

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

КОНТРОЛЬ ЗА ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ВОЛКА
ПО ВОЗРАСТНОМУ СОСТАВУ ДОБЫВАЕМЫХ ЖИВОТНЫХ

Свердловск

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

КОНТРОЛЬ ЗА ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ВОЛКА
ПО ВОЗРАСТНОМУ СОСТАВУ ДОБЫВАЕМЫХ ЖИВОТНЫХ
(Методические рекомендации)

Свердловск 1985

УДК 639.1 + 591.5 (7)

КОНТРОЛЬ ЗА ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ВОЛКА ПО ВОЗРАСТНОМУ
СОСТАВУ ДОБЫВАЕМЫХ ЖИВОТНЫХ

Методические рекомендации. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985

Методические рекомендации составлены доктором биологических наук, профессором В.С.Смирновым, кандидатом биологических наук Н.С.Корытиным и старшим охотоведом госохотинспекции при Пермском облисполкоме В.Г.Негановым.

На большей части территории страны проводятся зимние маршрутные учеты следов охотничьих животных (ЗМУ), в ходе которых оценивается и численность волка. ЗМУ допускает значительный недоучет волков. В Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР проведена практическая проверка возможности применения анализа возрастного состава для определения численности волка и ее изменений под воздействием истребления.

В предлагаемых практических рекомендациях поставлена цель вынести на широкое обсуждение перспективу внедрения этого метода в производственную практику. Метод состоит из двух частей: 1) сбор клыков для определения возраста; 2) определение возраста, анализ возрастного состава и определение численности волка. Возможность использования метода в практических целях зависит только от того, будет ли возможность собирать клыки волков повсеместно и регулярно.

Методические рекомендации адресованы в первую очередь охотоведам и другим работникам охотничьего хозяйства, а также студентам и другим специалистам в области зоологии и экологии.

Ответственный редактор доктор биологических наук, профессор Л.Н.Лобринский

Рецензент кандидат биологических наук
В.В.Ширяев

ВВЕДЕНИЕ

Численность волка в XX веке на территории СССР уже трижды возвратилась до весьма высокого уровня. Наиболее ощутимы были последствия для животноводства в 20-е и 50-е годы, когда пришлось принять чрезвычайные меры против этого хищника. Первую вспышку численности удалось ликвидировать к концу 30-х годов, хотя в этот период численность продолжала оставаться достаточно высокой. Второй период роста численности пришелся на военные годы и был обусловлен отсутствием кадров охотников. Благодаря интенсивным мероприятиям против волка эту вспышку численности удалось подавить более эффективно, чем первую: численность волка и ущерб от него к концу 60-х годов были настолько невелики в сравнении с концом 30-х годов, что казалось – с ущербом от волка в стране покончено если не навсегда, то во всяком случае, надолго. Но, по-видимому, именно эта успокоенность и позволила волку снова выйти из-под контроля в начале 70-х годов. Новый период подъема захватил целиком 70-е годы, а к середине 80-х годов численность, если и прекратила рост, то и сгружается пока очень слабо, несмотря на напряженную борьбу.

Первая и главная причина роста численности волка в первые два периода, бесспорно, социально-экономического характера. Ясно, что в перисыды Гражданской и Отечественной войны нехватало охотников. Но третья волна подъема численности волка очень нечетко связывается с этим фактором. Никаких социальных потрясений не было, однако, рост численности волка наблюдался повсеместно и весьма интенсивно. Отметим, что волны роста численности во всех случаях охватывали всю страну и, следовательно, не были обусловлены какими-то причинами местного характера. Можно предположить, что и третья волна вызвана снижением охоты на волка. Если не снижение числен-

ности охотников и их вооруженности, то во всяком случае, снижение числа человеко-дней на единицу территории в год. В 70-е годы это могло наступить в результате появившегося благодушного отношения к волку, численность которого в конце 60-х годов была весьма низкой. В этот период по всей стране развернулись мероприятия по охране природы, по сбережению дикой фауны, и волк стал рассматриваться как равноправный компонент этой фауны, заслуживающий того, чтобы и его тоже оберегали. Вообще не следует считать эту причину единственной. В печати немало обсуждались возможные причины последнего подъема численности хищника, но нет надежных данных, подтверждающих или, наоборот, отвергающих такие причины. Действительно, можно ли считать, что в начале 70-х годов число человеко-дней, затрачиваемых охотниками страны, было так же невелико, как в начале 20-х или в середине 40-х годов? Скорее всего, это не так, и причина роста численности волка может оказаться значительно сложнее.

М.П.Павлов (1982) в своей монографии "Волк" дает достаточно полный разбор возможных причин, способствовавших восстановлению волчьего поголовья в 70-е годы. Наряду с общим ограничением охоты и усилением разного рода актов, сокращавших саму возможность охотничьей деятельности, обсуждается увеличение кормовой базы волка.

Заметим, что борьба с волком в стране никогда не прекращалась, ни в годы войны, ни в 60-е годы. Так, судя по заготовке волчьих шкур в РСФСР, максимум добычи волка был в 1945 г., составив около 42 тысяч, а минимум - в 1968-1970 годы, около 4900 шкур. Разница - 8,5- кратная. Хотя принято рассматривать объем добычи как отражение численности животных, различие в численности волка в сравниваемые годы, надо полагать, было меньшим. Добыча волка в 1946 г. была по интенсивности охоты (процент изъятия из общего поголовья) значительно выше, чем в 1968-70 г. Это следует из того, что после

1945 г. и объем добычи, и численность быстро пошли на убыль, тогда как во втором случае интенсивность добычи была меньшей, и численность стала возрастать. Правда, если к этим данным подойти с более строгих позиций, то даже 8,5-кратное снижение численности за 23 года, - это всего лишь уменьшение численности добытых в среднем по 9,7% в год. Очевидно, и снижение истинной численности волков в стране тоже было не более этого. Таким образом, действия по истреблению волка, которые общепризнанно считают весьма успешными, эффективностью своей обязаны не столько высокому напряжению борьбы с ним, сколько своей продолжительности (23 года). Для сравнения возьмем периоды роста численности. В 1937 г. по РСФСР заготовлено около 13 тыс. шкур, в 3,2 раза меньше в сравнении с 1946 г. Это значит, что подъем численности был в эти 9 лет не больше, чем по 14% в год. Следовало бы полагать, что увеличение все-таки было менее чем 3,2-кратным. Но даже если принять эти темпы изменений численности, то ее рост в весьма благоприятных для вида условиях военного времени лишь вдвое превосходит темпы снижения численности в годы напряженной борьбы с ним.

Мы можем провести подобное сравнение и для последнего периода роста численности волка. Возьмем данные о добыче волков из монографии "Волк" (1985). В табл. 100 (стр. 570) указано, что в 1966 г. истреблено 6000 волков, а в 1980- 15 900, в 2,65 раза больше. Поскольку это увеличение пришлось на 14-летний период, казалось бы, можно считать, что ежегодное нарастание численности в среднем было по 7,2% в год. Однако, таблица содержит более детальное представление о составе добытых. Ведь численность можно считать возросшей во столько раз, во сколько раз увеличилось количество размножающихся животных. Взрослых волков в 1966 г. уничтожено 3444, а в 1980 г. - 12 164, т.е. больше в 3,53 раза. Среднее увеличение

количества добытых составляет уже не 7,2, а 9,4% ежегодно. А если учесть, что до 1970 г. объем добычи не возрастал, то полученное 3,5-кратное увеличение надо отнести не к 14, а к 10 годам, и за год численность волков увеличивалась в 1,13 раза, или на 13,5% в год. Оказывается, что если сравнивать темпы роста численности в годы войны с современным, различия нет. Мы отдааем себе отчет, что приведенные данные не могут претендовать на высокую точность. Но во всяком случае, они дают возможность сравнить эти два периода роста численности волка и заметить, что если она уж пошла на увеличение, то процесс идет в более высоком темпе, чем снижение.

Полученные результаты указывают на то, что рост численности волка в оба периода был примерно одинаков. Следовательно, стимулы к росту численности тоже надо расценивать как одинаковые. Несмотря на существенность факторов, приводимых М.П.Павловым в качестве причин, снизивших охоту на волка к началу 70-х годов, в годы войны ограничение охоты на волков, надо полагать, было куда более значительным. А это позволяет хотя бы весьма приближенно оценить, как велика роль пищевого фактора в нарастании численности в 70-е годы. Пищевой и другие возможные факторы, способствовавшие росту логоловья, в 70-е годы были столь же более благоприятны для увеличения его, в какой отрицательные факторы (в частности – более интенсивная охота) менее благоприятны в сравнении с началом 40-х годов. Если одна группа факторов в 70-е годы стала более благоприятной для размножения хищника, то в той же мере должна различаться и другая группа, препятствуя росту численности и компенсируя действие первой группы. Только при условии такого равенства мог поддерживаться одинаковый темп роста в 40-е и 70-е годы.

М.П.Павлов, анализируя причины последнего роста численности, дает развернутую характеристику положительных для волка фак-

торов, которую кратко можно выразить так: в 70-е годы обеспеченность волка кормом значительно выше, чем в 50-е годы. Улучшились для него и защитные условия. Но ведь и к началу 40-х годов обилие копытных было не выше, чем в середине 50-х, т.е. рост численности волка в годы войны произошел только за счет ослабления охоты на него. В 70-е годы такой же темп роста был обеспечен уже совместным действием ослабленной охоты и улучшенного питания. Из всего сказанного можно заключить, что применение тех же мер, и в том же объеме, как в 50-е годы, уже не вернет волка к прежней низкой численности. Теперь нужно приложить более напряженные усилия.

Популяция волка может существовать в равновесном состоянии численности, без роста или убывания, если исполнение поголовья за счет прибыльных в точности равно числу взрослых животных, погибающих от разных причин. Погибают же взрослые волки почти исключительно в результате охоты на них. Для стимулирования охоты введены премии за уничтоженных волков. Уничтожение любого волка не обязательно дает желаемый эффект. Даже в системе премий предусмотрена дифференцированная выплата за уничтоженных самцов, самок и щенков. Премия за щенка и волчонка вдвое меньше, чем за взрослого самца, и втрое меньше, чем за взрослую самку. Однако, если вникнуть в существование вопроса, такая дифференциация еще недостаточна. Матерью волчицу можно добить зимой (премия - 150 р.), но можно допустить ее до размножения и уничтожить вместе с выводком в 5 - 7 щенков (премия составит 450-550 р.). И та, и другая мера одинаково эффективна, к осени не будет ни волчицы, ни прибыльных. Уничтожение одних лишь щенков на логове даст охотнику 250-350 р. Но оставшаяся в живых самка следующей весной снова даст такой же приплод. Анализ возрастного состава добытых волков показывает, что в среднем по стране добывается 25-27% от численности взрослого поголовья.

Это значит, что каждая "средняя" волчица, став взрослой, успевает до своей гибели принести около 4 выводков. Численность же волков, с учетом взаимной компенсации подъемов и спадов, в среднем оказывается сбалансированной. Значит, от каждой пары матерых волков до размножения доживает тоже только одна пара потомков следующего поколения. Из 4 выводков самки, 20-28 щенков, основная масса погибает в раннем возрасте, преимущественно от причин естественного происхождения, а не от изъятия щенков охотниками. Уничтожение же взрослой волчицы равноценно уничтожению всего возможного потомства ее, 20-28 щенков. Если считать выплату 50 р. за щенка не слишком высокой ценой, то цена пары матерых - 1000-1400 р.; либо цена волчицы - 150 р., тогда премия за уничтоженного щенка - 10-12 р.

Эффективность борьбы с волком оценивают по общему количеству уничтоженных животных, включая волчат. Результаты заготовки волчьих шкур являются вполне объективным показателем. В основном добывча волков происходит в зимний период, когда прибыльные расценкиются наравне с матерями. Но добывать прибыльных вдвое легче, чем матерых (Смирнов, 1983 а); кроме того, прежде чем вступить в размножение, они должны пережить еще одну зиму, переяркими. Для популяции они являются менее ценной частью поголовья в сравнении с матерями. Поэтому для правильной оценки эффективности борьбы с волком следует рассматривать раздельно не только добытых волчат и взрослых, но и прибыльных отдельно от матерых и переярков.

Проиллюстрируем сказанное данными из монографии "Волк" (1985). В целом в РСФСР в 1966 г. щенками на логовах было уничтожено 42,6% от общего количества уничтоженных (2556 щенков), а в 1980 - 23,5% (3736 щенков). Количество добытых щенков увеличилось лишь в 1,5 раза против 3,5-кратного увеличения добычи взрослых. Очевидно, к 1980 г. организация мероприятий по истреблению волка более интен-

сивно нацелена на добычу взрослых. Принимаемые меры стали более эффективными. Из названной таблицы следует также, что разные способы добычи изменились за 14 лет непропорционально. С самолета стали добывать в 10,7 раза больше, а на облавных охотах - в 8,1 раза. И хотя с применением авиации в 1980 г. добыто только 1160 волков, а капканами - 2300, нужно еще иметь в виду следующее. Если стая обнаружена с самолета, то у матерых столь же мало шансов спастись, как и у прибыльных, тогда как другие способы добычи, очевидно, включая и капканный, изымают избирательно прибыльных. Для матерых создается больше шансов выжить. Поэтому следует считать, что авиация дала не меньший эффект, чем капканная добыча.

Существует одно важное, но не учитываемое в практике обстоятельство, которое существенным образом изменяет эффективность истребления волка в зависимости от его численности. Любому виду животных присуща способность к регуляции численности. В благоприятных условиях вид достигает какой-то предельной численности и прекращает дальнейшее ее увеличение. Пополнение становится равным отходу. При неблагоприятных условиях численность не может удержаться на столь же высоком уровне. Но после снижения численности стабилизация все-таки наступает, т.е. пополнение и отход уравниваются. Это правило распространяется и на волка. В условиях интенсивного истребления численность поголовья снижается, но лишь до определенного минимума, после чего наступает фаза равновесия. Равенство количества погибающих взрослых и вливающихся в популяцию прибыльных при повышенной смертности взрослых может наступить только при условии, если пополнение в расчете на каждого взрослого возрастет. Действительно, если обратиться к данным по возрастному составу добываемых в стране волков ("Волк", 1985), оказывается, что в расчете на каждого матерого добывалось такое количество прибы-

лых и перепрков: в 1931-40 гг.- по I,28, в 1941-50 - по I,22, в 1951-60 - I,62, в 1961-70 - I,29, , и в 1971-80 - I,90. Возрастание этого показателя указывает на то, что реальная емкость среды для волка возрастала против той численности, на которой удерживали волка принимаемые в стране меры по борьбе с ним. Вместе с ростом численности диких копытных, происходившим с 50-х по 70-80-е годы, возрастала и емкость среды, а вместе с ней-та численность, которой волк мог бы достичнуть без истребления. Истребление, разное в разные десятилетия, создавало разрыв между возможной и фактической численностью, и пропорционально величине этого разрыва возрастала интенсивность пополнения популяции. Поэтому мы не видим противоречия между тем, что в 50-е годы имело место снижение численности, а в 70-е - повышение ее, хотя интенсивность пополнения все время возрастала. Разрыв между возможной и истинной численностью в последние 30 лет неизменно был большим, и меры по истреблению, обеспечивавшие этот разрыв, тоже достаточно велики, во всяком случае более интенсивны даже в 70-е годы роста численности, чем в 30-е годы стабилизации ее.

К началу 80-х годов численность волка стала приблизительно равна численности на начало 50-х годов. Но тогда волк приносил столь большой ущерб животноводству, что пришлось принимать чрезвычайные меры. Сейчас этот ущерб значительно меньше. Это в какой-то мере можно объяснить тем, что изменилась форма содержания скота, улучшилась охрана его на пастбищах. Но главное в том, что волку для существования достаточно диких копытных и другой охотничьей фауны. Но если представить такой мысленный эксперимент,- снизить поголовье всех крупных животных в природе до уровня 40-х годов, то следствие представляется однозначным: потери домашних животных возрастут в несколько раз.

Волк и дикие копытные за множество тысячелетий своего совместного существования выработали приспособления, защищающие обе стороны, и хищника, и жертву, от чрезмерного изменения численности в ту или другую сторону. Хотя эти механизмы в деталях пока не изучены, но априори можно сказать, что отсутствие таких механизмов должно бы привести к исчезновению сначала одного, а затем и другого компонента этой системы. Поэтому, говоря о волке, можно предвидеть, что механизм регуляции численности у него существует; механизм, снижающий численность при уменьшении емкости среды, и повышающий при ее увеличении. Совместное же существование волка и человека при существенном воздействии последнего на природные комплексы составляет лишь сотни лет. Поэтому вид не выработал способности отличать свою "законную" природную добычу от животных, принадлежащих человеку и охраняемых им. На любое воздействие, направленное на снижение численности волка ниже доступной ему при данной емкости среды, популяция должна откликнуться более интенсивным пополнением. Наиболее простым на взгляд человека является более интенсивное размножение. Именно исследования плодовитости и ее изменений на разных фазах численности привлекают внимание ученых в этом плане. Но для популяции важно, чтобы увеличивалось или, в других ситуациях, уменьшалось поголовье матерых волков. Не только лучшая плодовитость, но и повышенная выживаемость щенков, прибыльных и переярков в равной мере приведут к интенсивному пополнению взрослого поголовья. На этой, второй составляющей баланса численности популяции, приходится заострять внимание по следующим соображениям. Вся наша дальнейшая задача состоит в том, чтобы дать определенные заключения о состоянии и изменениях численности волка на основании данных по возрастному составу добываемых золков. Исследование плодовитости самок представляет самостоятельную за

дачу, требующую специальных методов. Поэтому в данном случае целесообразно ограничиться следующим условием. Сколько бы молодняка ни появлялось на свет, а затем погибало в ранний, щенковый период жизни, в популяцию вольется определенное количество прибыльных, которых мы и обнаружим по результатам зимних охот. До их начала, пока клыки молочные, волчата как бы не существуют, а вливается в популяцию к моменту, с которого их постоянные клыки будут поступать на определение возраста. По тому, как велика доля прибыльных в популяции, будем судить о ее состоянии: следует ли считать, что происходит рост численности, уменьшение ее, или она стабильна.

Отказ от изучения плодовитости – вынужденный. Дело не только в том, что по сравнению с простым сбором клыков это значительно более трудоемкая работа. Любое исследование дает не абсолютно точные результаты, а содержит какие-то погрешности. Ограниченнное количество данных является лишь одной из причин. Есть еще методические неточности, специфические в каждом методе исследований, дающие всегда отклонения одного направления. Сравнения результатов, полученных одним методом, даже с двукратной систематической ошибкой (например, результаты зимних маршрутных учетов) позволят обнаружить наступившие изменения численности, составляющие лишь десяток–другой процентов. Так и плодовитость, определенная по числу щенков на логовах, может содержать погрешность за счет затаившихся щенков, отползших от логова или унесенных волчицей; за счет того, что логова малоопытных волчиц, щенящихся впервые, обнаруживаются легче, но возрастной состав всех размножающихся самок не будет тождественным возрастному составу самок, выводки которых обнаружены. Поэтому, сравнив плодовитость по летним наблюдениям с соотношением возрастных групп среди добытых зимой волков, можно получить противоречивые результаты: средняя плодовитость низкая

из-за преобладания выводков молодых самок, а пополнение популяции, благодаря размножению старших самок, интенсивное.

Ввиду особой важности волка для природных сообществ животных и ущерба, который он может наносить животноводству, следует самым тщательным образом изучать основные биологические особенности этого хищника. Последняя волна роста его численности заставила ученых с самым пристальным вниманием исследовать разные стороны его жизнедеятельности, включая способы охоты волка на копытных, взаимоотношения между членами одной семьи и представителями разных семей, формирование новых семей, дальность перемещения волчьих стай и единичек, включая выселения в новые места. А поскольку гибель преобладающего числа взрослых волков происходит в результате охоты на них, то и разные способы охоты, особенно их эффективность, тоже заслуживает пристального внимания. Выше мы уже отмечали, что урон, нанесенный популяции, определяется не абсолютным количеством уничтоженных волков, но и их возрастным составом. Потеря молодняка, не только щенков на логовах и волчат летом, но и прибыльных волков, менее существенна, чем потеря матерых. Но пока еще далеко не ясно, одинаков ли ущерб при уничтожении, например, 100 матерых по одному из каждой семьи, или обоих матерых в 50 семьях.

Соотношение числа волков, добытых разными способами, зависит, конечно, от того, как широко тот или иной способ применяется. Понятно, что по мере уменьшения численности применение авиации для уничтожения волка становится малоэффективным. Поэтому волки, добытые таким способом, составляют все меньший процент не только от числа добытых, но и от всего вольчего поголовья. Но это явление, пусть даже в ослабленной форме, относится и ко всем активным способам охоты. А это значит, что чем меньше становится численность, тем меньший процент их становится добычей охотников. Это является

одной из причин, почему трудно истребить волков поголовно.

Есть еще способы добычи волков, которые принято относить к категории "прочих". Сюда включаются как нестандартные активные способы, так и добыча при случайной встрече, и способ, довольно распространенный в снежный период, когда водитель, следующий на автомашине по своему маршруту, давит волка, вышедшего на дорогу. Интенсивность добычи этим способом зависит от развития автодорожной сети в той или иной области, и от интенсивности движения по дорогам. Но если это условие неизменно в течение ряда лет, то количество добытых должно быть пропорциональным численности волков. А активная добыча, как уже сказано, непропорциональна. И если соотношение волков, добытых активными способами и задавленных на дорогах, сдвигается в пользу последних, можно высказать предположение, что интерес к добыче волка у охотников ослабевает. Если этот процесс увеличения процента задавленных машинами прослеживается год за годом, следует ожидать увеличения численности волка, несмотря на снижение общей добычи.

Наша основная задача здесь - дать практические указания к собору и обработке материала по возрастному составу добываемых волков с последующим анализом возрастной структуры в целях контроля за состоянием численности. Но никакая работа не может выполняться тщательно и в необходимом объеме, если исполнители не будут представлять конечную цель. Мало знать, что делать, как делать и в каком объеме. Необходимо еще знать, для чего проводится та или иная работа. Поэтому мы дали весьма подробное введение и будем еще обращаться к общим вопросам в дальнейшем.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ВОЛКОВ

Наиболее точным методом определения возраста волков, как и многих других видов млекопитающих, является метод, разработанный Г.А.Клевезаль (1967). Задача состоит в том, чтобы подсчитать количество годичных слоев цемента в корне клыка. Каждому году жизни соответствует один слой цемента, поэтому работа по определению возраста сводится к подсчету таких слоев. Но сама процедура является весьма сложной и требует высокой квалификации. В стране имеются многие десятки специалистов, освоивших этот метод, и нет надобности и не будет возможности организовывать такие исследования в каждой области. Достаточно того, что на 10-15 областей будет один такой центр с квалифицированными специалистами и необходимым оборудованием.

При всей кажущейся ясности вопроса, в ходе анализов обнаруживаются клыки, в которых трудно подсчитать слои. У отдельных волков даже при большой толщине цемента (признак того, что зверь прожил несколько лет) слои либо совсем не выделяются, либо четкие разделяющие линии чередуются со слабыми; широкие слои чередуются с узкими полосками, выделяющимися очень слабо. Поэтому при определении возраста иногда случается, что возраст волка остается под сомнением. Только длительный навык в работе и постоянная практика облегчают исследование, поэтому целесообразно иметь небольшое число специалистов, но работающих не изредка, а постоянно. Очевидно, здесь нет надобности излагать эту процедуру определения возраста по методике Г.А.Клевезаль.

Существует другой метод определения возраста, значительно менее точный для определения возраста животных от перенярков и старше, но позволяющий вполне уверенно выделить из общей ма-

ссы группу прибыльных волков. Это метод, основанный на измерении ширины канала клыка. Метод прост и не требует специальных знаний или сложного оборудования. Этот метод (Смирнов, 1960) состоит в том, что у клыка, распиленного поперек в самой широкой части корня, измеряется ширина внутренней полости и ширина самого корня в этом месте. У прибыльных волков полость очень широкая, у переярков она заметно уже, а стени зуба толще. Зарастание полости продолжается всю жизнь, и у старых волков она выглядит как очень узкий канал по осевой линии в корне клыка.

В выборках клыков, поступающих на определение возраста, обычно около половины животных принадлежит к младшей возрастной группе. А это значит, что после выделения прибыльных объем работы для сложного и трудоемкого анализа по методике Клевезаль уменьшится вдвое. Да кроме того, хотя по ширине канала и нельзя определить точное количество лет, но в сомнительных случаях с плохо различимыми слоями цемента можно даже по ширине канала сказать, является ли волк относительно молодым, средневозрастным или старым. Тем самым возможно сделать выбор между двумя результатами подсчета, если они кажутся равноправными.

Разумеется, мы предполагаем, что при подготовке партии клыков и пересылке их на точное определение возраста зубы прибыльных будут высылаться наравне со старшими, хотя бы их возраст и казался отправителю бесспорным. Таковы требования работы с возрастным составом. Однако, кроме единственного клыка, который необходимо отправить, в распоряжении охотника, егеря, охотоведа или охотинспектора есть еще другие 3 клыка. Да и тот, единственный клык, который предстоит отправить на точное определение возраста, нужен не весь, а только часть корня. Поэтому исполнителям на местах представляется возможность выбора, от-

править ли весь клык, или сначала распилить его в нужном месте и коронку оставить себе для определения возраста по каналу.

Хорошо наложенная и долговременно действующая процедура сбора клыков для определения возраста должна предполагать, что поручаться она будет не случайным и времененным исполнителям. А это значит, у исполнителя появится желание разобраться в той простой работе, где не требуется специального оборудования.

Внутри клыка, как уже сказано, имеется полость, форма которой повторяет конфигурацию самого клыка. Она наиболее широка именно там, где и зуб имеет наибольшую ширину, — на расстоянии трети длины корня в направлении от шейки зуба. Поэтому, чтобы облегчить измерения, нужно перепилить клык поперек в этой наиболее широкой части. Заметим, что в исследование идет именно корень, коронка же, вместе с оставшейся частью корня при ней, не нужна. И если череп волка представляет коллекционную ценность, можно вклейте коронку на свое место, так что ценность черепа не пострадает. Это обстоятельство может иметь значение, потому что, с одной стороны, для анализа нужны клыки всех животных, а тем более — наиболее заметных, очевидно — старых. Потерять их для анализа только потому, что жаль портить внешний вид черепа, было бы нежелательно.

Конец корня можно отпилить простой ножевкой. Но для проведения массовых работ, если поступает большое количество клыков, рациональнее оборудовать станок, состоящий из электромотора, тонкой фрезы (она может быть абразивной или стальной, с мелкими зубьями) и зажима для фиксации клыка. При распиливании нужно следить за тем, чтобы в последний момент не произошло скольжения зуба, что может случиться, если он зажат на излом.

На полученном разрезе корень имеет форму, близкую к эллип-

су, как и полость, если она достаточно велика. У старых животных, по мере того, как полость уменьшается, она обычно становится более округлой, но нередки случаи деформации: в разрезе полость становится грушевидной или в форме восьмерки.

Дальнейшая задача состоит в том, чтобы измерить ширину корня в месте распила и ширину полости, чтобы выразить ее затем в долях от ширины корня. Измерение следует производить с помощью измерительной лупы со шкалой внутри, с ценой деления в ней 0,1 мм. Механический измерительный инструмент (например штангенциркуль) непригоден. Им хорошо измеряется наружный диаметр (ширина самого корня), но на внутренние края полости ножки инструмента не устанавливаются из-за внутренней кривизны.

Измерения следует проводить в двух взаимно перпендикулярных направлениях поверхности распила: по большой и малой оси эллипса. Ширина корня по большой оси может составлять от 11-12 мм у самок до 15-16 мм у самцов. Измерение в двух направлениях приходится проводить в связи с тем, что овал полости в разрезе может оказаться как подобным наружному очертанию, так и заметно удлиненным, из-за чего измерение по большому диаметру создает впечатление о большой ширине полости, тогда как по малому диаметру — о значительно меньшей. Поэтому как для зуба, так и для полости результаты измерений во взаимно перпендикулярных направлениях перемножаются. Получаем площадь прямоугольника, в который вписан эллипс внешних очертаний корня, и прямоугольника, в который вписано очертание полости. Отношение меньшего произведения к большему выражено в процентах и выбрано в качестве возрастного показателя. Оно соответствует отношению площади сечения полости к площади сечения всего зуба. Выбор места распила с отклонением на 1-2 мм влево или ниже не изменяет ве-

личины возрастного показателя: если распил пришелся не на наиболее широкую часть корня, а на начавшееся сужение, то и полость тоже пропорционально сужена, так что отношение неизменно.

На первом году жизни возрастной показатель лишь к весне уменьшается до 30–35%. В начале следующей осени он не превышает 25%. Поэтому, когда бы ни был добыт волк в течение зимнего периода, возрастной показатель в средине зимы у прибывших будет больше 30%, в среднем около 50%, а у старших – меньше 25%. По ширине канала можно уверенно сказать, прибыл ли волк, или он перелрск или еще старше. Таким образом, в какое бы время года ни были добыты волки, возрастные показатели прибывших образуют одну довольно компактную группу, а переярки отделены от них заметным промежутком. Начиная с переярков, скорость застарания полости корня равномерно убывает, поэтому возрастные показатели старших волков различаются меньше, сливаясь в сплошной ряд.

Постоянный клык появляется на смену молочному в сентябре, и в начале октября коронка развита нормально. Но если клык извлечь из челюсти, у октябрьских прибывших самый конец корня еще не сформирован, поэтому полость открывается наружу широким отверстием (рис. I). Оно, постепенно уменьшаясь, сохраняется до конца декабря, а иногда даже до начала февраля. При наличии



Рис. I. Клыки двух прибывших и взрослого (справа) волка.
У прибывшего в начале зимы (слева) конец корня открыт.
Показано место распила клыка взрослого волка.

отверстия такого волка можно уверенно считать прибыльным.

Может оказаться, что коронка была сломана при жизни волка. В таком случае мягкие ткани в полости клыка разрушаются, полость уже не зарастает с возрастом. Такой клык лучше не брать.

Извлечь клык из челюсти убитого волка невозможно: он сломается. Нужно отрубить от головы переднюю часть (щипец) и выварить ее в домашних условиях, пока мягкие ткани не начнут отставать от кости. После этого зуб можно вытащить из челюсти.

При подготовке клыка или одного только отпиленного корня к отправке необходимо приложить сведения о добитом волке: место добчи (область, район, село), дата добчи, пол волка, способ добчи и были ли добты другие волки из единой стаи, количество добтых и ушедших из стаи (или это волк-одиночка), указать фамилию охотника и домашний адрес. Эти сведения можно написать на листке бумаги, завернуть в нее зуб и обвязать ниткой.

Для получения надежных результатов анализа возрастного состава и правильного определения численности весьма желательно, чтобы в пробах были более или менее пропорционально представлены волки, добытые разными способами. Если же, например, поступят преимущественно клыки волков, добытых с воздуха, то среди них окажется сравнительно мало прибыльных, тогда как среди добтых наземными способами прибыльные попадаются в относительно большей пропорции. Конечно, самым желательным было бы собрать клыки от всех добтых волков. Но, очевидно, это практически не выполнить. В таком случае уж пусть будет недополучен одинаковый процент как от разных способов добчи, так и из разных административных районов в пределах одной области.

ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

Однократная выборка из добытых волков (часть добытых за сезон или даже все добытые волки) после определения возраста разбивается на возрастные группы. Каждая возрастная группа – это животные, родившиеся в определенный год. Поскольку добыча волков и сбор клыков ведется в течение целого сезона охоты, включая зиму, осень и начало весны, то животные самой младшей возрастной группы, 0+, довольно заметно различаются по возрасту, от 6 месяцев (осенняя добыча) до года. Все они родились весной предыдущего года, и все имеют возраст меньше года. Даже молодых волков, добытых во время следующего размножения, в возрасте ровно год, будем обозначать как 0+, имея в виду, что сроки добычи в среднем приходятся на середину зимы, когда им было 8–9 месяцев. Основное, что важно для выделения волков в группу 0+, – принадлежность их к генерации, родившейся предыдущей весной. Следующая возрастная группа, I+, волки, родившиеся на год раньше, к середине анализируемой зимы имели (или имели бы) возраст меньше года. Точно так же и у всех следующих возрастных групп по мере увеличения их номера возрастает количество целых прожитых лет, но каждая из них – это единая генерация.

Наиболее простая ситуация – стабильность численности в течение всех тех лет, к которым принадлежат изучаемые генерации. Тогда естественно допустить, что в год исследования к моменту, когда щенки стали прибыльными волками и влились в популяцию, их было столько же, как во все предыдущие годы. Поэтому среди добытых за сезон, следовательно, и в анализируемой выборке, окажется определенное количество прибыльных.

Следующая возрастная группа, I+, переярки, добывались в таком же количестве годом раньше. Поэтому в популяции их стало меньше, чем было прошлой осенью; меньше именно на то количество, которое было истреблено год назад. Поэтому, если пополнение год за годом было одинаковым, то в текущий сезон их и среди добытых будет меньше, чем прибыльных. При интенсивном истреблении эта разница больше, при слабом — меньше, поэтому поделив число переярков в пробе на число прибыльных, получим число меньше единицы. Оно отражает интенсивность истребления в предыдущий сезон охоты. Аналогичным образом представим и судьбу животных 3-й возрастной группы, 2+. Их количество еще меньше, потому что до текущего сезона они истреблялись в течение двух лет, и т.д., вплоть до самой старшей и самой малочисленной возрастной группы в выборке. Для каждой группы с численностью N можно вычислить ее долю по отношению к численности животных следующего года рождения. Обозначим это соотношение B_x , где x — возраст группы: $B_x = N_{x+1} / N_x$. Оно означает убывание численности за год жизни x лет назад, но только при условии, что x лет тому назад не изменилась численность пополнения. Прямая черта над B означает, что результат получен всего лишь по наблюдаемым данным. Возможно, что за сравниваемые два года могло быть разным пополнение из-за разной численности размножающихся волков или из-за различий по плодовитости либо выживаемости щенков до перехода их в категорию прибыльных. Мы можем представить, что пополнение прибыльными неизменно. Пусть в один из рассматриваемых сезонов охоты не было. В таком случае через год количество переярков будет таким же, как и количество прибыльных, т.е. $B_0 = 1$. Во все следующие сезоны будет происходить убывание абсолютного

количества тех и других, но равенство их сохранится во все следующие годы. Однако, если из прибыльных в первый же год добыто 50%, но в следующий год из-за плохого размножения или интенсивной гибели щенков в популяции вольется вдвое меньшее количество прибыльных, результат получится тот же, т.е. $\bar{B}_0 = I$.

Поскольку и пополнение, и интенсивность добычи в разные годы не строго одинаковы, то вычислив значение \bar{B}_x , получим довольно различные значения. Это значит, прежде всего, что усилия, направленные на истребление, не были одинаковы. Но есть и другая причина этого разнообразия. Волки каждой возрастной группы имеют шанс попасть в добычу, а затем и в выборку пропорционально численности группы, но по чисто случайным причинам истинное количество добытых может отличаться от ожидаемого. Эта случайная ошибка, если ее выражать в долях или процентах, невелика при большом количестве попавших на анализ животных, но возрастает по мере уменьшения численности животных данной возрастной группы в исследуемой выборке.

Интенсивность добычи за все x лет можно представить некоторой средней величиной и отыскать среднее значение B для ряда возрастных групп. Рассмотрим вычисление \bar{B}_{2-7} . Волнистая линия над B и означает процедуру осреднения в интервале возрастов от 2+ до 7+. Этот показатель будет вычислен по большему количеству животных, следовательно, с меньшей случайной ошибкой. Чтобы еще больше увеличить количество анализируемых животных в каждой возрастной группе, можно объединить сборы нескольких смежных лет.

Рассмотрим возрастной состав волков, добытых в Пермской области за сезоны охоты с 1978/79 по 1983/84 гг. За эти сезоны собрано 650 кликов. Результаты получились такими: 0+

322 экз., I+ - I3I экз. и во всех старших возрастных группах по 7+ включительно было 67, 49, 33, 15, II и 6 экз. Имелось еще 16 животных старшего возраста. 5 значений \bar{B}_x в интервале от 2+ до 7+ получаются: 0,73, 0,67, 0,45, 0,73 и 0,54. Высокие и низкие значения \bar{B} чередуются без определенного порядка. Нельзя сказать, что они закономерно убывают или возрастают. Нам предстоит проверить, можно ли отнести эти расхождения за счет случайных причин, или их следует считать результатом закономерного процесса изменения \bar{B} с возрастом.

Выравнивание возрастного ряда. Предстоит вычислить выровненный ряд численностей возрастных групп, такой ряд, который по сумме членов был бы равен количеству проанализированных животных, но убывал бы на постоянную величину \bar{B} . Таких рядов может быть построено множество, с разными значениями \bar{B} , и задача состоит в том, чтобы выбрать из всех этих значений то, при котором расхождения между вычисленными и фактическими численностями минимальны. Минимальными следует считать те отклонения, для которых минимальна сумма квадратов. Вся эта процедура излагается в любых пособиях по статистике (вычисление хи-квадрат). Чтобы вычислить хи-квадрат, для каждой возрастной группы нужно разность между фактическим и выровненным числом возвести в квадрат и результат поделить на выровненное число. Полученный нормированный квадрат отклонения является оценкой величины отклонения фактической численности возрастной группы от численности ее, ожидаемой на основе выравнивания. Хи-квадрат есть сумма таких нормированных квадратов отклонений для всех анализируемых возрастных групп. Обоснование этой процедуры применительно к возрастной структуре дано в нашей работе (Смирнов, 1983).

Сама процедура вычисления хи-квадрат несложна, однако, следует использовать вычислительную машину, например, программирующий микрокалькулятор "Электроника МК 56". Чтобы отыскать минимальное из возможных значений хи-квадрат, приходится повторять всю процедуру вычислений до десяти раз.

Для материалов по Пермской области за 6 лет выравнивание возрастного ряда матерых дало такие результаты (табл. I).

Таблица I

Выравнивание возрастного ряда с возрастами от 2+ до 7+ за 6 лет наблюдений при минимальном хи-квадрат и $\tilde{B} = 0,628$.

Возраст:	2+	3+	4+	5+	6+	7+	сумма
Фактический ряд:	67	49	33	15	11	6	181
Выровненный ряд:	71,73	45,05	28,29	17,77	11,16	7,01	181
Хи-квадрат:	0,312	0,347	0,784	0,431	0,002	0,145	2,02

После выравнивания, повторенного неоднократно, при разных значениях \tilde{B} , из этих значений выбирается то, при котором хи-квадрат минимален. Таким способом мы получили единственное усредненное для всех возрастных групп значение \tilde{B} . В данном случае оно равно 0,628. Надо решить, можно ли считать отклонения фактического ряда от выровненного случайными, возникшими в процессе сбора материала, или же они отражают особенности отдельных возрастных групп, присущие всем волкам. Воспользуемся таблицей, имеющейся в любом пособии по статистике. Но прежде определим число степеней свободы. Оно на 2 меньше количества возрастных групп, т.е. 4. При 4 степенях свободы и $\chi^2 = 2,02$, судя по таблице, вероятность того, что обнаруживаемые в фактическом ряду отклонения от равномерного

убыния случайны, равна 0,73, и вероятность 0,27, что они неслучайны. Очевидно, можно уверенно принять, что возрастные группы убывают равномерно, и каждая следующая составляет по количеству 0,628 от предыдущей. Наблюдаемые расхождения между фактическим и полученным рядом и разные значения \bar{B} , обнаруженные в разных возрастных интервалах, могли возникнуть в процессе сбора материала у охотников. Этих расхождений могло и не быть, если бы были собраны клыки всех добытых.

Сравнение возрастных рядов. Теперь мы можем поставить более конкретный вопрос, отличается ли возрастная структура волка в Пермской области от структуры, свойственной для волка по стране в целом за 50 лет наблюдений. При суммировании возрастной структуры за периоды роста и снижения численности оба процесса взаимно погашаются, поэтому структуру за 50 лет можно считать относящейся к состоянию постоянной численности. По нашим данным (Смирнов, 1983 а), за этот период у волка $\bar{B}_{2-7} = 0,74$. При таком же значении \bar{B}_{2-7} наши волки распределились бы по возрастным группам так: 56,30, 41,67, 30,83, 22,82, 16,88 и 12,49. Сравнивая эти числа с фактическим рядом добытых, получаем $\chi^2 = 11,08$. Это означает, что лишь с вероятностью 0,026 возрастную структуру волка в области можно отождествлять с такой по стране в целом. С вероятностью 0,974, т.е. совершенно уверенно можно считать, что величина \bar{B}_{2-7} в Пермской области ниже, чем в среднем по Союзу.

70-е годы повсеместно характеризуются заметным ростом численности волка. Сборы волчьих клыков в областихватывают все это десятилетие. Они проведены в 1970-84 гг., и поэтому самая младшая возрастная группа материки, 2+, появилась на свет в 1976 - 1981 г., а самая старшая - в 1971 - 1976 гг.

Если еще сравним наши данные с возрастной структурой волка по стране за 70-е годы, когда $\tilde{B}_{2-7} = 0,66$, то хи-квадрат между фактическим и выровненным рядом составляет 2,866. Минимальный же хи-квадрат для нашего ряда при $\tilde{B}_{2-7} = 0,628$ составлял 2,02. Хи-квадрат в 2,866 соответствует вероятности 0,59 в пользу отличия, но с вероятностью 0,41 можно считать, что структура в области одинакова с таковой за это десятилетие по всей стране. Более низкое в области значение \tilde{B}_{2-7} нашими данными не доказано, однако, и не исключается различие, которое можно было бы трактовать как более быстрый рост численности. Вообще следует помнить, что результаты, полученные выборочным методом, всегда содержат неточности, присущие самому методу, поэтому точное совпадение двух рядов, полученных независимо даже из одного места и в одно время, столь же маловероятно, как и достоверное несовпадение таких рядов.

Следующая задача состоит в том, чтобы проверить, была ли возрастная структура разной в разные периоды нашего шестидесятия. Результаты шести лет наблюдений можно разбить на два последовательных трехлетних периода. В первый из них возрастной состав матерых волков был таким: 26, 22, 15, 8, 8, 3. Во второй - 41, 27, 18, 7, 3 и 3. Две последние возрастные группы столь малочисленны, что статистическими правилами не рекомендовано применять здесь критерий хи-квадрат. Эти две возрастные группы можно объединить в одну смешанную, но останется только три степени свободы. Поэтому, чтобы не возникли сомнения из-за малочисленности последних двух возрастных групп, сохраним шестичленность ряда за счет включения переярков. Хотя известно, что они обладают некоторой избирательностью добчи в сравнении со взрослыми волками, но это

не столь существенно в сравнении с тем преимуществом, какое они дают вычислениям за счет своей многочисленности.

Таблица 2

Выравнивание возрастного ряда с возрастами от 1+ до 6+ за 6 лет наблюдений при минимальном хи-квадрат и $\bar{B}_{I-6} = 0,610$.

Возраст:	1+	2+	3+	4+	5+	6+	Сумма
Фактический ряд:	I3I	67	49	33	15	II	306
Выровненный ряд:	I25,82	76,75	46,82	28,56	17,42	10,63	306
Хи-квадрат:	0,213	1,239	0,101	0,690	0,336	0,013	2,59

Оказывается, после включения переярков возрастной ряд не обнаруживает дополнительных отклонений от убывающей геометрической прогрессии ($\chi^2 = 2,59$ против 2,02 в распределении возрастов от 2+ до 7+). Несколько изменилась только величина \bar{B} . Вместе с переярками темп убывания стал 0,610 против 0,628 за счет того, что собственное значение \bar{B}_I равно 0,511.

Проделаем ту же процедуру раздельно за 2 трехлетних периода, сначала выровняв оба ряда при общем значении $\bar{B}=0,610$.

Таблица 3

Выравнивание возрастного ряда волков, добытых за I-3-й сезон.

Возраст:	1+	2+	3+	4+	5+	6+	Сумма
Фактический ряд:	63	26	22	15	8	8	I42
Выравнивание при $B=0,610$:	58,39	35,62	21,73	13,25	8,08	4,93	I42
Хи-квадрат:	0,364	2,597	0,003	0,230	0,001	1,909	5,105

Выравнивание при $B=0,636$:	55,35	35,20	22,39	14,24	9,06	5,76	I42
Хи-квадрат:	I,057	2,406	0,007	0,040	0,123	0,871	4,505

Таблица 4

Выравнивание возрастного ряда волков, добытых за 4-6-й сезон.

Возраст:	1+	2+	3+	4+	5+	6+	Сумма
Фактический ряд:	68	41	27	18	7	3	164
Выравнивание при $B=0,610$:	67,43	41,13	25,09	15,31	9,34	5,69	164
Хи-квадрат:	0,005	0,000	0,145	0,474	0,585	1,276	2,484
Выравнивание при $B=0,595$:	69,50	41,35	24,61	14,64	8,71	5,18	164
Хи-квадрат:	0,032	0,003	0,233	0,771	0,336	0,918	2,295

Результаты вычислений раздельно по трехлетиям не дают оснований считать, что сравниваемые два периода различаются по возрастной структуре. Даже в первый период, где значения хи-квадрат значительно больше, чем во второй и объединенно за все 6 лет, полученное значение хи-квадрат, равное 5,1, можно было бы трактовать как соответствие фактического ряда заданному условию ($\tilde{B} = 0,61$) всего лишь с вероятностью 0,2. Но особенность этого ряда состоит в том, что даже минимальное значение хи-квадрат у него составило 4,5, лишь на 0,6 ниже. Для этого ряда присущее внутреннее нарушение. Он плохо выравнивается. Однако, чтобы категорически считать этот ряд закономерно отличающимся от убывающей геометрической прогрессии, хи-квадрат должен быть не менее чем 7,8. Приведенные в таблице значения квадратов отдельных отклонений позволяют внести ясность. Хи-квадрат образован суммированием шести квадратов отклонений. Но только один из них, для возраста 2+, образовал более половины величины всей суммы. И тем не менее, выявленное нарушение ряда можно отнести за счет случайного стечения обстоятельств.

Основная наша задача, установить, различаются ли между собой два сравниваемых трехлетних периода по величине \tilde{B}_{1-6} , решается так: хотя за второе трехлетие этот показатель получился меньшим, но нет достаточных оснований считать эти величины разными. Вся же возрастная структура за 6 лет наблюдений либо не отличается от таковой за 70-е годы по стране в целом, либо, возможно (но не доказано!), этот показатель в Пермской области даже еще ниже. Низкие же значения \tilde{B} приходятся на периоды роста численности волка, тогда как наиболее высокие – на периоды снижения численности.

Следует остановиться на вопросе, почему значение \tilde{B} мы условно расшифровываем как "выживаемость", а оно оказывается самым низким в периоды роста численности. В литературе принято обозначать удельную выживаемость (долю животных, сохранившихся от исходного количества по истечении года) символом r . Эту величину можно отыскать, если проследить за судьбой какой-то группы животных в течение года. Доля сохранившихся и составит r , а погибших – q . Мы же вычисляем \tilde{B} посредством деления численности одной возрастной группы в выборке на численность группы, младшей на год. При условии, если численности их при появлении в популяции были равными, т.е. равными были в оба года и численности их родителей, величина \tilde{B} действительно означает выживаемость: $\tilde{B} = r$. А возьмем ситуацию, когда численность год за годом возрастает, и каждая следующая генерация уже при рождении более многочисленна по сравнению с ее предшественницей. Даже при полной выживаемости в течение года сложившееся соотношение численностей показало бы, что \tilde{B} меньше единицы пропорционально темпу роста численности. А если еще имеет место изъятие части животных,

то \tilde{B} будет еще более низкой. Так, если по стране в целом за 70-е годы величина \tilde{B} равна 0,66, то в 50-е годы интенсивного истребления волка она достигала 0,83 (Смирнов, 1983 а). Диапазон ее изменений в последние десятилетия был весьма широким. Величины, характеризующие волка в Пермской области, не отличаясь от данных по Союзу за то же десятилетие, совершенно четко отличаются от таковых для 50-х годов.

Восстановление структуры популяции по составу добытых. Выравнивание возрастного ряда лишь устраивает возможные случайные отклонения доли добытых от доли их во всем поголовье. Поэтому, например, можно считать, что при строго пропорциональной добыче и сборе клыков для определения возраста следовало бы ожидать среди 306 взрослых волков не 131 переярка, а 125,8. Взяв любую возрастную группу в выровненном ряду и поделив ее на \tilde{B} , получим численность группы, младшей на год. Но если в интервале от 1+ до 6+ результат вычислений практически совпадает с количеством животных в каждой возрастной группе, то подобная операция вычисления прибыльных дает совершенно другой результат. Так, если в выборке за 6 лет было 126 переярков, то, поделив это число на 0,610, получим 206 прибыльных. Но добыто их 322. Отклонение составило 116 экз., а квадрат отклонения, деленный на 206, равен 65,3. Очевидно, включение прибыльных в общий ряд для выразивания недопустимо. Прибыльные доживаются до возраста переярков в значительно меньшей доле, чем переярки до двухлетних и т.д. Но не доживают они именно потому, что интенсивно добываются. Поэтому отношение переярков к прибыльным, \bar{B}_o , равное в нашем случае 0,391, говорит лишь о том, что прибыльных добывается за сезон охоты втрое больше, чем переярков. В природе прибыльных даже к нача-

лу промыслового сезона было не так много, как кажется.

Чтобы вычислить, сколько прибыльных приходилось в природе на каждого пероярка, воспользуемся выведенной ранее формулой (Смирнов, 1983): $\tilde{B}_0 = \bar{B}_0 / (\bar{B}_0 + I - \tilde{B}_1)$. Для нашего случая $\tilde{B}_0 = 0,39I / (0,39I + I - 0,610) = 0,500$. В природе прибыльных было 250, лишь вдвое больше, чем пероярков, и на каждого матерого к началу охоты и сбора клыков приходилось по 1,42 прибыльных, а не 1,86, как это кажется по составу добытых. Заметим, что это соотношение было не к середине десятилетия, как возрастной состав матерых волков, а только к тем годам, за которые добывали вычисленных прибыльных, с 1978 по 1983 г.

После всех вычислительных процедур получены возрастные ряды волков, которые могли оказаться в нашей выборке, если бы каждая возрастная группа попадала в добычу точно в той пропорции, в какой была в природе. Приведем эти результаты:

Возраст:	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
За 6 сезонов:	251,3	125,8	76,75	46,8	28,6	17,4	10,6
За 1-3 -й сезоны:	105,8	56,2	35,3	22,2	14,0	8,8	5,5
За 4-6 -й сезоны:	142,0	69,5	41,3	24,6	14,6	8,7	5,2

Кроме того, было еще 22 волка старше 7 лет: 8 поступили за первые три года, и 14 - за второе трехлетие.

За весь период приходилось по 1,22 прибыльных на каждого матерого, включая и животных старше 7 лет. Это же самое соотношение родителей и потомков, но только спустя год их жизни, получим, если поделим количество пероярков на общее количество животных ст трех лет и старше. Это соотношение равно 1,003. Сопоставляя эти числа, обнаруживаем, что в резуль-

тате интенсивного вылова возрастной группы прибыльных уже к весне доля этой группы в общем поголовье уменьшается. Аналогичная картина наблюдается в каждый из трехлетних периодов. Сравнивая полученные соотношения, следует отметить, что от первого периода ко второму возрастает как доля прибыльных, с I,128:I до I,308:I, так и перевесов, с 0,929:I до I,035:I. Можно допустить, что в последние три года популяция начала интенсивнее пополняться молодняком. Однако, подобное объяснение следует считать не единственным возможным, а всего лишь наиболее вероятным. В выборке сумма всех матерых за первые три года равна 102 матерых. Статистическая погрешность этого числа равна 10. Следовательно, при строго пропорциональном поступлении этих возрастов в выборку их могло бы оказаться больше или меньше на 10 экз. ($\pm m$), или даже еще несколько больше или меньше. Но если бы их было 88, т.е. в пределах вполне возможного случайного отклонения, то различий в пополнении молодняком не оказалось бы. Вместе с тем, версия о возрастании в последние три года пополнении не отвергается лишь на том основании, что выявленное различие находится в пределах возможных случайных погрешностей.

Именно возрастание статистических погрешностей по мере уменьшения объема выборки не позволяет нам исследовать каждый год в отдельности. Для ежегодного анализа нужно получить значительно больше волчьих клыков. Это возможно не только за счет одной области. Происходящие в популяции изменения численности, а вместе с ними — и возрастной структуры, захватывают обширные территории, так что материал нескольких областей можно объединять воедино. А можно проводить одинаковые вычисления в каждой области в отдельности, и если бы обнару-

женный, пусть даже недостоверный, эффект возрастания числа прибыльных в расчете на одного родителя наблюдался повсюду, то такая закономерная повторяемость тоже послужила бы доказательством, что это – не случайное явление.

Более интенсивное пополнение популяции молодняком вполне могло наступить из-за усиления борьбы с волком. Ниже мы увидим, что относительная выживаемость ρ составляет в годы исследований всего лишь 0,56. Истребление ведется довольно интенсивно. Но в средине 70-х годов, в период роста численности оно было в пределах 32–37%, поэтому более значительная часть взрослых волков смогла дожить до возраста более 7 лет. В результате такого накопления старых животных в годы наблюдений на 178 матерых с 2+ до 6+ приходится 22 старших волка, в том числе 6 волков – старше возраста 8+. 4 старых волка добыты в сезон наиболее интенсивной охоты, в 1981/82 г. Ясно, что при интенсивной охоте доля старых волков в популяции уменьшается. На основании литературных источников можно очертить, что старые волчицы менее плодовиты, так что изъятие их должно повышать среднюю плодовитость.

Возрастной состав и эффективность истребления волка. Много ли в области волков, можно судить по количеству добываемых за год. С 1965 по 1975 г. в Пермской области ежегодно добывали 63, 85, 75, 64, 113, 85, 105, 127, 143, 143 и 163 волка (Чеганов, 1977). В целом весь этот ряд чисел свидетельствует о росте численности. Это значит, ежегодно добывалось волков меньше, чем вливалось прибыльных. Но невозможно указать, в какой конкретно год был недостаточный отстрел волков. Возможно, что в 1966 г. 85 добытых волков было достаточно для поддержания баланса численности. Но уже в 1970 г., хотя

добыто тоже 85 голов, это, очевидно, был уже недолов. Тот же ряд можно представить в выровненной форме, сгладив отклонения отдельных лет. Для этого нужно определить средний темп нарастания добычи. В первый год добыто 63 волка, а спустя 8 лет — уже 143. Добыча за 8 лет возросла в 2,3 раза. Средний темп роста добычи за год можно вычислить извлечением корня 8-й степени из этого числа. Он равен 1,108, т.е. каждый год в среднем добыча увеличивалась почти на 11%. Если теперь исходное число, 63, умножать на 1,108, получим нарастающий ряд числа добывших: 63, 69,8, 77,3, 85,7, 94,9, 105,1, 116,5, 129, 143, 158,4, 175,7, 194,5 и т.д. Теперь мы видим, что добыча во второй и пятый год была более интенсивна в сравнении со средней нормой (добыто 85 волков вместо ожидаемых 70, и 113 вместо 95), но 4-й и 6-й годы были наиболее неудачными (64 вместо 86 и 85 вместо 105). Недолов волков в 1968 и 1970 гг. был самым значительным за весь период, и надо полагать, что именно в это время состояние стабильной низкой численности сменилось неуклонным ростом, в результате которого численность за 10 лет возросла в 2,8 раза. Ясно, что за первые 4 года результаты добычи еще невозможно было бы трактовать как свидетельство роста численности. Добыча пятого года могла бы насторожить. Во всяком случае, семи лет уже достаточно, чтобы установить сам факт интенсивного роста численности. А ведь не только в области, но и по стране в целом потребовалось еще 7 лет, чтобы ужесточить контроль за численностью, остановить ее дальнейший рост.

Изъятия 40% поголовья в год достаточно, чтобы удержать численность на постоянном уровне. Нарастание ее на 11% означает, что добывали 33,5% вместо 40%. Чтобы остановить начав-

шийся процесс, достаточно было усилить добычу на 20%.

Больше становится волка в области или меньше, можно обнаружить по изменениям ущерба животноводству, по результатам зимних маршрутных учетов, по появлению волков в новых районах или по исчезновению их в местах недавнего обитания. Но все это будет бесспорным после того, как численность ощутимо изменится в ту или иную сторону. Контроль за возрастным составом предполагает организацию такой службы, которая позволила бы на основе ежегодных анализов возраста добытых животных получить представление о численности волков как в целом, так и для разных возрастных категорий. Но первые результаты будут получены тоже только после 3-5 лет таких наблюдений, и может возникнуть представление, что первые три года отдачи от метода не будет. Действительно, не будет точных количественных оценок, но соотношение возрастов за один год представляет самостоятельный интерес.

Даже один и тот же процент изъятия от общего поголовья еще не означает, что в двух сравниваемых областях или в два смежных года поголовью волков нанесен одинаковый урон. Так, в Пермской области за зиму 1983/84 г. из 320 добытых оказалось 148 переярков и матерых, 53% от общего количества добытых. В этом же году в Калининской области из 29 поступивших на определение возраста оказалось только 2 переярка и 4 матерых(20,7%). Представим, что и в Пермской области волки добывались бы в таком же соотношении прибыльных и взрослых, т.е. было бы добыто не 148, а 66 взрослых, остальные - прибыльные. Это означало бы, что в размножении весной 1984 г. участвовало бы на 80 волков больше. Конечно, уничтожение этих 80 волков предполагает сохранение взамен такого же количества при-

былых. Но они в самом благоприятном случае все (а в действительности – только около половины) доживут до весны 1985 г. и только тогда дадут первое потомство. Таким образом, добыча каждой пары переярков или матерых вместо пары прибыльных равносечена дополнительному изъятию одного выводка щенков весной.

Можно подумать, что рассмотренный пример гипотетической замены добытых прибыльных на взрослых – беспочвенная спекуляция: охотник, увидев волка через прорезь прицела, не будет выяснять, взрослый ли перед ним волк, или прибыль. Да и прибылого стрелять все равно нужно. Вопрос не в том, стрелять или не стрелять, а в том, какие приемы охоты предпочтительнее. Из Калининской области за сезон 1984/85 г. поступило на определение возраста 26 клыков. Из сопровождающих документов следует, что 14 волков добыты с вертолета, а 12 – наземными способами. Оказывается, среди добытых с вертолета взрослые составили половину, а среди добытых наземными способами – 3 взрослых на 9 прибыльных. При одинаковом количестве уничтоженных истреблено с воздуха вдвое больше волков, готовившихся к размножению весной. Поэтому если вкладывать средства в уничтожение волков с воздуха, надо учитывать, что при одинаковом количестве добытых этот способ наносит вдвое больше урона поголовью волков будущего года, чем наземные способы. Но поскольку в Пермской области даже наземными способами эффективно истребляют большой процент взрослых животных, значит, и этими способами тоже можно и нужно добывать волков более умело. Следовательно, задача состоит в том, чтобы повысить квалификацию охотников-волчатников в Калининской области до уровня, достигнутого в Пермской области.

Если в два смежных года добыча волков одинакова, возмож-

ны три варианта изменений численности: а- численность и интенсивность добычи не изменились; б- численность возросла, но интенсивность добычи снизилась; в- численность снизилась, но интенсивность добычи увеличилась. Казалось бы, те же самые варианты возможны и при сравнении двух достаточно удаленных лет. Но надо учесть, что реальный рост численности волка не превышает 15% в год. По добыче двух смежных лет такое изменение не обнаружить. Но если это продлится 5 лет, то численность удвоится, и добыча уже не останется на прежнем уровне.

Сравнивая показатель \tilde{B} , найденный по возрастному составу добытых волков в Пермской области, с таким же показателем для Союза за 50 лет и за 70-е гг., мы убедились, что по своей величине этот показатель соответствует росту численности волка, а не ее стабильному состоянию. Следовательно, по любой однократной, но достаточно обильной выборке клыков можно определить, имеет ли место увеличение численности, или она держится на постоянном уровне. И даже немногочисленные сборы, не превышающие 2-3 десятков клыков, дают нам представление по крайней мере о доле прибыльных среди добытых волков. Ведь и пример с Калининской областью, где на 23 прибыльных добыто только 4 матери (по 11,5 прибыльных на пару потенциальных родителей), можно использовать не только для оценки квалификации охотников-волчатников.

Предположим, что к осени в популяции на каждую пару матерей имелось по 5 прибыльных. Тем самым мы допускаем, что все щенки доживают до осени и вливаются в популяцию в качестве прибыльных. Скорее всего, их будет значительно меньше: часть щенков погибла летом, часть изъята на логовах. Но даже при такой осторожной трактовке обнаружим, что вместе с добытыми 4

матерями могли добыть только 10 их потомков. Остальные 13 прибыльных добыты от родителей, которые сами сохранились. Значит, на 4 добытых матерей приходится еще не менее 5 сохранившихся без потомства. Но есть еще и матерные, сохранившиеся вместе со своими прибыльными. Решение простого уравнения показывает, что таких матерей более 2, а с ними более 5 прибыльных. Следовательно, размножаться весной 1985 г. должно будет такое же или несколько большее количество, как было в 1984 г.

Это лишь пример, показывающий, как можно использовать даже сборы клыков за один сезон. Для большей уверенности в результатах надо иметь не 20–30 клыков, а минимум в пять раз больше, и от волков, добытых всеми применяемыми способами.

Надо учесть, что большой избыток прибыльных в добыче обнаруживается именно при слабой охоте. Представим, что усилия, приложенные за весь сезон, повторились бы в ту же зиму еще и еще раз. В каждой следующей выборке доля прибыльных станет все меньшей. Объединив их, мы не обнаружим такого обилия прибыльных. Чтобы его обнаружить, надо выделить только результаты первой трети сезона охоты. Поэтому следует подчеркнуть, как важно правильно датировать клыки, поступающие на анализ. Если будет известен способ добычи, будут получены и оценки эффективности каждого способа. Чем подробнее сведения, тем шире возможности оперировать ими.

Анализ возрастной структуры и получение надлежащих выводов представляет собой достаточно обширный комплекс вычислительных процедур, которые можно применить в зависимости от количества и качества материала, поступающего на анализ.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ВОЛКОВ ПО СУММИРУЮЩИМ ТАБЛИЦАМ

Возрастной состав волков, добытых в течение одного сезона, дает нам представление о темпе снижения численностей возрастных групп от младших к старшим, от волков рождения последних лет до родившихся раньше. Интенсивное убывание может быть результатом того, что старшие возрастные группы были малочисленными при рождении. Может быть и другой путь вычисления удельной выживаемости: проследить за изменениями численности одних и тех же генераций в течение ряда лет. И если бы была уверенность, что два года подряд интенсивность добычи волка была одинаковой, т.е. из волчьего поголовья был изъят одинаковый процент животных, убывание количества добытых животных одной генерации во второй год по сравнению с первым и показало бы нам, какая доля животных изъята, а какая выжила. Но интенсивность добычи волка не остается одинаковой два года подряд, даже если в оба года в охоте участвовало одинаковое количество охотников, затрачено одинаковое количество человеко-дней и т.п. Успех охоты зависит еще от условий погоды и ряда других причин.

Построение суммирующих таблиц основано на следующем принципе. По возрастному составу выборки, взятой на определение возраста, зная общее количество волков, уничтоженных за год, вычисляем количество волков определенного года рождения, добытых в течение года. Количество сохранившихся остается неизвестным. Но в следующий год будет добыта часть из этих сохранившихся; еще через год снова повторяется та же ситуация. Суммируя количество добытых волков одного года рождения, получим все возрастающую сумму добытых, а численность

сохранившихся будет уменьшаться, и при достаточном количестве лет наблюдений вся эта генерация окажется добытой. Определится ее численность на начало первого года наблюдений.

По мере сокращения численности генерация и в добычу будет попадать во все убывающее количество. Однако, убывание обнаружит отклонения от правильной геометрической прогрессии именно в силу того, что интенсивность добычи в разные сезоны меняется. Со временем из этих животных в природе сохраняются лишь единицы, и можно ими пренебречь, полагая, что все поголовье, влившееся в популяцию в качестве пополнения, добыто.

Отметим, что избирательность добычи в возрасте прибыльных не имеет значения. В результате избирательности, как и в результате интенсивной охоты в один из сезонов, добывается не пропорционально много волков, которые без этого условия были бы добыты позднее. Вопрос лишь в том, сколько лет подряд (но обязательно подряд, без пропусков) нужно вести наблюдения, чтобы удовлетворительно оценить численность как отдельной генерации, так и всего поголовья. Очевидно, нет надобности получать ответ с точностью до последнего добытого волка. Достаточно было бы правильно оценить интенсивность добычи за последний промысловый сезон, и по количеству добытых возможно вычислить количество животных, оставшихся недобытыми.

Суммирующие таблицы составляются в двух вариантах (табл. 5 и 6). В первом варианте (табл. 5) суммируется количество животных каждой отдельно взятой генерации. Второй вариант (табл. 6) включает не только генерацию нужного нам года рождения, но и всех волков старшего возраста, добытых вместе с ними. Так, если в Пермской области в сезон 1978/79 г., судя по табл. 5, был добыт 131 прибыль, то вместе со всеми стар-

Таблица 5

Распределение генераций разных лет рождения, добитых за сезоны с 1978/79 по 1983/84 г.

Годы рождения генераций	Сезоны						Сумма добитых экз.	\pm	Сохран- илось	Числен- ность осенью 1984 г.
	1978/79	1979/80	1980/81	1981/82	1982/83	1983/84				
I	II	III	IV	V	VI					
1970 а	7,30	4,06	0	2,78	0	0	14,15	\pm 8,2	0	14,15
1971 б	7,30	8,13	0	5,57	3,18	0	25,18	\pm 10,3	2,1	27,28
1972 в	7,30	4,06	2,76	2,78	0	0	16,90	\pm 8,4	0	16,90
1973 г	29,22	9,13	2,76	5,57	0	0	46,68	\pm 15,5	0	46,68
1974 д	21,91	9,13	13,82	5,57	9,55	0	51,98	\pm 13,4	6,3	58,28
1975 е	29,22	36,57	5,53	5,57	3,18	3,90	83,97	\pm 19,3	4,6	88,57
1976 ж	29,22	36,57	8,29	11,14	0	0	85,22	\pm 19,0	0	85,22
1977 з	73,04	24,38	24,38	22,28	6,37	3,90	154,85	\pm 25,3	6,8	161,65
1978 и	131,48	105,64	44,24	27,85	22,29	3,90	335,39	\pm 38,0	17,2	352,59
1979 к	-	215,34	74,65	64,06	25,47	11,71	391,23	\pm 36,6	24,5	415,73
1980 л	-	-	199,06	97,49	35,02	35,12	366,69	\pm 32,5	46,2	412,89
1981 м	-	-	-	242,32	54,12	27,32	323,76	\pm 30,7	50,2	373,96
1982 н	-	-	-	-	152,82	62,44	215,26	\pm 26,9	114,8	330,71
1983 о	-	-	-	-	-	-	171,71	\pm 25,9	190-220	360-390

Таблица 6

Распределение по годам рождения волков, добытых за сезоны с 1978/79 по 1983/84 г.

Годы рождения	Сезоны сбора данных				Сумма добытых экз.	$\pm m$	Сохранность осенних	Численность 1984 г.	
	1978/79	1979/80	1980/81	1981/82					
I	2	3	4	5	6				
1970 А	7,30	4,06	0	2,78	0	0	14,15 ± 8,2	0	14,15
1971 Е	14,61	12,19	0	8,36	3,18	0	38,34 ± 12,8	2,1	40,44
1972 В	21,91	16,25	2,76	11,14	3,18	0	55,25 ± 15,3	2,1	57,35
1973 Г	51,13	24,38	5,53	16,71	3,18	0	100,93 ± 21,5	2,1	103,03
1974 Д	73,04	32,50	19,35	22,23	12,73	0	159,92 ± 26,3	8,4	168,32
1975 Б	102,26	69,07	24,88	27,85	15,32	3,90	243,89 ± 32,6	13,0	256,93
1976 И	131,48	105,64	33,18	38,99	15,32	3,90	329,11 ± 37,7	13,0	342,14
1977 З	204,52	130,02	58,06	61,28	22,29	7,81	483,96 ± 45,7	19,8	821,75
1978 И	336,0	235,66	102,29	89,13	44,57	11,71	819,35 ± 40,3	37,0	856,38
1979 К	-	451,0	176,94	153,19	70,04	23,41	874,59 ± 34,9	61,5	936,03
1980 Л	-	-	376,0	250,68	105,06	53,54	730,27 ± 35,3	107,7	887,93
1981 М	-	-	-	493,0	159,18	85,85	738,04 ± 28,9	157,9	865,94
1982 Е	-	-	-	-	312,0	148,29	460,26 ± 24,0	272,7	753,04
1983 О	-	-	-	-	-	-	320,0	-	460-490 780-810

шими их было добыто 336,- общее количество добытых за сезон.

Из генерации рождения 1977 г. в этот сезон было добыто 73 переярка, а вместе со старшими - 204. Суммируя за все 6 сезонов количество волков генерации 1978 г. (строка "и" в табл. 5), получим численность генерации на осень 1978 г. Но суммируя в табл. 6 всех волков от переярков и старше (строка "3"), получим общее количество волков за исключением прибыльных, которые существовали в ту же осень и были добыты в следующие 6 лет.

Таблица 6 вычисляется не только потому, что по ней удобно отыскать, например, общее количество матерых, давших пополнение в интересующий нас год. Все вычисления опираются на исходный материал в виде количества волков интересующей нас генерации, попавших в выборку того или иного года. Поэтому точность результата вычислений зависит от исходных данных.

Рассмотрим конкретный пример. Генерация 1978 года попадала в выборки в таких количествах: в сезон 1978/79 г.- 18 экз., в сезон 1979/80 г., уже переярками,- 26 экз., и во все следующие сезоны- 16, 10, 7 и 1. Деля эти числа на объем полученных за год выборок и умножая на объем годовой добычи, мы и получили количество добывавшихся волков этой генерации. Но в основе вычислений лежит число щенков, попавших каждый год в интересующую нас группу. Это величина статистически случайная, т.е. по независящим от нас обстоятельствам в первый сезон в выборку могло попасть не 18 прибыльных, а больше или меньше. Возможное отклонение равно квадратному корню из этого числа, $\pm 4,2$. Поэтому нет строгих оснований преобразовывать в число добытых прибыльных именно число 18, а не 13,8 и не 22,2. Но число 336 в графе "И-1" совершенно определенно

означает, что в этот сезон добыто именно 336 разновозрастных волков, включая и прибыльных; статистической погрешности нет.

В следующий сезон добыто 105 переярков, но и это число содержит случайную ошибку. Поскольку оно опирается на 26 переярков, оказавшихся в выборке этого сезона, то и ошибка его составит $\pm 5,1$, и переярками могло быть добыто не точно 105, а $105 \pm 20,7$. Возможная неточность составляет 20%. Сумма же прибыльных, добытых за один сезон, и переярков – за следующий, 236 экз., имеет статистическую погрешность, пропорциональную квадратному корню из общего числа животных, попавших в выборку сначала прибыльными, затем переярками. Их было $44 \pm 6,6$. За два года добыли может быть и не точно 236, но в пределах $\pm 35,4$. Случайная погрешность снизилась до 15%. По мере суммирования результатов разных лет погрешность уменьшается.

Как мы отметили, в суммирующей таблице 6 первое в ряду число не содержит статистической ошибки. Но и второе число, 235 волков возраста I+ и старше, получено на основании 58 переярков и старших, оставшихся в выборке второго сезона. $58 \pm \sqrt{58}$ преобразуется в $235 \pm 30,8$. Если при определении одних переярков величина возможной неточности составляла почти 25% от найденного числа, то для них же вместе со старшими она равна 13%. Общее число добытых за два сезона теперь составляет 771, а величина погрешности прежняя, $\pm 30,8$ экз., или 4%.

Процедура суммирования как по вертикали таблицы (объединение разных возрастных групп за один год добычи) так и по горизонтали (объединение животных одних и тех же лет рождения за ряд сезонов) уменьшает случайную погрешность.

Определение количества волков, оставшихся в живых к концу последнего сезона. Из таблицы 6 видно, что в последний

промысловый сезон уже не добывались волки рождения 1974 г. и старше. За 9 лет такой добычи, как в Пермской области, практически все волки попадают в руки охотникам. Животные возраста 6+ и младше попадались в последний сезон в достаточном количестве, и можно ожидать их добычи в будущем. Только сумма всех уже добытых с сохранившимся к концу последнего сезона позволит правильно оценить действительную численность их на начало того или иного сезона. Вопрос решался бы просто при условии равномерного убывания добычи, т.е. если бы интенсивность добычи была неизменной. Но даже при постоянных, не меняющихся год от года усилиях по истреблению волка, эффективность борьбы с ним меняется. В области за сезон 1981/82 г. добыто максимальное количество, 493 волка. Это на 120 волков больше числа добытых в предыдущий сезон. При сравнении количества добытых в разные месяцы этой зимы с предыдущей и следующей обнаружилось, что только в январе-марте 1982 г. было добыто на 110 волков больше, чем в соответствующие месяцы двух других зим. В остальные месяцы этот год ничем не отличался. Вероятно, вторая половина этой зимы была благоприятна для охоты, что и сказалось на итогах всего года. Этот эффект можно заметить и по суммирующей таблице: многие возрастные группы попали в добычу в этот год в количестве даже большем в сравнении с предыдущим годом. Так, в этот сезон в возрасте 4+ и старше добыто 61 волк, тогда как годом раньше из тех же генераций (3+ и старше) добыто лишь 53 волка.

Чтобы определить количество сохранившихся волков, нужно знать, какую часть от поголовья добыли в последний сезон. По имеющимся данным о добыче предыдущих лет это можно сделать.

Обозначим долю попавших в добычу y_x , а долю сохранив-

шихся- рх. За 6 охотничьих сезонов добывалось q_1 , q_2 , q_3 , q_4 ,
 q_5 и q_6 , а сохранялось до следующего года p_1 , p_2 , p_3 , p_4 , p_5
 и p_6 . рассмотрим в этих обозначениях результаты охоты за все
 6 лет. Если к началу первого сезона в области имелось N ма-
 терьх волков, то добыто N_{q_1} , а ко второму сезону их сохра-
 нилось Np_1 . Во второй сезон из этих Np_1 волков добыта доля,
 равная q_2 (количество добытых- $Np_1 q_2$), а перешло на третий
 сезон $Np_1 p_2$ животных. Поскольку известно количество добытых
 за эти сезоны (n_x), то можно составить коэффициенты убыва-
 ния добычи U_x : $U_1 = n_2/n_1 = Np_1 q_2/Nq_1$ или $U_1 = p_1 q_2/q_1$.
 Аналогичным образом получаем $U_2 = p_2 q_3/q_2$, $U_3 = p_3 q_4/q_3$,
 $U_4 = p_4 q_5/q_4$ и $U_5 = p_5 q_6/q_5$. Убывание добычи в разные сезоны
 может идти с разной скоростью, но конечный результат, добы-
 ча шестого года в сравнении с первым, составит $U_1 \cdot U_2 \cdot U_3 \cdot U_4 \cdot U_5$.
 Введя принятые выше обозначения, обнаруживаем, что итог убы-
 вания за 6 лет, n_6/n_1 , равен $p_1 \cdot p_2 \cdot p_3 \cdot p_4 \cdot p_5 \cdot q_6/q_1$. Основу
 этого выражения образует произведение пяти последовательных
 удельных выживаемостей, которые можно представить как усред-
 ненную за 5 лет удельную выживаемость \tilde{p} , возвведенную в 5-ю
 степень, а второй сомножитель- q_6/q_1 . Величина этого по-
 следнего отношения может быть равной 1 (если интенсивности
 добычи в первый и последний сезон одинаковы), во всяком слу-
 чае вряд ли может быть более чем 2 (например, $q_1 = 0,25$, а
 $q_6 = 0,5$, или наоборот). Если извлечь корень пятой степени
из $\tilde{p}^5 \cdot q_6/q_1$, то получим величину, близкую по значению к \tilde{p} .
Второй сомножитель, $\sqrt[5]{q_6/q_1}$, если и будет отличаться от еди-
ницы, то даже при двукратном различии q_1 и q_6 не превзойдет
1,15. Эта помеха в определении \tilde{p} может не более, чем на 15%
исказить количество сохранившихся волков.

Итак, для определения удельной выживаемости достаточно взять за основу рассмотренной процедуры начальное и конечное число одной из строк суммирующей таблицы 6, поделить одно на другое и извлечь корень, в нашем случае - пятой степени, потому что за 6 лет наблюдений можно составить только 5 показателей убывания. Однако, взяв ту или другую полную строку таблицы, Е, Ж, З, И, мы будем каждый раз получать несколько отличающиеся результаты. Прежде всего, последние числа любой строки образованы за счет единичных волков возраста 5-7 лет, попавших в последнюю выборку. Эти числа очень неточны. Кроме того, в первое число строки "И" вошли прибыльные волки, добываемые избирательно. Величину Y_x можно вычислять для каждой пары лет добчи, взяв только трехлетних и старше, и поделив на двухлетних и старше, добытых годом раньше: из строки "Ж"- числа первой и второй графы, из строки "З" - вторую и третью графу, из строки "И" - третью и четвертую и т.д. Эти возрастные группы в выборках достаточно многочисленны, поэтому результат вычислений будет наиболее надежен. Результат получается такой: $Y_1 = 0,803$, $Y_2 = 0,446$, $Y_3 = 0,871$, $Y_4 = 0,457$, $Y_5 = 0,557$, и их произведение составило 0,0796. Принимая условие, что эта величина есть пятая степень удельной выживаемости, извлекаем корень и получаем $\tilde{y} = 0,60286$.

Теперь нужно построить равномерно убывающий ряд из шести членов с полученной удельной выживаемостью, а также ряд, убывающий в соответствии с найденными значениями Y_x . Только нужно, чтобы суммы членов этих двух рядов были одинаковыми.

Построим ряд, основанный на величинах убывания. Примем исходную численность за I. Тогда следующий член ряда равен $Y_1 = 0,803$; третий член ряда составит $Y_1 \cdot Y_2 = 0,3585$; четвер-

тый член, $Y_1 \cdot Y_2 \cdot Y_3 = 0,3119$; пятый и шестой члены – 0,1425 и 0,0794, а сумма всех шести членов – 2,695. Для большей наглядности приравняем эту сумму к сумме волков, добытых за шесть сезонов и вошедших в строку "3". В итоговой граfe этой стро-ки – 483,96. Поэтому все члены полученного убывающего ряда, начинавшегося единицей, умножим на 483,96 и поделим на 2,695. Аналогичную процедуру проведем, уменьшая ряд, начинающийся с единицы, каждый год на величину \tilde{p} : 1,0; 0,60286; 0,36344; 0,21910; 0,13209 и 0,079631. Сумма их равна 2,397. Умножим их на 483,96 и поделим на 2,397. Затем сравним эти два ряда.

Фактический:	179,57	144,20	64,31	56,02	25,60	14,26
Выровненный:	201,89	121,71	73,37	44,23	26,67	16,03
Их отношение:	0,89	1,18	0,88	1,27	0,96	0,89

Выровненный ряд убывает на постоянную величину \tilde{p} , ис-пользованную в качестве множителя. Этот ряд можно рассматри-вать как количество животных, которые родились когда-то рань-ше, а теперь добывались год за годом с постоянным значением изымаемой доли $\tilde{q} = 1 - \tilde{p}$, т.е. $1 - 0,60286 = 0,39714$. Факти-ческое же изъятие пропорционально Y_x . В разные годы оно со-ставляло от 0,88 до 1,27 от среднего значения $\tilde{q} = 0,397$.

Особенно интенсивно было изъятие в сезон 1981/82 года, превзойдя \tilde{q} в 1,27 раза. А поскольку \tilde{q} равно 0,397, то изъя-тие волков в этот год $\tilde{q}_4 = 0,5028$ или 50,28% от имеющегося поголовья. В последние два сезона изъятие было ниже среднего, 38,12% и 35,22%. Нам сейчас особенно важно это последнее чис-ло. При таком уровне изъятия к весне 1984 года сохранилось в 1,8388 раза больше волков, чем их добыто. Напомним, что речь идет только о волках рождения 1981 г. и старших. Их добыто,

судя по табл. 6 (графа М-6), 85,85 экз., значит, должно сохраниться в 1,8388 раза больше, т.е. 157,9 взрослых волков.

Число сохранившихся волков, родившихся до 1980 г., можно вычислить этим же способом. Однако, в выборке последнего года таких волков исследовано только 6 экз. Неточность, обусловленная малочисленностью, довольно велика. Но остаток можно выразить не только в виде доли от количества добытых за последний сезон, но и как долю от числа добытых за последние два сезона. Сумма добытых за два сезона основана на большем числе исследованных волков, поэтому будет более точной. Так, фактический ряд, построенный с учетом истинного убывания У, предполагает сохранение 26,22 волков. Это составляет 65,78% от суммы двух последних членов ряда. Для строк К, И и З суммы добытых за два последних сезона равны 73,45, 56,28 и 30,1 волков, поэтому число сохранившихся составляет 61,48, 37,02 и 19,79. Даже из волков, родившихся до 1975 г., которые совсем не попали в последнюю выборку, может сохраниться 8 экз.

В строке "Н" шестой графы указано число 148,29, количество животных возраста переярков и старше, добытых в последний сезон охоты. В выборке оказалось 38 экз. такого возраста, поэтому статистическая погрешность невелика. Но 40% из них — переярки, добываемые с некоторой избирательностью. Поэтому результат вычислений остатка может оказаться завышенным. Не имея возможности оценить величину завышения, оставим здесь 273 волка, без поправки на избирательность переярков.

Еще меньше оснований применять рассмотренную процедуру определения численности сохранившихся волков для строки "О", где среди добытых преобладают прибыльные с высокой избирательностью добычи. Во всяком случае, количество оставшихся мате-

рых известно из строки "и" (157,9). Количество сохранившихся переярков можно определить из таблицы 5, умножив их количество в добыче последнего года на 1,8388. Их в остатке 114,84, а вместе с материами - 272,71 экз. Что касается прибыльных, добытых в количестве 171,7 экз., то можно лишь высказать предположение о количестве сохранившихся, не придавая результату серьезного значения до подтверждения его в следующий сезон.

Предположение это можно обосновать следующим. По стране материалы за многие годы показывают, что прибыльные добываются с двукратной избирательностью в сравнении со взрослыми волками. В Пермской области в разные годы избирательность добычи прибыльных составила от 1,33 до 1,5. Если в последний сезон охоты она была в этих же пределах, то прибыльных взяли 44-48%. Значит, их могло сохраниться от 190 до 220 голов, и вместе со всеми старшими число сохранившихся равно 460 - 490 голов.

Составление суммирующих таблиц завершается получением полной численности генераций (таблица 5) и общей численности их вместе со всеми старшими волками (таблица 6). Вся процедура суммирования основана на количестве добытых в разные годы животных разного возраста, поэтому все колонки таблицы кроме последней, суммирующей колонки, содержат сведения о волках, поступивших в добычу. Однако, главная цель - не в том, как распределить по возрасту всех зверей, добытых в течение рассмотренных охотничьих сезонов. Важно понять, какие количественные изменения проходили во всем волчьем поголовье области не только суммарно, но и в разных возрастных группах. Правая колонка таблиц 5 и 6 должна встать в начало рядов изменения численности, а вычитание добычи каждого года образует убывающий год за годом ряд численностей. На основе таблицы 5 по-

Таблица 7

Численность волков разных генераций осенью.

Годы рождения	Г о л и	о п е н к и	ч и с л е н и е н о с т и ,	осень			
	1973	1979	1980	1981	1982	1983	1984
1971 б	27,28	19,98	II,85	II,85	5,28	2,10	2,10
1972 в	16,90	9,60	5,54	2,78	0	0	0
1973 г	46,68	II,46	8,33	5,57	0	0	0
1974 д	58,28	36,37	27,24	13,42	7,85	0	0
1975 е	88,57	59,35	22,78	17,25	II,68	8,50	4,60
1976 ж	85,22	56,00	19,43	II,14	0	0	0
1977 з	161,65	88,61	64,23	39,35	17,06	10,89	6,79
1978 и	352,59	221,11	II5,47	71,23	43,38	21,09	17,19
1979 к	415,73	200,39	125,74	61,68	36,21	24,50	
1980 л		412,89	213,83	II6,34	81,32	46,20	
1981 м			373,96	I31,64	77,52	50,20	
1982 н				330,71	177,89	II5,45	
1983 о					360-390	190-220	

Таблица 8

Численность золотых разных генераций вместе со старшими осеннею.

Годы рождения (и старение).	Г о д и		о п е н к и		ч и с л е н и ю с т и ,		осенью	
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
1971 Б	-	40,44	25,83	13,64	13,64	5,28	2,10	2,10
1972 В	-	57,35	35,44	19,19	16,42	5,28	2,10	2,10
1973 Г	-	103,03	51,90	27,52	21,99	5,28	2,10	2,10
1974 Д	-	168,62	95,58	63,08	43,73	21,45	8,72	8,72
1975 Е	-	256,93	154,67	85,60	60,72	32,87	16,95	13,05
1976 И	-	342,14	210,66	105,02	71,84	32,85	16,93	13,03
1977 З	821,75	503,75	299,23	169,21	III,15	49,87	27,58	19,77
1978 И		856,38	520,38	284,72	182,43	93,30	48,73	37,02
1979 К			936,03	485,03	308,09	154,90	84,86	61,45
1980 Д				897,93	521,93	271,25	166,19	107,65
1981 М					895,94	402,94	243,76	157,91
1982 Н						733,04	421,04	272,75
1983 О							780-810	460-490

Если читать таблицы по диагонали, то 7-я таблица по левой диагонали показывает численности пополнения, 8-я — общую численность; вторая диагональ, расположенная правее, покажет численности пересярков, следующая за ней — двухлетних и т.д.

Нам неизвестно распределение возрастов за сезон 1977/78 г. Однако, за год добыто 318 волков всех возрастов. Поскольку к осени 1978 г. имелось 504 волка от года и старше, то в сумме с дробыми за предыдущий сезон они и составляют численность волков в области к осени 1977 г., равную 822 экз.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Задача состояла прежде всего в том, чтобы получить сведения о численности волка. Сравним наши результаты с данными по учёту следов на зимних маршрутах с 1977/78 по 1983/84 гг.

ЗМУ (весна):	680	880	930	930	830	730	720
По суммирующим таблицам:	822	856	936	898	895	733	780-810

Результаты очень близко совпали. Численности за 5 лет, кроме первого и последнего, в общей сумме составили 4300 по ЗМУ и 4318 - по суммирующим таблицам. Первый (но, заметим, предшевременный) вывод из сравнения этих двух рядов мог быть таким: все наши усилия были направлены на то, чтобы получить те же самые результаты, какие уже получают повсеместно с помощью хорошо налаженной процедуры зимнего маршрутного учета. Одно только, но весьма существенное несоответствие: наши результаты относятся к осени, до начала интенсивного зимнего изъятия волков, а данные ЗМУ - к концу зимы. Последние могли соответствовать нашим весенним данным только после того, как из них будут вычтены волки, добытые за зимний сезон. Но они и без того уже вычтены, их не было к моменту проведения учета; не было если не всех, то подавляющего большинства. Если бы было просто несовпадение со значительными отклонениями в ту и другую сторону, справедливо было бы считать один из методов неточным. Здесь же обнаруживается расхождение, близкое к величине добычи за тот же год.

Мы не можем здесь вникать в особенности ЗМУ, это совсем другая задача. Если же сравнивать результаты ЗМУ с численностью прерярков и старших следующей осенью, считая последнюю

равной численности весной этого же календарного года, то наши данные значительно ниже. За пять лет сумма результатов по ЗМУ равна 4300, а наших данных весной - 2350, только 54,6%.

Случайные помехи постоянно искажают результаты, которые мы стремимся получить. Если они велики, то два результата, полученных разными методами, не должны совпадать не только по абсолютной величине, но даже после введения любой постоянно действующей поправки. В рассмотренном нами случае два независимых результата исключительно хорошо совпадают при условии, если бы вся добыча происходила после зимних маршрутных учетов. Мы вынуждены предполагать, что на каком-то этапе проведения маршрутных учетов к полученным результатам вычислений прибавляют еще и всех волков, добытых перед учетом. Если дело обстоит именно так, получается очень важный вывод прежде всего в пользу зимних маршрутных учетов: совпадение двух независимых результатов свидетельствовало бы, что надлежащим образом организованные зимние учеты дают верное представление о численности волков, а те упреки в адрес этого метода, которые можно найти в печати, основаны на ошибках в исполнении метода.

Создается впечатление, что анализ возрастного состава не дает ничего, кроме подтверждения правильности ЗМУ. Следует ли ради этой проверки рекомендовать для внедрения наш метод?

Понимание возрастной структуры и ее изменений включает значительно больше информации, чем только сведения о численности. Ежегодный отстрел изымает значительную часть волков, и если численность их удерживается на постоянном уровне, значит, ежегодное пополнение молодняком оказывается достаточным, чтобы компенсировать эти потери. За пять лет в области добыто 1968 волков, а сумма всех прибыльных, влившихся в популяцию за

это время, составила 1888 голов. Если оценивать результаты пятилетия как процесс, идущий равномерно в одном направлении, на каждый год приходится снижение численности в среднем на 16 голов или на 2%. Этот темп снижения мало отличается от стабильной численности. Но обе оценки численности, по ЗМУ и по суммирующим таблицам, свидетельствуют о возрастании численности в начале и о снижении в конце периода. Несовпадения этих двух оценок, заслуживающие внимания, пришлись на сезоны с I980/81 по I982/83 гг. ЗМУ показывает равномерное снижение численности на 100 голов ежегодно: 930, 830 и 730. По суммирующим же таблицам от первого ко второму году снижения еще нет (898 и 896 голов), зато к третьему году поголовье уменьшается на 163 волка. Если по данным ЗМУ создается впечатление, что переломным в истреблении был первый из трех сезонов, то суммирующие таблицы – что второй сезон, и только он один был для поголовья волка катастрофическим. За ним последовали два сезона, в которые численность, судя по ЗМУ, оставалась на одном уровне, а по суммирующим таблицам можно допустить, что она даже несколько возросла.

Естественно возникает вопрос, который же из методов, при всем совпадении в прочие годы наблюдений, вернее отразил характер изменений в эти три года. Постепенное снижение численности по данным ЗМУ можно рассматривать как длительный процесс, корни которого скрыты, очевидно, в улучшении организации борьбы с волком. Однако, данные суммирующих таблиц можно трактовать только как следствие особо благоприятных условий охоты, сложившихся в сезон I981/82 года. Решение такого вопроса имеет принципиальное значение. Либо организация борьбы с волком перестроилась таким образом, что можно рассчитывать

в будущем на дальнейшее снижение численности в таком же темпе; либо причина снижения состоит в единичном отклонении от средней нормы, — способности вида выдержать такое истребление.

Мы снова обратимся к результатам охоты в сезон 1981/82 года. За этот сезон добыто 493 волка, на 117 голов больше в сравнении с предыдущим сезоном, и на 180 больше, чем в следующем. Более того, установлено, что весь успех охоты в этот сезон целиком достигнут за счет того, что в январе-марте добыто на 100 волков больше. В остальные месяцы добыча волка шла в обычном темпе и не отличалась от уровня прошедшего года. А причина кроется в том, что в эту зиму с рыхлым и глубоким снегом охотники били волков, догоняя их на лыжах. Следовательно, именно благоприятные зимние условия были причиной столь успешной охоты. Более низкие численности в следующие два года можно рассматривать как результат этого однократного воздействия. Если это так, то существующие меры по борьбе с волком при их современной организации могут в годы со средними погодными условиями лишь сдерживать численность волка. При этом нельзя забывать, что они достаточно напряженны в сравнении с периодом до 1978 г., когда численность неуклонно возрастала. И если говорить о перспективах на будущее, то дальнейшее снижение численности тоже можно предвидеть, полагая, что такой глубокоснежный год не был единственным. Если еще в следующую такую же зиму информировать охотников о представляющейся возможности легко добить волка, периодические снижения численности будут еще заметнее.

Наиболее важные полученные нами данные о численности и возрастном составе волков, содержащиеся в таблицах 7 и 8, сведем в отдельную таблицу. Это, кроме общей численности,

еще и численности прибыльных, переярков и матерых, без подразделения на возрастные группы, а также процент добычи взрослых волков. Мы продолжаем сохранять для каждого числа десятые доли полученных чисел. Для окончательного суждения о численности животных они уже теряют смысл, однако, разные вычислительные операции с ними еще не заканчены, поэтому лучше пока не округлять результаты до целых чисел, помня при этом, что возможны неточности в единицы и даже в десятки животных.

Таблица 9

Основные особенности состояния волков в годы исследований.

Годы, осень:	1978	1979	1980	1981	1982	1983
Добывалось:	336	451	376	493	312	320
Численность:	856,4	936,0	897,9	895,9	733,0	780-810
В том числе						
прибыльных:	352,6	415,7	412,9	373,9	331	360-390
переярков:	161,6	221,1	200,4	213,8	131,6	177,9
матерых:	342,1	299,2	284,7	308,1	271,2	243,8
0+/ \geq 2+ :	1,031	1,389	1,450	1,225	1,220	1,5-1,6
Добыто всего, %	39,23	48,18	41,87	55,08	42,56	39-41
взрослых, %	40,60	45,28	36,48	48,03	39,59	35,22

В процессе обработки собранных материалов и уточнений, получаемых по мере приближения к окончательному результату, несколько меняются как сами численности разных возрастных групп, так и их соотношения. Даже ежегодный процент изъятия взрослых здесь получается несколько иным, чем он был использован при определении остатка сохранившихся волков. Важно, что расхождения невелики и потому несущественны.

В таблице приведены абсолютные количества животных. Отметим, что с 1979 к 1982 году численность всех волков уменьшилась на 200 голов. За эти же годы численность ..зреярков

уменьшилась только на 90 голов, а прибыльных - на 85 голов. Но из этих чисел еще не следует, что общая численность понесла более ощутимые потери, чем переборки, а последние - одинаковые потери с прибыльными. Для того, чтобы сопоставить изменения в численностях разных групп, следует выразить их в процентах от средней численности каждой возрастной группы.

Наиболее уверенно определены численности для 5 лет наблюдений, с 1978 по 1982 г. Пополнение прибыльными в среднем было 377,9, переборками - 185,5, общее количество матерых разных возрастов - 301,1, а общая численность - 863,7. Численности для каждого года и возраста, выраженные в процентах от этих средних величин, представлены на графике (рис. 2).

Общая численность волков была самой низкой, 85% от среднего пятилетнего уровня, осенью 1982 г. Предшествующий охотничий сезон наиболее успешного изъятия был интенсивнее средней добычи на 25%, поэтому общая численность уменьшилась по сравнению с предыдущим годом на 19%. Другой сезон довольно интенсивного изъятия, на 15% выше среднего, был в 1979/80 г. Но он вызвал снижение общей численности всего лишь на 4%. В следующий за ним сезон добыча составила 95%, и численность после него удержалась на уровне предыдущего года. Еще более низкий уровень добычи, 85%, был в сезон 1978/79 года, после чего численность возросла с 99% до 108%. Что касается сезона самого слабого истребления, зимой 1982/83 года, то с учетом неточно определенной численности прибыльных обнаруживается увеличение общей численности к следующей осени на 5-8%. Тем не менее, она продолжает оставаться на 7-10% ниже средней пятилетней нормы. Не вникая в отдельные малосущественные несоответствия, можно сказать, что изменения численности волка

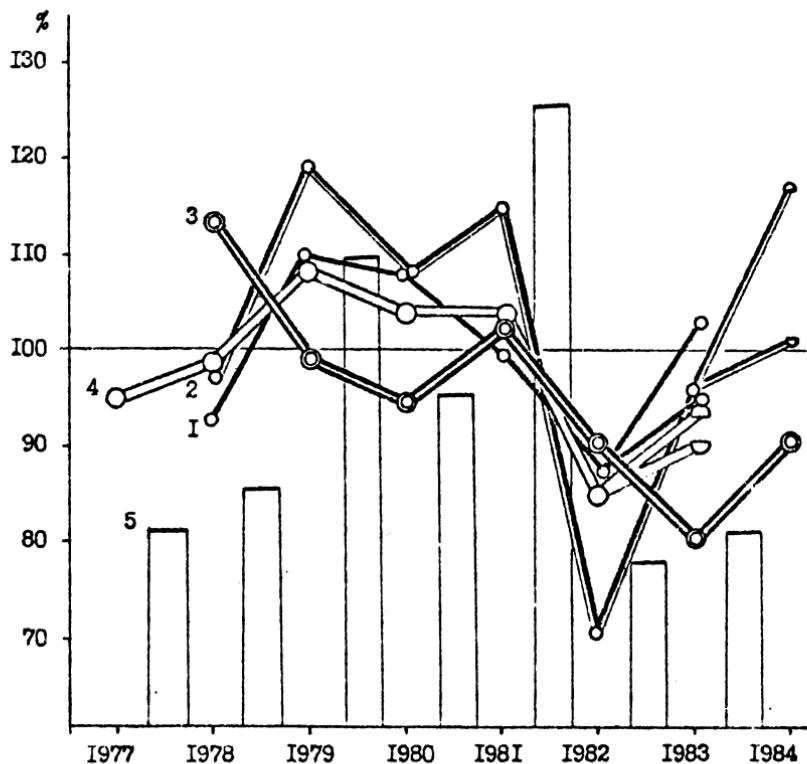


Рис. 2. Численности разных возрастных групп осенью и добыча за сезон охоты.

1. Численность прибыльных в процентах от средней за 5 лет (378).
2. Численность переярков в процентах от средней за 5 лет (186).
3. Численность матерых волков в процентах от средней за 5 лет (301 экз.).
4. Общая численность в процентах от средней за 5 лет (864 экз.).
5. Ежегодная добыча в процентах от средней за 5 лет (354 экз.).

являются следствием той или иной интенсивности добычи. Однако, отметим и имеющиеся несоответствия в отдельные годы. Повышение численности в 1979 г. на 9% обусловлено снижением на 15% средней нормы добычи, тогда как после снижения добычи на 21% в сезон 1982/83 г. создалась предпосылка к росту численности лишь на 5-9%. В какой-то мере расхождения могут быть результатом неточностей в суммирующих таблицах. Однако, имеет значение и состав популяции, различный в разные годы: количество матерых; переярков, пополняющих поголовье матерых в следующем году; количество прибыльных, - будущих переярков.

Заметно отличаются от изменений общей численности изменения у матерых волков. Они прослеживаются до осени 1984 г. за счет того, что даже в последний год наблюдений она определена по результатам не менее чем двух сезонов добычи. Максимальное количество матерых, на 13% выше средней пятилетней нормы, было в 1978 году, когда и общая численность, и численность прибыльных и переярков не была самой высокой. В этот год наиболее многочисленными среди матерых были волки возраста 3+ (на 29% больше среднего) и все старшие (на 44%). К следующему году, несмотря на рост общей численности, поголовье матерых весьма существенно уменьшилось, составив лишь 99% от среднего уровня. Снижение произошло не в результате добычи: последняя была на 14% ниже среднего уровня. Даже трехлетние волки прошлого года, став четырехлетними и продолжая оставаться многочисленными для своего возраста (130%), в абсолютном количестве уменьшились с 88 до 59 голов. Главная причина в том, что поголовье матерых слабо пополнилось из-за малочисленности переярков прошлого года. В результате всей этой перестройки возрастной структуры матерых их численность к осе-

ни и снизилась до 299 голов против 342 годом раньше. Рост же общей численности произошел за счет лишь переярков и прибыльных. Количество переярков стало выше среднего уровня на 19%. И это несмотря на то, что в возрасте прибыльных они были малочисленными, только 93% от средней численности. Слабая добыча привела к тому, что из 352 имеющихся прибыльных 221 перешел в категорию переярков. Если средняя пятилетняя норма выживания прибыльных равна 50%, то в этот год их выжило 62,7%.

Особого внимания заслуживает тот факт, что при снижении численности матерых пополнение прибыльными оказалось заметно выше: на 10% больше средней нормы, а в абсолютных числах - 415 вместо 352 в предыдущем году. Анализируя лишь возрастной состав, невозможно выяснить, является ли это результатом более высокой плодовитости матерых, или молодняк лучше сохранился с рождения до осени. Заметим только, что обилие прибыльных в популяции не столь тревожно, как обилие переярков, которым предстоит размножаться в следующем году.

К третьему году наблюдений, после усилившейся добычи, количество матерых еще уменьшается, как уменьшается и количество переярков и прибыльных. О последних надо сказать, что уменьшение их численности выражено очень слабо, поэтому на каждого матерого приходится еще больше прибыльных, чем в предыдущем году. В четвертый год численность матерых повышается на 23 головы, переярков - на 13 голов; но пополнение прибыльными меньше на 35 голов, и общая численность не изменилась.

К пятому году численность всех возрастных групп резко уменьшилась. Матерых стало меньше на 12% или 90% от среднего уровня, а прибыльных - 87%. Но особенно резко уменьшилось количество переярков, 71% от среднего. Напомним, что после довольно интенсивного истребления в сезон 1979/80 г. снижение

численности тоже отразилось наиболее ощутимо именно на переярках. Напротив, в сезоны слабого истребления их численность резко увеличивается. Причина кроется в том, что добыча всегда более интенсивна по отношению к прибыльным. Если в среднем для популяции достаточно того количества переярков, сохранившихся от группы прошлогодних прибыльных, чтобы компенсировать потери матерого поголовья, то ослабленное истребление "пропускает" животных из прибыльных в переярки в избыточном количестве. Наоборот, усиление истребления взрослых означает еще большее усиление его для прибыльных. Это выглядит так, словно популяция "подставляет под выстрел" в первую очередь именно их, чтобы сохранить поголовье матерых. В самом деле: в сезон 1981/82 г. добыча была на 25% выше средней и на 30% больше в сравнении с предыдущим сезоном. В результате общее поголовье уменьшилось на 19%, в том числе матерые – на 12%, тогда как из 377 прибыльных дожило до переярков только 130, или 34,6%.

Самая низкая численность матерых оказалась в 1983 году. Наиболее многочисленной среди матерых могла бы быть возрастная группа двухлетних, но столь сильно пострадавшая от охоты в возрасте прибыльных. На размножающуюся часть популяции более всего повлияло это обстоятельство спустя два года. Несмотря на интенсивное пополнение в этот год и на хорошее выживание переярков, общая численность возросла к осени лишь на 5–8%.

Последние данные о численности матерых относятся к осени 1984 г. Переярков за год до этого было довольно много, а слабая добыча мало уменьшила численность их и старших волков, поэтому матерое поголовье к последней осени сформировалось в большем количестве, лишь на 9% ниже среднего уровня. Более того, и переярков в эту осень много. Есть перспектива, что еще один сезон слабого промысла приведет уже к существенному

увеличению численности волка. Но с другой стороны, мала вероятность, чтобы после двух сезонов, оказавшихся неблагоприятными для охоты, наступил бы еще третий такой же.

Понятно, что чем больше матерых, тем обильнее пополнение прибыльными. Однако, наши результаты показали, что эта связь в относительных величинах сложнее. В год самой высокой численности матерых в популяцию влилось лишь по 1,03 прибыльных на каждого матерого. Напротив, при минимальной численности матерых пополнение составило не менее 1,5 на одного матерого. Этот последний результат можно поставить под сомнение в связи с тем, что численность прибыльных в последний год наблюдений определена неточно. Но составим из численностей матерых за все годы убывающий ряд: 342, 308, 299, 285, 271 и 243. Численность пополнения в эти годы составила 352, 377, 415, 413, 331 и 360-390. При этом на каждого матерого пришлось прибыльных: 1,03, 1,22, 1,39, 1,45, 1,22 и 1,48-1,60. Только после сезона наиболее интенсивного истребления волка закономерность возрастания этого ряда нарушена, а в остальные годы по мере уменьшения численности матерых увеличивается количество прибыльных на одного матерого. Это обстоятельство может оказаться очень важным для перспектив дальнейшего истребления волка. По результатам исследований можно с уверенностью сказать, что численность пошла на снижение. Но если верно сделанное наблюдение, что со снижением численности матерых возрастает выход прибыльных в расчете на каждого матерого, то по мере снижения всего волчьего поголовья в будущем следует ожидать более интенсивного пополнения молодняком. Поэтому в дальнейшем тех мер, которые в настоящее время применяют для борьбы с волком, окажется недостаточно, чтобы обеспечить еще

большее снижение численности. Она должна будет стабилизироваться на уровне, достаточно высоком для того, чтобы хищник продолжал еще причинять ощутимый ущерб. Во всяком случае, современный уровень мероприятий против волка никак не грозит ему полным истреблением на территории области. Любое же долговременное ослабление таких мероприятий неизбежно приведет к новому росту поголовья, как это было в начале 70-х годов.

Полученные результаты оценки численности за 6 лет наблюдений могут быть полезными в своих абсолютных значениях для анализа причин, вызвавших те или иные отклонения в отдельные годы на фоне постоянного или, в нашем случае, несколько снижающегося уровня численности. Но можно поставить задачи несколько иного характера. Например, мы уже касались вопроса о том, каковы перспективы на ближайшее будущее при условии, если существенных изменений в отношении к волку не произойдет. Действительно, если в ближайшие 6 лет снова повторятся, даже в иной последовательности, условия прошедших 6 лет, то и результаты будут в общем аналогичными. Но для такого заключения нужны уже не точные данные за каждый отдельно взятый год, а некое усредненное представление. Так, важным может быть значение прироста численности: в какой пропорции в среднем увеличивается поголовье волков с весны к осени; и не за каждый из прошедших лет, которые в точности уже не повторяются. Для получения этой оценки достаточно вычислить прирост поголовья, основываясь на сумме данных за 6 лет.

Средняя численность волков всех возрастов к осени составляла 863,7, тогда как в те же годы количество животных старше года – 486,6. Поделив первое число на второе, мы получаем 1,774, коэффициент, показывающий, что в результате размноже-

ния численность увеличивается на 77,4%. Это очень важно для понимания, в частности, такого вопроса, допустимо ли хотя бы на несколько лет целиком исключить добычу волка, и что будет с численностью применительно к конкретным условиям области.

В предыдущей главе мы показали, что даже в период роста численности волка в середине 70-х годов она увеличивалась на 10,8% в год. Становится понятным, что в тот период поголовье волков в области оставалось под достаточно сильным воздействием охоты, так что темп роста численности за год составлял лишь седьмую часть от доступного волку приращения. Можно смоделировать весь процесс роста численности в те годы, задав полученный темп роста и имеющиеся данные о добыче волков.

Особенность такого приема - в том, что нам неизвестно исходное количество животных. Однако, мы можем теперь, много лет спустя, определить его с высокой точностью. Вся наша цепочка вычислений изменения численности год за годом должна закончиться тем, чтобы к осени 1978 г. осталось 859 волков. Дело в том, что малейший недостаток волков в 1965 г. приведет к полному исчезновению волков раньше конечного срока, а избыток в несколько волков - к тому, что к конечному сроку численность составит несколько тысяч. Только в том случае, если в области в 1965 г. имелось 172 волка, ежегодный летний рост численности в 1,774 раза позволит сослужить изменениями численности за весь период с 1965 по 1977 гг. с полученной нами численностью в 1978 г. Поэтому, если считать неизменным летний прирост за весь период, то с учетом ежегодной добычи волков мы и получим восстановленную динамику численности за последние 20 лет. Численность волков осенью (Ч), добыча за год (Д) и процент добывших (%) показаны в табл. 10.

Таблица 10

Динамика численности, восстановленная по добыче за 20 лет.

Годы	Ч	Д	%	Годы	Ч	Д	%	Годы	Ч	Д	%
I965	I72	63	36,6	I972	368	I27	34,5	I979	952	45I	47,3
I966	I94	85	43,8	I973	428	I43	33,4	I980	889	376	42,3
I967	I94	75	38,7	I974	505	I43	28,3	I98I	9II	493	54,I
I968	2II	64	30,3	I975	642	224	34,9	I982	74I	3I2	42,I
I969	260	II3	43,5	I976	74I	285	38,5	I983	76I	320	42,0
I970	26I	85	32,5	I977	8I0	3I8	39,2	I984	782	420	53,7
I97I	3I2	I05	33,6	I978	873	336	38,5	I985	642	-	-

В последовательную цепь изменений численности включены и годы наблюдений над возрастным составом. Поскольку прирост поголовья за летний период здесь принят постоянным, численности за последние годы несколько отличаются от полученных по суммирующим таблицам. Расхождения составили: -I2, +I7, +I6, -9, +I6, +8 и -20 -50, так что ими можно пренебречь и считать, что принятое нами условие постоянного прироста численности вполне может заменить более строгое требование суммирующих таблиц. Это сходство результатов повышает нашу уверенность в том, что в 60-е годы прирост численности не испытывал существенных изменений. Но это значит, что все изменения численности были обусловлены интенсивностью добычи. Так, если бы в первый же год было добыто не 63, а 75 волков, т.е. на 19% больше, то численность к следующему году осталась бы неизменной. К третьему году она и осталась неизменной, только на более высоком уровне, так что неизменность обеспечена уже добычей 85 волков. Для обеспечения постоянной численности требуется добывать 43,5% от осеннего поголовья волков.

Данные из табл. 10 предоставлены графически на рис. За

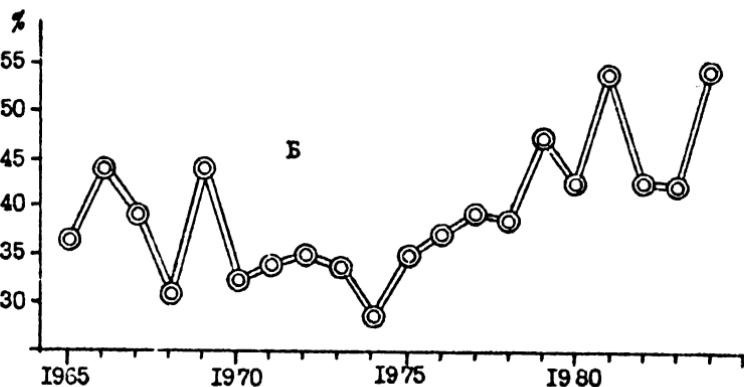
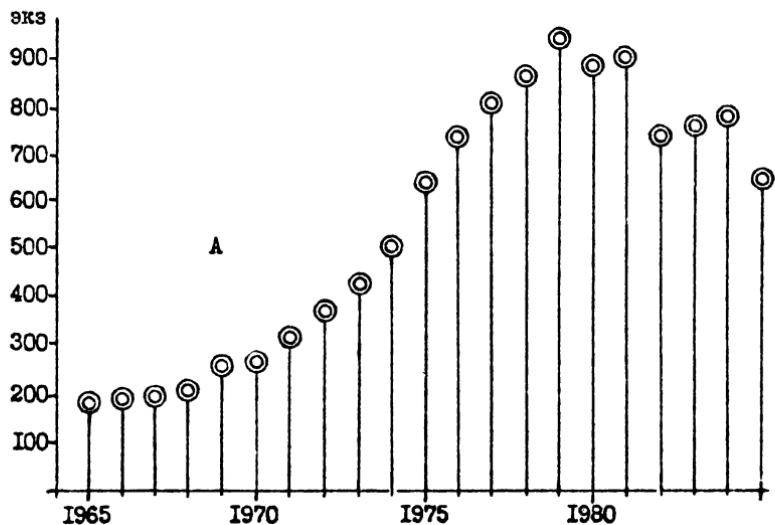


Рис. 3. Динамика численности волка в Пермской области, восстановленная по данным о добыче с 1965 по 1985 г. (А) и процент добытых волков от общего поголовья осенью (Б).

(изменения численности) и Зб (успешность истребления). Только в 1966 и 1969, а затем уже в 1979 году добыча волков пре-восходила этот критический уровень. В промежутке между ними охота шла недостаточно интенсивно.

Нужно проявлять осторожность при интерпретации полученных чисел. Летний прирост поголовья, перенесенный на годы начала роста численности, мог быть несколько иным. Но спустя 20 лет уже не имеет значения, было ли добыто волков в 1968 году 30 или 35%; важно то, что этот год отличался минимальной добычей в сравнении с предыдущим и следующим, и что 1969 год, в отличие от всех ближайших лет, был весьма успешным. Можно также, что первые сдвиги в смысле приближения объема добычи к желаемой норме произошли в 1976 году. Все эти особенности истребления волка в разные годы могут быть связаны как с погодными условиями, так и с проводившимися в области организационными мероприятиями по борьбе с хищником.

Контроль за состоянием волчьего поголовья не только по общей численности, но и с учетом возрастного состава, может обеспечить принятие своевременных мер противодействия этому хищнику, являющемуся бесспорно вредным как для домашних животных, так и для промысловой фауны.

Основная сложность в работе – получить от охотников клики добытых ими волков. Доброго согласия отдельных охотников недостаточно, чтобы собрать необходимое количество материала для анализа. Нужны новые решения, столь же обязательные, как, например, предъявление волчьей шкуры для получения премии за уничтоженного волка.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Восстановление численности волков по результатам добычи.
Программа для микрокалькулятора МК-56.

№	Команда	Код									
I	Пх-Сх	6Г	I2	Пх-ВП	6С	23	-	II	34	Пх-9	69
2	Пх-І	6І	I3	x	I2	24	Пх-ВП	6С	35	-	II
3	-	II	I4	Пх-4	64	25	x	I2	36	Пх-ВП	6С
4	Пх-ВП	6С	I5	-	II	26	Пх-7	67	37	x	I2
5	x	I2	I6	Пх-ВП	6С	27	-	II	38	Пх-0	60
6	Пх-2	62	I7	x	I2	28	Пх-ВП	6С	39	-	II
7	-	II	I8	Пх-5	65	29	x	I2	40	Пх-ВП	6С
8	Пх-ВП	6С	I9	-	II	30	Пх-8	68	41	x	I2
9	x	I2	20	Пх-ВП	6С	31	-	II	42	СП	50
10	Пх-3	63	21	x	I2	32	Пх-ВП	6С	43	БП	51
II	-	II	22	Пх-6	66	33	x	I2	44	00	00

Программа рассчитана на данные о добыче волков за 10 лет. Введя программу в микрокалькулятор, как это рекомендовано в инструкции к нему, вводим данные о добыче волков за год в машинную память: число добытых в первый год - в первую память, хII-І, во второй год - во вторую память, хII-2 и т.д. Последнее, десятое число, вводим в память хII-0. Приращение численности за летний период, 1,774, вводим в память хII-ВП. В память хII-Сх вводим предположительную численность волков к началу первого сезона охоты, N_0 . Нажатием клавиш БП-0-0 выводим калькулятор на начало программы и запускаем программу нажатием клавиши СП. Через 15-20 секунд будет получен ответ, гласящий, что при предполагаемой нами численности волков к первому сезону количество их к началу II-го сезона, спустя 10 лет, должно составить N_{10} .

Казалось бы, можно задавать любое приемлемое значение N_0 , и в результате вычислений получится приемлемое же значение N_{10} . В действительности это не так. Можно задать сравнительно небольшое значение N_0 , против которого не может быть принципиальных возражений, но в ответе получится отрицательное N_{10} . Это значит, что N_0 надо увеличить, т.е. ввести в память большее

число. Но можно увеличить N_0 до такой приемлемой численности, что в ответе получатся десятки и сотни тысяч. А это совершенно не укладывается в наши представления о возможных пределах численности волка в области.

Рассмотрим в качестве примера данные о добыче из табл. IO. В первые 10 лет добывалось от 63 до 143 волков. Количество их осенью 1965 г. не могло быть меньше 63, иначе они все были бы поголовно уничтожены в первую же зиму. Но вводя в память хП-Сх даже любые численности меньше 170, получаем отрицательные ответы. Введя в качестве N_0 171, 172, 173 и 174 волка, получаем такие значения N_{10} (две левые колонки):

$N_0:$	$N_{10}:$	$N_{20}:$
I70	-124,08	-
I71	+184,61	-140,563,43
I72	+493,31	- 45 267,87
I73	+802,01	+ 50 027,75
I74	+III0, 71	+

Очевидно, только $N_0=I71$ – минимально возможное количество волков осенью 1965 г. Кроме того, маловероятно, чтобы их осенью 1975 г. было более 1000 голов. Поэтому можно считать, что численность волков осенью 1965 г. составляла I71 – I73 головы.

Но у нас есть данные о добыче еще за 10 лет, с 1975 по 1985 г. Вводим их в память от хП-1 до хП-0, как описано выше, а в память хП-Сх – разрешенные численности N_{10} , от 184,6 до 802. В ответах получаем N_{20} , указанные в правой колонке. Оказываются абсолютно запрещенными $N_0 = I71$ и I72: они дают отрицательные N_{20} . Но и $N_0 = I73$ дает неправдоподобно большую численность N_{20} . Остается найти такое дробное значение N_0 , которое дало бы правдоподобный ответ для численности последнего сезона добычи.

Увеличение N_0 на единицу приводит к увеличению N_{10} на 310 голов. Увеличение N_{10} на единицу дает такое же приращение для N_{20} . Если условно принять, что N_{20} может быть не менее 300, но не более 1000, то приемлемы такие численности N_{10} : 641, при котором $N_{20} = 332$; 642, дающее $N_{20} = 631$; 643, дающее 939.

Если известно приращение численности за летний период (а оно может отличаться в разных областях и в разные периоды для одной области), то по итогам добычи можно восстанавливать изменения численности за предыдущий период.

Применять подобный метод вычислений в направлении от известной в прошлом численности на следующие годы, в которые известна только ежегодная добыча, в принципе тоже можно. Программа вычислений именно так и составлена, из прошлого в будущее. Однако, имеется в виду, что численность волков в первые сезоны лишь восстанавливается по добыче, тогда как в последний сезон или в один из последних сезонов она определена точнее.

Особенность восстановления численности по добыче состоит в том, что изъятие или сохранение одного волка в первый сезон равноценно появлению или недостатку в следующие сезоны такого количества волков, которое равно величине летнего приращения (ΔP), возведенного в степень x , где x - количество прошедших лет. Судя по имеющимся у нас материалам, $\Delta P=1,774$, и отклонение численности на одного волка в исходный год приводит, как было получено и в процессе вычислений, к тому, что через 10 лет неточность составит уже 310 волков. Однако, если нужно описанным образом восстановить численность на 1-2 года, то неточность в определении численности по суммирующим таблицам в n животных обернется вполне приемлемой неточностью в $n \cdot \Delta P$ и $n \cdot \Delta P^2$ особей.

Поскольку определение численности с использованием суммирующих таблиц даже при самом тщательном проведении этой работы не дает надежного ответа за последний год наблюдений из-за неточно определенной численности прибыльных, следует применять метод восстановления численности по объему добычи. Это выгодно и тем, что уже в конце последнего зимнего сезона, как только будут учтены все добитые волки, а клыки их еще лишь поступают на анализ, численность будущей осени определяется с точностью, достаточной для целей планирования борьбы с хищником.

ЛИТЕРАТУРА

- Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. Под ред. Д.И.Бибикова. М.: Наука, 1985. 606 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Неганов В.Г. Волк и его значение как хищника в Пермской области. В кн.: Биогеография и краеведение. Сб. статей. Пермь, ПГПИ, 1977. с. 78 - 82.
- Петров М.П. Волк. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 208 с.
- Смирнов В.С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1960, т.14, с. 97 - 112.
- Смирнов В.С. Принципы анализа возрастной структуры популяции по выборочным данным. Экология, 1983, №1, с.69 - 76.
- Смирнов В.С. Анализ возрастной структуры промысловых животных. В кн.: Количественные методы в экологии позвоночных. Сб. статей. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1983а, с.3-18.

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Введение	3 - 14
Определение возраста волков	15 - 20
Исследование возрастного состава	21 - 39
Определение численности волков по суммирующим таблицам	40 - 54
Обсуждение результатов	55 - 70
Приложение	71 - 73
Литература	74

КОНТРОЛЬ ЗА ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ВОЛКА
ПО ВОЗРАСТНОМУ СОСТАВУ ДОБЫВАЕМЫХ ЖИВОТНЫХ

Методические рекомендации

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

Ответственный за выпуск А.Ю.Бандукин

Подписано в печать 24.10.85. НС 23496. Формат
60x84/16. Бумага типографская. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 4,75. Уч.-изд.л. 3,0. Тираж 400
Заказ 2612 Цена 30 коп.

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР.
Свердловск, 8 Марта, 202
Цех № 4 п/о "Полиграфист", Свердловск, Тургенева, 20.