

АКАДЕМИИ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

УДК 591.5 + 599.742.1

КОРЫТИН Николай Сергеевич

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ
ЛИСИЦЫ В УСЛОВИЯХ РОСТА И СНИЖЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ

03.00.16 - Экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1983

Работа выполнена в лаборатории количественной экологии
Института экологии растений и животных Уральского научного
центра АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук,
старший научный сотрудник СМИРНОВ В.С.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
ДОБРИНСКИЙ Л.Н.,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
ШИРЯЕВ В.В.

Ведущая организация - Петрозаводский государственный уни-
верситет

Защита состоится "17" мая 1983 г. в 10 час. на
з Д.002.05.01 по защите дис-
доктора наук при Институте
ого научного центра по адре-
т.8 Марта, 202.
я в библиотеке Института
ого научного центра АН СССР.

15 мая 1983 г.


Нифонтова М.Г.

Актуальность. Изучение динамики численности популяций животных является актуальной задачей популяционной экологии. Исследование закономерностей динамики численности промысловых животных вдвойне актуально, поскольку при этом предусматривается разработка путей рационального использования популяций животных - объектов промысла.

Для многих видов промысловых животных, в том числе и для обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes L.*), остается неизвестным характер воздействия промысла разной интенсивности и избирательности на структуру и репродуктивный потенциал популяции. Слабо изучены механизмы естественной регуляции численности промысловых видов.

Работа представляет собой раздел темы "Изучение популяционной структуры и изменчивости животных в естественной среде и при антропогенных воздействиях", выполняемой в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Цели и задачи. Основная цель работы - получить необходимые знания о рождаемости и смертности лисиц на разных фазах численности для разработки оптимальной стратегии эксплуатации этого вида. Для этого предполагалось решение следующих вопросов:

1. Оценка основных функциональных характеристик разных структурных групп популяции обыкновенной лисицы на разных фазах цикла численности: а) оценка коэффициентов плодовитости и смертности в разных возрастных группах; б) оценка коэффициентов плодовитости и смертности на разных фазах динамики численности; в) оценка коэффициентов плодовитости при разных внешних условиях.

2. Получение демографических параметров популяции промыслового объекта, приближенных к реальным.

3. Изучение влияния избирательного вылова на послепромысловую структуру популяции и её репродуктивный потенциал.

4. Изучение роли промысла и некоторых естественных факторов

в регуляции численности популяций лисицы.

Научная новизна. Получены представления об изменениях рождаемости и смертности лисиц на фазах роста и снижения численности. Даны количественные характеристики плодовитости и удельной выживаемости животных в разных возрастных классах и на разных фазах численности. Сделана попытка проанализировать изменения плодовитости лисиц в зависимости от их упитанности как интегрального показателя степени благоприятности внешней среды. Приведены сведения об изменениях среднего многолетнего размера выводка в Предуралье и Зауралье. Проанализирована динамика заготовок шкур лисиц в Уральском регионе (Свердловская, Пермская, Челябинская, Курганская, Тюменская области) и составлена карта среднего многолетнего выхода шкур с 1000 га территории.

Показано, каким образом происходит авторегуляция плодовитости в популяциях лисиц. Проанализирован характер изменения по годам среднего числа эмбрионов и плацентарных пятен, которое, в отличие от доли яловых животных, в большей степени регулируется внешними по отношению к популяции факторами. Сделана оценка величины избирательности отлова молодых лисиц. Проведен анализ степени распространенности явления избирательности и показаны причины избирательного отлова. Даны количественные характеристики изменения структуры популяции и её репродуктивного потенциала под воздействием промысла. Показана стихийно установившаяся зависимость интенсивности изъятия от численности популяции. Сделана попытка изучить режимы эксплуатации популяции при разных значениях величины избирательности и интенсивности промысла и выяснить наиболее оптимальные, используя имитационную модель.

Практическая значимость. Лисица является важным объектом промысла. В 20-х годах она занимала второе место после белки по стоимости заготавливаемых шкур в целом по Советскому Союзу. В конце

50-х - третье после белки и ондатры. В конце 60-х начале 70-х годов лисица сместилась на пятое место (Данилов, 1972; Шляева, Бакеев, 1982). Введение не стихийной, а рациональной эксплуатации этого вида несомненно будет способствовать увеличению среднего размера заготовок, принесет прямую выгоду государству.

Сведения о рождаемости и смертности лисиц и закономерностях изменений этих параметров на фазах роста и снижения численности будут способствовать увеличению точности составляемых прогнозов численности популяций обыкновенной лисицы, созданию системы эксплуатации, позволяющей в многолетнем плане увеличить выход шкурок с единицы территории.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации доложены на: отчетных сессиях зоологических лабораторий Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1978, 1980, 1982 гг. и конференциях молодых ученых Института в 1977 и 1978 гг.; региональной конференции "Охрана и рациональное использование природных ресурсов Урала" (Челябинск, 1978); конференции "Проблемы экологии Прибайкалья" (Иркутск, 1979); Всесоюзном экологическом семинаре памяти Д.Н.Кашкарова (Свердловск, 1979); научной конференции "Млекопитающие Уральских гор и прилегающих территорий" (Свердловск, 1979); Всесоюзной конференции "Актуальные проблемы экологии" (Свердловск, 1982); конференции "Обогащение фауны и разведение охотничьих животных" (Киров, 1982).

Публикации результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 7 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, практических рекомендаций и списка литературы, включающего 234 источника, в том числе 64 на иностранных языках. Работа изложена на 163 страницах, иллюстрирована 15 рисунками и 46 таблицами.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили тушки и черепа обыкновенных лисиц, собранные в разные годы у охотников. Всего в анализе использовали сведения о 2082 лисицах. В Свердловской, Курганской и Тюменской областях нами было собрано 839 тушек лисиц за пять промысловых сезонов с 1976/77 по 1980/81 гг. Этот регион именуется нами "Зауралье". Изучение структуры популяции и плодовитости лисицы из Кировской области (этот регион именуется "Предуралье") проводится на материале, который был использован при написании ряда совместных статей с Н.Н.Соломиным (Корытин, Соломин, 1978; Корытин, Смирнов, Соломин, 1978; Корытин, Бененсон, Соломин, 1979; Корытин, Соломин, 1980; Корытин, Соломин, в печати). Анализ структуры популяции проделан по 759 тушкам лисиц, собранным Н.Н. Соломиным за 9 промысловых сезонов, с 1966/67 по 1974/75 гг. Время сбора материала в Предуралье было разбито на два периода (Предуралье I - с 1966 по 1970 гг. и Предуралье II - с 1971 по 1974 гг.). Кроме того, в анализе использовали черепа 484 лисиц, хранящиеся в музее Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Плодовитость лисиц оценивали по числу эмбрионов и плацентарных пятен. Анализ плодовитости был проделан по 197 самкам. Скорость роста популяции 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.

Величину "перелова" (P_x) и избирательности отлова оценивали по опубликованным ранее формулам (Смирнов, Корытин, 1979). Применяли стандартную статистическую обработку материала (Урбах, 1975; Гласс, Стэнли, 1976; Гублер, Генкин, 1969, 1973). При расчете демографиче-

ских таблиц, скорости роста популяции и т.п. пользовались ЭЦВМ "Мир-1", микрокалькуляторами "Электроника БЗ 21" и "Электроника МК 56" с применением стандартных и составленных нами программ.

Для оценки числа щенков в выводках и некоторых других параметров использовали анкеты охоткорреспондентов и архивные данные, хранящиеся в Уральском отделении ВНИИОЗ.

Возраст животных определяли по методикам В.С.Смирнова (1959) и Г.А.Клевезаль, С.Е.Клейнберга (1967). Нами был определен возраст у 1323 лисиц. Прибылых животных отделяли по относительной ширине канала клыка. Возраст взрослых животных оценивали путем подсчета годовичных слоев в цементе клыка. При оценке возраста взрослых животных, как дополнительный критерий, учитывали относительную ширину канала клыка особи. Была разработана экспресс-методика определения возраста лисиц по относительной ширине канала клыка, аналогично калибровочной шкале для волка (Смирнов, 1980). Подобный метод определения возраста удобен в тех случаях, когда не нужно знать точный возраст каждого животного, а нужно оценить структуру популяции. Принятая нами шкала выглядит следующим образом: возраст 0+ присваивается животным, у которых относительная ширина канала клыка больше 41%; 1+ - от 41 до 26% включительно; 2+ - от 26 до 21%; 3+ - от 20 до 17%; 4+ - от 16 до 15%; 5+ - от 14 до 13%; 6+ - от 12 до 11%; 7+ - от 10 до 9%. После предварительного сравнения оценок численности разными методами, в Предуралье численность оценивали с помощью суммирующих таблиц В.С.Смирнова (1964). В Зауралье, в силу значительного несоответствия уровня заготовок реальной добыче, ход движения численности оценивали балльным методом по оценкам охотников, поставивших тушки, и личным наблюдениям.

Также предварительно было проделано сравнение оценок упитанности, получаемых по разным признакам: вес жира вокруг почки, ви-

визуальная оценка упитанности, относительный вес перикардия, вес тела, отнесенный к кубу длины тела. Как наиболее приемлемая была выбрана визуальная оценка упитанности.

Основные методы преобразования возрастного ряда с целью получения оценки выживаемости предложены Г.Коли (1979). Для получения оценки выживаемости по нашим данным и одновременного анализа плодовитости нами был разработан несколько модифицированный метод преобразования возрастного распределения, несоответствующий в точности ни методу 5, ни методу 6 по Г.Коли (1979).

Анализируя распределения численностей возрастных классов, мы, вслед за В.С.Смирновым (в печати), придерживались предположения, что убывание численностей возрастных классов взрослых животных идет в геометрической прогрессии. Поэтому при подсчете средней удельной выживаемости взрослых пользовались средней геометрической. 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, все взрослые животные рано или поздно попадают в добычу. Эксперименты по мечению и повторному отлову, сделанные в Северной Америке (Storm, Andrews, Phillips et al., 1976), показали, что основным фактором смертности лисиц является отлов и отстрел; до 90% возвратов меток приходилось на отловленных и отстрелянных лисиц. Не имея возможности оценить естественную смертность взрослых животных, мы её не анализируем и считаем равной нулю.

ГЛАВА 2. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ УРАЛЬСКИХ ЛИСИЦ И АНАЛИЗ ЗАГОТОВОК ШКУРОК

Уральские лисицы, судя по таксономическим описаниям, принадлежат к разным подвидам. По Уралу проводят границы европейских и азиатских подвидов, и, по-видимому, весь Урал населяют переходные формы. На территории Кировской области обитает подвид *V.v.vulpes* (Огнев, 1931; Громов и др., 1963; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965; Чиркова, 1967). Места сбора материала в Зауралье населяет форма лисицы, неясная в систематическом отношении (Чиркова, 1967).

Анализ заготовок шкур лисицы в Пермской, Курганской, Свердловской, Тюменской и Челябинской областях обнаруживает общее сходство динамики размера заготовок. Интенсивный рост заготовок шкур начался одновременно в конце сороковых годов. Средний уровень заготовок был высоким вплоть до конца 1960-х годов. В 1967 г. также одновременно во всех областях произошел резкий (3-10 кратный) спад заготовок. Можно предположить, что синхронное изменение числа заготавливаемых шкур на столь значительной территории могло произойти в результате действия какого-то общего фактора экзогенного происхождения.

Наибольшие значения выхода шкур лисиц на 1000 га территории (0,7-1,4) свойственны предлесостепным сосново-березовым лесам и лесостепной зоне. Севернее и южнее этого района средний многолетний выход ниже.

ГЛАВА 3. ПЛОДОВИТОСТЬ

3.1. Плодовитость лисиц в Зауралье. Плодовитость лисиц в исследуемый период оказалась очень высокой (табл. I). Самое большое число плацентарных пятен, по нашим данным, оказалось равным 15, а эмбрионов - 14.

Таблица I

Изменение плодовитости самок лисиц в Зауралье
в зависимости от их возраста

Возраст	Среднее число плацентарных пятен	Доля яловых, %	Число животных, шт.	m_x
I+	8,06±0,44	33	43	2,69
2+	7,64±0,54	15	16	2,93
3+	8,83±0,77	27	11	3,21
4+ и старше	8,89±1,07	0	9	4,44

Зависимость плодовитости от возраста прослеживается только при сравнении показателя m_x (числа самок, рождаемого каждой самкой в данном возрастном интервале). Он выше у более старых животных. То есть различия плодовитости по показателю m_x достигаются в основном за счет разной доли яловых животных среди разных по возрасту самок. Число плацентарных пятен от возраста к возрасту изменяется недостоверно. Отметим, что в период сбора материала в Зауралье наблюдали рост численности популяции (рис. I). По-видимому, условия для размножения были очень благоприятными.

3.2. Плодовитость лисиц в Предуралье. В условиях снижения численности в Предуралье зависимость между возрастом самок и средним числом плацентарных пятен прослеживается отчетливо, различия в плодовитости самок I+ и 6+ достигают 95% уровня значимости (табл. 2). Среднее число плацентарных пятен у лисиц в Предуралье оказалось ниже, чем в Зауралье, причем во второй период (Предуралье II), период более низкой численности, оно оказалось достоверно ниже, чем в первый.

Второй анализируемый нами параметр плодовитости - доля яловых животных - на разных фазах численности изменяется следующим

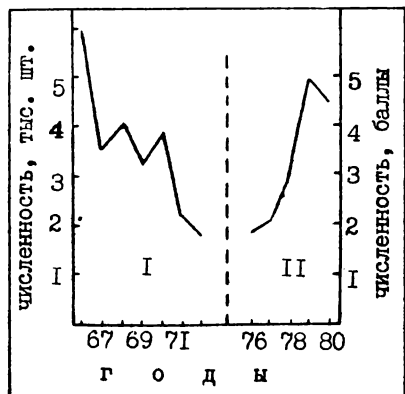


Рис. 1. Динамика численности популяций обыкновенной лисцы в Предуралье /I/ и Зауралье /II/.

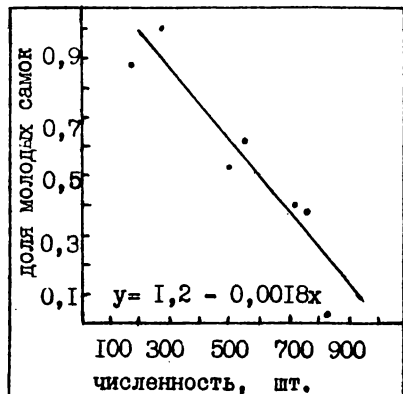


Рис. 2. Влияние послепромысловой численности самок на долю вступающих в размножение молодых самок в Предуралье.

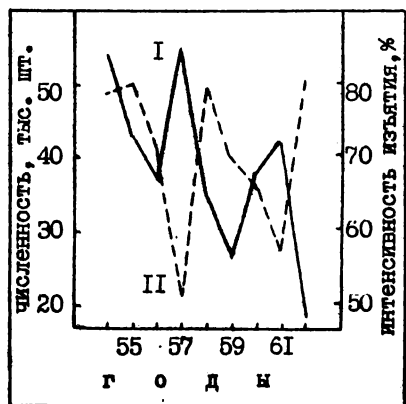


Рис. 3. Динамика численности и интенсивность изъятия песка на Ямале /по материалам В.С. Смирнова, 1967/.

I - численность;

II - интенсивность изъятия.

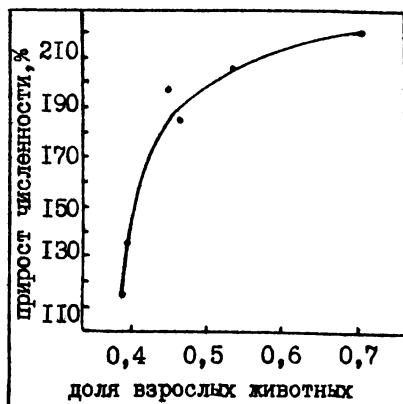


Рис. 4. Влияние доли взрослых животных в послепромысловой части популяции на относительный прирост численности в следующем сезоне.

Изменения плодовитости самок лисц в Предуралье
в зависимости от их возраста

Возраст	Среднее число плацентарных пятен	Доля яловых, %	Число животных, шт.	m_x
I+	5,44±0,39	40	57	1,63
2+	6,16±0,50	30	27	2,16
3+	6,00±0,65	25	12	2,25
4+ и 5+	6,09±0,96	21	14	2,41
6+ и старше	7,00±0,54	0	8	3,50

образом. В первый год роста численности популяции в Зауралье яловые животные отсутствуют, затем по мере увеличения численности доля яловых постепенно возрастает (14–17%), достигая 29% в последний год наблюдений. В Предуралье в первый период, период относительно высокой численности, доля яловых как среди молодых (72%), так и среди взрослых животных (31%) высока, а во второй период она оказывается минимальной (соответственно, 15 и 7%). У молодых самок зависимость доли участвующих в размножении от численности популяции прослеживается более отчетливо, чем у взрослых (рис.2). Характер изменений, по-видимому, наиболее близок к кривой типа Олли (Уатт, 1971).

Таким образом, можно считать, что доля яловых животных изменяется под влиянием плотности популяции. Она оказывается минимальной в начале периода роста численности, постепенно увеличивается по мере повышения численности, становится максимальной в период высокой численности и снова начинает понижаться по мере снижения численности. Среднее же число плацентарных пятен, по-видимому, в большей степени зависит от внешних по отношению к популяции факторов, чем от внутренних.

ГЛАВА 4. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ОТЛОВА

При промысловой добыче животных или отлове их с научными целями, в любом случае массового сбора, каждое отдельное животное имеет некоторую вероятность попасть в число добытых, а также вероятность сохраниться. Попадание животного в ловушку определяется не только количеством выставленных ловушек, но и активностью перемещения особи по занимаемой территории. Если поведение особей, относящихся к разным структурным группам, характеризуется некоторыми отличиями, это обстоятельство обусловит разную вероятность попадания их в уловы, создаст предпосылки для нарушения представительности выборок.

Неожиданные соотношения половых и возрастных групп животных в добыче отмечают у большого числа видов промысловых животных. Для таких ситуаций не исключена вероятность того, что искажения структуры выборки возникли за счет избирательного вылова. Как правило, у хищных млекопитающих в пробах в непропорционально большом количестве встречаются самцы и молодые животные.

Избирательность, непропорциональность отлова может возникнуть по разным причинам: а) сознательный выбор в процессе промысла; б) избирательное действие применяемых орудий и способов отлова; в) различие в поведении представителей разных структурных групп. Последняя категория причин наиболее разнообразна. Избирательность отлова проявляется как результат различий в поведении животных и одновременно как реакция на определенный способ отлова. Величина избирательности может быть иной при смене одного способа отлова другим.

Характер избирательности отлова коренным образом зависит от различий в поведении животных разных структурных групп, таких как осторожность, опытность, иерархический ранг, различия в развитии оборонительного и маркировочного рефлекса, обонятельной ак-

тивности и многих других, поэтому направленность действия избирательности (молодые-взрослые, самцы-самки) остается постоянной на разных фазах численности.

При анализе избирательности отлова лисиц использовали метод последовательно вятых проб в течение периода промысла. О наличии избирательности судили по закономерному убыванию доли одной из сравниваемых групп популяции. Лисицам, как и большинству других хищных млекопитающих, свойственна более высокая вероятность добычи молодых животных и самцов. Вероятность гибели молодых лисиц в два-три раза выше вероятности гибели взрослых в случае использования капканного способа отлова. Как показал проделанный анализ, не все способны добычи действуют избирательно. Так, охота загоном на мотонартах, по-видимому, приближается к неизбирательной элиминации.

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА УДЕЛЬНОЙ ВЫЖИВАЕМОСТИ ЛИСИЦ С ПОМОЩЬЮ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ТАБЛИЦ

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы из Предуралья и Зауралья позволяют выделить три периода разной скорости роста численности популяций, каждый из которых будет охватывать промежуток в 4 года (Зауралье, $r=0,33$; Предуралье I, $r=-0,12$; Предуралье II, $r=-0,43$). В Зауралье численность популяции растет, а в Предуралье снижается с разной скоростью в разные периоды (рис. I). Оценки выживаемости и удельной выживаемости, полученные по оценкам численностей возрастных классов, в случае нестабильных популяций не будут соответствовать действительным в силу влияния фазы численности. Поэтому для вычисления приближенных к реальным оценкам выживаемости, оценки численности возрастных классов необходимо предварительно корректировать на e^{rx} (Роли, 1979). Рассчитанные таким образом оценки удельной выживаемости существенно отличаются от

оценок, полученных по нескорректированному возрастному распределению. Оказалось, что на фазе роста численности удельная выживаемость лисиц значительно повышается (табл.3) по сравнению со стабильным случаем (рассчитанным по усредненным данным плодовитости и распределения возрастов гибели животных с некоторыми преобразованиями), а на фазе снижения численности - понижается, причем, чем ниже численность, тем ниже удельная выживаемость. Вместе с тем и интенсивность изъятия оказалась минимальной на фазе роста численности и максимальной на фазе снижения численности.

Таблица 3

Оценки удельной выживаемости лисиц при разной скорости роста численности

	Скорость роста численности	Удельная выживаемость			Интенсивность изъятия
		возрастные классы			
		0	0+	I++	
Стабильная популяция	0,0	0,43	0,36	0,60	0,50
Зауралье	+0,33	0,68	0,54	0,73	0,35
Предуралье I	-0,12	0,49	0,31	0,54	0,56
Предуралье II	-0,43	0,29	0,23	0,37	0,70

Анализ удельной выживаемости, проделанный по суммирующим таблицам, подтвердил тот факт, что она значительно повышается по крайней мере в первый год роста численности. Сказанное позволяет предполагать, что интенсивность изъятия изменяется синхронно с изменениями численности, но с запаздыванием, аналогичным таковому в системе "хищник-жертва" в случае "неэффективного" хищника (Пианка, 1981). Аналогичное явление было обнаружено нами у песца на материалах В.С.Смирнова (1967, рис.3).

Если обнаруженная нами стихийно установившаяся зависимость между изменениями численности и интенсивностью изъятия действи-

тельно имеет место, то следствием этого процесса будет следующее. Поскольку промысел на фазе роста численности будет оказывать меньшее влияние на популяцию, а на фазе снижения – большее, то периоды роста заготовок шкурок должны быть короче по времени, чем периоды снижения заготовок. Это явление наблюдается в пяти обследованных нами областях, заготовки которых проанализированы за 35-летний период (табл.4). В каждой отдельно взятой области различия оказываются недостоверными, однако, во всех областях периоды роста заготовок оказались короче по времени, и согласно критерию знаков действительно имеют место ($P=0,95$; Гублер, Генкин, 1969).

Таблица 4

Средняя продолжительность периодов роста и снижения заготовок шкурок лисицы (в годах)

Фаза	О б л а с т и				
	Свердлов- ская	Пермская	Челябин- ская	Курган- ская	Тюменская
рост	1,45±0,19	1,42±0,20	1,60±0,16	1,86±0,34	1,44±0,24
сни- жение	1,78±0,32	1,55±0,28	1,89±0,31	2,00±0,26	1,50±0,27

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ С ПОМОЩЬЮ СУММИРУЮЩИХ ТАБЛИЦ В.С.СМИРНОВА

Суммирующие таблицы позволяют определить численность той части генерации, которая погибает в процессе промысла. Суммирование снизу (от старшего возраста к младшему) погибших животных на протяжении периода жизни генерации позволяет получить оценку удельной выживаемости, близкую к удельной выживаемости животных в популяции. Поскольку промысел может обладать равной интенсивностью и избирательностью, то от года к году оставшаяся после промысла

часть популяции не будет адекватна первоначальной структуре, а тем более, структуре выборки. Использование суммирующих таблиц дает возможность количественно оценить степень изменения промышленной структуры популяции и ее репродуктивного потенциала. Кроме этого, с помощью суммирующих таблиц можно оценить интенсивность изъятия.

Если ежегодную добычу сравнить с величиной прироста численности, то окажется, что в исследуемый период в Предуралье наблюдался постоянный незначительный перепромысел. Зависимость добычи от величины прироста описывается уравнением $y = I,0008x + 218,7$, то есть изъятие превышало прирост численности в среднем на 220 животных в год (здесь y - добыча, а x - прирост численности). Если учесть, что эти 220 животных могли бы принести на следующий год потомство, то даже такой незначительный перепромысел существенно понизит размер заготовок. В случае, если бы изъятие было равно приросту, то оказалось бы добыто 24038 животных против 17467 добытых реально. Заготовители недополучили ориентировочно по 939 животных в год, реальные заготовки составили всего 73% от возможных.

Повышенная вероятность гибели особей одной структурной группы по сравнению с другой приводит к тому, что промыслом отбирается часть популяции, неадекватная первоначальной структуре, а в после-промысловой части в относительно большем числе остаются животные, вероятность гибели которых меньше. Самцы лисец добываются с большей интенсивностью, чем самки, поэтому соотношение полов в генерации и в целом в популяции изменяется от первоначального преобладания самцов в младших возрастных классах к снижению их доли или к преобладанию самок в старших возрастных классах (табл.5,6).

Различие в соотношении полов в добыче и в популяции (напри-

Таблица 5

Изменения соотношения полов в добыче и в популяции
лисицы в Зауралье

Возраст	Год наблюдений и число самцов на одну самку									
	1976/77		1977/78		1978/79		1979/80		1980/81	
	в добыче (I)					в популяции (II)				
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
молодые (0+)	1,69	1,49	1,58	1,41	1,52	1,36	1,41	1,24	0,91	-
взрос- лые (I++)	0,83	0,97	1,07	1,08	2,20	1,14	0,73	0,64	0,66	-

Таблица 6

Соотношение полов в добыче и в популяции лисицы в
Предуралье

Сезон промисла	Число самцов на одну самку в разных возрастных группах				
	в добыче		в популяции		
	0+	I++	0+	I+	2++
1966/67	1,73	0,50	1,54	0,77	0,57
1967/68	1,39	1,85	1,17	1,06	1,01
1968/69	1,50	0,70	1,22	0,89	0,49
1969/70	1,26	0,67	1,36	0,60	0,65
1970/71	1,83	1,29	1,66	1,64	0,54
1971/72	1,67	1,00	1,39	1,17	0,73
1972/73	1,39	1,13	1,29	1,32	0,24
В среднем	1,54	1,02	1,40	1,05	0,70

мер, среди животных 0+), а также уменьшение доли самцов в популяции по мере увеличения возраста животных не вызывает сомнения (критерий знаков, $P=0,96$; Гублер, Генкин, 1969). Удельная выживаемость молодых животных меньше, чем взрослых (Предуралье, начиная с сезона 1966/67 гт., выживаемость молодых 0,22; 0,38; 0,23; 0,30; 0,22; 0,21; взрослые 0,31; 0,43; 0,35; 0,40; 0,36; 0,28).

Согласно критерию знаков, полученные различия достоверны на 95% уровне значимости (Гублер, Генкин, 1969). Благодаря большей удельной выживаемости взрослых животных, доля их после периода промысла оказывается больше, чем была перед началом промысла (до промысла, начиная с сезона 1966/67 гг. 0,31; 0,43; 0,33; 0,47; 0,36; 0,43; после промысла, начиная с сезона 1965/66 гг. 0,71; 0,39; 0,46; 0,45; 0,41; 0,39; 0,53). Согласно парному критерию Вилкоксона (критерий T; Гублер, Генкин, 1969) эти различия оказываются значимыми ($P=0,95$).

Увеличение доли взрослых самок в популяции в некоторых случаях может способствовать повышению репродуктивного потенциала популяции (рис.4), поскольку они могут быть более плодовитыми (табл.2).

ГЛАВА 7. ИЗУЧЕНИЕ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ ПРОМЫСЛА С ПОМОЩЬЮ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Параметры рождаемости и смертности в популяции лисицы существенным образом зависят от внешних по отношению к популяции факторов. По-видимому, под их влиянием изменяется среднее число плацентарных пятен. Колеблется смертность молодняка, которая оказывается ниже на фазе подъема численности и выше на фазе снижения численности (табл.3). Все это говорит о том, что применять стратегию МПУД - максимального постоянного уровня добычи - при эксплуатации популяции лисицы, по-видимому, не удастся. Стратегия ведения промысла в переменных внешних условиях рассмотрена Г.Коли (1979). Он предлагает увеличивать интенсивность изъятия на фазе роста численности и уменьшать на фазе снижения. Этой же точки зрения придерживается ряд отечественных исследователей (Смирнов, 1964; Русанов, 1965; Дежкин, 1976; Филонов, 1978; Граков, Моныхов, Шилева, 1982 и др.). При анализе избирательного промысла Г.Коли

(1979) считает, что промысел, избирательный на молодых животных, будет невыгоден. В то же время Е.В.Байбиков и Г.И.Монахов (1979) на имитационной модели популяции соболя получили, что избирательный по возрасту промысел (на молодых) оказывается выгодным.

На простейшей имитационной модели динамики популяции обыкновенной лисицы, реализованной на микрокалькуляторе "Электроника МК 56", мы получили, что промысел, избирательный на молодых животных, оказывается выгодным в случае малых интенсивностей изъятия. В этом случае численность популяции растет медленнее, а добыча максимальна. Во всех случаях больших промысловых нагрузок, вплоть до предельно допустимых, более выгодной оказывается неизбирательная элиминация.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ, ВЫВОДЫ, ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Изложенные выше результаты наших исследований позволяют в общих чертах представить схему регуляции численности популяций обыкновенной лисицы, изменений рождаемости и смертности.

Подъем численности начинается в результате резкого увеличения плодовитости животных. Увеличивается среднее число пятен беременности и число самок, участвующих в размножении. На фазе подъема численности, по-видимому, снижается ювенильная смертность животных. По мере увеличения численности вступает в действие зависимый от плотности процесс регуляции плодовитости — постепенно повышается доля яловых животных. На пике численности она достигает максимума. Интенсивность изъятия снижается по крайней мере в первый год роста численности.

Снижение численности происходит благодаря уменьшению среднего числа плацентарных пятен, увеличению ювенильной смертности, а также увеличению интенсивности изъятия. По мере снижения численности падает доля яловых животных, что частично компенсирует

потери в приросте, возникающие за счет высокой смертности молодняка и меньшего числа плацентарных пятен.

В силу специфики поведения разных структурных групп на всех стадиях динамики численности промысел с большей интенсивностью изымает молодых животных и самцов. Вероятность добычи молодых в среднем в 2-3 раза выше вероятности добычи взрослых. Такое действие промысла приводит к тому, что в оставшейся части популяции в относительно большем числе сохраняются самки и взрослых животные. Увеличение доли взрослых, а среди них самок, способствует повышению относительного прироста численности.

ВЫВОДЫ:

1. На фоне процессов естественной регуляции численности в популяциях лисицы протекают сложные процессы изменения структуры и репродуктивного потенциала под воздействием промысла, разного по избирательности и интенсивности.

2. Стихийно установившаяся зависимость между интенсивностью промысла и изменениями численности имеет следующий вид: на фазе роста численности интенсивность изъятия снижается, на фазе снижения численности - повышается. При неизменной наблюдаемой плодовитости и выживаемости животных возможно ежегодное изъятие 50% животных от первоначальной численности без ущерба для репродуктивного ядра популяции.

3. Избирательность отлова имеет одну и ту же направленность на разных фазах цикла численности: вероятность добычи самцов выше, чем самок, молодых животных выше, чем взрослых. Такой характер промысла приводит к существенным перестройкам в послепромысловый период: в относительно большем числе сохраняются взрослые, а среди них самки. Доля молодых животных оказывается меньше, чем была к началу промысла. Это приводит к увеличению относительного прироста численности популяции.

4. В популяциях лисицы сохраняется авторегуляторный механизм контроля численности зависимыми от плотности факторами, он заключается в обратной пропорциональной зависимости между численностью популяции и долей самок, вступающих в размножение.

5. Поскольку на численность лисицы оказывают влияние не только внутренние, но и внешние по отношению к популяции факторы (что выражается в изменении среднего числа плацентарных пятен и естественной смертности молодых), то наиболее рациональной стратегией ведения промысла будет "следеющая" стратегия (по Коли, 1979), которая сводится к увеличению интенсивности промысла на фазе роста (после достижения популяцией численности, равной $K/2$) и снижению интенсивности промысла на фазе падения численности.

6. Имитационное моделирование популяции обыкновенной лисицы подтвердило в большинстве случаев правильность полученных оценок коэффициентов выживаемости и плодовитости, а кроме того, показало, что при малых интенсивностях изъятия наиболее выгодным будет применение на промысле орудий и способов лова, изымающих с высокой избирательностью молодых животных; при высоких, предельно допустимых интенсивностях изъятия можно добиться максимальной добычи, применяя неизбирательно действующие орудия и способы лова.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для планирующих организаций: при составлении прогноза заготовок шкурок обыкновенной лисицы следует учитывать установленную нами зависимость интенсивности изъятия от численности популяции и принимать во внимание, что периоды роста заготовок бывает короче по времени, чем периоды снижения.

2. Для охотников: а) если на фазе роста численности нет возможности увеличить промысловую нагрузку до такой степени, чтобы численность перестала увеличиваться, следует применять способы добычи, обладающие наибольшей избирательностью отлова молодых живот-

ных (например, большинство капканных способов, которые также обладают высокой избирательностью отлова самцов); б) если же есть возможность увеличить промысловую нагрузку на фазе роста численности, то следует применять наименее избирательно действующие способы отлова (например, охота загоном на мотонартах, некоторые способы добычи ружьем). При этом можно снять максимальный урожай, не подрывая репродуктивных возможностей популяции.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

1. Н.С.Корытин, В.С.Смирнов, Н.Н.Соломин. Анализ характера опромышленения популяции красной лисицы из Кировской области на основе динамики возрастной структуры.- В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1978, с.15-16.

2. Н.С.Корытин, В.С.Смирнов. О воздействии разных способов промысла на популяцию лисицы в Курганской области.- В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Ш. Животный мир. Свердловск, 1978, с.32-33.

3. Н.С.Корытин, И.Е.Бененсон, Н.Н.Соломин. Имитационное моделирование промысловой популяции красной лисицы.- В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья: Тез.докл.респ.совещ. Иркутск, 1979, т.4, с.28-29.

4. В.С.Смирнов, Н.С.Корытин. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях.- Свердловск, 1979, - 78 с.- (Препринт/ Ин-т экологии растений и животных Урал.науч.центр АН СССР).

5. Н.С.Корытин, Н.Н.Соломин. Влияние плотности на долю размножающихся самок в популяции лисиц.- В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1980, с.13-14.

6. Н.С.Корытин, В.С.Смирнов. К теории биотехнии.- В кн.: Обогащение фауны и разведение охотничьих животных: Тез.докл.науч.

конф. Киров, 1982, с.29.

7. Н.С.Корытин, А.Д.Ендукин. Сравнение двух методов определения возраста у красной лисицы.- В кн.: Вопросы экологии животных. Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1982, с.17.

Подписано к печати 25.03.83 НС 19056 Формат 60x84/16
Бумага типографская № 3. Печать офсетная. Объем 1,0 уч.-
изд.л. Тираж 100 экз. Заказ № 231 Бесплатно. Уральский
университет, 620083, г.Свердловск, К-83, просп.Ленина, 51

Типолаборатория ун-та, Свердловск, пр.Ленина, 51