

А. М. Шапкин¹, Н. Ф. Арсентьева², Н. С. Суханова²

О репродуктивном возрасте самцов таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus*)

Аннотация.

Цель: изучение возраста производителей, доля их участия в гоне и оценка вклада самцов диких оленей в реализацию репродуктивных циклов таймырской популяции в период 1993–2008 гг.

Материалы и методы. Сбор материала проводился в период 1993–2008 гг. на Западном Таймыре и плато Путорана. Для выявления эколого-морфофизиологической характеристики самцов (пререпродуктивная группа 1–3+, репродуктивные низкоранговые и высокоранговые самцы от 4-х лет и старше) выполнили выборочное взвешивание 38 самцов в летне-осенний период (август–октябрь). Масса тела животного – косвенный репродуктивный признак его силы. За низкоранговых принимали животных с живой массой от 80 до 130 кг. К высокоранговым относили быков с массой тела за 130 кг. В период весенней миграции 2001, 2004, 2006 гг. взвешено 37 самцов. Репродуктивный успех самцов оценивали из значений потенциальной плодовитости взрослых самок в стадах весенних миграционных потоков 1998–2006 гг. В ходе научных отстрелов в апреле–мае подверглись обследованию 218 беременных и яловых самок диких северных оленей. Репродуктивный вклад взрослых самцов в сезонных репродуктивных циклах этой части таймырской популяции (количество плодов на 100 взрослых самок) рассчитывался из равенства двух отношений (пропорции) – половозрелые самки данной промысловой выборки (а) к беременным самкам этой выборки (b) и 100 половозрелым самкам (c) к беременным самкам (d), т.е. по основному свойству пропорции. Индивидуальный возраст самцов оценивали по слоистым структурам резцов [12] сформировавшихся слоев цемента резца I₁, предварительно декальцинированных 5% раствором азотной кислоты. Срезы резцов самцов из выборок 1993–2008 гг. получали на микротоме замораживающей модели Х МЗ-1. Для подсчета годовых колец диких северных оленей образцы окрашивались гематоксилином Эрлиха.

Результаты. По выборочным данным (n=128) исследован репродуктивный возраст самцов таймырских диких оленей: в гоне участвуют быки 14 возрастных групп от 3-х лет и старше. Основной вклад вносят возрастные группы от 4 до 9-лет. Эти самцы составляют 78,9 % репродуктивного ядра, поддерживающего размножение популяции. До 7-летнего возраста поголовье самцов, участвующих в гоне, растет. С 8-лет доля производителей снижается. По возрастному же распределению убыль высокопродуктивных самцов начинается с 6-лет. Наибольшее количество потенциальных производителей обеспечивают группы 5–7-лет (48,42 %), но максимальное число репродуктивных самцов по возрастному распределению сосредоточено в 5-летней группе, достаточно многочисленной в популяции – 9,4 %. Предельный репродуктивный возраст – 16-лет (1 самец или 0,78 % репродуктивного ядра). Средний возраст репродуктивных самцов в популяции 7,14 года. Гон животных на Западном Таймыре протекает с 19–20 октября по 9–15 ноября (3–4 недели). Спаривание происходит как в кратковременных крупных агрегациях, объединяющих от нескольких сотен до одной тысячи животных, так и в гаремных группах от 8 до 30 особей. Средний размер гаремов выявлен в пределах 16,2 голов (n=24). Средний показатель репродуктивного вклада самцов: 76,6±3,28 плодов на 100 половозрелых самок.

Ключевые слова: таймырская популяция; гон; стадо; гарем; высокоранговые производители; живая масса; репродуктивный вклад.

Авторы:

Шапкин Анатолий Михайлович – кандидат биологических наук; e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru;

Арсентьева Надежда Федоровна – научный сотрудник;

Наталья Сергеевна Суханова – научный сотрудник; e-mail: nat55209@yandex.ru.

¹ Научно-исследовательский институт сельского хозяйства и экологии Арктики – филиал Красноярского научного центра СО РАН; Россия, 663302, г. Норильск, Комсомольская, д. 1.

² Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова; Россия, 610035, Киров, Преображенская, д. 79.

Введение. Численность и целостность двуполой популяции поддерживается на оптимальном уровне всеми репродуктивными группами животных в процессе репродуктивных циклов. Причем, если уровень пополнения популяции обеспечивается количеством половозрелых самок (фактор экстенсивности), то репродуктивные усилия самцов по гипотезе В. А. Геодакяна [1] формируют генетическую информацию у значительно большего числа потомства, чем это способны осуществить взрослые самки. Тем самым самцы определяют в основном и направление развития, и скорость качественных сдвигов генетической информации в популяции, и чем больше в ней данных особей, тем пластичнее и устойчивее популяция будет к воздействию внешних факторов и наоборот [1].

С другой стороны, при неблагоприятных условиях существования самцы отмирают интенсивнее самок во всех возрастных группах [2]. Репродуктивный вклад самцов меняется и на протяжении их жизни, ограничиваясь успешным или неуспешным физическим развитием, доступностью самок или возможностью собрать гарем, и удержать его в противостоянии с другими самцами в период гона [3].

Для самцов таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus* (L. 1758)) реализация биологического потенциала ограничивается и сроками наступления половой зрелости. Вид при освоении высоких широт сталкивается с пищевыми ограничениями, что создает остановку роста животных на половине развития [4, 5], отчего зрелось у части оленей наступает в более позднем возрасте [6]. Те же 3-летние самцы по своим эколого-физиологическим качествам не обладают еще высокими репродуктивными способностями, а по развитию рогов — у оленей рога главный критерий физического состояния животного [3], не способны противостоять в схватке за самку высокоранговым самцам. Отчасти и некоторые средневозрастные низкоранговые животные, не набравшие за лето достаточной живой массы, занимают во внутривидовой структуре подчиненное положение. Как правило, в природных популяциях доминантный самец спаривается более часто, чем низкоранговые [7].

Отсюда следует: воспроизводство в таймырской популяции обеспечивается в основном сравнительно небольшой группой высокоранговых самцов-доминантов. Тогда снижение поголовья высокопродуктивных самцов в структуре стад может провоцировать массовое прохолостание самок и, как следствие, приводить к падению продуктивности популяции. Вместе с тем во-

влечение в процесс размножения максимального числа самок возможно в значительной мере только при избыточном числе взрослых самцов [2].

Целью текущего исследования являлось изучение возраста производителей, доля их участия в гоне и оценка вклада самцов диких оленей в реализацию репродуктивных циклов таймырской популяции в период 1993–2008 гг.

Материалы и методы. Сбор материала проводился в период 1993–2008 гг. на Западном Таймыре и плато Путорана. Участие в гоне (октябрь–ноябрь 1993–2005, 2008 гг.) подтверждалось поведением животных, так и стойким, специфическим запахом мяса «гонных» самцов [8, 9], что и идентифицировали при обработке таких быков. Сразу уточним: этих самцов избирательно не добывали. Это случайные «жертвы» сезонной промысловой охоты, угодившие под выстрел. Но далее быкам присваивался порядковый номер как участвовавшим в гоне, их резцы не смешивались с пробами других животных (лактрующие, яловые самки и самцы старше года).

Другим косвенным признаком, по которому животных априори относили к участникам гона, являлось отсутствие у них рогов в апреле–мае. Как известно, участвовавшие в размножении самцы сбрасывают рога вскоре после окончания гона [9–11]. Не участвовавшие в гоне взрослые самцы еще и 8–25 апреля сохраняют рога. Так, например, из общего количества 3–13-летних быков ($n=47$), локально зимовавших в 2003–2004 гг. на северо-западе плато Путорана, а также мигрировавших весной 2001 и 2006 г. через Хараелахские горы на Северо-Сибирскую низменность, в гоне по нашим материалам не участвовало 42,6 % взрослых самцов: эти 20 быков имели рога. Соответственно, их потеря и стадии роста сдвигаются на более поздние сроки. Участвовавшие в воспроизводстве, т.е. добытые в сезон размножения 1993–2005, 2008 гг. или же в миграционных потоках в апреле–мае 2001, 2004, 2006 гг., взрослые самцы составили 39,84 % выборочной доли общей выборки ($n=51$).

Вторую выборку участвовавших в гоне 2005, 2006 гг. самцов сформировали олени, подвергшиеся в первой половине июля 2006–2007 гг. браконьерской срезке неокостеневших молодых рогов (пантов) на речных переправах ($n=30$ или 23,44%). В дальнейшем эти животные были добыты в августе–октябре 2006, 2007 гг. в среднем течение р. Пясины (промысловые точки «Хатыстах» и «Яким»). У всех таких безрогих быков при определении индивидуального возраста возрастной интервал уменьшали на один год, ибо полоса годового слоя цемента завершает образо-

вание летом [12]. В период сбора осенью 2006, 2007 гг. эти самцы стали на один год старше, а участвовали животные в предыдущем сезоне размножения популяции.

Из самцовых стад диких оленей, мигрировавших в августе-октябре 2006, 2007 гг. в среднем течении р. Пясины, промысловики изъяли по нашим наблюдениям 1570 самцов от года и старше. Обследуя их, мы отобрали по живой массе тела, размерной характеристике рогов и физиологическому состоянию, т.е. жировым резервам в конечную выборку еще 47 взрослых самцов (3% от выборки). По перечисленным признакам отобранные самцы (36,72% репродуктивной выборки) были отнесены к потенциальным высокоранговым производителям в расцвете сил. Их высокий иерархический статус и участие в предстоящем гоне в октябре 2006, 2007 гг. не вызывали никаких сомнений. Более крупные особи у копытных могут иметь более высокий репродуктивный успех [13, 14]. Таким образом, выборку по репродуктивным самцам сформировали 128 разновозрастных животных от 3+ до 16-лет.

Для выявления эколого-морфофизиологической характеристики самцов (пререпродуктивная группа 1-3+, репродуктивные низкоранговые и высокоранговые самцы от 4-х лет и старше) мы выполнили выборочное взвешивание 38 самцов в летне-осенний период (август-октябрь). Масса тела животного — косвенный репродуктивный

признак его силы [7]. За низкоранговых принимали животных с живой массой от 80 до 130 кг. К высокоранговым относили быков с массой тела за 130 кг. В период весенней миграции 2001, 2004, 2006 гг. взвешено 37 самцов.

Репродуктивный успех самцов оценивали из значений потенциальной плодовитости взрослых самок в стадах весенних миграционных потоков 1998-2006 гг. В ходе научных отстрелов в апреле—мае подверглись обследованию 218 беременных и яловых самок диких северных оленей [15]. Репродуктивный вклад взрослых самцов в сезонных репродуктивных циклах этой части таймырской популяции (количество плодов на 100 взрослых самок) рассчитывался из равенства двух отношений (пропорции) — половозрелые самки данной промысловой выборки (а) к беременным самкам этой выборки (b) и 100 половозрелым самкам (с) к беременным самкам (d), т.е. по основному свойству пропорции [16].

Индивидуальный возраст самцов оценивали по слоистым структурам резцов [12] сформировавшихся слоев цемента резца I_1 , предварительно декальцинированных 5 % раствором азотной кислоты. Срезы резцов самцов из выборок 1993–2008 гг. получали на микротоме замораживающей модели Х МЗ-1 (Харьковский завод Точного медицинского приборостроения «ТОЧМЕДПРИБОР»). Для подсчета годовых колец диких северных оленей образцы окрашивались гематоксилином Эрлиха.

Таблица 1. Изменчивость живой массы разновозрастных самцов таймырских диких оленей в летне-осенний период 2004–2008 гг., кг (n=38)

Иерархический статус	Показатели					
	n	Возраст, лет	Min-Max, кг.	$\bar{X} \pm SE$	σ	CV
Молодые самцы	12	1–3+	56–96	75,6 \pm 3,27	1,3	14,95
Низкоранговые самцы	13	4–13+	81–130	19,2 \pm 3,53	2,74	11,7
Высокоранговые самцы	13	5–15+	131–190	157,3 \pm 4,63	6,7	10,62

Таблица 2. Изменчивость живой массы разновозрастных самцов таймырских диких северных оленей в зимний период 2004, 2006 гг., кг (n=37)

Возраст самцов, годы	Показатели					
	n	Min-Max	$\bar{X} \pm SE$	σ	CV	r
1+	6	57–65	61,7 \pm 1,36	3,33	5,4	0
2+	5	66–76	69,4 \pm 1,72	3,85	5,55	0
3+	10	59–91	72,3 \pm 3,14	9,91	13,71	0
4+	6	62–95	83,0 \pm 4,84	1,87	14,3	0
5+	7	81–102	85,6 \pm 2,78	7,37	8,61	0
7-9+	3	82–93	87,0 \pm 3,22	5,57	6,4	0,341

Статистическая обработка результатов. Выборочные данные самцов таймырских тундровых диких оленей (сезонная живая масса тела, размеры рогов, разница генеральной доли) обрабатывались параметрическими методами математической статистики [17] с использованием пакета программ Excel 2010 for Windows XP. Средние значения представлены с их стандартной ошибкой (\pm SE). Взаимосвязь возраста с живой массой изучали методом регрессивного анализа [17]. Различия считались достоверными при $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение. Исследованиями установлено: небольшая часть молодых самцов таймырских диких оленей вступает в первое размножение на четвертом году жизни, достигнув примерно к 40 месяцам половозрелости. В выборочных данных самцов ($n=128$), участников репродуктивных циклов 1993-2008 гг., в этом возрасте (3+) выявлено 7 особей или 5,47 % от численности исходной выборки. Из статистического же анализа разницы генеральной доли данной группы вероятность участия в гоне 3-летних самцов не более 9,5 % и не менее 1,5 % ($p < 0,05$). По нашим наблюдениям 3-летние самцы чаще всего вливаются в гон на конечной его стадии, когда жировые запасы у активно участвовавших в репродукции самцов от 4+ до 13 лет оказываются практически израсходованными в ходе реализации репродуктивной функции.

Репродуктивные способности самцов существенно возрастают по достижении животными четырех лет (52 мес.). Из этой возрастной группы в активном воспроизводстве по собранным материалам отмечено уже участие 10,16 % половозрелых самцов (13 быков). Но по расчетам разницы генеральной доли для 4-летних быков репродуктивная активность может изменяться в границах не более 15,6 и не менее 4,8 % ($p < 0,05$). Репродуктивный ранг самца повышается с возрастом и достижением иерархического статуса (табл. 1).

Для 5-летних животных вероятность участия в гоне по исходной выборке уже 15,63 %; из анализа же достоверных границ генеральной доли не более 22,0, не менее 9,2 % ($p < 0,05$). По результатам исследований биологическими преимуществами в осуществлении репродуктивных циклов обладают высокопродуктивные животные из 5-9-летних возрастных групп с соответствующей физиологической конституцией и размерами рогов. Рога самцов северных оленей выступают усиливающим фактором доминирования в случайный период, меняя в ходе поединков иерархию животных в пользу более сильных и крупных быков [18]. Развитие рогов у самцов таймырских диких оленей отмечено до 11-лет. После 11-летнего возраста в сезонном росте намечается спад,

и рога не достигают прежнего состояния.

В репродуктивной структуре численно преобладают зрелые быки 5–9-лет: на высокопродуктивных самцов из этих средневозрастных когорт приходится 68,7% возрастной структуры от участвующих в воспроизводстве. Доминантами, как правило, становятся самцы старших возрастных групп [7]. Средний же репродуктивный возраст высокопродуктивных самцов таймырских оленей выявлен в пределах 7,14 года ($n=128$). Животные 6–7-лет проявляли максимальную сексуальную активность: эти высокопродуктивные быки составили 32,8 % брачных партнеров исходной выборки (рис. 1).

Участие в гоне 6-летних — 16,41% (не более 23,0, не менее 9,82%) ($p < 0,05$). Схожие показатели репродукции и у 7-летних быков ($p < 0,05$). Спад в интенсивном размножении самцов, т.е. уменьшение доли присутствия половозрелых самцов данного поколения в репродуктивной структуре объединенных стад, а значит и сокращение числа жизнеспособных потомков от них, наступает с 8-лет. На это, в первую очередь, влияет убывание общего поголовья этой возрастной группы в популяции из-за увеличения естественной и промысловой элиминации в ходе жизненного цикла: функция выживания с возрастом убывает [3]. Участие 8-летних быков в гоне — 10,9 % ($n=12$), но по расчетам разницы генеральной доли не более 16,5, не менее 5,4 % ($p < 0,05$). Для 9-летних животных ($n=9$) этот показатель уже 9,38 % (не более 14,6, не менее 4,18 %). Соответственно, для 10-летних самцов — 3,91 % по исходным данным ($n=5$) и не более 7,5 % и не менее 0,5 % из статистического анализа достоверных границ генеральной доли ($p < 0,05$).

Оценка в поддержании численности популяции старшими группами самцов (возраст от 11 до 13 лет) определена на уровне 8,37 % (12 животных исходной выборки). Какая-то часть старых самцов, сохранивших еще репродуктивный потенциал, бывают вынуждены уступать свое место более молодым производителям. Таким образом, наиболее старые самцы могут сходно исключаться из размножения, подобно наиболее молодым животным [19]. В рассматриваемый период 1993-2008 гг. удалось выявить участие в репродуктивных циклах таймырской популяции отдельных самцов диких оленей предельных возрастов — 15-16-лет (3 особи). Численный вклад в размножение популяции подобных самцов можно считать уже условным из-за их малочисленности в структуре репродуктивных быков (1,6 и 0,78 %) рис. 1), соответственно и снизившейся суммарной репродуктивной ценности. По разнице генеральной доли быки этого возраста могут участвовать в го-

не более 4,8, не менее 0,002 % (15-летние) и не более 0,96, не менее 0,34 % 16-летние ($p < 0,05$). Иначе говоря, пострепродуктивным возрастом для самцов диких оленей, где репродуктивная ценность особи равна нулю, можно считать возраст в 17-19-лет: попыток участия старых животных из указанных поколений в гоне не зарегистрировано. Правда, по возрастному распределению их фактическое присутствие в миграционных потоках таймырской популяции минимально (0,02 %), т.е. это единичные особи в смешанных стадах, как и самцы 15-летней возрастной группы (0,04 %).

Для размножения таймырских тундровых оленей характерны весьма сжатые сроки. Нами установлено, что начало гона на Западном Таймыре — 19-20 октября, завершение брачного периода — 9-15 ноября. Примерная продолжительность сезона размножения таймырских диких оленей в этой репродуктивной области популяционного ареала на юге Западного Таймыра (левобережье—правобережье оз. Пясино) занимает по мере готовности этрусных самок от 21-22-х до 27-28 дней. Вместе с тем более упитанные животные способны вступать в гон раньше [18].

Спаривание таймырских тундровых оленей проходит и в крупных смешанных агрегациях, объединяющих от нескольких сотен до одной тысячи животных, и в обособленных гаремных группах от 8 до 30 голов с одним, двумя и даже пятью самцами. Самка отдает предпочтение одному из двух самцов, даже если они обладают одинаковым генотипом; если же животные раз-

личны, самка выберет того самца, который имеет противоположный фенотип [20]. Например, в экологическую структуру гарема, добытого 5 ноября 2005 г. на правобережье оз. Пясино (мыс Голый), входили 16 разновозрастных особей. Гарем возглавлял 13-летний самец-доминант с мощными рогами (длина правой штанги — 106 см, левой — 105,5 см, размах между отростками 76 см) с левым и правым надглазничными отростками. С этим гаремом держались молодой 3-летний самец и два быка в возрасте 4 и 5-лет, не принимавшие еще участие в репродукции. С гаремом следовало 6 телят (4 самки и 2 самца) и 6 половозрелых важенков, две из которых (2 года и 8 лет) мы все-таки посчитали яловыми (отсутствовало молоко в вымени). Четыре самки являлись лактирующими. Их возраст равнялся 5 годам (2 особи), 7 лет (1 особь) и 10-лет (1 животное). Таким образом, самцы диких оленей спариваются с самками разных генераций, тем самым обеспечивая большее разнообразие популяционного генофонда и высокую степень гетерозиготности особей в потомстве [7].

Средний размер гаремов на Западном Таймыре в период мониторинга 1993-2008 гг. выявлен в пределах 16,2 голов ($n=24$). Обычно подобные группы встречаются на периферии миграционного хода при растянутой миграции, либо при малочисленной откочевке оленей, которая укладывается в проход одной миграционной «волны». Третья декада октября на юге Западного Таймыра, по нашим 16-летним наблюдениям — пик гона у диких оленей, который можно считать временем

Таблица 3. Показатели репродуктивного вклада самцов таймырских диких оленей по потенциальной плодовитости самок диких северных оленей по материалам весенних научных отстрелов 1998–2006 гг.

Репродуктивный цикл и место сбора материала	Промысловая выборка, ос.		Репродуктивный вклад самцов на 100 взрослых самок	$\bar{x} \pm SE$	σ	CV
	Самки	Из них беременные				
1995–1996 гг., левобережье оз. Пясино	3	2	66,7	$76,6 \pm 3,28$	8,68	11,4
1997–1998 гг., р. Тальми	36	26	72,2			
1998–1999 гг., р. Тальми	19	16	84,2			
2000–2001 гг., р. Ниж. Таловая	48	33	68,8			
2001–2002 гг., р. Мастахала	23	17	73,9			
2003–2004 гг., р. Верх. Таловая	56	44	78,6			
2005–2006 гг., оз. Собачье (Северное)	33	30	90,9			

массового покрытия самок [3]. Ближе к концу октября начинают встречаться одиночные, физически ослабевшие быки, потерявшие уже иерархический статус и вытесненные из размножения более сильными самцами. В домашних стадах самцам—производителям запаса зрелых сперматозоидов, которым животные обладают вначале гона, хватает на 10-12 дней интенсивного случного периода [21]. На конечной стадии гона накопленные за летний нагул жировые резервы, у активно участвующих в гоне самцов от 4+ до 13 лет, оказываются практически израсходованными. Так, в районе мыса Голый (правобережье оз. Пясино) в выборку 3, 4 ноября 2005 г. попали четыре самца в возрасте 8, 9, 10 и старше 13 лет. Животные не обладали уже никакими наружными жировыми запасами на теле. У 8-летнего самца, добытого

там же 5 ноября, остатки жира в виде тоненькой жировой пленки присутствовали лишь на крупе. Аналогичная картина наблюдалась и в первой декаде ноября 2008 г. на левобережье оз. Пясино, когда 2 ноября в гоне впервые отмечено участие 3-летнего быка (8,3 %). Перед этим, с 23 октября по 3 ноября в пик репродукции регистрировались только высокоранговые самцы из возрастных групп от 4-х до 7 лет: 25 % четырехлетних ($n=3$), 33,3 % пятилетних ($n=4$), 16,7 % шестилетних ($n=2$) и 16,7 % семилетних самцов ($n=2$).

Вообще, репродуктивная стратегия самцов полигамных видов во многом оказывается рискованной [22]: при ограниченных ресурсах среды в критический этап жизненного цикла она не позволяет отдельным самцам восстановить энергию, затраченную в период гона, что снижает их зим-

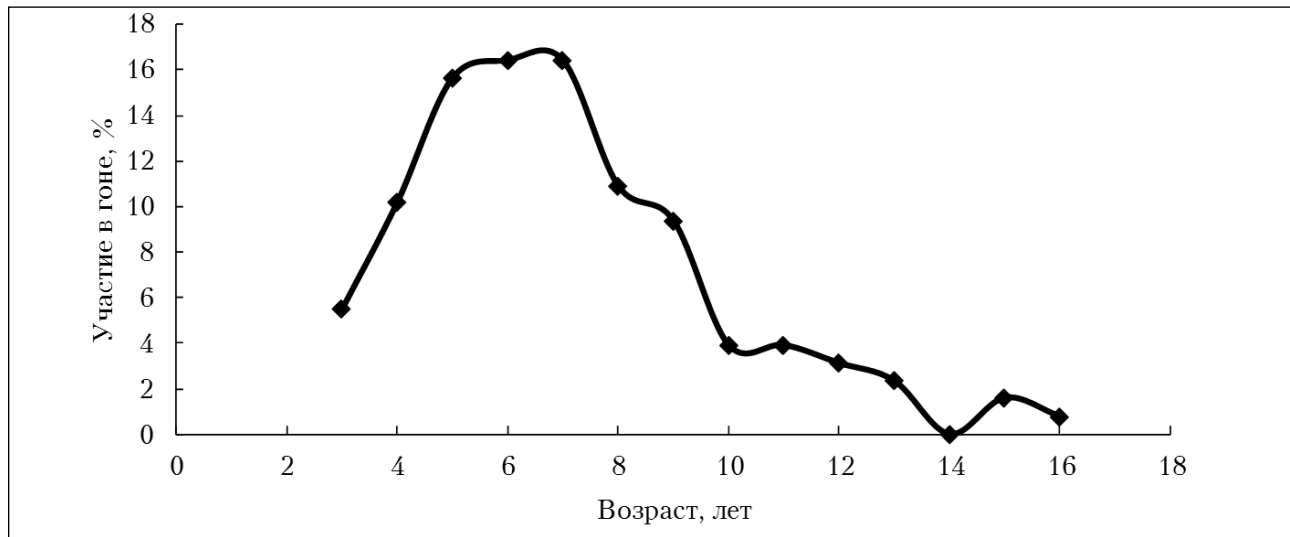


Рис. 1. Репродуктивная активность самцов таймырских диких северных оленей в период сезонных репродуктивных циклов 1993–2008 гг.

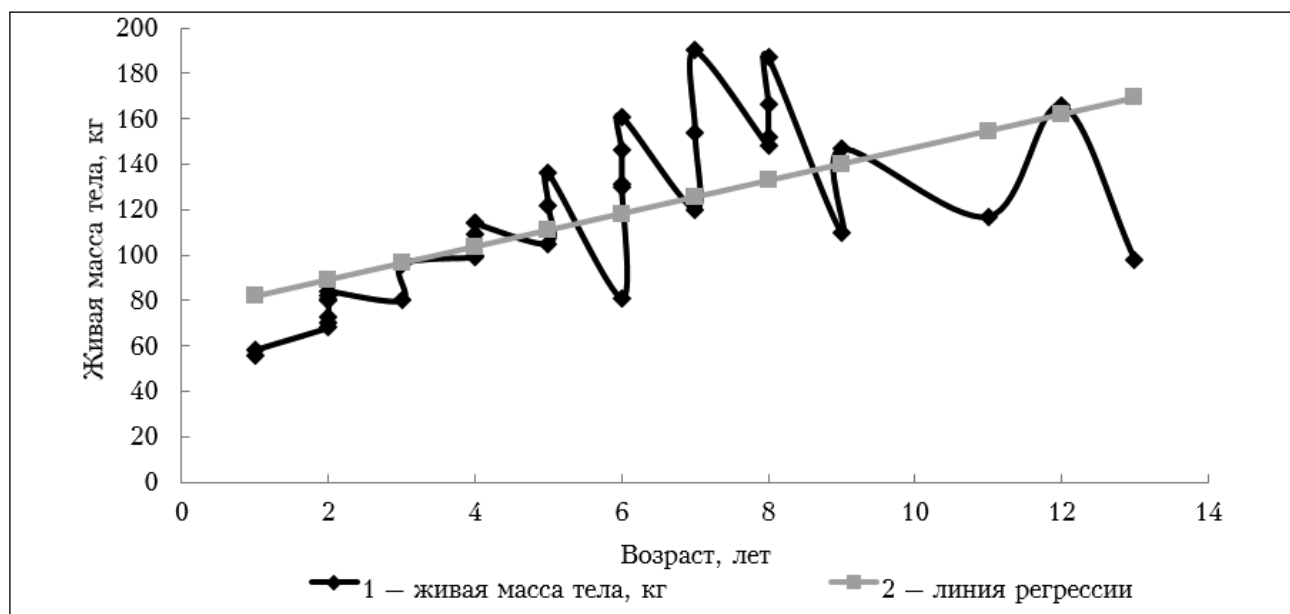


Рис. 2. Зависимость живой массы от возраста самцов таймырских диких северных оленей в летне-осенний период (август–октябрь), $n=38$.

ную выживаемость [8, 23]. Наши исследования живой массы разновозрастных самцов в конце зимнего периода существования в горных тундрах северо-западных Путоран (май 2001, апрель 2004, 2006 гг.) показали, что все обследованные животные имели пониженные весовые значения. У некоторых самцов потери живой массы, в сравнении с летне-осенней массой тела, достигали 43-44,5 %. Выборочные весовые характеристики животных из весенних миграционных потоков (2001, 2006 гг.), так и локально зимовавших в горных тундрах вместе с реально уменьшившейся живой массой продемонстрировали и независимое варьирование исследуемых признаков (показатели возраста и живой массы). Строго говоря, у самцов из контрольных партий отсутствовала корреляционная связь между этими переменными в этот критический для вида период жизненного цикла ($r=0$) (табл. 2). Такое равенство нулю указывает на статистическую независимость признаков [24].

Слабая положительная связь ($r=0,341$) между возрастом и живой массой выявлена лишь у трех зимовавших взрослых самцов (7-9 лет), кстати, участвовавших в прошедшей репродукции: у животных отсутствовали рога. В летне-осенний период существования, напротив, между возрастом самцов и живой массой животных выявлена сильная положительная корреляционная связь: $r=0,77$, $r_1=0,94$, $p < 0,01$. Рассчитанное уравнение регрессии на этом отрезке жизненного цикла (август-октябрь) имеет вид $y=74,53 + 7,29x$, т. е. несмотря на большое отклонение эмпирических весовых данных, все-таки по эмпирической линии регрессии очевидно стабильное возрастание живой массы взрослых самцов таймырских диких оленей (y) с увеличением индивидуального возраста животных (x) (рис. 2).

Достаточно высокая живая масса, мощные рога и накопленные за летний нагул жировые резервы повышают шансы взрослых самцов добиться репродуктивного успеха в сжатые сроки гона. В первую очередь общая готовность высокоранговых и низкоранговых производителей к воспроизводству отражается на величине репродуктивного вклада — количестве оплодотворенных самок. По нашим наблюдениям потенциальная плодовитость самок в репродуктивных циклах 1998-2006 гг. на Западном Таймыре варьировала в апреле—мае в пределах 66,7-90,9 плодов на 100 взрослых самок (табл. 3).

Средний же репродуктивный вклад взрослых самцов, рассчитанный по 7 репродуктивным циклам, выявлен на уровне: $76,6 \pm 3,28$ плодов диких северных оленей на 100 половозрелых самок. С одной стороны, данные цифры дают основание

считать вклад высокоранговых самцов в воспроизводство этой части таймырской популяции (енисейско-пясинские миграционные потоки) достаточно высоким. С другой стороны, эти эмпирические демографические показатели подтверждают, что репродуктивное ядро этой части популяции в конце XX века и первом десятилетии нового столетия в тех условиях среды обитания и той промысловой нагрузки на миграционные ветви популяции сохраняло репродуктивный потенциал и покрывало убыль от естественной и промысловой смертности. По наблюдениям же канадских исследователей для сохранения населения стада карibu размер приплода к весне должен оставаться на уровне 34-х телят на 100 самок [25]. Подобные близкие демографические параметры поддержания численности поголовья можно предположить и для стад таймырских тундровых диких оленей. По крайней мере, к августу-сентябрю 2002-2010 гг. средние показатели реализованной плодовитости в миграционных потоках в среднем течении р. Пясины равнялись 62 телятам на 100 взрослых самок, на юге Западного Таймыра (район оз. Пясино) 53 теленка на 100 взрослых самок [15].

Заключение. В репродукции миграционных потоков таймырской популяции участвуют животные от 3-х до 16 лет. Средний возраст высокоранговых быков-производителей установлен в 7,14 лет ($n=128$). Активный гон в этой части циркумполярного ареала (Западный Таймыр) протекает в сжатые сроки, его продолжительность с 19-20 октября по 9-15 ноября (3-4 недели). Выявленное участие 3-летних животных в размножении 5,47 %. На 4-летних самцов, по нашим данным, приходится 10,16 %, на следующую группу — 15,63 %. Быки в 6-летнем возрасте, как и 7-летние самцы участвуют в воспроизводстве на одном уровне — 16,4 %. Доля в размножении самцов старших возрастных когорт от 8 до 11-лет — 28,1 %. Животные предельных возрастов — 12-16-лет составляют минимальное количество от участвующих в гоне — 7,79 %. Средний показатель репродуктивного вклада взрослых самцов в этой части таймырской популяции, установленный по 7 репродуктивным циклам: $76,6 \pm 3,28$ плодов диких северных оленей на 100 половозрелых самок.

Другой особенностью размножения таймырских тундровых диких оленей является отсутствие у животных привязанности к определенной репродуктивной территории. За 18-летний мониторинг на левобережье-правобережье оз. Пясино гон животных не зафиксирован осенью 2003, 2006, 2009—2010 гг., поскольку осенняя миграция оленьих стад в этой области популяционного

ареала отсутствовала. Таким образом, конкретная экологическая обстановка с локальными факторами биотического и абиотического окружения среды диктует виду его адаптивную стратегию в сезонном репродуктивном цикле. Это выливается в изменении пространственной

структуры брачных стад с отклонениями в отдельные годы от многолетних миграционных путей, отражается на стадиях гона животных и на показателях реализованной плодовитости миграционных потоков таймырской популяции в различных частях ее популяционного ареала.

Литература

1. Геодакян В. А. О структуре эволюционирующих систем / В. А. Геодакян // Проблемы кибернетики. — Выпуск 25. — М.: Наука, 1972. — С. 8-91.
2. Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. — М.: Наука, 1984. — 233 с.
3. Филонов К.П. Оценка состояния популяции копытных. М.: Наука, 1993. — 272 с.
4. McEwan E. H. Seasonal changes in the energy and nitrogen intake in reindeer and caribou / E. H. McEwan, P. E. Whitehead // Canad. J. Zool. — 1970. — № 48. — P. 905-913.
5. Шапкин А. М. О сезонной изменчивости живой массы телят диких северных оленей Таймыра / А. М. Шапкин, Е. В. Марцеха, И. В. Комаров // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. — 2008. — № 10. — С. 55-62.
6. Skogland T. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation / T. Skogland // Oikos Copenhagen. — 1989. — № 55. — P. 101-110.
7. Шилов И.А. Физиологическая экология животных. — М.: Высшая школа, 1985. — 328 с.
8. Семенов-Тянь-Шанский О.И. Северный олень. — М.: Наука, 1977. — 96 с.
9. Сыроечковский Е.Е. Северный олень. — М.: Агропромиздат, 1986. — 256 с.
10. Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. — М.: Высшая школа, 1961. — С. 299-360.
11. Егоров О. В. Дикie копытные Якутии. — М.: Наука, 1965. — 261 с.
12. Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
13. Sand H. Live history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions / H. Sand // Oecologia. — 1996. — V. 106. — P. 212-220.
14. Festa-Bianchet M. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder / M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, J. T. Jorgenson // American Naturalist. — 1998. — V. 152. — P. 367-379.
15. Шапкин А. М. Анализ плодовитости самок таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) / А. М. Шапкин // Зоологический журнал. — 2016. — Т. 95. — № 12. — С. 1475-1486.
16. Бабичева И. В., Болдовская Т. Е. Справочник по математике (в формулах, таблицах, рисунках) // Редактор Т. И. Кукина. — Омск: СибАДИ, 2010. — 139 с.
17. Zar J. H. Biostatistical analysis. Northern Illinois University, New Jersey. 2010. 944 p.
18. Баскин Л. М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 295 с.
19. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 280 с.
20. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 272 с.
21. Бороздин Э. К., Востряков П. Н., Дьяченко Н. О. Разведение северных оленей. — Красноярск: Красноярское кн. изд-во, 1977. — 223 с.
22. Hogg J. T. Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic / J. T. Hogg, S. H. Forbes // Behavioral Ecology Sociobiology. — 1997. — № 41. — P. 33-48.
23. Festa-Bianchet M. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates / M. Festa-Bianchet, J.-M. Caillard, S. Cote // J. Anim. Ecol. — 2003. — V. 72. — № 4. — P. 640-649.
24. Бейли Н. Математика в медицине и биологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1970. 327 с.
25. Couturier S. Body-condition dynamics in a northern ungulate gaining fat in winter / S. Couturier, S. D. Cote, J. Huot, R. D. Otto // Can. J. Zool. — 2009. — V. 87. — № 5. — P. 367-378.

Shapkin A., Arsentseva N., Sukhanova N.

The reproductive age of males of the taimyr of wild reindeer (*Rangifer tarandus*)

Abstract.

Purpose: to study the age of manufacturers, the share of their participation in the rut and assess the contribution of males of wild deer to the implementation of reproductive cycles of the Taimyr population in the period 1993–2008.

Materials and methods. The fees of the material were carried out in the period 1993–2008. On Western Taimyr and Putoran plateau. To identify the environmental-morphophysiological characteristics of males (a pre-productive group 1–3+, reproductive low-ranking and high-ranking males from 4 years and older) performed selective weighing of 38 males in the summer-autumn period (August–October). The body weight of the animal is an indirect reproductive sign of its strength. For low -ranking, animals were taken with a live weight of 80 to 130 kg. High -ranking bulls with body weight for 130 kg were attributed. During the period of spring migration 2001, 2004, 2006. 37 males are balanced. The reproductive success of males was evaluated from the values of the potential fertility of adult females in herds of spring migration flows 1998–2006. During scientific shootings in April –May, 218 pregnant and Yalov female wild deer were examined. The reproductive contribution of adult males in the seasonal reproductive cycles of this part of the Taimyr population (the number of fruits per 100 adult females) was calculated from the equality of two relations (proportions) – sexually mature females of this commercial sample (A) to pregnant females of this sample (B) and 100 sexually mature females (C) to pregnant females (D), i.e. By the main property of the proportion. The individual age of the males was evaluated according to the layered structures of the incisors [12] of the formed layers of the cement of the cutter I1, previously decalcinated by a 5 % solution of nitric acid. Sections of males from samples 1993–2008. Received on a microtome with a freezing model X MZ-1. To count the annual rings of wild reindeer, samples were painted with hematoxyline Erlich.

Results. According to selective data ($n = 128$), the reproductive age of males of Taimyr wild deer was investigated: bulls of 14 age groups from 3 years and older are involved in Gona. The main contribution is made by age groups from 4 to 9 years. These males make up 78.9 % of the reproductive nucleus that supports the reproduction of the population. Until the age of 7, the number of males participating in the rut is growing. From 8 years, the fraction of manufacturers is reduced. In terms of age distribution, the decline of highly productive males begins with 6 years. The largest number of potential manufacturers is provided by 5–7-lite groups (48.42 %), but the maximum number of reproductive males in age distribution is concentrated in a 5-year group, quite numerous in the population–9.4 %. The maximum reproductive age is 16 years (1 male or 0.78 % of the reproductive nucleus). The average age of reproductive males in the population of 7.14 years. The race of animals in West Taimyr flows from October 19–20 to November 9–15 (3–4 weeks). Mating occurs both in short -term large aggregations that combine several hundred to one thousand animals, and in harem groups from 8 to 30 individuals. The average size of harems was detected in the range of 16.2 goals ($n = 24$). The average indicator of the reproductive contribution of males: 76.6 ± 3.28 fruits per 100 sexually mature females.

Keywords: taimyr population; rut; herd; harem; high-ranking producers; live weight; reproductive contribution.

Authors:

Shapkin A. – PhD (Biol. Sci.); e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru;

Arsentseva N. – researcher;

Sukhanova N. – Dr. Habil (Med. Sci.); researcher;; e-mail: nat55209@yandex.ru

¹ Research Institute of Agriculture and Ecology of the Arctic—a branch of the Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS; Russia, 663302, Norilsk, Komsomolskaya, 1.

² All-Russian Scientific Research Institute of Hunting and Water House named after Professor B.M. Zhitkova; Russia, 610035, Kirov, Preobrazhenskaya, 79.

References

1. Geodakyan V. A. On the structure of evolutionary systems / V. A. Geodakyan // Problems of cybernetics. — Issue 25. — M.: Science, 1972. — P. 8–91.
2. Bolshakov V.N., Kubantsev B. S. The sexual structure of populations of mammals and its dynamics. M.: Nauka, 1984. 233 p.

3. Filonov K.P. Assessment of the state of ungulates. M.: Nauka, 1993. 272 p.
4. McEwan E. H. Seasonal changes in the energy and nitrogen intake in reindeer and caribou / E. H. McEwan, P. E. Whitehead // Canad. J. Zool. — 1970. — № 48. — P. 905-913.
5. Shapkin A. M. On the seasonal variability of the live weight of the calves of the wild northern deer Taimyr / A. M. Shapkin, E. V. Martzech, I. V. Komarov // Siberian Bulletin of Agricultural Science. — 2008. — № 10. — P. 55-62.
6. Skogland T. Natural selection of wild reindeer life history traits by food limitation and predation / T. Skogland // Oikos Copenhagen. — 1989. — № 55. — P. 101-110.
7. Shilov I.A. Physiological ecology of animals. M.: Higher School, 1985. 328 p.
8. Semenov-Tyan-Shansky O.I. Reindeer. M.: Nauka, 1977. 96 p.
9. Syrochkovsky E.E. Reindeer. M.: Agropromizdat, 1986. 256 p.
10. Geptner V.G., Nasimovich A.A., Bannikov A. G. of the Mammals of the Soviet Union. Sajooped and unpaired. M.: Higher School, 1961. — P. 299-360.
11. Egorov O. V. Wild ungulates Yakutia. — M.: Nauka, 1965. — 261 p.
12. Kleletzal G.A., Kleinenberg S.E. Determination of the age of mammals according to the layered structures of teeth and bones. — M.: Nauka, 1967. — 144 p.
13. Sand H. Live history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions / H. Sand // Oecologia. — 1996. — V. 106. — P. 212-220.
14. Festa-Bianchet M. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder / M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, J. T. Jorgenson // American Naturalist. — 1998. — V. 152. — P. 367-379.
15. Shapkin A. M. Analysis of the Fatel of the female Taimyr population of the wild northern deer (*Rangifer tarandus*) / A. M. Shapkin // Zoological Journal. — 2016. — Vol. 95. — № 12. — P. 1475-1486.
16. Babicheva I. V., Boldovskaya T. E. Handbook in mathematics (in formulas, tables, drawings) // Editor T. I. Kukina. — Omsk: Sibadi, 2010. — 139 p.
17. Zar J. H. Biostatistical analysis. Northern Illinois University, New Jersey. 2010. — 944 p.
18. Baskin L.M. The behavior of ungulates. — M.: Nauka, 1976. — 295 p.
19. Schwartz S. S. Ecological patterns of evolution. — M.: Nauka, 1980. — 280 p.
20. Williamson M. Analysis of biological populations. Per. from English. — M.: Mir, 1975. — 272 p.
21. Borozdin E.K., Vostryakov P.N., Dyachenko N.O. Dilution of the northern deer. — Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Prince. Publishing House, 1977. — 223 p.
22. Hogg J. T. Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic / J. T. Hogg, S. H. Forbes // Behavioral Ecology Sociobiology. — 1997. — № 41. — P. 33-48.
23. Festa-Bianchet M. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates / M. Festa-Bianchet, J.-M. Caillard, S. Cote // J. Anim. Ecol. — 2003. — V. 72. — № 4. — P. 640-649.
24. Bailey N. Mathematics in medicine and biology. Per. from English. — M.: Mir, 1970. — 327 p.
25. Couturier S. Body-condition dynamics in a northern ungulate gaining fat in winter / S. Couturier, S. D. Cote, J. Huot, R. D. Otto // Can. J. Zool. — 2009. — V. 87. — № 5. — P. 367-378.