

УДК 599.322.2:591.526

Б.К. Павлов, Е.В. Пешкова

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ДОПУСТИМОГО УРОВНЯ ДОБЫЧИ ЖИВОТНЫХ

*Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском
государственном университете (Иркутск)*

*Единственная форма существования вида в природе — видовая популяция — совокупность особей одного вида, способная самовоспроизводиться неограниченно долгое время. Видовая популяция также представляет собой элементарную единицу эксплуатации и охраны. Предложен метод определения величины минимальной жизнеспособной популяции промыслового вида — белки (*Sciurus vulgaris* L.). Величину популяции можно определить на основе расчета величины «соседства» и радиуса индивидуальной активности в начале сезона размножения. Величина минимальной жизнеспособной популяции белки в горной темнохвойной тайге на фазе пика численности составляет 327 особей на территории 290 км². Элементарный объект промысла — это население белок на площади 400 км² темнохвойной тайги. Предложен математический метод расчета размеров добычи с учетом пространственной дифференциации популяции.*

Ключевые слова: популяция, норма добычи

THE POPULATIONAL APPROACH TO THE EVALUATION OF THE PERMISSIBLE LEVEL OF ANIMAL CATCH

B.K. Pavlov, E.V. Peshkova

Scientific Research Institute of Biology attached to Irkutsk State University, Irkutsk

*The species population as the only form of species existence in nature is defined as a whole of individuals of one species which is capable of unlimited self-breeding for a long period of time. Species population is also considered to be an elementary unit of exploitation and protection. Here we suggest the method of determination of the quantity of the minimum viable population of commercial species — *Sciurus vulgaris* L. The quantity population can be determined on the basis of the counting of the quantity of neighborhood and range of individual activity at the beginning of breeding season. The quantity of minimum viable population of *Sciurus vulgaris* L. in dark-coniferous forest at the peak of abundance number is 327 individuals on the territory of 290 km². The elementary object of trapping is the inhabitation of *Sciurus vulgaris* L. on the territory of 400 km² of dark-coniferous forest. We suggest new mathematical method of counting the quantity of the catch considering spatial differentiation of population.*

Key words: population, catch norm

ВВЕДЕНИЕ

Влияние элиминирующих факторов на биотические сообщества экосистем следует рассматри-

вать не на уровне отдельных организмов, а на уровне видовых популяций. Видовая популяция — элементарная единица существования вида [6, 8].

Популяция — совокупность особей одного вида, обладающая свойством самовоспроизводства. Отдельная особь смертна. Видовая популяция может существовать до тех пор, пока элиминация особей в результате давления факторов среды и промысла превысит ее возможности к самовоспроизводству. Использование человеком популяций разных видов основано на этом свойстве: рыболовство, охота, лесопользование, использование пастбищ и лугов и т.д. Элементарной единицей хозяйственного использования должна быть популяция [4].

К концу XX века стало общепризнанным двойственное положение популяции, как одного из уровней организации живой материи. С одной стороны, популяции представляют собой конкретные единицы существования вида (форму существования вида), отражающие в себе все специфические видовые свойства и обеспечивающие воспроизведение вида и его эволюцию в конкретной экосистеме (эволюционно-таксономический аспект: организм — популяция — вид — род и т.д.). С другой стороны, популяции представляют собой вид в биотическом сообществе экосистемы и выполняют функции определенного звена в биогенном круговороте веществ (функционально — экологический аспект: организм — популяция — экосистема — биосфера).

Исследования последней трети XX столетия показали, что у достаточно хорошо изученных видов (как водных, так и наземных) популяции обладают комплексом специфических механизмов, обеспечивающих поддержание целостности и функционального единства, как системы обеспечивающей самовоспроизводство вида в конкретной экосистеме. В основе функционального единства и динамической стабильности видовых популяций в экосистеме лежит ее иерархическая структурированность — пространственная и поведенческая [2, 9, 13].

Структурированность популяции базируется на биологической разнородности особей, образующих популяцию — генетическом своеобразии отдельных особей, и физиологической возрастных групп.

Исследования природных совокупностей особей разных видов показали, что, несмотря на различия в образе их жизни и существенные различия в типе динамики численности, выделяются два уровня организации населения вида, отличающиеся особенностями их генетических систем: генетически стабильные «популяционные системы» и группировки особей внутри «популяционных систем с резко выраженной временной изменчивостью генетического состава и резко выраженной изменчивостью численности» [1, 12].

Возникла практическая необходимость определения величины конкретных популяций и установления их границ.

Достаточно долгое время все попытки определения размера самовоспроизводящейся совокупности особей одного вида связаны либо с математическим моделированием с учетом демографических случайностей, возможных катастроф, про-

странственной структуры населения, генетической изменчивости, либо с совмещением математического моделирования с исследованиями природных популяций (например, популяции медведя гризли в Йеллоустонском национальном парке США) [2].

Необходимы доказательства возможности существования самовоспроизводящейся совокупности особей без притока вселенцев из ближайших совокупностей особей, а также доказательство действия в ней механизмов саморегуляции численности, проявляющейся в специфичности типа динамики численности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценка минимальных размеров самовоспроизводящихся совокупностей белки — *Sciurus vulgaris* L. (грызуны) проведена в 1959 — 1984 гг. и 1994 — 1995 гг. на основе изучения пространственной дифференциации населения за 3 полных цикла численности — 37 поколений белки.

Территория, на которой проводились работы, представляет собой темнохвойные с преобладанием кедр (*Pinus sibirica*) леса северо-восточных отрогов горной системы Восточные Саяны.

Расстояние, на которое перемещается особь в период от рождения до участия в процессе размножения или взрослая особь между двумя периодами размножения, может служить оценкой расстояния, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение [14]. С. Райт [15] ввел понятие «соседство» — совокупность особей, в которой осуществляется свободно скрещивание, определяемое числом размножающихся особей в пространстве радиусом равным 2δ — двум стандартным отклонениям среднего значения расстояния, на которое расселяются особи от места их рождения. Уровень обмена особями такой совокупности с соседними совокупностями обычно не превышает 5 %, и такую совокупность особей можно рассматривать как самостоятельную самовоспроизводящуюся единицу. Несколько таких соседних совокупностей могут представлять собой автономную экологическую единицу — популяцию [11].

Более адекватную информацию об уровне связей между соседними совокупностями особей дает оценка радиусов индивидуальной активности перед началом сезона размножения.

Оценка размеров самовоспроизводящейся совокупности особей проводилась в период 1959 — 1984 гг. и в 1994 — 1995 гг. Территория, размером 10 км × 35 км, была разбита на квадраты 1 км × 1 км. При оценке численности в конце октября и в марте на маршрутах, проходивших по сторонам квадратов 1 км × 1 км, фиксировались все встреченные следы, определялось направление наследа путем прохождения учетчика по направлению наследа на расстояние в 100 — 150 м. Каждый день вечером по данным всех учетчиков (от 10 до 15 человек) отмечали на карте-схеме масштабом 1 км : 100 м все встреченные наследы, определялась принадлежность наследов к конкретным особям.

Длину радиуса индивидуальной активности у белки определяли комбинированным троплением наследов. Одновременно по параллельным маршрутам вдоль склона проходили 3–5 учетчиков. При встрече наследа учетчик вытрапливал его по направлению до пересечения с соседним параллельным маршрутом. Учетчик, идущий по внешнему маршруту, тропил наслед, идущий за пределы участка до ближайшего гнезда соболя или гайна белки). Ежедневно в конце дня результаты тропления наносились на карту-схему в масштабе 1 см : 1 км.

Перед началом сезона размножения белок проводились многодневные тропления одних и тех же особей. Ежегодно определялся радиус индивидуальной активности около 20 белок. На проведение оценки численности белки в октябре затрачивалось 100–110 человеко-дней (1 человеко-день на 3,2–3,5 км² учетной площади) и 120–130 человеко-дней в марте-апреле (1 человеко-день на 2,9–2,7 км² учетной площади).

Характер перемещения белок по территории изучали с помощью кольцевания. В общей сложности за 12 лет (полный цикл изменения численности) окольцовано 1540 особей, повторно отловлено (отстреляно) 462 особи.

Добыто (отловлено) на расстоянии от места кольцевания: 20–25 км – 2 белки (0,4 %); 15–19 км – 4 белки (0,8 %); 5–9 км – 12 белок (2,6 %).

Около 75 % белок добывалось (отлавливалось) в радиусе 1,5 км от места кольцевания. На большие расстояния (более 10 км) белки перемещались только по долинам или водораздельным хребтам между реками.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Радиус индивидуальной активности белки перед началом сезона размножения был наибольшим на фазе восстановления численности (от $7,6 \pm 0,9$ км до $8,4 \pm 1,1$ км), стандартные отклонения соответственно 4,1 и 4,95.

Население белок распадается на пространственные группировки особей. Дифференциация особенно четко проявляется перед началом сезона размножения. Каждая группировка занимает из года в год одну и ту же территорию, расширяя ее или уменьшая в связи с изменением численности. Наиболее четкая пространственная дифференциация проявляется на фазах пика численности.

Схема обмена особями между разными пространственными группировками белок выглядит следующим образом.

После депрессии численности на фазе ее восстановления обменом особями связаны практически все пространственные группировки в пределах территории, на которой проводились исследования, т.е. население белок представляет единую группировку.

По мере нарастания численности число группировок, связанных обменом особями, уменьшается. Население распадается на несколько слабо связанных микропопуляций. В пределах каждой

микропопуляции пространственные группировки тесно связаны обменом особей.

На фазе, предшествующей пику численности, снижается интенсивность обмена особями между пространственными группировками, входящими в одну микропопуляцию.

На фазе пика численности в сезон, предшествующий размножению, обмен особями между соседними пространственными группировками, входящими в одну микропопуляцию практически прекращается. Также мельчайшие пространственные группировки, занимающие из года в год одну и ту же территорию, названы «хорологическими ядрами» [3].

Полученные во время исследования данные позволяют предположить, что обмен особями между разными пространственными группировками резко возрастает в депрессию численности и первые годы роста численности. В эти годы население каждого вида представляет единое функциональное целое – популяцию. Несмотря на возрастающую пространственную дифференциацию, по мере роста численности, население каждого вида представляет собой единую генетическую систему, так как особи всей совокупности в той или иной степени связаны в чреде поколений родственными отношениями – реальным обменом генетической информации.

Периодически повторяющиеся депрессии численности – это не катастрофическая ситуация, а один из пусковых механизмов реализации наследственной информации, сопровождающейся резкой перестройкой генетической структуры популяции и, вслед за этим, увеличением интенсивности размножения и снижения смертности у особей в возрасте до 1 года.

Во время пика численности размеры «соседства», рассчитанные по стандартному отклонению, составили у белки: численность – 57 особей, территория 15,2 км². Размеры «соседства» у белки (рассчитаны по наибольшему радиусу индивидуальной активности и его стандартному отклонению): численность – 327 особей, территория – 290 км²; по стандартному отклонению: численность – 458 особей, территория – 308 км². Это размеры самовоспроизводящейся единицы вида на фазе восстановления численности после фазы депрессии.

Можно утверждать, что население белок изучаемой территории и прилегающих к ней лесов представляет собой видовую популяцию – самовоспроизводящуюся достаточно долгое время совокупность особей.

В этом нас убеждают данные оценки численности белки, проведенной на изучаемой территории, через 11 лет после окончания исследования в марте в 1994–1995 гг. Показатели численности населения белки не вышли за пределы изменчивости численности в период 1959–1984 гг.

В темнохвойных лесах с преобладанием кедров в горных лесах юга Восточной Сибири население белок на территории в 400–450 км² может быть

элементарным объектом эксплуатации, для которого можно определять нормы добычи с учетом состояния видовых популяций.

В экологии генетически стабильные системы называют популяциями, группировки особей с резко выраженной временной изменчивостью генетического состава и численность — микропопуляциями [1, 7]. Микропопуляции — группировки с изменчивым генетическим составом и изменчивой численностью не обладают собственной эволюционной судьбой (в эволюционном масштабе времени их существование эфемерно) [1, 10].

Стабильность популяции во времени определяется резкой изменчивостью образующих ее микропопуляций [3, 4].

Существование пространственной дифференциации природных популяций — видовых популяций экосистем необходимо учитывать при определении нормативов допустимой антропогенной нагрузки на естественные экосистемы.

Теория оптимального сбора урожая в популяциях и сообществах, изложенная в книге Ю.М. Свирежева, Е.Я. Елизарова [5], позволяет рассчитывать оптимальный уровень сбора урожая (отлова, отстрела) в реальных популяциях, динамика которых хорошо изучена. С другой стороны, многие эксплуатируемые популяции представляют собой объединение субпопуляционных единиц, обладающих пространственной иерархической структурой, от которой в значительной степени зависит сама оптимальная стратегия эксплуатации. Мы попытались применить теорию оптимального сбора урожая в структурированной популяции для решения совершенно конкретной проблемы: определения оптимальной квоты вылова (отстрела) для изучаемой популяции белки Восточного Саяна, которая обеспечивала бы, во-первых, максимум ежегод-

ной добычи и, во-вторых, сохранение самой популяции.

В саянской популяции (междуречье р. Иркутта и р. Китой, кедровые леса) цикл изменения численности укладывается в 9—11 лет. Колебания численности весьма значительны; так, во время депрессии 1962—1963 гг. численность сократилась вдвое по сравнению с пиком в 10 раз. Соответственно фазам цикла меняются и популяционные характеристики, такие, как возрастная структура, соотношение полов, средняя плодовитость [4].

Рассматриваемая популяция состоит из различных территориальных группировок и обладает следующей иерархической пространственной структурой: 1) хорологическое ядро — элементарная размножающаяся единица популяции; 2) микропопуляция (объединение нескольких хорологических ядер) представляет собой экологически изолированную структурную единицу на большей части цикла численности. Микропопуляция занимает территорию площадью 3—5 км²; 3) популяция — система, объединяющая несколько микропопуляций.

Каждой фазе цикла свойственен определенный характер взаимосвязей между внутривидовыми территориальными группировками.

Саянская популяция содержит девять микропопуляций, особи которых периодически выселяются со своих территорий на общие территории (табл. 1).

Осенью, когда разрешен отстрел белок, популяция состоит из ряда территориальных группировок. Определенная доля каждой микропопуляции остается на своей индивидуальной территории. Кроме того, имеются три участка, на которые выселяются особи различных микропопуляций. Так, на один участок выселяется 20 % особей 1-й

Таблица 1

Динамика численности микропопуляций саянской популяции белки [по 4]

Год	Численность микропопуляций									Фаза цикла численности
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1965	180	800	150	140	800	250	450	480	350	Восстановление
1966	220	450	180	170	750	270	520	450	320	
1967	250	1000	2220	250	980	320	840	670	540	Относительная стабилизация
1968	400	1300	250	280	1000	350	720	720	500	
1969	380	980	200	220	950	320	800	680	520	
1970	520	1500	320	420	1300	500	1200	920	880	Пик
1971	580	1700	400	480	1200	550	1350	1000	850	
1972	80	350	60	60	400	80	240	220	120	Депрессия
1973	100	320	80	80	350	100	200	180	150	
1974	180	580	120	120	520	180	350	320	300	Восстановление
1975	250	540	150	180	700	250	520	540	320	
1976	380	590	320	160	780	380	580	600	440	
1977	590	720	480	320	750	420	840	580	580	Относительная стабилизация

микропопуляции; 35 % — 2-й, 10 % — 3-й, 15 % особей 4-й микропопуляции; на другой участок территории выселяется 35 % особей 5-й микропопуляции, 55 % — 6-й, 30 % — 7-й и на третий участок выселяется по 30 % особей 8-й и 9-й микропопуляций. В среднем со своих индивидуальных территорий выселяется 31 % всех особей популяции.

Отстрел осуществлялся так, чтобы численность особей, оставшихся в популяции после периода промысла, составляла не менее 50 % первоначальной численности на фазе ее роста, не менее 40 % в период стабилизации численности, не менее 25 % в годы пика и не менее 85 % в период депрессии.

Как следует изменить интенсивность промысла, чтобы гарантировать сохранение указанных выше долей отстрела для каждой микропопуляции, а не только популяции в целом?

Пусть при общей численности популяции N было отстреляно M особей, тогда средняя интенсивность промысла $u = M/N$. Обозначим x интенсивность промысла на общих участках территории, а $x/2$ — на индивидуальных территориях микропопуляций. Так как доля особей, выселяющихся с индивидуальных территорий, составляет в среднем 31 % общей численности, то, очевидно,

$$Nu = N \times 0,31 x + N \times 0,69 \times 0,5 x,$$

откуда

$$x = 1,52672 u, \quad x/2 = 0,76336 u. \quad (1)$$

Рассмотрим некоторую микропопуляцию. Пусть n — ее численность; долю особей, остающихся на индивидуальной территории, обозначим γ . Если общая интенсивность промысла равна u , то после промысла на участке, заселенном только особями данной микропопуляции, останется

особей, где интенсивность x определяется соотношением (1).

Обозначим α долю микропопуляций, которую необходимо сохранить после промысла. Очевидно, что если

$$n\gamma\left(1 - \frac{x}{2}\right) \geq n\alpha,$$

то в рассматриваемой микропопуляции не будет иметь место перепромысел, независимо от того, сколько особей этой микропопуляции будет отстреляно на общих территориях.

Величины γ_i для рассматриваемых микропопуляций (как указывалось выше) имеют следующие значения: $\gamma_1 = 0,80$; $\gamma_2 = 0,65$; $\gamma_3 = 0,90$; $\gamma_4 = 0,85$; $\gamma_5 = 0,65$; $\gamma_6 = 0,45$; $\gamma_{7-9} = 0,70$. Возьмем в качестве u

разрешаемую ранее максимальную интенсивность промысла $(1 - \alpha)$. Найдем значения функции:

$$\varphi(\alpha, \gamma\alpha) = \gamma\left(1 - \frac{x}{2}\right) - \alpha = \gamma(1 - 0,76336(1 - \alpha)) - \alpha$$

и исключим из рассмотрения микропопуляции, находящиеся в тех фазах цикла численности, в которых соответствующие значения φ неотрицательны.

Проведенные расчеты показывают, что в период депрессии надо принимать во внимание все девять микропопуляций, в годы восстановления численности и относительной стабилизации численности — только 2-ю микропопуляцию на 1-м участке и все микропопуляции на 2-м и 3-м участках, в период пика численности неблагоприятная ситуация может сложиться только в 6-й микропопуляции.

Пусть по-прежнему $u = M/N$ — некоторая интенсивность промысла. Обозначим n численность особей, заселивших один из общих участков, m — число особей, отстрелянных на этом участке при общей интенсивности промысла u . Очевидно,

$$\frac{m}{n} = x = 1,52672u = 1,52672 \frac{M}{N}, \quad (2)$$

откуда

$$m = 1,52672 \frac{M}{N} n. \quad (3)$$

Пусть далее N_i — численность одной из микропопуляций, особи которой выселяются на данный участок;

$$n_i = N_i (1 - \gamma_i) \quad (4)$$

— численность особей рассматриваемой микропопуляции на общем участке. На индивидуальной территории отстреляно $N_i \gamma_i \frac{x}{2}$ особей, всего можно отстрелять $N_i (1 - \alpha)$ особей этой микропопуляции; формула (5) показывает сколько на общем участке можно отстрелять особей.

Таким образом, если для данной фазы цикла численности на рассматриваемом участке неблагоприятная ситуация может сложиться в любой микропопуляции, вероятность сохранения необходимой доли всех микропопуляций вычисляется по формулам (6), (7), (8) и (9).

Расчеты показали, что промысловая квота должна быть меньше задаваемой ранее.

Так, чтобы вероятность сохранения необходимой доли каждой микропопуляции была не меньше 0,9, необходимо снизить общую интенсивность промысла с 0,50 до 0,46 в период восстановления численности, с 0,60 до 0,56 — в период относитель-

$$N_i(1 - \alpha) - N_i \gamma_i \frac{x}{2} = \frac{n_i}{1 - \gamma_i} \left(1 - \alpha - \gamma_i \frac{x}{2}\right) = \frac{n_i}{1 - \gamma_i} \left[1 - \gamma_i - \alpha - \gamma_i \left(\frac{x}{2} - 1\right)\right] = n_i \left[1 - \frac{\alpha + \gamma_i \left(\frac{x}{2} - 1\right)}{1 - \gamma_i}\right]. \quad (5)$$

$$P = \sqrt{\frac{q_1 \dots q_{k-1}}{(2\pi)^{k-1} P_k}} \left(\sqrt{\frac{n^2}{m(n-m)}}\right)^{k-1} \times \int_{G'} \exp\left(-\frac{n^2}{2m(n-m)} Q(x_1, \dots, x_{k-1})\right) dx_1 \dots dx_{k-1}; \quad (6)$$

$$Q(x_1, \dots, x_{k-1}) = \sum_{i=1}^{k-1} q_i \left(1 + \frac{P_i}{P_k}\right) x_i^2 + 2 \sum_{1 \leq i < j \leq k-1} x_i x_j \frac{\sqrt{P_i P_j q_i q_j}}{P_k}, \quad (7)$$

где область G' определяется неравенствами:

$$-m \sqrt{\frac{n_i}{n(n-n_i)}} \leq x_i \leq [(1-\alpha_i)n - m] \sqrt{\frac{n_i}{n(n-n_i)}}, \quad (8)$$

$$[m - (1-\alpha_k)n] \frac{n_k}{\sqrt{n}} \leq \sum_{i=1}^{k-1} x_i \sqrt{n_i(n-n_i)} \leq m \frac{n_k}{\sqrt{n}}, \quad i = 1, \dots, k-1; \quad (9)$$

а численности n, m, n_i определены выше, и, согласно соотношению (5),

$$\alpha_i = \frac{\alpha + \gamma_i((x/2 - 1))}{1 - \gamma_i}.$$

ной стабилизации численности, с 0,75 до 0,62 — во время пика и с 0,15 до 0,05 — в годы депрессии. Промысловая нагрузка такой интенсивности существовала до 1990 г. Оценка численности этой популяции в 1994—1995 гг. показала, что численность популяции белки не вышла за пределы ее колебаний в 1959—1984 гг.

ВЫВОДЫ

1. При охране или хозяйственном использовании вида всегда необходимо определять величину самовоспроизводящейся единицы — популяции и дифференцировать ее на микропопуляции.

2. Для сохранения популяций, обладающих пространственной структурой, промысловая квота должна быть ниже, чем квота, рассчитываемая без учета этой структуры. Этот вывод носит общий характер, вне зависимости от конкретного вида. Алгоритм вычисления оптимальной квоты следующий: сначала по теории Свиричева — Елизарова определяется оптимальная квота вылова для всей популяции в целом, а затем изложенным выше методом, задавая критерий риска через вероятность сохранения популяции, вычисляются поправки к этой квоте. Полученные значения квоты обеспечивают оптимизацию промысла при заданном критерии риска.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. — М.: Наука, 1983. — 279 с.
 2. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты / Под ред. М. Сулея. — М.: Мир, 1989. — 224 с.
 3. Павлов Б.К. Об относительной экологической самостоятельности внутривидовых популяционных подразделений (на примере белки) / Б.К. Павлов // Докл. АН СССР. — 1977. — Т. 232, № 4. — С. 973—975.

4. Павлов Б.К. Принципы управления популяциями охотничьих животных / Б.К. Павлов. — М.: Агропромиздат, 1989. — 144 с.

5. Свиричев Ю.М. Математическое моделирование биологических систем / Ю.М. Свиричев, Е.Я. Елизаров // Проблемы космической биологии. — Т. XX. — М.: Наука, 1972. — 159 с.

6. Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. — М.: Наука, 1973. — 277 с.

7. Шварц С.С. Эволюционная экология животных / С.С. Шварц // Тр. ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. — 1969. — Вып. 65. — 200 с.

8. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. — М.: Наука, 1980. — 278 с.

9. Шилов Н.А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-экологической структуры популяций / Н.А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. — М.: Наука, 1991. — С. 65—85.

10. Яблоков А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. — М.: Высшая школа, 1987. — 303 с.

11. Berry S.S. Inheritance and Natural History / S.S. Berry. — London, 1977. — 350 p.

12. Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. — N.Y., L.: Columbia Univ. press, 1970. — 505 p.

13. Krebs C.J. Current paradigms of rodent population dynamics — what are we missing // Ecologically based rodent management / Eds G. Singelton et al. — Canberra, 1999. — P. 33—49.

14. Timofeef-Ressovsky N.W. Genetik und Evolution / N.W. Timofeef-Ressovsky // Z. indukt. Abstammung — und Vererbungslehre. — 1939. — Bd. 76, N 132. — S. 158—218.

15. Wright S. The genetic structure of populations / S. Wright // Ann. Eugenics. — 1951. — Vol. 15. — P. 323—354.