology. Ed. T. I.M. Schopf, Freeman, Cooper, San Francisco, 1972. P. 82-115.
- Elias S.A., Short S.K., Nelson C.H., Birks H.H. Life and times of the Bering land bridge // Nature. 1996. V. 382. P. 60-63.
- Ellegren, H., Mikko, S., Wallin, K., and Andersson, L. Limited polymorphism at major histocompatibility complex (MHC) loci in the Swedish moose *A. Alces* // Mol. Ecol. 1996. № 5. P. 3–9.

- Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford. 1930. 272 p.
- Flagstad O., Roed K.H. Refugial origin of Reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2003. V.57, № 3. P. 658-670.
- Ford E.B. Ecological genetics. London: Methuen, 1964. 335 p.
- Geits V. Deer of the world: Their Evolution, Behavior and Ecology. Stackpole. Mechanicsburg. 1998.
- Goldschmidt R. The material basis of evolution. N.Y; L. : Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
- Gonzales S., Maldonado J.E., Leonard J.A., Vila C., Barbanti Durate J.M., Merino M., Brum-Zorilla N., Wayne R.K. Conservation genetics of the endangered Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) // Molecular Ecology. 1998. № 7. P. 47-56.
- Gould S.J. Is a new and general theory of evolution emerging? // Paleobiology, 1980. V. 6 (1). P. 119-130.
- Gould S.J. Punctuated equilibria – a different way of seeing // New. Sci., 1982. V.94, N. 1301. P. 137-141.
- Gould S.J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiol., 1977. V.3. P. 115-151.
- Groves C.P., Grubb P. Relationships of living deer // Biology and Management of the Cervidae. Ed. C.M. Wemmer. Random House (Smithsonian Inst. Press). N.Y. 1987. P. 3-59.
- Grubb P., Gardner A.L. List of species and subspecies of the families Tragulidae, Moschidae, and Cervidae // Deer. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN / SSC Deer specialist group. Oxford: Inform. Press, 1998. P. 6-16.
- Gustavsson I., Sundt C.O. Raryotypes in five species of deer (*Alces alces* L., *Capreolus capreolus* L., *Cervus elaphus* L., *Cervus Nippon Nippon* Temm., and *Dama dama* L.) // Hereditas. 1968. V. 60. P. 233-248.
- Gutherie R.D. Frozen fauna of the Mammoth steppe. The Univ. Chicago Press. Chicago; London. 1990. 323 p.
- Gutherie R.D. New dates in Alaskan Quaternary moose, *Cervales* – *Alces* – Archaeological, evolutionary and ecological implications // Curr. Pleistocene Res. 1990. V. 7, p. 111-112.
- Haldane J.B.S. Suggestion as to quantitative measurement of rates of evolution // Evolution, 1949. V.3, N.1. P.51-56.
- Haldane J.B.S. The cost of natural selection // J. Genet., 1957. V. 55. P. 511 – 524.
- Haldane J.B.S. The causes of Evolution. N.Y.: Harper a. Row, 1932 (рус. Пер.: Дж. Холдейн. Факторы эволюции. М., Л.: Биомедгиз, 1935. 250 с.)
- Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press, 1999. 313 p.
- Harper C.W. Origin, of species in geological time: Alternatives to the Eldredge – Gould model // Science, 1975. V. 190. P.47-48.
- Harrington C.R. Quaternary Vertebrate Funnas of Canada and Akaska and their Suggested Chronological Sequence. National Museum of Canada. 1978.
- Harrington R. Hybridisation in deer - its derection and uses // Bull. Roy. Soc. N.Z. 1985. N 22. P. 62.
- Hartl G.B., Schleger A., Slowak M. Genetic variability in fallow deer // Anim. Genet., 1986. V17, N 4. P. 335 – 341.
- Heptner W.G., Nasimowitsch A.A. 1974. Der Elch. Wittenburg Lutherstadt. 239 s.

- Herriges J.D. Seasonal movements of moose wintering in the Steese National Conservation Area, Yukon-Tanana Uplands, Alaska // IV Intern. Moose Symp. University of Alaska. Fairbanks, 1997. P. 29.
- Hsu T., Benirschke K. An Atlas of Mammalian Chromosomes. Springer-Verlag, N.Y. 1973.
- Hundertmark K. J. Home range, dispersal and migration // «Ecology and Management of the North American Moose» (A. W. Franzmann and C. C. Schwartz, Eds.). Random House (Smithsonian Inst. Press), New York. 1998. P. 303–335.
- Hundertmark K.J., Shields G.F., Udina I.G., Bowyer R.T., Danilkin A.A., Schwartz C.C. Mitochondrial phylogeography of Moose (*Alces alces* L.): late Pleistocene divergence and population expansion // Molec. Phyl. and Evol. 2002. V. 22. № 3. P. 375-387.
- Hundertmark, K. J., Johns, P. E., and Smith, M. H. (1992). Genetic diversity of moose from the Kenai Peninsula, Alaska // *Alces*. 1992. № 28. P. 15–20.
- Jeffreys., Royle N.J., Wilson V., Wong Z. Spontaneous mutation rates to new length alleles at tandem repetitive hypervariable loci in human DNA // *Nature*. 1988. V. 332. P. 278 – 281.
- Jones R.N. B chromosome systems in flowering plants and animal species // *Int. Rev. Cytol.*, 1975. V. 40. P. 1 – 100.
- Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // *Nature*, 1968a. V. 217. P. 624 – 626.
- Kimura M. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles // *Genet. Res. Camb.*, 1968b. V. 11, n3. P. 247 – 269.
- Kimura M. The neutral theory of molecular evolution: A review of recent evidence // *Jap. J. Genet.*, 1991, v. 66, N 4, p. 367 – 386.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. // *J. of Molec. Evol.* 1980. V.16. P. 111-120.
- Kluge A.G. Species as historical individuals // *Biology and Philosophy*. 1990. V. 5. P.417-431.
- Kumar, S., Tamura, K., Jakobsen, I.B., Nei, M. MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Software. Arizona State University, Tempe, Arizona, USA .2001.
- Lambert D.M., Michaux B., White C.S. Are species and speciation: a genetic perspective // *Species and its consequences*. Eds. Otte D., Endler J. A. Sunderland. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 1989. P. 3-27.
- Levins R. Extinction // *Some mathematical questions in biology*. Providens: Amer. Math. Soc. 1970. V. 2. P. 77-107.
- Lewin R. Can genes jump between eukaryotic species? *Science*, 1982. V. 217. P. 42 – 43.
- Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation // *Evolution*, 1962. V.16. P. 257-271.
- Lister A.M. Evolution of mammoths and moose: The Holarctic perspective. In «Quaternary Mammals of North America» (A.D. Barnosky, Ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge, Uk. 1993. P. 178-204.
- Lowcock L.A., Murphy R.W. Pentaploidy in hybrid salamanders demonstrates enhanced tolerance of multiple chromosome sets // *Experientia*, 1991, v. 47, N 5, p. 490-493.
- Luicart G., Sherwin W.B., Steele B. M., Allendorf F. W. Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks via monitoring genetic change // *Molecular Ecology*. 1998. № 7. P.963-974.

- MacArthur R.H., The theory of island bioogeography. Princeton, N.Y.: Princeton Univ. Press. 1967. 203 P.
- Mäkinen K., Kuokkanen M.-T., Valtonen M. A chromosome-banding study in the Finnish and the Japanese racoon dog // *Hereditas*. 1986, v. 105. N 1, p. 97-105.
- Mani G.S., Clarke B.C. Mutational order: A major stochastic process in evolution // *Proc. Roy. Soc. London B*. 1990. V. 240, N1297. P. 20 – 37.
- Markgren G. The moose in Fennoscandia // *Natur. Canad*. 1974. Vol. 101, № 1-2. P. 185-194.
- Matthews R.B., Jones R.N. Dynamics of the B chromosome polymorphism in rye. II. Estimates of parameters // *Heredity*, 1983. V. 50. P/ 119 – 137.
- Mauer F. Moose migrations: Northeast Alaska to Northwest Yukon; the preliminary findings // IV Intern. Moose Symp. University of Alaska. Fairbanks, 1997. P. 44.
- Mauer F.J. Moose migration: Northeastern Alaska to Northwestern Yukon territory, Canada // *Alces*. 1998. Vol. 34, N 1. P. 75-81.
- Mayden R.L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // *Species: the units of biodiversity*. Eds. Clarige M.F., Dawal H.A., Wilson M.R.L.: Chapman and Hall. 1997. P. 381-424.
- McKittrick M.C., Zink R.M. Species concepts in ornithology // *Condor*. 1988. V. 90. № 1. P. 1-14.
- Mikko S., Andersssons L. Low major histocompatibility complex class II diversity in European and North American moose // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1995. V. 92. p. 4259-4263.
- Mytton W., Keith L. Dynamics of moose populations near Rochester, Alberta, 1975-1978 // *Can. Field-Natur*. 1981. Vol. 95, N 1. P. 39-49.
- Nadler C.F., Hughes C.E., Harris K.E., Nadler N.W. Electrophoresis of the serum proteins and transferrins of *Alces alces* (elk), *Rangifer tarandus* (reindeer), and *Ovis dalli* (Dall sheep) from North America // *Comp. Biochem. Physiol*. 1967. V. 23. P. 149-157.
- Nagata J., Masuda R., Tamate H.B. Two genetically distinct lineages of the sika deer, *Cervus nippon*, in Japanese islands: comparison of mitochondrial D-loop sequences / *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1999. № 13. P. 511-519.
- Nazarenko A.A. Is it possible to devise the unified concept of species in zoology? Some implications for Evolutionary biology using problem of species in ornithology as a case study // *Проблемы эволюции*. Т. V. Под ред. А.П. Крюкова и Л.И. Якименко. Владивосток: Дальнаука. 2003. С. 40-44.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N. Y.: Columbia University Press. 1987. 512 p.
- Nygrén K., Danilov P., Nygrün T. The dynamics and management of North European moose // *Moose (Alces alces L., 1758) in Virgin and Anthropogenic Altered Landscapes*» Works of the VIth International Moose Symposium. Yakutsk, Russia, 14 - 20 August. 2008. 2008. P. 93-99.
- Nygrén T., Pesonen M., Tykkyläinen R., Wallen M-L. Hirvikannan ikajakautumassa nakyvat verotuksen jaljet // *Riistantutkimuksen tiedote*. 1999. N 158. P. 1-15.
- O'Brien S.J., Wildt D.S., Buch M. et al. Fast African cheetah evidence for two population bottlenecks? // *Proc Nat. Acad. Sci. USA*, 1987. V.84, N2. P. 508 – 511.
- Oakley T.H., Cunningham C.W. Independent contrasts succeed where ancestor reconstruction fails in a known bacteriophage phylogeny // *Evolution*, 2000. V. 54. N. 2. P. 397-405

- Paterson H.E.H. The recognition concept of species // Species and speciation (Transvaal Museum Monograph, 4). Ed. Vrba E.S. Pretoria, 1985. P. 21-29.
- Peterson R.L. A new subspecies of moose from North America // Occas. Papers Royal Ontario Museum Zool. Toronto. 1950. N 9. P. 1-7.
- Peterson R.L. North American moose. University of Toronto press, 1955. 280 p.
- Peterson R.L. A review of the general life history of moose // Natur Can. 1974. Vol. 101. N 1-2. P. 9-21.
- Peterson R.L. North American moose. University of Toronto Press, 1955. 280 p.
- Petit U.J. Avantage du type rare, facteur de maintien du polymorphisme // Men. Zool. France, 1974. V. 37. P.
- Philipstchenko Y.A. Variabilitat und Variation. B.: Borntraeger, 1927. 101 s.
- Purdue Ja. R., Oleksyk T.K., Smith M.H. Independent Occurrences of Multiple Repeats in the control region of mitochondrial DNA of white-tailed deer // Journal of Heredity, 2006, v. 97, n. 3, p. 235-243.
- Randi E., Pierpaoli M., Danilkin A. Mitochondrial DNA polymorphism in populations of Siberian and European roe deer (*Capreolus pygargus* and *C. capreolus*) // Heredity. 1998. V 80. P. 429-437.
- Reuterwall C., Ryman N. Genetic variability and differentiation in moose in Fennoscandia (*Alces alces alces*) and Canada (*A. a. americana*) // Hereditas. 1979. V. 91. P. 312.
- Rozhkov Yu.I., Galimov I.R. Salivary gland amylase polymorphism in pigs and cattle detected by affinity electrophoresis // Animal Genetics, 1990. V. 21. P. 277 – 283.
- Safronov V.M. Moose population and migration in Northern Yakutia // Moose (*Alces alces* L., 1758) in Virgin and Anthropogenic Altered Landscapes» Works of the VI<sup>th</sup> International Moose Symposium. Yakutsk, Russia, 14 - 20 August, 2008. 2008. P. 26-29.
- Sage R.D., Wolff J.O. Pleistocene glaciations, fluctuating ranges, and low genetic variability in a large mammal (*Ovis dahlia*) // Evolution, 1986. V.40, N 5. P. 1092 – 1095.
- Saiki R.K., Gelfand D.H., Stoffel S. et al. Primer – directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase // Science, 1988. V. 239. P. 487 – 491.
- Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin. A software for population genetic data analysis. Ver. 2.000. Univ. Geneva, 2000.
- Sher A.V. History and evolution of moose in USSR // Swedish wildl. Res. Suoöl. 1987. V. 1. P. 71-97.
- Simpson G.G. Tempo and mode in evolution. N.Y. : Columbia Univ. Press, 1944. 237 p.
- Simpson G.G. The major features of evolution. N.Y. : Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.
- Sneath P.H.A., Sokel R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman & Co, San Francisco, 1973. 398p.
- Stanley S.M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1975. V.72. P. 646-650.
- Stanley S.M. Macroevolution. Pattern and process. San Francisco, Freeman, 1979. 332 p.
- Swenor P.J. Winter ecology of a Swedish moose population: social behavior, migration and dispersal // Rept. Dep. Wildlife Ecol. Swed. Univ. Agr. Sci. 1987. N 13. P. 1-22.
- Syven S., Aspers M., Eriksson J.A., Wilhelmson M. Regulated harvesting of the moose population – a simulation study. Repts. Swed. univ. agricult. sci. 1979. № 33. 51 p.
- Teifer E.S. Habitat requirements of moose – the principal taiga range animal. // I Intern. Rangeland Congr. Denver, Colo, 1978. P. 462-465.

- The evolutionary significance of genetic diversity: Ecological demographic and life history correlates // Evolutionary dynamics of genetic diversity / Ed. G.S. Vani, B.: Springer, 1984. P. 13 – 213.
- Thonveny N., Bonifay E/ New chronological data on European Plio-Pleistocene fannas and hominid occupation sites. Nature. 1984. V. 308, p. 355-358.
- Trippa G., Catamo A., Lombardozzi A., Cichetti R. A simple approach for discoverina common nonelectrophoretic enzyme variability: a heat denaturation study in *Drosophila mtlanodaster* // Biochem. Genet., 1976. V. 7, n. 1. P. 109 – 117.
- Udina I.G., Danilkin A.A. Genetic differentiation of Eurasian populations of Moose (*Alces alces* L.) // Euro-American Mammal Congress. Abstracts. Universidad de Santiago de Composteta. – Spain, 1998. P. 365.
- Vernesi C., Peccholi E., Caramelle D., Tiedemann R., Randi E., G. Bertorelle G. The genetic structure of natural and reintroduced roe deer (*Capreolus capreolus*) populations in the Alps and central Italy, with reference to the mitochondrial DNA phylogeography of Europe // Molecular Ecology. 2002. V 11. P.1285-1297.
- Ward R.D.M., Skibinski D.O.F., Woodwark M. Protein heterozygosity, protein structure and taxonomic differentiation. N. Y.: Plenum press, 1992. P. 73 – 159.
- Weber J.L., Wong C. Mutation of human short tandem Repeats // Hum. Mol. Genet. (US) 1993. V.2. P. 1123 – 1128.
- White M.J.D. Animal cytology and evolution. 3rd ed. Cambridge Univ. Press, 1973. P. 962.
- Wiehler J., Tiedemann R. Phylogeography of the European roe deer *Capreolus capreolus* as revealed by sequence analysis of the mitochondrial control region // Acta Theriologica Supplement. 1998. № 5. P. 187-197.
- Wiley E.O. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. N.Y.: J. Wiley & Sons. 1981. 439 p.
- Wiley E.O. The evolutionary species concept reconsidered // Systematic Zoology. 1978. V. 27. № 1. P. 17-26.
- Wilhelmson M., Juneja R., Bengtsson S. Lack of polymorphism in certain blood proteins of European and Canadian moose // Nat. Can. 1978. V. 105. P. 445-449.
- Woillard G. Abrupt end of the last interglacial s.s. in north east France // Nature, 1979. Vol. 281, № 5732. P. 558-562.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics, 1931. V. P. 97 – 159.
- Wright S. Isolation by distance // Genetics. 1943. Vol. 28. N 2. P. 114-138.
- Wright S. Isolation by distance under diverse systems of matins // Genetics. 1946. Vol. 31. N 1. P. 39-59.
- Zink R.M. Species concepts // Bull. Brit. Ornith. Club. 1997. V. 117. № 2. P. 97-109.
- Zuckermandl E., Pauling L. Evolutionary divergence and convergence in proteins. In: Evolving Genes and Proteins, Bryson V. and Vogel H.J., eds. // New York, Academic Press, 1965a. P. 97-166.
- Zuckermandl E., Pauling L. Molecules as documents of evolutionary history // J. Theor. Biol., 1965b. V. 8. P. 357-366.



## СОДЕРЖАНИЕ

|  |            |
|--|------------|
| Благодарности .....  | 4          |
| Предисловие. О содержании и структуре книги .....  | 5          |
| <b>Часть I. Введение. Основы популяционной и эволюционной биологии .....</b>   | <b>7</b>   |
| Глава 1. Что такое популяция .....   | 7          |
| Глава 2. Что такое вид .....   | 26         |
| Глава 3. Что такое эволюция .....  | 39         |
| Глава 4. Кратко о факторах эволюции .....  | 58         |
| 4.1. Генетически обусловленная изменчивость .....  | 58         |
| 4.2. Отбор .....   | 63         |
| 4.3. Дрейф генов .....   | 71         |
| 4.4. Разделение популяций (изоляция) .....   | 73         |
| 4.5. Слияние популяций (гибридизация) .....  | 74         |
| Глава 5. О генетическом полиморфизме и механизмах поддержания<br>изменчивости .....                                    | 75         |
| 5.1. Основные типы полиморфизма .....  | 75         |
| 5.2. Механизм поддержания полиморфизма .....   | 83         |
| 5.3. Хромосомный полиморфизм .....   | 98         |
| <b>Часть II. Глобальный популяционный анализ: фенотипический подход .....</b>  | <b>104</b> |
| Глава 6. Пригодность лицензионной информации для оценки<br>состояния популяций лося .....                              | 105        |
| 6.1. Особенности «глазомерной» оценки массы в полевых<br>условиях .....  | 106        |
| 6.2. Определение возраста при глазомерной оценке .....   | 112        |
| 6.3. Возрастная изменчивость признака «масса туши» .....   | 115        |
| 6.4. Половой диморфизм по признаку «масса туши» .....  | 116        |
| 6.5. Логарифмическая зависимость массы от возраста .....   | 120        |
| 6.6. Различие по массе между стельными и яловыми самками .....   | 120        |
| 6.7. Сезонная изменчивость признака «масса туши» .....   | 121        |
| 6.8. Величина варьирования признака «масса туши» .....   | 123        |
| 6.9. Эмбриональная плодовитость .....  | 126        |
| 6.10. Возрастная структура .....   | 137        |
| 6.11. Соотношение полов .....  | 139        |
| Глава 7. Пространственная дифференциация населения лося .....  | 149        |
| 7.1. Распространение и крупномасштабная дифференциация<br>населения лося на территории РФ по литературным данным ..... | 149        |
| Глава 8. Географическая изменчивость населения лося<br>по лицензионным данным .....                                    | 167        |
| 8.1. Крупномасштабная географическая изменчивость населения<br>лося в Европе и Западной Сибири .....                   | 167        |
| 8.2. Крупномасштабная географическая изменчивость .....  | 177        |
| населения лося в Восточной Сибири и Дальнем Востоке .....  | 177        |

|   |            |
|---|------------|
| 8.3. Распределения масс по всему ареалу и причины крупно-масштабной дифференциации .....  | 181        |
| 8.4. Мелкомасштабная географическая изменчивость населения лося и механизмы дифференциации .....                                  | 190        |
| Глава 9. Пространственная дифференциация лося Евразии по результатам оценки охотничьих трофеев .....                              | 215        |
| Глава 10. Динамика массы во времени и две альтернативные гипотезы динамики численности лося .....                                 | 221        |
| Глава 11. Биологический и социальный аспекты динамики изъятия .....   | 240        |
| 11.1. Общая характеристика динамики изъятия .....   | 241        |
| 11.2. Охота по «блуждающему « зверю (II пик) .....  | 242        |
| 11.3. Охота по «стоящему» зверю (III пик) и четвертый пик закрытия лицензий .....   | 251        |
| 11.4. Время использования лицензии .....  | 260        |
| 11.5. Связь между временем использования лицензии .....   | 271        |
| и численностью .....  | 271        |
| 11.6. Распугивание животных в течение охотничьего сезона .....  | 280        |
| Глава 12. Теоретическое обобщение: популяционное деление и отбор .....  | 284        |
| 12.1. Популяционно-типологическое деление населения лося на территории РФ .....   | 284        |
| 12.2. Механизмы отбора в популяциях лося .....  | 292        |
| 12.3. О «пришлых» и «местных» лосях .....   | 302        |
| 12.4. «Кормовой» фактор и отбор .....   | 313        |
| Глава 13. Заключение к «фенотипическому подходу». Итоги и перспективы дальнейших исследований на других видах копытных .....      | 318        |
| <b>Часть III. Генетический подход .....</b>   | <b>337</b> |
| Глава 14. Введение в проблему .....   | 337        |
| Глава 15. Генетическое и пространственное гаплотипов контрольного региона мтДНК .....   | 343        |
| Глава 16. Некоторые важные следствия из предыдущей главы: пространственная дифференциация европейского лося .....                 | 353        |
| Глава 17. Особенности дифференциации различных форм лося по генетическим данным .....   | 357        |
| Глава 18. Время дивергенции различных форм лося и его микро-эволюция в плейстоцене .....  | 367        |
| Глава 19. Кратко о макроэволюционных проблемах .....  | 385        |
| <b>Часть IV. Практические проблемы связанные с изъятием .....</b>   | <b>391</b> |
| Глава 20. Способы изъятия в теории и реальности (к вопросу минимизации ущерба популяциям охотничьих животных при их добыче) ..... | 391        |
| Глава 21. Способы определение лимитов добычи лосей и других охотничьих видов копытных .....                                       | 404        |

---

|  |     |
|--|-----|
| Вместо заключения .....  | 424 |
| Приложение 1 .....   | 432 |
| Приложение 2 .....   | 434 |
| Приложение 3 .....   | 438 |
| Приложение 4 .....   | 445 |
| Приложение 5 .....   | 450 |
| Приложение 6 .....   | 455 |
| Приложение 7 .....   | 462 |
| Приложение 8 .....   | 464 |
| Литература .....   | 471 |
| As a concluding part: A brief summary of the most interesting results on<br>European moose ..... | 497 |

---

## **AS A CONCLUDING PART: A BRIEF SUMMARY OF THE MOST INTERESTING RESULTS ON EUROPEAN MOOSE**

In this section we will try to consider briefly the most interesting, in our opinion, results concerning only population groups of European moose.

Population of European moose is a single macropopulation spreading from the Barents and White Sea coast in the north and almost reaching North Caucasus in the south. In the west it is limited by current range of moose in these territories, i.e. the west boundary is situated close to borders of the former USSR and, perhaps, even closer to borders of Russian Empire when the latter included Finland and Poland. In the east, European macropopulation in the Urals evenly passes into another macropopulation, West Siberian one.

In its turn, European macropopulation splits into two additional macropopulation groups of lower rank: North European and South European.

Typical environment of the former one consists of north and boreal taiga forests, that of the latter one covers steppe-forest and steppe territories (or rather, isolated woodlands in these areas).

Both these macropopulations are connected by a transitory zone some 300 km wide in Central Russia. This zone covers south taiga, mixed, and broad-leaved forests (Fig. 86).

Macropopulations can be in their turn subdivided into even smaller-scale groups, mesopopulations. Their "borders" are certainly as conditional as those of previous, higher-rank groups. However, whereas in the former case the spatial isolation and "addiction" of animals to certain biotopes are of significant importance, more important factors for the latter groups are barriers hampering the gene flows (e.g., natural, like vast water bodies and large rivers, and artificial, like populated territories or various kinds of "repellent" landscapes exploited by man in one way or another).

It is quite natural that not only north and south macropopulations but also the entire transitory zone are occupied by mesopopulations.

Each of these groups, even though being not clearly defined, most probably occupies field of 25 to 100 thousand square kilometers, i.e. the field corresponding to 1-4 areas of the central region (exactly those areas that can fit between most significant natural barriers).

Seemingly, the size of territories occupied by mesopopulations decreases regularly towards the south: they are maximal in the north, smaller in the south, and minimal in the transitory zone. The cases will be discussed later.

Mesopopulations can be divided into micropopulation groups, i.e. minimal aggregates that can be still considered as population.

Their territories probably occupy 100-200 square kilometers (naturally, with some variation).

The number of individuals staying on such a territory and comprising a micropopulation proper, varies from 25 to 250 (again, with possible variation).

Micropopulations are unevenly scattered over macropopulation space. There are about 100 micropopulations per 30 thousand square kilometers (approximately corresponding to average size of a region in the central part of Russian Federation) in the transitory zone. In the north, the same territory harbours far less micropopulations, about 20, whereas this figure further decreases in the south: some 10 micropopulations.

The distances between population cores are the following: transitory zone – 20 km ( $\pm$  10 km), north – 50-100 km, south – 50-200 km (which corresponds to the distance between woodlands in steppe and forest-steppe).

Therefore, “minimal” populations are mosaically distributed: populated areas alternate with unpopulated ones, the latter being most spacious in the north and in the south. The latter areas are not populated not only because they are “civilized” by humans or are ecologically unsuitable for the species, but for some other reasons as well.

Concerning morphological differences between populations (or rather differences in body weight), let us again start with macropopulations

While comparing northern individuals to southern ones corresponding in sex and age, it is seen that the former are heavier by 10% on average. Consideration of change in mean weight in European macropopulation along the transect passing from northern Arkhangelsk Region to Belgorod Region in the south, reveals an interesting regularity. Weight in the north and in the south is the same, it changes very rapidly only in the transitional zone (Fig. 89). The same is seen from the genetic data.

Therefore, northern and southern macropopulations on the entire space of occupied territories are fully distinctive in respect to morphology and, partly, genetics. They are in contact with each other in the transitory zone, which is essentially a zone of introgression, i.e. the territory of gene flow (through individuals, of course) from one population to another, thus resulting in the 300-km weight gradient.

The question arises as to what forces maintain the stepwise pattern of this gradient? At the absence of these forces the gradation would also be absent, even if we make an almost unreal suggestion that individuals inhabited the south had been initially, since the mid-20<sup>th</sup> century, considerably smaller than their northern relatives. At the absence of gradation there would be an even transition in weight also in the case of action of natural forces like, for example, temperature, which is responsible for the Bergman’s rule (warm-blooded animals are larger in colder areas). As it is known, climatic factors change rather evenly from north to south, and the weight would change correspondingly.

The only force capable to cause a stepwise gradient is artificial – the hunting pressure.

Indeed, superimposition of maps with human population density and moose mean weight distribution over Russian Federation territory shows that the highest human population almost precisely coincides with low moose weight. Moreover, the human density change from north to south is of the same stepwise character as the moose weight change. The only difference is that there is a mirror leap in the 300-km transitory zone (since the human population is low in the north and high in the south), which can be easily imagined as based on Fig. 89 with an imaginable addition of density curve symmetrical to the curve of weight.

It is quite understandable that the density of hunters is proportional to the population density.

To understand completely the mechanism of the “step” formation, it is necessary to adopt that withdrawal of animals by weight is not random but selective, i.e. the largest animals are predominantly withdrawn. In this case, the higher hunting pressure in the south would lead to the weight distribution that we have.

Theoretical calculations show that even higher than 10% shift in weight is possible for fifty years of the south macropopulation existence. Details of this mechanism are particularly considered in the part II of the book. Additionally it is shown that even at the absence

of poaching and at withdrawal of animals according to rates set by the state (i.e., at the withdrawal being proportional to the abundance of animals and, therefore, at formally equal hunting load in the north and in the south) the “step” appearance is inevitable.

Events observed at the level of macropopulation are realized in micropopulations as well. In their turn, micropopulations are not in equal conditions: the hunting pressure can be higher or lower. This not just because of locally higher/lower poaching. The reason is that hunters are also unevenly distributed: for certain reasons they tend to be attracted to easily reachable parts of game grounds. Therefore, it can be expected that micropopulations living in areas near thoroughfares and large settlements would be less “substantial” than populations in hardly accessible and low-populated areas.

This expectation is easy to test: by plotting of mean weight values onto regional maps of each district. After doing so, it appeared that moose living closer to “civilized” areas are 4-6% lighter. Thus, the use of even so rough (but the only possible) approach like regional division allowed to reveal differences.

Thus, the effect of selective withdrawal is seen at both micro- and macrolevel. This effect was widely discussed by different authors, but almost always that concerned the age-related selectivity. That is, the moose weight decreases because (as most authors believed and still believe) the hunter chooses a larger, and, consequently, more adult animal, thus shifting the age distribution in the population towards its rejuvenation and, therefore, lesser mean weight.

It should be noted that all the above-mentioned processes are no way associated with the age selectivity

We considered only the result of “pure” artificial (man-driven) selection action which dints in the next generation as the gene pool change and acts within certain age classes. Nevertheless, it would be interesting to show the share of weight changes at selective withdrawal (calculated for all age groups totally) depending on age structure as compared to the result of “pure” selection.

It appeared that at both micro- and macropopulation levels the age structure change is responsible for only 30-50% of changes in “mean-age” weight, whereas the rest is determined by consequences of selection within individual age classes, i.e. by what becomes fixed in the populations and reveals as 10 and 4-6% differences between them (with accounting for age structure, the differences are, of course, much higher, up to 1.5-2 times).

Thus, there are considerable morphological differences between both micro- and macropopulations that are most probably determined by the action of hunters in the first turn. However, the group variability cannot be reduced to that. Let us recall that moose are “restless” animals actively moving over the area. Some “unique” individuals, as it is known, cover very long distances, up to 800 km (according to literature data). Many others make seasonal migrations of 100-200-300 km associated with change of summer stations to winter one and vice versa. Finally, some animals migrate within a restricted territory, not moving off for more than 2-3 km. Having removed individual “unique” animals, whose significance is high only for dispersion, there are two stable groups: migratory and nonmigratory. Unintentionally the following suggestion arises: since migrants actively move between places of winter and summer staying and, therefore, they can mate and propagate at not only the same but also at different places as nonmigratory animals, it is quite possible that there are micropopulations of two different “ethological” types: migratory and nonmigratory. We decided to check this suggestion.

Moose in most part of their range in Eastern Europe are represented by two types of groups: conditionally settled and migratory. In north (taiga) territories, up to 80% of animals are migrants, the other 20% being nonmigratory. In south (steppe and forest-steppe) territories, migrants number up to 60% and, correspondingly, nonmigrants are 40%.

A completely different situation occurs in the transitory zone. Here almost all animals are nonmigratory, i.e. move within 20-30 km. Although, it can be suggested that some (no more than 5%) are anyway migrants, but they are indistinguishable due to the method inaccuracy.

Transitory zone covers territories most suitable for moose life. Evidently, this is why seasonal migrations are minimal or absent there. On the contrary, territories occupied by north and south macropopulations are extremal for moose (due to quite understandable reasons). Thus most individuals comprise migratory groups that seasonally move between sparse and therefore considerably distant winter and summer stations.

A kind of indicator of the territory availability for the species living is the species density (the higher is the density the more suitable is the territory). The species density curve shown in Fig. 89 clearly illustrates the above-said.

Nonmigratory and migratory individuals differ not only "ethologically" but also in their morphology. Migrants are markedly heavier than nonmigratory animals (by about 15% in taiga and by about 10% in steppe and forest-steppe). Such differences are probably connected with the fact that nonmigratory species live the year round in most "civilized" territories affected by maximum load of autumn-winter hunting. Only at the end of hunting season, migratory animals move in to these areas from territories relatively inaccessible for man. Besides, migratory animals have to have larger size due to natural reasons because tall and strong animals are most adapted to covering long distances of snow covered land (see details in the Part II of the book).

The 5% weight difference between taiga and steppe (forest-steppe) animals ( $5\% = 15\% - 10\%$ ) can be explained by the fact that southern territories are generally less extremal (confirmed by lower percentage of migrants as compared to taiga), which is why spatial movements occur in less tough conditions (and perhaps for not so long distances as in taiga).

The presence of stable "ethological" and morphological differences between nonmigratory and migratory animals suggests that they can belong to different micropopulations. Moreover, territories of year-round staying (population areas) of migratory micropopulations are much larger than those of nonmigratory micropopulations. Some (probably even most) population areas of migratory and nonmigratory animals overlap. That is, both animal groups often live in the same territories in winter, while they mate and breed in different areas. This situation is shown in Fig. 135.

The same figure shows that an aggregation of micropopulations, being in fact a mesopopulation, is much more loose in extremal zones (mainly due to huge micropopulation areas of migrants – see Fig. 135.1) as compared to similar aggregations of the same number of micropopulations (Fig. 135.2) situated in the optimal zone.

This is the basis for our above-mentioned statement that mesopopulations of north and south should occupy larger territories than those of transitional zone.

We present a summarizing table briefly characterizing all the three subdivisions of European macropopulation.

## FIGURES

- Fig. 1. Schematic representation of population structure in the space of the range.
- Fig. 2. A scheme of hierarchically subordinate subdivision of a population  $P_1$  into subpopulations (lower rank populations) of different level:  $P_2, P_3, \dots, P_L$ . Upward arrow indicates the scale of the population lifespan ( $t$ ) depending on its rank. Downward arrow indicates an increase in the change of animals between population groups of the same rank.
- Fig. 3. Structure of hypothetical macropopulation in the space with “totally” populated central area.
- 1 – macrostructure. Individual subpopulations forming the central tremendous population are separated by dashed line.
- 2 –; 3 – microstructures. Two subpopulations are shown “magnified”: with “scattered” (fragment 2) and continuous (fragment 3) occupancy of territories. Micropopulations (neighbourhoods) can be separated by places of concentration of related individuals. Dots show individuals. Genetic similarity of animals within a neighbourhood is emphasized by dot color on fragment 3.
- Fig. 4. Fragments of spatial distribution of woodlands in the European part of Russia.
1. Based on the map of forests (Atlas of forests of the USSR, M 1:15,000,000, GUGiK. M. 1973. 2. One element of the map in fragment 1 at strong magnification.
- Fig. 5. Periodic changes in population structure (graphic model) at “catastrophic” changes in the population size. Existing population structure is shown by outlined by solid line. Dashed line shown the previous structure. Broken lines separate subpopulations. Arrows indicate succession of changes in population structure in time. 1. Structure in the period of “normal” population size. 2. Structure of the same population at drastically diminished size.
- Fig. 6. Summer and winter ranges of two populations of a migratory species (1 and 2) and one nonmigratory population (3) of the same species. C – north, IO – south. Broken lines outline population “arenas” (Linkov, 2002), i.e. territories of year-long stay of migratory species (summer, migratory and winter territories) associated with one or another population. Population “arenas” do not include territories “accidentally” visited by some individuals – supermigrants (designated by dots in the figure).
- Fig. 7. Different types of phylogenetic trees (dendrograms) reflecting micro- and macroevolutionary process: 1 – macroevolution; 2 – reticulate microevolution; 3 – linear microevolution.
- Fig. 8. Dendrograms showing divergence of two populations. 1 – without leaps, gradually; 2 – by “punctuated equilibrium”; 3 – enlarged part of the dendrogram branch. Vertical scale – time of divergence, horizontal scale – level of divergence.
- Fig. 9. Conventional phylogenetic schemes (dendrograms) showing structure of macroevolutionary process in animals (1), plants (2) and bacteria (3). Section 4 shows the complete hypothetical phylogenetic tree for the element illustrated in section 3.
- Fig. 10. Graphic models of punctualistic (1) and gradualistic (2) macroevolution. In same models below (sections 3, 4), dots show moments of appearance of “native” species. Smaller dots scattered marginally on the dendrogram (section 3) represent species that had appeared “simultaneously” with “native” ones but soon become extinct (after termination of certain burst in species formation). Similarly to previous figures, all shortened branches of dendrograms represent extinct forms.



Fig. 11. Dendrograms showing the process of divergence between two isolated population groups at morphological and genetic levels. 1. Real process occurring at morphological level. 2. Same process at its studying by material of complete paleontological record. 3. Same process at incomplete record. 4. Same process of divergence but occurring at genetic level.  $a$  – moment of division of a single species into two isolated populations;  $a\text{--}\bar{b}$  – period of existence of the isolated populations in a stable environment;  $\bar{b}$  – initial moment of environmental changes for one of the populations;  $\bar{b}\text{--}\bar{c}$  – period of adaptation to new environment;  $\bar{c}$  – final moment of adaptive evolution resulted in the species formation and the onset of another stasis.

Fig. 12. Mechanisms of origin of motive selection II and stabilizing selection by interaction between two vectors of motive selection I. Axis of abscissas – character state ( $x$ ). Axis of ordinates – elimination coefficient ( $S$ ). Relations between  $S$  and  $x$  are shown by solid lines. Dashed lines show initial distribution of the character  $x$ . Solid arrows indicate vector direction of motive selection I. Dashed arrow shows direction of motive selection II. Symbols  $\times$  and  $=$  mean operation of multiplication of the vectors (or rather adjustments) and the resulting outcome. Interaction between motive selection I vectors of different intensity.

1 – action of plus-vector of motive selection I ( $S^+$ )

2 – action of minus-vector of motive selection I ( $S^-$ )

3 – result of the interaction – plus-vector of motive selection II ( $S^{+?}$ ).

Interaction between motive selection I vectors of the same intensity.

4 – action of plus-vector of motive selection I ( $S^+$ )

5 – action of minus-vector of motive selection I ( $S^-$ )

6 – result of the interaction – stabilizing selection ( $S^{+?}$ ).

Fig. 13. Same as Fig. 12, but with elimination curves replaced by curves of character distribution and their change under the selection. Axis of ordinates – frequency ( $P$ ), broken lines – distribution before selection, solid lines – mixed distributions after action of each of the vectors (1, 2, 4, 5) and final distributions (3, 6). Other designations as in Fig. 12.

Fig. 14. Examples of molecular phenes (hypothetic phoregrams – schemes analogous to those obtainable after gel separation of proteins are shown). Three different genotypes for the analyzed protein are given:  $A/A$ ,  $A/B$  and  $B/B$ . Arrow indicates direction of electrophoresis (from  $-$  to  $+$  in this case). 1 – monomeric protein, 2 – dimeric, 3 – tetrameric. Conventional views of different protein molecules and literal symbols for monomeric and multimeric proteins are given on the right of the phoregrams (Rozhkov, Pronyaev, 1994).

Fig. 15. Vector model explaining action of selection balancing allele frequencies. 1. Action of minus-vector ( $W^-$ ). 2. Action of plus-vector ( $W^+$ ). 3. Joint action of the vectors ( $W = W^+ W^-$ ). Arrows on graphs indicate direction of vector action. Dots on curves correspond to value of adaptation at some or another dose of allele  $A$ .

Fig. 16. Model of selection by a quantitative character controlled by one (1), two (2), three (3) and infinite number of loci (4).

Fig. 17. An example of chromosomal phenes. Karyotypes (metaphase chromosomes) are figured for three hypothetical individuals.

Fig. 18. A scheme illustrating possible ways of changing the chromosome structure in evolution.

- Fig. 19. Distribution of values of the “carcass weight” character depending on class interval in animals 1.5 years old and older. Axis of abscissas – character classes. Axis of ordinates – number of individuals. 1 – class interval size – 20 kg; 2 – 10 kg; 3 – 5 kg.
- Fig. 19 (end). Distribution of values of the “carcass weight” character, depending on class interval in animals 1.5 years old and older. Axis of abscissas – character classes. Axis of ordinates – number of individuals. 4 – class interval size – 2.5 kg; 5 – 1 kg.
- Fig. 20. Distribution of values of the “carcass weight” character, depending on class interval in underyearlings. Axis of abscissas – character classes. Axis of ordinates – number of individuals. 1 – class interval size 10 kg; 2 – 5 kg.
- Fig. 21. Age-related variability of moose carcass weight in Kirov Region. Vertical scale – values of “carcass weight” character (kg); horizontal scale – age of animals. **A** – data on males; **B** – data on females. On both sections: solid line – data of Yazan (1972); broken line – data based on licenses. Dots designate mean values of the character. Thin vertical lines – error of mean.
- Fig. 22. Sexual dimorphism in the “carcass weight” character. European part of Russian Federation (1987-1998,  $n = 78560$ ). Axis of ordinates – values of “carcass weight” character, axis of abscissas – age of animals. Solid line – data on males; broken line – data on females.
- Fig. 23. Sexual dimorphism in “carcass weight” character of moose in various regions and areas (1987-1998). 1. Taiga and mixed forest of European part of Russian Federation ( $n = 64186$ ). 2. Kirov Region ( $n = 9878$ ). 3. Perm Region ( $n = 5069$ ).
- Fig. 23 (end). Sexual dimorphism in “carcass weight” character of moose in various regions and areas (1987-1998). 4. Yaroslavl Region ( $n = 15228$ ). 5. Moscow Region ( $n = 9879$ ).
- Fig. 24. Age- and season-related changes in moose body weight. Upper curve – data of Knorre (1961), changes in live weight of a male moose during several years. Lower curve – data based on licenses, body weight, males ( $n = 1816$ ), Pskov Region, 1988.
- Fig. 25. Changes in share of revealed in-calf individuals in all mature females in months of autumn-winter season. Taiga and mixed forest zones of European part of Russian Federation, united sample,  $n = 19547$  (1987-1998).
- Fig. 26. Embryonic fecundity (the number of embryos per female) in taiga and mixed forest zones of European part of Russian Federation ( $n = 50979$ ) in 1987-1998.
- Fig. 27. Interrelations between carcass weight of in-calf moose females and the number of embryos. Horizontal scale – “carcass weight” characters grades (kg): 1 – 100-130; 2 – 131-160; 3 – 161-190; 4 – 191-220; 5 – 221-250; 6 – 251>. Vertical scale – number of embryos normalized for the number of in-calf females. Broken line – distribution of “carcass weight” character, solid line outlines values of embryonic fecundity in grades of the character.
- Fig. 28. Age distribution in moose. 1 – Kirov Region, 1967-1981, females (Gluskov et al., 1999). 2 – Udmurtia, 1985-1997, both sexes taken together (Khramov, 1998). 3 – Finland, 1997 (Nygren et al., 1999). Axis of ordinates – share of hunted mooses (%). Axis of abscissas – age (years).
- Fig. 29. Age distributions in moose based on data of licenses. 1. Age structure for the entire European part of Russian Federation, 1987-1999 ( $n = 64282$ ). 2. Age structure without separation by sexes (1987-1999) for Novgorod ( $n = 1775$ ), Ivanovo ( $n = 167$ ), Yaroslavl ( $n = 15217$ ), Moscow ( $n = 9876$ ), Pskov ( $n = 5578$ ), Leningrad, Murmansk regions and Republic of Karelia are taken together ( $n = 5755$ ). 3. Age structure without

separation by sexes for different hunting seasons in Moscow Region (sample size: 1987 – 1139, 1988 – 856, 1989 – 1413, 1990 – 1480, 1991 – 1295, 1992 – 1644, 1993 – 1057, 1994 – 396, 1996 – 110, 1998 – 127).

Fig. 30. Change in the share of females depending on the age. 1. European part of Russian Federation ( $n = 64287$ ; 1985-1999). 2. Separate regions: Arkhangelsk Region ( $n = 12668$ ; 1987-1998); Kursk, Voronezh, Saratov regions taken together ( $n = 1752$ ; 1985-1998); Moscow Region ( $n = 9876$ ; 1987-1999); Murmansk Region  $n = 3482$ ; 1975-1999); Sverdlovsk and Chelyabinsk regions taken together ( $n = 3918$ ; 1995-1999); Udmurt Republic ( $n = 1155$ ; 1997-1998); Yaroslavl Region ( $n = 15221$ ; 1988-1998).

Fig. 31. Current range of moose in the Holarctic (Peterson, 1974; Filonov, 1983; Danilkin, 1999). 1 – *A. a. alces*; 2 – *A. a. pfizenmayeri*; 3 – *A. a. camelooides*; 4 – *A. a. gigas*; 5 – *A. a. schirasi*; 6 – *A. a. andersoni*; 7 – *A. a. americana*; 8 – *A. a. buturlini*.

Fig. 32. Moose distribution on the territory of Russian Federation. 1 – northern and eastern borders of maximum range in the end of the 20<sup>th</sup> century; 2 and 3 – known borders of the species distribution during its maximum depression in the mid-19<sup>th</sup> century and in the 1920-30<sup>th</sup>, respectively (Danilkin, 1999).

Fig. 33. Distribution of blanket and mountain glaciers and glacier-ponded lakes in Eurasia (after Groswald, 1984).

Fig. 34. Maximum decrease in the moose range in the 19<sup>th</sup>-20<sup>th</sup> centuries, after Filonov (1983), Danilkin (1999), with additions and detailing.

Fig. 35. Model of population differentiation by chromosome number. 1. Initial 70-chromosome population. 2. “Contraction” of the population at deterioration of environment. Appearance of Robertson’s translocation and establishment of intrapopulational chromosomal polymorphism. 3. Improvement of the environment, restoration of the range, disintegration into populations of different ranks, settlement of interpopulational polymorphism in marginal populations. 4. New “contraction” at another deterioration of environment, resulting in survival of one of the marginal 68-chromosome population. 5. Range recovery.

Fig. 36. Above: chromosome sets of a moose male from Altai (Grafodatsky, Rajabli, 1988) – 68 chromosomes. Below: that of a moose male from Northeastern Asia (Boeskorov, 2001) – 70 chromosomes.

Fig. 37. Age-related variability in moose weight in taiga zone ( $n = 46189$ ), forest-steppe and steppe zones ( $n = 4367$ ), and zone of mixed forest ( $n = 30188$ ) of European part of Russian Federation (1987–1999). 1 – males; 2 – females.

Fig. 38. Population differences in the weight of moose organs depending on sex and age. 1. Weight of lungs together with trachea (Perovsky, 1998).

Fig. 38 (continued). Population differences in the weight of moose organs depending on sex and age. 2. Liver weight (Perovsky, 1998).

Fig. 38 (end). Population differences in the weight of moose organs depending on sex and age. 3. Weight of kidneys (Perovsky, 1998).

Fig. 39. Changes in moose carcass weight along the transect Arkhangelsk – Kursk (1989–1999). Dots on graphs correspond to distances of regional centers from Arkhangelsk (abscissa axis) and to mean weight over the region (ordinate axis). Section 1 presents average weight values for all hunted animals in the region excluding for underyearlings. Section 2 shows a more detailed plot with a wider “transect” including many additional “dots”. To exclude the influence of sex and age structure, mean values calculated

separately for four age groups (1.5, 2.5, 3.5 and 4.5 years old) for males and females, were averaged and used to plot the graph. The largest Arkhangelsk Region was subdivided into three zones (north, center, south). Conventional centers of these zones were placed at the latitude of Arkhangelsk, i.e. at the “transect” passing.

Fig. 40. Mean values of moose carcass weight in the south of Evenkia and adjacent territories. Averaged by all individuals analyzed. Upper part– males, lower – females.

Fig. 41. Change in carcass weight along the “transect” Chita-Khabarovsk. Axis of abscissas – distance (km) from Chita, axis of ordinates – weight values. The plot is based on data from Table 30 averaged for males and females.

Fig. 42. Distribution of moose carcass weight within the range on the territory of Russian Federation. **1** – 130 kg and less; **2** – 131-145 kg; **3** – 146-155 kg; **4** – 156-180 kg; **5** – 182 kg and more.

Fig. 43. Distribution of population density on the territory of Russian Federation. **1** – 0.03 and less persons per thousand hectares; **2** – more than 0.03 to 0.1; **3** – more than 0.1 to 0.2; **4** – more than 0.2 to 0.3; **5** – 0.3 and higher.

Fig. 44. Distribution of moose carcass weights in different districts of Arkhangelsk Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females. Designations: black– 174 kg and less; grey –175-177 kg; white – 178 kg and more.

Fig. 45. Distribution of moose carcass weights in different districts of Arkhangelsk Region. All age groups are taken together. Data averaged for males and females. Designations: black – 159 kg and less; grey – 160–162 kg; white – 163 kg and more.

Fig. 46. Dependence of carcass weight from age in two districts of Arkhangelsk Region (“anthropogenic”, “light” district – black in Fig. 44, “wild”, “heavy” – unfilled).

Fig. 47. Distribution of moose carcass weight in different districts of Vologda Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females. Designations: black – 170 kg and less; grey – 171-174 kg; white – 175 kg and more.

Fig. 48. Distribution of moose carcass weight in different districts of Yaroslavl Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females. Designations: black – 156 kg and less; grey – 157-160 kg; white – 161 kg and more.

Fig. 49. Distribution of moose carcass weight in different districts of Moscow Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females. Designations: black – 139 kg and less; grey – 140-141 kg; white – 142 kg and more.

Fig. 50. Conventional schematic maps, illustrating the effect of different factors leading to moose territorial differentiation by weight. *1* – action of “choice factor” and “population density factor”, *2* – action of both factors plus the “land availability factor”, *3* – more realistic map accounting gradual decrease of hunter (poacher) density outside “black” zones and some “insular” insertions of “favorite” places. Black– “light” moose (in weight), grey – “medium”, white zones – “heavy”. Central “white” circles - cities (with circle diameter corresponding to the city size), “while” lines – main roads (with line width corresponding to transport flow intensity).

Fig. 51. Dependence of carcass weight from age in two districts of Moscow Region (“anthropogenic”, “light” district – black in Fig. 49, “wild”, “heavy” – unfilled in the same figure). Axis of abscissas – age. Axis of ordinates – weight.

Fig. 52. Areal distribution of moose carcass weight in Murmansk Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females ( $n = 1996$ ). Designations: black – 165 kg and less, grey – more than 165-166 kg, white – more than 166 kg.

- Fig. 53. Areal distribution of moose carcass weight in Republic of Karelia. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females ( $n = 3246$ ). Designations: black – 167 kg and less; grey – 168–173 kg; white – 174 kg and more.
- Fig. 54. Areal distribution of moose carcass weight in Leningrad Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females in 1987–1999 ( $n = 1974$ ). Designations: black – 161 kg and less; grey – 162–167 kg; white – 168 kg and more.
- Fig. 55. Areal distribution of moose carcass weight in Novgorod Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females in 1987–1999 ( $n = 2510$ ). Designations: black – 149 kg and less; grey – 150–154 kg; white – 155 kg and more.
- Fig. 56. Areal distribution of moose carcass weight in Pskov Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females in 1987–1999 ( $n = 7816$ ). Designations: black – 150 kg and less; grey – 151–153 kg; white – 154 kg and more.
- Fig. 57. Areal distribution of moose carcass weight in Kirov Region. Animals 2.5 years old and older. Data averaged for males and females in 1988–1998 ( $n = 6272$ ). Designations: black – 158 kg and less; grey – 159–164 kg; white – 165 kg and more.
- Fig. 58. Model of selective withdrawal of animals from population at mosaic and homogeneous load. Figures in upper sections correspond to mean character value in the population on two different territories (A, B) before selection, lower sections show the same after selection. The bar height characterizes population size on different territories. Arched arrow indicates migration of animals.
- Fig. 59. Change in moose carcass weight(1), length of antlers(2), and estimation of trophy quality of antlers in points (3) along the “transect” Arkhangelsk – Kursk (dots in section 3 are analogous to those in section 2).
- Fig. 60. Dynamics of moose numbers in Northern and Central economic regions of Russia in 1951–1994 (Lomanov, 1995).
- Fig. 61. Dynamics of moose numbers in Finland and in Northern economic region of Russian Federation (data provided by I.K. Lomanov).
- Fig. 62. Dynamics of hunted moose in Finland and Russian Federation (data provided by I.K. Lomanov).
- Fig. 63. Moose numbers in Russia (1961–1999) and dynamics of precipitation during vegetation period averaged for three years (given year and two previous ones) (Lomanov et al., 2000).
- Fig. 64. Dynamics of the share of underyearlings (%) in moose populations of the European part of Russia and the precipitation during vegetation period (Lomanov et al., 2000).
- Fig. 65. Conditional species range. Territories “developed” by humans (hunters) are blackened. Other territories within the range are not “developed”.
- Fig. 66. Dynamics of moose weight in Moscow Region in 1987–1998 coupled with dynamic of its abundance. 1. Values of mean weight calculated for all animals (males and females taken together) hunted in a given year. 2. Values of mean weight calculated only for adult animals (males and females 2.5 years old and older).
- Fig. 67. Dynamics of moose weight in Moscow Region in 1987–1998 coupled with dynamic of its abundance. Each value was calculated by secondary averaging of mean moose weight (age of 1.5–4.5 years). 1 – males, 2 – females, 3 – males and females taken together (averaged values of graphs 1 and 2).
- Fig. 68. Dynamics of moose weight in Moscow Region in 1987–1998 coupled with dynamics of its abundance. Animals 2.5 years old. 1 – males, 2 – females, 3 – males and

females taken together (averaged values of graphs 1 and 2).

Fig. 69. Dynamics of mean weight of moose underyearlings in Moscow Region in 1987-1998 coupled with dynamic of moose abundance. 1 – males. 2 – females. 3 – males and females taken together (averaged values of graphs 1 and 2).

Fig. 70. Dynamics of moose withdrawal (the number of licenses closed in one day) in the hunting season of 1989/1990 in Yaroslavl Region. 1. General pattern. 2. Smoothed curve with account only for Saturday-Sunday maxima (dots).

Fig. 71. Generalized pattern of license closing (second dynamic row shown without Saturday-Sunday peaks, like in Fig.70.2). Axis of ordinates – maximum number of licenses closed at a day-off. Axis of abscissas – dates.

Fig. 72. Dynamics of moose withdrawal (license closing) in different regions of Russian Federation. Roman numerals designate second, third, and fourth “peaks”. Vertical axes, like in previous figure, cover the number of closed licenses, horizontal axes show dates (October-January).

Fig. 73. Woodlands in the European part of Russian Federation (based on forest map: Atlas of forests of the USSR, Moscow, 1973, p. 6). Blackened areas – forest, light areas – “cultivated” landscapes (fields, meadows, pastures, lakes, settlements, etc.).

Fig. 74. Dynamics of license closing. “Peaks” of withdrawal are marked by Roman numerals. Vertical axes of the graphs – the number of closed licenses. Horizontal axes – dates.

Fig. 75. Share (%) of terminal (IV) peak in the total volume of closed licenses for several years (data for 37 regions of European part of Russia and Siberia).

Fig. 76. Dynamics of licenses closing in Arkhangelsk Region in seasons of 1987/88 and 1997/98. Axis of ordinates – the number of closed licenses. Axis of abscissas – date. Roman numeral designates the fourth peak.

Fig. 77. Distribution of license use duration (number of days since the license issuing to the date of its closing) in Moscow Region. Vertical axis – number of licenses used, horizontal axis – intervals of days of license use: 1 – 1 day; 2 – 2 to 10 days; 3 – 11 to 20 days; 4 – 21 to 30 days; 5 – 31 to 40 days; 6 – 41 to 50 days; 7 – 51 to 60 days; 8 – 61 to 70 days; 9 – 71 to 80 days; 10 – 81 to 90 days; 11 – 91 to 100 days; 12 – 101 to 110 days.

Fig. 78. Some examples of dynamics of license issuing. Axis of abscissas – date (day, month). Axis of ordinates – number of licenses issued during a day.

Fig. 79. Distribution of effective time of the license use (actual number of days of the license keeping) for some territories. Axis of abscissas – actual number of days. Axis of ordinates – share of licenses for certain number of days within the total amount of licenses.

Fig. 79. (end).

Fig. 80. Distribution of license use duration in the hunting season of 1987/88, Karelia. Axis of abscissas – time in days from October 1 (season beginning) to the day of season closing. Axis of ordinates – mean duration of license use, in days. Regression line is shown on the graph.

Fig. 81. Dynamics of correlation coefficients and distribution of number of days for license closing in Moscow Region, 1987-1998. 1. Correlation between abundance and share of days in the license use duration. 2. Correlation between accounting index and share of days in the license use duration on Saturday and Sunday. 3. Distribution of licenses by their duration of use. All graphs: Axis of abscissas – duration of license use. Axis of

ordinates – 1, 2 – correlation coefficient; 3 – share of closed licenses with certain term of use.

Fig. 82. Dynamics of correlation coefficients and distribution of number of days for license closing in Novgorod Region, 1987-1998. 1. Correlation between accounting index and share of days in the certain license use duration. 2. Distribution of licenses by their duration of use. In both graphs: Axis of abscissas – duration of license use. Axis of ordinates for the first graph – correlation coefficient. That for the second graph – share of closed licenses with certain term of use.

Fig. 83. Generalized representation of previous graphs, characterizing typical pattern of distribution of the number of days of license closing ( $I$ ) and dynamics of correlation coefficient for the number of days ( $2$ ).

Fig. 84. Graphic model for appearance of distribution of the number of days for license closing ( $2$ ) and dynamics of correlation coefficient ( $3$ ) based on initial distributions ( $I$ ).

Fig. 85. Division of moose of Eurasia into hierarchically subordinated mega- and macropopulations (populations of I-IV ranks).

Fig. 86. Range of moose living in Russian Federation territory, with approximate “borders” of macropopulations (populations of rank III are outlined by solid lines, those of rank IV – by broken lines, range shaded).

Fig. 87. Graphic model illustrating effect of motive selection on the pattern of distribution of character states for survived and eliminated groups. Axis of abscissas – character values, axis of ordinates – occurrence frequency for individuals with certain character state (besides, the coefficient of elimination in graph 2). Solid lines mark distributions in groups before and after selection, broken lines denote the “shadow” of initial distribution shown in graph 2. Solid line with a vector (arrow) – elimination curve analogous to those shown in Fig. 12.  $\Delta\bar{x}_w$  – shift in mean character value in survived group,  $\Delta\bar{x}_s$  – that in eliminated group. Other designations are explained in the text. 1 – condition of a population after selection, 2 – that before selection, 3 – distribution in eliminated group.

Fig. 88. Graphic model illustrating shift in the character distribution affected by minus-vector ( $1$ ) and subsequent cease in distribution at encountering the plus-vector ( $2$ ;  $3$ ). Distributions are shown in broken lines, elimination curves – by solid lines.

Fig. 89. Change in moose population density (numbers by total area), along the “transect” Arkhangelsk – Kursk. The graph is coupled with the curve of weight change along the “transect” (see Fig. 18.2). The population density curve is shown by a wide line, that for the weight – by a narrow line. Axis of abscissas – straight distance from Arkhangelsk. Left axis of ordinates – density values multiplied by 1000. Right axis of ordinates – mean weight. Density calculated for data averaged for 1981-1999.

Fig. 90. Graphic model illustrating interaction between plus-vector of selection (snow, distance) and minus-vector (hunting). 1 – group of migrants (aliens); 2 – group of local (settled). Arrow with dot at its base indicates direction of distribution shift. Other designations are the same as in Fig. 12.

Fig. 91. Population density of moose in the Northern Europe. 1 – mean many-year temperature in January; 2 – moose population density (Lomanov, 2007).

Fig. 92. Relations between plant productivity and biomass of wild ungulates.  $Y = 1.0235X - 85.092$ ;  $R^2 = 0.8562$  (Lomanov, 2007).

- Fig. 93. Density of distribution of travel distances for individuals of a species. Bar designates the mean distance; rectangle marks the distance that can be characterized as getting far.
- Fig. 94. Change in human population density along the transect Arkhangelsk – Kursk (dots and bold curve). Thin line shows weight changes (see Fig. 39.2).
- Fig. 95. Change in winter temperatures (averaged for three months: December, January, February) along the transect Arkhangelsk – Kursk (dots and bold curve) according to data of weather stations situated in regional centers (Konyukova et al., 1971). Thin line show weight change (see Fig. 39.2).
- Fig. 96. Dynamics of roe deer withdrawal in the European part of Russian Federation (*Capreolus capreolus*) and Siberia (*C. pygargus*). Onset of terminal peak (IV пик) is marked by an arrow. Axis of ordinates – the number of closed licenses. Axis of abscissas – dates.
- Fig. 97. Dynamics of wild boar (*Sus scrofa*) withdrawal in Moscow and Kurgan regions, and of European red deer (*Cervus elaphus xanthopygus*) in Khabarovsk Territory. Numerals on the graphs mean years. Beginning of the last peak (IV) is indicated by an arrow. Axis of ordinates – number of closed licenses. Axis of abscissas – dates.
- Fig. 98. Age distribution of licensed ungulate species hunted in 1995-1999. Species, sex, and hunting locality are designated on graphs. Axis of ordinates – number of individuals. Axis of abscissas – age.
- Fig. 98. (continuation).
- Fig. 98. (end).
- Fig. 99. Age-related change in share of females in various artiodactyles species subjected to licensing. Species and territory are indicated on the graphs. Axis of ordinates – share of females (%), axis of abscissas – age.
- Fig. 100. A scheme of structural organization of human mitochondrial genome, showing localization of genes on mtDNA, D-loop, and the point of replication start.
- Fig. 101. Structure of the control region (D-loop) of the mtDNA. RS2 region contains several copies of 75 bp-repeat designated by numerals. 1 and 2 copies are present in all individuals, 3 and 4 are additional copies present only in some animals (polymorphism). See other designations in Purdue et. al. (2006).
- Fig. 102. Variable sites in haplotypes of the mtDNA control region (hypervariable fragment, 464 bp) described for the European moose subspecies (*A. a. alces*) from the European part of Russia and Urals.
- Fig. 103. Frequency of occurrence of different mtDNA control region haplotypes in European moose from Europe and Urals ( $n = 121$ ). Designations of haplotypes: L1, L2, ..., Uniq – unique haplotypes.
- Fig. 104. Distribution of different mtDNA control region haplotypes over the range of European moose. Designations of haplotypes: L1, L2, var – found in 2-4 samples, un – unique,  $n = 97$ .
- Fig. 105. The neighbor-joining tree representing phylogenetic relationships among mtDNA control region haplotypes for the European moose, constructed using the Tamura-Nei model. Bootstrap support (1550 relpics) for major branches are indicated at nodes. Circles designate moose of *A. a. alces* subspecies (open circles – samples from the European part of Russia, grey circles – those from Urals, black circles – those from West Siberia). (AF codes haplotypes of European moose from the GenBank).
- Fig. 106. Median-joining network of mtDNA control region haplotypes of *A. a. alces*



from different regions. Diameter of circles is proportional to the number of samples with given haplotype. Haplotypes are explained in the caption to Fig. 113.

Fig. 107. Borders of moose populations in Europe. *Solid lines* – borders of high-rank macropopulations (Scandinavian and East European). *Broken lines* – borders of northern, southern, and “transitory” macropopulations of lower rank. *Dashed lines* – borders of Leningrad mesopopulation. *Vertical line* shows the state border in north-western Russian Federation.

Fig. 108. Model dendrograms (1 - 4). See explanations in the text.

Fig. 109. UPGMA dendrogram, characterizing similarity of *A. alces* subspecies by mean difference in nucleotide sequences of their haplotypes (estimates of “rate of evolution” without division by  $n-1$ , 373 bp length of the fragment). Territories of gradually connected populations are outlined.

Fig. 110. NJ dendrogram, characterizing similarity of *A. alces* subspecies by mean difference in nucleotide sequences of their haplotypes (373 bp site). Territories of gradually connected populations are outlined.

Fig. 111. Histogram of mean differences between haplotypes of moose and reindeer (averaged data for compared DNA fragments of different length, maximum and minimum error values shown on the left).

Fig. 112. Map of the moose range. Filling intensity indicates the level of differences between haplotypes of *A. alces* and *R. tarandus* (black fill – maximum differences, light-grey fill – minimum differences).

Fig. 113. UPGMA tree characterizing phylogenetic relations between mtDNA haplotypes (D-loop, hypervariable fragment, left domain). Three main clusters are outlined. Circles are haplotypes from America; blackened circles are those from East Siberia and Far East; crosses are those from Europe and West Siberia. Dots indicate the presence of insertion (repeat). Direction of haplotype migrations between regions is shown by arrows. Haplotypes on dendrogram, top to bottom:

L143YakC; AF412235Alaska1; L157YakC; 1LWS-08; 16LWS-08; L142YakC; AF412269YakutiaRF50; 8LWS-08; AF412236Alaska2; L98WS(1); AF412244Central4; AF412255FarEastRF11; 7LWS-08; 12LWS-08; 13LWS-08; AF412240Central1; AF412242Central3; AF412239East1; AF412243East2; AF412238Colorado1; AF412249BC4; AF412252FarEastRF5; AF412246BC1; AF412241Central2; AF412247BC2; AF412245Central5; AF412250Alaska2; AF412237SEAlaska1; AF412248BC3; FarEast1; AF412262FarEastRF38; AF412224China1; AF412259FarEastRF20; Yak12-07; AF412265YakutiaRF46; AF412264YakutiaRF45; Yak11-07; Yak16-07; AF412263YakutiaRF43; L139Yak; AF412226Siberia2; L159YakC; AF412225Siberia1; AF412260FarEastRF22; L152Yak; AF412257MagadanRF16; AF412258MagadanRF17; L90ES(1); L122Kamch; L90Chuk; AF412228Siberia4; L112Chuk; L121Kamch; L113Chuk; AF412227Siberia3; L114Chuk; L124Kamch; L56T(1); L83ed(1); L84(2); L36(1); L110YakW; AF412256MagadanRF13; L2(39); L63(1); LYamal97-08(2); L12(1); L23(1); 63-Ur(6); AF412251UralsRF3;

AF412253Smolensk(AF412250Ural); AF412254SmolenskRF9; VP3-Ur(1); LVS2-Ur(1); 5LWS-08; Kr11-Ur(2); 2LWS-08; 15LWS-08; 98WS(3); AF412261FarEastRF23; AF412267YakutiaRF48; AF412268YakutiaRF49; L141Yak; L94WS(3); AF412266YakutiaRF47; L73(1); AF412253UralsRF7; 10LWS-08; L46(4); L42(1); LGRI-Ur(1); L91WS(1); L107(1); LP4-Ur(1); L14(2); LAC-Ur(1); LYamal98-08(2); LP2-Ur(10); L1(39); L89(1); L200(1).

AF and subsequent number are codes in the GenBank. Lacking AF haplotypes are those not contained in the GenBank. L index without further letter codes indicates haplotypes from East Europe. Abbreviations WS, ES, FarEast, China, Yak, Kamch, Magadan, etc. (West Siberia, East Siberia, Far East, China, Yakutia, Kamchatka, Magadan, etc.) denote haplotype from respective localities.

Fig. 114. Generalized scheme (dendrogram) of divergence between the main forms of moose. 1, 2 - nodes. Strokes indicate exchange of individuals between populations.

Fig. 115. A minimum-spanning tree of moose haplotypes. Designations: filled and open circles indicate haplotypes described in this work; black dots are hypothetical haplotypes differing by one substitution per step; black bar separates the branch of haplotypes containing a 75-bp deletion (Hundertmark et al., 2002). Remark: the authors used somewhat different designations for inter- and intragroup variability:  $d_a$ ,  $d_i$ .

Fig. 116. Nucleotide sequences of mtDNA haplotypes of American origin from Tomsk Region (West Siberia). *7LWS* – haplotype with a deletion, *8LWS* – haplotype with insertion. Insertion (repeat) is twice underlined. “Original” is simply underlined.

Fig. 117. Result of comparison of *A. alces* subspecies by 9 skull measurements. UPGMA method of dendrogram construction is used. Subspecies *gigas* and *buturlini* are outlined. Scandinavian moose is shown by broken line.  $D_r$ -,  $D_r$  - are distances in measurements and proportions which are primary data for the dendrogram construction.

Fig. 118. Result of comparison of *A. alces* subspecies by three indices ( $D_r$ -UPGMA - method of dendrogram construction). Subspecies *gigas* and *buturlini* are outlined. Scandinavian moose is shown by broken line.

Fig. 119. A cladogram of phylogenetic relations between taxa of Ruminantia, based on morphological data. Some significant morphological synapomorphies are indicated. Broken line outlines Odocoileinae (Kuznetsova et al., 2005).

Fig. 120. A cladogram based on analysis of nucleotide sequences of the rRNA mitochondrial genes by the method of maximum likelihood with MetaPIGA software. Upper coefficient – support by maximum likelihood, lower one – support by maximum parsimony. Broken line outlines Odocoileinae (Kuznetsova et al., 2005).

Fig. 121. A cladogram based on analysis of nucleotide sequences of beta-spectrin by the method of maximum likelihood with MetaPIGA software. Upper coefficient – support by maximum likelihood, lower one – support by maximum parsimony. Broken line outlines Odocoileinae (Kuznetsova et al., 2005).

Fig. 122. An example of the effect of uneven rate of molecular clock on clustering results. 1. Even rate of molecular clock. At initial moment, the ancestral species splits into two species. Then one of the lines splits again into two species. The resulting tree based on gene evenly evolving in all lines adequately reflects phylogenetic relations between species.

2. Molecular clock rate differing in different lines. For example, the clock rate dramatically accelerates in the line leading to species *b*. Therefore, the compared gene of species *b*

becomes much distant from respective genes of both *a* and *c* species. The result is thus diametrically opposite and completely nonmatching actual phylogenetic relations between species.

- Fig. 123. Phylogenetic relations between species of *Odocoileinae* (only generic names are given) based on comparison of mDNA sequences (D-loop, hypervariable site, left domain), 365-386 bp after alignment. 1. UPGMA, differences in the number of nucleotides, account for transitions and transversions. 2. UPGMA, differences in the number of nucleotides, account for transitions only. 3. UPGMA, differences in the number of nucleotides, account for transversions only. 4. NJ, Tamura-Nei, account for transitions and transversions. 5. NJ, differences in the number of nucleotides, account for transversions only. 6. UPGMA, account for differences in small “holes” (1, 2, 3 nucleotides) appearing at alignment. Sites corresponding to large “hole” (75 bp) are cut out. In cases 1-5, all sites corresponding to “holes” of different size (including the 75-bp fragment) are cut out.
- Fig. 124. Withdrawal being proportional to the group abundance. Solid curve – before withdrawal (hunting), broken curve – after withdrawal; 1, 3 – abundance; 2 – relative values (normalized for maximal abundance).
- Fig. 125. “Even” withdrawal. Solid curve – before withdrawal (hunting), broken curve – after withdrawal; 1, 3 – abundance; 2, 4 – relative values (normalized for number of individuals in a class).
- Fig. 126. Predominant withdrawal of young individuals. Solid curve – before withdrawal (hunting), broken curve – after withdrawal; 1, 2 – abundance.
- Fig. 127. Predominant withdrawal of “old” and mature individuals. Solid curve – before withdrawal (hunting), broken curve – after withdrawal; 1-4 – abundance.
- Fig. 128. Curves of combined third and fourth approaches. Solid curve – before withdrawal (hunting), broken curve – after withdrawal; 1, 2 – abundance.
- Fig. 129. Frequencies ( $P_i$ ) of each class of age distribution obtained after approximation of the curve (broken line) of “real” age distribution shown in Fig. 28.1.
- Fig. 130. Curves of mean number of offsprings per one individual (female) in a year.  $R$  – number of future offsprings.  $R'$  – number of existing offsprings.
- Fig. 131. Curve for  $\tilde{R} - I$ ; curve for  $R/P_i - 2$ .
- Fig. 132. Curves characterizing age distribution of individuals in the population and in the bag (section 1), and characterizing load on different age classes (section 2).
- Fig. 133. Graph reflecting different ways of rate setting for hunting for wild ungulate animals. Straight lines characterize the existing way of rate setting; curved lines illustrate the proposed method. 1 – economic increase I determined without an account for density; 2 – withdrawal rate calculated from economic increase I; 3 – economic increase II determined with an account for density; 4 – withdrawal rate calculated from economic increase II.
- Fig. 134. Conditional scheme of continuous (A) and insular (B) distribution of animals in game grounds. Curved line shows accounting trail path, with short strokes indicating 10 km sections and long strokes designating places of track intersection. Dots indicate locations of animals.
- Fig. 135. Hypothetic micropopulation structure of a mesopopulation of extremal (1) and transitory (optimal) zone (2). All mesopopulations are outlined by an oval. Elongate ovals inside mesopopulations show population areas occupied by micropopulations of

migrants. Circles show population areas of nonmigratory micropopulations. Arrows indicate directions of seasonal migrations. Summer stations are shaded. Winter stations are designated by dots.

Fig. **Appendix 1.** Illustration of general principle of dendrogram construction with the UPGMA method.

Fig. 1. **Appendix 2.** Order of tooth arrangement in the moose skull.

Fig. 2. **Appendix 2.** Determination of moose age by wear of molar surface (after Knorre, 1949). Teeth are schematically shown by circles with black traces of wearing inside. Wear in molars is indicated for inner (I) and outer (II) ridges. Above – letter notation of teeth with indices in the order of arrangement. Age is indicated aside, with Arabic numerals. Letters below designate tooth parts: **п** – frontal; **с** – medial; **з** – rear.

Fig. 3. **Appendix 2.** Age-related changes in incisors and fangs of moose lower jaw (after Heptner, Nazimowitch, 1967). **а** – 6 months; **б** – 9 months; **в** – 1.5 year; **г** – 1 year 9 months; **д** – 2.5 years; **е** – 3.5 years; **ж** – 4.5 years; **з** – 5.5 years; **и** – 6.5 years; **к** – 7.5 years.

Fig. 1. **Appendix 4.** Effect of divergent observation on the value of correlation coefficient and the regression line. Observations are designated by filled circles. Regression lines are shown without (solid line) and with (dashed line) an account for divergent observation (empty circle) – after Zhivotovsky, 1991, with changes.

Fig. 2. **Appendix 4.** An example of integration of two different statistical sets into a single one. Observations are designated by filled circles.

Fig. 3. **Appendix 4.** Statistical sets of the first ( $r \approx -1$ ) and second ( $r \approx +0.5$ ) orders.

Fig. 4. **Appendix 4.** Correlation coefficient values in oscillating systems. Observation points lying on “sinusoid” curves are not shown. Axis of abscissas – time ( $t$ ); axis of ordinates – values of characters ( $X_1, X_2$ ).

Fig. 5. **Appendix 4.** An example of correlation between characters  $x$  and  $y$  at large ( $r \approx 0.9$ ) and small ( $r \approx 0$ ) scale.

Fig. 6. **Appendix 4.** Change in correlation coefficient calculated from group characteristics, at increasing sample in each group. Sections 1, 2, 3 shown successive increase.

Fig. 1. **Appendix 5.** Types of moose antlers. А – spatulate, Б – intermediate, В – deer-like (Danilkin, 1999).

Fig. 2. **Appendix 5.** Measurements of spatulate (а) and deer-like (б) moose antlers. 1 – circumference of antlers; 2 – divergence of antlers; 3 – length of spatula; 4 – width of spatula (а) or circumference of outgrowths on antler (б); 5 – mean length of all outgrowths.

Fig. 3. **Appendix 5.** Shapes of antlers in European moose (Boeskorov, 2001). *a* – Norway (specimen from MK, Bonn); *б* – Sweden (specimen from MK); *в*, *г* – West Siberia, Vasyuganje, Demyanka River [Kaplanov, 1948]; *д* – Estonia [Buturlin, 1934]; *е* – Tver Region (No. 51087, ZMMU).

Fig. 4. **Appendix 5.** Shapes of antlers in East Siberian (*A. a. pfizenmayeri*, *a-г*) and Far Eastern (*A. a. buturlini*, *д*, *е*; *A. a. cameloides*, *ж*, *з*) moose (Boeskorov, 2001). *a* – Mongolia, Iro River (No. 43661, ZMMU); *б* – Central Yakutia (ИБПК, Yakutsk); *в* – Yakutia, Vilyuisk district (ЯОКМ, Yakutsk); *г* – Central Yakutia (ЯО, Yakutsk); *д* – Yakutia, Kolyma River basin (ЯО); *е* – Kamchatka Region, Penzhina River basin [Klepikov, 1974]; *ж*, *з* – Sikhote Alin (ZMMU).

Fig. 5. **Appendix 5.** Antlers of American mooses *A. a. gigas* (*а*, *б*), *A. a. andersoni* (*в*), *A. a. americanus* (*г*) and *A. a. shirasi* (*д*) (Boeskorov, 2001). *a* – Alaska (No. 16923, ZIN

RAS); ♂ – Alaska (No. 42413, M3); ♂ – North Canada (MK); ♂ – East Canada [Peterson, 1955]; ♂ – Wyoming, Yellowstone (No. 98206, AMEI).

Fig. **Appendix 6.** Radio tagging of moose in order to study their migratory activity (photo by S.I. Metelitsa, I.K. Lomanov, A.V. Molochaev).

Section 1. Preliminary inspection of locality and planning of driving in.

Section 2. Start of driving in.

Sections 3–8. Driving of animals to a shot with gun loaded by immobilizing drug (sporting gun IZh 18M – caliber 28, flying syringe ShA-28, medicine – adilin super).

Section 9. Fixation of radio collar on immobilized animal and checkup of functioning of transmitting device (left to right: A.V. Molochaev, I.K. Lomanov).

Section 10. Introducing antidote to animal (left to right: S.A. Tsarev, V.A. Paponov, V.K. Shabanov).

Section 11. Moose with fastened radio collar after termination of immobilizing drug action.

Section 12. Schematic map of moose migrations in Myshkinsky district of Yaroslavl Region from March 23 to April 14, 2005. In this map and below, locations of moose at the moment of SMS message sending are indicated by dots connected to rectangles. Here and below the grid pitch is 2 km.

## TABLES

Table 1. The number of «balance» populations of different rank in moose (*Alces alces* L.) on the territory of Russian Federation

Table 2. Classification of types and forms of the selection

Table 3. Age-related variability of the carcass weight in moose of the Kirov Region and Komi Republic, according to data of Yu.P. Yazan (1972) and licenses (for 1991–1997)

Table 4. Relative differences between in-calf and dry females for the European Russian Federation (1987–1998)

Table 5. Relative change in the carcass weight from September to January for European Russian Federation (1987–1998)

Table 6. Age-related dynamics of variation coefficient (Cv%) of the body weight. European part of Russian Federation (1987–1998)

Table 7. Monthly variability of the variation coefficient in different age-sex groups (1987–1998)

Table 8. Share of embryos revealed in in-calf females in different months of autumn-winter season. Taiga and mixed forest zones of the European part of Russian Federation, integral sampling, n = 65380, 1975–1999

Table 9. Embryonic fecundity per in-calf female (Markovky, 1978; Yazan, 1972; Rusakov, 1979; Kozlo, 1980, 1983)

Table 10. The number of embryos per pregnant female depending on age, according to data on licenses (January, 1986–1999) for European Russian Federation

Table 11. Embryonic fecundity per female (Glushkov et al., 1999; Yazan, 1972; Rusakov, 1979; Nygren et al., 1999)

Table 12. The number of embryos per mature female depending on age, according to data on licenses (January, 1986–1999) for the European part of Russian Federation

- Table 13. Share of in-calf females in all mature females depending on age, according to data on licenses (January, 1986–1999) for the European part of Russian Federation
- Table 14. Fecundity values for different areas of Russian Federation (1986–1999)
- Table 15. «Yearly» variability of fecundity values for Moscow Region (1987–1999, January)
- Table 16. Fecundity values calculated for the whole European part of Russian Federation
- Table 17. Geographic variability of some fecundity indexes of moose in the European part of the USSR (Danilov, 1986)
- Table 18. Geographic variability of fecundity indexes in the European part of Russian Federation (licenses, January 1987–1998)
- Table 19. Geographic variability of the number of embryos per pregnant female, calculated by all licenses closed for the season
- Table 20. Approximated sex ratio compared to that in bag (withdrawal), European part of Russian Federation ( $n=117648$ )
- Table 21. Main morphological characters of different moose subspecies (after Heptner, Nasimovich, Bannikov, 1961; Danilkin, 1999 and Boeskorov, 2001)
- Table 22. Mean weight values (animals 2.5 years old and older) in different natural zones of the European part of Russian Federation (1987–1999,  $n = 80744$ )
- Table 23. Mean weight values of underyearlings in different natural zones of the European part of Russian Federation (1987–1999,  $n = 20145$ )
- Table 24. Age variability in mature animals (1.5 years old and older) in three natural-climatic zones
- Table 25. Zonal distribution of mean moose carcass weight (calculated for all age groups) in different areas of Western Siberia (1995–1999)
- Table 26. Resultant table of zonal distribution of the mean moose carcass weight for West Siberia. Obtained by averaging of data from Table 25 over sex and areas
- Table 27. Changes of moose carcass weight from west to east (by weight values averaged for all hunted animals in 1995–1999)
- Table 28. Moose carcass weight in the west and east of Karelia and Murmansk Region
- Table 29. Changes of moose carcass weight (calculated by all animals hunted in 1995–1998) along the Yenisei (Khakassia and Krasnoyarsk Region exclusive of Evenkia)
- Table 30. Changes of moose carcass weight in East Siberia (Evenkia-Irkutsk transect; calculated by all hunted animals in 1995–1998)
- Table 31. Changes of moose carcass weight in Transbaikalia from west to east along the Chita-Khabarovsk transect (calculated by all hunted animals in 1995–1998)
- Table 32. Correlation coefficients for moose carcass weight and population density in forested territory of different regions of Russian Federation
- Table 33. Coefficients of correlation between moose carcass weight and average temperature in January for various regions of Russian Federation
- Table 34. Coefficients of correlation between moose carcass weight and precipitation in January for various regions of Russian Federation
- Table 35. Coefficients of correlation between average temperature in January and the same month precipitation for various regions of Russian Federation
- Table 36. Mean age for the total of hunted moose (not separated by sex and not excluding 0.5 and 1.5 years old animals) in three areas of the Arkhangelsk Region marked on the map: with “light”, “medium” and “heavy” moose (Fig. 43)

- Table 37. Mean age for the total of hunted moose (not separated by sex and not excluding 0.5 and 1.5 years old animals) in three areas of the Moscow Region: with “light”, “medium” and “heavy” mooses (see map in Fig. 49)
- Table 38. Some characteristics of the Arkhangelsk and Moscow regions
- Table 39. Characters of moose antlers from European Russian Federation
- Table 40. Characters of moose antlers from Siberia and Far East
- Table 41. A preliminary estimate of instability of the moose abundance on the European part of Russian Federation in 1981-1999 (according to data of the State Service for Hunting Resources Record of Russian Federation)
- Table 42. Mean number of days for a license use in Moscow Region in 1987–1998
- Table 43. Mean number of days for a license use in Arkhangelsk Region
- Table 44. Dynamics of mean number of days for a license use, abundance, accounting index in the Moscow Region
- Table 45. Share of closed licenses for 4 days of the month beginning in three areas. Consolidated data for 1988–1997
- Table 46. Relative change in body weight in October-January for different natural-climatic zones of the European part of Russian Federation (males and females united)
- Table 47. Change in weight from October to January (February) for different natural-climatic zones of the European part of Russian Federation (males and females united)
- Table 48. Rated weight parameters for local and alien taiga groups and their “mixture”
- Table 49. Rated weight parameters for local and alien forest-steppe (steppe) groups and their “mixture”
- Table 50. Change in weight from October to January (February) for different natural-climatic zones of the European part of Russian Federation (males and females accounted separately)
- Table 51. Relative change in weight from October to January for different natural-climatic zones of the European part of Russian Federation
- Table 52. Distribution of the mtDNA control region (hypervariable fragment) haplotypes in different parts of the range of *A. a. alces* in Russia (European part and Urals)
- Table 53. Principal parameters characterizing the three main moose groups on the territory of Eastern Europe
- Table 54. Distances ( $x_j$ ) between three conventional forms, *A*, *B*, *C*
- Table 55. Distances ( $c_j$ ) between three conventional forms, *A*, *B*, *C*
- Table 56. Mean differences between five haplotypes of *R. tarandus* and all haplotypes of *A. alces* inhabiting Eastern Europe (compared by sequences of mtDNA control region 364 nucleotides long)
- Table 57. Differences between all five mtDNA control region haplotypes of *R. tarandus* and certain haplotypes of *A. alces alces* (based on averaging of differences of moose haplotypes for «north», «center» and «south» of Eastern Europe)
- Table 58. Mean «evolutionary rate» for the mtDNA control region haplotypes of moose from «north», «center» и «south» of Eastern Europe (based on comparison of dendrograms – Figs. 109; 110)
- Table 59. The number of offspring produced by a female
- Table 60. Relationships between herd economic increase, population density, and quality class of localities (Rusanov, 1986)

Table 61. Standards of moose withdrawal, calculated by population density (preliminary calculation)

Table 62. Amount of moose withdrawal with an account for economically rational population density (preliminary calculation)

Table 63. Standards of moose withdrawal (%), corrected according to recommended withdrawal limits

Table 64. Quotas of moose withdrawal recommended for regions of Russian Federation by the FGU "Tzentrokhotkontrol", and the withdrawal standards calculated by the proposed method

Table 65. Principal parameters characterizing the three main subdivisions of European macropopulation



## CONTENTS

|  |     |
|--|-----|
| Acknowledgements .....   | 4   |
| Preface. On the content and structure of the book .....  | 5   |
| <b>Part I.</b> Introduction. Basics of population and evolutionary biology .....   | 7   |
| Chapter 1. What is population .....  | 7   |
| Chapter 2. What is species .....   | 26  |
| Chapter 3. What is evolution .....   | 39  |
| Chapter 4. Brief review of evolutionary factors .....  | 58  |
| 4.1. Genetically determined variability .....  | 58  |
| 4.2. Selection .....   |     |
| 4.3. Gene flow .....   | 71  |
| 4.4. Separation of populations (isolation) .....   | 73  |
| 4.5. Merging of populations (hybridization) .....  | 74  |
| Chapter 5. On genetic polymorphism and mechanisms of maintaining variability .....   | 75  |
| 5.1. Main types of polymorphism .....  | 75  |
| 5.2. Mechanism of maintaining of polymorphism .....  | 83  |
| 5.3. Chromosomal polymorphism .....  | 98  |
| <b>Part II.</b> Global population analysis: phenotypic approach .....  | 104 |
| Chapter 6. Suitability of information from licenses for estimation of the moose<br>population state .....  | 105 |
| 6.1. Specificity of visual estimation of the weight under field conditions .....   | 106 |
| 6.2. Age determination at visual estimation .....  | 112 |
| 6.3. Age-related variability of the “carcass weight” character .....   | 115 |
| 6.4. Sexual dimorphism in the “carcass weight” character .....   | 116 |
| 6.5. Logarithmic dependence of weight on age .....   | 120 |
| 6.6. Weight difference between in-calf and barren females .....  | 120 |
| 6.7. Seasonal variation in the “carcass weight” character .....  | 121 |
| 6.8. Value of variation in the “carcass weight” character .....  | 123 |
| 6.9. Embryonic fecundity .....   | 126 |
| 6.10. Age structure .....  | 137 |
| 6.11. Sex ratio .....  | 139 |
| Chapter 7. Spatial differentiation of moose population .....   | 149 |
| 7.1. Distribution and large-scale differentiation of moose population in the territory<br>of Russian Federation according to literature data ..... | 149 |
| Chapter 8. Geographic variability of moose population according to data from<br>licenses .....   | 167 |
| 8.1. Large-scale geographic variability of moose population in Europe and West<br>Siberia .....  | 167 |
| 8.2. Large-scale geographic variability of moose population in East Siberia and Far<br>East .....  | 177 |
| 8.3. Distribution of weight over entire range and causes of large-scale<br>differentiation .....   | 181 |

|   |            |
|---|------------|
| 8.4. Small-scale geographic variability of moose population and mechanisms of differentiation .....                               | 190        |
| Chapter 9. Spatial differentiation of Eurasian moose by results of estimation of hunting trophies .....                           | 215        |
| Chapter 10. Weight dynamics in time and two alternative hypotheses of the moose abundance dynamics .....                          | 221        |
| Chapter 11. Biological and social aspects of withdrawal dynamics .....  | 240        |
| 11.1. General characteristic of withdrawal dynamics .....   | 241        |
| 11.2. Hunting for «roaming» animals (II peak) .....   | 242        |
| 11.3. Hunting for «staying» animals (III peak) and the IV peak of license closing ..  | 251        |
| 11.4. Duration of license use .....   | 260        |
| 11. 5. Relation between abundance and duration of license use .....   | 271        |
| 11.6. Scaring of animals during hunting season .....  | 280        |
| Chapter 12. Theoretical generalization: population division and selection .....   | 284        |
| 12.1. Population-typological division of moose population in the territory of Russian Federation .....                            | 284        |
| 12.2. Selection mechanisms in moose populations .....   | 292        |
| 12.3. On «alien» и «local» moose .....  | 302        |
| 12.4. «Foraging» factor and selection .....   | 313        |
| Chapter 13. Conclusion to “phenotypical approach”. Results and perspectives of further studies on other ungulate species .....    | 318        |
| <b>Part III. Genetic approach.....</b>  | <b>337</b> |
| Chapter 14. Introduction to the problem .....   | 337        |
| Chapter 15. Genetic and spatial distribution of haplotypes of the control region of mtDNA. ....                                   | 343        |
| Chapter 16. Some important consequences of the previous chapter: spatial differentiation of European moose .....                  | 353        |
| Chapter 17. Peculiarities of differentiation of different moose forms by genetic data ...   | 357        |
| Chapter 18. Time of divergence between different moose forms and the moose microevolution during the Pleistocene .....            | 367        |
| Chapter 19. Brief consideration of macroevolutionary problems .....   | 385        |
| <b>Part IV. Practical problems associated with withdrawal .....</b>   | <b>391</b> |
| Chapter 20. Means of withdrawal in theory and reality (on minimization of damage to populations of game animals at hunting) ..... | 391        |
| Chapter 21. Methods of determining limits for hunting moose and other game ungulates .....  | 404        |
| As a concluding part .....  | 424        |
| Appendix 1 .....  | 432        |
| Appendix 2 .....  | 434        |
| Appendix 3 .....  | 438        |
| Appendix 4 .....  | 445        |

---

|  |     |
|--|-----|
| Appendix 5 .....   | 450 |
| Appendix 6 .....   | 455 |
| Appendix 7 .....   | 462 |
| Appendix 8 .....   | 464 |
| References .....   | 471 |
| As a concluding part: A brief summary of the most interesting results<br>on European moose ..... | 497 |

---

**Рожков Ю.И., Проняев А.В., Давыдов А.В.,  
Холодова М.В., Сипко Т.П.**

## **ЛОСЬ: популяционная биология и микроэволюция**

М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. 520 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

121099 Москва, 5-я Кабельная ул., 2

Подписано в печать 20.05.2010. Заказ № 200

Формат 70×100/16. Объем 32,5 печ. л. Тираж 500 экз.

Фотография “Лосиха с лосенком” ([www.fotozveri.ru/kopital1](http://www.fotozveri.ru/kopital1)) 1 страница обложки.

Фотография “Голова лося” ([www.lensart.ru/picturelist](http://www.lensart.ru/picturelist)) 4 страница обложки.

**Радиомечение лосей с целью изучения их миграционной активности  
(фото С.И. Метелицы, И.К. Ломанова, А.В. Молочаева)**



Рис. 1. Предварительный осмотр местности и планирование загона.



Рис. 2. Начало загона.



Рис. 3.



Рис. 4.





Рис. 5.



Рис. 6.



Рис. 7.



Рис. 8.

Рис. 3–8. Выгон зверя на стрелка с оружием, снаряжённым иммобилизирующим препаратом (оружие ИЖ 18М – 28 калибр, летающий шприц ША–28, препарат адиллин супер).



Рис. 9. Закрепление радиоошейника на обездвиженном животном и проверка работы передающего устройства (слева на право: А.В. Молочаев, И.К. Ломанов).





Рис. 10. Введение животному антидота (слева на право: С.А. Царёв, В.А. Папонов, В.К. Шабанов).



Рис. 11. Лось с закреплённым радиошейником после прекращения действия иммобилизующего препарата.



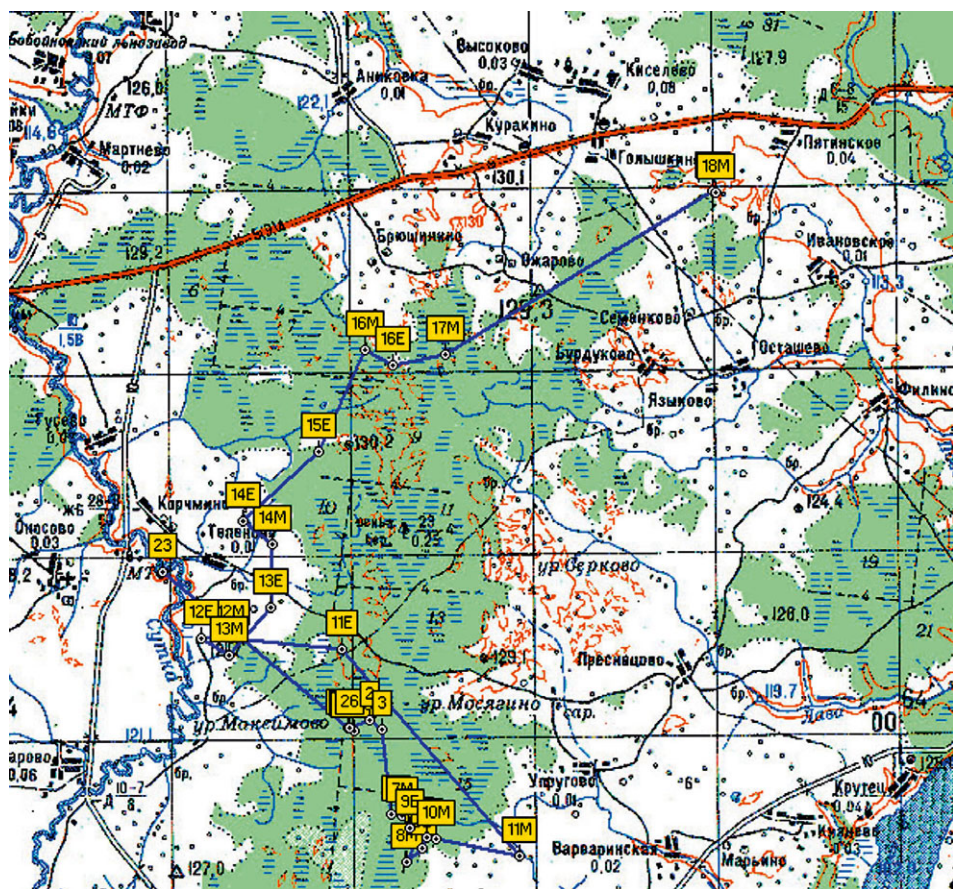


Рис. 12. Картограмма перемещений лося в Мышкинском районе Ярославской области с 23 марта по 14 апреля 2005 года. На картограмме точками, соединёнными с прямоугольниками, обозначены места нахождения лося в момент передачи SMS-сообщений. Линии сетки проведены через 2 км.