

Янус КИЙЛИ

АНАЛИЗ ФАКТОРОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КОСУЛИ

В настоящее время косуля обитает почти на всей территории Европы. В Скандинавии граница ее распространения достигает 68° с. ш. Косуля — самое многочисленное парнокопытное и в Эстонии. Этим объясняется большое внимание к ней многих исследователей (Reichelt, 1957; Raesfeld, 1960; Ellenberg, 1978; Смирнов, 1978; Stubbe, Passarge, 1979; Соколов, Данилькин, 1981 и др.).

Чисто теоретические и экономические соображения пробудили интерес исследователей особенно к факторам, определяющим численность косули. Очевидно, иммиграция косуль в Эстонию незначительна, поэтому динамика численности здесь определяется смертностью и более или менее успешным размножением. По традиции различают внутривидовые (связанные с динамикой структуры популяции) и внешне-видовые (климатические и т. д.) факторы. Если внутренние факторы определяют возможные границы изменения численности, то внешние реализуют их в конкретной экологической ситуации. На краевых участках ареала лимитирующими прежде всего являются климатические факторы, поэтому и в Эстонии они, наряду с отстрелом, определяют динамику численности. В связи с малой численностью хищников в настоящее время их влияние ничтожно и имеет только локальный характер.

Из климатических факторов самыми важными являются зимние условия. Большинство исследователей придает особенно большое значение т. н. суровым зимам (Raiby, 1970; Ватолин, 1975; Hell, 1977; Briedermann, Ahrens, 1980; Bobek, 1981; Kaluzinski, 1982). Большую роль играет и осенне-зимняя погода (Hofmann, 1979; Raiby, 1970). Весенне-летние условия определяют смертность козлят, а также количество и качество их пищи. Смертность козлят определяется непосредственно погодными условиями во время их рождения (Ellenberg, 1978).

Материал и методика

Для анализа причин динамики численности косули в Эстонии использовали сводные данные облавных охот в 1961—1974 и 1979—1980 гг. (табл. 1). Как в Алутагузе (А), так и в Юго-Западной Эстонии (В) много лесов и болот, но в Алутагузе климат более континентальный. Мозаичный ландшафт Юго-Восточной Эстонии (Б) — наиболее подходящее место для косули в Эстонии. Данные о климате взяты из «Метеорологического ежемесячника» 1961—1980 гг. Используются материалы 7 метеостанций.

На основе собранных данных вычислены следующие показатели: плотность — среднее число особей в одном квартале, т. е. индикатор численности; фреквенц — процент заселенных кварталов; абунданц — среднее число особей в заселенном квартале, т. е. индикатор успешности размножения. Эти показатели связывали с климатическими дан-

Объем материала, собранного в 1961—1974 и 1979—1980 гг.

	Алутагузе			Юго-Восточная Эстония			Юго-Западная Эстония			инд	кв ⁺	Σкв
	инд	кв ⁺	Σкв	инд	кв ⁺	Σкв	инд	кв ⁺	Σкв			
1961	—	—	—	199	94	159	—	—	—	199	94	159
1962	15	13	177	202	123	220	112	94	267	329	230	664
1963	17	20	137	354	180	258	250	190	423	673	390	766
1964	34	18	135	148	93	137	154	111	212	336	222	484
1965	37	34	325	409	312	555	532	359	561	978	705	1 441
1966	8	10	232	216	150	242	370	203	361	594	381	835
1967	26	24	251	269	138	224	—	—	—	295	162	475
1968	72	42	191	1133	399	549	609	244	426	1 814	685	1 166
1969	232	127	342	1295	487	600	1139	429	588	2 666	1043	1 530
1970	270	146	409	1992	861	1189	1279	476	701	3 541	1483	2 299
1971	171	105	277	1131	389	482	1331	501	634	2 633	995	1 393
1972	138	82	283	1101	463	561	1910	776	1008	3 149	1321	1 852
1973	197	180	330	494	180	214	620	293	373	1 311	653	917
1974	53	48	124	187	83	97	244	158	205	484	289	426
1979	22	11	65	412	139	186	550	244	457	984	394	708
1980	16	16	58	—	—	—	91	40	76	107	56	134
	1308	876	3336	9542	4091	5673	9191	4123	6292	20 093	9103	15 249

Примечание. инд — число индивидов, кв⁺ — число заселенных кварталов, Σкв — общее число кварталов.

ными предыдущих зимы, весны и лета. Также изучали влияние зимы и весны на плотность населения косули следующего года. При статистической обработке данных были использованы факторный, канонический и регрессионный анализы. Отдельно проанализировано влияние климатических факторов зимы, весны и лета.

Для описания погоды использованы многие показатели, некоторые из них дублировали друг друга. Поэтому был проведен факторный анализ — найдены новые независимые между собой показатели, т. е. факторы. Такое уплотнение информации в результате редуцирования многомерного пространства, по данным И. Я. Лиёпа (1980), не связано с потерями, а наоборот, способствует всестороннему раскрытию эмпирической информации. Для оценки влияния найденных факторов на плотность популяции вычислены соответствующие линейные коэффициенты корреляции.

Канонический анализ до сих пор использовался редко, хотя известны его возможности в экологическом плане (Gittins, 1979). Этот анализ позволяет изучать отношения между двумя совокупностями переменных (среда — популяция).

В шаговом регрессионном анализе использовано 60 наиболее важных показателей (для зимы — 20, весны — 20, лета — 20), выбранных по результатам предыдущего корреляционного анализа. Вычислены коэффициент множественной корреляции (R) между плотностью и климатическими факторами, соответствующие уравнения регрессии и коэффициент линейной корреляции (r).

При выделении факторов динамики численности надо иметь в виду, что климатические факторы оказывают влияние на исследуемый признак в случае превышения ими определенного уровня. Если значение фактора меньше этого уровня, никакой связи обнаружить нельзя. Поэтому все зимы и весны были разбиты по их характеристикам на классы, и потом отдельно был проведен регрессионный анализ. Надеж-

ность вычисленных показателей (P) или надежность отличия от нулевой гипотезы обозначают следующим образом (табл. 2, 3): $0-0,1 \geq P > 0,05$; $*-0,05 \geq P > 0,01$; $** -0,01 \geq P > 0,001$; $*** -0,001 \geq P$. Все расчеты сделаны в Вычислительном центре Тартуского государственного университета. Описание общей схемы системы обработки данных приведено в работе Э. Эхасалу (1981), имеются также и описания конкретных алгоритмов (Ehasalu и др., 1978; Graat, 1978).

Автор благодарен Э. Лаас за помощь при подготовке данных, Л.-М. Тоодинг и М. Вяхи за помощь при обработке данных и А. Кирк за критические замечания.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Выявление факторов динамики численности

Факторный анализ (табл. 2) выявил новые взаимно независимые признаки (факторы), которые были включены в корреляционный анализ, и найдено их влияние на исследуемый признак. Недостаток метода состоит в затруднении объяснения полученных факторов, но хорошие

Таблица 2

Факторный анализ

Показатель	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5	Ф6	Ф7
ДСП, % I	0,766	-0,117					
ДСП, Σ	0,794	-0,085					
М, % I	0,137	-0,725					
М, % II	-0,021	-0,695					
М, Σ	0,099	-0,926					
ГСП, Σ	0,735	0,024					
$\bar{x} t^\circ$, XI-III	-0,852	-0,058					
ДД, % IV			0,188	-0,721			
$\bar{x} t^\circ$, V, 3			0,802	0,086			
$\bar{x} t^\circ$, V			0,917	0,003			
ДБС, % IV			0,077	-0,693			
ДБС			0,126	-0,778			
З			-0,697	0,241			
$\bar{x} \text{ min } t^\circ$, V			0,842	-0,136			
$\bar{x} t^\circ$, VII					0,144	0,048	-0,696
ДВ $\geq 80\%$ VIII					-0,826	0,201	0,222
ДВ $\geq 80\%$					-0,911	-0,135	0,131
ДБС, % VII					0,056	-0,647	0,172
ДБС, % VIII					-0,045	-0,141	0,353
ДБС					-0,093	-0,802	0,232
r	*	**	**	**	***	**	0
N	-0,149	0,125	0,230	-0,198	0,277	-0,211	-0,215
	176	176	176	176	176	176	176

Примечание. ДСП — число дней со снежным покровом; М — число дней с метелями; ГСП — глубина снежного покрова; $\bar{x} t^\circ$ — средняя температура воздуха; ДД — число дней с дождем; ДБС — число дней без солнца; З — число дней с заморозками; $\bar{x} \text{ min } t^\circ$ — средняя минимальная температура воздуха; ДВ $\geq 80\%$ — число дней с влажностью $\geq 80\%$; Ф1 — общая суровость зимы; Ф2 — метельность зимы; Ф3 — температурный режим мая; Ф4 — солнечность весны; Ф5 — общая влажность лета; Ф6 — солнечность лета; Ф7 — ритмичность температуры лета; r — коэффициент линейной корреляции между фактором и плотностью населения косули; N — объем материала.

Канонический анализ

Показатель	Номер канонического фактора				
	1	2	3	4	5
Плотность	0,972	0,126	0,670	0,705	0,640
Фреквенц	-0,217	-0,194	0,365	0,076	-0,537
Абунданц	0,724	0,581	0,949	0,965	0,178
ДСП, % XI	-0,191	-0,458			
ДСП, % I	-0,450	-0,037			
ДСП, % IV	0,569	-0,210			
ДС, % XI	-0,127	-0,684			
ДС, % XII	0,488	0,129			
М, % XII	0,405	-0,120			
М, % II	-0,001	0,400			
М, % III	0,032	0,437			
Ос, мм, IV,3—V,2			0,413		
ДД, % IV			0,384		
Ос/ДД VI			-0,414		
\bar{x} t°, V, I			0,356		
3			-0,404		
Ос, мм Σ				0,178	-0,310
ДД, % VIII				-0,030	-0,301
ДД, Σ				0,354	-0,380
ДВ 30% VIII				0,473	0,725
ДВ 80% VII				-0,043	0,317
ДБС, % VII				0,329	-0,133
	***	*	0	*	0
χ^2	65,9	29,7	88,8	60,3	25,3
d. f.	40	19	74	42	20

Примечание. ДС — число дней со снегопадом; Ос — количество осадков, мм; ДД — число дней с дождем; ДВ $\leq 30\%$ — число дней с влажностью $\leq 30\%$; прочие обозначения см. табл. 2.

результаты дает иногда использование т. н. вращенной факторной матрицы. Положительной оказалась многомерность полученных факторов — одновременно описано влияние нескольких начальных признаков. Это особенно важно при анализе причин динамики численности.

Канонический анализ (табл. 3) использовали для изучения отношения между двумя совокупностями переменных. Результаты канонического анализа указывают на важную роль снежного покрова, особенно его прочности и устойчивости, в определении плотности населения косули. Весенние осадки и заморозки влияют на средний размер выводка (абунданц), так же как и летние дожди.

Шаговой регрессионный анализ (табл. 4) позволил найти подмножество переменных, наилучшее для предсказания y , поскольку (Афифи, Эйзен, 1982) ему соответствует наибольшее из всех возможных значение коэффициента множественной корреляции, и добавление оставшихся переменных значимо не улучшает предсказание y . Однако при использовании регрессионного анализа следует помнить, что он:

- предполагает взаимную независимость аргументов, но у природных факторов это наблюдается очень редко, и поэтому надо избегать попадания взаимно дублирующих факторов в подмножество или уравнение;
- базируется на линейной корреляции, однако криволинейность мно-

Шаговой регрессионный анализ

Показатели	Зима			Весна			Лето		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
	$\ln y$	$\ln y$	$\ln y$	$\ln y$	y	$\ln y$	y	y	y
свободный член	4,1	5,26	-3,2	-0,8	0,49	4,67	5,9	0,61	0,6
ДСП, % XI	$\ln x$	-0,14							
ДСП, % XII		-0,02							
ДСП, % I	$\ln x$		1,08						
ДСП, % III	$\ln x$	0,41							
ДСП, % IV		-0,02							
ДС, % III			1,41						
ДС, Σ	$\ln x$		-1,27						
М, % XII		-0,0003							
М, % I		-0,01	-0,02						
М, Σ		0,07							
$\Sigma \text{abs max } t^\circ \text{ XI—III}$	I/x		-18,9						
$\Sigma \text{abs min } t^\circ \text{ XI—III}$	I/x	-7,4	-298						
$\Sigma \bar{x} t^\circ \text{ XI—III}$	I/x	76							
$\bar{x} t^\circ \text{ V,1}$					-23,7				
$\bar{x} t^\circ \text{ V,3}$	I/x					32,2			
$\bar{x} t^\circ \text{ V}$	I/x			36,3	21	-54,1			
$\bar{x} t^\circ \text{ VI,1}$	I/x			-30,6					
$\bar{x} t^\circ \text{ VI,2}$	I/x				49,9				
$\bar{z} \text{ V}$					-0,27				
$\bar{x} \text{ min } t^\circ \text{ V}$						4,15			
$\Sigma \bar{x} \text{ min } t^\circ$	I/x					-41,8			
ДД, IV+V				-0,23					
ДД, % VIII							-0,05	0,02	-0,02
ДД, Σ								0,03	0,02
Ос, мм/ДД					-0,18				
ДД $\geq 5\%$ V				0,04	-0,10				
ДД $\geq 5\%$ VI						-0,07			
ДД $\geq 5\%$ VII							-0,26		
ДД ≥ 5 , $\Sigma \text{V—VIII}$							-0,06	-0,04	0,03
ДД ≥ 10 V+VI							0,17		
Ос, мм VII									-0,007
ДВ ≤ 30 $\Sigma \text{V—VIII}$									0,07
ДВ $\geq 80\%$ VII	$\ln x$						-0,40	-0,03	
ДВ $\geq 80\%$ VIII								-0,05	
R	0,80	0,62	0,84	0,78	0,66	0,74	0,61	0,63	0,52
N	22	33	22	21	36	24	20	33	24

Примечание. ДД ≥ 5 — число дней с дождем ≥ 5 мм; ДД ≥ 10 — число дней с дождем ≥ 10 мм; y — плотность населения косули в октябре. Прочие обозначения см. табл. 2 и 3.

гих связей общеизвестна — влияние фактора наблюдается только в случае превышения определенного уровня. Следовательно, надо использовать криволинейные преобразования факторов.

Анализ показал, что самым важным фактором динамики численности косули в Эстонии можно считать суровую зиму, долгие сильные морозы и глубокий снежный покров. Кроме этого, имеют значение следующие т. н. критические периоды:

1) **скорость наступления зимы** (особенно в Алутагузе). Очевидно, благоприятные погодные условия, обеспечивающие полноценное питание косули поздней осенью, в значительной степени определяют успешность зимовки и размножения. Важную роль первой трети зимы допускают результаты как регрессионного, так и канонического анализа

(связь между плотностью населения косули и снежными условиями XI—XII месяцев);

2) суровость середины зимы (I—II) тоже влияет на плотность населения косуль. Суммарное число дней со снегопадами находится в корреляции с суммой средних температур воздуха зимних месяцев (XI—III) ($r = -0,635^{***}$, $N = 97$) — зимы с частыми снегопадами мягкие. Низкие температуры в середине зимы, по данным С. Д. Альбона (Albon, 1983), существенно задерживают рост эмбрионов и тем самым сокращают число козлят. Влияние зимних условий на численность косули проявляется, с одной стороны, в прекращении беременности и в резорбции эмбрионов (Vorg, 1970) — плотность населения уменьшается через один или даже через два года — и, с другой стороны, в массовой гибели животных от общего истощения и от нападения хищников. Сокращение численности косули наблюдается осенью того же года. Весенние условия влияют на численность косули двумя способами:

1) скорость наступления весны (высокие температуры ранней весной, особенно в IV—V месяцы) определяют начало вегетации и обилие зеленых кормов, а тем самым и темп прироста эмбрионов на последней стадии беременности. По нашим данным, имеется достоверная связь между плотностью населения косули и температурным режимом V месяца ($r = 0,23^{**}$, $N = 176$), а также весенними осадками ($r = -0,20^{**}$, $N = 176$); третий канонический фактор подразумевает связь между приростом популяции (Аб), количеством осадков в IV—V месяцах и средними температурами в начале V месяца. Почти такие же результаты дал регрессионный анализ: во всех районах играет большую роль общий температурный режим V месяца (табл. 4) ($R:A = 0,78$; $N = 21$, $B = 0,66$; $N = 36$, $V = 0,74$; $N = 24$);

2) погода непосредственно во время рождения козлят и в первые недели жизни (конец V—середина VI). Обнаружена связь между температурным режимом поздней весны и количеством осадков, с одной стороны, и плотностью населения косули, с другой. После холодной дождливой весны прирост незначителен, что обусловлено высокой пост-эмбриональной смертностью в первые дни жизни. Третий канонический фактор говорит о взаимосвязи абунданца, числа дней с заморозками и интенсивности дождей в VI месяце.

Летние условия определяют количество и качество пищи, поэтому важен общий режим влажности и температуры летних месяцев: связь между плотностью населения косули и общим режимом влажности лета (фактор 5) ($r = 0,277^{***}$, $N = 176$), солнечностью лета (фактор 6) ($r = -0,211^{***}$, $N = 176$) и ритмичностью температуры воздуха летних месяцев (VI—VIII; $r = -0,125^{\circ}$, $N = 176$). Негативная связь между плотностью населения и числом солнечных дней объясняется, очевидно, недостатком кормов.

2. Действие климатических факторов

Все зимы по сумме средних температур (XI—III) в сумме глубин снежного покрова подразделяются соответственно на мягкие, умеренные и суровые (табл. 5). При анализе выяснилось постоянное увеличение влияния климатических факторов в ряду мягкая—умеренная—суровая зима (R^2 соответственно 30,2, 42,2 и 96,6%). Итак, только суровая зима играет решающую роль в определении уровня осенней численности косули, при средних и мягких зимах большее значение имеют и другие факторы.

Суровой зимой основным лимитирующим фактором является общее число дней со снежным покровом (ДСП) и со снегопадами (ДС). Число дней со снегопадами находится в негативной корреляции с сум-

Характеристика разных зим

Показатели	Суровая	Средняя	Мягкая
ДСП, % XI	50,0	31,0	39,9
ДСП, % XII	93,5	84,8	75,0
ДСП, % I	100,0	98,3	78,9
ДСП, % II	100,0	100,0	93,1
ДСП, % III	98,2	86,8	73,0
ДСП, % IV	31,9	21,3	10,6
ДСП, Σ	142	128	112
ДС, % XII	62,4	62,2	48,7
ДС, % III	49,3	35,1	30,0
ДС, Σ	83	74	65
М, % XI	13,2	15,9	16,5
М, % I	14,0	14,3	14,6
М, Σ	18,6	21,2	22,6
$\Sigma \bar{x} t^{\circ}$ XI—III	31,1	28,3	17,6
$\Sigma_{\text{abs max}} t^{\circ}$ XI—III	20,1	25,4	27,7
$\Sigma_{\text{abs min}} t^{\circ}$ XI—III	113,1	110,4	96,6

Примечание. $\Sigma \bar{x} t^{\circ}$ — сумма средних температур за XI—III; $\Sigma_{\text{abs max}} t^{\circ}$ — сумма абсолютно максимальных температур за XI—III; $\Sigma_{\text{abs min}} t^{\circ}$ — сумма абсолютно минимальных температур. Прочие обозначения см. табл. 2, 3.

мой абсолютно максимальных температур воздуха — за XI—III месяцы определено: $r = -0,83^{**}$, $N = 9$. Отрицательно влияет продолжительность снежного покрова — негативная связь между плотностью населения и числом ДСП в IV месяце ($r = -0,74^{*}$, $N = 9$) указывает на влияние поздней весны.

Важнейшие факторы, лимитирующие плотность населения косули умеренной зимой: число ДСП во II месяце ($r = 0,36^{\circ}$, $N = 26$) и число дней (в процентах) с метелями в XII ($r = -0,35^{\circ}$, $N = 26$). Число ДСП находится в достоверной негативной связи как с суммой средних температур за XI—III ($r = -0,46^{*}$, $N = 26$), так и с суммой абсолютно максимальных температур ($r = -0,42^{*}$, $N = 26$). В то же время при относительно равной сумме средних и абсолютно минимальных температур умеренная зима отличается от суровой именно высокой суммой абсолютно максимальных температур, числом ДСП и ДС. Таким образом, умеренной зимой существенным фактором является прежде всего температурный режим, его ритмичность. Снежный покров имеет, очевидно, второстепенное значение в связи с образованием ледяной корки.

Мягкой зимой важнейшую роль в определении плотности населения играют общее число ДС ($r = -0,49^{*}$, $N = 38$) и число ДСП в IV ($r = -0,43^{\circ}$, $N = 33$). Общее число ДС тесно связано с количеством дней со снегопадами в III ($r = 0,72^{***}$, $N = 33$), что, в свою очередь, определяет число дней со снежным покровом в III месяце ($r = 0,66^{***}$, $N = 33$). Если между числом ДСП в IV месяце и суммой средних температур существует негативная связь ($r = -0,71^{***}$, $N = 33$), то число ДСП в III зависит от суммы абсолютно максимальных температур ($r = -0,65^{***}$, $N = 33$).

Аналогично зимам были сгруппированы и все весны в координатах суммы средних температур декады за IV—VI (x) и суммы осадков за IV—VI месяцы (y). Весны групп 1, 2 и 4 отличаются друг от друга только количеством осадков, средней температурой первой декады

Характеристика разных групп весны

Показатели	Весна			
	1	2	3	4
Ос, мм IV,2	21,9	45,0	41,7	68,9
Ос, мм IV—VI	82,8	126,6	146,3	199,2
Ос, мм V,2—VI,2	38,2	52,3	70,2	68,6
Ос, мм IV	17,1	41,9	44,3	51,9
Ос, мм V	24,5	43,1	51,2	69,6
ДД, % IV+V	17,5	27,4	27,1	29,9
$\bar{x} t^\circ$ IV,2—V,2	17,5	15,8	19,8	18,4
$\bar{x} t^\circ$ IV—VI	87,0	82,6	93,7	89,2
$\bar{x} t^\circ$ V,2—VI,2	53,8	49,0	53,8	51,6
$\bar{x} t^\circ$ IV,1	0,1	1,2	2,4	2,8
$\bar{x} t^\circ$ IV,2	3,8	2,9	4,3	3,8
$\bar{x} t^\circ$ V	10,8	9,0	10,8	10,2
$\bar{x} t^\circ$ V,3	13,4	10,1	12,5	11,9
$\bar{x} t^\circ$ VI,1	14,1	13,7	14,9	13,2
ДВ $\geq 80\%$ VI	22,1	24,5	21,5	26,3
З	7,1	7,8	3,8	5,1

Примечание. Обозначения см. табл. 2, 3.

апреля и суммой дней с заморозками. Весны группы 2 — наиболее холодные (табл. 6). Самое сильное влияние климатических условий на плотность населения косули имели весны группы 2 ($R^2=64,3\%$), далее по значению следовали группы 3 и 1 (R^2 соответственно 39,7 и 36,2%). Самым незначительным было влияние группы 4 ($R^2=29,2\%$).

Весны группы 2 характеризуются средним количеством осадков, но прохладным апрелем и большим числом дней с заморозками. Главные лимитирующие факторы — сумма осадков в IV, а также количество дней с дождями в IV—V месяцах. Количество осадков в IV имеет положительную связь с суммой осадков второй декады V — второй декады VI (V, 2 — VI, 2) ($r=0,66^*$, $N=13$) и отрицательную со средней температурой первой декады VI месяца ($r=-0,66^*$, $N=13$). Итак, веснам группы 2 характерны дождливый, прохладный апрель и частые заморозки. Более позднему началу вегетации характерно меньшее количество зеленых кормов, что определяет темп прироста эмбрионов на последней стадии беременности косуль. Обычно дождливая и прохладная погода следует в конце V—начале VI месяца (рождение детенышей).

Весны группы 1 отмечаются малым числом осадков и теплом (связь между средней температурой IV—VI месяцев и плотностью населения $r=0,49^*$, $N=21$). Теплая весна способствует развитию вегетации, но в то же время число дней с заморозками ограничивает плотность населения ($r=-0,40^*$, $N=21$). Число дней с заморозками находится в негативной корреляции с суммой средних температур за V,2—VII,2 ($r=-0,82^{***}$, $N=21$). Лимитирующим оказывается температурный режим, его ритмичность во время рождения ягнят.

Весне группы 3 характерно большее общее количество осадков за IV—VI и обилие осадков в конце V—начале VI. Последнее находится в негативной корреляции со средней температурой первой декады VI месяца ($r=-0,45^*$, $N=22$). Важнейший фактор, лимитирующий численность, — дождливая и прохладная погода в начале VI, в первые недели жизни козлят.

Весна группы 4 характеризуется еще большим количеством осадков, чем предыдущая ($\Sigma IV-VI=199,2$ мм), а также большим количеством осадков в конце мая и в начале июня (V,2—VI,2). Существует негативная связь между плотностью популяции и общим числом дней с влажностью $\geq 80\%$ ($r=-0,46^\circ$, $N=16$). Если большая сумма осадков положительно связана со средней температурой третьей декады месяца ($r=0,60^*$, $N=16$) и с суммой средних температур за IV—VI ($r=0,48^\circ$, $N=16$), то весна теплая с обильными осадками. Видимо, из-за последствий зимы или большой влажности влияние весенних факторов на численность косули минимально ($R^2=29,2\%$).

ЛИТЕРАТУРА

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М., 1982.
- Ватолин Б. А. Размещение, численность и влияние экологических факторов на популяцию косули в ландшафтах Брянской области. — Копытные фауны СССР. М., 1975, 69—70.
- Луена И. Я. Математические методы в биологических исследованиях. Рига, 1980.
- Смирнов М. Н. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск, 1978.
- Соколов В. Е., Данилькин А. А. Сибирская косуля. М., 1981.
- Эхасалу Э. Информационный граф для системы STP—SSP. — Тр. ВЦ ТГУ, 1981, 46, 22—49.
- Albon, S. D. The influence of climatic variation on the birth weights of red deer (*Cervus elaphus*). — J. Zool., 1983, 200, 295—298.
- Borg, K. On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948—1969. — Viltrevy, 1970, 7, 121—149.
- Bobek, B. Jeleniowate w Puszczy Niepolomickiej. — Stud. Osr. dok. fizjogr., 1981, 9, 221—228.
- Briedermann, L., Ahrens, M. Bestände und Verbreitung des Schalenwildes in der DDR. — Unsere Jagd, 1980, 30, 1, 4—6.
- Ehasalu, E., Koskel, S., Tiit, E., Tooding, L.-M. Programmpaketi SSP kasutamise. Tartu, 1978.
- Ellenberg, H. Zur Populationökologie des Rehers (*Capreolus capreolus*). München, 1978.
- Gittins, R. Ecological applications of canonical analysis. — In: Multivariate Methods in Ecological Work. Fairland, 1979, 309—335.
- Hell, P. Sučasny stav a možnosti zlepšenia obhospodarovania srnčej zveri na Slovensku. — Pol'ovn. zb., 1977, 7, 33—51.
- Hofmann, R. R. Die Ernährung des Rehwildes im Jahresablauf. — Tierärztl. Prax., 1979, 7, 507—522.
- Kaluzinski, J. Dynamics and structure of a field roe deer population. — Acta theriol., 1982, 27, 25—37, 385—408.
- Raesfeld, F. Das Rehwild. Hamburg—Berlin, 1960.
- Raiby, M. Vinterdødlighet hos rådyr i forhold til klima. — Fauna, 1970, 23, 284—290.
- Reichelt, H. Unser Rehwild. Berlin, 1957.
- Stubbe, Ch., Passarge, H. Rehwild. Berlin, 1979.
- Traat, I. Faktoranalüüs. — Programme kõigile. 1978, 14, 50—66.

Тартуский государственный университет

Поступила в редакцию 30/III 1984

Jaanus KIILI

METSKITSE ARVUKUSE DÜNAAMIKA MÄÄRAVATE TEGURITE ANALÜÜS

Arvukuse dünaamikat määravate tegurite analüüsil on kasutatud aastail 1962—1974 ja 1979—1980 Eestis ajajahtidel kogutud andmeid. Kliimaandmed on saadud vastavaist teadmikest. Andmete statistilisel töötusel on kasutatud sammammulist regressioon-, faktor- ja kanoonilist analüüsi. Arvutused on tehtud Tartu Riikliku Ülikooli Arvutuskeskuses.

Tähtsaim metskitse arvukust määrav tegur on kestvate külmade ning sügava ja pikaajalise lumikattega karm talv. Lisaks sellele on oluline talve saabumise kiirus ning keskjalve karmus. Talve mõju ilmneb tiinuse katkemises ja loodete resorptsioonis (metskitse asustustihedus väheneb järgmisel või ülejäärgmisel aastal) või loomade massilises hukkumises üldise kurnatuse, nälja ja kiskjate tõttu (arvukus väheneb samal aastal). Karmidel talvedel on peamine limiteeriv tegur lumikatte kestus koos pideva külraga.

Keskmiitel talvedel on oluline eelkõige üldine temperatuurirežiim, selle rütmilisus. Lumikatte mõju on sel puhul sekundaarne ning seotud lumekooriku moodustumisega. Pehmetel talvedel on lühiajalise lumikatte taustal tähtis kevade saabumise kiirus.

Kevade ilmastikutingimused mõjutavad metskitse arvukust kahel viisil: 1) kevade saabumise kiirus määrab taimkatte arengu ja sellega toidu hulga tiinuse viimasel staadiumil; 2) jahedad ja vihmased ilmad sündide ajal ja esimestel elunädalatel põhjustavad suure postembrüonaalse suremuse.

Suveitingimused määravad toidu hulga ja kvaliteedi. Seetõttu on oluline üldine temperatuuri- ja niiskusežiim.

Jaanus KIILI

ANALYSIS OF FACTORS DETERMINING THE ROE DEER DENSITY DYNAMICS

For analysing the factors determining the dynamics of roe deer density, the data collected on chases in 1962—1974 and in 1979—1980 in Estonia were used. The data about the climate were got from a special reference work.

Regression, factor and canonical analysis were used for the statistic elaboration of the data. All the evaluations were made at the Computing Center of Tartu State University.

The most important factor determining the abundance of roe deer is the severe winter with permanent frosts and with a deep and long-lasting snow-cover. Besides, the early arrival of winter and the severity of mid-winter are very important. The effect of the winter is revealed in the interruption of pregnancy and in the resorption of the embryos — the density will decrease in the following year or in the year after that, or in the perishing of the animals due to general exhaustion, hunger and damage caused by predators — in those cases the density will decrease in the same year. During severe winters the principal factor limiting abundance is the long duration of the snow-cover with lasting frosts. During average winters the general regime of the temperature and its rhythmicity are essential. The effect of the snow-cover is secondary and is connected with the formation of the snow crust. In mild winters the early arrival of spring is significant against the background of the shortness of the snow-cover.

The weather conditions in spring influence the abundance of the roe deer in two ways: 1) the time of the arrival of spring determines the development of the plant cover and the quantity of food in the last phase of pregnancy; 2) the chilly and rainy weather causes a high postembryonal mortality during the time of birth and in the first life-weeks.

The climatic conditions in summer determine the quantity and quality of food, and therefore the general temperature and the amount of precipitation are of great importance.