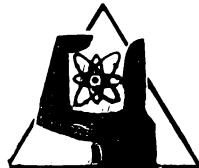


АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

НАУЧНЫЕ  
ДОКЛАДЫ



*В. С. Смирнов, Н. С. Корытин*

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ  
ОТЛОВА ЖИВОТНЫХ  
И ВОЗМОЖНОСТИ  
ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ  
В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ  
ИССЛЕДОВАНИЯХ

СВЕРДЛОВСК, 1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

---

Институт экологии растений и животных

Препринт

В.С.Смирнов, Н.С.Кортина  
ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ОТЛОВА ЖИВОТНЫХ  
И ВОЗМОЖНОСТИ ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ  
В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Свердловск, 1979

УДК 635.1.001 + 577.4

В.С.Смирнов, Н.С.Корытин. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. Препринт. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР)

В брошюре описан метод количественной оценки избирательной добычи отдельных внутрипопуляционных группировок, основанный на предпосылке, что попадание животного в ловушку или под выстрел есть случайное явление. Различие в вероятности попадания приводит к разной доле изъятия представителей каждой группы. В последовательных пробах из популяции, получаемых по мере изъятия животных, наблюдается закономерное изменение количественного соотношения группировок. Выведены формулы, позволяющие выразить изменения группы, добываемой избирательно, через изменения численности эталонной группы.

На конкретных объектах (песец, горностай, белка) показано, как изменяется в течение промысла соотношение групп в промыловых пробах и в популяции. Предлагаемые математические приемы позволяют получить объективное представление о величине избирательности, а также сопоставить эту величину для популяций с разными соотношениями групп и для разных видов.

Работа представляет интерес для исследователей в области популяционной экологии и для охотоведов.

Ответственный редактор В.С.Безель

© УНЦ АН СССР, 1979

## В В Е Д Е Н И Е

Наиболее общие черты биологии большинства видов диких животных традиционными методами изучены уже достаточно полно. Однако, даже в традиционных исследованиях, а тем более - в популяционной экологии со свойственным ей разнообразием методических подходов, все шире применяются количественные методы. "Не подлежит никакому сомнению, - писал Д.Н.Кашкаров еще 50 лет назад, - что всякое описание явления или ряда явлений становится все более точным и дает возможность делать более глубокие и обоснованные выводы на количественных данных" (Кашкаров, 1927).

Количественные методы, используемые экологами, постоянно совершенствуются, приближая к решению глобальной задачи - оценить биологическую продуктивность всей Земли, изучить динамику изменения биологических ресурсов на ближайшее и более отдаленное будущее.

Популяции животных представляют собой совокупности объектов, численность которых не поддается количественной оценке. Дело отнюдь не в том, что мы не в состоянии определить число животных на конкретной территории в определенный момент. Популяция находится в постоянном движении, в динамике, и если говорить о численности или структуре популяции на ближайшее будущее или не столь уж и отдаленное прошлое ее, о поголовном подсчете не может быть и речи. Метод исследования структуры популяции может быть только выборочным, с последующей экстраполяцией и со всеми вытекающими из этого условия статистическими приемами. Заострим здесь внимание лишь на репрезентативности выборок.

Выборочный метод исследования расчитан на то, что при массовом процессе отбор образцов наудачу позволяет получить вы-

борку такого же самого состава, какой присущ генеральной совокупности. Расхождения между составом выборки и совокупности укладываются в рамки строгих статистических закономерностей. Но это условие соблюдается до тех пор, пока исследуемые объекты не имеют возможности проявить свое индивидуальное отношение к процессу отбора. Выборочный метод безоговорочно пригоден для определения доли черных и белых зерен в мешке фасоли и в других подобных ситуациях. Если же проводится отлов животных или даже просто регистрация их наблюдателем (без изъятия), достаточно оснований предполагать, что выборка может оказаться непредставительной. Одни животные могут держаться открыто и попадаться на глаза наблюдателю, тогда как другие не будут замечены ввиду их скрытности; одни с осторожностью отнесутся к капкану или ловушке, другие проявят неосторожность, неопытность и попадутся.

Может показаться, что небольшое нарушение представительности, небольшая непропорциональность в попадании разных животных в уловы из-за незначительных различий в поведении не сыграет важной роли. Однако, рассмотрим, каковы могут быть последствия непропорционального вылова. Представим, что у соболя соотношение полов в природе точно равно 1:1, а по выборочным пробам из промысла создается впечатление о соотношении 0,54:0,46 (добывается 117 самцов на 100 самок). Как ни велика численность популяции, уже после добывки 217 соболей 17 самок окажутся без партнеров. А если будет добыта половина самок, то самцов - 55,1% и без партнеров останется 12% от числа сохранившихся самок. Чем дольше продолжается это в общем довольно слабое воздействие на структуру популяции, тем заметнее изменение в структуре. Чтобы правильно понять возможные последствия избирательного изъятия, необходима строгая количе-

ственная оценка этого процесса.

Одними из первых, кто убедительно показал наличие избирательного вылова, были Янг, Несс и Эмлен (1952). Они отлавливали предварительно помеченных грызунов. Сравнение наблюденных частот попадания с теоретически ожидаемыми в предположении случайного процесса позволило авторам установить, что часть животных отлавливается непропорционально часто, а часть, наоборот, непропорционально редко.

На уровне мнений и некоторых фактов избирательность дообычи была известна гораздо раньше. А.Э.Брем (1911) отмечал, что самцы выхухоли зимой ловятся чаще самок, летом реже. И.Д.Кирик (1937) указывал, что избирательность добычи может оказывать влияние на состав пробы. Н.П.Лавров (1944), по-видимому, в порядке критики уже существовавшего представления о избирательной добыче у горностая, писал: "Выборочный отлов не имеет места. ... Нет разницы между самцами и самками в смысле подвижности и активности, ... отношение тех и других к ловушкам, по-видимому, одинаковое".

Отметим, что факты очевидной избирательности добычи, создаваемой человеком, а также последствия такой избирательности обсуждались многими исследователями (Бутурлин, 1934; Стrogанов, 1946; Перелепин, 1956; Язан, 1967; Gosew, 1974 и др.). Явление избирательности, возникшей независимо от воли человека, уделяли меньше внимания (Вернигин, Долгоруков, 1948 и др.).

Среди исследований, посвященных изучению структуры популяции, часто встречаются работы с неожиданными соотношениями половых и возрастных групп. Преобладание самцов в выборках

из популяции наблюдают у бурых медведей (Завацкий, 1974), у волка (Теплов, 1954; Stenlund, 1955; Козлов, 1966; Mech, 1975), у лисицы (Григорьев, Попов, 1940; Корытин, 1971), у корсака (Слудский, Лазарев, 1966; Корытин, 1971), у американской красной лисицы (*Petrides*, 1950), у песца (Григорьев, Попов, 1952), у соболя (Вершинин, Долгоруков, 1948; Белышев, 1950; Тимофеев, Надеев, 1955; Нумеров, 1966; Зирянов, Зирянов, 1969; Монахов, Барановский, 1969; Мельников, 1975), у куницы (Граков, 1963; Когтева, Морозов, 1972; Морозов, 1974), у колонка (Корытин, 1961; Сапаев, 1968; Sheng, 1975), у американской и европейской норок (Попов, 1949), у яаски (*King*, 1975), у горностая (*Deansly*, 1935; Лавров, 1944; Теплов, 1954; Копенин, 1965, 1967; Кухарцев, 1970, 1972, 1974, 1978; Белик, 1977), у ондатры (Корсаков, 1950; Комаров, 1969), у белки (Ивцов, 1972), у серых сурков (Колычев, 1975), у зайца-беляка и русака (Русанов, 1973), у лося (Глушков, 1975).

Что касается процента молодых животных в пробах из промысла, то最难ене уловить превышение этой величины против ожидаемой в силу естественных процессов. Если достаточно хорошо известна плодовитость самок даже в анализируемый год, то доля молодых перед началом промысла снижена до неизвестной величины за счет смертности в раннем возрасте. И только очень высокая избирательность позволяет обнаружить избыток добываемых молодых против ожидаемого, исходя из плодовитости. Поэтому избирательность добычи молодняка обнаруживается сравнительно редко: у песца (Смирнов, 1959а, 1959б, 1963, 1964, 1967а; Масрэгээн, 1969), у лисицы (Корытин, Смирнов, 1978), у соболя (Зирянов, Зирянов, 1969; Монахов, Барановский, 1969);

Мельников, 1975), у куницы (Граков, 1963; Асписов, 1972; Когтева, Морозов, 1972), у колонка (Сапаев, 1968), у белки (Михайловский, 1968; Швецов, 1972), у ондатры (Сосин, 1968; Комаров, 1969; Владимиров, 1972), у зайца-беляка и русака, у рябчика, тетерева, глухаря, кряквы, чирков (Русанов, 1973, 1977) и др.

Особого внимания заслуживают наблюдения, свидетельствующие о закономерном изменении структуры выборок в ходе промысла. Само изменение является доказательством избирательности, независимо от того, больше, меньше или равно ожидаемому соотношение двух сравниваемых групп в пробах в начале промысла.

#### I. Причины, приводящие к непропорциональному представительству разных групп животных в пробах

Под избирательностью следует понимать непропорционально большое количество животных одной группы в сравнении с животными другой группы, попадающими в пробу из популяции. Под пробой следует понимать некоторое количество животных,ловленных, отстрелянных или иным способом добытых для научных целей, а также животных, добытых охотниками для хозяйственных нужд (получение пушнины, мяса, охотничьих трофеев), если эти животные или часть их используется в дальнейшем для оценки структуры популяции. Мы в дальнейшем ограничимся рассмотрением возрастного состава и соотношения полов, как наиболее простого и наглядного материала. Заметим, однако, что для целей математической интерпретации не имеет существенного значения, каким признаком отличается одна группа животных от другой, полом или возрастом, размерами или цветовыми

личиями, присущими генетическим группировкам, входящим в состав популяции. Достаточно того, что животные обеих групп попадаются одновременно, добываются одним и тем же способом. Приемы оценки избирательности можно применить и к разным видам животных, если они добываются совместно.

Избирательность, непропорциональность отлова разных групп может возникнуть по разным причинам.

а) Сознательный выбор в процессе отлова. Исследователь может по каким-то соображениям отказываться от включения в пробу очень мелких (молодых, недоразвитых) животных, а также обладающих при жизниными или посмертными дефектами. То, что эти дефектные особи в пробе отсутствуют, не дает еще оснований говорить об избирательности по признаку дефектности. Но среди дефектных может оказаться больше самок (или самцов), молодых (или взрослых), а это уже очевидная избирательность.

Наиболее выраженный случай сознательной избирательности – полный отказ от добычи (вплоть до законодательного запрета) определенной категории животных. Хотя неадекватность таких выборок составу всей популяции очевидна любому исследователю, действие подобного рода избирательности интенсивно обсуждается охотоведами (Бутуриин, 1934; Строганов, 1946; Перелепин, 1956; Русанов, 1963, 1970, 1972, 1973, 1975, 1977; Ялан, 1967; Góreckow, 1974). И несмотря на простоту данной схемы избирательности (единица группы неприкосновенна), подчас результаты такого отбора трактуются крайне неквалифицированно.

Те же самые причины, отбор с участием сознания исследователя, могут действовать и скрыто. Известно, что любой человек, сам того не подозревая, склонен отбирать для исследования те из большой массы объектов, которые сильнее привлекают его внимание.

мание (ярче окрашены, крупнее, лучше сохранились). Так, при изучении песца Ямала тушки поступали нам многими десятками одновременно. За день же обрабатывалось около десятка. И хотя все тушки подлежали обработке, в первые дни невольно попадались под руки преимущественно самцы (несколько более крупные), а на последние дни оставались преимущественно самки. Очевидно, отбор небольшого числа из множества тушек привел бы к завышению доли самцов среди обработанных и к занижению среди оставшихся.

б) Избирательное действие применяемых орудий и способов отлова. Все способы добывания животных по степени участия в них человека делят на активные и пассивные (Силантьев, 1894; Наумов, 1934). Подобная классификация приемлема и при разделении способов добывания по степени избирательности. Как среди активных, так и среди пассивных следует выделять способом с подманиванием добычи. Активные способы без подманивания рассчитаны на случайную встречу охотника о объектом охоты и поэтому не содержат в себе элемента избирательности (что не мешает результатам быть избирательными, но по другим причинам). Отлов пассивными способами без подманивания допускает возможность избирательности, обусловленной свойствами самих ловушек: степенью грубоści насторожки (Pelican, Zeida, Molisova, 1977; Dalby, Straney, 1976); способом уставновки (Wingate, Meester, 1977). Особенно заметны искажения структуры при отлове животных со значительными возрастными и половыми различиями в весе и размерах этих групп.

в) Избирательность добычи как результат различий в поведении представителей разных групп. Эта категория причин, по-видимому, наиболее разнообразна, как разнообразны и формы по-

ведения животных, принадлежащих к разным внутрипопуляционным группировкам (пол, возраст, иерархическое положение, физиологическое, в частности генеративное состояние). Примеров этой категории причин можно привести множество. В части приведенных ниже примеров авторы разъясняют и причину различий в попадаемости; в других это не разъясняется, но возможность такого влияния очевидна. Избирательность может являться результатом активного поиска животным "причины своей гибели" (подает самцов к подсадной утке, на звук пищика у рябчика, падание самцов лисицы в капканы со специфически пахнущей приманкой); в других случаях этот эффект обусловлен повышенной общей активностью одной группы в сравнении с другой, эталонной группой.

Можно дать такое подразделение причин этой категории:

- Неравномерность распределения структурных группировок популяции по стациям обитания в разные сезоны года (Goddard, 1970; Русанов, 1973) и в разные часы суток (Ильина, 1950; Арсеньев, 1965).
- Различия в длительности суточного насижда у разных группировок популяций (Mac-Cabe, 1949; Дргенсон, 1967 и мн.др.).
- Различия в социальном опыте и иерархическом ранге (Calhoun, 1963; Summerlin, Wolf, 1973; Matlfeld, 1974).
- Участие в размножении (Jensen, 1975).
- Различия в развитии оборонительного (Корытин, 1971) и маркировочного рефлекса (Корытин, Соломин, 1967).
- Различия в обонятельной активности у самцов и самок в течение сезона охоты и в разные годы (Корытин, 1971).
- Различия в дистанции затаивания у представителей разных структурных групп и скорости ее увеличения в течение пери-

ода охоты (Русанов, 1973).

Во всех этих случаях избирательность проявляется как результат различий, присущих самим животным, но проявляется по их отношению к определенному способу добычи, и может иметь иное количественное выражение при смене одного способа на другой. Характерный пример – заметно больший процент самцов куниц среди добывших самоловами по сравнению с добтыми ружьем: 79% против 50,9% в начале промысла и 58,8% против 37,5% в конце сезона (Граков, 1963). Поэтому и вторую выделенную нами группу причин избирательности, действие орудий и способов лова, нельзя рассматривать в полном отрыве от поведения самих животных.

Различия в поведении животных могут быть как качественными, так и количественными. Под качественными различиями мы понимаем принципиально разную реакцию на создавшуюся конкретную ситуацию. У грызунов особи, занимающие господствующее положение в иерархической структуре, более решительны, агрессивны и легче входят в ловушку, тогда как подчиненные особи осторожнее во всем, избегают контактов с незнакомыми предметами, включая и ловушки. По-видимому, качественные отличия в поведении самцов и самок имеют место у куниц (соболь, куница, горностай), поскольку разные способы добычи дают преобладание в одних случаях одного, в других – другого пола.

Отличия в поведении животных разных групп могут быть и только количественными, и тоже оказаться причиной избирательности. Известен способ добычи капканами и петлями без приманки (установка на местах возможных переходов животных). Жертва при этом никак не проявляет своего отношения к орудию лова, попадает в него по неосторожности, случайно. Однако, и

в этом случае избирательность существует, если животные различаются по протяженности суточного наследства. Самцы, более крупные в сравнении с самками, проходя больший путь в поисках добычи, имеют больше гнисов выйти на место установки капканов или петли; охотник с большей вероятностью может выйти на более протяженный след самца и добить его. Чем резче выражен половой диморфизм в размерах, тем большей будет избирательность пассивного типа.

Поведение разных групп животных, а следовательно и избирательность, обусловленная этим, действующая независимо от способов добычи, подвержена сезонным изменениям. Так, у мелких млекопитающих молодняк до определенного возраста, до выхода из мор и гнезд, вообще не попадается в ловушки. Наоборот, с переходом к самостоятельной жизни, особенно — с началом расселения, начинает попадаться в любые ловушки значительно легче взрослых животных. Такова же природа более интенсивного вылова самцов мышевидных грызунов при облове на площадках. Имея индивидуальные площадки большого размера в сравнении с самками, самцы вылавливаются с большей территорией (сказывается хорошо известный исследователям "краевой эффект"). Ценностью подвижности самцы грызунов обнаруживают в период размножения. Беременные самки, наоборот, менее подвижны, ведут более скрытый образ жизни и лучше защищены от вылова. Разумеется, причины, вызывающие избирательность добычи отдельных групп животных, значительно разнообразнее перечисленных выше, а примеры, которых можно привести кое-какие, более многочисленны. В одних случаях избирательность добычи выражена столь сильно, что ее заметить невозможно. В других случаях соотношения двух или большего числа группировок в по-

популяции могут казаться естественными, не искаженными избирательностью. Разнообразие причин и непостоянство их действия позволяет допустить, что величина избирательности и даже ее знак могут изменяться. В результате этого в ряде случаев соотношения группировок в выборках обнаружат непостоянство, превышающее пределы случайного варьирования, но без видимой закономерности, присущей процессу отлова со стабильной избирательностью.

## 2. Математическая интерпретация процесса избирательного вылова

Среди части охотников и экологов широко распространено мнение, что маневрируя разными способами добычи животных и организации промысла, можно проводить селекцию промысловых объектов или во всяком случае наиболее рационально использовать промысловое стадо. Существует и другая, по существу противоположная точка зрения. Так, анализируя материалы по собою при добывке разными способами, В.Н.Зырянов (1967) приходит к такому заключению: "По количественным результатам промысла без учета способов добывания невозможно выяснить структуру популяции". Если учесть, что промысел соболя ведется различными способами одновременно, и доля того или иного способа не поддается учету, в таком случае по данным, которыми можно располагать, осталось бы говорить весьма приближенно о структуре популяции, а не о путях управления ею. Их же ставили вопрос о количественном выражении избирательности независимо от того, какой способ применен; вопрос о изменениях как в структуре выборок, так и в структуре самой популяции под действием избирательного вылова.

В исследованиях по экологии песца в Ямало-Ненецком автономном округе (Смирнов, 1959а, 1959б, 1963, 1964; Смирнов, 1964, 1967) было показано, что интенсивность добычи молодых песцов значительно превосходит таковую взрослых. Соотношение молодых и взрослых в популяции различно в разные годы, поэтому степень избыточного по сравнению со взрослыми промысла —ния молодняка мы выражали, разделив возрастное соотношение в промысле на возрастное соотношение в популяции к началу промыслового сезона. Было использовано отношение процента взрослых в промысле (В) к проценту взрослых в стаде (А). Показатель перепромысла, В:А, обнаружил четкую обратную зависимость от напряженности промысла, а обратный показатель, А:В, практически прямо пропорционально связан с промысловой нагрузкой, изменяясь от 0 до 1 при возрастании промысловой нагрузки, изменяющейся в разные годы в весьма значительных пределах, от 5,5% до 80% изъятия взрослых песцов. Было показано и проиллюстрировано на конкретных материалах, что несмотря на изменяющуюся промысловую нагрузку, вероятность попадания каждого молодого в промысле всегда больше вероятности попадания каждого взрослого песца. Именно это соотношение вероятностей, обладающее наибольшим постоянством, и должно стать мерой избирательности.

Я.С.Русанов (1975) вводит меру избирательности, основанную на вычислении отношения процента определенной группы в промысловой пробе к проценту этой же группе во всей популяции. Введенное им название "коэффициент избирательности" (КИ) должно бы предполагать постоянство этой величины, независимость ее протяжении всего периода отлова. Однако, мы предположили этот показатель не для оценки величины избирательно-

сти, а для оценки промысловой нагрузки. Показатель перепроприиства  $B:A$  (или, что то же самое, КИ) сам является функцией другой величины, обладающей большей степенью постоянства и поэтому имеющей больше оснований считаться константой, характеризующей явление избирательности вне зависимости от уровня опромышления. Объяснить неуклонное изменение этого показателя по мере изъятия поголовья животных "... легко, исходя из положения, что вероятность попадания каждого молодого в промысел в постоянное число раз выше вероятности попадания каждого взрослого на протяжении промыслового сезона и во все сезоны" (Смирнов, 1964, стр.73).

Вычисляется КИ очень просто, поэтому может быть поставлен вопрос, не будет ли достаточным использовать его для характеристики интересующего нас процесса. Рассмотрим три абстрактных числовых примера. Пусть природная популяция состоит из двух группировок,  $M$  и  $N$ , количественное соотношение которых следующее:  $0,9:0,1$ ;  $0,5:0,5$ ;  $0,1:0,9$ . На каждую особь группы  $N$  приходится по 9, по I и по 0,II особей группы M. Представим, что добить вторых вдвое легче, чем первых. Первая же попытка отлова животных даст следующее соотношение в пробах:  $1,8:0,1$ ;  $1,0:0,5$ ;  $0,2:0,9$ . Группа M составит в уловах 94,7%, 66,7% и 18,2%. Вычислив КИ, получим следующие значения: 1,052, 1,333 и 1,818. Надо еще учесть, что для случая без избирательности мы получили бы оценку I и заданная нами избирательность добавила к этой единице лишь дробную часть: 0,052, 0,333 и 0,818. Популяции разного состава дали оценку, различающуюся в 16 раз.

Предельно возможная избирательность - добича одних только животных группы M. Они составят 100% от числа добытых.

Но в форме коэффициента КИ это составит I,II, 2,00 и 10,0. Коэффициент избирательности КИ для каждой популяции со своей специфической структурой, даже для каждой структурной группировки имеет свой специфический предел возможных значений. В рассматриваемом абстрактном примере на одну особь группы  $\lambda$  добывается 18,2 и 0,22 особи группы М. А это во всех трех вариантах ровно в два раза больше, чем имелось в популяции (9,I и 0,II).

Очевидно, КИ не обладает той степенью постоянства, чтобы претендовать на положение константы. Постоянным оказывается количество добываемых животных группы, добываемой избирательно, приходящееся на одну особь другой группы, которую мы вправе назвать эталонной группой, и поделенное на такое же соотношение их в природе.

Для всех случаев избирательного отлова с постоянной величиной избирательности может быть предложена единая математическая интерпретация. При некотором минимальном усилии, примененном к добыче, в пределе — при установке одной единственной ловушки, каждое из обитающих поблизости животных имеет некоторую вероятность оказаться добытым. Какое именно из них попадет — дело случая. Не если ловушка выставлена сотни, то число добытых и будет количественным выражением этой вероятности. Существенное изменение качества приманки, способа установки ловушек (выбор места, маскировка), изменение погоды, обеспеченности животных естественным кормом и многие другие факторы могут изменить эту вероятность, следовательно, и число добытых. Но если новведение одной из групп отличается от остальной массы, то вероятность их добычи окажется разной. Соотношение групп М и  $\lambda$  среди добытых будет отличаться от со-

отношения их в природе.

Обозначим через  $q$  вероятность попасть в ловушку за некоторый минимальный интервал времени, через  $1-q=p$  вероятность избежать отлова. Неоднократное повторение ситуации отлова приведет к тому, что численность группы  $N'$  после  $x$  повторяющихся усилий отлова снизится от  $N_0$  (начальная численность группы) до  $N_x$ :

$$N_x = N_0 p^x \quad (I)$$

Заметим, что в общей форме доля добытых животных не возрастает в  $x$  раз. После одного дня отлова будет добыто  $N_0 q$  животных, а численность сохранившихся снизится до  $N_1 = N_0 p$ , поэтому во второй день попадет в ловушки уже только  $N_1 q = N_0 p^2$ . Пока  $q$  очень мало, разница между числом добытых в первый и второй день будет ничтожной. Но при многократном усилии отлова снижение добычи обнаружится отчетливо.

Если есть и другая группа животных,  $M$ , с вероятностью попадания, большей в  $I$  раз, за первую же единицу времени из них будет изъята доля, не равная  $q$ , а больше примерно в  $I$  раз. Мы говорим — примерно, потому что после изъятия доли, равной  $q$  (за время, равное  $I:I$  дней), численность группы  $M$  уже снижена, и к следующему моменту сохранится  $M_1 = M_0 p$ , к третьему моменту —  $M_2 = M_0 p^2$ , и т.д., пока не кончится этот день отлова. Один день отлова группы  $N'$  (или неделя, месяц, целый промысловый сезон), принятый нами за единицу времени, для группы  $M$  следует рассматривать как  $I$  единиц времени. После такого вылова численность групп составит  $N_0 p$  и  $M_0 p^I$ .

Ввиду того, что день ото дня меняется погода, реакция животных на приманку, может меняться количество ловушек и тщательность их установки и другие условия, определяющие эффект

тивность добычи животных, под единичным усилием изъятия не следует понимать определенное количество отработанных ловушко-суток, человеко-часов или человеко-дней, затраченных на добычу. Под единичным усилием следует понимать именно такое усилие, которое позволяет добыть постоянную долю  $\varphi$  от количества животных группы  $N$ , имевшихся на момент отлова.

После того, как будет произведено  $x$  усилий, численность сохранившихся животных группы  $N$  составит  $N_x = N_0 p^x$  (1), а численность другой группы,  $M$

$$M_x = M_0 p^{ax} \quad (2)$$

Снижение численностей обеих групп идет по экспоненциальней кривой. В начале вылов идет успешно, а чем ближе к полному вылову всего поголовья на облавливаемой территории, тем худые уловы. Однако, снижение численности группы  $M$  протекает более интенсивно, с более крутым падением экспоненциальной кривой. Это значит, что по мере все продолжавшегося отлова соотношение еще не добытых животных будет неуклонно изменяться в сторону уменьшения доли той группы, которая добывается с избирательностью. С такой же закономерностью будет изменяться и соотношение групп животных в пробах, но с той существенной разницей, что представители группы  $M$  продолжают попадаться в  $M$  раз легче, и на каждую особь эталонной группы их приходится в  $M$  раз больше, чем имеется. Если, например, самцы ловятся вдвое легче, чем самки, и в самом начале они добывались в соотношении 2:1, то в момент, когда те и другие стали добываться первовну, в природе их осталось только 0,5:1.

Обозначим через  $m_x$  и  $M_x$  количество животных группы  $M$  и  $N$ , добытых в момент  $x$ . Соотношение  $M_0 : N_0$ , как правило, точно неизвестно исследователю, поэтому по соотношению  $m_x : M_x$

невозможно уверенно сказать, имеет ли место избыточный вылов животных одной из групп. Тем не менее, для наших дальнейших выкладок целесообразно условно принять известным отношение  $M_0 : N_0$ . Можно говорить о величине перелова животных группы И в сравнении с животными группы  $N'$ , сопоставив отношение  $M_k : N_k$  с исходным, имевшимся в природе перед началом отлова.

Получим величину перелова:

$$\Pi_x = \frac{M_k}{N_k} : \frac{M_0}{N_0} \equiv \frac{M_k}{M_0} : \frac{N_k}{N_0} \quad (3)$$

Перелов  $\Pi$  есть отношение двух долей: доли избирательно добытых от исходной численности, отнесенной к доле неизбирательно добытых от их первоначальной численности.

Ранее (Smirnov, 1964) эта форма выражения избирательности была применена к возрастному составу добываемых пушников и была нами обозначена как состав полусемьи (число молодых, приходящееся на одного из родителей, вместе с этим родителем) среди добытых животных, отнесенное к составу полусемьи перед началом промысла,  $J_p : J_o$ .

Существенно важным является следующее. Как В:А (или КИ), так и  $J_p : J_o$ , предназначены для контроля за численностью популяции, и вычисляются по результатам суммарной добычи промысловых животных за целый сезон. Показатель  $\Pi_x$  предлагается для анализа проб, взятых за короткий интервал времени на протяжении сезона охоты или отлова для научных целей, и предназначен для выявления поведенческих особенностей животных, проявляющихся в форме избирательного отлова одной из групп. Поэтому мы и относим результаты вылова группам И не к изменениям общей численности, а к изменениям численности эталонной группы  $N$ .

Чтобы преобразовать значение  $\Pi_x$  в удобную для работы форму

му показателя избирательности И, обратим внимание, что  $\pi_x = N_{x-1} - N_x = N_0(p^{x-1} - p^x)$ , а  $m_x = M_{x-1} - M_x = M_0(p^{u(x-1)} - p^{ux})$ . Отсюда  $n_x/N_0 = p^{x-1} - p^x$ , а  $m_x/M_0 = p^{u(x-1)} - p^{ux}$ . Наша задача - исключить  $M_0$ , выразив ее через  $N_0$ , т.е. весь процесс отлова представить как последовательное изъятие животных группы  $M$  (эталонной), а убыль животных группы  $M$  выразить как функцию от  $N_x/N_0$ .

Если  $N_x = N_0 p^x$ , то  $p^x = N_x/N_0$ . Вместе с тем  $p^{x-1} = p^x / p$ ;  $p^{u(x-1)} = p^{ux} / p^u$ , а  $p^{ux} = (p^x)^u$ . Поставив вместо  $p^x$  величину  $N_x/N_0$ , получим:  $\Pi_x = \left(\frac{N_x}{N_0}\right)^{u-1} \cdot \frac{(1-p^u)p}{(1-p)p^u}$ . Учтем, что при  $p$ ничтожно мало отличающимся от единицы,  $p^u \approx 1 - I + (I-p)$ . Покажем это на примере.  $0,99^2 = 0,9801$ , а приближенное значение -  $I-2(I-0,99) = 0,98$ .  $0,999^2 = 0,99801$ , а приближенное значение -  $I-2(I-0,999) = 0,998$ . Поскольку в наших выкладках  $p$  фигурирует как вероятность выживания части животных при единичном, следовательно, очень малом усилии изъятия, т.е. мало отличается от единицы, поэтому можно без существенной погрешности перевести величину И из показателя степени в категорию сомножителя. Поэтому:  $\frac{(1-p^u)p}{(1-p)p^u} \approx I$ ; следовательно

$$\Pi_x = I \left( \frac{N_x}{N_0} \right)^{u-1} \quad (4)$$

Итак, если на протяжении длительного времени существует постоянное отличие в вероятности попадания двух групп животных, то величина отлова зависит от двух факторов: от величины избирательности И, а также от момента относительно начала промысла (вылова), в который взята анализируемая проба. Отсчет от начала отлова ведется в количествах животных эталонной группы выраженных в долях от исходной численности.

Можно выразить уравнением и долю сохранившихся животных группы  $N_x$ , если численность эталонной группы снижена промыслом до  $N_x$ . Поскольку  $N_x = M_0 \rho^{\frac{I}{N}}$ , то  $M_x / M_0 = \rho^{\frac{I}{N}}$ . Но  $\rho^{\frac{I}{N}} = \frac{N_x}{N_0}$ , поэтому:

$$\frac{M_x}{M_0} = \left( \frac{N_x}{N_0} \right)^I \quad (5)$$

Итак, в зависимости от степени изъятия соотношение двух групп в последовательных выборках изменяется по степенной кривой с показателем степени, равным  $I=I_0$ . Доля сохранившихся животных группы, добываемой с избирательностью, тоже зависит от доли сохранившихся в эталонной группе, но показатель степени в этой степенной зависимости равен  $I$ . Следовательно, если имеет место избирательность, и соотношение двух групп животных по мере облова изменяется в получаемых выборках, то среди сохранившихся от вылова оно изменяется более интенсивно.

Исследуем уравнение (4) во всем интервале значений  $\frac{N_x}{N_0}$  от начала отлова до полного вылова животных группы  $N$ , задавая при этом разные значения величине избирательности  $I$ . (рис. I).

1. При  $I=I_0$  (отсутствие избирательности) величина  $\Pi$  равна единице в любой момент отлова. Отношение  $\frac{N_x}{N_0}$  неизменно во времени и равно естественному соотношению численностей популяционных группировок, адекватно отражая структуру популяции.

2. При  $I=2$  нарушение адекватности двукратное. В самом начале отлова, пока вылов практически никак еще не отразился на численности группы, т.е.  $\frac{N_x}{N_0} = 1$ , величина перелова равна величине избирательности ( $\Pi_x = I$ ). К концу вылова, когда  $\frac{N_x}{N_0}$  приближается к нулю, точно также приближается к нулю

и величина  $\Pi_x$ . В уравнении (4) показатель степени равен единице, следовательно,  $\Pi_x$  находится в прямолинейной зависимости от  $n_x/n_0$ . При каждом изъятии постоянного количества животных эталонной группы показатель перелова уменьшается на постоянную величину. На постоянную величину уменьшается и отношение  $m_x/n_x$ . Поэтому, если всех добываемых животных разбить на последовательно добываемые порции с одинаковыми количествами животных эталонной группы (с одинаковыми величинами  $n_x$ ), например, по 10, 25 и 50 или 100 в каждой порции, то количество животных избирательно добываемой группы будет последовательно уменьшаться на постоянную величину. Разности  $m_1 - m_2$ ,  $m_2 - m_3$ , ...,  $m_{x-1} - m_x$  сохранят статистическое постоянство, т.е. будут обнаруживать случайные отклонения, но без закономерного последовательного возрастания или уменьшения. Отношение  $m_x/n_x$  лишь в один момент принимает значение, равное  $N_0/N_0$ . Это произойдет при отлове 50% животных группы  $N$ .

3. Величина И находится в интервале между 1 и 2. Зависимость  $\Pi_x$  от  $n_x/n_0$  выпукло-криволинейна. Отношение  $m_x/n_x$  становится равным  $N_0/N_0$  при отлове более 50% животных эталонной группы. Например, для И=1,5 равенство наступит при изъятии 55,5% животных этой группы. К этому моменту  $N_x$  составит только 29,6% от первоначальной численности.

4. Величина И имеет значение больше 2. Зависимость  $\Pi_x$  от  $n_x/n_0$  вогнуто-криволинейна. Как и во всех предыдущих вариантах, начальное значение  $\Pi_x$  равно И, конечное равно нулью (кроме случая И=1). Отношение  $m_x/n_x$  равно  $N_0/N_0$  при отлове менее половины эталонной группы животных. Например, для

$\bar{N}$ -з состав пробы будет соответствовать предпромышленному со-  
ставу популяции в момент, когда группа  $N$  изъята на 42,8%.

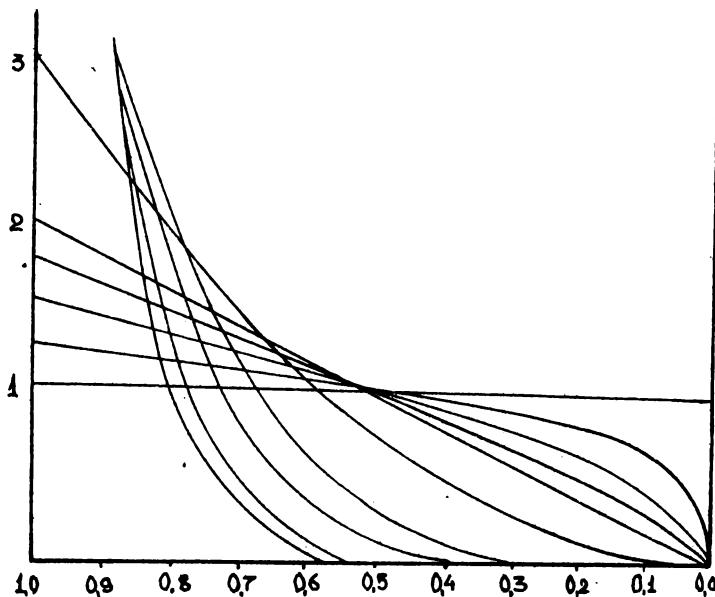


Рис. I. Зависимость перелова  $\Pi$  от интенсивности изъятия эталонной группы при разных величинах избирательности

Зависимость  $\Pi_x$  от  $N_x/N_0$  для некоторых значений  $\bar{N}$  показана в графической форме на рис. I. Приведены значения для  $\bar{N} = 1, 1,25, 1,5, 1,75, 2, 3, 5, 7, 10$  и  $12$ . Небольшие величины избирательности задают линии с очень слабой кривизной и незначительным убыванием, пока численность эталонной группы не снизится до  $0,2-0,3$ . На заключительном же этапе величины перелова начинают снижаться очень резко, стремясь к нулю. Наоборот, при больших значениях избирательности, более пятикратной, показатель перелова очень стремительно убывает

на начальных этапах отлова. После перехода  $\Pi_x$  через единицу убывание замедляется, но численность группы, добываемой с избирательностью, к этому моменту оказывается столь малой, и при сравнительно больших ее величинах  $N_x/N_0$  достигает величин, близких к нулю. К этому моменту исчерпывается практически все поголовье группы, добываемой избирательно.

Представление о числе добытых и сохранившихся животных обеих групп можно получить по соотношению площадей под линиями. Общая численность животных эталонной группы отражена площадью между осью абсцисс и горизонтальной линией с ординатой, равной единице, при значениях по оси абсцисс от 1 до 0. Разделив этот прямоугольник вертикальной линией с абсциссой  $N_x/N_0$ , получим два прямоугольника, из которых левый соответствует числу добытых к моменту  $x$ , правый - числу сохранившихся. Площадь под кривой значений  $\Pi_x$  при выбранном значении И соответствует общей численности группы  $M$ , а деление ее той же вертикальной линией на левую и правую части дает представление о соотношении добытых и сохранившихся животных этой группы. Учтя, сказанное, нетрудно уяснить, что при И=5 и при  $N_x/N_0 = 0,67$ , когда  $\Pi = 1$ , т.е. обе группы животных в этот момент добываются именно в этом соотношении, в каком имелись перед началом отлова (может создаться представление, что избирательности нет), на самом деле избирательно добываемая группа животных уменьшилась в численности до 13,4% от первоначальной.

Значения  $\Pi_x$  для разных  $N_x/N_0$  и при разных величинах И приведены в табл. I. В отличие от графика (рис. I), таблицу можно рассматривать и по вертикали (как и линии графика), и по горизонтали, т.е. при одном выбранном значении  $N_x/N_0$  и

**Таблица 1**  
 Величина перевозки ( $\Pi$ ) в зависимости от уровня избирательности ( $N$ ) и степени опромышленности ( $x$ )

$x$	Избирательность																
$x$	1,0	1,125	1,250	1,375	1,500	1,625	1,750	1,875	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0	8,0	9,0	10,0
0,98	1,122	1,244	1,365	1,485	1,605	1,724	1,842	1,960	2,881	3,765	4,612	5,423	6,201	6,945	7,657	8,337	
0,95	1,118	1,234	1,349	1,462	1,574	1,684	1,793	1,900	2,707	3,429	4,072	4,643	5,146	5,587	5,971	6,302	
0,90	1,110	1,217	1,322	1,423	1,521	1,617	1,710	1,800	2,430	2,916	3,281	3,543	3,720	3,826	3,874	3,874	
0,85	1,102	1,201	1,294	1,383	1,468	1,549	1,626	1,709	2,167	2,456	2,610	2,662	2,640	2,564	2,452	2,316	
0,80	1,094	1,182	1,265	1,342	1,413	1,480	1,	542	1,600	1,920	2,048	2,048	1,966	1,835	1,678	1,510	
0,75	1,085	1,163	1,234	1,299	1,357	1,410	1,448	1,500	1,687	1,687	1,582	1,424	1,246	1,068	0,901	0,751	
0,70	1,076	1,143	1,203	1,255	1,300	1,339	1,372	1,400	1,470	1,470	1,372	1,200	1,008	0,823	0,659	0,519	
0,65	1,066	1,122	1,170	1,209	1,241	1,267	1,286	1,300	1,267	1,998	0,892	0,595	0,528	0,392	0,287	0,207	
0,50	1,055	1,100	1,135	1,162	1,181	1,193	1,199	1,200	1,080	0,864	0,648	0,466	0,326	0,224	0,151	0,101	
0,55	1,044	1,076	1,099	1,112	1,118	1,117	1,111	1,100	0,907	0,665	0,457	0,302	0,194	0,122	0,075	0,046	
0,50	1,032	1,051	1,060	1,061	1,054	1,040	1,022	1,000	0,750	0,500	0,312	0,187	0,109	0,062	0,035	0,019	
0,45	1,018	1,024	1,019	1,036	0,986	0,961	0,932	0,900	0,507	0,364	0,205	0,110	0,058	0,030	0,015	0,007	
0,40	1,003	0,994	0,975	0,949	0,916	0,880	0,841	0,800	0,480	0,256	0,128	0,061	0,029	0,013	0,006	0,003	
0,35	0,987	0,961	0,927	0,887	0,843	0,796	0,748	0,700	0,357	0,171	0,075	0,031	0,013	0,005	0,002	0,0	
0,30	0,968	0,925	0,875	0,821	0,766	0,709	0,654	0,600	0,270	0,108	0,040	0,015	0,005	0,002	0,0		
0,25	0,946	0,884	0,818	0,750	0,683	0,619	0,557	0,500	0,187	0,062	0,020	0,006	0,002	0,0			
0,20	0,920	0,836	0,752	0,671	0,594	0,523	0,459	0,400	0,120	0,032	0,008	0,002	0,0				
0,15	0,887	0,778	0,675	0,581	0,496	0,422	0,356	0,300	0,067	0,013	0,002	0,0					
0,10	0,844	0,703	0,580	0,474	0,385	0,311	0,250	0,200	0,030	0,004	0,0						
0,05	0,774	0,591	0,447	0,355	0,250	0,185	0,136	0,100	0,037	0,0							
0,02	0,690	0,470	0,317	0,212	0,141	0,093	0,061	0,040	0,001	0,0							

меняющихся значениях И. В таблице не приводятся значения  $\Pi_x$  меньше 0,001. Такие значения мы приравниваем к нулю, потому что попадание одного животного более чем на тысячу особей другой группы уже не представляет практического интереса.

В таблице имеются подчеркнутые значения  $\Pi_x$ . Так, для 4-й строки подчеркнуто значение  $\Pi_x = 2,662$  при И=6,0. Подчеркиванием выделены максимальные значения  $\Pi_x$  в строке. С увеличением избирательности при заданном значении  $N_x/N_0$  величина  $\Pi_x$  возрастает до некоторого предела, после чего начинает уменьшаться. О 4-й строке можно сказать, что после того, как добыто 15% животных эталонной группы, взятие пробы для анализа ни при каких значениях И не даст перелова более чем 2,66-кратного. Если показатель перелова меньше этого предела, то избирательность либо меньше шести, либо больше.

На рис. 2 приведены зависимости величины перелова от избирательности при заданных значениях  $N_x/N_0$  (0,9, 0,8, 0,7, 0,6, 0,5 и 0,4). Первая, верхняя кривая характеризует случаи, когда анализируемая проба собрана после изъятия из популяции 10% эталонных животных. При всех рассмотренных величинах избирательности группа избирательно добываемых животных встречается в пробах в большем количестве, чем в популяции перед началом отлова. После добычи 20% эталонной группы повышенный процент группы И наблюдается до значений И=12, а при более высоких значениях имеющий место перелов уже не может компенсировать предшествующее изъятие. Показатель перепромысла  $\Pi_x$  оказывается меньше предпромыслового состояния популяции. Дальнейшее изъятие эталонной группы до 30-40% приведет к тому, что обнаружить избыток животных группы И можно только при кебольших величинах избирательности. Ес-

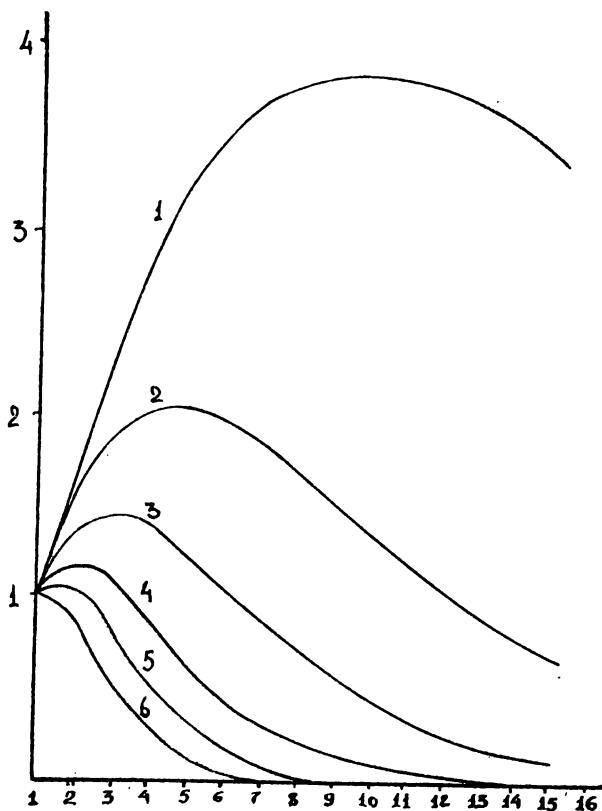


Рис. 2. Зависимость перелова  $P$  от избирательности  $I$  при разной интенсивности изъятия эталонной группы. Интенсивность изъятия: 1 - 0,1; 2 - 0,2; 3 - 0,3; 4 - 0,4; 5 - 0,5; 6 - 0,6.

ли учесть, что избирательность может быть очень высокой, то проба, взятая не только в середине промыслового сезона, но даже и в его начале, может создать представление не о перелове избирательно добываемой группы животных, а о ее недолове.

Выход кривой на максимум и последующее снижение объясня-

ется следующим. Если вычислена величина перелова для одного значения избирательности, то переход к следующей, на единицу большей избирательности, потребует умножения имеющейся величины  $P_x$  на  $(I+1)/I$  и на  $N_x/N_0$ . В зоне максимума произведение этих двух сомножителей равно единице, т.е.  $I/(I+1) = N_x/N_0$ . В качестве примера вычислим максимальное значение  $I$  для случая, когда  $N_x/N_0 = 0,95$ . Интересующее нас значение  $I$  находим из выражения  $I/(I+1) = 0,95$ ;  $I = 0,95 \cdot I + 0,95$ ;  $0,05I = 0,95$ ;  $I = 19$ . При избирательности, равной 19 и на единицу большей, перелов будет одинаковым, максимальным. Дальнейшее увеличение избирательности поведет к снижению величины перелова. Значит, сравнивая отдельные случаи, можно получить представление об уменьшении избирательности там, где она фактически большие.

Основное свойство показателя перелова состоит в том, что он уменьшается по мере вылова животных. Это свойство и должно быть основным признаком, позволяющим определить, имеет ли место избирательность. Если, например, молодых животных в промысловой пробе оказалось значительно меньше по отношению к количеству их родителей, чем можно было ожидать по результатам размножения, это может быть равным образом как результатом повышенной гибели молодняка в предпромысловый период, так и из-за предшествующей добычи с высокой избирательностью. Даже менее ожидаемое повышение доли молодняка в промысловых пробах при добыче ондатры (Шварц, Смирнов, 1959), судя по возрастанию его доли в последовательных пробах, оказалось свидетельством избирательной добычи взрослых животных.

Взрослые и молодые животные могут перераспределяться по территории таким образом, что одна из групп может оказаться-

ся в зоне интенсивного промысла. Например, на Ямале в сезоны промысла 1958/59 и 1962/63 гг. даже при исключительно низком пополнении промыслового стада песца молодняком (проходство самок), обнаружен совершенно очевидный недостаток молодняка среди добывших животных. Это явление нельзя объяснить избирательностью добычи взрослых. Именно в эти годы, как и во все другие годы исследований, из месяца в месяц процент молодняка среди добываемых закономерно снижался, свидетельствуя о избирательном отлове именно молодых песцов (Смирнов, 1964, 1967а). Судя по возрастному проценту песцов этой генерации по отношению к их родителям в следующие промысловые сезоны, молодые в эти годы, вероятно, мигрировали с Ямала интенсивнее, чем взрослые, и оказались вне зоны промысла.

За сезон 1958/59 г.г. получено 100 черепов песцов с точно датированным временем добычи их охотниками. Молодых оказалось только 12. К моменту добычи каждого молодого был вычислен процент молодняка среди всех добывших к этому моменту: 50, 50, 43, 45, 50 (ноябрь); 35, 36, 32, 33 (декабрь); 29 (январь); 12 (март). Несмотря на общую малочисленность молодняка в этот год, совершенно ясно просматривается интенсивное уменьшение доли молодняка с 50% в начале сезона до 12% к концу марта, когда был закончен сбор этой серии черепов.

Чтобы определить, имеет ли место избирательность добычи, целесообразно все сборы разбить на последовательные пробы с равным количеством животных эталонной группы. Изменение численности другой группы животных в таких пробах покажет, имеет ли место избирательность, а если имеет, то какова ориентировочно ее величина. Получить же близкое к истинному значение избирательности по величине  $P_x$  без специальных вычислений

можно только при условии, если первая проба составлена в самом начале промысла, до того, как будет изъято количество животных, сколь-нибудь значительно отразившееся на численности. К тому же нужно хотя бы ориентировочное представление о естественной структуре популяции. Это может быть соотношение полов, которое обычно бывает относительно стабильным и близким к I:I: это может быть и соотношение молодых и взрослых, установленное в исследованиях предыдущих лет и показавшее себя достаточно стабильным.

### 3. Избирательность промысла песца на Ямале

Попытаемся применить разработанные выше математические приемы к конкретному материалу. Несоответствие между соотношением молодых и взрослых песцов среди добытых охотниками, и соотношением, которое следовало ожидать с учетом интенсивности размножения, выявилось сразу же, как только был разработан метод надежного разделения животных на сеголетков и взрослых (Смирнов, 1959а). При плодовитости 12-14 щенков на пару взрослых, даже без учета того обстоятельства, что среди молодняка в летний период должна быть повышенная смертность, обнаружился явный избыток сеголетков среди добываемых охотниками. Среди добытых охотниками в течение 8 лет наших исследований (1955-1962 гг.) молодняк составил 82,3%, 90,7%, 97,8%, 17,5%, 8,6%, 96,3%, 90,9% и 1,1%. Путем составления суммирующих таблиц была найдена предпромысловая численность разделенно для прибыльных и взрослых песцов (Смирнов, 1964, 1967а).

Значения И, вычисленные по формуле (5), оказались весьма различными в разные годы (табл.2). Создается впечатление, что

показатель избирательности промысла очень неустойчив год от года, и даже может оказаться обратным (взрослые песцы добываются легче, чем молодые), как это было с генерацией рождения 1958 и 1962 годов.

Таблица 2  
Характеристика возрастного состава песцов и избирательности добычи в Ямало-Ненецком округе за 1955–1962 гг. (по В.С.Смирнову, 1967а)

Годы	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962
$M_o/N_o$	—	5,0	7,1	1,75	4,05	5,75	5,66	1,30
$m/n$	4,65	9,70	42,5	0,21	0,09	26,0	10,0	0,01
$M_x/M_o$	8,8	19,2	37,0	32,0	16,2	22,2	27,0	32,0
$N_x/N_o$	47,7	73,2	94,5	18,4	64,3	87,7	83,0	20,0
$M_x/N_x$	—	1,31	2,78	3,05	1,02	1,46	1,84	2,08
И	3,27	5,29	17,6	0,67	4,13	11,5	7,00	0,68

Отношение  $M_o/N_o$  установленное по плодовитости самок (подсчет имплантационных пятен в матке), очень низкое в эти два года, указывает на неблагополучие с размножением. Уже на основании этого факта можно было бы не принимать в расчет такие данные, полагая, что какие-то исключительные обстоятельства вызвали избирательную добычу взрослых песцов. Но разбивка всех добытых песцов на ежемесячные пробы показала, что при явном недостатке молодняка, ловится он все-таки избирательно, с интенсивным снижением от начала к концу промыслового сезона. Не следует сбрасывать со счета, что в биологии песца есть такая важная особенность, как склонность к миграции за пределы зоны норения. Нехватка молодняка могла быть результатом ухода его за пределы округа (во льды Арктики).

или в соседние области). Причиной миграции этого вида считается в первую очередь недостаток кормов. Интенсивная миграция зафиксирована в 1962 году. Меченные в этот год песцы уходили за пределы округа. Один молодой песец был добыт в декабре 1962 г. при переправе через Енисей, другой в январе 1963 г. - в устье р. Яны, третий добыт в феврале около форта Барроу на Аляске (Смирнов, 1967в). И хотя миграции песца не настолько изучены, чтобы утверждать, что именно интенсивная миграция вызвала нехватку молодняка на Ямале, это обстоятельство нельзя не учитывать.

Даже не принимая в расчет эти два неясных сезона, нетрудно заметить, что и в остальные 6 лет избирательность добычи молодняка изменялась в широких пределах, от 3,27 до 17,6. Однако, обращает на себя внимание следующее обстоятельство. Вычисленные значения избирательности очень тесно связаны со степенью опромышленности родительского поголовья: чем выше опромышление, тем меньше избирательность. Можно воспользоваться установленным в предыдущей главе обстоятельством, что неоднородность поведения животных в пределах выделяемых групп (молодых, взрослых) при интенсивном промысле приводит к снижению величины избирательности. Кроме того, может скаться и другое: сеголетки, добываемые в марте, по возрасту отличаются от добываемых в ноябре в 1,5 раза; отличия их от взрослых сглаживаются, поэтому может происходить и повышение осторожности. Объединяя результаты целого промыслового сезона в одну общую пробу, невозможно получить однозначный ответ на поставленный вопрос о величине избирательности. Правильнее вести анализ с более дробной разбивкой сборов по месяцам промыслового сезона, обязательно захватывая самое

начало промысла. Именно такие данные мы рассмотрим ниже.

За промысловый сезон 1976/77 г. из разных пунктов Ямала и прилегающих к нему районов собрано от охотников 1200 тушек песцов. Для большей части сборов известно время добычи (Смирнов, Штро, 1979). Среди 253 песцов, добытых в ноябре-декабре, оказался только 1 взрослый. При плодовитости 12 щенков на самку, допуская даже полное выживание молодых к началу сезона на промысла, мы не могли ожидать соотношения более 6:1. Перелов молодняка в начале сезона по меньшей мере 42-кратный. Правда, сам факт добычи одного взрослого среди такого количества молодых – результат в значительной мере случайный. Этот единственный песец мог вообще не попасть в пробу, но с большой долей вероятности можно считать, что по чисто случайным причинам не попадет в нашу выборку второй взрослый песец. Опасаясь переоценки величины избирательности, примем наблюдаемый результат с добавлением статистической ошибки, т.е. допустим, что среди добытых могло быть два взрослых. Даже проявляя осторожность в оценках, величину перелова можем считать не менее чем 21.

При изъятии 2% взрослых значение  $P_x$  будет максимальным около значений И=50, но даже в этом случае перелов не превышает значения 18,5. Можно допустить, что за ноябрь-декабрь изъятие взрослых не достигло 2%. Так, перелов будет 20-кратным при добыче не более чем 1,8% взрослых и избирательности добычи молодняка около 55 (И=55).

Итак, в течение первых двух месяцев промысла обнаруживается очень интенсивный перелов молодняка, по меньшей мере 20-кратный, и незначительный, менее 2%, вылов взрослых животных. То, что этот перелов создается не из-за отсутствия взрослых в зоне промысла, а по причине высокой избирательности добычи мо-

модых песцов, подтверждается данными следующих месяцев.

В январе 1977 г. среди 106 добытых оказалось 4 взрослых ( $\Pi_x = 4,25$ ); в феврале — 9 взрослых из 165 ( $\Pi_x = 2,89$ ); в марте — II из 67 ( $\Pi_x = 0,848$ ). Доля молодых, попадающих в промысле, стремительно снижается именно в результате высокой избирательности, и к середине последнего промыслового месяца на каждого добытого взрослого попадается по 5 молодых. Если же говорить о самом конце промысла, о времени, когда был добыт последний из II взрослых песцов мартовской добычи, то в этот момент молодняка среди добываемых было еще меньше. Если учесть, что с февраля по март число молодых на одного взрослого снизилось в 3,4 раза, и рассматривать этот процесс как убывающую геометрическую прогрессию, то экстраполяция такого процесса со средины на конец мартовской пробы показывает, что к концу промыслового сезона ловилось только по 3 молодых на одного взрослого. Очевидно, избирательность добычи молодых сохранилась до конца сезона. Нет оснований предполагать, что величина избирательности осталась той же, какой была в начале сезона. Поэтому из промысла популяция вышла с очень низким процентом молодых.

Мы не располагаем данными о ежемесячной добыче песцов, чтобы использовать их для определения величины избирательности в феврале-марте. Можно, однако, сделать допущение, что число собранных от охотников песцов пропорционально объему заготовок в рассматриваемые месяцы. В таком случае количество добытых взрослых песцов за январь, февраль, март пропорционально поступлению в наши сборы 4, 9, II животным. В январе молодых добыто по 25,5 на одного взрослого, в феврале — 16,3, а в марте — 5,1. Не только от месяца к месяцу, но и

после добычи каждого взрослого количество приходящегося на него молодняка убывало. Со средины до конца января добыто 2 взрослых, а с начала до середины февраля - 4,5. За это время количество молодых на одного взрослого уменьшилось на 9,2. С добычей каждого взрослого число молодых уменьшалось на 1,4. С февраля по март аналогичные расчеты дают величину 1,1. Из этих результатов нельзя еще точно определить величину избирательности, но замедленное снижение указывает на то, что мы имеем дело с вогнутой, а не с выпуклой кривой, следовательно, избирательность продолжает оставаться достаточно высокой,  $I > 2$ . А это значит, что к концу промысла среди сохранившихся животных осталось значительно меньше чем 3 молодых на одного взрослого.

Заметим, что в сборах следующего года эти взрослые, до - стигнув возраста 2+ и старше, по предварительным данным со- ставили более половины всех добытых, ориентировочно около 10 тысяч. В заготовках же сезона 1976/77 г., который мы рас- сматриваем, их было добыто не более 800-900 экз. Значит, об- щая численность добытых за всю зиму не превысила 10%, а к мо- менту, когда показатель перелова составил 0,848 (в марте),  $N_x/N_0$  составляло не менее чем 0,92. Но  $I(N_x/N_0)^{M-1}$  рав- но 0,848 при условии, если величина избирательности  $I$  равна 50. Следовательно, даже по суммарным результатам за весь се- зон мы получаем оценку избирательности, сходную с получен- ной по началу промысла. Правда, потребовалось использовать и наблюдения следующего года. Кроме того, вторая оценка сама включает результаты начального периода, поэтому невозможно точно оценить, как велики изменения избирательности добычи к концу сезона. Лишь ориентировочно можно предполагать, что

к моменту завершения промысла, когда соотношение среди добывших было 3:1, среди сохранившихся молодняк составлял не более 20-25%.

Часть предпосылок для проведенных вычислений осталась на уровне предположений. В частности, не установлена гибель молодняка до промыслового сезона, не исследовано варьирование вероятности попадания в промысел в пределах каждой возрастной группы. Из-за технических причин мы не можем привести здесь возрастную структуру добывших в следующий промысловый сезон (число годовалых на одного взрослого). Во всяком случае, приведенный анализ избирательности и ее последствий в сезон 1976/77 г., если он верен, позволяет говорить о весьма существенных отличиях в сравнении с периодом 1955-1962 гг. В тот период (см. таблицу 2) к концу промысла сохранялось от 1 до 3 молодых на одного взрослого, а в этот сезон - не более чем 0,2-0,3; избирательность там не превышала 17, здесь, очевидно, около 50. Но поскольку и в предыдущий период избирательность изменялась в широком диапазоне, анализируемый год мог окаться лишь исключительным отклонением. Можно также предполагать, что за истекшие 15 лет изменился средний уровень избирательности добычи. Попытаемся разобраться в этом.

Среди 43 взрослых (включая и добывших без указания месяца добычи), добывших за сезон 1976/77 г., имеется 16 животных в возрасте I+, остальные 27 - старшие, родители этих местнадзати. Значит, после промыслового сезона 1975/76 г. молодняк сохранился в количестве по 0,59 экз. на одного взрослого, составив 37%. Из 27 старших песцов оказалось 7 животных в возрасте 2+ на 20 родителей, т.е. по 0,35 на одного или 26% к концу сезона 1974/75 г. Среди остальных животных 5 песцов бы-

ли в возрасте 3+, и к концу сезона 1973/74 г. имелось по 0,33 молодых на одного взрослого (молодняк составлял 25%).

Результаты, полученные нами при анализе избирательности добычи в сезон 1976/77 г., обнаружив резкие различия с избирательностью за период 1955–1962 гг., подкрепляются состоянием популяции за предыдущие 3 года, что нашло себе отражение в возрастной структуре добытых в последний сезон взрослых песцов. К началу размножения выживает значительно меньше молодняка в сравнении с периодом предыдущих исследований. Можно еще отметить, что среди 43 взрослых песцов оказался один 10-летний. В предыдущий период столь старые животные тоже встречались значительно реже. Все это вместе взятое указывает на общий сдвиг в сторону преобладания старых животных среди размножающихся.

У нас нет основания считать, что произошли изменения в самом стереотипе поведения молодых и взрослых песцов, что молодые стали уже менее осторожны, или наоборот, взрослые стали осторожнее. Нам кажется более вероятным, что произошедшие изменения есть результат изменений в способе добычи. Можно допустить менее тщательную в последнее время установку капканов охотниками. Это допущение не лишено оснований. На Ямале в последние годы появилось много людей, для которых промысел является попутным занятием. Широко развернувшиеся геологоразведочные работы и открытие газовых месторождений неизбежно привели к перераспределению занятости местного населения. Появились и новые способы добычи пеца, например, отстрел с применением мотонарт. Этот способ охоты пока еще не распространился широко, но очень эффективен, и по мере более широкого распространения мотонарт в округе будет давать значительную часть заготавливаемых шкурок песца. А в связи с

такой перестройкой промысла неизбежна и перестройка структуры популяции.

На материалах, собранных в сезон 1976/77 г., можно про- наблюдать, как изменяется соотношение полов среди добывших пешцов в течение промыслового сезона. Среди 627 молодых животных, добывших с ноября по март в разных пунктах Ямала, оказалось 273 самца ( $43,5 \pm 3,0\%$ ). Это соотношение достоверно отличается от ожидаемого соотношения 1:1, Критерий Стьюдента  $t=2,16$  и по одностороннему критерию остается лишь вероятность в 0,015, что отклонение случайно; с вероятностью 0,985 можно считать, что среди добываемых (а не только среди собранных нами от охотников) самцов действительно меньше, чем самок. Однако, это еще не свидетельство избирательной добычи самок. Наблюданное соотношение могло возникнуть до начала промысла, и сборы охотников отражают структуру популяции.

При разбивке полученных данных на ежемесячные выборки обнаруживается, что соотношение полов непостоянно. По всем пунктам сбора материала процент самцов составил в ноябре  $56,4 \pm 4,1\%$  ( $n=150$ ), в декабре ..  $50,9 \pm 6,6\%$  ( $n=57$ ), в январе -  $32,0 \pm 3,2\%$  ( $n=211$ ), в феврале -  $34,6 \pm 4,7$  ( $n=101$ ) и в марте -  $36,1 \pm 4,6\%$  ( $n=108$ ). Уменьшение процента самцов с ноября к декабрю не - достоверно, хотя и составило  $5,5\%$ . Дальнейшее снижение к январю составило  $24,4 \pm 5,2\%$  ( $t=4,7$ ). Казалось бы, имеет место интенсивный перелов самцов. Однако, данные о промысле в феврале и марте не подтверждают это предположение.

Если в ноябре добывалось по 1,3 самца на каждую самку, то в январе уже только 0,47, в 2,75 раза меньше. С учетом возможных статистических ошибок (добавление ошибки к приведенным выше процентным соотношениям для декабря и января с таким зна-

ком, чтобы уменьшить обнаруживаемую разницу) число самцов на каждую самку среди добываемых снизилось по меньшей мере в 2,35 раза. Избирательность добычи самцов очевидна, как и то, что добыто уже значительно более половины ищущихся к промыслу самцов.

Позднее, с января по март, при сохранении избирательной добычи самцов следовало бы ожидать дальнейшего снижения их доли в популяции и в пробах. Этого не наблюдается. Напротив, процент самцов начинает, хотя и недостоверно, возрастать. Это обнаруживается не только в пробах, объединенных со всего полуострова, но и для отдельных территорий. Так, на фактории Напалково (восточный берег Обской губы) с ноября к марта процент самцов изменился следующим образом: 58,5, 51,8, 29,0, 33,3, 53,8 (и -127). Здесь промысел осуществлялся одним человеком и неизменным способом, поэтому результаты можно считать наиболее убедительными. Картина же получается совершенно идентичная полученному по объединенным выборкам. Возрастание процента самцов в марте выражено здесь более заметно. На западном берегу губы (Новый Порт и фактория Тарко-Сале) та же картина: с января по март процент самцов возрастил (33,3, 34,9 и 41,7).

Очевидно, избирательность добычи самцов в сравнении с самками не оставалась постоянной. Судя по рассмотренной выше избирательной добыче молодняка в целом, к январю показатель перепромысла молодых изменился с  $\Pi = 42$  до  $\Pi = 4,25$ , десятикратно. Поголовье взрослых было почти не затронуто промыслом, а численность молодняка уменьшилась десятикратно. При этом численность самцов по сравнению с численностью самок уменьшилась в 2,75 (по меньшей мере в 2,35) раза интен-

сивнее, чем численность самок.

Запишем эти данные в виде уравнений:  $M_o = N_o$  ;  
 $(M_x + N_x) : (M_o + N_o) = 0,1$ ;  $2,75 M_x / M_o = N_x / N_o$ . Поэтому  $M_x = N_x / 2,75$ ;  $N_x / N_o = 0,147$ ;  $M_x / M_o = 0,053$ . Из каждой тысячи молодых песцов (500 самцов и 500 самок), имевшихся перед началом промысла, к середине января сохранилось 73 самки и 27 самцов.

Воспользовавшись формулой (5), получим:  $0,053 = 0,147^n$ . Прологарифмировав это выражение, получим величину  $n$ . Она равна 1,53. Среди молодняка избирательность добычи самцов в сравнении с самками неизмеримо (в десятки раз) слабее избирательности молодых в сравнении со взрослыми.

Возрастание процента самцов в пробах с января по март можно расценивать как свидетельство возрастания избирательности молодых в сравнении со взрослыми и самцов в сравнении с самками.

Важным в этом нашем примере является то, что изменения в соотношении полов синхронны в разных точках зоны промысла. Их нельзя объяснить перераспределением половых или возрастных групп в пределах зоны промысла. Наблюдаемые изменения происходят во времени, а не в пространстве, и объяснить их можно только различиями в поведении животных разного пола и возраста. По составу промысловых проб невозможно без сложного математического анализа оценить половой и возрастной состав популяции.

#### 4. Избирательная добыча самцов горностая

Другим объектом нашего анализа являются данные В.А.Кукарцева (1978) о влиянии промысла на соотношение полов у горностая. Автор учитывал пол всех добытых горностаев в Березов-

ском коопзверопромхозе в течение 8 промысловых сезонов, с 1968/69 по 1976/77 гг. (в сезон 1971/73 г. промысел был за - крыт). Пой определен у 13591 горностая. Самок среди них оказалось 5100, т.е. на каждую самку добывалось по 1,665 самца. Эти данные обладают некоторым преимуществом в сравнении с материалами по песцу. Там мы имели дело с выборками из промысла, здесь - полными промысловыми пробами. Пробы из промысла могли содержать не только случайную ошибку, но и не исключалось непропорциональное числу добытых животных получение ту - шек пещцов от охотников.

Наличие избирательности добычи самцов у горностая не отрицает и сам В.А.Кукарцев: "... имеющиеся пробы могут не со -ответствовать истинной структуре популяции из-за избиратель -ности промысла", пишет он (Кукарцев, 1978, стр.62). Однако, он склонен считать, что избыток самцов в промысле в какой-то мере вызван неравенством полов в предпромысловой структуре по - популяции. "... Чем выше численность популяций, тем больше в них самцов, чем ниже численность, тем больше самок", пишет он. Таким образом, признавая факт избирательности, автор, тем не менее, ориентирует читателя на то, что различные соотношения полов в промысле отражают естественные различия в структуре популяции.

За 8 лет наблюдалась соотношения самцов и самок в преде - лах от 0,63:1 до 2,28:1. Автор отметил, что эти соотношения определенным образом связаны с численностью (лучше было бы сказать - с объемом заготовок). Но автор не заострил внимание на том обстоятельстве, что имеется еще более четкая прямоли -нейная зависимость этих соотношений с очевидным но - м е р о м промыслового сезона. В первые три сезона соотношен-

ние закономерно снижается с 1,667 до 0,804 и звершается вынужденным годом запрета промысла. Затем в течение 5 лет интересующий нас показатель увеличивается с 0,63 до 2,28. Коэффициент корреляции  $\chi = +0,9976$  практически не отличим от единицы. С закономерностью, близкой к функциональной, соотношение полов каждый год возрастало на одну, постоянную величину. Если сравнить попарно год за годом эмпирические величины с вычисленными для прямолинейной регрессии, обнаружим ничтожные отклонения: 0,631 (-0,004); 1,036 (-0,016); 1,483 (+0,014); 1,921 (+0,035); 2,275 (-0,028). В скобках даны отклонения от прямой линии. Вычисленная автором связь с численностью горностая значительно менее четкая ( $\chi = +0,56$ ). Очевидно, в течение ряда лет действовал какой-то механизм, регулирующий соотношение самцов и самок, в некоторой мере (можно сказать - наполовину) определивший и объем заготовок.

Для того, чтобы оценить величину избирательности добычи самцов, нужно знать их предпромысловое соотношение. Несмотря на высокий процент самцов в пробах, нет оснований отказаться от характерного для большинства млекопитающих соотношения I:II.

В.А.Кукарцев приводит соотношение самцов и самок за 5 интервалов одного промыслового сезона (1968/69 г.). Суммарно за весь промысловый сезон добыто по 1,667 самца на самку. От начала к концу сезона оно уменьшилось от 3,258 до 0,973 (табл. 3).

Совершенно очевидно, что соотношение полов за целый сезон и за любой из сроков не является показателем соотношения их в популяции. Неуклонное снижение величины  $m/n$  указывает на четко выраженную избирательность. От первого срока наблю-

дений к последнему уменьшение 3,347-кратное. Относя количество самцов к количеству добытых за то же время самок, мы тем самым придаем числу последних значение аргумента. Количество их за каждый срок различно. Из соображения наглядности представим данные таблицы в графической форме (рис. 3).

Таблица 3.

Изменение соотношения полов у горностая в течение промыслового сезона 1968/69 г. (По В.А.Кукарцеву, 1978)

Дата просмотра шкурок	20 но- ября	17 де- кабря	31 де- кабря	10 фев- реля	20 марта	За весь сезон
Добыто самок, $m_x$	279	351	913	589	337	2469
Добыто самцов, $m_y$	909	826	1369	685	328	4117
$m_y/m_x$	3,258	2,353	1,499	1,163	0,973	1,667

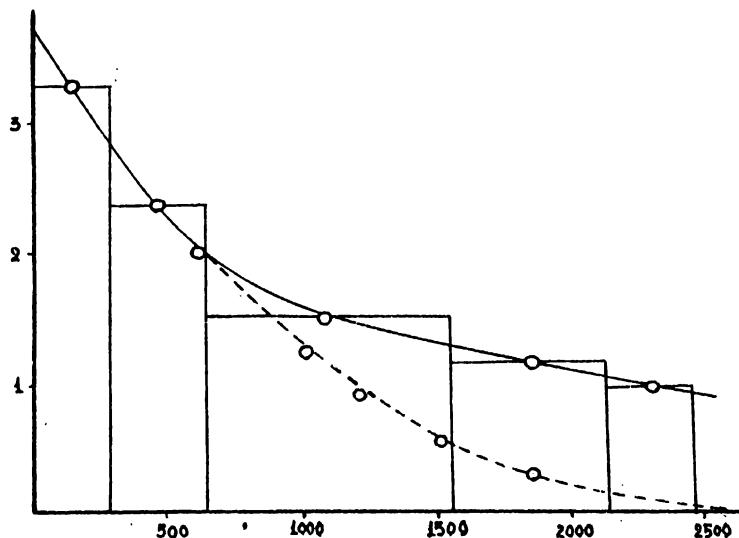


Рис.3. Перевод самцов горностая в сравнении с самками в разные сроки промыслового сезона. А- эмпирическая кривая по результатам промысла. Б- теоретическая кривая с величиной избирательности  $I=3,75$ , неизменной в течение всего промыслового сезона.

Количество добытых самок за первый срок, затем за второй и т.д. откладываем по оси абсцисс, а соответствующие им отношения  $m/n$  — по оси ординат. Получается серия следующих один за другим прямоугольников. Ширина каждого прямоугольника соответствует количеству самок, добытых за каждый срок, высота — количеству самцов, добытых на каждую самку, а площадь — количеству добытых самцов.

Каждый следующий прямоугольник ниже предыдущего. Это можно было заметить и по таблице. Здесь же заметно, что снижение идет совершенно закономерно, образуя вогнутую кривую линию. Проведем на-глаз эту линию с таким расчетом, чтобы площади под кривой оставались равными площадям прямоугольников. Смысл полученной кривой в следующем. В течение каждого срока наблюдений, даже такого короткого, как третий срок (с 17 по 31 декабря), число самцов на каждую самку не остается постоянным. В начале срока эти значения выше, к концу — ниже, и приведенные в табл. 3 значения  $m/n$  следует относить только к средине рассматриваемого срока, к тому дню, когда добыта была половина самок. Поэтому табличные значения  $m/n$  мы должны относить к такому числу добытых самок, начиная с открытия промысла: 140, 455, 1086, 1837, 2300. Если соотношение полов перед промыслом равно 1:1, то значения  $m_x/n_x$  становятся величинами перелоя  $P_x$ , а пересечение кривой с осью ординат показывает нам величину избирательности. И хотя линия проведена на-глаз, можно уверенно сказать, что величина избирательности находится в пределах 3,6-3,8. Кривая на всем протяжении вогнута, а это значит, что в течение промыслового сезона избирательность остается выше двукратной.

Даже глазомерная оценка графика позволяет сделать определен-

ленные выводы относительно популяции горностая:

- в течение промыслового сезона происходит закономерное снижение доли самцов в добыче охотников и, следовательно, чем интенсивнее ведется промысел, тем меньшая доля самцов окажется среди добываемых в конце промысла;
- соотношение самцов и самок в добыче за целый сезон, высокое при слабом опромыщлении, снизится в годы интенсивного промысла, но не ниже предпромыслового соотношения полов;
- среди сохранившихся от промысла соотношение полов будет значительно ниже, чем в последней промысловой пробе.

Уже в первой декаде марта (середина последнего, пятого срока), когда добывалось по 0,97 самца на каждую самку, их в природе оставалось значительно меньше, хотя, может быть, и не в 3,7 раза, поскольку к этому времени величина избирательности могла заметно снизиться.

В сезоны 1970/71 и 1972/73 гг. суммарная величина  $\text{м} / \text{и}$  оказалась очень низкой: 0,804 и 0,631. Можно допустить, что промысел в эти годы был очень интенсивным, близким к полному вылову имеющегося поголовья, и полученные соотношения близки к предпромысловому соотношению. Но значит ли это, что уже перед промыслом в популяции самцов было меньше, чем самок?

Соотношение самцов и самок в природных популяциях обладает высокой стабильностью. Часто отмечаемое в литературе неравнство в соотношении полов, если оно не является результатом избирательного вылова, не выходит за пределы нескольких процентов. Во всяком случае, при рождении оно мало отличается от 1:1. В рассматриваемые два сезона самцы в заготовках составили  $44,5 \pm 5,2$  и  $38,7 \pm 4,3\%$ . Во втором случае оно достоверно меньше отношения 1:1. В.А.Кукарцев приводит в своей рабо-

те и процент молодняка среди добытых за ряд лет. В сезоны 1966/67-1968/69 гг. молодняк составлял 80,6-81,8% (по 4,15-4,49 прибыльных на каждую взрослую самку, включая и оставшихся яловыми). В сезон 1969/70 г. молодые в промысле составили 59,9%. Если это снижение захватило и следующий год (автор не приводит данных), то среди добытых 92 горностаев в сезон 1970/71 г. значительную долю составляли взрослые, соотношение полов у которых было резко нарушено предыдущим промыслом. Поэтому предпромысловое соотношение полов в пользу самок в эти два года с резко сниженным объемом добычи (92 и 124 экз.) могло оказаться измененным по указанной причине. В годы же с достаточно высокой численностью (результат интенсивного размножения) нет оснований полагать, чтобы промысловое соотношение полов могло существенно отличаться от наиболее вероятного, 1:1.

Вернемся к рассмотрению графика (рис.3). К середине первого срока промысла добыто 455 самцов и 140 самок, а после середины пятого срока - 164 самцов и 168 самок. От 1-го к 5-му сроку  $m/n$  уменьшилось в 3,347 раза. Если поголовье самок было столь велико, что изъятие 2300 самок практически не изменило их численность ( $M_0/M$  осталось почти равным единице), то и в этом случае уменьшение численности самцов, вызванное изъятием 4000 экз., снизило их численность до 29,9% от первоначальной. В таком случае  $M_0$  было равным 5700. Добытые до середины первого срока 455 самцов увеличивают  $M_0$  до 6155. Но если и самок было столько же, то изъятие 2161 самки снизило их численность в 1,9 раза. Значит, численность самцов была снижена в 3,347·1,9 или в 6,36 раза. Предпромысловая численность их, как и самок, была равна 5200. Таким методом

последовательных приближений мы установим численность тех и других.

Решать эту задачу можно не только методом последовательных приближений, а составить уравнение, введя в него оба наши условия: уменьшение числа самцов на каждую самку и уменьшение числа самок. Уравнение выглядит так:

$$2,347 M_0 N_0 + 1831,42 M_0 - 14455,855 N_0 + 1041023,9 = 0$$

Решая это уравнение при условии, что  $M_0 = N_0$ , получим следующий ответ: перед промыслом было 5300 самцов и столько же самок. Можно задать и другие исходные соотношения самцов и самок. В табл. 4 приведены результаты таких вычислений.

Таблица 4

Численность самцов и самок перед промыслом и после его окончания, вычисленные при разном исходном соотношении

$M_0/N_0$	$M_0$	$N_0$	$M_x$	$N_x$	$M_x/N_x$
0,60	9438	15730	5321	13361	0,40
0,70	7963	11376	3845	8906	0,43
0,80	6854	8567	2737	6098	0,45
0,90	5989	6655	1872	4185	0,45
1,00	5295	5295	1178	2826	0,42
1,10	4725	4295	608	1826	0,33
1,20	4248	3540	131	1071	0,12

Допустим, что высокий процент самцов в пробах хотя бы частично является результатом неравенства в соотношении полов перед началом промысла. Во всяком случае, точка зрения В.А.Кукарцева именно такова. Если это соотношение было 1,2:1 (55% самцов), результаты вычислений показывают, что после промысла должен быть катастрофический недостаток самцов. При исходном соотношении 1:1 на каждые 10 самок, сохранившихся от

промысла, окажется по 4 самца. Разумеется, выбирать желательное нам соотношение полов перед промыслом невозможно. Во всяком случае, допуская наиболее вероятное соотношение 1:1, мы можем не высказывать особой тревоги по поводу нарушения структуры популяции из-за воздействия промысла; тем более, что в силу особенности размножения горностая сохранившиеся самки в основной массе уже беременны и дадут потомство.

По данным Б.А.Кукарцева в рассмотренный сезон было добыто 80,6% молодых горностаев, а в следующий - 59,9%. Число молодых в расчете на каждого взрослого уменьшилось в 2,78 раза. Общие заготовки в эти два сезона составили 6596 и 1074, а в третий сезон упали до 92. Малочисленность молодняка во втором сезоне и нарушенное соотношение полов среди взрослых (вероятно, 0,4:1) в первый сезон и могли быть одной из причин столь резкого спада заготовок.

В приведенных нами вычислениях мы не опирались на выведенные нами формулы (4) и (5), и исходили из предположения, что имеет место избирательность промысла без различия их возраста. Вполне возможно, что и самцы, и самки неоднородны по вероятности попадания в капкан хотя бы из-за возрастных различий. Полученные результаты потребовали бы поправки на неоднородность. Можно было бы выделить и проанализировать раздельно избирательность отлова молодых и взрослых самцов в сравнении с самками соответствующего возраста. Однако, наша задача здесь состоит не в том, чтобы определить истинное состояние популяции горностая и дать рекомендации к ведению промысла. Наша задача - лишь показать, насколько изменится представление о влиянии промысла на половой состав популяции, если будет учтено воздействие избирательной добычи горностая.

На любом этапе промысла создается свое соотношение полов  $M_x/N_x$ , отличающееся от исходного  $M_0/N_0$ . Рассматривая сведениями о количестве добытых самцов и самок,  $m$  и  $n$ , получим:  $M_x = M_0 - m$ ;  $N_x = N_0 - n$ . Сохраним принятые нами условие равенства  $M_0 = N_0$ . В некоторый момент промысла обнаружим отклонение от этого равенства из-за избыточного вылова животных группы  $M_0$ . В пробе, взятой в этот момент  $X$ ,  $m_x/n_x$  в  $I$  раз больше, чем  $M_x/N_x$ . Поэтому, заменив  $M_0$  на  $N_0$  получим следующее выражение:  $(M_0 - m_x):(N_0 - n_x) = m_x/I \cdot n_x$ . Проделав алгебраические преобразования с этим выражением, получим:

$$M_0 = \frac{m_x n_x (I-1)}{I n_x - m_x} \quad (6)$$

Здесь неизвестная  $M_0$  оказалась в зависимости от другой неизвестной,  $I$ . Но поскольку имеется несколько (в данном случае 5) пар значений  $m$  и  $n$ , мы можем выразить одну неизвестную через другую в следующий момент промысла. Можно также пойти по пути подбора и подстановки в формулу (6) разных значений величины избирательности  $I$ . Последний путь нам кажется более целесообразным по ряду причин. В частности, нужно отметить, что каждое значение  $m$  и  $n$ , получаемое в процессе промысла, является в значительной мере случайным отражением закономерности изменения состава популяции. Важно получить не одно единственное решение, а увидеть все их разнообразие, и полученные результаты оценить и выбрать наиболее право-подобный. Мы проверили серию решений при разных значениях  $I$  (табл. 5).

Результаты вычислений  $M_0$  довольно противоречивы, и за-труднительно выбрать какое-то единственное значение  $I$ , при котором переход от одного срока наблюдений к другому визу-

вал бы наименьшие изменения в результатах вычислений. Во всяком случае, довольно широкий диапазон изменений величины избирательности мало изменяет числа пятой графы: предпромысловая численность самцов получается в пределах от 5300 до 5700.

Таблица 5

Численность самцов перед промыслом, вычисленная для 5 сроков наблюдения, при меняющихся значениях И

Показатели	Сроки наблюдений				
	1	2	3	4	5
$M_x$	455	1322	2420	3446	3953
$n_x$	140	455	1086	1837	2300
И = 3,8	2316	4138	4311	5014	5318
И = 3,6	3380	4949	4586	5197	5463
И = 3,5	4550	5569	4758	5305	5548
И = 3,4	7280	6416	4958	5426	5643
И = 3,3	20930	7729	5193	5565	5750

Принимая во внимание только первый срок промысла, мы можем получить  $M_0$  в очень широких пределах. Во всех случаях наблюдается нарастание результатов вычислений от 3-го срока к 5-му. Создается впечатление, что численность горностаев закономерно возрастала с декабря к марта. При И=3,8 это нарастание идет последовательно все пять сроков наблюдений. Очевидно, в этом процессе нашла отражение какая-то особенность промысла или избирательности добычи, с течением времени приводящая к "увеличению" численности горностая.

У нас нет достаточных оснований для однозначной трактовки этого явления. Могут быть лишь умозрительные соображения, не опирающиеся на конкретные данные. Состоят они в следующем. На территории промхоза не все угодья одинаково доступ-

ны и удобны для охотников. Надо полагать, охотники начинают облов с самых продуктивных участков. По мере их освоения и осаждения вовлекаются менее продуктивные участки с обитающими там горностаями. Облавливаемая территория постепенно увеличивалась, и, естественно, увеличивалось количество горностаев, обитающих на ней. Такой эффект весьма вероятен, и он указывает на наличие в природе естественных резерватов, территории, на которых определенное количество горностаев сохраняется от промысла до тех пор, пока на основных промысловых участках не будет изъято значительное количество их.

Результаты вычислений, проведенных двумя способами, различаются незначительно. Мы приходим к заключению, что в зоне промысла обитало 10600 горностаев. Число сохранившихся после промысла самцов - 1200, а самок - 2800, т.е. на каждого самца приходится по 2,3 самки.

Линия, проведенная на рис. 3, убеждает нас в том, что избирательность добычи самцов существует, и она достаточно велика, чтобы нарушить структуру популяции. Но эта линия заметно отличается от той, которую могли ожидать, исходя из соображений, взятых за основу при выводении формулы 4. Для сравнения мы нанесли на этот же график и теоретическую кривую, подобрав такую величину  $N_0$ , чтобы вычисленная кривая с кривизной  $I = 3,75$  наилучшим образом совпадала с начальным отрезком эмпирической кривой. Подобранное таким способом значение  $N_0 = 3000$ . Совпадение наблюдается только для первых двух сроков промысла. Дальше теоретическая кривая снижается значительно интенсивнее, и эмпирические точки лежат значительно выше, на линии, кривизна которой очень невелика (избирательность лишь немногим больше двукратной). Очевидно, переход с одной избира-

тельности на другую, меньшую, произошел после того, как было добыто 750 самок и 1980 самцов. По времени это приходится после 17 декабря.

В момент перехода на новый уровень избирательности численности были: самцов ~ 1020, самок ~ 2250. В результате расширения опромышляемой территории добавилось еще по 2500 самцов и самок.  $N_I$  составило  $3520, \sqrt{N_I} = 4750$ , соотношение полов - 0,74:1. Теоретическая кривая с такими параметрами и с избирательностью  $I=2,25$  практически полностью совпадает с 3-й, 4-й и 5-й точками эмпирической кривой. Попытка подобрать линии с другой избирательностью или с другой начальной численностью  $N_I$  и  $\sqrt{N_I}$  не дает такого совпадения.

Мы убеждаемся, что все варианты анализа данных В.А.Кукарцева приводят к непротиворечивым результатам в оценке предпромысловой численности и соотношения полов. Избирательность добычи самцов в начале промысла оценивается как 3,75, а во второй половине, снизившись, остается все-таки более двукратной. Что касается соотношения полов, то оно, по-видимому, существенно не отличается от равного. Во всяком случае, мы не увидели достаточных оснований для утверждения о преобладании самцов в популяции. Очевидно, такое мнение создалось у ряда исследователей в результате ошибочного толкования того факта, что самцы легче попадаются в промысле и преобладают в промысловых пробах. У горностая это явление наблюдали многие исследователи. Такие данные приведены в табл.б.

Для отдельных областей приведены только средние значения и пределы за все годы наблюдений. Из общего количества рассмотренных в таблице данных на самцов приходится 68,2% или по 2,14 самца на каждую добытую самку. Иногда самок оказа-

Таблица 6

Соотношение самцов и самок горностая в промысловых пробах. (Литературные данные)

Кол-во самцов на одну самку	Н	Район исследований	Годы исследований	Автор
I,70 2,57 .. 0,75	695	Татарская АССР	1928- 1940	Н.П.Лавров , 1944
I,95 4,88 - I,27	I62	Вологодская область	1935/36- 1939/40	-"-
I,70 3,00 - I,04	219	Кировская область	1935/36- 1938/39	-"-
I,15 I,70 - 0,82	I43	Актюбинская область	1936/37- 1938/39	-"-
I,50 I,69 - I,32	583	Северо-Казахстанская обл.	1937/38- 1939/40	-"-
I,26 I,32 - I,17	280	Красноярский край	1937/38 - 1939/40	-"-
2,08 2,70 - I,63	I06	Иркутская область	1935/36- 1937/38	-"-
2,70 - I,00		Башкирская АССР		-"-
0,92 - 0,47		Омская область		-"-
2,33	4077	Якутская АССР	1959- 1962	В.П.Белык, 1972
2,17	346	-	-	В.П.Теплов, 1954
I4,2	I07	-	-	А.А.Насимович, (по Тарасову, 1959)
2,00	54	Тюменская обл., р-н Лабытнанги	1959- 1964	К.И.Копеин, 1967
4,08	I78	р-н Мухи	-"-	-"-
3,21	202	р-н Березово	-"-	-"-
I,58	640	Англия	1930-1934	Deansly, 1935

лось больше чем самцов (в Омской, Актюбинской обл. и в Татарии). Даже преобладание самок в промысловых пробах за целый сезон на фоне избирательной добычи самцов могло возникнуть, если:

а) в эти годы сбор материала велся преимущественно или целиком в конце промыслового сезона; б) структура популяции была нарушена промыслом предыдущего года; в) имеет место действительное преобладание самок при рождении. Очевидно, есть достаточно оснований считать, что даже в тех редких случаях, когда в пробах преобладают самки, избирательно добывались самцы. Решение вопроса - в более детальном проведении исследований. Вариант "а" можно подтвердить, если будет установлено время сбора проб и распределение добычи в промысловом сезоне. Для подтверждения варианта "б" потребуется рассмотреть соотношение полов раздельно у молодых и взрослых, полагая, что соотношение полов окажется нарушенным только у взрослых, подвергшихся воздействию промысла на год раньше. Мы не склонны отрицать и возможность избирательной добычи самок, однако, пока не появятся хотя бы косвенные основания, нет необходимости принимать такое допущение.

Мы не можем не принять в расчет следующее обстоятельство, идущее вразрез с нашей точкой зрения о постоянной избыточной добыче самцов. Если самцы добываются в избыточном количестве, то средняя продолжительность жизни их должна быть значительно меньше средней продолжительности самок. В популяции должен обнаруживаться избыток самок старших возрастов, и даже при меньшей вероятности попадания общее количество добытых самок должно быть большим за счет особей старших возрастов. Избыток старших самок должен компенсировать их

недостаток в младших возрастах. Поскольку такой компенсации нет, остается допустить, что сохраняющиеся от промысла избыточные самки погибают в межпромысловый период от естественных причин. Однако, этот вопрос пока еще ожидает своего решения.

### 5. Другие примеры избирательной добычи животных

Следующий пример, который мы рассмотрим, - избирательный отстрел белки. Белок добывают преимущественно ружьем, обнаруживая животных на местах кормежки. Половых различий в разме-рах и поведении в это время нет, поэтому нет оснований ожидать избирательной добычи одного пола. Можно только ожидать, что молодые белки менее осторожны, хуже затаиваются, поэтому могут стать более легкой добычей охотника. Тем не менее, имеются литературные данные (Русанов, 1973), судя по которым, избирательной добычи молодняка нет. С другой стороны, Б.К.Павлов (1976), много и детально изучавший белок в га Восточной Сибири, устанавливает преобладание молодых в добыче первых пяти дней охоты в сравнении с последними пятью днями. Там же Б.К.Павлов показывает, что за 9 лет наблюдений молодняк в популяции осенью составлял в среднем 78,1%, а годовалые среди взрослых в следующую осень - 65%. Молодых на одну взрослую было 3,56:1, а годовалых на одну старшую год спустя - 1,86; уменьшение - в 1,9 раза. И хотя в этом снижении числа молодых белок могло сыграть роль не только изъятие промыслом, но и естественная гибель в весенне-летний период, можно, вероятно, говорить о избирательной добыче молодых. Доля самцов за год тоже уменьшается с 48,2 до 40,5%. Число самцов на одну самку уменьшилось в 1,36 раза, с 0,93:1 до 0,68:1.

Б.К.Павлов (по С.С.Шварцу, 1969) показал, что у белки

обнаруживается избирательность добычи, связанная не со столь резкими отличиями особей, как различия по полу или возрасту, а с наличием или отсутствием межтеменной косточки. Причина такой избирательности неизвестна. Во всяком случае, она — не желания охотника добыть такую именно белку. Признак не связан ни с какими видимыми морфологическими особенностями, и обнаруживается только на очищенном черепе. Межтеменная косточка является генетическим маркером, поэтому приходится допустить, что имеется связь этого признака с особенностями поведения животных, с их умением затаиваться, со склонностью к перемещениям во время кормежки в пределах индивидуального участка и т.п.

Изменение процента белок с межтеменной косточкой может являться свидетельством перестройки генетической структуры популяции, поэтому важно установить, сколь велико это воздействие, вызванное той или иной промысловой нагрузкой.

По данным Б.К.Павлова, у белок Прибайкалья, взятых без различия возраста, межтеменная косточка встречается перед началом промысла у 14,9% особей, а после промысла — у 23,8%. У молодых белок этот показатель изменяется от 3,2 до 18,3%. Материалы, которыми автор располагает, не вызывают сомнения в достоверности различий между этими процентами. К тому же они непротиворечивы: если у молодняка к концу промысла процент белок, "маркированных" наличием межтеменной косточки, возрос, то объединение молодых и взрослых должно дать более высокий процент "маркированных". Важно оценить изменения, происходящие в структуре популяции, располагая данными о изменениях в выборках.

Допустим, что структура популяции адекватна структуре про-

мысловых проб, т.е. перед промыслом среди молодых белок на каждую маркированную приходилось по 30,25 немаркированных, а в результате воздействия промысла число их уменьшилось до 4,46, и это соотношение сохраняется до начала следующего промысла. В таком случае 5,71 немаркированных на одну маркированную среди белок всех возрастов могло быть только при одном единственном соотношении молодых и взрослых. Примем, что среди маркированных молодые и взрослые находятся в соотношении  $x/y$ , а количество немаркированных равно  $5,71(x+y)$ . Число немаркированных молодых равно  $30,25y$ , а немаркированных взрослых –  $4,46x$ . Составив соответствующие уравнения, получим такую картину. Перед промыслом в популяции было 77% взрослых, и только 23% молодых (по 0,6 молодых на пару взрослых). Очевидно, предпосылка о такой генетической структуре популяции неприемлема, если не будет доказано, что прирост популяции за счет размножения был ничтожным. Заметим, что за 9 лет исследований Б.К.Павлов (1976) не обнаружил ни одного случая, когда процент молодых осенью был бы ниже 71%. Приняв структуру популяции адекватной структуре проб, мы обнаруживаем резкие противоречия ее с возрастной структурой популяции белок.

Ясно, что немаркированные добываются избирательно, поэтому в пробы попадают в избыточном количестве. Поскольку степень опромышления популяции осталась неизвестной, мы можем задать разные уровни опромышления и пользуясь формулой (5), определить, каким могло быть истинное соотношение немаркированных и маркированных при разной возможной интенсивности промысла.

Будем задавать не общее опромышление, а разные величины  $N_y/N_0$ , степень опромышления эталонной группы маркированных белок (с межтеменной косточкой). В табл.7 приведены результа-

Таблица 7

Доля белок с мелким косточкой в опромышленной популяции и  
ее зависимость от степени опромышленния

Белки всех возрастов с долей маркированных в пробых 14,9% и 23,8%		
Уровень опромышленния, общий, %	28,3	41,5
-"-" маркированных, %	10	30
-"-" немаркированных, %	49,5	60,6
Процент маркированных белок до промысла	53,3	38,6
-"-" после промысла	67,0	52,9
Избирательность И	6,5	3,58
Молочные белки с долей маркированных в пробых 3,2% и 18,3%		
Уровень опромышленния, общий, %	57,8	71,8
-"-" маркированных, %	10	20
-"-" немаркированных, %	86,7	88,2
Процент маркированных белок   До промысла	37,5	24,3
-"-"   После промысла	80,2	68,2
Избирательность И	18,2	9,55

ты вычислений для всего поголовья белок и отдельно для молодых. Обычно поголовье белок осваивается промыслом примерно наполовину. Если в годы исследований Б.К. Павлова общее опро-  
мышление было 51,5% (третья графа таблицы), то избиратель-  
ность добычи немаркированных в сравнении с маркированными со-  
ставляла 2,62. До начала промысла маркированные составляли  
31,4%, а в конце - 45%. На одну маркированную пришлось по  
2,18 и 1,22. Снижение числа немаркированных на одну маркиро-  
ванный осталось равным 1,78, но фактические соотношения оказы-  
вались иными, чем в пробах. Разница оказалась двукратной.

Для молодых белок приводится тот же диапазон опромышления, как и для взрослых. Однако, если исходить из предположения, что вся совокупность молодых освоена промыслом с той же ин-  
тенсивностью, как и взрослые, около 50% (например, 57,8, I-я  
графа таблицы), в таком случае придется принять, что маркиро-  
ванные молодые белки изъяты промыслом только на 10%, втрое  
слабее, чем маркированные без различия возраста. В таком слу-  
чае маркированные взрослые должны изыматься еще интенсивнее,  
что маловероятно. Если немаркированные молодые изымаются ин-  
тенсивнее немаркированных взрослых, а это очевидно из сопос-  
тавления верхней и нижней части таблицы, то и маркированные  
молодые соответственно должны изыматься промыслом более, или  
во всяком случае не менее интенсивно, чем взрослые. Остановим-  
ся на варианте одинакового поведения и равной вероятности по-  
падания в промысел маркированных вне зависимости от возраста.

При общем уровне опромышлений в 51,5% и добыче маркиро-  
ванных в 30% общая добыча молодых составит 78,3%. Избиратель-  
ность добычи немаркированных среди молодых равна 6,35, в 2,4  
раза выше, чем избирательность добычи немаркированных среди

взрослых. Среди молодых, еще не подвергавшихся воздействию промысла, маркированные составляют 17,5% (4,7 немаркирован - ных на одну маркированную), а в конце первого в их жизни промыслового сезона - 58,5% (0,71:1). Допустим, что до следующего промыслового сезона не произойдет изменений в этом соотношении, т.е. взрослые вступают в промысловый сезон с этим соотношением. Объединенно молодые и взрослые в пробе начала промысла содержат 31,4% маркированных. Можно вычислить, каким должен быть процент молодых перед промыслом, чтобы вместе со взрослыми получить такой процент маркированных. Обозначим через А процент маркированных молодых перед промыслом, через Б - в конце промысла и через В - процент маркированных перед промыслом без различия возраста. В таком случае число молодых на одну взрослую в предпромысловой популяции  $X = (B-B):(A-B)$ . Для рассматриваемого случая с добычей половины всех белок эта величина составит 1,95, т.е. молодые составляют 66,2% популяции. Выше мы указывали, что по наблюдениям автора в начале промысла молодые составляли в среднем 78% (3,56:1). Вычисленный наименее возрастной состав отличается, и довольно заметно. Однако, надо учесть, что избирательная добыча молодняка, обнаруженная автором и вытекающая из анализа нашей таблицы, завышала предпромысловый процент молодых белок. Чтобы получить 84% молодых перед промыслом, мы должны сочетать 30-процентное изъятие маркированных без различия возраста с 20-процентным - для молодых белок, а это, как мы уже говорили, маловероятно. Наоборот, если допустить более интенсивное опромыщение маркированных молодых в сравнении со взрослыми (50%), то предпромысловое соотношение молодых и взрослых придется принять равным 0,7:1 (41% молодых). Более того, если мы примем за истинный состав популяции состав проб, полученных Б.К.Павловым,

т.е. А=3,2, Б=18,3 и В=14,9, тогда придется признать, что соотношение молодых и взрослых перед промыслом было равным 0,29:I (22,6% молодых). Во всяком случае, наше представление о генетическом составе популяции белки входит в меньшинство - противоречия с ее возрастным составом, чем простой перенос генетического состава проб на всю популяцию.

Гипотеза о влиянии избирательного действия промысла на генетическую структуру популяции интересна и заслуживает внимательного изучения. Однако, она требует подкрепления фактическими данными, и не о структуре промысловых проб, а о структуре самой популяции. Очевидно, доля маркированных белок, имеющих межтеменную косточку, в рассматриваемой популяции белок намного выше, чем это кажется по составу проб. Попытки некоторых исследователей использовать для установления генетических различий между разными популяциями белки процент особей с межтеменной косточкой, надо полагать, бесперспективны именно в силу того, что пробы, взятые на разных этапах промысла или даже за весь промысловый сезон, но при разной интенсивности опромыщения, покажут разные результаты.

Рассмотрим еще пример, заимствованный у Я.С.Русанова (1973, 1977); пример, на котором автор пытается показать, сколь существенны для динамики численности промысловых видов последствия избирательной добычи отдельных групп животных. Автор считает, что если избирательный отстрел самок серой куропатки изменит соотношение полов в пользу самцов до соотношения 2:I, то из такой популяции ничего нельзя изымать промыслом, не вызывая катастрофического падения численности.

Условия, принятые автором: естественная смертность куропаток независимо от пола - 50% в год; пополнение за счет раз-

множения - 3 молодых на каждую самку с соотношением полов 1:1. Очевидно, из предпромысловой численности можно изъять 20%, поровну самцов и самок, и популяция будет находиться в состоянии равновесной численности. Действительно, если на пару взрослых пополнение равно 3, то численность за счет размножения увеличится в 2,5 раза. Изъятие 20% промыслом уменьшает численность в 1,25 раза, и еще в 2 раза снижается численность за счет естественной гибели. Возрастание численности в 2,5 раза компенсирует 2,5-кратную общую смертность.

Представим, что промысл изменил половой состав популяции до заданного условием Я.С.Русанова соотношения 2:1. Каким способом это достигнуто - вопрос особый. Рассмотрим, каким способом сохранить это соотношение, сохраняя при этом уровень численности неизменным. Имеется, например, 100 самок и 200 самцов. Пополнение от них 150 самок и 150 самцов. Численность самок возросла в 2,5 раза, самцов в 1,75 раза. Естественная смертность приведет к уменьшению тех и других вдвое. Самок окажется в 1,25 раза больше, чем перед размножением, самцов же - только 0,875 от исходной численности. Чтобы держать численность в состоянии равновесия при заданном соотношении 2:1, можно добыть 20% самок, но увеличить количество самцов в 1,14 раза (завозить самцов из других хозяйств). Если же количество самцов оставить неизменным, то к следующему сезону размножения окажется те же 100 самок, но только 175 самцов. Через несколько лет популяция стабилизирует численность при соотношении полов 1,2:1 перед промыслом и 1,5:1 после промысла с изъятием 20% самок.

. Чтобы создать в популяции двукратное преобладание самцов, нужно изымать 30% самок, но совершенно не добывать самцов. Но

в этом случае промысел уменьшает их численность в 1,43 раза, а вместе с естественной смертностью уменьшение численности окажется 2,86-кратным. Ясно, что замки не выдержат такой промысловой нагрузки, и год за годом численность будет снижаться.

Можно, конечно, смоделировать процесс так, чтобы из популяции изымалось 20% особей, и после промысла соотношение полов сохранялось равным 2:1. Для этого надо изымать промыслом 36% самок и 8,6% самцов. Такая модель еще быстрее приведет нас к нулевой численности. Но сам по себе избыток самцов, недостаточно осваиваемых промыслом, не грозит никакими бедствиями для популяции, если не планировать компенсации недолова самцов избыточным количеством добываемых самок.

В монографии Я.С.Русанова (1973) приведено много примеров, где особенности половой и возрастной структуры промысловых проб позволяют предполагать избирательный отстрел одной из групп. В ряде случаев наличие избирательности очевидно: избирательно добываемая группа с течением времени закономерно убывает в относительном количестве в сравнении с эталонной. В других случаях имеет место повышенный против ожидаемого процент животных одной группы, что не является убедительным доказательством избирательности. Если задача исследователя сводится не к простой констатации фактов, если полученные материалы предполагается использовать для анализа особенностей изучаемого явления, в частности - выяснения возможного ответа популяции на воздействие промыслом, если, наконец, должен решаться вопрос о реконструкции, охране и рациональном использовании видов животных, являющихся объектами промысла, в таком случае необходимо не толь-

ко правильное, объективное отражение величины избирательности, но и правильное предвидение отдаленных последствий такого воздействия, повторяющегося из года в год.

В заключение приведем данные, полученные из литературных источников, которые могут трактоваться как свидетельство избирательной добычи отдельных групп животных (таблицы 8 и 9). Эти данные не исчерпывают всего разнообразия сведений. Так, Д.В.Владимиров (1972) проводил учет возрастного соотношения у ондатры по дням отлова на озерах и в протоках дельты р.Или. В течение 4-5 дней отлова неуклонно убывает процент взрослых. При 4 днях отлова на каждого молодого добывалось 0,35, 0,206, 0,217 и 0,136 взрослых, а при 5 днях - 0,612, 0,517, 0,466, 0,451 и 0,386. Наблюдается процесс, который определенно можно трактовать как избирательный отлов взрослых животных. Особенность поведения ондатр состоит в том, что нору или хатку первыми покидают при выходе на кормежку взрослые особи. Естественно, они и попадают первыми в капкан.

Все табличные данные показывают уменьшение числа самцов на самку и молодых на одного взрослого по мере вылова. Лишь данные Г.И.Монахова и В.В.Тимофеева (1963) обнаруживают возрастание доли самцов во второй половине зимы, захватывающей март. Поскольку эта картина повторилась дважды, в течение 2 промысловых сезонов, вероятнее всего это неслучайное явление. Возможно, произошло повышение активности самцов в связи с наблюдавшимися у соболя весенним ложным гоном.

В тех случаях, когда имеется более двух наблюдений в сезон, можно обнаружить и форму кривой (вогнутость ее). Данные В.К.Мельникова за пять лет усреднены нами. С октября-ноября к декабрю число самцов на одну самку уменьшилось на 0,35, а с декабря к январю-февралю - на 0,28. Следовательно, избира-

Таблица 8

Изменение полового состава промысловых видов в ходе промысла. Число самцов на одну самку

Вид, спо- соб добычи	Год ис- следова- ний	Месяцы сбора проб						Автор
		X	XI	ХII	I	II	III	
Соболь	1969/70	1,6		1,1		0,7	-	В.К.Мель-
	1970/71	1,2		1,1		1,0	-	ников,
	1971/72	2,0		1,5		1,4	-	1975а
	1971/72	1,5		1,4		0,3	-	
	1972/73	1,7		0,6		0,9	-	
	В среднем	1,5		1,14		0,86	-	
	1944/45	-	-	1,0	-	0,43	-	А.А.Верши- нин, Е.М. Долгоруков, 1948
	1959/60	1,0		-	-	1,56	-	Г.И.Мона- хов, В.В. Тимофеев, 1963
	1960/61	1,56		-	-	3,76	-	
Куница рулем самоловом			1,03			0,6	-	Н.Н.Гра- ков, 1963
			3,76			1,43	-	
	1959/60	-	1,45	1,75	0,70	0,95	-	Е.З.Коте- ва, В.Ф. Морозов, 1972
	1969/70							
Горностай	1968- -1973	-	3,2	1,5	1,2	1,1	0,97	В.А.Ку- карцев, 1974
Заяц-белка, загоном			1,70	-	1,22	-	-	Я.С.Руса- нов, 1973
Кабарга на отстоях на тропах		-	0,57		1,72			П.Н.Лоба- нов, 1975
		-	0,78		2,51			

Таблица 9

Изменение возрастного состава промысловых видов в ходе промысла. Число молодых на одного взрослого

Вид	Год ис-следова-ния	Месяцы сбора проб						Автор
		X	XI	XII	I	II		
Соболь	1969/70	0,7		0,4		0,1		В.К. Мельни-ков, 1975б
	1970/71	1,2		-		0,3		
	1971/72	4,0		1,8		1,5		
	1971/72	4,6		3,3		2,7		
	1972/73	5,9		2,2		0,6		
	В среднем	3,28		1,92		1,04		
Куница	-		0,98	0,52	0,55	0,54		Е.З. Когте-ва, В.Ф. Морозов, 1972
Куница	-	-	6,14		1,00	1,33		Д.И. Аспи-сов, 1972
Лисица	-		3,76		1,67	0,89		Наши данные
Белка	8,09	5,90	1,50	-	-			Б.А. Михай-ловский, 1967
Заяц-белка	1,63	-	0,8	-	-			Я.С. Руса-нов, 1973
Ондратра			3,46		4,05			В.Ф. Сосин, 1968
Кабарга								П.Н. Лоба-нов, 1975
	на отстоях		0,31		0,12			
	на тропах		0,67		0,08			

тельность добычи самцов-более двукратной. Число молодых на одного взрослого изменяется с еще более резко выраженным замедлением, на 1,36 и 0,88. Но чтобы определить величину избирательности, потребовалось бы иметь сведения о соотношении объе-

лов добычи соболя в эти три срока. К тому же, если избирательность наблюдается в двух планах, возрастном и половом, группы в любом из планов окажутся неоднородными. Это значит, что для тщательного анализа нужно разбивать пробы на мелкие группировки, иметь для исследования значительно более объемистые пробы из промысла, чем для изучения одноплановой избирательности.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Избирательность добычи отдельных группировок животных проявляется как перекос животных этой группы в сравнении с истинным составом популяции в момент отлова. Избирательный отлов изменяет структуру популяции, по мере уменьшения численности уменьшая долю животных, добываемых избирательно, и увеличивая долю эталонной группы животных. Проба из популяции, взятая тем же способом, неадекватна составу популяции на момент отлова. Неадекватность выражается в том, что на каждую эталонную особь добывается в  $\lambda$  раз больше особей другой, избирательной группы, чем их приходится по фактическому соотношению. Контроль за составом популяции посредством взятия последовательных проб по ходу добычи позволяет обнаружить все эти изменения состава, с той только разницей, что соотношение групп в сравнении с их естественным соотношением изменено на величину избирательности  $\lambda$ . Поэтому соотношения добываемых животных не следует переносить на весь состав популяции, если не установлено, что избирательность отсутствует.

В такой общей форме представление о избирательности существует давно. Ранние работы ряда авторов (Kelker, 1940; 1944; Allen, 1942; Rasmussen, Doman, 1943; Смирнов, 1959 б.

1963, 1964, 1967а, Smirnov, 1964, 1967) были направлены на то, чтобы использовать изменение структуры популяции для оценки численности конкретных видов промысловых животных. Позднее ряд авторов заострял внимание на самом процессе избирательности и его роли в изменениях структуры популяции.

Очевидно, для той и другой цели необходимо не качественное описание явления, количественная интерпретация. Нужен показатель, адекватно отражающий явление во всем диапазоне его возможных значений, для популяций с разным соотношением входящих в них групп животных и для разных этапов промысла или изъятия для других целей. Предложенное нами ранее отношение В/А, позднее использованное Я.С.Русановым (1973, 1977) как коэффициент избирательности  $K_{\text{и}}$ , для этой цели не годится. По мнению Я.С.Русанова, если самцы рябчика при охоте с манком составляют 90% от числа добывших, то они "... попадают под выстрел в 1,8 раза чаще, чем встречаются в угодьях" (Русанов, 1973, стр.28). Если не заострять внимания на парадоксальной составляющей этого утверждения (добить больше того, что можно встретить), а истолковать так, что самцы попадают под выстрел в этом примере не в 1,8 раза, а в 9 раз легче, чем самки. На каждую добытую самку приходится 9 добытых самцов. По данным Я.С.Русанова (1973), одинаковые величины  $K_{\text{и}}$  (1,23 – 1,25) получаются при отстреле взрослых чирков на перелетах, молодых чирков при подманивании, для молодых уток при ходовой охоте и для молодых зайцев-беляков на переходах. Однако, перелетов названных животных в сравнении с эталонными группами своего вида равен соответственно 1,86, 3,50, 2,47 и 1,43. При ходовой охоте на тетеревов обнаруживается более чем десятикратный перелет молодых, а показатель  $K_{\text{и}}$  равен лишь 1,46,

меньше, чем при отстреле молодых зайцев-русаков на переходах (там  $\Pi = 2,63$ ,  $K_{ii} = 1,76$ ).

Картина избирательного отлова и сопутствующих ему изменений в структуре популяции достаточно сложна. В простейшем случае популяция состоит из двух групп животных, отличающихся поведением и поэтому с разной вероятностью попадающих под выстрел или в ловушки. Избирательность отлова не меняется на всем протяжении процесса отлова. Исходя из этих соображений, мы и предлагаем формулы, с помощью которых можно оценить величину избирательности и посредством определенных расчетов определить численность и состав популяции к концу процесса изъятия. При этом следует иметь в виду, что в течение целого промыслового сезона могут изменяться различия в поведении анализируемых животных, поэтому более надежные результаты даст анализ данных, интенсивно и в достаточном количестве поступающих за короткий период. Результаты целого сезона целесообразно разбивать на отдельные этапы, анализируя каждый раздельно, как это показано нами на примере горностая.

Могем ли мы утверждать, что нашли окончательное решение вопроса о количественной оценке избирательности со всеми сопутствующими ей явлениями? Очевидно – нет. В предложенной модели не учтено разнообразие по поведению животных в пределах выделяемой группы. А как показал анализ примера с наличием и отсутствием межтеменной kostочки у белки, различия в поведении могут оказаться связанными с признаками, различить которые (следовательно, и выделить соответствующие группы) практически невозможно. А это значит, что выделяемые группы окажутся разнородными по поведению и по избирательности. По-видимому, потребуется дальнейшая доработка модели избирательного отлова,

предусматривая неоднородность групп. Во всяком случае, можно ограничиться анализом начального периода отлова или раз - бивкой всего срока промысла на более короткие периоды. В случае неоднородности групп создается представление о изменении величины избирательности, но остается неясным, наблюдается ли это в результате изменений в поведении животных или за счет интенсивной добычи из каждой группы более активных животных.

С учетом всего сказанного, предлагаемые нами математические приемы позволяют получить объективное представление не только о величине избирательности и ее изменениях, но и сопоставить эту величину для популяции с разными соотношениями животных разных групп и для разных видов животных. Если сведения о добываемых животных собраны в достаточном объеме и с достаточной полнотой, то их анализ позволит оценить численность и состав сохранившихся представителей избирательно добываемой и эталонной группы животных.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Арсеньев В.А. О методах добычи морских котиков. "Рыбное хозяйство", 1965, № 10, стр.50-53.
- Асписов Д.И. Возрастная и половая структура популяции лесной куницы Башкирской, Татарской и Марийской АССР. В кн."Материалы юбилейной конференции ВНИИОЗ", Киров, 1972, стр. 50-52.
- Белишев Б.Ф. Материалы по размножению баргузинского соболя. "Зоол.ж.", 1950, т.XXIX, в.6, стр.559-562.
- Брем А.В. Жизнь животных. т.2, .., Изд.Товарищества "Общественная польза", 1911.
- Бутурлин С.А. Лоси, И.-Л., 1934, с.58.
- Вершинин А.А., Долгоруков Е.М. Материалы по биологии соболя и соболиному промыслу Камчатской области. Тр.ВНИО, вып. УШ, М., Заготиздат, 1948, стр.57-84.
- Владимиров Ю.В. Влияние промысла на популяцию ондатры южного Прибалхашья. В кн.: "Материалы к юбилейной конф. ВНИИОЗ", т.1, Киров, 1972, стр.124-126.
- Глушков В.М. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяции лосей и их размещение. Сб. НТИ ВНИИОЗ, в.47-48, Киров, 1975, с.40-44.
- Граков Н.Н. К вопросу изучения половой и возрастной структуры популяции лесной куницы. Сб. НТИ ВНИИЖП, вып.5 (8), Киров, 1963, стр.3-9.
- Григорьев Н.Д., Попов В.А. К методике определения возраста лисицы (*Vulpes vulpes* L.). Тр. об-ва естествоиспытателей при КГУ, т.56, вып.XXXIу, 1940.
- Григорьев Н.Д., Попов В.А. К методике определения возраста материального песца (*Vulpes lagopus* L.). Известия Казанского филиала АН СССР. Серия биологических и сельскохозяйственных наук, 1952, № 3.
- Завацкий Б.П. Учет численности и возрастная структура популяции бурого медведя Туруханской тайги. В кн.: "Материалы I Всесоюзной конференции биологов-охотоведов. Тезисы докладов", Киров, 1974, стр.143-144.
- Зырянов В.Н. Некоторые результаты изучения соболя на опытном участке. Известия Иркутского с/х ин-та, вып.25:"Вопросы

- охотничьего хозяйства и зоологии". Иркутск, 1967, стр. 161-177.
- Зырянов В.Н., Зырянов А.Н. Влияние промысла на популяции сололя. В сб.: "Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР", ч.2, М., 1969, стр.147-154.
- Кашкаров Д.Н. Метод количественного изучения фауны позвоночных животных и анализа полученных данных. Труды Ср.-Аз. гос.ун-та, сер. 8а, зоология, вып. I, Ташкент, 1927.
- Кирис И.Д. Методика и техника определения возраста и анализа возрастного состава популяции белки. Боллетеин МОИП, Отд. биол., 1937, т.Х, У1 (I), с.36-42.
- Когтева Е.З., Морозов В.Ф. Структура популяций лесной куницы и влияние на нее промысла на Северо-Западе РСФСР. В сб.: "Материалы юбил.конф. ВНИИОЗ", Киров, 1972, стр.57-60.
- Козлов В. . Волки лесостепной Сибири и их истребление. Красноярск. Кн.изд-во, 1966, 129с.
- Колычев В.Б. Об избирательности капканного лова серых сурков. Сб.: НТИ ВНИИОЗ, вып.47-48, Киров, 1975, с.44-46.
- Колычев В.Б. Результаты и перспективы исследований по разделу I, темы 10. "Изучение сравнительной эффективности способов и орудия добычи промысловых животных". Киров, 1978, доклад на заседании Ученого совета ВНИИОЗ, рукопись, 32с.
- Комаров А.В. Влияние промысла на продуктивность угодий и структуру популяций ондатры. В сб.: "Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР". 2, Киров, 1969, с.154-157.
- Копеин К.И. Биология размножения горностая на Ямале. Тр.Ин-та биологии УФАН СССР, вып.ХХХУШ, Свердловск, 1965, стр.33-41.
- Копеин К.И. Анализ возрастной структуры популяции горностая. В кн.: "Экологические основы адаптации животных". Тр. МОИШ, т.25, М., "Наука", 1967, стр.33-39.
- Корсаков Г.К. Промысел и его влияние на поголовье ондатры в Курганской области. Тр.ВНИО, 1950, в.9, стр.21-36.
- Кортигин С.А. На промысле колонка. В сб.: "Рационализация охотничьего промысла", вып.ХI, М., изд-во Центросоюза, 1963, стр.66-71.

- Корытин С.А. Об избирательности промысла по полу и соотношении самцов и самок у хищных млекопитающих ( *Felis tigris*, *Catopis* ). Тр. ВНИИОЗ, вып.23, №., "Экономика", 1971, стр.92-131.
- Корытин С.А., Соломин Н.Н. Реакция лисиц на некоторые комбинации пахучих веществ. Сб.: НТИ ВНИИП, № 17, №., 1967, стр.56-65.
- Корытин Н.С., Смирнов В.С. О воздействии разных способов промысла на популяцию лисицы в Курганской области. В кн.: "Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала (информационные материалы). II, Животный мир. Свердловск, 1978, стр.32-34.
- Кукарцев В.А. К вопросу влияния промысла на половую структуру популяции горностая. Сб.: НТИ ВНИИОЗ, в.29, Киров, 1970, стр.27-29.
- Кукарцев В.А. Методика регулирования численности горностая промыслом. В кн.: "Материалы юбилейной конф. ВНИИОЗ" т.2, Киро, 1972, стр.64.
- Кукарцев В.А. Принципы и методика регулирования и рационального использования промысловых запасов горностая. Тезисы докладов I Всесоюзной конф. биологов-охотоведов. Киро, 1974, стр.96.
- Кукарцев В.А. Изучение влияния промысла на половую и возрастную структуру популяций горностая. В кн.: "Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения продуктивности охотничьих угодий." Тезисы докладов конференции. №., 1978, стр.62-64.
- Лавров Н.П. Биология размножения горностая. Тр. Центральной научно-исследовательской лаборатории биологии охотничьего промысла и товароведения животного сырья, вып.У1, №., Заготиздат, 1944, стр.125-150.
- Лобанов П.Н. Плотность населения и промысел кабарги в северо-восточных отрогах Восточного Саяна. В кн.: "Проблемы охотоведения и охраны природы". Иркутск, 1975, стр.106-107.
- Мельников В.К. Избирательность промысла и определение фактической структуры населения соболя. В кн.: "Проблемы охотоведения и охраны природы. Иркутск, 1975, стр.III-II5.
- Мельников В.К. Избирательность промысла соболей. Бюллетень МОИП, Отд.биол., 1975б, т.80, № 6, стр.36-41.

- Михайловский Б.А. К вопросу о размножении, возрастном составе популяции и методике определения возраста белки по шкурке. В сб.: "Материалы Всесоюзного научно-практического совещания по белке". Киров, 1967.
- Монахов Г.И., Барабановский В. . Воздействие промысла на популяции соболя. "Охота и охотничье хозяйство", 1969, № II, стр.20-21.
- Морозов В.Ф. Структура популяции и другие факторы динамики численности лесной куницы на Северо-Западе РСФСР" В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР, I Всесоюзная конф., октябрь 1974, тезисы докладов, Киров, 1974.
- Наумов Н.П. Орудия добывания промысловых животных. М.-Л., 1934.
- Немченко Л.С. К вопросу об избирательности ружейного промысла белки. Тезисы докл. I Всесоюз. конф. биологов-охотоведов. Киров, 1974, стр.161-162.
- Нумеров К.Д. О половом, возрастном составе и размножении соболя в Енисейской Сибири. "Зоол.ж.", 1966, т.45, вып.3, стр.421-430.
- Павлов Б.К. Динамика структурно эксплуатируемой популяции белки (*Sciurus vulgaris* L.) горных лесов юга Восточной Сибири. Автореферат диссер. на соиск. уч. степени канд. биол. наук, Свердловск, 1976, стр.29.
- Перелетчин С.Д. Основные вопросы охотничьего хозяйства СССР. Кн., Изд-во МГУ, 1956, 199с.
- Попов В.А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison* Br.) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР. Тезисы Казанского филиала АН СССР, вып.П., Казань, 1949.
- Русанов Я.С. Селекционное значение различных способов охоты. "Охота и охотничье хозяйство", 1963, № 5, стр.22-24.
- Русанов Я.С. Охота и половой состав добываемой дичи. "Охота и охотничье хозяйство", 1970, № II, стр.7-8.
- Русанов Я.С. Селекционное значение охоты. Материалы областной конференции ВНИИОЗ, т.1, Киров, 1972, стр.117-118.
- Русанов Я.С. Охота и охрана фауны. М., "Лесная промышленность", 1973, стр.3-141.

- Русанов Л.С. Влияние охоты на структуру популяций дичи. Автограферат диссер. на соиск. уч. степени докт. биол. наук, Изд-во МГУ, 1977, стр.46.
- Сапаев В.И. Влияние промысла на структуру популяции колонка. В кн.: "Оптимальная плотность и оптимальная структура популяции животных", Свердловск, 1968, стр.90-92.
- Силантьев А.А. Обзор промысловых охот в России. СПБ, 1898.
- Слудский А.А., Лазарев А.А. Корсак, его экология и промысел. В кн.: "Охотничье-промышленные звери Казахстана". Тр. Ин-та зоологии, т.ХХI, Алма-Ата, "Наука", 1966, стр.5-94.
- Смирнов В.С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца Ямала. Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, вып. I, Тюмень, 1959а, стр.220-238.
- Смирнов В.С. Методы вычисления абсолютной численности стада промысловых животных. Тезисы докл. 2 совещания по применению математ. методов в биологии. Л., Изд-во ЛГУ, 1959б, стр. 41-42.
- Смирнов В.С. Определение абсолютной численности промысловых животных по изменениям структуры их популяции и плотности под воздействием промысла. В кн.: "Ресурсы фауны промысловых зверей и их учет". М., Изд-во АН СССР, 1963, стр.45-51.
- Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып.39, Свердловск, Средне-Уральское кн.изд-во, 1964, стр.88.
- Смирнов В.С. Хвостатые землероходцы. "Охота и охотничье хозяйство", 1967, № 9, стр. 16.
- Сосин В.Ф. О влиянии избирательности промысла на возрастную структуру промысловых уловов ондатры. В кн.: "Оптимальная плотность и оптимальная структура популяции животных". Информационные материалы. Свердловск, 1968, стр.94-95.
- Строганов С.У. Материалы по размножению таджикского черно-золотого фазана (*Phasianus chrysolophus bianchii Bituflin*). Болл. МОИП, отд. биол., т. I, вып. I, 1946, стр.73-86.
- Тарасов П.П. Внутривидовые отношения у соболя и горностая. Болл. МОИП, 1959, вып. VI, стр.37-43.
- Теплов В.П. К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих. "Зоол. журн.", 1954, т.XXXIII, вып. I, стр.174-179.

- Терентьев П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. В кн.: "Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция" Тр. Всесоюзн. совещания. Свердловск, 1965, стр.3-20.
- Тимофеев В.Б., Надеев В.Н., Соболь И., Заготиздат, 1955, стр.404.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Тр. Ин-та экологии раст. и жив., вып.65, Свердловск, 1969, стр.200.
- Шварц С.С., Смирнов В.С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып.18, Свердловск, 1959, стр.91-139.
- Швецов А.И. Характеристика половой и возрастной структуры популяции белки Горного Алтая. В сб.: "Материалы юбилейной конф. ВНИИОЗ 2", Киров, 1972, стр.22-24.
- Прогенсон Л.Б. Горностай. В кн.: "Млекопитающие Советского Союза", т.2, "Морские коровы и хищники" под ред. В.Г. Гентнера и Н.П. Наумова. Изд-во "Высшая школа", М., 1967, стр.663-686.
- Язан В.П. Влияние промысла на популяцию лосей. "Охота и охотничье хозяйство", 1967, № 10, стр.18-19.
- Allen D.L. A pheasant inventory method based upon kill records and sex ratios. Trans. N.Amer. Wildl. conf., 7, 1942.
- Calhoun J.B. The Ecology and sociology of the Norway Rat. U.S. Dept. Health, Education and Welfare public. Health serv. Publ., Bethesda, Md, no 1008, 1963 .
- Dalby P.L., Straney D.O. The relative effectiveness of two size of Sherman live traps. "Acta theriol.", 1976, 21, No 12-23, 311-313.
- Deansly R. Growth and reproduction in the stoat (*Mustela erminea*). Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sciences No 328, vol. 225, December, 1935.
- Goddard G. Movements of moose in a heavily hunted area of

- Ontario.J.Wildl.Manag.,1970,34,No2,439-445.
- Gossow H. On some environment effects on sociology and behaviour in alpine red deer."XIth Ont. Congr. Game Biol., Stockholm,1973," Stockholm,1974,99-101.
- Jensen T.J. Trappability of various functional groups of the forest rodents Clethrionomys glareolus and Apodemus flavicollis, and its application in density estimations. "Oikos",1975,26,No 2,196-201.
- Kelker G.H. Estimating deer population differential hunting loss in the sexes. Proc. Utah Sci.,17,1940.
- Kelker G.H. Sex-ratio equations and formulas for determining wildlife populations. Proc. Utah Acad. Sci.,19-20,1944.
- King C.M. The sex ratio of trapped weasels (*Mustela nivalis*). "Mammal.Rev.",1975,5,No 1,1-8.
- Macpherson A.H. The dynamics of Canadian arctic fox populations.Canadian Wildlife Service Report Series,No 8, Ottawa,1969,1-52.
- Mattfeld G.F.,Sage R.W.,Gr.,Wiley G.E.,111,Behrend D.E. Seasonal difference in sex ratio of box trapped deer. "J.Wildlife Manag.",1974,38,No 3,563-565.
- Mech L.D. Disproportionate sex ratios of wolf pups."J.Wildlife Manag.",1975,39,No 4,737 - 740.
- MacGabe R. Notes of live-trapping mink."J.Mamm.",1949,30,No4.
- Pelican J.,Zeida J.,Holíšová V. Efficiency of different traps in catching small mammals."Folia Zool.",1977,26,No 1, 1-13.
- Petrides G.A. The determination of sex and age ratios on fur animals.Amer.Midland Naturalist,1950,43,2.
- Rasmussen D.L.,Doman E.R. Census methods and their application in the management of mule deer.Trans.N.Amer. Wildl. Conf.,8,1943.
- Sheng H.,Lu H."Acta Zool. Sinica",21,No 4,1964,344-349.
- Smirnov V.S. Determination of the arctic fox,Alopex Lagopus L.,by estimation the age structure of the captured animals.Ecologia Polska,Ser.A,T.12,v.5,1964,61-68.
- Smirnov V.S. The estimation of animal numbers based on the analysis of population structure."Secondary Productivity of Terra. Ecosystems",Warszawa,1967,199-224.

- Stenlund M.N. A field study of the timber wolf ( *Canis lupus* ) on the superior National forest. Minnesota Techn. Bull. Minn. Dept. Conserv., Div. Fish and Game, 1955, No 4.
- Summerlin C.T., Wolfe J.L. Social influences on trap response of the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. "Ecology", 1973, 54, No 5, 1156-1159.
- Wingate L.R., Meester J. A field test of six types of live-trap for african rodents. "Zool. Afr.", 1977, 12, No 1, 215-223.
- Young H., Nees J., Emlen J.T. Heterogeneity of trap response in a population of house mice. J. Wildlife Manag., 1952, 16, 169-180.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ОГЛОВА ЖИВОТНЫХ  
И ВОЗМОЖНОСТИ ЕЕ ПРИМЕНЕНИЯ  
В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

В.С.Смирнов, Н.С.Корытин

Рекомендовано к изданию Ученым советом  
Института экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Ответственный за выпуск В.В.Рыжков

---

РИСО УНЦ № 47(79). Подписано к печати 8/уш-79 г.  
нс 10102 Формат 60 x 84 I/16, Усл.-печ. л., 4,5.  
Уч.-изд. л. 3,0. Тираж 400 . Цена 30 коп.  
Заказ 6018

---

Институт экологии растений и животных УНЦ АН  
СССР. Свердловск, 8 Марта, 202.

Цех № 4 объединения "Полиграфист", Свердловск,  
Тургенева, 20