

УДК 911:599.735.31

**ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ  
КАВКАЗСКОГО БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ  
(*CERVUS ELAPHUS MARAL* OGILBY, 1840)  
НА ПОЛУОСТРОВЕ АБРАУ (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)**

**<sup>1</sup>Быхалова О.Н., <sup>2</sup>Кудактин А.Н.**

<sup>1</sup>ФГБУ «Государственный заповедник «Утриш»», Анапа, e-mail: bykhalovao@mail.ru;

<sup>2</sup>ФГБУ «Кавказский биосферный заповедник им. Х.Г. Шапошникова», Сочи,  
e-mail: kudaktinkavkaz@mail.ru

Фактическая численность благородного оленя на территории Краснодарского края намного ниже оптимального уровня. О существенных недостатках управления ресурсами этого ценного промыслового вида свидетельствует низкий уровень годового прироста. Достоверные современные данные о структуре популяции вида в охотничьих угодьях края отсутствуют, имеются только сведения для федеральных ООПТ. Для анализа половой структуры популяции заповедника Утриш использовали данные визуальных наблюдений, встреч животных 2011–2012 гг., локаций фотоловушек в 2013–2021 гг. За десятилетний период в демографической структуре популяции произошли изменения полового состава и третичного соотношения полов. На первоначальном этапе выхода популяции из состояния угнетения, в условиях с плотностью популяции ниже оптимальной, общая доля самок превышает долю самцов, однако доля половозрелых самцов преобладает над долей репродуктивных самок. Третичное соотношение полов смещено в сторону преобладания самцов. При достижении плотности популяции оптимального значения общая доля самцов и самок уравнивается, доля половозрелых самцов превышает долю репродуктивных самок, доля молодняка снижается, темп роста популяции замедляется. В стабильном состоянии, с плотностью популяции несколько выше оптимальной, соотношение полов достигает уровня слабо промышляемой популяции 1:2, с преобладанием самок. Преобладание самок обеспечивает интенсивный рост численности популяции, увеличивая долю молодняка до трети в популяции. Гомеостаз популяции поддерживается механизмом регуляции плотности путем изменения половой структуры.

**Ключевые слова:** кавказский благородный олень, популяция, популяционный гомеостаз, плотность популяции, половая структура, третичное соотношение полов, заповедник Утриш, Северо-Западный Кавказ

**SEXUAL STRUCTURE OF THE CAUCASIAN RED DEER  
(*CERVUS ELAPHUS MARAL* OGILBY, 1840)  
POPULATION ON THE ABRAU PENINSULA (NORTHWEST CAUCASUS)**

**<sup>1</sup>Bykhalova O.N., <sup>2</sup>Kudaktin A.N.**

<sup>1</sup>State Nature Reserve «Utrish», Anapa, e-mail: bykhalovao@mail.ru;

<sup>2</sup>Caucasian Biosphere Reserve named after A.I. H.G. Shaposhnikov, Sochi,  
e-mail: kudaktinkavkaz@mail.ru

The number of red deer in the Krasnodar Territory is much lower than the optimal level. Significant shortcomings in resource management of this valuable commercial species are evidenced by the low level of annual growth. There are no reliable modern data on the structure of the species population in the hunting grounds of the region, there are only data for federal protected areas. To analyze the sex structure of the population of the Utrish Reserve, we used data from visual observations, animal encounters in 2011–2012, camera trap locations in 2013–2021. Over a ten-year period, changes in the sex composition and tertiary sex ratio occurred in the demographic structure of the population. At the initial stage of the exit of the population from the state of oppression, under conditions with population density below the optimum, the total proportion of females exceeds the proportion of males, but the proportion of mature males prevails over the proportion of reproductive females. The tertiary sex ratio is biased towards male dominance. When the population density reaches the optimal value, the total proportion of males and females is balanced, the proportion of mature males exceeds the proportion of reproductive females, the proportion of young animals decreases, and the population growth rate slows down. In a stable state, with a slightly higher than optimal population density, the sex ratio reaches the level of a poorly exploited population of 1:2, with a predominance of females. The predominance of females ensures intensive growth in the population, increasing the proportion of young animals to a third in the population. Population homeostasis is maintained by the mechanism of density regulation by changing the sexual structure.

**Keywords:** caucasian red deer, population, population homeostasis, sexual structure, tertiary sex ratio, population density, Utrish Reserve, Northwestern Caucasus

Способность популяции поддерживать устойчивое динамическое равновесие в изменяющихся условиях среды Ф. Клементс (1949) определил как гомеостаз популяции. При всем многообразии механизмов популяционного гомеостаза И.А. Шилов (1997) группирует их в три функциональные ка-

тегории: 1) поддержание пространственной структуры; 2) поддержание генетической структуры; 3) регуляция численности и плотности населения. Важное место в регуляции численности животных и сохранении биологического разнообразия занимает половая и возрастная структура, анализ ко-

торой позволяет прогнозировать ее численность на ближайший ряд поколений и лет. Структура популяции формируется, с одной стороны, на основе общих биологических свойств вида, с другой – под влиянием факторов среды, то есть имеет приспособительный характер [1].

Под половой структурой (половым составом) популяции обычно понимают соотношение (в %) особей мужского и женского пола [2]. Различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов: первичное – при формировании половых клеток (гамет), вторичное – при рождении среди новорожденных особей, третичное – при половом созревании соотношение взрослых особей, участвующих в размножении [1]. Эволюционная теория пола (или гипотеза специализации полов) В.А. Геодакяна (1991) объясняет количественное соотношение полов. Поскольку на разных этапах эволюции, а также в различных условиях среды требуется разная эволюционная пластичность популяции, то для каждого из них существует свое определенное оптимальное значение третичного соотношения полов, не обязательно равное 1:1. Самцы ответственны за качество, самки – за количество потомства. Механизмы адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды эволюционно заложены в физиологических особенностях самцов, обладающих повышенной чувствительностью к изменяющимся условиям внешней среды и узкой нормой реакции [3]. При этом выживает лишь часть мужских особей, но зато обладающих качествами, необходимыми для жизни в новых условиях. Быстрое распространение вновь приобретенных признаков обеспечивается полигамией самцов. Генетический поток информации (от поколения к поколению) о распределении генотипов в популяции больше реализует женский пол, а экологический поток (от среды к потомству) – мужской. В соответствии с теорией, мужской пол выступает буферной периферической авангардной частью, защитной зоной вокруг женского устойчивого, инерционного, золотого ядра популяции, представленного самками, обладающими более широкой нормой реакции. Однако, если нет угрозы от среды, то и потребность в защите отпадает сама собой.

Согласно экологическому правилу дифференциации полов [3], соотношение полов, дисперсия полов и половой диморфизм – основные характеристики раздельнополой популяции – переменные, регулируемые величины, тесно связанные с условиями сре-

ды и эволюционной пластичностью вида. Чем больше эти характеристики, тем выше пластичность, и наоборот. В стабильных условиях (оптимальная среда) они уменьшаются, а в изменчивых условиях (экстремальная среда) растут.

В.Н. Большаков и Б.С. Кубанцев (1984), обобщив материал по особенностям половой структуры популяций млекопитающих, выделяют четыре типа динамики половой структуры. Первый – с неустойчивым половым составом популяции в разных местообитаниях, в относительно короткие промежутки времени. Второй – с преобладанием самцов на фоне колеблющегося полового состава. Третий – с преобладанием самок в третичной структуре на фоне примерно равного соотношения полов во вторичной структуре. Четвертый – с относительным постоянством полового состава при относительно равном соотношении самцов и самок. Для оленя благородного характерен третий тип динамики половой структуры.

На территории России А.А. Данилкин (1999) считает нормальным половой состав от 1:1 до 1:1,5. На заповедных территориях и в районах с низким уровнем промысла соотношение полов в популяции близко 1:1 – 1,5, в пантовых хозяйствах – от 1:3 – 5 до 1:25 – 35. В районах, где проводится интенсивная трофейная охота, самцов в 2–7 раз меньше, чем самок. На Кавказе, в Кавказском биосферном заповеднике, по данным В.Н. Александрова (1968), самки и самцы кавказского благородного оленя способны к размножению на втором году жизни, однако полного развития самки достигают лишь к 3-летнему возрасту, а самцы – к 4–5-летнему. По его данным, в 1966 г. вторичное соотношение полов (у эмбрионов и новорожденных) было 1:0,7, а третичное – 1:2, а процентная доля самцов, самок и молодняка – 27,8%, 58,2%, 14% соответственно. С увеличением плотности в популяции уменьшается относительное количество половозрелых самцов и увеличивается количество самок. Автор объясняет это тем, что доля взрослых самцов в популяции уменьшается из-за повышения их гибели в период гона и откочевки. По результатам исследований конца XX в., в 1980 г. оптимальной демографической структурой популяции считалось зафиксированное соотношение групп: самцы – 35%, самки – 55%, сеголетки – 10%, при соотношении полов :1,6. К началу XXI в., в 2012 г., соотношение групп изменилось: 51:43:6, в 2015 г. соотношение полов – 1:1,21 [4, 5].

На территории Краснодарского края фактическая численность благородного оленя намного ниже оптимального уровня [6]. Низкий уровень годового прироста поголовья свидетельствует о существенных недостатках управления ресурсами этого ценного промыслового вида. Достоверные данные о структуре популяции оленей имеются только для федеральных ООПТ, занимающих около 5% общей площади края, где обитает около 41% общей численности вида. Для выработки стратегии охраны, рационального использования ресурсов и принятия обоснованных решений в Краснодарском крае необходима актуальная информация по основным эколого-популяционным характеристикам вида.

В заповеднике Утриш, на полуострове Абрау (Северо-Западный Кавказ) малочисленная изолированная популяция кавказского благородного оленя на протяжении 10 лет с момента организации заповедника (2011 г.) прошла этап восстановления от состояния угнетения до уровня «жизнеспособной популяции» [7].

Цель работы: анализ динамики половой структуры изолированной немногочисленной популяции кавказского благородного оленя (*Cervus elaphus maral* Ogilby, 1840) заповедника Утриш в период выхода из состояния угнетения до порога «жизнеспособной популяции».

#### Материал и методы исследования

Для анализа половой структуры популяции использовали результаты учета на реву, визуальных наблюдений, встреч животных, локаций фотоловушек.

В 2011–2012 гг. общую численность населения определяли по данным учета на реву, долю мужского, женского населения и молоди – по данным визуальных наблюдений (встреч) в период с августа по декабрь. Встреченные особи идентифицировались по внешним морфологическим признакам и наличию уникальных естественных меток. Всего было идентифицировано 28 особей. Повторы исключены.

В 2013–2021 гг. для подсчета общей численности, молодняка, мужской и женской доли населения, формирующих демографическую структуру популяции, брали выборку фотолокаций в период с августа по декабрь (около 31 000 фотоизображений). Это связано с тем, что в брачный период формируются гаремы, сопровождаемые самцами, которые, как правило, сохраняются в течение 3–4 месяцев. Для получения более точ-

ных сведений на фотографиях выделялись стадные группы по самцам, обладающим ярко выраженными индивидуальными отличиями. Затем самцы, самки, телята идентифицировались по комплексу признаков: морфологии, экстерьеру, конституции, наличию уникальных естественных меток. Фотоидентификация самцов по морфологическим признакам включала следующие параметры: строение рогов, размеры тела, окраска шерстного покрова, пятнистость и др. В работе применялись апробированные методики исследования общего строения и терминальной части рогов А.А. Фандеева и В.П. Никольской (1978), проксимальной части рогов А.Н. Кудактина, О.Н. Быхаловой (2019). По результатам фотоидентификации составлен каталог оленей по годам (общая численность, самцы, самки, молодняк). Всего идентифицировано 475 особей.

Плотность популяции определяли как число особей в расчете на 1000 га площади территории заповедника.

Половой состав рассчитывали путем соотношения групп (в%) самцов, самок и сеголеток.

Третичное соотношение полов вычисляли как соотношение общего количества (в%) взрослых половозрелых самцов и самок.

Демографическую структуру популяции рассматривали как численное соотношение (в%) следующих половозрастных групп в составе населения: взрослые самцы, молодые самцы, взрослые самки, молодые самки, сеголетки. Взрослые самцы – половозрелые самцы, старше 2 лет, имеющие рога с 2 и более отростками. Молодые самцы (спичаки) – самцы возраста 1–2 лет, имеющие рога с одним отростком. Взрослые самки – репродуктивные самки с телятами. Молодые самки (яловые) – оленухи, старше 1 года, не имеющие телят. Сеголетки (молодняк) – телята текущего года, особи неопределенного пола.

#### Результаты исследования и их обсуждение

##### Демографическая структура популяции

Анализ половой структуры популяции кавказского благородного оленя заповедника Утриш позволил проследить происходящие изменения (таблица). Процентное соотношение самцов, самок, молодняка в 2013–2021 гг. варьировало от 36:44:20 до 24:47:29. На фоне увеличения доли самок на 7% и телят на 45% происходит уменьшение доли самцов на треть (33%).

Половой состав и третичное соотношение полов в популяции  
кавказского благородного оленя заповедника Утриш  
в 2011–2021 гг. (по данным фотоловушек)

Учетный период, год	Плотность популяции, ос./1000 га	Самцы, %			Самки, %			Сеголетки	Третичное соотношение полов, половозрелых самцов %: самок: %
		Общее количество	Взрослые	Спичаки	Общее количество	Самки с телятами	Яловые		
2011*	1,5	46	46	0	54	0	–	0	–
2012*	1,7	47	40	7	53	0	–	0	–
2013	2,8	36	24	12	44	20	24	20	1:0,8
2014	4,2	38	30	8	41	22	19	21	1:0,7
2015	5,1	44	38	6	42	13	29	14	1:0,4
2016	5,2	43	28	15	43	13	30	14	1:0,5
2017	6,2	45	31	14	35	20	15	20	1:0,6
2018	4,2	51	38	13	32	16	16	17	1:0,4
2019	11,3	35	30	5	41	24	17	24	1:0,8
2020	8,4	31	18	13	43	26	17	26	1:1,5
2021	8,5	24	15	9	47	29	18	29	1:2,0

Примечание: \* – визуальные встречи животных.

Доля самцов в популяции на момент организации заповедника в 2011–2012 гг. была в пределах 46–47%. В 2013 г. она снижается до 36%, а в 2014–2018 гг. увеличивается до 51%. Позже, в 2019 г., она вновь уменьшается на треть, и эта тенденция сохраняется до 2021 г.: от 35% до 24%. В 2016 г. в популяции соотношение полов выравнивается. Отмечено увеличение количества взрослых самцов, половозрелых старше 2 лет, с 2013 г. по 2015 г. от 24% до 38%, а в 2016 г. – снижение до 28%, в 2017–2018 гг. их вновь больше – 38%, но в 2019–2021 гг. меньше в 2 раза – от 30% до 15%. Доля молодых самцов (спичаков) в 2013 г. достигает 12%, затем в 2014–2015 гг. снижается до 6%. В 2016 г. она вновь увеличивается в 2,5 раза и до 2018 г. находится в пределах 15–13%, в 2019 г. снижается до 5%, в 2020 г. возрастает до 13%, в 2021 г. снижается до 9%.

Доля самок в 2011–2012 гг. снижается от 54% до 53%, в 2013–2016 г. находится в пределах 44–41%. В 2017, 2018 гг. доля самок составляет 35% и 32% соответственно. С 2019 г. по 2021 г. доля самок увеличивается от 41% до 47%. Среди женских особей доля взрослых половозрелых самок в 2013–2014 г. составляет 20–22%. В 2015–2016 гг. она снижается и держится в пределах 13%, в 2017 г. возрастает до 20%, в 2018 г. сни-

жается до 16%, в 2019–2021 гг. доля оленух с телятами возрастает с 24% до 30%.

#### Третичное соотношение полов

На этапе становления популяции в течение 10 лет третичное соотношение полов изменяется в сторону преобладания половозрелых самок и уменьшения взрослых самцов. В 2013–2015 гг., несмотря на доминирование самок, доля половозрелых самцов увеличивается, а репродуктивных самок снижается, соотношение полов изменяется от 1:0,8 до 1:0,4. В 2016–2017 гг. наблюдается рост численности половозрелых самцов, соотношение полов достигает 1:0,5–0,6. В 2018 г. доля половозрелых самок вновь снижается до 1:0,4, в 2019 г. увеличивается в 2 раза до соотношения 1:0,8. В 2021 г. соотношение полов достигает 1:2.

Третичное соотношение полов в популяции заповедника в 2013–2019 гг. составляет 1:0,8–0,4 и соответствует уровню промысловых популяций. В 2020–2021 гг. оно достигает соотношения 1:1,5–2, характерного для слабо промышляемой или охраняемой популяции [8, 9] (Александров, 1969; Данилкин, 1999).

По данным В.Н. Александрова (1969) и С.А. Трепета (2014, 2017), в Кавказском

заповеднике процентная доля самцов, самок и сеголеток в 1968 г., 1980 г., 2012 г. была: 27,8:58,2:14, 35:55:10, 51:43:6 соответственно, а третичное соотношение полов – 1:2, 1:1,6, 1:1,21. За оптимальный был принят половой состав, установленный в 1980 г.: 35:55:10, при соотношении полов 1:1,6. В популяции на фоне преобладания самцов с 1968 г. по 2015 г. наблюдается снижение доли самок на 26% и молодняка в 2,3 раза.

Анализ структуры популяции кавказского благородного оленя в Азербайджане по состоянию на 2011 г. выявил общее соотношение полов как 1:1,2, а разного возраста – 44,4:52,3:3,3 с общим преобладанием самок [10]. Низкая доля молодняка может свидетельствовать о замедлении скорости роста популяции и выходе ее численности на стационарный уровень.

Е.Е. Сыроечковский (1986) для дико-северного оленя определял оптимальную структуру популяции: взрослые самцы – 15–18%, взрослые самки – 38–42%, годовалые особи – 20–22% и сеголетки – 23–26%.

К концу 2021 г. в популяции кавказского благородного оленя заповедника Утриш сформировалась следующая демографическая структура: взрослые самцы – 15%, взрослые самки – 29%, спичаки – 9%, яловые самки – 18%, сеголетки – 29%, при соотношении самцов, самок, сеголеток – 24:47:29 соответственно, а третичное соотношение полов – 1:2. В сравнении с Кавказским заповедником (2012) в заповеднике Утриш доля самцов на 112% ниже, самок – на 9% выше, молодняка – практически в 5 раз больше. При сопоставлении со структурой популяции Азербайджана в заповеднике Утриш доля самцов меньше на 85%, самок – меньше на 11%, молодняка – почти в 9 раз больше.

Для кавказского благородного оленя заповедника Утриш характерна плотность от 2 до 8 ос./1000 га, хозяйственно-целесообразная (оптимальная) – 5 ос./1000 га [7].

При сопоставлении плотности популяции и третичного соотношения полов в развитии половой структуры можно выделить 3 этапа: 1-й этап – плотность популяции ниже оптимума в 2011–2014 гг., 2-й этап – плотность популяции в пределах оптимума в 2015–2016 гг., 3-й этап – плотность популяции выше оптимума в 2017–2021 гг.

На первоначальном этапе выхода популяции из состояния угнетения, в условиях с плотностью популяции ниже оптимальной в 2–3 раза, в 2011–2014 гг. общая доля самок превышает долю самцов на 7–18%,

однако доля половозрелых самцов преобладает над долей репродуктивных самок на 20–36%. Третичное соотношение полов смещено в сторону преобладания самцов. Доля молодняка – 21%. Значительная доля молодых особей на этой стадии может свидетельствовать об увеличении популяции с высоким темпом роста.

В 2015–2016 гг. плотность популяции увеличивается в 2 раза и достигает оптимального значения, общая доля самцов и самок уравнивается. Число половозрелых самцов превышает долю репродуктивных самок в 2,5–3 раза, а доля молодняка снижается на 30%, достигая 14%, и держится в течение 2 лет. Темп роста популяции замедляется.

В 2017 г. плотность популяции превышает оптимальное значение на 24%, а общая доля самцов превышает общую долю самок на 28%. Количество половозрелых самцов превышает число половозрелых самок на 55%. Доля молодняка – 20%. Темп роста популяции повышается, часть оленей начинает откочевывать за территорию заповедника [7]. В 2018 г. плотность популяции ниже оптимума на 20%. Из заповедника продолжается откочевка животных. Случаев падежа оленей не отмечается. Общая доля самцов преобладает над общей долей самок на 59%, число половозрелых самцов превышает долю репродуктивных самок в 2,4 раза, а доля молодняка снижается до 17%. В 2019 г. плотность популяции превышает оптимум в 2,6 раза, общая доля самок превышает общую долю самцов на 17%, при этом половозрелых самцов на 25% больше чем репродуктивных самок. Доля сеголеток увеличивается на 41% относительно предыдущего года. В 2019 г. выпало осадков 467 мм, в 2020 г. – 442 мм при годовой норме 569 мм, что соответствует двухлетнему сезону засухи. В это время в популяции наблюдаются признаки перенаселения. В 2020 г. плотность популяции превышает оптимум на 68%, но ниже предыдущего года на 25%. Общая доля самцов меньше общей доли самок на 38%. Доля половозрелых самцов меньше доли репродуктивных самок на 44%. Доля сеголеток – 26%. В 2021 г. плотность популяции превышает оптимум на 68%, т.е. остается на уровне предыдущего года, хотя общее число самцов практически в 2 раза меньше числа самок. Доля половозрелых самцов в 2 раза меньше доли репродуктивных самок. Сеголетки составляют треть популяции (29%). Преобладание самок обеспечивает интенсивный

рост общей численности, увеличивая долю молодняка до трети в популяции.

Значительную долю молодняка и преобладание доли половозрелых самцов над репродуктивными самками в состоянии угнетения мы объясняем проявлением механизмов популяционного гомеостаза, что согласуется с гипотезой С.С. Шварца (1976), когда существенное снижение численности популяции при сохранении ее оптимальной структуры ведет к мобилизации экологического резерва для восстановления численности на уровне популяции. В соответствии с экологическим правилом дифференциации полов В.А. Геодакяна (1991), в экстремальных условиях, при изменчивой среде увеличивается соотношение полов, доля мужского населения растет, повышается эволюционная пластичность популяции, происходит ее быстрая адаптация.

Л.А. Колпашиков (2000) в результате многолетних исследований таймырской популяции дикого северного оленя выявил, что при стабильном интенсивном промысле рождалось больше самцов, вторичное соотношение полов – 1:0,9.

В исследованиях биологических особенностей популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия группы ученых (Т.Ю. Каримова и др. (2020)) показано, что при низкой численности популяции самцов в популяции рождается немного больше, чем самок, – 1:0,9.

Путем многолетних наблюдений популяции благородного оленя из районов Нижней Австрии обнаружено, что с ростом плотности популяции увеличивается доля самок среди телят [11].

В условиях переуплотнения популяции и дефицита кормов во время засухи в популяции заповедника Утриш включаются механизмы популяционного гомеостаза, которые приводят к стабилизации состояния популяции. В половой структуре происходят изменения третичного соотношения полов в сторону преобладания доли половозрелых самок.

Согласно гипотезе поведенческой регуляции численности популяции Кристиана–Дейвиса, разработанной Дж. Кристианом (1950, 1968) и Д. Дейвисом (1964), регуляция численности осуществляется механизмами социального стресса, возникающего при повышении плотности вследствие усиления конкуренции за индивидуальные участки, пищу, самок и иное, опосредуемыми нейроэндокринными

воздействиями на репродукцию, иммунную резистентность, дезадаптацию к хроническому стрессу.

В стабильном состоянии, с плотностью популяции несколько выше оптимальной, соотношение полов достигает уровня слабо опромышляемой популяции 1:2, с преобладанием самок. Согласно гипотезе Геодакяна, в стабильной среде потребность в мужском поле, несущем экологический поток информации, отсутствует, эволюционная пластичность популяции снижается. Актуальной становится реализация генетического потока информации, которую выполняют самки. Самки обеспечивают требуемое количество потомства и стабильность видовых качеств независимо от условий существования [12, 13].

### Заключение

Для малочисленной изолированной популяции кавказского благородного оленя заповедника Утриш выявлены некоторые особенности половой структуры.

Демографическая структура популяции соответствует оптимальному соотношению полов слабо опромышляемой популяции: взрослые самцы – 15%, взрослые самки – 29%, спичаки – 9%, яловые самки – 18%, сеголетки – 29; соотношение самцов, самок, сеголеток – 24:47:29, третичное соотношение полов – 1:2. Значительная доля молодежи показывает устойчивое воспроизводство, прогрессирующее состояние быстро растущей популяции.

В течение 10 лет в динамике структуры популяции происходят изменения от увеличения соотношения полов и экологической пластичности в сторону их уменьшения.

Восстановление популяции, выход из угнетения, переход к стабильному состоянию «жизнеспособной популяции» проходят в несколько этапов и зависят от плотности популяции. Сначала, при плотности популяции ниже оптимума, формируется самцовая часть населения популяции, обеспечивающая адаптацию популяции к изменяющимся условиям окружающей среды. Третичное половое соотношение смещено в сторону преобладания доли самцов. Этот период занял около 7 лет.

Затем, по достижении оптимальных значений плотности популяции, стабильного состояния, развивается женское ядро популяции. В половой структуре третичное соотношение полов смещается в сторону преобладания самок.

Изменения половой структуры популяции обеспечивают регуляцию ее плотности, поддерживая популяционный гомеостаз в изменяющихся условиях окружающей среды.

#### Список литературы

1. Колесников С.И. Экология. М.: Дашков и К., 2017. 384 с.
2. Гальперин М.В. Общая экология. М.: ФОРУМ, 2019. 336 с.
3. Геодакян В.А. Эволюционная теория поля // Природа. 1991. № 8. С. 60-69.
4. Трепет С.А. Копытные Северо-Западного Кавказа: современное состояние и механизмы устойчивости популяций. Краснодар: Кубанское книжное издательство (издатель И.А. Богров), 2014. 152 с.
5. Трепет С.А., Ескина Т.Г., Бибина К.В. Особенности динамики популяций копытных в Кавказском заповеднике в 2014-2017 годах // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 23. Майкоп: Качество, 2018. С. 58-70.
6. Быхалова О. Н., Кудактин А. Н. Современное состояние популяции благородного оленя (*Cervus elaphus*) в Краснодарском крае // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы 9-й Международной научно-практической конференции (Москва, 18-19 февраля 2021г.). М.: ЛАРГО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022. С. 212-213.
7. Быхалова О.Н., Кудактин А.Н. О метапопуляции кавказского благородного оленя (*Cervus elaphus maral* Ogilby, 1840) на полуострове Абрау // Наземные и морские экосистемы полуострова Абрау: история, состояние, охрана. Научные труды. Т. 5. Анапа. 2021. С. 145-153.
8. Александров В.Н. Экология кавказского оленя // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 10. М., 1968. С. 95-200.
9. Данилкин А.А. Олени (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: ГЕОС, 1999. 600 с.
10. Кулиев С.М. Олени Азербайджана (Artiodactyla: Cervidae): монография. Германия: LAP LAMBERT Acad. Publ., 2016. 216 с.
11. Vetter S.G., Arnold W. Effects of population structure and density on calf sex ratio in red deer (*Cervus elaphus*) – implications for management. *European Journal of Wildlife Research*. 2018. Vol. 64. No. 30. P. 1-12. DOI: 10.1007/s10344-018-1190-1.
12. Вайнер Э.Н. Валеология: учебник для вузов. М.: Флинта: Наука, 2013. 445 с.
13. Геодакян С.В. Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола В.А. Геодакяна. М., 2012. 252 с.