

УДК 574.3

## АНАЛИЗ ВЫЖИВАЕМОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES* L.) НА ФАЗАХ РОСТА И СНИЖЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ

© 2002 г. Н. С. Корьтин

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 07.02.2000 г.

Проанализирован характер изменений параметров выживаемости обыкновенной лисицы на разных фазах цикла численности. Показано, что на фазе роста удельная выживаемость резко увеличивается во всех возрастных классах, включая новорожденных. Получена зависимость изменений коэффициента общей смертности от численности популяции. Предложена гипотеза, объясняющая механизм таких изменений коэффициента общей смертности.

*Ключевые слова:* выживаемость, плодовитость, динамика, численность, популяция, обыкновенная лисица.

Динамика численности изолированной популяции является результатом взаимодействия двух популяционных параметров – рождаемости и смертности. Понимание природы колебаний численности невозможно без знания процессов изменения этих параметров. Как рост, так и снижение численности может происходить в силу изменения только одного параметра или даже в результате изменения его в какой-то одной структурной группе популяции. Насколько нам известно, нет однозначного ответа на вопрос, что же приводит к росту или снижению численности – изменение выживаемости, изменение плодовитости или одновременные изменения обоих параметров.

Анализ кривых выживания животных в зависимости от возраста, по-видимому, впервые был проделан ихтиологами (см. обзоры Бивертон, Холт, 1969; Рикер, 1979). В применении к наземным долгоживущим видам этот метод исследования популяционной структуры использовали достаточно редко. Так, Deevey (1947, цит. по Одум, 1975) построил кривые выживания для барана Далля. Позднее этот метод был использован при изучении популяции новозеландского тара (Caughley, 1970), благородного оленя (Lowe, 1969), копытных и хоботных Африки (Spinage, 1972), в модернизированном варианте – для волка (Смирнов, 1983). Относительную редкость использования этого метода для крупных наземных позвоночных можно объяснить сложностью определения возраста у долгоживущих видов, точно оценить который стало возможно после работ В.С. Смирнова (1959), а также Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейнберга (1967).

Конечной задачей всякого исследования видов, эксплуатируемых человеком, к которым относится и обыкновенная лисица, может являться выработка оптимальной стратегии эксплуатации. При изучении видов, эксплуатация которых продолжается длительный промежуток времени и не приводит к исчезновению вида, создание такой стратегии требует знания стихийно установившейся зависимости между интенсивностью изъятия животных и численностью популяции.

Определить интенсивность изъятия животных можно с помощью коэффициента общей смертности (по У.Е. Рикеру, 1979). При этом интересно оценить, будет ли она оставаться постоянной или будет изменяться при разных скоростях роста численности популяции. Теоретически можно ожидать несколько ситуаций закономерных изменений интенсивности изъятия в зависимости от изменения численности. При этом, естественно, размер добычи на полном цикле численности будет разным.

В настоящей работе сделана попытка анализа изменений оценок плодовитости и смертности (и обратной величины – выживаемости) в популяциях лисицы в пределах полного цикла численности.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили тушки и черепа обыкновенных лисиц (*Vulpes vulpes* L.), собранные в разные годы у охотников. Всего в анализе использовали сведения о 1598 лисицах. В Свердловской, Курганской и Тюменской областях нами было собрано 839 тушек лисиц за пять промысловых сезонов – с 1976/77 гг. по 1980/81 гг. Этот регион в дальнейшем будет име-

новаться "Зауралье". Изучение структуры популяции и плодовитости лисицы из Кировской области проводится на материале, который был использован при написании ряда совместных работ с Н.Н. Соломиным (Корытин и др., 1978; Корытин, Соломин, 1980 и др.). Структура популяции проанализирована по 759 тушкам лисиц, собранных за девять промысловых сезонов – с 1966/67 гг. по 1974/75 гг. Этот регион в дальнейшем именуется "Предуралье".

Плодовитость лисиц оценивали по числу эмбрионов и плацентарных пятен. При подсчете средней плодовитости количество пятен и эмбрионов согласовывали по времени рождения щенков. При оценке реализуемой плодовитости ( $m_x$ ) принимали, что соотношение полов у новорожденных равно 1 : 1.

Возраст животных определен по методикам В.С. Смирнова (1959), Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейнберга (1967). Предварительно измеряли наибольшую ширину канала клыка и ширину клыка, распиленного поперек в самой широкой части. Для того чтобы определить прибылых животных, строили распределение зубов по относительной ширине канала клыка, выраженной в процентах. Как правило, между распределениями молодых и взрослых животных имеется свободный интервал, который располагается между 30–40% величины относительной ширины канала. Животные, ширина канала клыка которых больше 41%, относятся к сеголеткам, а остальные – к взрослым, старше года, для определения точного возраста которых необходимо использовать методику Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейнберга. Возможность оценки с точностью до года возраста взрослых путем подсчета слоев в цементе клыка подтверждается определением возраста у животных с известной датой рождения – как лисиц (Jensen, Nielsen, 1968; Maekawa et al., 1980), так и других видов семейства собачьих (Клевезаль, Клейнберг, 1967; Linhart, Knowlton, 1967; Шиляева и др., 1975; Grue, Jensen, 1976). Оценку возраста взрослых животных осуществляли по стандартной методике (Клевезаль, Клейнберг, 1967; Шиляева и др., 1975) с некоторыми модификациями (Корытин, 1984).

Скорость роста численности популяции ( $r$ ) оценивали по формуле (Коли, 1979)

$$r = \frac{\sum Nt - (\sum N)(\sum t)/n}{\sum t^2 - (\sum t)^2/n},$$

где  $N$  – натуральный логарифм численности или относительной численности;  $t$  – порядковый номер года;  $n$  – число лет.

В работе рассматриваются только два периода полного цикла численности – рост и спад. В сложившейся практике популяционных исследова-

ний весь цикл численности принято делить на четыре фазы – рост, пик, снижение, депрессию. Мы намеренно не рассматриваем пик и депрессию, поскольку считаем неверным выделение данных фаз при оценке уровня численности с интервалом в год. Выделение фаз пика и депрессии должно соответствовать одному условию – скорость роста численности на этих фазах должна быть равна нулю. Если такие фазы и существуют, то их длительность значительно короче годового интервала, который обычно используется при анализе динамики численности популяций позвоночных. Как правило, строго равновесное состояние популяций в природе не наблюдается.

Материал из Предуралья был разделен на два периода (I – 1966–1970 гг.; II – 1971–1973 гг.), различающихся по скорости роста численности. Скорость роста популяции в Предуралье оценивали по абсолютным значениям численности, полученным из суммирующих таблиц (по Смирнову, 1964) как отдельно для самок, так и для всей популяции. В Зауралье – только для всей популяции, поскольку оценку скорости роста здесь подсчитывали по относительным оценкам численности, и численность самок в популяции оценить отдельно не было возможности.

Относительные оценки численности (среднее значение по пятибалльной шкале) получали, ежегодно опрашивая 30–80 охотников. За полный цикл численности приняли объединенные материалы из двух территориально разобщенных группировок (Зауралье – рост численности; Предуралье – спад с разной скоростью), полагая, что изменение во времени рассматриваемых в работе параметров не может иметь специфических популяционных особенностей.

Методы оценки выживаемости, предлагаемые Г.Коли (1979), не подходят для оценки выживаемости по нашим данным без некоторых видоизменений. Поэтому остановимся подробнее на получении оценки выживаемости для случая, когда возрастное распределение в выборке, взятой в один промысловый сезон, рассматривается как распределение возрастов гибели когорты. Отметим, что без каких-либо предварительных преобразований такое распределение будет соответствовать распределению возрастов гибели в когорте только в случае, если скорость роста численности популяции в течение достаточно длительного промежутка времени оставалась равной нулю.

Оценку выживаемости ( $l_x$  – выживаемость в возрасте  $x$ ; все обозначения приняты по Г. Коли, 1979) можно получить несколькими путями. В том случае, когда в разных возрастных классах выборки по данным отстрела наблюдается постоянная удельная выживаемость ( $p_x$ ), расчет выживаемости можно провести без каких-либо значительных предварительных преобразований. Для



этого достаточно скорректировать численность возрастного класса 0+ по формуле В.С. Смирнова (1983). Расчет усложняется, если заранее не предполагается характер взаимосвязи между удельной выживаемостью и возрастом и одновременно с выживаемостью анализируется плодовитость ( $m_x$ ). Как правило, их получают не на один и тот же момент времени. Так, в нашем случае плодовитость определяется по плацентарным пятнам, а численность сеголетков мы можем оценить только по данным промысла, и сумма  $S_x m_x$  (где  $S_x$  – возрастное распределение в долях к первому возрастному классу) будет искажена в силу возможной или закономерной смертности молодых в период от рождения до возраста примерно 6 мес.

Поскольку оценки естественной смертности молодняка, полученные каким-либо независимым способом, нам неизвестны, для правильного расчета необходимо вычислить численность нулевого возрастного класса. Метод 6 по Г. Коли (1979, с. 149) в чистом виде не подходит, поскольку при его использовании для расчета численности нулевого возрастного класса требуются оценки численности остальных возрастных классов, а мы располагаем оценками смертности. Для преобразования их в оценки численности воспользуемся методом Диви (метод 5 по Г. Коли, 1979, с. 148) без предварительной корректировки на  $e^x$ . Полученные таким способом численности возрастных классов будут приходиться на начало промыслового сезона. Это важное обстоятельство в дальнейшем упростит получение оценки естественной смертности молодняка.

Полученные численности умножаются на  $m_x$ , причем, несмотря на то, что лисицы становятся половозрелыми и, как правило, вступают в размножение в возрасте 0+, значение  $m_x$  для самок 0+ нужно умножить на численность самок 1+, 1+ на 2+ и т.д., поскольку реальный вклад в суммарную численность новорожденных принесут только самки, оставшиеся в живых после периода промысла. После расчета численности нулевого возрастного класса оценки численности для остальных возрастных классов корректируются на  $e^x$ , рассчитывается демографическая таблица, и получившееся значение  $l_x$  принимается за выживаемость.

Данный способ оценки выживаемости не отличается от способов, предлагаемых Г.Коли, но не соответствует в точности ни методу 5, ни методу 6, поэтому мы и сочли нужным остановиться на нем более подробно.

Анализируя распределения численностей возрастных классов, мы, вслед за В.С. Смирновым (1983), придерживаемся предположения, что убывание численностей возрастных классов взрослых животных идет в геометрической прогрессии, т.е. удельная выживаемость взрослых животных остается постоянной. Геометрическая прогрессия как

модель убывания численностей возрастных классов используется достаточно часто (Рикер, 1979; Бивертон, Холт, 1969; Seber, 1973). Р. Бивертон, С. Холт (1969) считают, что коэффициент промысловой смертности пропорционален интенсивности лова. Мы придерживаемся такого же предположения, при этом принимаем, что естественная смертность животных, вступивших в промысловый возраст, ничтожно мала. Эксперименты по мечению и повторному отлову лисиц, сделанные в Северной Америке (Storm et al., 1976), показали, что основным фактором смертности лисиц является отлов и отстрел; до 90% возвратов меток приходилось на отловленных и отстрелянных лис. Не имея возможности корректно оценить естественную смертность взрослых животных, мы ее не анализируем и принимаем равной нулю.

Интенсивность изъятия по суммирующей таблице (Смирнов, 1964, 1967) оценивали как отношение между добычей и численностью популяции (промысловым запасом) в данный год, что соответствует оценке биостатистического коэффициента эксплуатации для целого запаса У.Е. Рикера (1979). Интенсивность изъятия рассчитывали также как среднюю удельную смертность в кортах в данный сезон промысла. Оценку интенсивности изъятия по демографической таблице вычисляли как среднюю геометрическую удельных смертностей в возрасте 0+ и 1++, определенных по скорректированному на скорость роста популяции ряду.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Лисица – достаточно плодовитый и сравнительно долгоживущий вид. Одна самка может принести 5–7 детенышей или соответственно 2.5–3.5 самки. В среднем лисицы доживают до возраста 5–6 лет; возраст самой старой особи по нашим материалам оказался равным 11 годам (одна на 2082 экз.). Рассмотрим изменения структуры популяции и интенсивности изъятия в каждом из трех сравниваемых случаев, т.е. в Зауралье и Предуралье (I период – 1966–1970 гг.; II период – 1971–1973 гг.).

В Зауралье численность лисицы в 1976 г., судя по относительным оценкам численности, оставалась на низком уровне (рис. 1). Затем последовал бурный подъем численности. Пик был достигнут в сезон 1979/80 гг., а в сезон 1980/81 гг. численность снизилась на 15–20%. Скорость роста популяции оказалась равной 0.33, иными словами, численность популяции ежегодно увеличивалась в 1.4 раза ( $e^{0.33}$ ). Зная скорость роста численности популяции, мы можем преобразовать суммарное возрастное распределение за последние 4 года таким образом, что сможем оценить “истинную” выживаемость (табл. 1). Выживаемость щенков (0) оказалась равной 0.75, удельная выживаемость



Рис. 1. Динамика численности обыкновенной лисцы в Зауралье.



Рис. 2. Динамика численности обыкновенной лисцы в Предуралье.

мость молодых животных (0+) – 0.44, взрослых – 0.67 (среднее геометрическое в интервале возрастов 1+–7+). Интенсивность изъятия, подсчитанная по выживаемости, оказалась равной 0.44.

Судя по оценкам численности, полученным с помощью суммирующих таблиц, весь период сбора материала в Предуралье можно разбить на две части с различной скоростью роста популяции (рис. 2): в первый период (Предуралье I) она оказалась равной  $r = -0.12$ , а во второй (Предуралье II) –  $r = -0.43$ .

В табл. 2 и 3 приведены аналогичные расчеты выживаемости и удельной выживаемости самок лисц в Предуралье I и Предуралье II. Интересно отметить, что выживаемость щенков в Предуралье I оказалась равной 0.58 (напомним, что в Зауралье – 0.75), а в Предуралье II – 0.35, т.е. в период наибольшего из двух сравниваемых случаев

снижения численности – минимальна, а на фазе роста численности – максимальна.

Такой характер изменения выживаемости щенков на разных фазах цикла численности позволяет полагать, что этот параметр в большей степени испытывает влияние внешних по отношению к популяции факторов, чем внутренних. Сходные изменения смертности молодых животных на фазах роста и снижения численности обнаружены у благородного оленя (Carroll, Brown, 1977) и обыкновенной полевки в эксперименте (Walkova, Vujalska, 1977). Интенсивность изъятия в Предуралье I равна 0.57, а в Предуралье II – 0.71.

Таким образом, в растущей популяции интенсивность изъятия оказывается ниже (0.44), чем в популяции, численность которой снижается, причем, чем ниже численность, тем больше интенсивность изъятия.

Таблица 1. Демографическая таблица для самок лисц из Зауралья для скорректированного на скорость роста численности возрастного распределения

| Класс возраста | Распределение возрастов гибели, экз. | Оценки численности возрастных классов | Выживаемость, $l_x$ | Плодовитость, $m_x$ | Удельная выживаемость, $p_x$ |
|----------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------------|---------------------|------------------------------|
| 0              |                                      | 498.8                                 | 1.000               | 0.0                 | 0.747                        |
| 0+             | 184                                  | 372.5                                 | 0.747               | 0.0                 | 0.435                        |
| 1+             | 41                                   | 162.1                                 | 0.325               | 2.69                | 0.710                        |
| 2+             | 18                                   | 115.2                                 | 0.231               | 2.93                | 0.697                        |
| 3+             | 17                                   | 80.3                                  | 0.161               | 3.21                | 0.514                        |
| 4+             | 4                                    | 41.3                                  | 0.083               | 4.44                | 0.692                        |
| 5+             | 2                                    | 28.6                                  | 0.057               | 4.44                | 0.696                        |
| 6+             | 1                                    | 19.9                                  | 0.040               | 4.44                | 0.693                        |
| 7+             | 1                                    | 13.8                                  | 0.028               | 4.44                |                              |

**Таблица 2.** Демографическая таблица для самок лисиц из Предуралья I для скорректированного на скорость роста численности возрастного распределения

| Класс возраста | Распределение возрастов гибели, экз. | Оценки численности возрастных классов | Выживаемость, $l_x$ | Плодовитость, $m_x$ | Удельная выживаемость, $p_x$ |
|----------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------------|---------------------|------------------------------|
| 0              |                                      | 276.4                                 | 1.000               | 0.0                 | 0.580                        |
| 0+             | 113                                  | 160.2                                 | 0.580               | 0.0                 | 0.330                        |
| 1+             | 34                                   | 52.9                                  | 0.191               | 1.34                | 0.437                        |
| 2+             | 15                                   | 23.1                                  | 0.084               | 2.00                | 0.485                        |
| 3+             | 7                                    | 11.2                                  | 0.041               | 1.79                | 0.545                        |
| 4+             | 2                                    | 6.1                                   | 0.022               | 2.68                | 0.721                        |
| 5+             | 4                                    | 4.4                                   | 0.016               | 2.68                | 0.500                        |
| 6+             | 1                                    | 2.2                                   | 0.008               | 2.68                | 0.454                        |
| 7+             | 0                                    | 1.0                                   | 0.008               | 2.68                |                              |
| 8++            | 4                                    | 0.9                                   | 0.004               | 2.68                |                              |

**Таблица 3.** Демографическая таблица для самок лисиц из Предуралья II для скорректированного на скорость роста численности возрастного распределения

| Класс возраста | Распределение возрастов гибели, экз. | Оценки численности возрастных классов | Выживаемость, $l_x$ | Плодовитость, $m_x$ | Удельная выживаемость, $p_x$ |
|----------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------------|---------------------|------------------------------|
| 0              |                                      | 270.6                                 | 1.000               | 0.0                 | 0.353                        |
| 0+             | 91                                   | 95.6                                  | 0.353               | 0.0                 | 0.246                        |
| 1+             | 29                                   | 23.5                                  | 0.087               | 1.75                | 0.323                        |
| 2+             | 11                                   | 7.6                                   | 0.028               | 2.41                | 0.382                        |
| 3+             | 5                                    | 2.9                                   | 0.011               | 2.90                | 0.448                        |
| 4+             | 5                                    | 1.3                                   | 0.005               | 2.91                | 0.385                        |
| 5+             | 3                                    | 0.5                                   | 0.002               | 2.91                | 0.300                        |
| 6+             | 2                                    | 0.15                                  | 0.0006              | 2.91                | 0.200                        |
| 7+             | 1                                    | 0.03                                  |                     | 2.91                |                              |

Создается впечатление, что скорость роста численности популяции определяется в значительной мере интенсивностью промысла. Рассмотрим этот вопрос более подробно. Начало подъема численности в Зауралье совпало с резким, приблизительно двукратным повышением плодовитости, т.е. к следующему сезону промысла численность популяции значительно повысилась, и, начиная именно с этого сезона, мы наблюдаем интенсивность изъятия меньшую, чем в случае снижения численности. Так, в сезон 1976/77 гг., когда численность популяции, по экспертным оценкам, была ниже 2 баллов, среднее число плацентарных пятен (на всех самок) было равно  $4.19 \pm 0.62$ ; в следующий сезон (1977/78 гг.) численность популяции оказалась равной 2.32 балла, а среднее число плацентарных пятен было равно  $8.33 \pm 2.03$ . Можно предположить, что на фазе подъема численности промысел не оказывает значительного

(по сравнению с фазой снижения) сдерживающего роста влияния на популяцию.

На основании трех полученных рядов выживаемости (табл. 1–3) можно рассчитать случай условно равновесного состояния популяции, приняв, что плодовитость будет равна среднему значению для всех трех случаев. После усреднения рядов выживаемости ( $l_x$ ) и плодовитости ( $m_x$ ) оказалось, что популяция с такими параметрами рождаемости и смертности будет расти с примерной скоростью  $r = 0.083$ , которую мы оценили по формуле (Пианка, 1981)  $r = \ln R/T$ , где  $R = \sum l_x m_x$ , а  $T = \sum x l_x m_x$ . После поправки ряда выживаемости на  $r = 0.083$  оказалось, что  $R = 0.994$  (табл. 4). Как видим, чистая скорость размножения ( $R$ , по Пианка, 1981) оказалась практически равной единице, т.е. численность популяции с такими значениями выживаемости и плодовитости от года к году будет оставаться постоянной.



**Таблица 4.** Демографическая таблица для условно равновесного состояния популяции при наблюдаемых средних значениях плодовитости для Зауралья и Предуралья

| Класс возраста | Выживаемость, $l_x$ | Плодовитость, $m_x$ | $l_x m_x$        | Удельная выживаемость, $p_x$ |
|----------------|---------------------|---------------------|------------------|------------------------------|
| 0              | 1.000               | 0.0                 |                  | 0.52                         |
| 0+             | 0.515               | 0.0                 |                  | 0.33                         |
| 1+             | 0.170               | 2.32                | 0.394            | 0.52                         |
| 2+             | 0.089               | 2.80                | 0.249            | 0.57                         |
| 3+             | 0.051               | 2.97                | 0.152            | 0.47                         |
| 4+             | 0.024               | 3.73                | 0.090            | 0.63                         |
| 5+             | 0.015               | 3.73                | 0.056            | 0.60                         |
| 6+             | 0.009               | 3.73                | 0.034            | 0.56                         |
| 7+             | 0.005               | 3.73                | 0.019            |                              |
|                |                     |                     | $\Sigma = 0.994$ |                              |

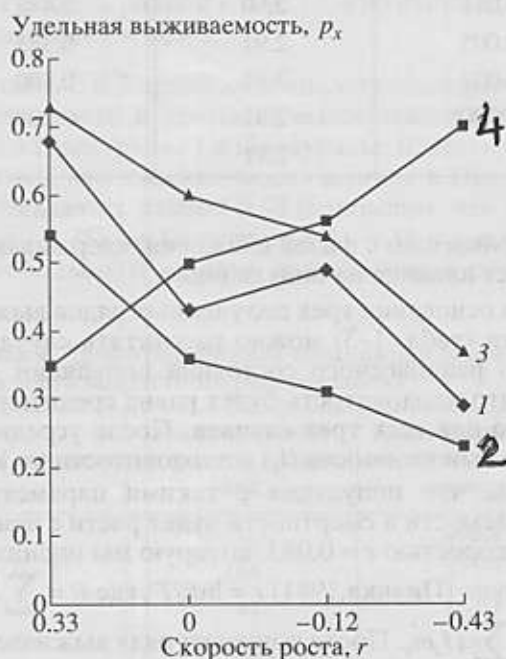
Выживаемость щенков от момента рождения до возраста примерно 6 мес. (возраст вступления в промысел) оказалась равной 0.52, иными словами, в условно равновесной популяции выживает каждый второй новорожденный. В это значение включается также и эмбриональная смертность, поскольку о плодовитости мы судили по эмбрионам и плацентарным пятнам. На эту оценку больше, чем на другие, может влиять иммиграция или эмиграция, так как известно, что молодые лиси-

цы, вышедшие из-под родительской опеки, более, чем взрослые, склонны к расселению (Чиркова, 1955; Ables, 1965; Lund, 1967; Jensen, 1968).

Удельная выживаемость молодых (0+) оказалась даже ниже (0.33), чем выживаемость щенков. Удельная выживаемость взрослых (в интервале возрастов от 1+ до 7+  $p_x = 0.56$ ) оказалась выше, чем молодых, и это понятно, поскольку известно, что молодые изымаются с большей интенсивностью, чем взрослые (Корытин, Смирнов, 1978). Интенсивность изъятия (среднее геометрическое от удельной смертности всех возрастов, участвующих в промысле) для равновесной популяции с такими значениями плодовитости оказывается равной 0.54, т.е. при изъятии 54% животных популяция год от года будет сохранять стабильную численность. Изменения параметров удельной выживаемости в разных возрастных группах и общей интенсивности изъятия показаны на рис. 3. На фазе снижения численности удельная выживаемость уменьшается во всех возрастных группах. На фазе подъема численности удельная выживаемость повышается (а смертность соответственно снижается) также во всех возрастных группах.

Таким образом, рост численности обеспечивается резким увеличением выживаемости во всех возрастных группах и резким увеличением плодовитости животных. Наиболее интересным, на наш взгляд, является значительное снижение смертности среди сеголетков в допромысловый период (возрастной класс 0). Увеличение абсолютного размера добычи на фазе роста численности сопровождается снижением величины коэффициента общей смертности.

Анализ интенсивности промысла, проделанный по суммирующим таблицам в Предуралье, позволяет считать, что на фазе снижения численности имел место чрезмерный промысел, т.е. изъ-



**Рис. 3.** Изменения удельной выживаемости разных возрастных классов лисы при разной скорости роста численности:

1 – выживаемость щенков (от момента рождения до возраста 6 мес.); 2 – выживаемость сеголетков; 3 – выживаемость взрослых; 4 – интенсивность изъятия.

Таблица 5. Средняя продолжительность периодов роста и снижения заготовок шкурок лисицы, лет

| Фаза     | Область      |             |             |             |             |
|----------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
|          | Свердловская | Пермская    | Челябинская | Курганская  | Тюменская   |
| Рост     | 1.45 ± 0.19  | 1.42 ± 0.20 | 1.60 ± 0.16 | 1.86 ± 0.34 | 1.44 ± 0.24 |
| Снижение | 1.78 ± 0.32  | 1.55 ± 0.28 | 1.89 ± 0.31 | 2.00 ± 0.26 | 1.50 ± 0.27 |

ятие превышало прирост численности популяции. Во второй период в Предуралье наблюдается некоторое компенсаторное (Корьтин, 1983) повышение плодовитости (табл. 3, столбец  $m_x$ ), которое тем не менее не восполняет потерь в результате высокой смертности.

Если не принимать во внимание конкретных причин, приводящих к подъему или спаду численности, а предположить, что популяциям лисицы в отсутствие промысла свойственна более или менее равномерная цикличность изменений численности, то подобное разное давление промысла на разных стадиях численности должно приводить к следующему.

Менее значительное давление на фазе подъема численности должно приводить к тому, что достижение пика численности будет происходить в более короткие промежутки времени, чем достижение фазы депрессии. Следствием такого процесса будут разные по времени периоды роста и снижения числа заготавливаемых шкурок, причем периоды роста заготовок должны быть короче по времени, чем периоды снижения. Располагая достаточно большим (35-летний период) материалом по заготовкам шкурок лисицы в пяти областях Урала, мы можем проверить правильность наших предположений (табл. 5). Действительно, во всех пяти областях средний период роста числа заготавливаемых шкур оказался несколько короче среднего периода снижения. Полученные различия по абсолютным значениям невелики, однако, согласно критерию знаков (Гублер, Генкин, 1973), действительно имеют место ( $P = 0.95$ ).

Сходный характер изменения интенсивности изъятия в зависимости от численности популяции обнаружен нами у песца на материалах В.С. Смирнова (1964, 1967). На рис. 4 отчетливо видно, что интенсивность изъятия увеличивается только на следующий год после пика численности, изменяется сходно с изменениями численности, но с запаздыванием на год. Л.М. Шиляева (1982) отмечала, что минимальная интенсивность изъятия песца бывает на фазе пика численности, а максимальная – на фазе депрессии.

Можно предложить следующую гипотезу, объясняющую такой характер зависимости между интенсивностью изъятия и численностью. Если принять, что вся пригодная для охоты на лиси-

цу или песца территория разделена на охотничьи участки, число охотников мало меняется от года к году, а также считать, что они владеют примерно одним и тем же количеством капканов, то можно принять, что возможный диапазон изменений охотниками величины промысловой нагрузки будет иметь верхний предел. С течением времени охотники приспосабливаются к какому-то среднему уровню численности лисицы. Поэтому как при повышении, так и при понижении численности охотники выставляют примерно одно и то же количество капканов, что приводит к уменьшению интенсивности изъятия в первом случае и к увеличению – во втором. Возможно, что подобная, стихийно установившаяся зависимость между колебаниями численности популяции и интенсивностью изъятия свойственна не только отдельным популяциям лисицы и песца, и не только обоим видам в целом, но и другим промысловым видам со сходными значениями параметров плодовитости и смертности.

Естественно, напрашивается и другой вывод о том, что оптимизировать процесс промысла и

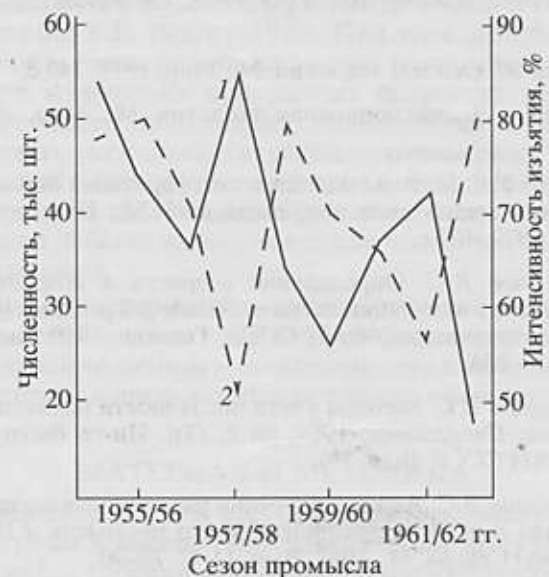


Рис. 4. Динамика численности и интенсивность изъятия песца на Ямале (по материалам В.С. Смирнова, 1967):

1 – колебания численности; 2 – изменения интенсивности изъятия.

увеличить общее число добываемых животных можно путем значительного наращивания промысловой нагрузки на фазе подъема численности и уменьшения ее на фазе снижения.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бивертон Р., Холт С.* Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1969. 248 с.
- Гублер Е.В., Генкин А.А.* Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1973. 142 с.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е.* Определение возраста млекопитающих по слонстым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Колн Г.* Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Корытин Н.С.* Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц // Экология. 1983. № 2. С. 79–81.
- Корытин Н.С.* Испытание четырех типов красителей на эффективность окрашивания срезов зубов и кости // Регистрирующие структуры и определение возраста млекопитающих. М., 1984. С. 31–32.
- Корытин Н.С., Смирнов В.С., Соломин Н.Н.* Анализ характера опромышленения популяции красной лисицы из Кировской области на основе динамики возрастной структуры // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 15–16.
- Корытин Н.С., Соломин Н.Н.* Влияние плотности на долю размножающихся самок в популяции лисиц // Информационные материалы Института экологии растений и животных УрО РАН. Свердловск, 1980. С. 13–14.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Рикер У.Е.* Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1979. 407 с.
- Смирнов В.С.* Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале // Тр. Салехардского стационара УФАН СССР. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 220–238.
- Смирнов В.С.* Методы учета численности млекопитающих. Свердловск, 1964. 88 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 39).
- Смирнов В.С.* Анализ динамики численности песца на Ямале и пути интенсификации его промысла // Проблемы Севера. М., 1967. Вып. 11. С. 70–90.
- Смирнов В.С.* Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. 1983. № 1. С. 69–76.
- Чиркова А.Ф.* Кольцевание лисиц // Тр. ВНИО. М., 1955. Вып. 14. С. 191–196.
- Шляева Л.М.* Смертность и выживаемость песца Европейского Севера на разных фазах популяционного цикла // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 116–126.
- Шляева Л.М., Морозова О.И., Леушина Н.С.* Сравнительная оценка методов и техника определения возраста песца // Охота, пушнина, дичь. Киров, 1975. Вып. 49–50. С. 110–117.
- Ables E.D.* An exceptional fox movement // J. Mammal. 1965. V. 46. № 1. P. 102.
- Carrol B. K., Brown D.L.* Factors affecting neonatal fawn survival in Southern-Central Texas // J. Wildlife Manag. 1977. V. 41. № 1. P. 63–69.
- Caughley G.* Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in New Zealand // Ecology. 1970. V. 51. № 1. P. 53–73.
- Grue H., Jensen B.* Annual cementum structures in canine teeth in arctic foxes (*Alopex lagopus* L.) from Greenland and Denmark // Dan. Res. Game Biol. 1976. V. 10. № 3. 11 p.
- Jensen B.* Preliminary results from marking of foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Denmark // Dan. Rev. Game Biol. 1968. V. 5. № 4. 8 p.
- Jensen B., Nielsen L.B.* Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) from canine tooth sections // Dan. Rev. Game Biol. 1968. V. 5. № 6. 15 p.
- Linhart S.B., Knowlton F.F.* Determining age of coyotes by tooth cementum layers // J. Wildlife Manag. 1967. V. 31. № 2. P. 362–365.
- Lowe V.P.W.* Population dynamics of red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum // J. Anim. Ecology. 1969. V. 38. № 2. P. 425–457.
- Lund H.M.* Om merking av rev // Fauna. 1967. V. 20. № 1. P. 7–17.
- Maekawa K., Yoneda M., Togashi H.A.* A preliminary study of the age structure of the red fox in eastern Hokkaido // Jap. J. Ecol. 1980. V. 30. № 2. P. 103–108.
- Seber G.A.* The estimation of animal abundance and related parameters. London: Griffin, 1973. 506 p.
- Spinage C.A.* African ungulate life tables // Ecology. 1972. V. 53. № 4. P. 645–652.
- Storm G.L., Andrews R.D., Phillips R.L.* Morphology, Reproduction, Dispersal and Mortality of Midwestern Red Fox Populations // Wildlife Monographs. 1976. № 46. 82 p.
- Walkowa W., Bujalska G.* Natality and mortality in laboratory populations of *Microtus arvalis* (Pall., 1779) // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 1977. V. 25. № 5. P. 295–299.