АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

В. С. СМИРНОВ

МАТЕМАТИКО-СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МЕТОДОВ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Пути их совершенствования, определения точности и достоверности результатов учета

Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Свердловск 1965

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

В. С. СМИРНОВ

МАТЕМАТИКО-СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МЕТОДОВ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Пути их совершенствования, определения точности и достоверности результатов учета

Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Свердловск 1965

Работа выполнена в лаборатории зоологии Института биологии Уральского филиала Академии наук СССР

Защита состоится на заседании Объединенного ученого совета при Институте биологии Уральского филиала АН СССР (г. Свердловск, 8, ул. 8 Марта, 202)

1965 г.

Дата рассылки автореферата 1965 г.

В экологических исследованиях широко используются количественные оценки. Они позволяют проводить более детальный и углубленный анализ изучаемых явлений. Одной из важнейших количественных оценок для эколога является оценка численности исследуемой популяции. Сколь бы ни благоприятными для популяции казались условия существования, но если численность ее снижается, вопреки всему кажущемуся благополучию можно утверждать, что популяция находится в неподходящих для нее условиях. Оценка численности и анализ ее изменений являются важнейшим критерием, по которому мы оцениваем степень соответствия между тем, каковы потребности популяции, вида, и тем, насколько эти потребности удовлетворяются конкретными условиями существования. Поэтому методы учета численности, их точность и надежность не могут не привлекать самого пристального внимания.

Не меньшее значение имеют учеты численности животных и при организации хозяйственных мероприятий (планирование и регулирование промысла, истребление грызунов — вредителей сельского хозяйства, распространителей инфекций, паразитов и т. д.).

На вопрос о точности оценок численности обращали внимание в свое время Д. Н. Кашкаров (1927, 1933), А. Н. Формозов (1952, 1961, 1963), Н. П. Наумов (1963), В. В. Кучерук (1963). Однако, несмотря на столь давнюю постановку вопроса, методы учета численности животных, при всем обилии исследований по их совершенствованию, продолжают оставаться недостаточно надежными. Зачастую в качестве оценки численности берутся показатели, основанные на столь ограниченном материале, что даже опираясь на вполне надежный метод, они могут дать лишь весьма и весьма приближенное представление о численности. Да и сами методы

далеко не всегда позволяют получить информацию о численности в чистом виде. Очень часто в качестве оценки численности берутся показатели, отражающие одновременно численность и подвижность животных или численность и способ сбора материала, т. е. показатели, взятые в качестве оценки, представляют собой две переменные величины (или больше). Полученный показатель, отражающий численность объекта учета, отягчен искажениями, вызываемыми другими факторами. Наконец, из всего обилия количественных показателей, в той или иной мере отражающих численность животных, в качестве оценок численности используются лишь немногие, к тому же зачастую не самые надежные. Причина такого необоснованного выбора показателей, характеризующих численность популяции и ее динамику, чаще всего в том, что выбор делается без рассмотрения точности, какую может обеспечить метод, в сравнении с тем, что можно было бы ожидать, если опираться на другие аналогичные показатели. Да просто никто и не ставит вопроса в этом плане. Считается, что метод точен, если получаемые с его помощью оценки не противоречат ожидаемому или полученному ранее другими методами учета. Такой грубо эмпирический подход к оценке пригодности разных методов учета неоправдан хотя бы потому, что существует целый раздел математики, посвященный специально методам выборочных исследований, издано большое количество пособий по статистическим методам исследований для биологов.

В реферируемой диссертации мы поставили своей целью отыскание принципиально новых путей оценки численности. Естественно, потребовалось выяснить степень точности и достоверности результатов учета, получаемых с помощью наиболее распространенных методов; степень пригодности сравниваемых методик и условия, необходимые для того, чтобы обеспечить нужную точность при производстве учетных работ; пути повышения точности и снижения затрат на получение результатов с заданной точностью.

В качестве материала использованы данные учетов численности промысловых зверей, проводившихся в Свердловской и частично в Курганской области в течение нескольких последних лет: маршрутные и маршрутно-окладные учеты, авиаучеты копытных и их следов, учеты мышевидных грызунов линиями ловушек, анализ добычи белки охотниками. Часть учетов проводилась общепринятыми методами, но в отдельных случаях по ходу работ вводились некоторые изме-

нения в целях выяснения деталей. Использован обильный материал по динамике численности песца, накопленный за восемь лет исследований в Ямало-Ненецком национальном округе Тюменской области.

В диссертации широко использованы литературные данные, полученные разными авторами при разработке методов учета и применении их для исследовательских целей. Объем диссертации—450 страниц. Она состоит из введения (15 стр.), заключения (9 стр.) и шести глав, в которых рассматриваются вышеуказанные вопросы. Имеется 29 таблиц и 18 графиков и рисунков. В списке литературы приводится 327 наименований использованных печатных работ, в том числе 67—на иностранных языках.

Глава I. ПРИМЕНИМОСТЬ ПОЛОЖЕНИЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИ К МЕТОДАМ УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ

В этой главе объемом 53 стр. дается краткий обзор приемов и правил математической статистики, применимых к учету численности.

Всякий учет численности—это прежде всего количественная оценка изучаемого явления, поэтому совершенно недопустимо, оценивая ее, идти вразрез с существующими правилами математики. Поскольку все результаты учета, какими бы методами они ни были получены, являются выборочными оценками, к тому же основанными на изучении ничтожной части от всей исследуемой совокупности, то, совершенно бесспорно, оценивать их следует с позиций математической статистики. Это значит, в качестве оценки следует брать не просто среднюю арифметическую, как это принято делать, а учитывать и среднюю квадратическую ошибку или даже объединять оба эти параметра ряда распределения в форме доверительного интервала. Способ вычисления средних арифметических всегда одинаков. Что же касается вычисления средней квадратической ошибки, а особенно — доверительных интервалов, то их вычисление может идти разными способами, в зависимости от того, что представляет собой ряд распределения изучаемых явлений, подчиняется ли он тому или иному из известных теоретических распределений. Наиболее изученными теоретическими распределениями являются нормальное, биномиальное и распределение Пуассона (распределение редких дискретных явлений). Исходя из теоретических предпосылок и опираясь на данные конкрет-

ных учетов численности, следует заключить, что к материалам количественного учета наиболее применимо распределение Пуассона. Обработка статистических рядов, распределенных по этому закону, значительно упрощается тем, что дисперсия в распределениях такого типа равна полученному среднему арифметическому, и если весь полученный ряд распределения рассматривать как одно наблюдение, то число встреч можно расценивать как среднее арифметическое и в то же время как квадрат средней квадратической ошибки. Ошибка в таком случае равна квадратному корню из числа животных или их следов, обнаруженных при учетах. Хотя это правило верно не всегда, но в случаях исключений ошибка может быть больше определенной таким способом, а никак не меньше. Такой предварительной оценкой возможной величины статистической ошибки удобно пользоваться по ходу исследований.

Широко распространено мнение, что для обеспечения необходимой точности нужно обследовать определенную площадь или определенную долю от всей территории, подлежащей оценке, отработать определенное количество ловушко-суток и т. д. В действительности же, как нами показано, точность данных учета зависит от числа зарегистрированных или добытых животных. Любой метод учета численности, если в нем нет систематических погрешностей, может дать сколь угодно высокую точность при условии, если число учтенных животных будет неограниченно большим. Естественный практический вывод из этих соображений: ни один метод не может сравниваться по точности с любым другим методом, если при сопоставлении не учитывается рекомендуемый автором метода минимум числа наблюдений. А поскольку в методах учета численности вообще не принято указывать, какое число регистраций надо принимать в качестве обязательного минимума, то и сравнение двух методов по их точности становится бессмысленным. Точнее тот метод, который позволяет собрать большее количество наблюдений при равной затрате сил и средств. Эти соображения полностью соответствуют положениям математической статистики, разработанным специально для случаев выборочного учета, но до сих пор не принимавшимся во внимание большинством зоологов, так или иначе связанных с учетами численности животных.

Первая глава заканчивается систематизацией существующих методов учета. По характеру данных, по которым

оценивается численность, все методы учета подразделяют на прямые и косвенные. К прямым следует относить только те методы, в которых первичные данные получаются в результате подсчета количества особей, обитающих на определенной территории. Разнообразие проявлений деятельности, функционально связанных с плотностью населения животных, приводит к тому, что косвенные методы определения численности, в отличие от прямого подсчета, могут быть чрезвычайно разнообразными. Однако, применение таких методов требует более ответственного обращения с количественными оценками, более строгого соблюдения требований математической статистики.

Глава II. МЕТОДЫ ПРЯМОГО УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ

Вторая глава объемом 22 стр. посвящена методам прямого учета. Математическая обработка таких данных наиболее проста. Поскольку здесь регистрация каждого животного привязывается к местности и представляет уже оценку численности, в целях устранения влияния случайных факторов требуется только получить достаточно большое число наблюдений, отыскать среднюю арифметическую, ее ошибку и доверительный интервал при выбранном уровне значимости. Для животных, распределение которых по территории не обнаруживает каких-либо закономерностей, дисперсия равна среднему арифметическому в полном соответствии с законом Пуассона. Если даже местонахождение каждой особи привязано к определенному биотопу или элементу рельефа, растительности и т. д., но в качестве единицы обследуемой площади берутся участки достаточно большие, включающие все существующие разности биотопов, элементы рельефа или растительности пропорционально их встречаемости на всей обследуемой территории (биотопические разности достаточно малы по сравнению с величиной единицы обследуемой площади), то и в этом случае распределение наблюдений подчиняется закону Пуассона. Для случаев, когда закономерно изменяется средняя плотность животных (во времени или в пространстве), закон Пуассона проявляется в несколько измененной форме, поэтому вычисление ошибок и доверительных интервалов ведется посредством приемов, специально разработанных для подобных случаев. Наконец, если животные образуют закономерные скопления (стада, колонии, семьи), этот закон проявляется только по отношению к рас-

пределению таких сборных единиц наблюдения, но не к отдельно взятым животным, входящим в состав стада, колонии, семьи. На примере распределения встреч копытных, выявленного нами при авиаучете (лось, косуля), а также литературных данных (работы Ю. А. Герасимова, 1961, 1963) показаны приемы обработки результатов прямого учета численности.

Методы прямого учета применяются в практике значительно реже, чем косвенные. Для их осуществления необходимо обязательное условие достаточной полноты учета. Если даже проводится подсчет животных на местности и получаемые результаты сразу привязываются к территории (необходимое условие прямых учетов численности), но заметная часть животных не обнаруживается, например, по причине их осторожности или высоких защитных свойств обследуемого биотопа, такой учет следует считать прежде всего относительным. Получаемая оценка численности лишь пропорциональна, но не равна действительной численности. Перевести ее в абсолютную численность возможно только с применением поправочных коэффициентов. Примером такого учета может быть общеизвестный метод учета белки с лайкой. Защитные свойства биотопов весьма различны, и сбросить это условие со счета—значит получить заведомо неточные данные.

Глава III объемом 75 стр. и глава IV объемом 55 стр. посвящены методам учета численности, опирающимся на косвенные показатели. В третьей главе разбираются методы, основанные на учете результатов естественной деятельности животных (подсчет числа пересеченных следов, приходящихся на единицу учетного маршрута, числа нор, гнезд, поселений на единице площади, числа конкреций помета, обнаруживаемых на площадках или учетных лентах). В четвертой же главе рассматриваются показатели, получаемые в результате искусственного вмешательства в деятельность животных. Наиболее известным методом учета этой категории является учет путем отлова животных стандартным количеством ловушек (капканов, давилок, ловчих цилиндров, канав) за стандартный же отрезок времени; совершенно аналогичной этому является оценка численности по дневной добыче охотника.

Глава III. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛОТНОСТИ ЖИВОТНЫХ НА ЕДИНИЦУ ПЛОЩАДИ КОСВЕННЫМИ МЕТОДАМИ

Оценка численности по числу следов, пересекаемых учетным маршрутом, применяется повсеместно и по отношению

к большинству видов млекопитающих. Частота встреч следов при неизменности всех прочих условий пропорциональна плотности населения вида. Однако условия не могут оставаться постоянными: изменения погоды, обилия кормов, глубины снегового покрова и т. д. приводят к тому, что изменяется следовая деятельность учитываемых животных. Учесть все отклонения в условиях существования и влияние их на следовую деятельность невозможно, но действие всего комплекса факторов при их изменениях отразится на результатах учета лишь постольку, поскольку изменится средняя протяженность суточного наследа животных.

Отправным моментом для приведения данных о встречаемости следов на единицу учетного маршрута в соответствие с плотностью населения животных может быть известная из теории вероятностей задача Бюффона: если бросать тонкую прямую иглу на плоскость, разграфленную параллельными прямыми линиями, то вероятность того, что игла пересечет какую-либо прямую, пропорциональна длине иглы. Предложенная А. Н. Формозовым в 1932 г. формула совершенно правильно отражает существо зависимости между плотностью населения вида, средней длиной суточного наследа животных и встречаемостью следов их на единицу учетного маршрута. Позднее эта формула неоднократно пересматривалась рядом авторов (Малышев, Перелешин, Вершинин, Гусев, Граков, Дулькейт и др.). Существо основных дополнений, внесенных в эту формулу, коротко можно описать так. Если наследы животных прямолинейны и пересекаются маршрутом под прямым углом, то площадь, занимаемая животными, следы которых пересекаются маршрутом, равна произведению длины маршрута на длину суточного наследа животных. Формула Формозова в первоначальном виде отражает только этот частный случай. Если учитывать, что наследы ориентированы на местности беспорядочным образом и угол пересечения может быть произвольным, следует считать ширину обследованной полосы меньшей, чем длина суточного наследа, в 1,57 раза. Эту поправку совершенно ясно обосновал математически С. Д. Перелешин (1950). Он же оговаривается, что даже при непрямолинейном наследе эта поправка остается неизменной. Совершенно очевидно, что, поскольку ширина полосы, охваченной учетом, равна средней арифметической проекции прямолинейного наследа на прямую, перпендикулярную маршруту, а наследы имеют произвольное направление, с полным правом можно принять за

ширину полосы и среднюю арифметическую проекций наследов на сам учетный маршрут. Далее, наслед может быть разбит на произвольное число отрезков. Проекция всего наследа равна сумме проекций всех отрезков. А поскольку направление наследа произвольное, произвольным же может быть и направление каждого отрезка. Наслед, имеющий любое очертание, можно представить состоящим из множества прямых отрезков, ориентированных по отношению к смежным отрезкам этого наследа произвольно. Отрезки могут составлять ломаную линию любой конфигурации; ширина учетной полосы меньше длины наследа в 1,57 раза даже в том случае, если наслед имеет любое очертание. Безусловно, при этом один и тот же наслед может пересекаться маршрутом неоднократно. Никаких искажений в формулу Формозова это обстоятельство не вносит. Показано, что формула Формозова применима ко всем случаям, независимо от конфигурации наследов и от степени наложения следов один на другой. Рассматриваются также изменения, вносимые в формулу другими авторами.

Основным недостатком всех вариантов формулы Формозова является недоучет авторами того обстоятельства, что в нее входят два статистических показателя: среднее число пересечений следов на единицу маршрута и средняя арифметическая протяженность суточного наследа. Вероятность того, что произвольно проведенный маршрут пересечет наслед, подчинена закону Пуассона, поэтому общее число наследов имеет ошибку, равную квадратному корню из этого числа. Линейные маршруты представляют наиболее просто выполнимую часть работы и имеют, как правило, очень большую протяженность. Учтенные наследы исчисляются по меньшей мере сотнями. В результате ошибка среднего числа наследов, приходящихся на единицу длины маршрута, невелика. Иначе обстоит дело с входящим в формулу средним арифметическим показателем протяженности суточного наследа. Число троплений исчисляется лишь немногими единицами, поэтому данный показатель определяется с большой ошибкой. Полученный конечный результат вычислений будет содержать ошибку никак не меньше ошибки того из сомножителей, который содержал наибольшую ошибку (в процентах к значению среднего арифметического). Поэтому важно знать, как велико варьирование длины наследа. В качестве примера рассматриваются данные 48 троплений соболя, проведенных Г Д. Дулькейтом (1957). Анализ этих данных по-

казывает, что дисперсия ряда распределения длины наследов (6,29) близка к средней длине их (5,21). Значит, число троплений должно быть достаточно большим, приблизительно равным числу учтенных на маршрутах наследов. Увеличение протяженности маршрутов против этого соотношения мало уменьшит статистическую ошибку конечного результата вычислений. В рассматриваемом примере с соболем наличие 48 троплений позволяет определить среднюю длину наследа с ошибкой, которая, если выразить ее показателем точности р, составит 6,9% от средней длины.

Даже столь большое число троплений не позволяет получить достаточно точную оценку плотности соболя. Не имеет смысла рекомендовать формулу Формозова для учета численности животных, если будет вытроплено лишь 3—5 наследов (например, Н. Н. Граков, 1960), а тем более—при единственном тропление (А. Ф. Чиркова, 1952) и пытаться на основании этого единственного тропления проверять правильность рассматриваемой формулы.

Широко практикуется учет зверей комбинированным методом: определение плотности следов на маршрутах и учет окладом на контрольных площадках. Оклад позволяет выявить число животных, вошедших в каждый квартал или вышедших из него. Этим способом невозможно учесть только животных, не выходивших за квартальные границы в течение суток, предшествовавших учету. Более частое расположение пересекающихся маршрутных ходов позволит устранить этот недостаток. Однако в способе математической обработки результатов оклада имеется недостаток, препятствующий полному подсчету даже тех животных, которые пересекают линии маршрутов: если одно животное вошло внутрь квартала, а другое вышло из него, считают, что внутри квартала животных нет. Если на каждый квартал приходится в среднем значительно меньше одного животного, то вероятность таких совпадений не очень велика. Чем выше число животных, приходящихся на одну ячейку контрольной площадки, тем больше вероятность совпадений входов одних животных с выходами других.

Для анализа данного явления нами вводится понятие о векторе суточного перехода. Вектор суточного перехода — это прямая, соединяющая начало и конец суточного наследа. Если вектор начинается внутри квартала, а заканчивается за его пределами, регистрируется один выход, независимо от того, что животное в течение суток могло неоднократно вхо-

дить и выходить. Извилистый реальный путь животного заменяется прямолинейным отрезком. Это значительно упрощает математическую интерпретацию закономерностей, определяющих вероятность совпадений входов и выходов разных животных в одном квартале.

Число входов (как по векторам, так и при обычном подсчете) в среднем равно числу выходов, и общая сумма входов равна общему числу выходов. В разных кварталах это равенство оказывается нарушенным и обнаруживается либо избыток входов, либо избыток выходов. Нарушение это вызывается случайными причинами, поэтому в совокупности многих случайных отклонений проявляется определенная статистическая закономерность. Число входов в отдельные кварталы может быть выражено средним арифметическим и дисперсией. Число выходов распределено точно так же. Разности входов и выходов, имея среднее значение, равное нулю, дают и отклонения, обнаруживаемые при учете как избыточные входы или избыточные выходы в некоторых кварталах. Возведение этих разностей в квадрат позволяет вычислить дисперсию рассматриваемых разностей, степень варьирования их в отрицательную и положительную сторону от среднего значения. Но дисперсия разности равна сумме дисперсий исходных величин, иначе говоря—сумме дисперсии входов и дисперсии выходов. Векторы на местности распределены случайно, как и их направления (местонахождение животного в начале суток столь же случайно, как и в конце суток). Следовательно, число векторов, входящих в квартал, имеет свою среднюю арифметическую и свою дисперсию, равную этому среднему арифметическому (закон Пуассона). Возведя в квадрат все положительные и отрицательные разности числа входов и выходов, сложив их и разделив на удвоенное число кварталов, получим дисперсию числа векторов; получим оценку степени варьирования среднего числа животных в квартале. Но дисперсия равна среднему арифметическому. Чтобы определить число животных, следы которых пересечены учетчиками на контрольной площадке, нужно сложить не сами числа избыточных входов в каждый квартал, а квадраты этих чисел. Избыточные выходы в среднем имеют тот же смысл, как и входы. Одни указывают, где находились животные за сутки до учета, а другие—где они находятся в момент учета. Поэтому, складывая квадраты как положительных, так и отрицательных разностей и деля их на 2, получаем усредненную оценку по двум дням.

Нами в течение ряда лет анализировались данные учетов промысловых животных, проводившиеся Госохотинспекцией Свердловской области. В диссертации отдельные примеры окладного учета разбираются детально. В частности, рассматривается учет лосей в марте 1963 г. в одном из добровольных охотничьих хозяйств. На площади в 126 км², разбитой на 63 квадрата (лесных квартала), судя по первым степеням разности (общепринятый способ подсчета), имелось не меньше 54 лосей. Вычисляя по квадратам разностей, мы получили оценку в 73 головы. Наконец, вычислив длину вектора суточного перехода, определили и вероятность того, какое число животных не пересекало квартальных просек в течение суток, предшествовавших учету. Таких животных вероятнее всего было 11, а общее число лосей на обследованной территории—около 85. Полученная оценка в полтора раза выше той, которую мы могли бы получить, если подсчет вести так, как рекомендовано методикой Жаркова—Теплова.

В комбинированном методе учета данные, получаемые на контрольных площадках, служат для выяснения зависимости между встречаемостью следов на единицу маршрута и встречаемостью животных на единицу площади, чтобы иметь возможность перевести относительные оценки численности, получаемые на многочисленных учетных маршрутах, в абсолютные численности. По существу эта операция представляет собой отыскание длины суточного наследа, но без тропления, косвенным путем. Поэтому важно определить число животных на площадке без систематических ошибок, важно исключить возможность недоучета. Нами показано, что, располагая правильно составленными данными о пересечениях следов на замкнутых учетных маршрутах (взаимно перпендикулярные маршруты, повторяющиеся с равными интервалами), можно определить истинную численность даже и в том случае, если ряд распределения наблюдений не подходит под закон Пуассона. Это может наблюдаться в том случае, когда животные держатся стадно. Можно определить и количество животных, по случайным причинам не выходящих за пределы квартала, т. е. животных, следы которых не обнаруживались учетчиками ни разу за время учетных работ.

Разумеется, более полный учет животных на площадке изменит величину пересчетного коэффициента и конечный результат оценки численности по данным маршрутных учетов. Но кроме закономерного занижения результатов учета, имеет место еще и статистическая ошибка получаемого коэф-

фициента. Ее можно отыскивать либо на основании повторных наблюдений, либо статистической обработкой данных, получаемых на многих площадках, либо разбивкой единственно имеющейся площадки на несколько равноценных частей и вычисления этих коэффициентов по каждой части независимо от других. Так, например, анализ площадки из Курганской области показал, что при 17 учтенных косулях и 97 пересечениях следов пересчетный коэффициент имел значение $0{,}455 \pm 0{,}07$, поэтому значение его можно считать верным в пределах от 0,22 до 0,66 (принимается в расчет 95-процентный доверительный интервал и распределение Стьюдента). Анализ 11 малых учетных площадок из Свердловской области показал, что для зайца пересчетный коэффициент при среднем значении 1,65 имеет ошибку $\pm 1{,}38$. Очевидно, что это число учетных площадок еще совершенно недостаточно, чтобы с удовлетворительной точностью определить интересующую нас величину. Необходимо значительно увеличивать объем работ на площадках.

Учеты на площадках требуют совместной работы 7—11 человек, что зачастую трудно организовать. Следует каждый учетный маршрут егеря спланировать так, чтобы он представлял определенным образом замкнутую фигуру. Так, 16 км маршрута можно замкнуть таким образом, чтобы охватить учетом 5 кварталов по 1 км² каждый. Учетные маршруты проводятся тысячами километров: в Свердловской области весной 1964 г. их протяженность составила 4742 км. При соответствующей прокладке эти маршруты могли быть одновременно и учетными площадками общей площадью более 1000 км², что, безусловно, повысило бы точность проводимых учетов.

При маршрутном учете обычно регистрируются все следы животных без выделения повторных пересечений. Увеличение числа пересечений, приходящихся на каждое животное, не повышает точности. Точность получаемой оценки определяется числом животных, следы которых пересечены. Повторные пересечения увеличивают среднюю арифметическую, но соответственно—и среднее квадратическое отклонение. Оценка относительной плотности по средней встречаемости следов объединяет в себе встречаемость животных на маршруте и повторность следов каждого животного. Для определения числа животных, обнаруженных учетчиком, достаточ-

но знать число пересеченных следов и дисперсию. Выведено уравнение для отыскания этого числа:

$$K^3M - K^2\sigma^2_м + (K-1)M^2 = 0$$

где K — среднее число повторных следов, M — среднее число пересечений следов на единицу маршрута, $\sigma^2_м$ — дисперсия распределения встречаемых учетчиком следов. Так, на маршруте протяженностью 116 км нами учитывались следы белки, зайца и горностая. Средняя встречаемость следов на единицу маршрута для этих трех видов составила соответственно 2,08, 2,32 и 1,53, число повторных пересечений—1,66, 2,02 и 3,3, а среднее число животных, учтенных на отрезке маршрута — 1,25, 1,15 и 0,46. Больше всего было учтено следов зайца, но учтенных белок оказалось больше, нежели учтенных зайцев. Горностаев на маршруте было втрое меньше, чем белок, хотя их следов обнаружено лишь в 1,33 раза меньше. Если эти показатели нельзя еще преобразовать в абсолютные численности без данных о протяженности или поперечнике наследа, то относительную численность они отразят более объективно. Усложнение же техники учетных работ невелико. Надо только указывать, какое число следов приходится на каждый стандартный отрезок маршрута учетчика.

Совершенно очевидно, что результаты наблюдений содержат значительно больше информации, нежели ее используется при современном уровне обработки. И это не только негативная информация вроде той, что проделанная работа недостаточна по объему, чтобы объективно оценивать численность. Это и позитивная информация, позволяющая по характеру ряда распределения полученных данных отыскивать показатели, существенно важные для правильной оценки численности. Более того, эти данные могут служить важной информацией о биологических особенностях животных (подвижность, привязанность к определенным биотопам и т. д.).

В третьей главе рассматривается также возможность учета следов животных с самолета. Лаборатория зоологии института биологии УФАН за последние годы выполнила около 6 тыс. км авиамаршрутов в целях учета численности копытных. Анализ 2250 км авиамаршрутов показывает, что распределение животных по территории будет охарактеризовано точнее, если учитывать их следы. Регистрация повторных следов одних и тех же животных не повышает точности, но регистрируются и следы тех животных, которые в момент учета оказались вне пределов полосы обзора. Фактическая ширина учетной полосы увеличивается на среднюю ширину

наследа. В результате даже для тех отрезков маршрута, где сами животные не были обнаружены, оказывается возможным составить представление о различиях в плотности. Однако это будет лишь оценкой соотношения численностей животных на сравниваемых территориях. Чтобы перевести эти относительные показатели в абсолютные, необходимо опираться на данные о встречах самих животных, поэтому точность оценки суммарной численности на всей территории не повышается привлечением информации о распределении и количестве встреченных следов. Если же достаточно полное обнаружение самих животных в полосе обзора невозможно (в условиях густого леса), то относительные показатели можно перевести в абсолютные численности только в том случае, если заранее известен средний поперечник наследа. Но в этом случае не имеет смысла регистрировать увиденные фрагменты наследов как доли некоего усредненного наследа, удерживаемого в памяти наблюдателя. Обнаружение даже незначительной части наследа надо рассматривать как наличие целого наследа (ибо на местности наследы бывают не в форме фрагментов, а неделимыми целыми). Регистрация наследов долями (половина, четверть, восьмая часть наследа), как это предлагает Б. Т. Семенов (1956, 1961, 1963), не только не повышает точности оценок численности, но и затрудняет необходимую статистическую обработку.

Учитывать животных можно не только по следам на снегу, но и по другим признакам их деятельности: по встречающимся погрызам, поедям, кормовым столикам, покопкам, лежкам, лункам, норам и помету. Рассматривается метод учета лосей, предложенный П. Б. Юргенсоном по образцу зарубежных исследователей. Автор недооценил надежность этого способа, приняв в качестве теоретического нормальное распределение. Здесь речь идет о дискретных явлениях, поэтому самым правильным было бы опираться на распределение Пуассона. Данные работ П. Б. Юргенсона (1961, 1963) с совершенной очевидностью подтверждают это положение: во всех трех вариантах проведенного им учета дисперсия равна среднему арифметическому. А это значит, что точность среднего арифметического целиком зависит от количества единиц наблюдения, и если на трех разных участках ошибки равны квадратным корням из числа учтенных на каждом участке кучек, то и для суммы этих трех участков ошибка среднего арифметического равна квадратному корню из суммы кучек (дисперсия суммы равна сумме диспер-

сий слагаемых). На трех участках учтено суммарно 736 единиц наблюдения, значит, средняя квадратическая ошибка равна 27, или 3,7%, а не 10,7%, как получилось у Юргенсона.

Совершенно аналогичные соображения высказываются относительно метода учета численности животных по числу обнаруживаемых на местности нор. Норы встречаются на местности редко, и большинство авторов ограничивается подсчетом лишь нескольких нор (до десятка, иногда немногим больше), полагая, что этого достаточно для оценки численности. На подсчете большого числа нор основано исследование В. Д. Скробова (220 пригодных для песца нор, в том числе 9 нор, занятых семьями). Эта попытка определить численность песца на Ямале путем маршрутного учета нор, их занятости и числа щенков в норе (Скробов, 1961, 1963) является наглядной иллюстрацией того, сколь серьезными могут быть ошибки. По данным, опубликованным в 1961 году, на Ямале летом 1959 года было лишь 3750 песцов. Добыто же в следующий промысловый сезон более 10 тысяч. Данные, опубликованные повторно в 1963 г., содержат указание уже на 13 тысяч песцов, обитавших на Ямале летом 1959 г. Однако, из этого числа, как и в предыдущей публикации, молодых было указано только 2500, а из 18 тысяч добытых зимой песцов (Ямал и Гыдан совместно) молодняка добыто около 16 тысяч. По нашим данным, излагаемым в пятой главе диссертации, в популяции песца молодняк составлял 72,5%, тогда как метод учета песцов на норах дал лишь 18,4%. Работа, на которую было затрачено целое лето, пройдено 1200 км маршрутов, дала результат, совершенно дезориентирующий хозяйственные организации, создающий ошибочное представление о динамике численности песца.

Только путем математико-статистической оценки результатов учета можно выяснить, заслуживают ли полученные оценки того, чтобы всерьез принимать их во внимание, и каким должен быть объем работ, дающих удовлетворительные показатели.

Глава IV. МЕТОДЫ, ОСНОВАННЫЕ НА ПОКАЗАТЕЛЯХ, ЯВЛЯЮЩИХСЯ РЕЗУЛЬТАТОМ ВМЕШАТЕЛЬСТВА В ЖИЗНЬ ПОПУЛЯЦИИ

Учет, сопряженный с физическим уничтожением животных, двусторонне связан с численностью. Прежде всего, попадаемость животных при неизменных условиях отлова бо-

лее или менее пропорциональна плотности их населения. Но существует еще связь обратного характера: численность животных в точке учета сама зависит от интенсивности облова, снижается по мере проведения учетных работ. Этим самым несколько снижается зависимость числа отловленных от численности, но открывается возможность давать более точные оценки. На эту сторону до сих пор не обращали внимания. Только за последние годы появились высказывания по поводу того, что при учете грызунов убыль числа добываемых подчинена определенной закономерности (Дулькейт, 1962, Танака, 1960, 1963). В большинстве же случаев на эту убыль смотрели как на досадную помеху, поэтому рекомендовали доводить время отлова до минимума (Кучерук, 1963).

Процесс учета путем отлова животных в предельном варианте может быть представлен как поголовное истребление всех обитателей обследуемого участка. В таком случае это будет уже прямой учет, а если известна площадь облова, то и абсолютный. Такой способ учета, несмотря на его трудоемкость, практикуют, если ставится целью получение точной оценки численности. Однако наиболее часто при учете мелких млекопитающих производят частичный вылов, вполне обоснованно полагая, что чем выше численность, тем больше животных может попасться в опреленное количество ловушек за единицу времени. При этом предполагается, что оценки численности не будут очень точными.

В определенных условиях каждое животное имеет постоянную вероятность попасть в какую-либо из выставленных ловушек. Чем больше плотность населения вида, тем большего вероятного числа попаданий следует ожидать. Между вероятным количеством животных, попадания которых в ловушки следует ожидать, и истинным числом попадающих не может быть полного тождества. Будут случайные отклонения. Они могут оказаться существенными при малом числе отловленных и будут стремиться к нулю при неограниченном увеличении усилий отлова. Это значит, что может быть найден некоторый минимум числа добываемых, обеспечивающий достаточно высокую точность. Укажем, что вероятность попадания тоже подчинена закону Пуассона, как и все прочие редкие случайные явления. Следовательно, для того, чтобы случайная ошибка не превзошла 10%, следует продолжать отлов до тех пор, пока не будет добыто 100 животных. Это условие до сих пор никем из лиц, разрабатывавших методы учета, не ставилось, поэтому сплошь и рядом

при учетах мышевидных грызунов, особенно редких видов, для оценки численности используют данные об отлове единиц или немногих десятков особей. Конечно, можно оценивать плотность населения вида и по 4 добытым экземплярам, но при этом надо знать, что статистическая ошибка составит 50%. 10 животных, добытых в другом месте, в другое время или относящихся к другому виду, еще не дают основания считать, что здесь плотность выше, нежели в первом случае. Не имеет значения, отработаны ли для отлова этих единичных экземпляров сотни или же тысячи ловушко-суток.

Количество животных, попавших в сотню ловушек, отражает не численность животных, а произведение численности на среднюю вероятность каждого животного попасть в эти ловушки. При неизменной вероятности попадания число отловленных могло бы быть надежным показателем относительной численности. Если бы сравнивались численности в одних и тех же условиях и в одно и то же время (разницу в день-два можно не принимать в расчет), то расхождения объяснялись бы только случайностью. Но всякие учеты нужны постольку, поскольку представляется возможность проследить динамику численности в течение длительного периода, сравнить разные биотопы по обилию в них интересующих исследователя видов или сопоставить плотности населения разных видов в том или ином биотопе. Любое из этих условий может сопровождаться изменениями средней вероятности попадания животных в ловушки и дать различные оценки при одинаковой плотности (или наоборот).

Средняя ошибка отыскивается простейшим способом (квадратный корень из числа отловленных) в том случае, если вероятность положительного исхода испытания очень мала по сравнению с вероятностью отрицательного исхода. Только в этом случае закон Пауссона приемлем. При очень высокой попадаемости, когда более половины ловушек дают положительный результат, несмотря на то, что добывается много животных, точность получаемых оценок численности снижается с определенной закономерностью. Некоторыми исследователями и отмечается, что при высоких плотностях результаты повторных отловов мало варьируют. Но надо учесть, что эти небольшие отклонения приобретают больший вес, нежели при малых плотностях. При низкой попадаемости животных основная масса ловушек остается настороженной в течение всего интервала времени между двумя осмотрами. Если же животные интенсивно попадаются (высокая

численность или активность), значительная доля ловушек срабатывает в начале интервала времени, а к концу остаются лишь немногие. Фактически сотней ловушек отрабатывается значительно меньше ста ловушко-суток. По мере того, как возрастает среднее число посещений, одновременно с ростом числа попаданий уменьшается и средняя продолжительность работы каждой ловушки. Если число посещений будет стремиться к бесконечному, число попаданий будет стремиться к 100%. Следовательно, при 99 и 100 попаданиях, несмотря на кажущуюся ничтожной разницу в числе добытых грызунов, разница в численностях может быть многократной и к тому же не может быть выражена количественно (бесконечной здесь следует считать численность, уже не оцениваемую при данном способе отлова).

Между числом отловленных и числом посещавших ловушки (включая и ловушки, в которые уже попали грызуны) существует математическая зависимость, которую можно выразить формулой:

$$M' = \lg \frac{n}{n_0} : 0{,}43429,$$

где M' — число посещений: n — число выставленных ловушек; n_0 — число ловушек, оказавшихся при проверке нетронутыми. При попадаемости свыше 20—30% показатель посещаемости, вычисляемый по этой формуле, отразит изменения плотности населения более объективно, нежели число попадающихся на каждые 100 ловушек.

Посещаемость давилок животными, как уже говорилось выше, есть непосредственный результат совместного проявления двух факторов: плотности населения животных и активности посещения ими выставленных орудий лова. Активность же посещения зависит от подвижности животных и от привлекательности приманки; оказывают влияние и такие факторы, как состояние погоды, умение исполнителя работ определить наиболее посещаемые точки микрорельефа и т. д. Поэтому оценка численности по числу зверьков, попадающихся в расчете на каждые 100 ловушко-суток (или по числу посещений, если попадаемость высокая) не является надежным показателем численности. Необходимо внести поправки на особенности поведения животных. Оценить и выразить количественно эти особенности практически невозможно. Однако в процессе учета, продолжавшегося несколько дней, создаются условия для разделения постоянной слагающей (особенности поведения данного вида в данной

обстановке) и переменной составляющей — плотности населения, убывающей по мере отлова. Необходимое условие для такого разделения —интенсивный вылов, достаточный для того, чтобы заметить убыль числа отлавливаемых от начала срока учетных работ к концу.

Если каждое животное имеет постоянную (по крайней мере не изменявшуюся закономерно в течение периода учета) вероятность попасть в ловушку, то число отловленных будет с каждым днем отлова убывать в геометрической прогрессии, точно так же, как и численность животных на отлавливаемом участке. Нами было показано (Смирнов, 1961, 1963, 1964), что по двум дням можно определить всю сумму членов убывающей геометрической прогрессии, т. е. численность животных, обитающих в зоне действия ловушек.

Анализ результатов отлова грызунов на 30 ловушко-линиях (15 тысяч ловушко-суток) позволил целиком подтвердить высказанные соображения: равенство средней арифметической и дисперсии и убывание числа отлавливаемых в геометрической прогрессии. Коэффициент корреляции между теоретическим рядом и эмпирическими данными этих отловов равен—0,999, что указывает на бесспорное наличие геометрической прогрессии убыли числа добываемых по дням отлова. В процессе выравнивания эмпирических рядов вычисляется показатель уловистости В—процент животных, сохраняющихся после каждого дня отлова. При расстановке ловушек с интервалом в 5 метров численность животных, обитающих в зоне действия всех 30 линий ловушек, снижалась в среднем на 17,7%. Однако эта величина не остается постоянной. Она изменяется по сезонам года и в повидовом аспекте. Так, красная полевка весной отлавливалась на 45,8% (В=54,2), а осенью—на 22,0%; красно-серая—соответственно на 28,4 и 15,9%; рыжая—на 20 и 13,8%. Именно эти различия в уловистости и не позволяют считать удовлетворительными оценки численности по числу животных, добываемых за день или за ряд дней. Весной, когда численность грызунов мала, из-за высокой уловистости оценки получаются завышенными, а осенью—наоборот, заниженными.

Показатель уловистости, выделенный из суммарной оценки попадаемости, может использоваться для характеристики активности животных, что имеет немалое значение при изучении экологических особенностей исследуемых популяций.

Доля животных, попадающихся в ловушки от числа оби-

тающих на облавливаемой территории, зависит не только от биологических особенностей животных и привлекательности приманки, но и от того, каковы интервалы между давилками. С уменьшением интервала она повышается. Более частая расстановка давилок увеличит добычу первого дня, но соответственно снизится добыча в следующие дни (уменьшается показатель В). Конечный результат вычислений остается неизменным. Поэтому можно выставлять давилки с любыми интервалами. Важно только в целях взаимной сравнимости брать постоянную протяженность линии ловушек. Результат определения численности стометровой линией ловушек покажет эффект, близкий к количеству отлавливаемых за 5 дней линией из 100 ловушек, расставленных с 5-метровыми интервалами.

Более частая расстановка ловушек может быть полезна, когда интенсивность облова слабая, животные ловятся вяло (например, замлеройки), и достоверного снижения числа добываемых не наблюдается. Увеличение количества ловушек на единицу длины линии позволит увеличить число добываемых в первый день и снизить плотность населения ко второму дню. Насыщение обследуемого участка ловушками целесообразно также при очень высокой плотности, когда число попаданий настолько велико, что значительная часть ловушек работает неполные сутки. Обычно в таких случаях принято проверять ловушки в течение суток неоднократно, не давая им длительное время оставаться сработавшими. Наконец, как ни парадоксальным может показаться такой вывод, при очень высокой уловистости целесообразно будет снижение привлекательности приманки, вплоть до применения малосъедобной приманки.

На неизолированных площадках убыль одних животных восполняется зверьками, мигрирующими в создавшийся «вакуум» со смежных территорий. На данных, заимствованных из работ С. А. Ларина (1964), Г. Б. Постникова (1955), Е. И. Орлова (1939), показано, что геометрическая прогрессия убыли имеет место не только на изолированных площадках, но и на открытых ловчих линиях. Только после длительного отлова, после того, как создастся заметная разность плотностей между облавливаемым участком и смежными территориями, количество иммигрантов начинает превышать количество эмигрирующих из зоны облова, и число отлавливаемых будет стремиться к постоянству. Неизолированные участки (линии или площадки) невозможно обловить

до полного прекращения добычи, но даже у таких подвижных животных, как песчанки, в первые дни отлова вселенцы незначительно искажают результаты вычислений, основанных на предположении геометрической прогрессии убывания.

Учитывая скорость убыли, можно получить показатель, отражающий только численность. Однако показатель этот остается относительным. Совершенно аналогично тому, как при подсчете следов на единицу маршрута можно определить число животных, следы которых учтены, но нельзя определить абсолютную численность, не имея данных о протяженности суточного наследа, точно так же и в данном случае невозможно найти абсолютную численность, не зная ширины полосы, с которой животные приходили к ловушкам. Если же в последний день отлова пересечь прежнюю линию ловушек перпендикулярной к ней линией, то выяснится и ширина полосы, в которой проводился отлов.

Закономерности, совершенно аналогичные рассмотренным, наблюдаются при промысле пушных зверей. При опромышлении одних и тех же угодий в течение нескольких дней обнаруживается убыль числа добываемых в геометрической прогрессии. Все закономерности, выявленные на мышевидных грызунах, повторяются при анализе добычи белки. Но если мышевидные грызуны могут отлавливаться в больших количествах, то добыча белки на одного охотника в день часто не превышает 10—15 зверьков. Статистические ошибки здесь приобретают существенное значение. Показано, что при анализе данных, полученных в результате нескольких повторных исследований, нужно суммировать сначала все данные первых, а затем вторых дней, и только суммы их подставлять в предложенную нами формулу (Смирнов, 1961, 1963). Если же подставлять в формулу данные каждого из повторных исследований и только результаты вычислений суммировать, тогда получатся завышенные оценки. При исследовании угодий, различающихся по показателю B (с закономерно различной уловистостью, какой бы причиной она ни вызывалась), суммировать следует лишь конечные результаты вычислений всей суммы членов ряда геометрической прогрессии.

Дается анализ значений статистических ошибок при вычислениях по формуле. Например, при добычливости охотника, равной 50%, сведения об отстреле 10 белок равноценны одной учтенной прямым методом белке при условии, если бы проводился полный учет, исключающий возможность пропус-

ка. При других уровнях добычливости иным будет и количество белок, добыча которых равноценна одной совершенно надежно учтенной белке.

Глава V. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ ПО ДАННЫМ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯМ В ПРОЦЕССЕ ПРОМЫСЛА (на примере песца Ямало-Ненецкого национального округа)

В этой главе объемом 77 страниц рассматриваются способы определения численности, основанные на анализе изменения возрастного состава промысловых зверей по мере опромышления.

Обычно методы учета численности опираются на наблюдения над животными в природе, поэтому всегда требуют проведения специальных учетных работ в большом объеме. Оценка численности промысловых зверей (напр. белки) по изменениям дневной добычи охотника позволяет использовать данные, получаемые охотниками в ходе самого промысла. Однако полученные оценки либо останутся относительными, либо понадобится собирать от охотников сведения о площади участков, на которых они охотятся. Таким образом, квалифицированный сбор материала для оценки численности перекладывается на охотников, которые могут получить его попутно со своей основной работой. Но для этого необходимо давать им определенный инструктаж. Оказывается, даже материал, собранный от любых охотников (черепа и тушки добытых животных) без всяких дополнительных данных о способе добычи может послужить для оценки численности опромышляемого вида.

Объектом наших исследований был песец Ямало-Ненецкого национального округа. В плане избранной нами темы наибольший интерес представляла возрастная структура популяции и ее изменения под воздействием промысла. Весьма важное значение приобрела методика определения возраста песцов, позволяющая с минимальными ошибками определять возраст животных. Такая методика была разработана нами (Смирнов, 1959 и более поздние работы). Существо метода определения возраста сводится к следующему. Канал корня клыка зарастает в течение всей жизни. По относительной ширине канала и определяется возраст животных. Первая и вторая возрастные группы различимы по этому признаку совершенно безошибочно. Возраст более старых животных таким

способом определяется со значительной вероятностью ошибочных определений. Возраст таких животных можно точно определить путем изготовления тонких шлифов с конца корня. Зубной цемент образует хорошо заметные годичные слои, подсчитывая которые, мы и определяем возраст песцов.

Простейшей оценкой численности промыслового вида могут быть данные заготовок. При постоянном числе охотников и мало изменяющихся условиях охоты объем добычи более или менее пропорционален численности. Однако, если это и верно для суммы добываемых за ряд лет, то в отдельные годы наблюдаются резкие отклонения. В разные годы в течение 8 лет добывалось от 5 до 80 процентов от числа имеющихся в зоне промысла взрослых песцов. Причиной таких отклонений может быть и поведение животных (наличие или отсутствие кормов, меняющее отношение животных к приманке), и миграции их в районы интенсивно развитого промысла, и условия погоды, в разной мере способствующие промыслу. Но если суммировать число животных одного года рождения, добывавшихся в течение ряда лет, недопромысел в одни годы компенсируется перепромыслом в другие, и по данным промысла за 4—8 лет, анализируя возрастной состав добываемых охотниками, можно вычислить, сколько животных из каждой генерации поступило в заготовки суммарно. Эта оценка значительно ближе к истинной численности, чем данные заготовок одного года. Уже после 5—6 лет опромышления генерации количество добываемых сокращается до единиц. Можно считать, что за 5—6 лет генерация опромышляется до конца. Правда, не учитываются животные, исчезающие из генерации по другим каналам, но эта убыль в многолетнем плане не испытывает особенно резких колебаний, ее можно считать постоянной. Поэтому вся популяция условно подразделяется на промысловое стадо и непромысловую часть (животные, погибающие по естественным причинам и не попадающие в заготовки). Оценки численности получаются несколько заниженными против истинных, но более пропорциональными последним, нежели данные заготовок.

Другой предложенный нами способ оценки численности основан на изменении возрастной структуры стада в течение промыслового сезона. Выведена формула для определения численности (Смирнов, 1959). В последнем написании эта формула выглядит еще проще:

$$N_o = N_{пр} \frac{C - B}{C - A},$$

где N_0 — предпромысловая численность, $N_{пр}$ — число добытых за сезон промысла, А—процент взрослых в популяции (определяется при вскрытии самок по числу послеплодных пятен в матках), В—процент взрослых среди добытых за промысловый сезон, С—процент взрослых среди сохранившихся до конца промыслового сезона.

Этот способ определения численности основан на том, что животные разных возрастов опромышляются с разной интенсивностью. Животные первого года жизни по присущим им биологическим особенностям, определяющим их поведение, отношение к орудиям лова и к самим охотникам, имеют почти в 3 раза более высокую вероятность попасть в промысел, нежели живущие в тех же условиях взрослые песцы. В результате названных различий по мере освоения промыслом изменяется соотношение молодых и взрослых в популяции. На каждого взрослого приходится все меньше молодых. Эти изменения обнаруживаются и на соотношении возрастов добываемых охотниками животных. В начале промысла на каждого взрослого приходится больше молодых, нежели к концу его, и чем интенсивнее опромышление, тем больше эта разница. Следовательно, чем более резкая разница в соотношении возрастов обнаружится в результате добычи определенного количества животных, тем больший процент составит это число добытых от общей численности.

Если способ суммирования позволяет определить численность лишь спустя несколько лет после анализируемого года, то применение формулы дает возможность определить численность год спустя. Но если известна численность осенью предыдущего года и число добытых за промысловый сезон, становится известной численность маточного поголовья весной. Зная, как прошло размножение, нетрудно оценить и численность к началу промыслового сезона.

Для более грубой, но срочной оценки численности может быть предложен еще более простой способ. Если процент взрослых среди добываемых песцов разделить на процент их, ожидаемый исходя из плодовитости, полученное частное покажет, какая часть поголовья уже изъята промыслом к моменту проведения анализа.

Для всех трех вариантов оценки численности используются материалы, собираемые от охотников, и данные о объеме заготовок. Чтобы получить более точные результаты вычислений, необходимо собирать от охотников большее количество черепов. Как в любом другом методе учета численно-

сти, здесь точность результата определяется объемом использованных учетных данных. Для точной оценки численности потребуется собирать ежегодно по 2—3 тысячи песцовых черепов и сотни тушек. Однако это не является проблемой. Если одному из охотоведов округа вменить в обязанность проводить постоянный контроль за численностью песца, он будет в состоянии выполнить всю работу от начала до конца. Разумеется, ему надо будет освоить и технику определения возраста, и приемы математических вычислений. Затраты на учет численности будут значительно меньше, нежели при подсчете нор или иным способом, а полученные оценки численности—надежнее.

Глава VI. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПЕСЦА НА ЯМАЛЕ И НЕКОТОРЫЕ ПРИЧИНЫ, ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ ЕЕ КОЛЕБАНИЯ

Разработка методов определения численности не может быть самоцелью. Данные о численности нужны для анализа биологических явлений. Они могут послужить при изучении конкретных теоретических или практических вопросов. Численность популяции есть результат взаимодействия популяции со средой, которую она населяет. Если оценки численности не содержат серьезных погрешностей и правильно отражают состояние популяции, надо полагать, что они должны составить единое взаимосвязанное целое с другими показателями (возрастной состав и плодовитость, интенсивность гибели и прирост поголовья за счет размножения). Чисто математические обоснования точности той или иной методики далеко не всегда и не для всех достаточно убедительны. В вопросе оценки пригодности предлагаемой нами методики мы оказались в выгодном положении в связи с тем, что имелся образец методики для сравнения: метод маршрутного учета песцов на норах дал оценки численности, идущие вразрез с результатами промысла в ближайший промысловый сезон. Но далеко не всегда удается проводить исследования двумя разными методами одновременно и иметь возможность сравнить их результаты, чтобы убедительно показать, какой из двух методов более приемлем. Однако, если удастся определить численность с достаточно высокой точностью, получаемые данные должны стать основанием для дальнейших обобщений.

В главе VI объемом 80 страниц рассматриваются полученные в ходе исследований данные о численности песца в

Ямало-Ненецком национальном округе. На примере песца показано, насколько взаимосвязаны динамика численности популяции и ее возрастная структура, интенсивность роста численности популяции и уровень численности маточного поголовья, насколько зависит уровень заготовок от всех этих факторов и как велика обратная зависимость динамики численности от интенсивности опромышления. Вскрыты и оценены количественно основные причины, вызывающие колебания численности, разработан способ отыскания оптимального уровня численности опромышляемой популяции, т. е. такого уровня, при котором можно будет изымать промыслом максимально возможное число животных, а вместе с тем сохранять к началу размножения достаточное количество песцов, чтобы численность песцов могла полностью восстановиться.

Не вызывает сомнения, что для правильного ведения промыслового хозяйства необходимо знать, каковы запасы промышляемого вида. Только при этом условии можно определить возможный объем заготовок. Анализ динамики численности песца показал, что заготовки изымают в разные годы отнюдь не постоянную часть промыслового стада. В одни годы имеет место недопромысел, но главным недостатком современной организации промысла являются повторяющиеся периодически случаи перепромысла. В год, когда лемминги малочисленны и труднодоступны для песца, он легко идет на приваду и интенсивно вылавливается. Дело еще усугубляется тем, что популяция песца, кроме промысла, в такие годы заметно страдает от эпизоотии дикования. Однако сама по себе гибель от эпизоотии невелика: 5—10 тысяч песцов, погибающих от нее — не столь уж большой урон при численностях в 35—55 тысяч. Но наши исследования показали, что в первую же весну после зимней вспышки дикования основная масса животных выключается из размножения. Весной 1958 года прохолостало 86% годовалых, а в 1962 году— 96%. Приплод дают только старые песцы, те, что пережили предпоследнюю вспышку, по-видимому, выработали иммунитет и во время последней вспышки оказались невосприимчивыми к вирусу дикования. В промысловый сезон, следующий после вспышки, популяция состоит преимущественно из старых песцов. Приплод молодняка незначителен, и численность стада оказывается заметно сниженной против нормальной. Однако при промысле это обстоятельство не учитывается. К весне второго года после дикования поголовье песцов оказывается столь малочисленным, что даже нормальное размно-

жение не в состоянии восстановить численность до прежнего уровня. Численность к осени такого года оказывается минимальной. Совершенно очевидно, что маточное поголовье, сниженное неумеренным промыслом до 7 тысяч в 1959 и 1960 гг., при всех благоприятных условиях, способствовавших размножению, не могло обеспечить достаточного прироста стада. Популяция тратит благоприятные годы на то, чтобы, преодолевая промысловую нагрузку, восстановить численность.

При современном уровне знаний не представляется никакой возможности сберечь популяцию от эпизоотии. Однако регулирование промысла, ослабление его в неблагополучные для песца годы позволило бы сохранить от истребления животных, благополучно перенесших дикование. Только за счет разумного планирования объема заготовок, неукоснительного соблюдения норм промысла можно повысить средний уровень заготовок с 25 до 35 тысяч.

Специальным разделом главы является анализ возможности определения оптимального уровня численности животных по плодовитости и дифференцированной смертности разных возрастных групп, того уровня, который позволяет изымать промыслом максимальное количество зверей, не нанося этим ущерба популяции. Однако даже сама постановка вопроса об отыскании оптимального уровня численности возможна при том лишь условии, если имеется возможность определять численность, выражать ее конкретными числами. Поэтому такая постановка вопроса, в нашем представлении, является логическим завершением стоявшей перед нами задачи — оценки методов учета численности, их совершенствования и дальнейшего развития.

Практика охотничьего хозяйства показывает, что мероприятия по охране и накоплению поголовья ценных промысловых зверей далеко не всегда дают положительный эффект. В разреженных популяциях запрет промысла вызывает значительный рост численности, но по мере увеличения плотности темп прироста сокращается вплоть до того, что наступает момент, когда даже в неопромышляемой популяции не оказывается никакого резерва, который можно было бы добывать.

Маточное поголовье является тем «неделимым фондом», который не должен вовлекаться в промысел. При снижении его численности и объем промысла неизбежно сократится. Но и регулируя промысел, численность маточного поголовья можно поддерживать на разных постоянных уровнях. Чем

интенсивнее в среднем опромышление, тем ниже будет этот уровень, и наоборот.

Известно, что у многих видов животных по мере увеличения плотности населения снижается плодовитость или повышается смертность молодняка, или оба эти фактора проявляются совместно. В тех реальных пределах, в которых изменяются численности песца в современных условиях, плодовитость песцов не обнаруживает существенной зависимости от плотности популяции. Резкие снижения плодовитости в послеэпизоотические годы четкой связи с плотностью популяции не имеют. Выживаемость же молодняка обнаруживает совершенно четкую, статистически достоверную зависимость от численности маточного поголовья. Наблюдения показали, что каждое увеличение численности маточного поголовья на тысячу голов приводит к увеличению смертности молодняка на 5%. Общий прирост поголовья равен Cxp^x, где С—плодовитость в расчете на одного взрослого, х — численность маточного поголовья в тысячах голов, р — величина, на которую изменяется выживаемость при изменении маточного поголовья на одну тысячу голов. Показан способ отыскания оптимальной численности маточного поголовья. Оптимальной будет та численность, при которой дальнейшее увеличение ее на одну тысячу составит столько же процентов от исходной численности, на сколько процентов снижается выживаемость молодняка от этого увеличения численности родителей. В примере с песцом Ямало-Ненецкого национального округа, при р=0,95, оптимальной будет численность маточного поголовья в 20 тысяч: увеличение его на тысячу составляет 5% от исходной, но и смертность молодняка тоже возрастет на 5%. Оптимальный уровень численности определяется одной только величиной р — уменьшением прироста поголовья при увеличении численности родителей на тысячу голов. При этом условии суммарный прирост численности, то количество песцов, которое можно изъять промыслом, равно Cxp^x Величина p^x в оптимальных условиях равна 0,367 (36,7% молодняка из числа родившихся будет выживать к моменту начала промысла). Более высокая выживаемость указывает на чрезмерно сниженную численность маточного поголовья (устойчивое из года в год избыточное опромышление, удерживающее численность маточного поголовья на уровне ниже оптимального), а более низкая выживаемость молодняка является показателем недостаточного опромышления. В оптимальных условиях, при численности маточного поголовья в

20 тысяч, если принять среднюю плодовитость равной 10 или 5 на одного взрослого, в округе можно будет добывать 36—37 тысяч песцов в год против современного среднего уровня заготовок в 25 тысяч. Для этого нужно только однажды ослабить опромышление, довести численность сохраняющихся от промысла песцов до 20 тысяч, а в дальнейшем не допускать перепромысла. При этом условии заготовки каждого года определятся только плодовитостью. В годы, когда плодовитость достигает 14—16 на пару (наиболее благоприятные годы), можно заготовлять 50—55 тысяч песцов. После плохого размножения (плодовитость—3,5 и 2,6 на пару родителей наблюдалась в 1958 и в 1962 году) можно добывать только 9—12 тысяч. Следует оговориться, что при оптимальном уровне возрастной состав популяции изменится в сторону увеличения процента старых песцов. Последние размножаются нормально даже в неблагоприятные по дикованию годы, когда молодняк не участвует в размножении, поэтому столь низкая плодовитость, какая наблюдалась нами, не будет повторяться.

Определение численности промысловой популяции — первоочередное условие для правильного хозяйственного использования ее. Воздействие промысла на численность достаточно велико, и регулируя его интенсивность, можно изменить динамику численности в нужном направлении. Для того, чтобы управлять численностью популяции, необходимо знать законы ее динамики. Ставится ли цель получить наибольший выход пушной продукции, или, наоборот, снизить вредоносность вида, наиболее экономичный путь достижения потребного эффекта определится отысканием оптимальных условий этого воздействия. При проведении истребительных работ эффект воздействия на динамику численности будет заметен только начиная с того момента, когда увеличение истребительной нагрузки не будет давать заметного увеличения количества истребляемых животных. В таких условиях плотность популяции за 5—7 лет сократится до нуля. Пока же увеличение нагрузки сопровождается пропорциональным ей увеличением числа добываемых, популяция в состоянии восстановить этот отход.

Методам учета численности посвящается немало специальных исследовательских работ. В еще большем числе исследований данные учетов численности используются при изучении закономерностей динамики численности популяций.

Количественные оценки получают все большее применение. Можно не сомневаться, что и в дальнейшем значение их в научных исследованиях будет возрастать. Уже в настоящее время ставится задача изучить биопродуктивность и энергетический баланс не только отдельных биотопов и по отдельным видам животных, но и в масштабе всей планеты и по всему комплексу населяющих ее живых организмов, как растительных, так и животных. В этом плане особую важность приобретают вопросы точности и достоверности тех количественных оценок, которые получают при сборе первичных материалов.

Всякую информацию о комплексах и совокупностях живых организмов можно получить только в форме выборок. Математическая статистика располагает весьма обширным арсеналом приемов обработки выборочных данных, в равной мере применимых в любой отрасли знаний, в том числе и для биологических исследований.

На первых порах развития экологии, пока количественные оценки, в том числе и оценки численности, занимали в ней не главное место, математический подход не был совершенно обязательным. Но за последние три десятилетия накоплено столько разнообразных методов учета и они так широко используются, что без математики невозможно ни сделать выбор, каким методом выгоднее проводить исследования, ни сравнить результаты учетов, проведенных разными методами. В настоящее время первоочередной задачей стало привести существующее многообразие методов учета в определенную систему. Безусловно, основой для такой систематизации и должна стать математическая статистика.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ В СЛЕДУЮЩИХ ПЕЧАТНЫХ РАБОТАХ АВТОРА:

1. Смирнов В. С. Белка-телеутка лесостепного Зауралья и возможности ее использования (автореферат кандидатской диссертации). Инст. зоологии АН Каз. ССР, Алма-Ата, 1954.

2. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале. Тр. Салехардского стационара УФАН, вып. 1, Тюмень, 1959.

3. Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Инст. биол. УФАН, вып. 14, Свердловск, 1960.

4. Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников Тр. Инст. биол. УФАН, вып. 14, Свердловск, 1960.

5. Смирнов В. С. Определение абсолютной численности промысловых животных по изменениям структуры их популяции и плотности населения под воздействием промысла. Вопросы организации и методы учета фауны наземных позвоночных. Тезисы докладов, М., 1961.

6. Смирнов В. С. Методы вычисления абсолютной численности стада промысловых зверей. Сб. «Применение математических методов в биологии», Л., 1961.

7. Смирнов В. С. Изучение биологии песца в Ямало-Ненецком национальном округе. Первое совещание по млекопитающим, тезисы докладов, М., 1961.

8. Смирнов В. С. Изменения численности песцов на Ямале за период с 1955 по 1961 гг. Проблемы зоологич. исследований в Сибири. Биол. инст. Сиб. отд. АН СССР, Горно-Алтайск, 1962.

9. Смирнов В. С. К таксономической характеристике песца Ямала и Гренландии. Тр. Инст. биол. УФАН, вып. 29, Свердловск, 1962.

10. Смирнов В. С. Определение абсолютной численности промысловых животных по изменениям структуры их популяции и плотности населения под воздействием промысла. Ресурсы фауны промысл. зверей в СССР и их учет. Изд. АН СССР, М., 1963.

11. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Тр. Инст. биол. УФАН, вып. 39, Свердловск, 1964.

12. Смирнов В. С. Мечение животных с помощью самокольцующих петель. Тр. Инст. биол. УФАН, вып. 38, Свердловск, 1965.

13. Смирнов В. С. Анализ динамики численности песца на Ямале. Сб. «Проблемы Севера» (в печати).

14. Смирнов В. С. Средняя арифметическая и статистические погрешности при выборочных методах исследований. Бюлл. МОИП (в печати).

15. Смирнов В. С. Учеты численности животных и методологические вопросы определения точности и достоверности их результатов. Тр ВНИИЖП, Киров (в печати).

16. Smirnov W. S., Schwarz S. S. Zur Physiologie und Populationsdynamik der Bisamratte in der Waldsteppe und im Hohen Norden. Zoologische Jahrbücher, Bd. 87, H. 4/5, 1960.

17. Smirnov W S. Determination of the abundance of the arctic fox, Alopex lagopus L. by estimating the age structure of the captured animals. Ekologia Polska, Seria A, T. 12, Nr. 5. Warszawa, 1964.

18. Смирнов В. С. Периодические снижения плодовитости песца на Ямале и их причины. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных (материалы совещания) Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1964.

НС 40209 30/XII-64 г. Зак. № 6337 тир. 250

г. Свердловск, Челюскинцев, 11. Цех № 3 объединения «Полиграфист»