

# PÜDRAPOPOPULATSIOONI STRUKTUUR JA DÜNAAMIKA EESTI NSV-s

Populatsiooni süsteemse analüüsi katse

---

H. L i n g

## POPULATSIOONI SOTSIAALNE STRUKTUUR

Sotsiaalse struktuuri algühikute on koos esinevate ja koos tegutsevate isendite grupp. Jagamatuteks elementideks, millest koosneb sotsiaalse struktuuri algühik, on soolt ja vanuselt erinevad isendid. Ka sel juhul, kui grupi moodustavad sama soo ja vanusega isendid, pole tegu lihtsa elementide summaga, vaid kvaliteedilt uue ühikuga, kus avaldub grupiefekt ja mille osa populatsiooni sotsiaalses struktuuris on erinev võrreldes sellega, kui samad isendid esineksid üksikutena. Grupi koosnemist erinevatest elementidest nimetame grupi kompositsiooniks. Grupi koostisest räägime sel juhul, kui analüüsime gruppi moodustavate eri elementide protsentuaalset vähekorda.

Tingituna materjalide kogumise meetodist oli võimalik eristada ainult kolm kvalitatiivselt erinevat rühma: vanad pullid, lehmad ja vasikad.\* Järelikult võiks grupis esineda maksimaalselt kolm erinevat elementi, elementide ühikute (isendite) arv võiks aga olla märksa erinevam. Grupi kompositsiooni tähistamiseks kasutati kolme arvulist tähistust, kus järjekord määrab elemendi tüübi (pull, lehm, vasikas) ja arv antud tüüpi kuuluvate isendite arvu. Mingi elemendi puudumist grupis tähistab " - ". Näiteks grupi kompositsioon, kus esineb üks pull, kaks lehma ja kolm vasikat, on edasi antud valemiga "1 2 3", lehmast ja vasikast koosnev

---

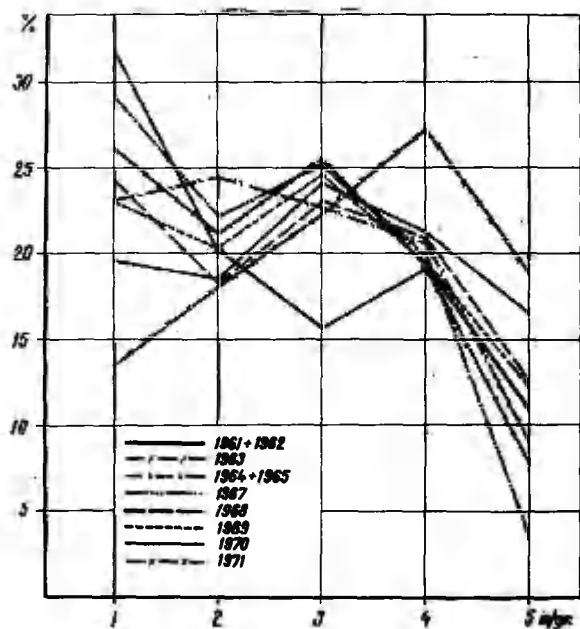
\* Kompositsiooni kauesalanalüüsil kasutati ka 1972. aastal Mantras kogutud materjale, kus oli eristatud viis rühma (vt. lk. 19).

grupp aga valemiga " - 1 1". Sagedamini koos eeinevaid elemente, mis eeinevad paljudes gruppides (näiteks lehm vasikaga), on nimetatud komponentideks. Kompositsioonide ja komponentide sageduste võrdlusele on siiski otstarbekam soo ja vanuse tähistamiseks kasutada üldtunnustatud tähistusi (♂, ♀, j [juv.]), märkides vaetava tähistuse ette isendite arvu ning eraldades võrreldavad kompositsioonid kooloniga. Näiteks kahe ja enama pulliga gruppide (komponentide) koosinemine ühest lehmast ja vasikast (vasikatest) koosnevate gruppidega (komponentidega) on tähistatud järgmiselt: " >2♂ : 1♀j".

T a b e l 34

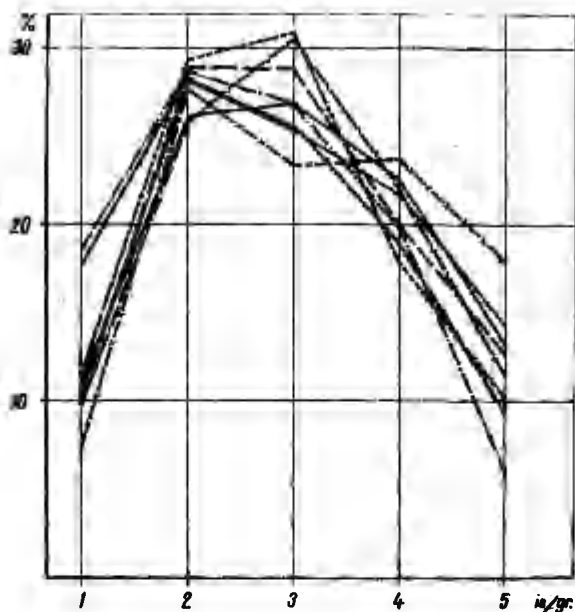
Põdra sotsiaalse struktuuri selgitamiseks analüüsitud 1...5-isendiliste gruppide arv kuude ja aastate lõikes

Kuu Aasta	X	XI	XII	Kokku
1961	99	-	-	99
1962	190	-	-	190
1963	289	-	-	289
1964	253	-	-	253
1965	590	-	-	590
1967	358	-	-	358
1968	426	134	59	619
1969	776	538	265	1579
1970	1452	501	430	2383
1971	870	319	386	1575
Kokku	5303	1492	1140	7935

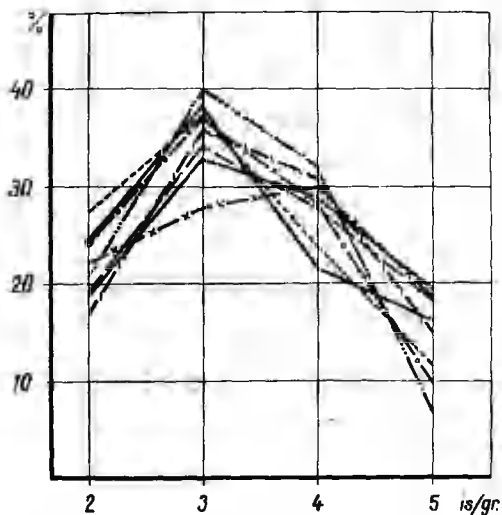


Joon. 27. Põdrapullide esinemissagedus 1...5-iaendilistes gruppides oktoobrikuul aastatel 1961...1971.

Arvestades seni teadaolevaid andmeid normaalselt koos esinevate ja koos tegutsevate põdragruppide suurusest, tuleb suuri grupe vaadelda kui agregatsioone, mis moodustuvad teatud tingimustel lühemaks ajaks ning mille kõigi liikmete vahel pole sotsiaalses struktuuris iseloomulikke suhteid. Sel põhjusel kasutati analüüsil vaid 1...5-iaendiliste gruppide andmeid, mis sisaldavad kõigist populatsioonil isendeist oktoobris 83,1...95,1, novembris 83,2...93,8 ja detsembris 77,9...89,4 %. Välja jäeti 1966. aasta andmed. Kokku analüüsiti 7935 grupi struktuuri (tabel 34).



Joon. 28. Põdralehmade esinemissagedus 1...5-isendilistes gruppides oktoobrikuul aastail 1961...1971.



Joon. 29. Vasikate esinemissagedus 2...5-isendilistes gruppides oktoobrikuul aastail 1961...1971.

#### 4.1. ELEMENTIDE ESINEMISE SAGEDUS 1...5-ISENDILISTES GRUPPIDES OTOOERIKUUL

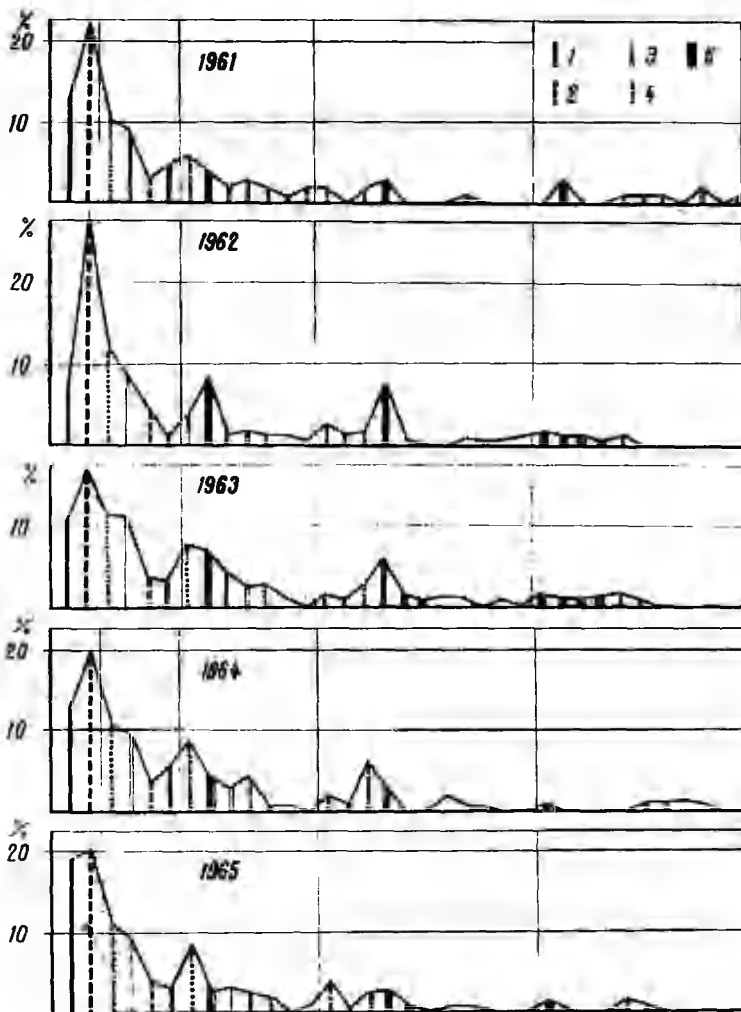
Pullide esinemissagedus eri aastatel (joon. 27) on kõige muutlikum olnud 1- ja 5-isendilistes gruppides, kõikides vastavalt 13,5...32 % ja 3,6...18,8 % vahel. Ülejäänud gruppides on pullide esinemissagedus olnud suhteliselt stabiilne ja kui jätta iga eri suurusega grupi puhul arvestamata ainult ühe aasta andmed, siis esinemissagedus kõiguks ainult 2,5 kuni 4 % ulatuses.

Arvestades ka eri aastail analüüsiks kasutada olnud andmete hulka, on vaadeldaval ajavahemikul peaaegu pidevalt vähenenud pullide osa 1-, 2- ja 3-isendilistes ning suurenenud 4- ja 5-isendilistes gruppides.

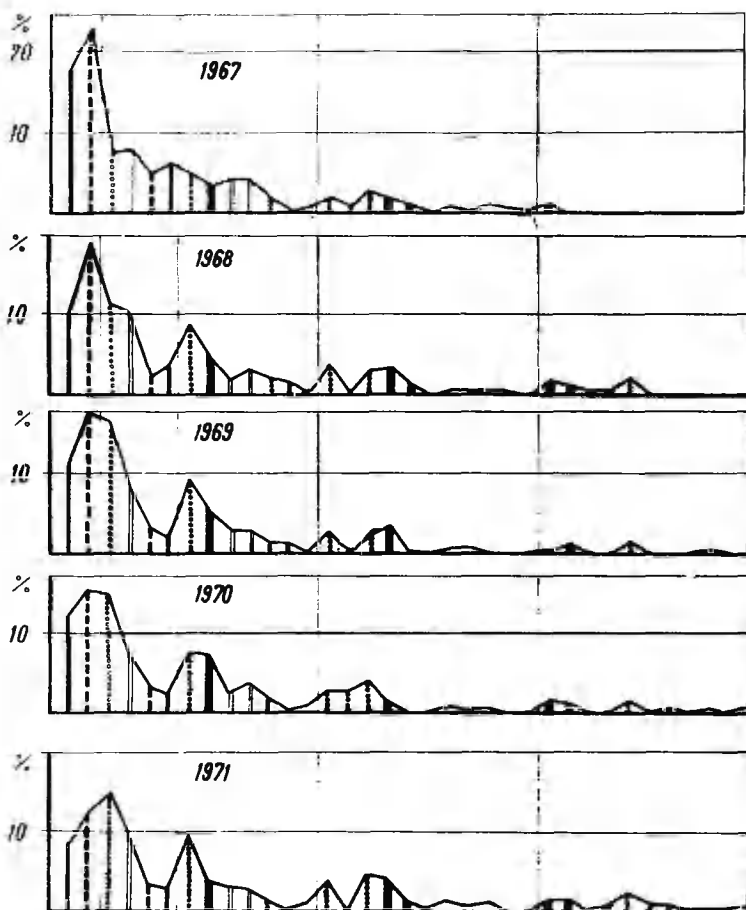
Lehmade esinemissagedus eri aastail (joon. 28) on kõige muutlikum olnud samuti 1- ja 5-isendilistes ning stabiilsem 3-isendilistes gruppides. Enamikul aastatel on aga lehmade osa üksikute hulgas olnud väiksem kui pullide osa ning ainult ajavahemikus 1964...1967 (madala viljakuse periood!) oli see suhteliselt suur, 4- ja 5-isendiliste gruppide osa samaajavahemikus oli aga suhteliselt väiksem. Seega põdralehmade esinemissagedus eri suurusega rühmades sõltub antud aasta populatsiooni viljakuse tasemest: suure viljakuse puhul on vähem lehma üksikuina ja rohkem lehma 4- ja 5-isendilistes gruppides, väikese viljakuse puhul aga vastupidi. 2- ja 3-isendilistes gruppides olevate lehmade esinemissageduse ja populatsiooni viljakuse vahel ilmselt seost ei esine.

Vasikate esinemissageduse muutlikkus eri aastail (joon. 29) on olnud suhteliselt ühesugune kõigis gruppides. Vasikatest 58...72 % on esinenud 3- ja 4-isendilistes gruppides ning 2-isendilistes gruppides on neid alati esinenud rohkem kui 5-isendilistes, viimastes eriti vähe madala viljakuse perioodil. 1971. aastal täheldatav tunduvalt väiksem esinemissagedus 3-isendilistes gruppides korrespondeerub lehmade väikse esinemissagedusega.

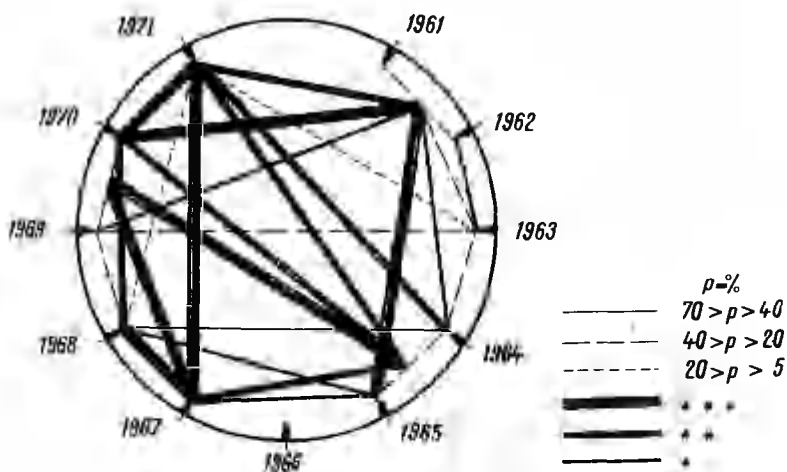
♂ -1-12-1-12--31-21--213-412--2131243  
 ♀ 1-11-2112123-2311212314-21232314312  
 juv. --1---12--1--111223-----2232111----



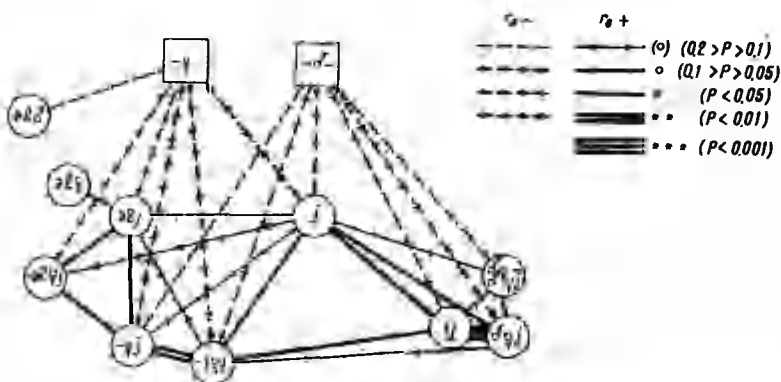
♂ - 1 - 12 - 1 - 12 - - 31 - 21 - - 213 - 412 - - 2131243  
 ♀ 1 - 11 - 2112123 - 2311212314 - 21232314312  
 juv. - - 1 - - - 12 - - 1 - - 111223 - - - - 2232111 - - - -



Joon. 30. 1...5-isendiliste gruppide erinevate kompositsioonide esinemissagedus (%) oktoobris aastail 1961... 1971: 1 - ainult lehmas, 2 - ainult pullid, 3 - pullid ja lehmad ilma vasikata, 4 - lehm ühe vasikaga, 5 - lehm 2 vasikaga.



Joon. 31. Aastate sarnasus-erinevus kompositsioonide esinemissageduste alusel (kasutatud  $\chi^2$  menetlust). Peen joon näitab sarnasuse, jäme joon erinevuse usaldatavust.



Joon. 32. Põdrapopulatsiooni sotsiaalse struktuuri komponentide vaheline korrelatsioon 1...5-isendilistes gruppides oktoobrikuul.

#### 4.2. ERI AASTATE SARNASUS OKTOOBRIKUU 1 ...5- ISENDILISTE GRUUPIDE KOMPOSITSIOONIDE ESINEMISSAGEDUSE ALUSEL

Andmed kõigi erineva kompositsiooniga gruppide esinemissagedusest oktoobris aastail 1961...1971 on esitatud joon. 30. Eri aastate erinevate kompositsioonide esinemissageduste absoluutarvude omavaheline võrdlus  $K^2$  abil võimaldas selgitada omavahel sarnased ja erinevad aastad (joon. 31). Kui naaberaastad kompositsioonide sageduselt omavahel oluliselt ei erinenud, vaadeldi teiste aastatega võrdlemisel nende andmeid koos. Kompositsioonide esinemissageduselt sarnasemad aastad on 1964-1968, 1969-1970, 1968-1969 ja 1963-1969, naaberaastaist ei erinenud aastad 1961...1965 ja 1968...1970, usaldatavale tasemele ei küündinud aastate 1963-1968-1971 erinevused. Kõige järsemad muutused võrdeldes eelneva aastaga esinesid aastail 1968 ja 1971. See-ga 10 aasta jooksul esines nii kompositsioonide esinemissageduselt sarnaseid kui ka oluliselt erinevaid aastaid, enam-vähem sujuvaid üleminekuid ja ka järskke muutusi.

#### 4.3. ERI KOMPOSITSIOONIDE ESINEMISE SEADUSPÄRASUSED

Põdragruppide tuumikuks peetakse nn. emaperekonda (mother-family) - põdralehma tema vasika või vasikatega /19, 34, 91, 211/. Omaette erinevaid elementideks, kuid kes võivad liituda nii omavahel kui ka vasikaga emaloomaga, on pullid ja vasikata lehmad. Populatsiooni sotsiaalse struktuuri sisemiste seaduspärasuste selgitamiseks näib sobivaim olevat analüüsida just nende kolme rühma omavahelisi suhteid: erineva arvu pullide liitumist vasikaga ja vasikata lehmagaga, vasikata lehmade liitumist pullide ja vasikata lehmagaga. Üldiste seaduspärasuste ja eri aastail esineda võivate erinevuste selgitamiseks tehti vaetav analüüs iga aasta või kompositsioonide suhteliselt sageduselt mitteerinevate naaberaastate summaarsete andmete alusel kae ainult oktoobrikuu või alatee 1968. aastast ka novembri ja detsembri kohta.

T a b e l 35

Vasikata põdralehmade koosesinemine pullidega

Aasta	Kuu	$\chi^2$	df	P	Teoreetilisest sagedusest tunduvalt suuremad	Teoreetilisest sagedusest tunduvalt väiksemad
1961..1963	X	0,59	2	>0,7		
1964+1965	"	4,76	2	>0,05	$\lambda 2q:1d; \lambda 2q:\lambda 2d;$	$\lambda 2q:0d; 1q:1d$
1967	"	2,35	2	>0,3		
1968	"	8,74	2	*	$\lambda 2q:0d; 1q:0d;$	$\lambda 2q:1d; \lambda 2q:\lambda 2d;$
1969	"	2,52	2	>0,2	$\lambda 2q:1d;$	$\lambda 2q:0d;$
1970	"	6,06	2	*	$\lambda 2q:1d;$	$\lambda 2q:0d;$
1971	"	2,76	2	>0,2	$\lambda 2q:\lambda 2d;$	$\lambda 2q:0d;$
1968	XI+XII	0,37	2	>0,8		
1969	XI	2,26	2	>0,3		
1969	XII	12,05	2	**	$\lambda 2q:\lambda 2d;$	$1q:\lambda 2d; \lambda 2q:0d;$
1970	X+XI	10,34	4	*	$2q:\lambda 2d; 1q:0d;$	$2q:0d; \lambda 3q:0d;$
1970	XII	8,83	2	*	$\lambda 2q:\lambda 2d; 1q:0d;$	$1q:\lambda 2d; \lambda 2q:0d;$
1971	XI+XII	2,43	2	>0,2	$\lambda 2q:\lambda 2d;$	$\lambda 2q:0d$

T a b e l 36

Erineva vasikate arvuga põdralehmade koosesinemine pullidega

Aasta	Kuu	$\chi^2$	df	P	Teoreetilisest sagedusest tunduvalt suuremad	Teoreetilisest sagedusest tunduvalt väiksemad
1961..1963	X	19,00	3	***	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:\lambda 2q2j;$	$\lambda 1d:2q2j; 0d:\lambda 2q1j;$
1964+1965	"	25,12	3	***	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:\lambda 2q2j;$	$0d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:\lambda 2q2j;$
1967	"	1,17	2	>0,5		
1968	"	6,54	3	>0,05	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:\lambda 2q2j;$	$0d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:2q2j;$
1969	"	27,90	3	***	$0d:\lambda 2q2j; \lambda 1d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:1q1j;$	$\lambda 1d:2q2j; 0d:\lambda 2q1j;$ $\lambda 1d:1q2j;$
1970	"	36,38	6	***	$\lambda 2d:\lambda 2q1j; 1d:\lambda 2q2j;$	$0d:\lambda 2q1j;$
1971	"	52,62	3	***	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:\lambda 2q2j;$	$0d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:\lambda 2q2j;$
1968	XI+XII	5,04	2	>0,05	$0d:1q2j;$	$\lambda 1d:1q2j;$
1969	XI	14,71	3	**	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:1q2j;$	$0d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:1q2j;$
1969	XII	7,14	2	*	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:\lambda 1q2j;$	$0d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:\lambda 1q2j;$
1970	X+XI	04,06	6	***	$\lambda 2d:\lambda 2q1j; 1d:\lambda 2q1j;$ $0d:\lambda 2q2j;$	$0d:\lambda 2q1j;$
1970	XII	17,54	3	***	$\lambda 1d:\lambda 2q1j; 0d:1q2j;$	$0d:\lambda 2q1j; \lambda 1d:1q2j;$
1971	XI+XII	17,80	3	***	$\lambda 1d:\lambda 2q1j;$	$0d:\lambda 2q1j$

#### 4.3.1. Vasikata põdralehmade kooselinemine pullidega

Eraldi oli võimalik analüüsida erineva arvu lehmade kooselinemise eageduei erineva arvu pullidega (tabel 35). Oktoobris esinesid juhuslikust jaotumusest usaldataval tasemel ainult 1968. ja 1970. aasta andmed, detsembri andmeist oli usaldataval tasemel erinevus 1969. ja 1970. a.

Oktoobris esines juhuslikust sagedamini kompositsioon  $>2q : 1\delta$  või  $>2q : >2\delta$  ning harvemini kompositsioon  $>2q : 0\delta$  - e. t. kahe või enama vasikata lehmaga liituvad pullid sagedamini kui üksiku vasikata lehmaga. Erandiks on ainult 1968. aasta, kus pullid esinesid sagedamini eraldi lehmadest ja harvem koos lehmadega.

N o v e m b r i s - d e t s e m b r i e ilmneb veelgi tugevamalt pullide affiinsus liituda suurema arvu vasikata lehmadega, kuna samal ajal ühe lehma juures esineb neid harvem: prevaleerivad kompositsioonid  $>2q : >2\delta$  ja  $1q : 0\delta$  ning juhuslikust jaotumusest märksa harvem esinevad kompositsioonid  $1q : >2\delta$  ning  $>2q : 0\delta$ .

#### 4.3.2. Vasikaga põdralehmade kooselinemine pullidega

Juhuslikust jaotumusest usaldataval tasemel erinevust ei esinenud ainult kolmel aastal ning neistki kahel oli usaldatavus 90 ja 95 % vahel (tabel 36). Enamikul aastatel oli erinevus juhuslikust usaldatav kõrgemal tasemel.

Kõigil kuudel esineb tunduvalt sagedamini pulli gruppides, kus on kaks lehma ühe vasikaga ja samal ajal on neid harvem gruppides, kus on kaks lehma ja kaks või rohkem vasikat: prevaleerivad kompositsioonid  $>1\delta : >2q1j$  ja  $0\delta : 2q > 2j$ .

#### 4.3.3. Pullide esinemine üksi, vasikata ja vasikaga põdralehmaga

Enamikul aastatel esineb juhuslikust jaotumusest usaldataval tasemel või selle lähedane erinevus (tabel 37). Kõigil kuudel ja aastatel on kaks ja enam pulli esinenud sagedamini koos vasikata põdralehmadega kui esinenud kas üksi või vasikaga põdralehmaga: üks pull on aga sagedamini

T a b e l 37

Pullide esinemine üksi, vasikata ja vasikaga põdralehmaga

Aasta	MUS	$\chi^2$	df	P	Teoreetilised sagedused	tunuselt väikesed
1961..1963	I	1,08	2	>0,5		
1964+1965	"	13,18	2	**	2d:1q0j; 1d:1qj;	2d:1qj; 1d:1q0j;
1967	"	8,65	2	*	2d:1q0j; 1d:1qj;	2d:1qj; 1d:1q0j;
1966	"	8,83	2	*	2d:1q0j;	2d:0q;
1969	"	4,41	2	>0,1	2d:1q0j;	2d:0q; 1d:1q0j;
1970	"	4,37	2	>0,1	2d:1q0j;	2d:0q;
1971	"	19,37	2	***	2d:1q0j; 1d:1qj;	2d:1qj;
1968	XI-XII	0,72	2	>0,6		
1969	XI	14,97	2	***	2d:1q0j; 1d:0q;	2d:0q; 1d:1q0j;
1969	XII	3,27	2	>0,1	2d:1q0j;	2d:0q;
1970	X-XI	12,99	2	**	2d:1q0j;	2d:0q; 1d:1q0j;
1970	XII	0,47	2	>0,7		
1971	XI-XII	12,18	2	*	2d:1q0j; 2d:0q; 1d:1qj;	2d:1qj;

T a b e l 38

Erineva pullide arvu koosesinemine erineva arvu lehmadega

Aasta	MUS	$\chi^2$	df	P	Teoreetilised sagedused	tunuselt väikesed
1961..1963	I	1,34	2	>0,5		
1964+1965	"	0,36	2	>0,5		
1967	"	10,06	2	**	1d:2q; 2d:1q;	2d:2q;
1968	"	4,55	2	>0,1	1d:0q; 2d:2q;	2d:0q;
1969	"	0,08	2	>0,95		
1970	"	14,39	2	***	2d:2q; 1d:0q;	2d:0q; 1d:2q;
1971	"	8,19	2	*	2d:2q; 1d:1q;	2d:1q; 1d:2q;
1968	XI-XII	0,01	2	>0,995		
1969	XI	7,80	2	*	2d:1q; 1d:0q;	2d:0q; 1d:1q;
1969	XII	18,93	2	***	2d:2q;	1d:2q; 2d:1q;
1970	X-XI	8,35	2	*	2d:1q; 1d:0q;	2d:0q; 1d:1q;
1970	XII	0,37	2	>0,8		
1971	XI-XII	6,66	2	>0,05	2d:0q;	2d:1q; 1d:0q;

koos ühe vasikaga põdralahmaga kui vasikata põdralahmaga:  
 ülekaalus on kompositsioonid  $\succ 2\delta : \succ 1\varphi 0j$  ja  $1\delta : \succ 1\varphi j$   
 ning teoreetilisest harvem esinevad kompositsioonid  $\succ 2\delta : \succ 1\varphi j$ ,  $\succ 2\delta : 0\varphi$  ja  $1\delta : 1\varphi 0j$ .

#### 4.3.4. Erineva arvu pullide koo- esinemine erineva arvu lehmadega

Oktoobris on juhuslikust jaotumusest usaldataval ta-  
 semel erinenud ainult 1967., 1970. ja 1971. a. andmed ning  
 kokkulangevad on ainult kahe viimase aasta analüüsi tule-  
 mused (tabel 38). 1967. a. esines sagedamini koos kaks ja  
 enam pulli ühe lehmaga ning harvem kaks ja enam pulli ka-  
 he või enama lehmaga, viimastel aastatel aga vastupidi.  
 1969. a. novembri ja 1970. a. oktoobri+novembri komposit-  
 sioonide esinemissagedused olid sarnased 1967. a., 1969. a.  
 detsembri andmed aga 1970. ja 1971. a. oktoobri andmetega.

Nagu eespool toodud andmetest selgus, on juhusli-  
 kust jaotusest tunduvalt erinevate kompositsioonide arv  
 märksa väiksem esinenud kompositsioonide üldarvust. Võr-  
 reldes prevaleerivate või oodatust väiksema esinemissa-  
 gedusega kompositsioonide esinemist aastate lõikes (tabel  
 39) näeme, et prevaleerivad kompositsioonid on enamail  
 juhtudel jäänud samadeks, väiksema esinemissagedusega kom-  
 positsioonid on aga eri aastail erinenud sagedamini. Ok-  
 toobrikuul olid juhuslikust jaotusest tunduvalt erinevad  
 kõige sagedamini järgmised kompositsioonid (sulgudes mär-  
 gitud, mitmel aastal või aastagrupil oli prevaleerivaks/  
 väiksema esinemiseagedusega):

$\succ 2\delta : 1\varphi 0j$ (6/0)	$\succ 2\delta : 1\varphi \succ 1j$ (0/3)
$\succ 1\delta : \succ 2\varphi 1j$ (5/0)	$0\delta : \succ 2\varphi 0j$ (1/4)
$0\delta : 2\varphi \succ 2j$ (5/0)	$0\delta : \succ 2\varphi 1j$ (0/6)
$1\delta : 2\varphi 0j$ (3/1)	$1\delta : 2\varphi \succ 2j$ (1/5)
$\succ 2\delta : \succ 2\varphi$ (3/1)	$\succ 2\delta : 0\varphi$ (0/3)

Novembri-detsembri toimuvad kompositsioonide esi-  
 nemissageduetes järgmised olulisemad muutused (tabel 39):  
 sagedamini esinevad koos  $\succ 2\delta : \succ 2\varphi 0j$ , sagedam on  $1\varphi \succ 2j$   
 esinemine pullita, juhuslikust jaotumusest harvem esineb  
 $1\delta : 1\varphi \succ 2j$  ning  $\succ 2\delta : 1\varphi 0j$ .



#### 4.4. KOMPOSITSIIONIDE ESINEMIS- SAGEDUSTE ERINEVUSTE PÕNJUSED

Teatud kompositsioonide juhuslikust jaotusest sageda-  
mini või harvemini esinemise pidevuse näitab, et eri ele-  
mentide liitumine grupiks pole juhuslik, vaid seaduepära-  
ne. Arvestades kirjanduses toodud andmeid /15, 33, 45, 89,  
91, 201/, esinevad eri elementide vahel järgmised sotsiaal-  
sed seosed: ad.♂ : ad.♀ - jooksuajal generatiivne afiin-  
sus; ad. või subad. ♀ : juv. - generatiivne afiinsus; ad.  
ja subad. ♂♂ - väljaspool jooksuaega afiinsus; ad. ja sub-  
ad. ♂♂ - jooksuajal tükumine. On esitatud andmeid /45,89/,  
mille järgi eelmise aasta vasikaist jäävad lehmullikad  
emalooma juurde ka järgmiseks aastaks, seda isegi siis, kui  
emaloom toob uued vasikad. Pullmullikad aga lahkuvad tava-  
liselt peale esimest talve emalooma juurest.

Magu eespool nägime, on Eesti põdrapopulatsioon nii-  
nimetatud avatud populatsioon ja vaadeldaval ajavahemikul  
on esinenud nii immigratsioone kui ka emigratsioone, mis  
kaheldamatult on mõjutanud ka populatsiooni sotsiaalset  
struktuuri. Immigratsiooni üheks indikaatoriks on isasloo-  
made osa järsk suurenemine, mis võimaldab vaadeldaval pe-  
riodil eraldada "paikse" populatsiooni kõrval "migratsi-  
ooni"-populatsioone, s. t. alasid, kus antud aastal esineb  
tunduval arvul immigrante. Nende kahe analüüsirajoonide rüh-  
ma sotsiaalse struktuuri võrdlus näitab olulisi usaldata-  
vaid erinevusi eri komponentide esinemissageduses (tabel 40).

T a b e l 40

Niinimetatud "migratsiooni-" ja "paikse" populatsiooni  
sotsiaalse struktuuri erinevused 1...5-isendilistes  
gruppides

Kompositsioonid	Kompositsiooni esinemissagedus		$\chi^2$	P
	"migrat- siooni" popul.	"paikne" popul.		
Paaria ( $dq$ )	rohkem	vähem	4,81	<0,05
Pullite lohm vasikaga ( $-q_u$ )	rohkem	vähem	7,12	<0,01
Üksikult esinevad pullid (1♂--)	rohkem	vähem	3,95	<0,05
Üksikult esinevaid lehmad ( $-1q-$ )	vähem	rohkem	3,84	<0,05
≥2 pulle võrreldes üksikute pullidega	rohkem	vähem	8,81	<0,01
Ühe lonna kohta 2...4 pulli	rohkem	vähem	5,02	<0,02
Ühe pulli kohta 2...4 lehma	vähem	rohkem	4,52	<0,05



Lisaks eespool esitatud andmetele oli kompositsioonide esinemissageduste erinevuste põhjuste analüüsiks võimalik kasutada Mahtra Riiklikus Jahimajandis 1972. aastal kogutud detailsemaid andmeid erivanueeliste pullide ja lehmade koosesinemistest, andmeid eri komponentide esinemissageduste dünaamikast vaadeldavatel aastatel ning eri komponentide dünaamikate korrelatsioonide alusel selgitati nende komponentide vastastikuste seoste suund ja tugevus (tabel 41, joon. 32).

Kõigi nende andmete põhjal võime teha järgmised olulisemad järeldused.

1. Põdragruppide kompositsioonide esinemissageduste määramisel on oluline osa vasikate esinemissagedustel, s. o. populatsioonil produktiivsusel. Sealjuures ühe vasika esinemine grupis on positiivses korrelatsioonis pulli ja lehma koosesinemisega, kahe ja enama vasika esinemine korreleerub positiivselt aga pullita kompositsioonide esinemissagedustega. Vasikate esinemissagedusega negatiivses korrelatsioonis on ainult pullidest ja ainult lehmadest koosnevate gruppide esinemissagedus, kusjuures pullidest koosnevate gruppide esinemissagedus korreleerub ühe ja lehmade esinemissagedus kahe ja enama vasikaga gruppide esinemissagedusega. Ühe vasikaga emaloomade juures on eelistanud noored pullid; on võimalik, et halbade kasvutingimustega suve-talve järel on need sama põdralehma eelmise aasta pullivasikad: Alaskas kogutud andmeil /89/ olid vasikaga põdralehmadega koos esinevad mullikad eranditult samade lehmade eelmise aasta vasikad. Kahe vasikaga emaloomadega (s. o. vanemate põdralehmadega) esineb pulle koos harva, need on kas ainult noored (sama põdralehma eelmise aasta vasikas pro vasikad) või nendega on liitunud ka üks vanem pull. Võimalik, et see on põdralehmaga liitunud juba jooksuajal.

Kui kompositsioonides mitte arvestada vasikate esinemist ja piirduda ainult adultteetega, nagu seda tegi D. Houston /33/, siis ilmneb eri aastate andmete väga suur kokkulangevus (tabel 42). Võrreldes kahe viimase vaatlusaasta kompositsioone eri suurusega gruppide lõikes  $\chi^2$  abil, ei esine usaldatavaid erinevusi üksikute ja 4-isendiliste grup-

T a b e l 42

1...4-isendiliste gruppide kompositsioonide esinemis-  
sagedus (protsentides vaetava suurusega grupis) oktoob-  
ris; vasikad on kompositsioonidest välja jäetud

Grupi suurus	1			2			3				4							
	-	1	Gr.	1	2	Gr.	1	2	3	Gr.	2	1	3	4	Gr.			
Aasta	1	-	srv	1	-	2	srv	2	1	3	srv	2	3	1	4	srv		
1961	55	45	49	57	10	33	30	44	36	11	8	15					4	
1962	49	51	107	47	16	37	55					21	41	30	16	8	5	7
1963	64	36	137	57	3	34	107	50	30	20	-	40						13
1964	58	42	130	69	10	21	77	34	49	12	5	41						13
1965	61	39	314	63	13	18	172	57	36	2	5	83						20
1967	55	45	184	50	17	33	101	45	43	7	5	58	49	22	20	6	2	12
1968	58	42	193	70	6	24	139	43	42	13	1	76						17
1969	66	34	398	64	11	25	244	53	35	10	2	95	58	23	16	-	3	31
1970	69	31	716	68	12	20	414	41	47	7	5	236	49	19	22	6	4	72
1971	69	31	339	69	10	21	291	43	43	10	4	176	46	23	24	4	3	71

T a b e l 43

Põdra eri suurusega gruppide esinemissagedus protsentides  
oktoobris aastail 1961...1971 (summeeritud kogu terri-  
tooriumi andmed)

Aasta	Grupi suurus									Kokku gruppide
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1961	28,7	22,9	18,5	12,1	6,4	3,2	1,9	3,2	3,2	157
1962	30,7	24,7	17,1	13,0	5,4	3,5	2,5	1,3	1,9	316
1963	26,3	26,3	19,6	12,4	6,9	4,7	1,7	1,0	1,0	403
1964	31,5	26,3	19,8	11,4	5,5	1,9	1,0	1,0	1,6	308
1965	39,0	24,4	18,6	10,1	3,0	2,7	0,6	0,7	0,9	693
1966	27,2	25,6	17,1	14,3	6,5	4,5	2,4	0,7	1,8	449
1967	36,3	25,6	17,8	10,9	3,7	3,2	0,9	0,2	1,4	433
1968	27,4	26,3	17,9	10,9	7,9	4,6	1,8	1,2	2,1	912
1969	30,1	26,7	20,1	11,4	4,8	2,3	2,0	1,4	1,2	1162
1970	27,3	25,4	18,7	11,5	6,9	4,5	2,5	1,5	1,7	1737
1971	19,5	23,9	15,6	15,7	8,4	6,6	4,1	2,2	4,0	1241

Σ=7811

pide kompositsioonid langevad kokku 99 % usaldatavusega ( $\chi^2$  vastavalt 0,00003,  $df = 1$  ja 0,22,  $df = 2$ ). Samal ajal gruppide keskmine suurus on 1971. aastal tunduvalt suurem 1970. aastal täheldatust: üksikuid on 1971. aastal üle kahe korra vähem, neljalise gruppe aga ühepalju.

2. Ainult pullidest (pullist) ja lehmadest (lehmast) koosnevate gruppide esinemissagedus on negatiivses korrelatsioonis kõigi teiste komponentide esinemissagedustega. Ainult lehmadest (lehmast) koosnevate gruppide esinemissageduste negatiivne korrelatsioon kõigi vasikaga gruppide esinemissagedustega näitab, et tunduv osa ahtratest või vasikata jäänud lehmadest jäävad omaette, liitumata pullidega. Ainult pullidest (pullist) koosnevate gruppide esinemissageduste tugev negatiivne korrelatsioon vasikaga gruppide esinemissagedusega ( $r_s = -0,67^0$ ) näitab pullide affiinsust vasikaga emaloomade suhtes: ühelt poolt esinevad noored pullid halbade kasvutingimustega aastate järel koos emaloomaga (vt. eelmine punkt) ja teiselt poolt heade tingimustega aastatel, mil jooksuajast osalevad ka lehmullikad, näivad pullid eelistatult liituvat esmakordselt poeginud noorte lehmadega.

3. Kuna põdra sotsiaalset struktuuri mõjutavad populatsiooni produktiivsus ja noorte suguküpsuse saavutamise iga (sõltuvalt suvistest-talvietest tingimustest), ei tohi eri aastate andmeid liita eelneva statistilise kontrollita. Sama kehtib ka eri kuude andmete liitmise kohta, sest eri aastail võivad agregeerumist põhjustavad tingimused ilmuda eri kuudel. Kahjuks käesoleva ajani sellest pole juhindutud, mis teeb võimatuks eri aladelt pärinevate andmete võrdlemise.

Kõik eeltoodud andmed näitavad, et põdra normaalses populatsioonis tüüpiliste emaperekondade kõrval esinevad püsivalt ja teatud arvulistes suhetes ka teistsugused sotsiaalsed grupeeringud. Sellepärast pole ka õige nimetada põdra tüüpiliseks üksi või ainult emaperekondadena elavaks liigiks.

Põdragruppide kompositsiooni analüüsi praktilist kasutamist võib ette näha 1) populatsiooni produktiivsuse hindamisel (indikaatoriks ühesooliste gruppide väiksem või suurem suhteline esinemissagedus), 2) populatsioonis ahtrate

emasloomade suhtelise esinemiseageduse hindamisel, 3) populatsiooni vanuselises struktuuris toimuvate muutuste selgitamiseks. Erisuuruseliste gruppide esinemissageduse sõltumine populatsiooni sotsiaalsest struktuurist võimaldab suhteliselt kergesti kogutavaid andmeid kariade suurusest kasutada sotsiaalse struktuuri indikaatorina ning samal ajal näitab frekventsi sobimatust populatsiooni arvukuse hindamisel.

## 5. POPULATSIOONI TERRITORIAALNE STRUKTUUR

---

Üheks populatsiooni struktuuridest on ka populatsiooni territoriaalne struktuur, s. o. antud populatsiooni moodustavate isendite paiknemine ruumis. Territoriaalset struktuuri võime vaadelda kolmel tasemel: (1) antud liigi erineva asustustihedusega levik talle elutingimustelt sobival alal; seda võib omakorda vaadelda (1.1) liigi levikuna antud mome dil ja (1.2) liigile elutingimustelt sobiva ala levikuna, mis määrab liigi võimaliku (perspektiivse) leviku; (2) liigi levik erinevates elupaikades, s. o. liigi elupaigaline ehk biotoobiline levik, mida S.S. Schwarz /216/ on nimetatud ka populatsiooni topograafiliseks struktuuriks; (3) liigile iseloomulikust eluviisist sõltuvalt kas karjade, perekondlike gruppide või üksikeendite levik liigi poolt asustatud alal. Kui esimesel kahel tasandil populatsiooni territoriaalse struktuuri vaatlemine on üldlevinud, siis kolmandal tasandil, mis puudutab populatsiooni moodustavate isendite reaalselt koos esinevaid, elutsevaid ja koos tegutsevaid grupeeringuid, on populatsiooni territoriaalse struktuuri vaatlemine rakendamist leidnud suhteliselt harva ja peamiselt kas tüüpiliselt karjalise eluviisiga sõraliste või koloniaalse eluviisiga näriliste puhul.

Indiviidi (isendi) lugemine populatsiooni väikseimaks ühikuks on õige ainult teatud, aga mitte kõigil juhtudel. Põhimass isenditest pole looduses levinud mitte üksikutena, vaid erineva isendite arvuga gruppides. Nii on see kõigil aastaegadel, kuna nende järglaste areng on suhteliselt aeglane, mis tingib emaperekondade aastaringset esinemist ning indiviidide vahel esinevad ka teised seosed, mis tingivad vähema või suurema arvu isendite koosesinemist. Seega populatsiooni territoriaalse leviku vaatlemise piirdumisel ainult kahe esimese tasandiga, iseloomustades levikut esinemise-puudumise ja erineva asustustiheduse kaudu (i s e n d e i d pindalauhiku - enamasti 1000 ha - kohta), on tegu

looduses eel kujul mitteesineva abstraktsiooniga, mille rea-  
liteediks pidamine võib kaasa tuua olulisi mõõdalaskmisi ja  
vigu nii praktiliste-metoodiliste (näit. loendusmeetodid)  
kui ka teoreetiliste küsimuste lahendamisel. Tuntuim pöödra  
ja metsa vahetõrja uuriv spetsialist A.A. Kozlovski /138/  
väidab otee, et "... aegustihedus ei iseloomusta tegelik-  
ku kohapeale pöödrapopulatsiooni jaotumust." Aegustiheduse  
kasutamist piiratud territooriumidel sõjaliste leviku  
iseloomustamiseks ei pea võimalikuks ka A. Bubenik /9/.

Väga teravalt tõstatas küsimuse liigse generaliseeri-  
mise kahjulikkusest ja vajadusest tunda õppida populatsi-  
oonide konkreetset, tegelikku jaotumust P.B. Jürgenson oma  
1970. aastal ilmunud artiklis /230/. Eriti rõhutas ta popu-  
latsiooni territoriaalse struktuuri tundmaõppimise olulisust  
seoses uute loendusmeetodite väljatöötamise vajadusega: "Vi-  
imastel aastatel taandatakse ulukite loenduse ja selle mee-  
todite probleem praktiliselt arvude seeriadele ja variatei-  
oonistatistikal tulemuste tõenäosuse hindamiseks. Tegeli-  
kult on see probleem looduslikest seaduspärasustest loe-  
n d u s ü h i k u t e (sõrendus minu, H.L.) paiknemisest ruu-  
mis ökoloogilisel ja etoloogilisel alusel." Ka sõjaliste  
poolt metsale tekitatavate kahjustuste vältimise abinõude  
väljatöötamise üheks eelduseks peab P.B. Jürgenson (nagu ka  
A. Bubenik /8, 104/) teadmisi populatsiooni konkreetsest  
territoriaalsest levikust, nimetades seda "... mitte vähem  
oluliseks momendiks, kui selle populatsiooni toidureseurs-  
side paiknemist." Oma postuumselt ilmunud raamatus /232/, kä-  
sitledes populatsiooni struktuuri uurimist, nimetab ta kah-  
te põhisuunda: 1) levinumaks on piirdumine vanuselise ja  
soolise struktuuriga, seostamata seda konkreetse territori-  
aalse analüüsiga, ning abstraktsete keskmiste "karjasee"  
koefitsientide ja nende sesoonsete muutuste uurimine; 2) "...  
uuritakse realselt looduses eksisteerivaid populatsiooni  
struktuurseid grupeeringuid ja nende dünaamikat kindla ter-  
ritooriumi piires, teisiti öeldes - uuritakse territooriumil  
erinevalt paiknevaid struktuurseid grupeeringuid... Taolist  
laadi uurimused, millel on nii ökoloogiline kui ka etoloo-  
giline iseloom, hõlmavad ka struktuuri põhjuste uurimist ning  
praktilisi järeldusi populatsioonile." Keimees suunas teos-  
tatavaid uuringuid peab ta praktikas kasutamiseks mittekül-  
laldasteks.

Sõraliete territoriaalse struktuuri vaatlemisel on kahtlemata populatsioonid väikseimaks ühikuks enamal juhudel isendite grupp ja harvem üksikisend. Et mitte rääkida üksik-grupilisest esinemisest, on järgnevalt populatsioonid moodustavate isendite jaotumust käsitledes loetud omaette grupiks ka üksikisend: territooriumi kasutamisel ja levikul ruumis pole sisulist erinevust üksikisendi või kahe- jne. isendilise grupi vahel - kõik nad on territooriumi kasutavateks primaarseteks ühikuteks.

Populatsioonid territoriaalsel analüüsil grupilise analüüsi harval kasutamisel on ka oma objektiivsed põhjused: kas loendatakse indiviide ning mitte gruppe ja neis olevaid indiviide, loendusmeetod võimaldab hinnata ainult suhtelist esinemissagedust (loendusjälgede, ekskrementide alusel jt.), või saadakse materjal suhteliselt väikesearvuliseks ja pika aja vältel, mis ei võimalda saada usaldatavaid andmeid ühe kindla perioodi kohta, sest gruppide suurus muutub seasduvõrra, mis ei luba liita eri kuudel kogutud andmeid.

Grupp pole vaadeldavail liikidel põhiühikuks mitte ainult populatsioonid territoriaalses, vaid ka sotsiaalses struktuuris: sotsiaalsed, käitumuslikud, etoloogilised isenditevahelised suhted määravadki grupi koostise - mis sugu, kui vanad ja millises sugulussuhtes isendid sinna võivad kuuluda - ning selle kaudu ka grupi suuruse. Seega võib eo ipso arvata, et juba grupi suurus - täpsemalt: eri suurusega gruppide esinemissagedus - võib anda informatsiooni populatsiooni soolise, vanuselise struktuuri ning produktiivsuse kohta; andmete saamine gruppide suurusest on aga võrreldavalt lihtsam kui andmete saamine iga indiviidi soost ja vanusest. Erinevused eri alade eri suurusega gruppide esinemissagedustes või nende ajalised muutused võivad anda informatsiooni muutustest populatsiooni soolises ja vanuselises struktuuris või populatsiooni produktiivsuses.

Käesoleva analüüsi eesmärgiks on selgitada a) jaotumise<sup>x</sup> muutlikkus sügis-talvisel perioodil, territoriaalne muut-

---

<sup>x</sup> Siin ja edaspidi kasutatakse T. Prey poolt P. Greig-Smithi /25/ tõlkimisel kasutatud terminoloogiat: jaotus - matemaatiline, jaotumus - looduslike objektide jaotumusviis.

T a b e l 44

Põdra eri suurusega gruppide esinemissagedus protsentides novembris aastail 1961...1971 (summeeritud kogu territooriumi andmed)

Aasta	Grupi suurus									Kokku grupe
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1961	20,9	21,8	23,2	11,8	9,5	5,7	3,8	2,4	0,9	211
1962	26,3	22,4	18,0	12,9	9,1	5,2	2,6	0,4	3,0	232
1963	27,7	20,3	24,0	13,3	7,0	2,7	2,3	0,7	2,0	300
1964	24,5	26,3	22,3	12,4	8,4	2,2	2,2	1,1	0,7	274
1965	24,4	22,7	20,9	9,3	5,8	7,0	5,8	1,7	2,3	172
1966	22,6	27,8	16,5	17,4	5,2	4,3	1,7	2,6	1,7	115
1967	31,3	22,9	24,0	1,0	4,2	4,2	4,2	3,1	5,2	96
1968	27,1	23,9	19,6	11,8	7,5	4,9	2,6	1,6	1,0	306
1969	20,4	23,5	23,7	12,1	8,1	5,3	3,7	0,8	2,4	309
1970	21,0	21,9	19,9	12,0	8,7	3,7	6,2	2,2	4,5	644
1971	13,6	21,4	16,8	16,2	11,0	8,0	3,0	2,2	7,6	499

Σ=3758

T a b e l 45

Põdra eri suurusega gruppide esinemissagedus protsentides detsembris aastail 1961...1971 (summeeritud kogu territooriumi andmed)

Aasta	Grupi suurus									Kokku grupe
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1961	18,4	11,5	26,4	18,4	10,3	3,4	4,6	1,1	5,7	87
1962	18,6	22,0	25,4	13,6	5,1	3,4	10,2	-	1,7	53
1963	17,9	17,9	14,7	11,6	15,8	3,2	4,2	4,2	10,5	95
1964	27,7	22,8	14,9	13,9	8,9	7,9	4,0	-	-	101
1965	20,9	16,4	24,6	14,2	6,0	8,2	3,7	3,7	2,2	134
1966	27,8	28,9	20,0	10,0	10,0	1,1	-	2,2	-	90
1967	19,6	33,7	19,6	7,6	3,3	4,3	3,3	3,3	5,4	92
1968	20,7	27,4	19,4	10,5	8,4	3,0	4,6	3,0	3,0	237
1969	22,7	25,9	19,9	12,7	8,2	3,0	3,2	1,6	2,8	498
1970	19,0	22,8	20,7	14,5	7,6	5,3	5,3	1,8	3,1	622
1971	14,0	24,1	19,6	15,3	8,8	5,5	5,1	2,8	4,7	613

Σ=2628

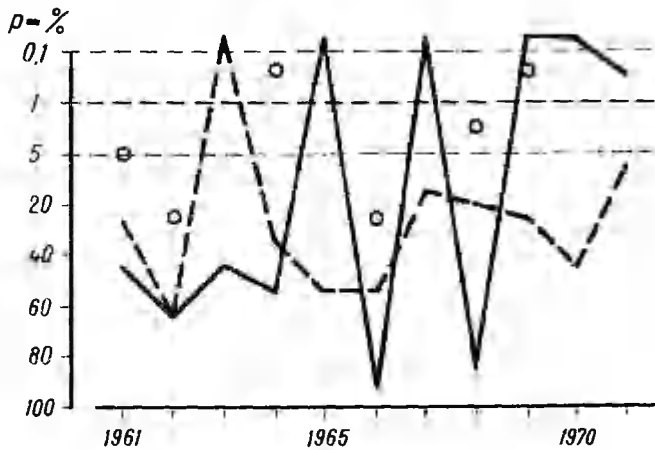
likkus ja muutlikkus eri aastatel, b) võimalikud jaotumee-  
tüübid ja nende esinemise seaduspärasused, c) jaotumust mää-  
ravad tingimused, d) millist informatsiooni võib saada jaotumusest populatsiooni kohta ning e) kogu analüüsi alusel  
teha meetodilised järeldused jaotumust iseloomustavate and-  
mete käsitlemise ja analüüsi viisidest.

Nendele küsimustele vastuste saamisel on võimalik ana-  
lüüsida jaotumuse kui ühe populatsiooni territoriaalse struk-  
tuuri komponendi seost teiste populatsiooni struktuuridega  
- vanuselise, soolise ja sotsiaalsega.

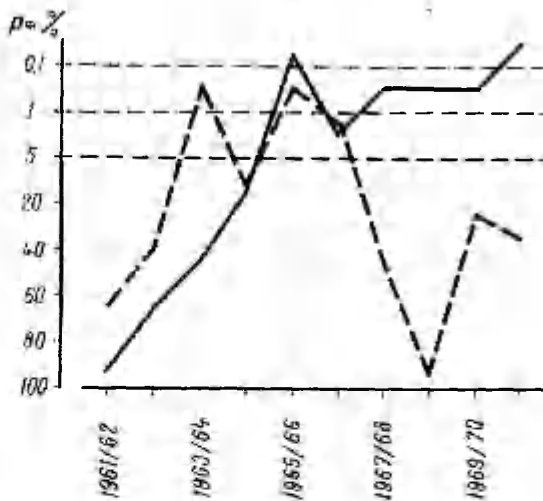
Analüüsil olid kasutada andmed 14 190 grupi kohta, neist  
on oktoobris kohatud 7811, novembris 3758 ja detsembris 2628  
gruppi. Eri suurusega gruppide esinemissagedus kuude ja aast-  
tate lõikes on esitatud tabelites 43, 44 ja 45.

Jaotumuste samasuse-erinevuse selgitamiseks kasutatakse  
se peamiselt  $\lambda$ - ja  $\chi^2$ -meetodeid /4, 16, 186/. Kolmogorovi-  
Smirnovi  $\lambda$ -kriteerium kahe jaotuse hindamiseks põhineb  
nende jaotumuste maksimaalsel erinevusel ning võrdse jaotus-  
klasside ja gruppide arvu korral näitab maksimaalse eri-  
nevuse suhet ruutjuurega gruppide koguarvust. Selles peitub  
kriteeriumi lihtsus ja ka põhipuudus: arvestades ainult mak-  
simaalset erinevust, jätab ta kõrvale kõik väiksemad erine-  
vused, mistõttu see informatsioon jaotumuste erinevustest  
läheb kaduma. Eriti suur informatsiooni kadu esineb mitme-  
tipuliste jaotumuste võrdlemisel. Informatsiooni kaotusest  
on vaba Pearsoni  $\chi^2$ -meetod, mis võtab arvesse kõigi jaotus-  
klasside erinevused. Sel põhjusel ongi erinevate jaotumuste  
võrdlemisel ja jaotumuste samasuse-erinevuse hindamisel all-  
järgnevalt kasutatud  $\chi^2$ -kriteeriumi.

Kuna eri jaotumused on erineva klasside ja järelikult  
ka erineva vabadusastmete arvuga, ei saa jaotumuste sama-  
sust-erinevust hinnata otse  $\chi^2$  väärtuste järgi, küll kõl-  
bab selleks aga vastavalt igale vabadusastmete arvule mää-  
rav  $\chi^2$  esinemise tõenäosus  $P$  (%-des). See näitab nii sama-  
suse kui ka erinevuse usaldatavuse määra: jaotumuste erine-  
vus on loetud usaldatavaks, kui  $P < 5\%$ .  $\chi^2$  väärtuste esi-  
nemise tõenäosuse hinnangu  $P$  kasutamine annab võimaluse  
jaotuste samasuse-erinevuse kvantitatiivseks hindamiseks  
ning kõigi aastate jaotumuste võrdlemiseks graafilisel ku-  
jul.



Joon. 35. Põdrakarjade jaotumuste sarnasus-erinevus naaberkuudel  $\chi^2$  alusel, pidev joon - november võrreldes oktoobriga; katkendjoon - detsember võrreldes novembriga; ringid - detsember võrreldes oktoobriga.



Joon. 34. Põdrakarjade jaotumuste sarnasus-erinevus naaberaastate oktoobri (pidev joon) ja detsembriga (katkendjoon) kuue vahel  $\chi^2$  alusel.

Real juhtudel on kasutatud ka  $\chi^2$  aditiivsuse reeglit, mis lubab võrreldavate jaotumuste ühtlikkuse hindamiseks liita kõigi jaotumuste vahelised  $\chi^2$ -d ja samuti vastavate vabadusastmete väärtused: vastava  $\chi^2$  esinemise tõenäosus P võimaldab otsustada, kas võrreldud jaotumal aleldavat kogumikku võib käsitleda tervikuna (kõiki jaotumusi liidetuna) või mitte.

## 5.1. JAOTUMUS SÜGIS-TALVISEL PERIOODIL

### 5.1.1. Eri kuude jaotumuste võrdlus

On üldtuntud, et põdra karjasus aasta jooksul pole püsiv, vaid muutub kaunis suurtee piirides /32, 182, 202, 211, 236/. See ei luba ka ühest kohast, kuid eri kuudel kogutud andmeid ilma nende eelneva analüüsita ühe kogumina vaadelda. Eriti järsud muutused jaotumuses toimuvat talve saabumisel, millal algab suuremate karjade moodustumine. Kuna Eestist pärinevad andmed põhiliselt sügis-talve kohta, on eriti vajalik selgitada oktoobri-novembri ja novembri-detsembrilise jaotumuste võrdlemisega nende samasue-erinevus.

Kasutades samasue-erinevuse usaldatavuse kriteeriumina  $\chi^2$  esinemise tõenäosust P protsentides, on joon.33 esitatud sama aasta naaberkuude jaotumuste samasue-erinevus.

Eri kuude jaotumuste sarnasuse alusel (tabel 46) võib vaatlusperioodi aastad jaotada kolme rühma, mida alljärgnevalt analüüsime lähemalt.

I. Naaberkuudel oluliselt mitteeerinevate jaotumustega aastad võib omakorda jaotada kahte alarühma selle alusel, kas ka oktoobrikuu jaotumus detsembrikuu jaotumusest oluliselt erineb või ei erine. Lähemal vaatlusel selgub, et kõigil neil aastail - ka 1962. ja 1966. - toimusid samasuunalised jaotumuse muutused (üksikute isendite arvu vähenemine ja suurema isendite arvuga gruppide osatähtsuse suurenemine oktoobriga võrreldes), kuid need muutused olid suhteliselt väikesed võrreldes teistel aastatel toimunud muutustega.

T a b e l 46

Põdragruppide eri kuude jaotumuste sarnasuse-erinevuse alusel eristatud aastate rühmad

		Rühm			
I <sup>a</sup>	I <sup>b</sup>	II		III	
Oluliselt ei erine X - XI; XI - XII		Oluliselt ei erine X-XI (erineb XI-XII)		Oluliselt ei erine XI-XII (erineb X-XI)	
Oluliselt ei erine ka X - XII	Oluliselt erineb X - XII				
1962	1961	1963		1965	
1966	1964			1967	
	1968			1969	
				1970	
				1971	

T a b e l 47

Põdra eri suurusega gruppide protsentuaalse esinemissageduse korrelatsioon kliimatiliste tingimustega ( $r \times 100$ ,  $N=45$ , rajoonide ja kuude lõikes aastail 1961...1969)

Kliimatilised tingimused	I				XI				XII			
	1	2-3	4-5	6	1	2-3	4-5	6	1	2-3	4-5	6
X keekniete t <sup>a</sup> summa				-13	-7	+36	-8	-20				+26
XI "					-18							
XII "									+21	-29		
X eesol. minn.-t <sup>a</sup> summa			-35		-13	-38	+33		-33	-18	-25	+20
XI "					-11							
XII "												+14
XI lumikatteta päevi					+27	-15	+11		-19	-13	+24	+19
XII "									-9	-12	+7	+6
Talve lumetõugavuste summa	-41	-25	+28	+20					-22	-31	+15	+16

II. 1963. aastal novembrikuu jaotumus ei erine oluliselt oktoobrikuu jaotumusest ning hüppeline jaotuse muutue toimub alles detsembris. Siiski ilmneb juba novembris eriti 2-ieendiliste karjade vähenemine ja 3- ja üle 7 ieendiliste karjade osa suurenemise tendents; detsembris suureneb aga järsult üle 5 ieendiliste gruppide osa (umbee kaks korda rohkem kui novembris!).

III. Viiel aastal täheldati jaotumuse hüppelist muutumist novembris, kusjuures detsembris jaotumus oluliselt enam ei muutunud. Kõigil neil aastail vähenes novembris oluliselt 1- ja 2-ieendiliste karjade osa ning suurenes 3- ja rohkema isendiliste karjade osa (ainult 1967. aastal vähenes ka neljaste karjade osa); Detsembris võrreldes novembriga 1965. ja 1967. aastal jätkub väiksemate gruppide osa vähenemine ja neljaste ning suuremate gruppide osa suurenemine, 1969., 1970. ja 1971. aastal aga esineb märgatav anomaalia: neil aastail väheneb märgatavalt viiete ja suuremate gruppide osa ning suureneb 2- kuni 4-ieendiliste gruppide osa. Võib arvata, et see anomaalia on põhjustatud neil aastail rakendatud suhteliselt suurest laskenormist: suuremate gruppide lagunemist võis põhjustada nii osa isendite küttimine kui ka pidev häirimine.

Jaotumuse oluline muutumine novembris langeb 1965. ja 1967. aastal kokku madalate absoluutsete temperatuuride ja 1965. aastal ka varase lumikatte tekkimisega (kolmes rajoonis lumekattega päevi novembris 20).

Põdra karjaaust määravate tingimuste selgitamiseks arvatati korrelatsioonid eri suurusega karjade esinemissageduste ja rea kliimatiliste tingimuste vahel aastatel 1961... 1968, millal küttimise segav mõju oli veel väike (tabel 47). Suhteliselt nõrk on oktoobrikuu keskmise temperatuuri ja karjade suuruse vaheline seos: külma oktoobri puhul (keskmiste  $t^{\circ}$ -de summa väikseim!) on rohkem suuremaid gruppe oktoobris ja novembris, novembris on oluliselt vähem 2...3-isendilisi gruppe. Novembris ja detsembris on seos samasuunaline. Oluliselt pole tugevam absoluutsete minimumtemperatuuride mõju - oktoobrikülmade puhul suureneb 2...3-isendiliste gruppide osa, mõju järgmiste kuude karjasusele pole usaldatav. Loogiline seos esineb lumikat-

tega päevade arvu ja lumesügavuste summa ning karjasuse vahel, kuigi seose tugevus pole enamikul juhtudel usaldataval tasemel: seose suund langeb aga (ühe erandiga) ühte - suurema lumikattega päevade arvu ja suurema lumesügavusega talvedel on 4- ja röhkema isendiliste kariade osa suurem.

Põdrakarjade suuruse jaotumuse dünaamika kohta sügiskalvisel perioodil võib eelnenud alusel teha järgmised järeldused.

1. Võrreldes eri kuude jaotumusi ja nende dünaamikat, võib eristada kaht põhilist jaotumustüüpi: sügisene ja talvine. Sügisest jaotumustüüpi iseloomustab suhteliselt suur 1- ja 2-isendiliste gruppide esinemine, talvist jaotumustüüpi aga suurem 4- ja enamaisendiliste gruppide osa ning väga suurte gruppide suhteliselt suurem esinemissagedus; võrreldes sügisese jaotumustüübiga on talvises üksikuid enamail aastail ainult 54 - 70 %, üksikute ja kaheliste gruppide summaarne osa on aga 59 - 86 % sügisese jaotumustüübis esinevast.

2. Kõigil aastail on novembris võrreldes oktoobrikuuga toimunud 1- ja 2-isendiliste gruppide arvu suhteline vähenemine ning suuremate gruppide osatähtsuse suurenemine. Kuuel aastal üheteistkümnest pole siiski novembrikuu jaotumuse erinevus küündinud statistiliselt usaldatavale tasemele (eriti väike oli erinevus 1966. ja 1968. aastal), viiel aastal aga toimus järsk sügisest jaotumustüübilt talvisele üleminek juba novembris - ilmselt seoses varase külmaperioodi või lumikatte kujunemisega.

3. Hüppeline talvisele jaotumustüübile üleminek detsembrikuul on toimunud vaadeldaval ajavahemikul ainult 1963. aastal. Pikaldane järskude muutusteta talvisele jaotumustüübile üleminek on esinenud neljal aastal (detsembriks saavutati siiski oktoobrikuu jaotumusest statistiliselt usaldatav erinevus), 1962. ja 1966. aastal tõenäoliselt talvist jaotumustüüpi detsembrikuuks aga ei saavutatudki.

4. Eelnenust tuleneb metoodiline järeldus: jaotumuste erinevusi eelnevalt kontrollimata ei tohi liita (koos käsitleda) eri kuude jaotumuste andmeid. Et samasuunaline jaotumuse muutumise tendents esineb aga igal aastal (kuigi sa-

geli statistiliselt mitteolulisel tasemel), on otstarbekas võrrelda sügise jaotumustüübi analüüsil ainult oktoobrikuu ja talvise jaotumustüübi analüüsil ainult detsembrikuu jaotumusi.

### 5.1.2. Jaotumus oktoobris

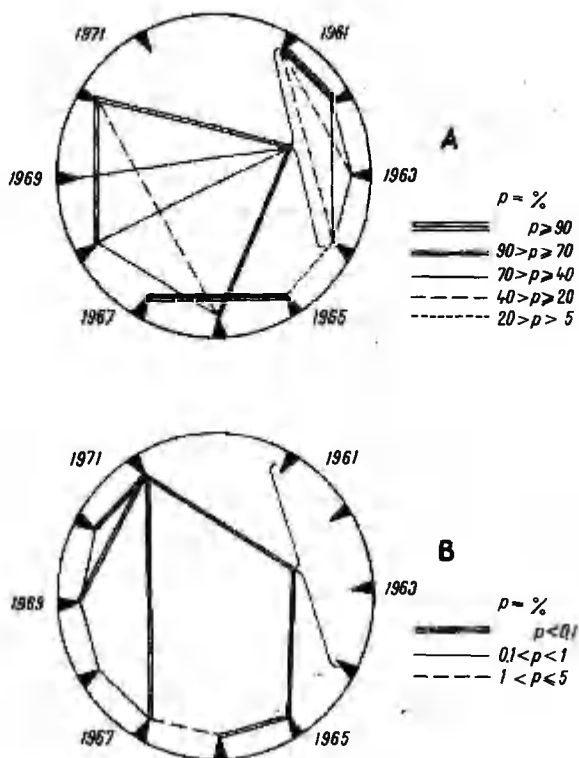
Võimaliku kindlasuunalise jaotumuse muutuse selgitamiseks, mis võib olla tingitud pidevast populatsiooni arvukuse suurenemisest, analüüsiti naaberaastate jaotumuste samasust-erinevust (joon. 34). Nagu võib näha oktoobrikuu andmete võrdlusest, ei erinenud vaatlusperioodi esimesel neljal aastal naaberaastate jaotumused teineteisest oluliselt (kuigi esineb erinevuste pideva suurenemise tendents!), kuid viimasel kuuel aastal pole ühelgi juhul naaberaastate jaotumused olnud samastatavad: 1965. ja 1966. aasta jaotumuste erinevus on usaldatav rohkem kui 99,95 % taemel ( $\chi^2 = 33,78^{***}$ ,  $df = 7$ ), veelgi olulisem on erinevus 1970. ja 1971. aasta jaotumuste vahel ( $\chi^2 = 62,64^{***}$ ,  $df = 8$ ) ja ainult 1966. ja 1967. aasta jaotumuste erinevuste usaldatavus on 97,5 % tasemel ( $\chi^2 = 15,15^*$ ,  $df = 6$ ).

Kuigi naaberaastate jaotumused on vaatlusperioodi teisel poolel olnud oluliselt erinevad, ei tähenda see ometi, et nende hulgas ei võiks olla nii omavahel kui ka perioodi esimese poole aastate jaotumustele sarnaste jaotumustega aastaid. Selle kontrollimiseks võrreldi kõigi aastate oktoobrikuude jaotumusi omavahel  $\chi^2$  abil (joon. 35).

Esitatud andmeil jaotuvad vaadeldava perioodi aastad jaotumuste oluliste erinevuste alusel kolme rühma:

- 1) aastad 1961...1964, 1966, 1968...1970;
- 2) aastad 1965 ja 1967;
- 3) 1971. aasta.

Kui teise rühma kuuluv 1965. aasta jaotumus on veel nõrgalt seostatav esimesse rühma kuuluva 1964. aasta jaotumusega, siis 1971. aasta jaotumus on täiesti erinev kõigi teiste aastate jaotumustest väga olulisel taemel ( $\chi^2$  on teiste aastate jaotumustega (kõigil juhtudel  $df = 8$ ): 1961...1964 -  $72,77^{***}$ , 1967 -  $86,92^{***}$ , 1969 -  $109,97^{***}$ , 1970 -  $62,64^{***}$ ). Nende kolme aastaterühma jaotumusi võib nimeta-



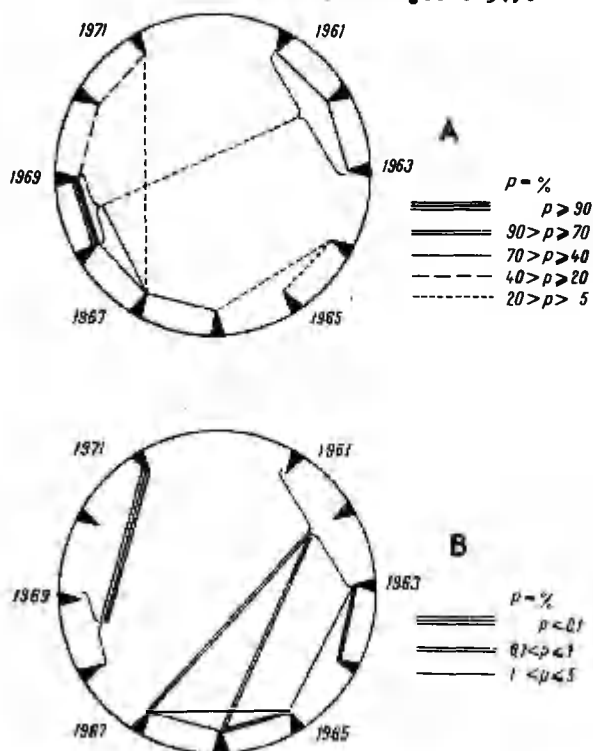
Joon. 35. Eri aastate oktoobrikuu põdrakarjajae jaotumuste sarnasus-erinevus  $\chi^2$  alusel: A - sarnasus, B - erinevus.

de sügise jaotustüübi alatüüpideks, millele erinevused seisnevad põhiliselt üksikute ning nelja-viie ja suurema isendite arvuga gruppide erinevas esinemiseageduse. Tuleb rõhutada, et esiletõutu earnasused-erinevused põhinevad kogu territooriumi koondandmeil, mis ei arvesta eri piirkondades esineda võivaid erinevusi. Nende koondandmete analüüsi alusel võib väita, et samasugune jaotumus iseloomustab nii vaadeldava perioodi esimesi (1961...1964) kui ka mitmeid viimaseid aastaid (1968, 1970) - nende aastate jaotumused langevad kokku väga suure tõenäosusega (summaarne  $\chi^2 = 15,48$ ,  $df = 24$ ;  $P > 90 \%$ ). Kuna samal ajal on

aga põtrade arvukus meie alal mitmekordistunud, võime teha järelduse, et kogu territooriumi hõlmavate andmete analüüsi alusel erisuuruseliste põdrakarjade esinemissagedus (jaotumus) oktoobrikuul ei sõltu põtrade asustustihedusest.

### 5.1.3. Jaotumus detsembris

Analoogselt oktoobrikuu andmete analüüsile võrreldi ka detsembrikuu jaotumuste eamasust-erinevust vaatlusperioodi aastate vahel. Andmed eri aastate või aastategruppide jaotumetest ja nende jaotumuste vahelistest seostest on esitatud joon. 36 (naaberaastate jaotumalai analüüsiti eelmises osas ning andmed selle kohta olid esitatud joon. 34).



Joon. 36. Eri aastate detsembrikuu põdrakarjade jaotumuste sarnasus-erinevus  $\chi^2$  alusel: A - sarnasus, B - erinevus.



Andmeist selgub, et samuti kui oktoobrikuu jaotumuste puhul, pole ka detsembris registreeritud karjade jaotumused kõigil aastail sarnased. Omavahel oluliselt mitteerinevad on 1961...1963. a. jaotumused (samuti kui oktoobrikuu jaotumusedki) ning 1967...1969. a. jaotumused: esimese aastategrupi jaotumuste kokkulangevuse tõenäosus on 40 ja 30 % vahel (summaarne  $\chi^2 = 18,46$ ,  $df = 17$ ), viimasel aastategrupil aga 90 ja 80 % vahel (summaarne  $\chi^2 = 11,07$ ,  $df = 18$ ). Nende mõlemate aastategruppide jaotumused gruppide koondandmete alusel on oluliselt erinevad ( $\chi^2 = 20,7^{***}$ ,  $df = 8$ ).

Võrreldes vaadeldava perioodi oktoobrikuude jaotumuste omavahelisi kokkulangevusi detsembrikuu jaotumuste omavaheliste kokkulangevustega võime nentida, et enamail juhtudel oktoobrikuu jaotumuste kokkulangevuse puhul samade aastate detsembrikuude jaotumused usaldatavalt kokkulangevad ei ole. Järelikult kui oktoobrikuu jaotumuste samasuse puhul võivad detsembrikuu jaotumused oluliselt erineda, peavad eri aastail detsembrikuu jaotumust kujundavad protsessid kulgema erinevalt (karjajast mõjutavad kliimatilised tingimused) või mõjutavad seda eri aastail erineva intensiivsusega toimivad tegurid (näiteks küttimine, sisse- ja väljaränded).

#### 5.1.4. Oktoobrikuu jaotumate territoriaalses muutlikkus

Aastate võrdlusel opereerisime kogu vabariigi territooriumilt kogutud summaarsete andmetega. Selgitamist aga vajab, kas igal aastal jaotumused vabariigi eri osades olid samased või erinevad, s. t. kas jaotumust määravad protsessid toimivad samal aastal kogu territooriumil ühesuguselt või eri osades erinevalt. Selleks võrreldi analüüsirajoonide jaotumusi omavahel igal aastal ning hinnati nende samasust-erinevust  $\chi^2$  esinemise tõenäosuse alusel (joon. 37).  $\chi^2$  aditiivsuse reegel võimaldab iga aastat hinnata ka jaotumuste ühtlikkuse seisukohalt, s. t. kas antud aasta eri rajoonide jaotumusi võib lugeda kuuluvaks ühte kollektiivi või tuleb neid vaadelda eraldi. Selleks liideti kõikide rajoonide vaheliste jaotumuste samasuse-erinevuse  $\chi^2$  hinnangud (igal aastal 10, kokku 110 võrreldud paari) ja vastavalt

T a b e l 48

Vaatlusaastate oktoobrikuu jaotumuste ühtlikkus rajoonide omavaheliste võrdluste summaarseil andmeil (võrreldud kõiki rajone,  $\chi^2$ summeeritud)

Aasta	$\chi^2$	df	p%
1961	16,48	27	95>>>90
1962	42,96	36	=20
1963	49,35	50	=50
1964	36,46	39	60>>>50
1965	78,41	43	0,1>>>0,05
1966	59,10	48	20>>>10
1967	106,26	41	p<0,05
1966	119,16	61	10>>>5
1969	68,87	56	p<5
1970	205,18	76	p<0,1
1971	132,48	76	p<0,1

T a b e l 49

Oktoobrikuu eri rajoonide põdrakarjade jaotumuste sarnasuste-erinevuste esinemissagedus ja nende usaldatavus aastail 1961...1971 ( $\chi^2$ elusel)

Võrreldavad rajoonid	Erinevused mitteusaldatavad					Erinevused usaldatavad								
	p väärtus %					$\sum \chi^2$		p väärtus %				$\sum \chi^2$		
	>90	>70	>40	>20	>5	$\sum \chi^2$	df	>90	>70	>40	>20	>5	$\sum \chi^2$	df
A - B	1	4	5	7	10	45,39	46	<50	1	-	-	29,46	9	40,1
A - C	-	3	4	4	6	27,44	26	<40	-	2	5	85,17	29	<0,0>
A - D	-	1	4	5	5	15,82	18	~60	3	4	6	111,22	33	<0,0>
A - E	1	1	2	4	7	36,74	31	<30	2	4	4	109,72	18	<0,05
B - C	-	3	5	8	10	55,58	57	~50	-	-	1	12,69	5	<5
B - D	-	1	3	5	7	39,13	31	<20	1	3	4	67,44	21	<0,05
B - E	-	1	4	8	9	47,19	44	<40	1	2	2	38,47	12	<0,05
C - D	1	3	5	6	11	60,79	50	<20	-	-	-	0	0	-
O - E	1	5	8	9	10	35,80	48	~90	-	1	1	16,67	8	<5
D - E	2	4	6	9	10	30,13	36	<80	-	1	1	18,09	8	<2,5

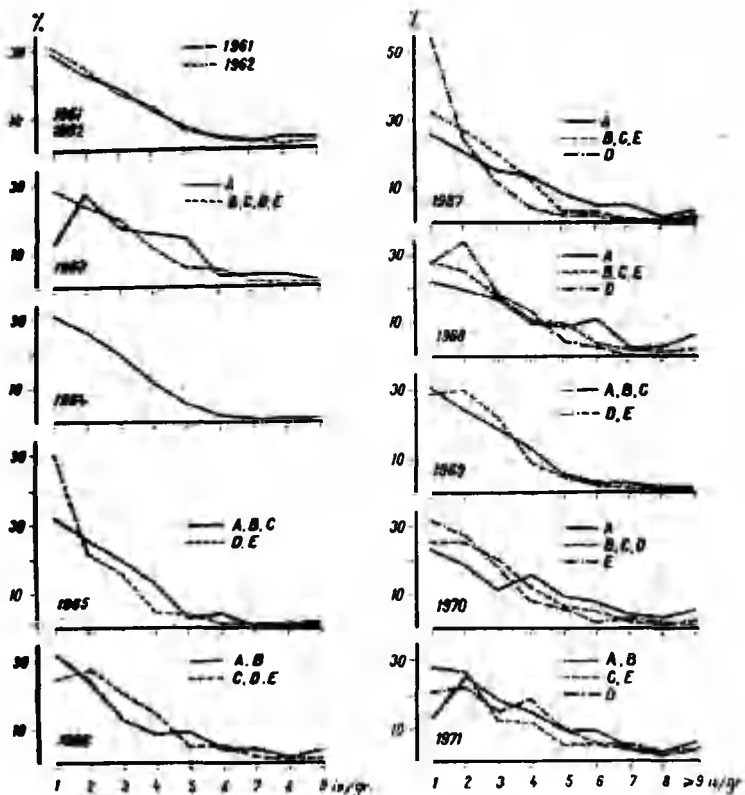
vabadusastmete arvule selgitati antud  $\chi^2$  väärtuse esine-  
mise tõenäosus, mille ühtlasi on antud aasta jaotumuste üht-  
likkuse tõenäosuse hinnanguks (tabel 48). Selgub, et ühest  
kollektiivist pärit andmetena võib vaadelda vaatlusperioo-  
di esimese nelja aasta (1961...1964) ning 1966. ja 1968.  
aasta jaotumusi, teistel aastatel on eri rajoonide jaotu-  
miste kuulumine samasse kollektiivi väga väikese tõenäosu-  
suga: 1969. aastal on see usaldatav 1:20, ülejäänud aasta-  
tel isegi vähem kui 1:999 vastu.

Detailsemal analüüsil, mille andmed on esitatud joon.  
37 ja 38, selgub, et rajoonidevaheliste jaotumuste olulisi  
erinevusi ei sedastatud kahel aastal, kolmel aastal esines  
erinevusi ainult kahe rajooni ning ühel aastal kolme rajoo-  
ni vahel, viiel aastal esines olulisi erinevusi aga enam.  
Üheteistkümne vaatlusaasta jooksul esinenud oluliselt mit-  
teerinevate jaotumuste kokkulangemiste arvu ja nende eema-  
suse usaldatavuse vahel võib välja tuua omavahel kõige "su-  
gulaslikuma" jaotumusega ja omavahel kõige sagedamini jaotu-  
muse poolest erinevad rajoonid (tabel 49). Jaotumuste  
sarnasuse poolest jaguneb Eesti territoorium nagu kahte  
ossa: ühel pool Lääne- ja Põhja-Eesti (rajoonid A ja B)  
ning teisel pool Kesk-, Ida- ja Lõuna-Eesti (rajoonid C, D  
ja E).

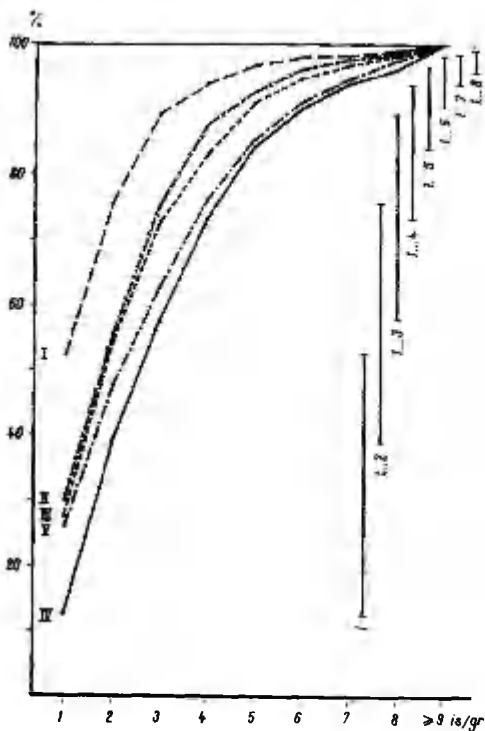
## 5.2. JAOTUMUSTÜÜPID

### 5.2.1. Oktoobrikuu jaotumuste võrdlus analüüsirajoonide lõikes

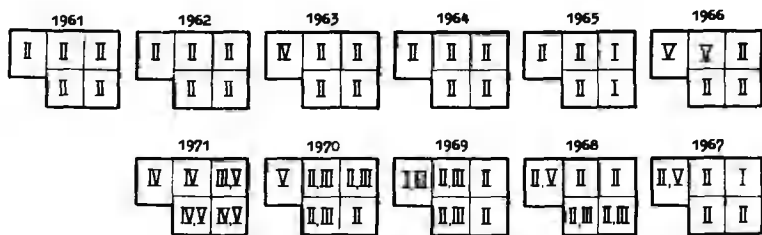
Olles selgitanud rajoonide andmete kokkulangevuse-eri-  
nevuse kõigi vaatlusaastate lõikes, on nüüd võimalik ka  
selgitada, kui võrd need jaotumused korduvad, s. t. kas või-  
me rääkida teatud jaotumustüüpidest või on tegu juhuslike  
muutustega, mis vaadeldaval perioodil seaduspäraselt ei  
kordu. Sarnasuse-erinevuse hindamiseks kasutati jällegi  $\chi^2$   
meetodit ühe aasta omavahel mitteerinevate rajoonide sum-  
maarsete andmete (joon. 39) võrdlemiseks teise aasta oma-  
vahel mitteerinevate rajoonide grupi andmetega. Selline võrd-  
lus (kokku võrreldi 67 paari) võimaldas selgitada viis oma-  
vahel oluliselt erinevat jaotumustüüpi, millede karakteris-



Joon. 38. Põdrakarjade jaotumus oktoobrikuul aastatel 1961...1971 usaldatavalt erinevate analüüsirajoonide või nende gruppide lõikes.



Joon. 39. Pödrakarjade jaotumustüübid oktoobrikuu andmetel. Joonise paremal serval on toodud eri suurusega karjajade esinemissageduste erinevuste amplituudid.



Joon. 40. Pödrakarjade oktoobrikuu jaotumustüüpide (I...V) territoriaalne levik aastail 1961...1971.

T a b e l 50

Põdra eri suurusega gruppide esinemissagedus protsentides oktoobris eri jaotumustüüpides

Jaotumustüüp	Grupi suurus									Gruppide arv
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
I	52,4	23,2	13,8	4,5	2,8	1,5	0,2	0,5	1,2	327
II	29,9	25,5	19,8	12,5	5,0	3,4	1,5	1,0	1,4	3439
III	27,6	27,3	17,8	10,4	8,1	3,7	2,0	1,4	1,7	2084
IV	12,6	26,3	17,9	15,5	11,7	6,1	3,5	2,9	3,4	484
V	26,0	21,8	15,1	13,3	8,1	6,1	3,8	2,0	3,8	1444

T a b e l 51

Mõnede sotsiaalsete grupeeringute ja sigimisinäitajate korrelatsioon eri suuruseliste karjade esinemissagedusega aastail 1961...1969 kuude lõikes ( $r \times 100$ ,  $N=45$ )

kuu	X				XI				XII			
	1	2. ..3	4. ..5	6	1	2. ..3	4. ..5	6	1	2. ..3	4. ..5	6
00 %		-14	+18	-7	+6	-29		+28			+12	-30
juv %	-43		+19		-36		+51	-36	-11	+20	+27	
00 %	+25		-19		+17		-37	+21			-15	-16
2j 00 %	-26		+20		-12	-15	+58	-35	-25		+12	+25
2j 00 %	-28		+20		-14	-17	+54	-30	-19			+23
1j 00 %					-15	+13	-9		+25			
juv / 00	-40	-16	+25	+15	-36	-11	+49	-23			+18	+18

tikad on esitatud joon. 39 ja tabelis 50 ning ajaline ja territoriaalne levik joon. 40.

Alljärgnevalt iseloomustame eraldatud jaotumustüüpe ja nende esinemist vaadeldaval perioodil lähemalt.

I j a o t u m u e t ü ü p . Iseloomulikuks on erakordselt suur üksikisendite esinemise sagedus: üle nelja korra rohkem kui IV tüübil ja ligi kaks korda rohkem kui teistel ülejäänutel. Võrreldes kõige sagedamini esinenud "normaalse" II tüübiga, on erinevad ka teise suurusega gruppide omavahelised esinemissagedused, mis viitab olulisele populatsiooni struktuuri erinevusele isegi sel juhul, kui võrreldavail tüüpidel jätta võrdlusel kõrvale üksikisendite esinemissagedus. Üheteistkümne aasta jooksul on seda jaotumustüüpi esinenud ainult kahel aastal ja ainult Ida-Eesti rajoonides, mis viitab sellise jaotumustüübi kujunemise võimalikkusele põtrade massilise immigratsiooni korral.

Antud jaotumustüübi esinemise usaldatavust suurendab selle tüübi esinemine 1965. aastal kahe naaberrajoonis, kuhu on võimalik idapoolne immigratsioon - jaotumuste kokkulangevuse usaldatavus on suur ( $\chi^2 = 1,90$ ,  $df = 4$ ;  $P > 70\%$ ). 1967. aastal vaadeldav jaotumustüüp esines ainult Alutagusel (D rajoon), kusjuures kokkulangevus 1965. aasta jaotumusega on väga suur ( $\chi^2 = 1,54$ ,  $df = 4$ ;  $P > 80\%$ ). 1967. aastal on D rajoonile kõige sarnasem jaotumus samuti naaberrajoonie E ja viimase naaberrajoonis C - s. o. Lõuna-Eesti (üksikute esinemissagedus on vastavalt 37 % ja 33 %, samal ajal kui Lääne- ja Põhja-Eesti rajoonides see oli 26 % ja 27 %). Kasutades  $\chi^2$  aditiivsuse reeglit (et arvestada C, D ja E rajoonide jaotumuste vaheliste seoste usaldatavust), ilmneb nende kolme rajooni vahelise seose märksa väiksem usaldatavus ( $\chi^2 = 18,03$ ,  $df = 12$ ;  $P > 10\%$ ) võrreldes B, C ja E rajoonide vaheliste jaotumuste seostega ( $\chi^2 = 9,49$ ,  $df = 12$ ;  $P > 60\%$ ), mis ei võimaldagi I jaotumustüüpi lugeda levinuks peale D rajooni ka E ja C rajoonis, kuigi mingi antud jaotumustüübi "mõju" neie rajoonides ilmneb.

II j a o t u m u s t ü ü p on vaadeldaval ajavahemikul kõige sagedamini esinenud ja alles 1970. aastast alates on see täielikult asendunud teiste tüüpidega. Arvesta-

dee selle jaotumustüüpi pikaajaliseks, võib seda pidada "normaalseks" väljakujunenud territoriaalsete ja sotsiaalsete suhetega põdrapopulatsioonile iseloomulikuks isendite jaotumuseks.

Vaatlusperioodi esimesel neljal aastal oli vaadeldavast jaotumustüübist oluliselt erinev ainult Lääne-Eestis 1963. aastal täheldatud jaotumus. 1966. aastal hõlmab II jaotumustüüp Vahe- ja Lääne-Eesti, kusjuures antud rajoonide (A, B, C) jaotumuste ühtlikkus on suur (summaarne  $\chi^2 = 9,04$ ,  $df = 15$ ;  $P > 80\%$ ). 1966. aastal taastub Ida-Eestis II jaotumustüüp (rajoonide C, D, E jaotumused on usaldatavalt kokkulangevad - summaarne  $\chi^2 = 2,56$ ,  $df = 12$ ;  $P > 99,5\%$ ), samal ajal aga Lääne-Eestis ja Vahe-Eesti põhjaosas ilmneb suuremate karjade osatähtsuse tunduv tõus ja vastavalt V jaotumustüübi kujunemine. 1967. aastal ilmub Alutagusel uuesti erakordselt rohkest üksikuid (I jaotumustüüp), kuid Vahe-Eesti põhjaosas taastub II jaotumustüüp; rajoonide B, C ja E jaotumuste ühtlikkus on võrdlemisi suur (summaarne  $\chi^2 = 9,49$ ,  $df = 12$ ;  $P > 60\%$ ). 1968. aasta eri rajoonide jaotumuste ühtlikkuse asus veel usaldatavuse piires ning detailanalüüsil ilmses, et ainult Lääne-Eesti jaotumus erines teiste rajoonide omast tunduvalt - selle tõttu ka II ja talle väga lähedase III jaotumustüübi vaheline piir pole sel aastal kuigi terav. 1969. aastal on usaldatavalt mitteerinevate jaotumustega Lääne- ja Vahe-Eesti (summaarne  $\chi^2 = 8,94$ ,  $df = 18$ ;  $P > 95\%$ ) ning nende rajoonide jaotumus summaarandmete alusel on II ja III jaotumustüübi vahepealne, Ida-Eesti (rajoonid D ja E) jaotumuskõver on aga II ja I jaotumustüübi vahepealne. 1970. aastal säilib II jaotumustüüp veel ainult Kagu-Eestis.

III jaotumustüüp on võrdlemisi lähedane II tüübile, kuid võrreldes nende jaotumustüüpide summaarandmeid, on erinevus siiski kõrgeimal tasemel usaldatav ( $\chi^2 = 36,37$ ,  $df = 8$ ). See muidugi ei välista nende jaotumustüüpidele vahepealse jaotumuse esinemise võimalust, nagu õhgi 1968. ja 1969. aastal. 1970. aastal laieneb vaadeldav jaotumustüüp ka Alutaguse rajooni ning Lääne-Eestis kujuneb V jaotumustüüp; III jaotumustüübiga B, C ja D rajoonide jaotumus pole väga ühtlik (summaarne  $\chi^2 = 20,22$ ,  $df = 21$ ;  $P > 50\%$ ).

IV jaotumustüübile on iseloomulik erakordselt väike üksikute esinemissagedus. See tüüp on esine-

nud ainult kahel aastal kolme rajoonie. On tõenäoline, et 1963. aasta Lääne-Eesti andmete kokkulangevus 1971. aasta andmetega on juhuslik, kuna 1963. aastal oli analüüsitava te karjade arv suhteliselt väike (62 karja). 1971. aastal seevastu jaotumuskõverate väga tugev kokkulangemine kahes naaberrajoonis ( $\chi^2 = 2,58$ ,  $df = 7$ ;  $P > 90\%$ ) ei saa olla juhuslik ning õigustab antud jaotumustüübi püstitamist.

V jaotumustüübile on iseloomulik suuremate gruppide tunduvalt suurem osatähtsus kõigist talletest tüüpidest. 1966. aastal esines Lääne- ja Põhja-Eestis - kahes naaberrajoonis. Jaotumus on 1...3-iseendiliste gruppide osas väga lähedane II jaotumustüübile, kuid suuremate gruppide osas kokkulangev V tüübiga, mille alusel need rajoonid ongi paigutatud sellesse tüüpi. 1967. aastal esilib sama jaotumus ainult Lääne-Eestis, kuigi Põhja-Eesti jääb jaotumuse iseloomult kõige lähedasemaks. 1968. aastal püsib V jaotumustüüp Lääne-Eestis, kus 1969. aastal asendub III jaotumustüübiga, mis ei hõlma aga mitte ainult Lääne- vaid ka Vahe-Eestit. 1970. aastal on Lääne-Eestis jällegi V jaotumustüüp ja Lääne-Eesti on jällegi samas erandlikus, teistest rajoonidest erineva jaotumusega seisundis nagu ta oli ka 1967. ja eriti 1968. aastal. 1971. aastal asendab Lääne-Eestis V tüüpi IV-ga ja V jaotumustüüp hõlmab kogu Ida- ja Lõuna-Eesti, kuid jaotumus on neis rajoonides võrdlemisi ebaühtlik: summaarne  $\chi^2 = 32,10$  ( $df = 24$ ) ning jaotumuste ühte kollektiivi kuulumise usaldatavus on 20 ja 10 % vahel. Kuna Lõuna-Eesti (C ja E) rajoonide jaotumuste vaheline seos on märksa tugevam kui nende rajoonide jaotumuste seosed Alutagusega, võib Lõuna-Eesti rajoonide vaadelda koos - sel juhul nende rajoonide jaotumuse erinevus Alutagusel täheldatavast on usaldataval tasemel. Lõuna-Eesti rajoonide jaotumuste lähem võrdlus lubab lugeda neid IV ja V jaotumustüübi vahepealeeika, Alutagusel esinenud jaotumus on aga V ja III jaotumustüübi vahepealne.

#### 5.2.2. Jaotumustüüpide ja nende esinemise analüüs

Põdrapopulatsiooni arvukuse ja asustustiheduse pideva suurenemise tingimustee, nagu see oli vaadeldaval ajavahe- mikul, võib oletada, et sellele kaasneb suuremate gruppide

osatahtsuse suurenemine - mõned autorid /175, 200/ nime-  
 tavad gruppide suuruse olevat otseses seoses populatsiooni  
 arvukusega. Teiselt poolt muutub asustustiheduse suurene-  
 des järjest tõenäolisemaks ühes ajus mitme grupi esinemine,  
 mis metoodikaveana samuti suurendaks suuremate gruppide osa.  
 Siinkohal lähemalt analüüsivõime, kummast põhjusest tingitu-  
 na, kuid vaadeldaval ajavahemikul võime (välja arvates vä-  
 hened erandid) konstateerida vaatlusperioodi teisel poolel  
 selliste jaotumustüüpide levikut, milles suuremate gruppide  
 osatahtsus on suurem kui vaatlusperioodi esimesel poolel esi-  
 nenud jaotumustüüpides. Viie püstitatud jaotumustüübi jär-  
 jestamisel lähtutigi mitte nende ajalise esinemise vaid loo-  
 gilise arengu järjekorrast.

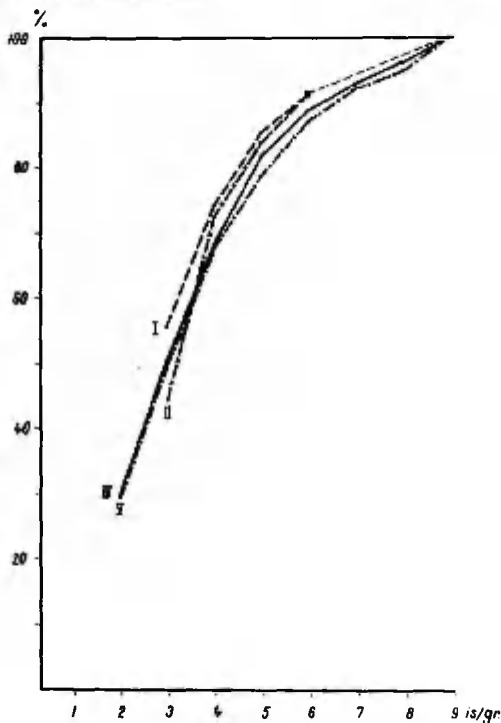
Arvestades kõiki jaotumustüüpe võime nentida, et eri  
 suurusega gruppide esinemissagedus võib kõikuda suurtes pii-  
 rides (joon. 39): üksikute osa - 40 %, üksikute ja kahelis-  
 te osa kokku - 37 %, üksikute, kaheliste ja kolmeliste osa  
 kokku - 32 %, mis võib moodustada kõigist karjadest 57...89%!  
 Kui sellise diapasooni jaotumused esineksid läbiseigi eri  
 aastatel ja eri rajoonides, võiks põdra karjasust pidada mil-  
 lekski väga labiilseks, determineerimatuks või väga paljudest  
 muutlikest teguritest mõjutatavaks nähtuseks, millel pole  
 olulist tähtsust populatsiooni elus. Kuna aga kogu muutlik-  
 kuse diapasooni hõlmavad eri jaotumustüübid esinevad kül-  
 laltki seaduspäraselt üheaegselt mitmetes rajoonides või ka  
 kogu territooriumil ja säilitavad järjepidevuse real aasta-  
 tel, siis on meil põhjust pidada neid jaotumustüüpe reaalselt  
 kehtivaks ning, analüüsides neid lähemalt, püüda sel-  
 gitada nende tüüpide erinevuste olemus ja erinevuste põhju-  
 sed.

Alustagem äärmuslikest jaotumustüüpidest, mille esine-  
 missagedus ja ka levik on olnud kõige tagasihoidlikumad.

I ja II jaotumustüüpi lähemalt võrreldes selgub, et  
 nende põhiline lahkumine seisneb üksikute ja kaheisendilis-  
 te gruppide esinemissageduste olulises erinevuses, kusjuu-  
 res teiste gruppide omavahelised suhted on enam-vähem kok-  
 kulangevad (joon. 41) ning ei luba neid jaotumusi lugeda  
 usaldatavalt erinevaks ( $\chi^2 = 4,89$ ,  $df = 4$ ;  $P > 30\%$ ). Järe-  
 likult võime I ja II jaotumustüüpi lugeda põhiliselt sama  
 struktuuriga tüüpideks, kuid nende erinevuse on põhjustanud

suure arvu üksikute ja kaheisendiliste gruppide juurdetulek I tüüpi.

IV ja V jaotumestüübi oluline erinevus seisneb ainult üksikute osatähtsuses: arvates need võrdlemisel välja, ilmneb kõigi teiste gruppide arvuliste suhete väga tugev kokkulangemine ( $\chi^2 = 4,20$ ,  $df = 7$ ;  $P > 70\%$ ), mis ei luba neid mingil juhul pidada pärinevaks eri kollektiividest. Järelikult on IV jaotumestüüp kujunenud V tüübist suure osa üksikute lahkumise tagajärjel.



Joon. 41. Eri suurusega põdrakarjade esinemissagedused oktoobrikuu jaotumestüüpides, kui üksikisendid on välja arvatud.

II ja III jaotumestüübi vaheline erinevus seisneb viimases nelja ja enama isendite arvuga gruppide suuremas osatähtsuses, kuna 1...3-isendiliste gruppide osa on peaaegu täielikult kokkulangev (joon. 39).

Arvestades eelnenut, võib põhilisteks jaotumustüüpideks pidada teist ja viiendat, kusjuures kolmas tüüp on üleminevaks teiselt viiendale ja esimene ning neljas tüüp on kujunenud populatsioonisiseste liikumiste tulemusena.

### 5.3. JAOTUMUST MÄÄRAVAD TEGURID

Põdrakarjade jaotumuse kohta areaali eri osades on suhteliselt vähe andmeid, mida oleks võimalik kasutada võrdlemiseks: paljudel juhtudel esitatakse eri kuude ja rea aastate andmed liidetuna või piirduetakse ainult karja keskmise suuruse (e. karjasuse koefitsiendi e. karjasuse näitaru) esitamise, mis aga võib olla täpselt sama täiesti erinevate jaotumuste korral. Näiteks Tambovi oblastis /211/ on 12 aasta jooksul märtsikuudel kogutud ulatuslikud andmed (andmed 6964 karja suuruse kohta), mis on aga esitatud koondina. Võrreldes neid andmeid Eesti detsembrikuu andmetega, ilmneb erinevus nii 1961...1963. a. kui ka 1971. a. jaotumustes: vaatlusperioodi algaastate ja ka viimase aasta detsembrikuu jaotumuste erinevus Tambovi jaotumusest on usaldatav kõrgeimal tasemel ( $\chi^2 = 42,92^{***}$ ,  $df = 8$  ja  $\chi^2 = 44,60^{***}$ ,  $df=8$ ). Mõlema võrdluse puhul on kõige suuremad erinevused üksikisendite esinemissageduses, mis on oluliselt suurem Eesti andmetes. Jättes need jaotumustest välja, väheneb tunduvalt jaotumuste erinevuste olulisus ( $\chi^2$  vastavalt 15,44<sup>x</sup> ja 20,51<sup>xx</sup>,  $df=7$ ). Tambovi jaotumuses on märgatavalt rohkem 2- ja 3-isendiliseid grappe, 4 ...6-isendiliste gruppide esinemissageduses on erinevused kõige väiksemad ning 1971. a. Eesti jaotumusega võrreldes on nende gruppide esinemissagedused täiesti kokkulangevad. Nende areaali eri osade jaotumuste oluline erinevus on kõige tõenäolisemalt tingitud andmete pärinemisest eri kuudelt - sellele viitab eriti üksikute tunduvalt väiksem osa Tambovi jaotumuses, teiselt poolt võis erinevust suurendada ka erineva asustustiheduse ja erinevate tingimustega aastate materjalide liitmine.

Eesti naaberalalt Leningradi oblastist on kirjanduses toodud andmed põdrakarjade jaotumusest aastatel 1960...1964 summeerituna kuude lõikes /190/. Nagu näitas Eestist samalt

ajavaheemikult pärinevate oktoobrikuu jaotumuste võrdlus, ei erinenud need omavahel oluliselt, mis lubab neid samuti koos vaadelda. Leningradi oblasti ja Eesti oktoobrikuu jaotumuste erinevus ei küüni olulisele tasemele, kuid ei erine sellest ka palju ( $\chi^2 = 10,79$ ,  $df = 6$ ;  $P > 5\%$ ). Põhiline lahku minek seisneb Leningradi oblastis viie- ja enamaiseendiliite gruppide väiksemas osatähtsuses võrreldes samadel aastatel Eesti täheldatuga: vaadeldes suuremaid gruppe koos, suureneb jaotumuste sarnasus tunduvalt ( $\chi^2 = 3,09$ ,  $df = 4$ ;  $P > 50\%$ ). Võrreldes Leningradi oblasti andmetega samade aastate Alutaguse andmeid, ilmneb neis kokkulangevus ka suuremate gruppide esinemissageduses ning jaotumus ei erine oluliselt ( $\chi^2 = 4,66$ ,  $df = 5$ ;  $P > 40\%$ ). Eesti detsembrikuu jaotumusest võib koos vaadelda 1961...1963. a. andmeid, millede erinevus Leningradi oblasti jaotumusest on tõenäoline juba 99,5% tasemel ( $\chi^2 = 20,69^{**}$ ,  $df = 7$ ) ning tingitud jällegi suuremate gruppide suuremast osatähtsusest Eesti: vaadeldes viie ja suurema isendite arvuga gruppe koos, võib jaotumust lugeda kokkulangevaks ( $\chi^2 = 3,99$ ,  $df = 4$ ;  $P > 40\%$ ). Võrreldes Leningradi oblasti jaotumusega ainult Alutaguse andmeid, ilmneb nende väga suur sarnasus ( $\chi^2 = 3,32$ ,  $df = 5$ ;  $P > 60\%$ ). Järelikult aastatel 1961...1964 oli Leningradi oblastile iseloomulik põdrakarjade jaotumus levinud ka Eesti idaossa Alutagusele, mis külgneb Leningradi oblastiga. Alutaguselt lähne poole tõusis jaotumuses märgatavalt suuremate karjade osatähtsus ja vähenes üksikute osa. Eelnenust võib teha veel teisegi järelduse: sama kuu ja aasta jaotumused võivad olla kokkulangevad nii suurtel aladel kui ka teatud tingimustel erineda isegi sellise väikese territooriumi, nagu seda on Eesti piirid.

Teguritest, mis tingivad põdrakarjade jaotumuste erinevusi, käsitlesime juba kliimatiliste tingimuste mõju (tõenäoliselt koosmõjus toitumistingimuste muutumisega) karjatsuse suurenemisele oktoobrist detsembrini, mis kirjanduse andmeil kestab edasi kuni talve lõpuni /32/. Samal ajavaheemikul, samade kliimatiliste tingimuste korral eri territooriumidel (või samal territooriumil eri aastatel) jaotumust määravatest teguritest analüüsiksime alljärgnevalt (1) hüpoteesi, et isendite arv gruppides on juhuslik ning gruppide jaotumus on selle tõttu vaetav juhuslikule (Poissoni)

jaotumusele; (2) arvukuse ja asustustiheduse mõju jaotumusele; (3) arealleieete liikumiste ja (4) populatsioonide sotsiaalse struktuuri mõju jaotumusele.

K.D. Žčkovi ja J.B. Sapetini /127/ poolt ehitati põdrapopulatsiooni jaotumuse matemaatiline mudel (nagu väljendatud artikli pealkirjas) - õigemini valem, mis võimaldab arvutada eri suurusega gruppide esinemise teoreetilise sageduse. Teoreetilise jaotuse võrdlemine tegelikuga võimaldab hinnata loendusandmete ja nende andmete ekstrapoleerimise õigsust. Valemi tuletamisel lähtuti eeldusest, et niipõdragruppide esinemine loendusosalal kui ka isendite arv gruppis (eri suurusega gruppide esinemissagedus) vastavad Poissoni jaotusele. Sellele seisukohale tugines ka V.S. Smirnov ulukite loenduste matemaatilise analüüsi käsitlusel /194/ ning J.A. Gerassimovi /111/ andmete kriitilisel vaatlusel /193/. Kontrollimisel Eesti materjalil selgus, et ühelgi jaotumustüübil ühelgi kuul polnud tegelik jaotumus kokkulangev Poissoni jaotusega.

Et jaotumust võivad oluliselt mõjutada nn. nullandmed, s. t. nende proovialade arv, millel põtru ei esinenud, arvatati tegeliku jaotumuse jaoks ka "nullide" arv, mis peaks seal olema, kui tegu oleks Poissoni jaotusega<sup>x</sup>. Kuid isegi sel juhul tegeliku jaotumuse erinevus Poissoni jaotusest jätkõrgeimal tasemel usaldatavaks. Järelikult sügis-talvisel perioodil isendite arv gruppides pole juhuslik, nad pole levinud ühtlaselt ja üksteisest sõltumatult ning sel põhjusel ka nende jaotumus ei vasta Poissoni jaotusele.

Põdra karjade suuruse seose kohta populatsiooni arvukuse ja asustustihedusega on avaldatud täiesti vastandlikke seisukohti: "Põtrade karjasuse koefitsent (näitarv) on põtrade asustustihedusega võrdeline. Seal, kus loomade arv on suur, kohatakse sagedamini suurema isendite arvuga grupe, mis on omakorda seotud nende koondumisega tootmisaladele." /200/. Asustustiheduse määravat mõju karjade

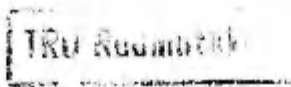
<sup>x</sup> Poissoni jaotust iseloomustab keskmise ( $M$ ) ja ruuthälbe ( $s^2$ ) väärtuste kokkulangemine, järelikult

$$\frac{f_x}{N} = \frac{x^2 f - \frac{(fx)^2}{N}}{N} \quad \text{ja} \quad N = \frac{(fx)^2}{x^2 f - fx}$$

suurusele rõhutatakse ka Leningradi oblastis /175/ ning otse vastupidist väidetakse Tambovi oblasti materjalide analüüsil: "... karjasuse koefitsient (näitav) ja suurte põdragruppide arv ei ole seoses nende üldise arvukusega." /211/.

Eestist pärinevate oktoobrikuu andmete analüüsil võib sedastada, et abundantsi ja tiheduse korrelatsioon on positiivne ja kõverjooneline: kui tihedus on allpool nn. piirväärtust, pole abundantsi muutused alati tiheduse muutustega samasuunalised ja alles siis, kui tihedus ületab piirväärtuse, suureneb järsult samasuunaliselt ka abundants. See "piirväärtus" on ühtlasi frekventsi ja tiheduse väga tugeva positiivse sirgjoonelise korrelatsiooni murdekohaks, mille järel frekventsi juurdekasv järsult aeglustub, võrreldes tiheduse juurdekasvuga. Siit võime teha järelduse, et tiheduse "piirväärtus" tähistab sellise asustustiheduse saavutamist, mille puhul on asustatud suurem osa elutingimustelt sobivaid alasid ja ühte ajju hakkab jääma sageli rohkem kui üks grupp. See vastab uue jaotumustüübi kujunemisele, milles suuremate gruppide osatähtsus (ja järelikult ka abundants) on suuremad kui oli väiksema asustustiheduse puhul. Seega meie andmetel sõltub abundantsi (karjasuse koefitsiendi) ja tiheduse seose tugevus populatsiooni tiheduse tasemest ning õiged on nii E.N. Teplova kui ka V.D. Meruvimovi seisukohad: Okaa looduskaitsealal, kus andmeid kogus E.N. Teplova, on põtrade asustustihedus ilmselt tunduvalt "piirväärtust" ületav ja märksa kõrgem kui Tambovi oblastis, kust pärinevad V.D. Meruvimovi materjalid.

Põdra suur areaalieene liikuvus on üldiselt teada ja seda on täheldatud nii mõeldunud kui ka käesoleval sajandil korduvalt ka meie aladel. Mida tihedam on põtrade levik mingil territooriumil ja mida suurem on nende arv, seda raskem on märgata põtrade populatsioonisiseseid liikumisi parasvõtme aladel, kus ei esine massilisi eügis-talviseid ja kevad-talvissid rändeid. Teatud pidepunkte populatsioonisisete liikumiste selgitamiseks ka suhteliselt suure asustustihedusega aladel annavad vaatlused põdra areaali servaaladelt või piirkondadest, kus põdrad on levinud sporaadiliselt, ning isegi vaatlused nende ilmumisest linnadesse. Nii näiteks G.A. Novikovi ja P.D. Ivanovi /176/ andmeil registreeriti aastatel 1951...1969 257 põdra ilmumine Leningradl.



Enamik neiet olid üksikud, harva 2... 3-leendilised ja veelgi harvem 5... 7-leendilised grupid. Noori (aastasi) oli nende hulgas 73,7 % ning valdav enamuse (87,4 %) linnapiiridesse ilmumise toimus mais-juunis - põdralahmade poegimise ajal, millal nad ajavad eemale endi eelmisel aastal sündinud vasikad. Ka Moskva piiridesse põtrade ilmumise juhtudest langeb 68 % maile-juunile, augustis ilmusid vaid vähesed ja uuesti suurenes immigrantide arv septembris /122/.

Lisamata analoogseid andmeid põdra kohta, võib veel märkida, et põder ei kujuta endast mingit erandit teiste imetajatega võrreldes: reeglina on kõige liikuvamad noorloomad "iseseisva elu" alustamisel ning noorloomadest on vähim enamloomaga seotud isased /216/. Jaotumuses peaksid massilisemad populatsioonisisest noorloomade liikumised kajastuma üksikute osatähtsuse suurenemises immigratsioonialadel ja üksikute osatähtsuse vähenemises emigratsioonialadel. See saab aga märgatav olla ainult sel juhul, kui emigratsiooni- ja immigratsioonialad on erinevad territooriumid: enam-vähem sarnase asustustiheduse ja sama sigimise edukuse korral peaks vastasel juhul kõikidel aladel immigrantide arv võrduma emigrantide arvuga ning mingeid märgatavaid muutusi jaotumuses ei esineks. Viimasel juhul oleks loogiline oletada teatud kõrvalekaldumisi jaotumuses ainult füüsiliste barjääride ees.

Vaadeldaval ajavahemikul võib Eestis immigratsioonist tingituna jaotumuse kõrvalekallet täheldada 1965. ja 1967. aasta oktoobrikuudel Ida-Eestis, millal seal esines nn. I jaotumustüüp (vt. lk. 43). Teistel aastatel pole immigratsioon olnud nii arvukas või sellise üksikute enamusega, mis oleks suutnud oluliselt mõjutada kohapealse populatsiooni "normaalset" jaotumust.

Lääne-Eestis peaaegu pidevalt täheldatud teistest aladest erinevaid jaotumusi võib enamusel aastatel pidada tingituna "normaalsest" populatsioonisisest liikuvusest, 1966. aastal aga eelmisel aastal Ida-Eestisse jõudnud "levikulaine" jõudmisest Lääne-Eestisse. Kuna siin on füüsiliseks barjääriks meri nii põhja- kui ka läänesuunas, on siin kõige tõenäolisem olulise osa migrantide koondumine. Sellest tingituna olulised erinevused karjade jaotumuses ja ka teistest aladest varasem suurema asustustiheduse ilmumine.

Populatsiooni sotsiaalse organisatsiooni mõju selgita-

miseks arvutati korrelatsioonid rea sotsiaalselt erineva tähtsusega grupeeringute arvukuse ning mõningate eiginisnäitajate ja erineva suurusega põdrakarjade esinemissageduse vahel. Kasutati ainult 1961...1969. aastate andmeid, millal frekvents polnud jõudnud veel "piirväärtuseni", millest alates hakkavad ilmema "normaalset" jaotumust rikkuvad nähud (tabel 51).

Kuna põdrakarjade tuumikuks on reeglina nn. emaperekond (vt. lk. 11), siis on loomulik, et karjade jaotumuses on oluline osa vasikate arvul ühel emaloomal ja vasikate osatähtsusel populatsioonis üldse. See ilmneb ka olulistes korrelatsioonides vasikate esinemise protsendi ja karjade suuruse vahel: mida rohkem on populatsioonis vasikaid, seda vähkem on üksikute esinemissagedus oktoobris ja novembris ning seda sunrem on suuremate karjade osa detsembris. Novembris kui üleminekukuul on vasikate esinemisagedus positiivses korrelatsioonis 4...5-isendiliste ja negatiivses korrelatsioonis 6- ja enamaisendiliste gruppide esinemisagedusega. Analoogsed on seosed jaotumusega kahe vasikaga emaloomade esinemissagedustel, vasikata emasloomade osatähtsusega on aga jaotumusel seosed vastupidised, nagu on ka loogiline oodata.

## 6. POPULATSIOON BIOLOOGILISE SÜSTEEMINA JA TA RATSIONAALNE KASUTAMINE

---

### 6.1. POPULATSIOONI JA TA ALAÜHIKUTE PIIRITLEMINE

Seoses populatsioonide uurimise tulipunkti tõusmisega - selle üheks iseloomustuseks on ka ökoloogia nimetamine teaduseks populatsioonidest /214/ - suurenes järsult zooloogiliste tööde arv, milledes käsitletakse nii populatsiooni kui ka sellest ülemaid ja alamaid astruktuuriühikuid. Paljudel juhtudel ei määratleta täpsemalt kasutatavaid termineid, teistel juhtudel aga samale terminile antav sisu võib tunduvalt erineda /174, 187, 217/.

Asudes Bestis kogutud ja eespool esitatud konkreetse materjali lahtimõtestamisele populatsiooni struktuuri seisukohalt, on vajalik eelnevalt peatuda populatsiooni struktuuriühikute käsitlemisel (eriti suurimetajate materjalil) ning püüda selgitada erinevaid struktuuriühikuid iseloomustavad põhilised tunnused ja samaväärsete ühikute eristamise printsiibid.

Populatsiooni iseloomustava tunnusena arvukuse dünaamika rõhutamine esineb mitmel autoril. S.S. Schwarz /215/ kirjutab: "... populatsiooniks ranges mõttes tuleb nimetada mikropopulatsioonide kogumit, mis on omavahel seotud ühise päritoluga (reservaatidest) ja arvukuse dünaamika ühiste seaduspärasustega" (allakriipsutus minu, H.L.). Ja edasi: "On näidatud, et mitte ainult sigimise fenoloogia erinevus (ammutuntud fakt), vaid ka erinev arvukuse dünaamika tüüp võib naaberpopulatsioonid kindlalt isoleerida". Samaaegselt mõndakse ka võimalust, et arvukuse dünaamika võib olla erinev mikropopulatsioonides ja naaberpopulatsioonides. 1974. aastal väljendab sama autor oma seisukohta populatsioonide piiritlemise küsimuses järgmiselt: "Populatsiooni piiride selgitamine on seotud suurte raskustega, mis tuleneb põhiliste populatsiooniprotsesside keerukusest ja dünaamilisusest. Käesoleval ajal naab parimaid tulemusi populatsiooni piiride määratlemiseks loomade arvukuse dünaamika uurimise põhjal, mida

täiendavad geneetilised ja morfoloogilised uurimused." /122/ (allakriipsutus minu, H.L.). B.A. Larini /145/ eesaukoht on lähedane: "Rakendusökoloogias, kus uurimise põhieesmärk on arvukuse dünaamika uurimine, ta muutuste prognoosimise võimaluste selgitamine ja lõpptulemusena arvukuse dünaamika juhtimine, mõistetakse populatsiooni all tavaliselt sellist ühe liigi isendite elementaarset grupeeringut, mille individidevahelised vastastikused seosed võimaldavad säilitada üht või teist arvukuse taset" (allakriipsutus minu, H.L.). Mõned aastad hiljem autor täpsustab: "Praktilises plaanis tuleb populatsiooni kui inimese poolt mõjutatava elementaarse objekti all mõista sellist gruppi ühe liigi isenditest, kelle interaktsioon võimaldab taastada arvukuse ühe-kahe reproduktiivse seseoni vältel. Sellise grupeeringu piiride määramisel on esimeseks kriteeriumiks aktiivsuse raadius - isendite ümberasetumise keskmine kaugus eriti sigimiseks valmistumise perioodil." /146/ (allakriipsutus minu, H.L.). S.S. Schwarz /216/ toob populatsioonide ja nende piiritlemise ühe näitena nende laboratooriumi poolt Taga-Uraali metsastepi järvedel (vahega 0,6...10 km) tehtud uurimuse andrast. Selgus, et isegi sarnastel järvedel arvukuse dünaamika ehi erinev, kusjuures arvukuse dünaamika määras põhiliselt erinevus noorte ellujäämises: "Esitatud andmed näitavad, et vahetus läheduses asuvate järvede andatra asurkondadel on erinevad arvukuse dünaamika seaduspärasused ja neid võib vaadelda kui mikropopulatsioone..." (lk. 97).<sup>x</sup>

Arvukuse dünaamikale asetavad lõpptulemusena populatsioonide eraldamisel rõhu ka Gimelfarb jt. /112, lk. 13/: "Himelt isendite taastootmise seadused, nende sündimine, ellujäämine või suremine on nendeks põhilisteks "jõududeks", mis viivad populatsiooni struktuuri ümberkorraldustele ja ta arvukuse muutustele. Sellepärast, uurides sellelaadseid protsesse, peame me termini "populatsioon" all mõistma bioloogiliste indiviidide kogumit, kes asustavad teatud territooriumi või akvatooriumi ja kes on seotud taastootmise ja ellujäämise protsesside ühtsusega." (allakriipsutus minu,

<sup>x</sup> Autori kogemused /2/ võimaldavad andatra arvukuse dünaamika erinevuste põhjusena lähestikku asuvates veekogudes näha eelkõige kiskjate ja talvetingimuste mõju, mis ühhiajalistel uurimustel Taga-Uraalis jäid märkamata. On mõistetav, et nende tegurite mõju korral mingeist "mikropopulatsioonidest" kõnelda pole võimalik.

R.L.). Samad autorid võtavad populatsioonide kohastumise kvantitatiivseks hindamiseks kasutusele nende nataliteedi - keskmise järglaste arvu ühe vanalooma kohta ajaühikus. Belnenuga kokkulangev on N.V. Timofeoff-Hessovsky jt./203, lk. 121/ seisukoht: "... rietumise süsteem ja (üldisemal kujul) sigimise eüeteem on üheks tähtsamaist populatsiooni kohastumist iseloomustavaist tunnustest ning võib-olla selle muutlikkus eri populatsioonides väljendab liigilist evolutsioonilist plastilisust." Asudes käsitlema populatsiooni dünaamikat ruumis ja ajas, tunnistavad samad autorid (lk. 43), et "... isegi kõige laiemalt levinud ja üldtuntud liikidel pole selgitatud populatsioonide piire suhteliselt väikestel ja ülevaatlikel territooriumidel," ning edasi: "... ainult vähestel juhtudel on uuritud üksikute populatsioonide piire, peaaegu mitte midagi peale teada naaberpopulatsioonide vahelisest isolatsiooni astmest ja populatsioonide vahelisest vahetusest looduslikes tingimustes ning samuti populatsioonilis-dünaamiliste protsesside kvantitatiivsest küljest." (lk. 84). Selle peaaegu täieliku uurimatuse tingimustes on autorid siiski teinud üldistusi ja toonud ka näiteid populatsioonidest, millest selgub nende arusaam ni populatsioonide suurusest kui ka nende piiride kohta. Imetajate populatsioonidest märgitakse mügri (Arvicola terrestris) kohta, et üksikud populatsioonid hõlmavad territooriumi ühest kuni mõnekümne hektarini (lk. 46, 47) ning et paljude suurte imetajate populatsioonid võivad koosneda väga väikesest isendite arvust (lk. 47). Lindudest nimetatakse "headeks populatsioonideks" suurte kajakate üksikuid pesitsuskolooniaid Lääna-Siberi ja Kasahstani järvedel, milles täiskasvanud isendite arv võib kõikuda mitmekümnest mitmesaja paarini (lk. 47). "Populatsiooni hästi tuntud näiteks võib nähtavasti pidada ka künnivarese (Corvus frugilegus) pesitsuskolooniaid" (lk. 47). Dendrolimus pini populatsioonideks võivat aga lugeda igal männil talvitunud isendite kogumit (männide vahemaa 4 m!), nagu selgub lk. 28 toodud jooniselt.

Populatsiooni piiride kohta väidetakse, et need võivad olla nii teravad kui ka hajusad. "Teoreetiliselt on populatsioonid piiratud teatud isolatsiooni pressiga; kuid praktiliselt isolatsiooni piiri pole mitte alati kerge selgitada ja sellepärast tuleb juhinduda naaberpopulatsiooni-

de asustustiheduse muutustest ... asurkonna tihedus võib ühelt tipult tipule ninna üle madaldunud asustustiheduse "oru"..." (lk. 24). Ja teisel: "Kõik need iga liigi asurkonna tiheduse tsentrid ongi reeglina populatsioonid" (lk. 36), sellele lisatakse siiski, et vahel nimetatakse neid ka deemideke (1), kui neil pole iseseisvat evolutsioonilist smastust (?) ja kui nad on vaid suurema ühiku osad (lk. 37).

Tuginedes toitumise ja sigimiskäitajate erinevusele, eristab V.D. Heruvimov /211/ Tambovi oblasti kolm põdrapopulatsiooni.<sup>x</sup> J.P. Jasan /236/ nimetab, et "... Petšora ja Vjatka loomade /põtrade/ käitajad /nataliteet/ erinevad statistiliselt usaldatavalt, mis kõrvuti kolju proportsioonidega on hõige kindlaks tunnusaks nende populatsiooniliseet iseseisvusest põdra euroopa alamliigis," (allakriipsutue minu, H.L.). Analüüvides kelme eri laiuskraadi oblasti andmeid põdra sekundaarsest nataliteedist (embrüone emalooma kohta), leiab ka M.D. Perovski /179/, et lõunapoolsete populatsioonide potentsiaalne viljakus on suurem ja stabiilsema iseloomuga kui põhjapoolsetel populatsioonidel.

P.B. Jürgenson /231, 232/ on seisukohal, et "... tegelikult eksisteeriv populatsioon peab asustama kindlat, küllalt püsivates piirides maa-ala, kuigi selliseid piire looduses selgitada pole kerge." /232, lk. 111/. Populatsiooni käitumine ja suhted keskkonnaga, vastusreaktsioonid, on üheaolised. Vanuseline ja sooline struktuur võivad naaberpopulatsioonidel kas erineda või ka mitte - selle tõttu pole nende erinevuste alusel populatsioonide eraldamine õigustatud.

Vastandina S.S. Schwarzsi koolkonnale, kes vaatavad liiki kui "... teineteisega samaväärsete ja praktiliselt sõltumatute populatsioonide kogumikku, mis on võimalikult iseseisvalt eksisteerima vastastikuste mõjutusteta" /173, lk. 832/, on N.P. Haumov ja rida teisi ökolooge seisukohal, et liik on "... keerukas erineva tasemega hierarhiliselt üksteisele alluvate populatsioonide kogum, kes on omavahel seotud indiviidide vahetusega: pideva vahetusega madalama tasemega populatsioonide vahel, perioodilise või episoodilise

---

<sup>x</sup> P.B. Jürgenson /231, lk. 52 / nimetab neid hästi isoleeritud elementaarpopulatsioonideks Tambovi lokaalpopulatsioonis.

aega kõrgema tasemega populatsioonide vahel." (lk. 832). N.P. Naumov /168/ on seisukohal, et andmete puudumine populatsioonide piiridest pole mitte populatsioonide puuduliku uurimise tulemus, vaid et reaalselt selgeid piire populatsioonide vahel looduses ei esine. Selle põhjus seisneb populatsiooni kui ökoloogilise süsteemi kvantitatiivses omapäras: tsentraalse regulatsiooniaparaadi puudumises ja komponentide integratsiooni madalas tasemes. Selle tagajärjel populatsioonide piirid pole mitte järsud, vaid üleminekuvööndid.

Võttes populatsioonide eristamise aluseks arvukuse dünaamika (arvukuse dünaamika sama-ajalisuse), me ei piiritle mitte populatsioone, vaid arvukuse dünaamikat suunavate tegurite mõjualasid: looduslikud tingimused on primaarsed, arvukuse dünaamika sekundaarne. Asjata ei tõstnud P.B. Jürgenson /231, 232/ uuesti üles A.N. Formozovi poolt juba 1935. aastal kasutatud mõistet "sarnase sobivusega ala" ("область сходственной благоприятности среды"), mille all mõistetakse ala, mille ulatuses toimuvad olulisemate (populatsiooni arvukust määravate) tingimuste ühesugused muutused. "Sarnase sobivusega alade piiride määramine (mitte ainult ühe, vaid tähtsamate faktorite summa alusel) võimaldab põhjendatult selgitada üksikute liikide suurte looduslike lokaalpopulatsioonide piirid", /231, lk. 57/<sup>x</sup>. P.B. Jürgenson annab sellele suurema tähtsuse, kui mis tahes morfoloogilisele tunnusele.

Analüüsidest suurtel aladel (tundra, meteetundra) reanäriliste populatsioonide erakordselt nõrka diferentseeritust, väidab ka S.S. Schwarz /215, lk. 1465): "Tuleme järeldusele, et naaberpopulatsioonide vastastikune mõju soodustab nende konsolideerumist ja kui terviku progressiivset evolutsiooni. On loomulik, et meie ei tea selle tsooni piire, mis ühendab populatsioone tervikuks. Võib oletada, et need piirid määratakse sarnaste elutingimustega." (allakriipsutus minu, H.L.).

Sobivate elutingimustega ala esinemise pidevust loe-

---

<sup>x</sup> Sama autori monograafilises töös /232, lk. 131/ lokaalpopulatsiooni asemel kasutatakse väljendit "suur populatsioon".

taksegi populatsiooni terviklikkuse tagatiseks ja sellise ala piire - populatsiooni piirideks: "Üeldu sünteesina soovitame kõikide imetajate populatsioonide kaardistamisel tõmmata piirid maastiku või füüsilise-geograafilise tõkke piire mõõda, kui see läbib maastikku", soovitab V.E. Flint /209/.

Selgem pole olukord ka populatsioonide alaühikute määranguis, eristamises ega nende nimetustes. Erinevast terminoloogilisest ja sisulisest segadusest populatsioonisiseste struktuuriühikute käsitlemisel annavad iseloomuliku pildi spetsiaalse nõupidamise<sup>x</sup> materjalid, millest esitan ainult suurimetajate populatsioonide puudutavad näited.

Selleks, et pääseda populatsiooni alaühiku nimetamisel "populatsioonist", teeb V.E. Flint /208/ ettepaneku populatsioonile kohe järgnev alaühik nimetada meeruseks (meerus - ld. osa), millele järgneks N.P. Naumovi /167/ soovitatud alaühik partsell. Meerust kasutab populatsiooni alaühikuna E.V. Ivanter /130/.

Ukraina Karpaatides eraldatakse arvukuse alusel hirvel ja metskitsel kolm geograafilise populatsiooni tüüpi /120/. Põhja-Kaukaasias elutsevad halljänessed jaotatakse nende elupaigalise leviku alusel kolme bioloogilisse gruppi /156/. Metskitsede arvukuse ja eluala reljeefi struktuuri (!) alusel eristatakse Targa-Baikali lääneosas 12 territoriaalset grupeerikut, mis pidavat olema "spetsiifiliste tunnustega" - asustustiheduse ja karjasusega /195/. Artiklis esitatud andmete statistiline analüüs näitab asustustiheduse ja karjasuse tugevat korrelatsiooni ( $r_s = +0,80^{xx}$ ,  $N = 12$ ), mille tõttu "spetsiifilistest tunnustest" jääb järele ainult arvukus. Moskvalähedasel alal analüüsiti põdra kohalikke populatsioone, edaspidi räägitakse ka Moskvalähedastest põdrapopulatsioonidest /124/.

Omapärane on populatsioonide käsitus N.V. Rakovil /184, 185, 186/, kes uuris Ussuurimaa põdrapopulatsiooni. Autor

---

<sup>x</sup> Nõupidamine teemal "Liigi populatsiooni struktuur imetajatel" (M., 1970), korraldajaiks Moskva Loodusuurijate Selts, Moskva Ülikooli Bioloogia-Mullateaduskond ja zooloogia kateeder.

peab võimalikuks põdra Jakautia ja Ueasuuri alamliigi eristamist viljakuse (1?) ja sarvede kaju (1?) alusel ning eristab Ueasuurimaal 31 põdra geograafilist populatsiooni (geneetiliselt vähesegunevad) ja 98 ökoloogilist populatsiooni (geneetiliselt segunevad). Teades, et põdra viljakus ja sarvede kaju on suuresti muutlikud, pole võimalik uskuda, et need võiksid olla suure arvu populatsioonide usaldava eristamise aluseks. Autori järeldusi toetava faktilise materjali ja selle analüüsi puudumine nimetatud töödes sunnib N.V. Rakovi seisukohti pidama spekulatiivseteks.

P.B. Jürgensoni /231, 232/ seisukohad populatsiooni ja ta alajaotuste eristamiseks on järgmised. Väikseimaks populatsiooni alajaotuseks on elementaarpopulatsioon, mida enam pole võimalik jaotada. Asünkroonsus arvukuse dünaamikas ja teistes elulistes ilmingutes on üks eri elementaarpopulatsioonidesse kuulumise tunnustest ja selle reaalsuse kinnitus. Mitu elementaarpopulatsiooni võivad moodustada lokaalpopulatsiooni<sup>x</sup>. Elementaarpopulatsiooniks on tavaliselt ja metsisel nende hõngukooslused (pindalaga 400 - 1000 ha), põdral võivad elementaarpopulatsioon hõivata teatud juhtudel mitusada tuhat hektarit ning selles esineksid ainult perekondlikud või talvel ka struktuuritud grupeeringud, arvukusel pole elementaarpopulatsioonide piiritlemisel määravat tähtsust. Põdra elementaarpopulatsiooni all tuleb mõista isendite gruppi, (1) kes asustavad sama ala, mille piiridest nad kogu aasta jooksul ei välju (välja arvatud liigsete noorloomade emigratsioon) ja (2) kellel on ühine käitumine ja sesoonsed migratsioonid selle elementaarpopulatsiooni areali piires.

Tõenäoliselt taolise elementaarpopulatsiooni näitena kirjeldabki sama autor /232, lk. 116, 117/ Moskva oblastis 200 000 - 250 000 ha pindalal esinevaid põdra grupeeringuid, mida ta nimetab küll populatsioonideks.

Populatsiooni jagunemist elementaarpopulatsioonike peab õigekeks ka J.P. Jazan /236, lk. 148/: "Elementaarpopulatsioon on põtrade grupeering, kee tundlikult ja ühemõtteliselt reageerib keskkonna muutustele üldse ja toidubaasi hääbumisele eriti."

<sup>x</sup> Lokaalpopulatsiooni ei märgita monograafilises töös /232, lk. 111-123/.

Vaadeldes eespool toodud seisukohtade valguses Eesti materjale põdrapopulatsiooni struktuuri ja ta produktiivsuma dünaamikast, võime väita, et meil pole mingit alust Eesti territooriumil mitas põdrapopulatsiooni või ka populatsiooni alaühiku (geograafilise, lokaal-, elementaarpopulatsiooni) eristamiseks. Territoriaalse, erineva arvukuse ja populatsiooni struktuuri dünaamikaga populatsiooni alajaotuste tekkimist ei võimalda ilmselt põtrade suur vaigilsus ning väike kohatruudus, mis eri vanus- ja soorühmadel on küll erinev. Liikuva "migratsioonipopulatsiooni" suur osatähtsus real aastatel teeb võimalikuks püsivate erinevustega piirkondade kujunemise. On tõenäoline, et kõigil aladel, kua põdral on eristatud lokaal- või elementaarpopulatsioon, pikema ajavahemiku jooksul andmeid kogudes erinevused kas kaovad või selgub, et need on tingitud toitumis- või teiste tingimuste erinevusest ja et ei piiritletud mitte populatsioonisiseseid alaühikuid vaid antud asurkonda mõjutavate tegurite erineva intensiivsusega alasid. Isenditel, kee antud tingimustega ala piiridest lahkuvad ja saavad teista tingimustega alale, muutub toitumus ja sigimise intensiivsus vastavaks antud tingimustele ning nad hakkavad sarnanema selle ala teistele isenditele; järelkult hakkavad nad ka populatsiooni arvukuse dünaamika kujunemisel sarnanema seda ala varem asustanud isenditega.

Ainsateks reaalselt eristatavaks põtrade grupeeringu on eri kompositsiooniga grupid. Nn. sigimisgruppide (breeding groups), nagu neid arvatakse esinevat Alaskas /47/ ja mis oleksid võrreldavad deemiga /24/, "suurte perekondade" (Grooa Familien /18/) või "partsellaarsete grupeeringute ehk populatsiooni partsellide" (парцеллярная группировка, популяционная парцелла /167, 168, 169, 170/) olemasolu või puudumist meie materjal ei võimalda selgitada.

## 6.2. POPULATSIOONI STRUKTUURID JA KORJOSTAAS

Populatsiooni tunnistamine keerukaks süsteemiks tähendab ka tunnistada, et populatsiooni spetsiifika ei annendu teda moodustavate elementide iseärasustes, vaid nende elementide vahalistest seostest ja suhetest iseloomus. Ele-

T a b e l 52

Liigi kui süsteemi jaotuse printsiibid, jaotuse aluseks olevad seosed, alaosüsteemid ja struktuurid

Jaotuse printsiip:	süsteemiline	ökoloogiline	organisatsiooniline
Jaotuse aluseks olevad seosed:	geneetilised	ökoloogilised	etoloogilised
Biosüsteemid:			
Allsüsteemid:			
allopatriilised (territoriaalsed)			
—	<p>venuseline struktuur          sooline struktuur          generatsiooniline struktuur          konstitutsionaalne struktuur          terviklik struktuur</p>	<p>komponent          element</p>	<p>territoriaalne struktuur          sotsiaalne struktuur</p>
—	<p>venuseline struktuur          sooline struktuur          generatsiooniline struktuur          konstitutsionaalne struktuur          terviklik struktuur</p>	<p>komponent          element</p>	<p>territoriaalne struktuur          sotsiaalne struktuur</p>

T a b e l 53

Põdrapopulatsiooni allopatriilise (territoriaalse) struktuuri ühikud ja nende ökoloogilis-etoloogiline iseloomustus

Territoriaalsed ühikud	Ökoloogilis-etoloogiline iseloomustus
liigi asurkond	liigisisesed suhted, liigispetsiifiline käitumine;
elamliik	liigisisesed suhted, geograafilisele populatsioonile spetsiifilised käitumise iseärasused;
populatsioon	liigisisesed suhted, im- ja emigrantide esinemine, osaline panemine; välisestegurist mõjutavad regionaalsed faktorid;
territoriaalne grupeering	territooriumi jaotus grupeeringute vahel, ulatuslik panemine, ajutine grupeeringute liitumine ja isendite (gruppide) vahetus; välisestegurist mõjutavaid lokaalseid faktorid;
deem	hierarhilised suhted
grupp	hierarhilised suhted
komponent	sugupoolte vahelised suhted, sugulaslikud suhted, suhted
element	indiviidide vahel
	-

territooriumi ühis-  
kasutus

mentide vahelisi seoseid ja suhteid võib vaadelda vähemalt kolmel tasandil - ruumilisel, ajalisel ja funktsionaalsel - ning katse anda "... ammendavat kirjeldust bioloogilisest objektist kui terviklikust süsteemist ühte tüüpi seose alusel, on teadlikult määratud ebaõnnestumisele. Probleemi lahendus seisneb täielikus ja vastuoludeta sünteetilises kõigi nende seosetüüpide hõlmamises ja see tähendabki nõuet süsteemselt uurida," väidavad I.V. Blauberg ja E.G. Judin /101, lk. 168/. Nagu märgib V.D. Fjodorov /206/, võib formaalselt kõigi elementide ühiseks omaduseks pidada väga mitmet laadi informatsiooni vahetust. "Sel juhul, kui üks konkreetse informatsiooni vormidest ..., saabunud ühelt isendilt, kasutatakse teise isendi poolt "otsuse vastuvõtmiseks" (käitumise, aktiivsuse reguleerimiseks), kujuneb nende vahel seos." Selline seos "informatsiooni alusel" pole muidugi ainuke seose tüüp, kuid nagu kõik teisedki tüübid, võib ka see esineda nii ruumilisel, ajalisel kui ka funktsionaalsel tasandil.

Liigi kui süsteemi jaotusest, alasüsteemidest ja struktuuridest annab ülevaate tabel 52. Tebelist selgub ka, et põhiline vastuolu populatsiooni mõiste ja ta alafühikute piiritlemisel S.S. Schwarzji ja tema koolkonna ning N.P. Naumovi ja tema koolkonna vahel on tingitud sellest, et esimesed lähivad süstemaatilise, teised aga ökoloogilisest jaotusprintsipiist.

Näib otstarbekas olevat liigi alasüsteemide ja vastavalt ka populatsiooni struktuuride jaotamine kahte suurde rühma ruumilisel tasandil: allopatrilised e. territoriaalsed ja sumpatrilised e. aterritoriaalsed alasüsteemid ja struktuurid. Neid kahte rühma ühendab populatsiooni sotsiaalne struktuur. Põdra populatsiooni vastavate struktuuride ühikute ja elementide klassifikatsioon ning nende iseloomustus on edasi antud tabeleis 53 ja 54.

Nagu populatsiooni struktuure ei saa vaadelda etaatilistena, vaid dünaamilistena, nii ka ühe struktuuri piires seda moodustavad elemendid pole alati üheselt määratavad, vaid võivad muutuda sõltuvalt tingimustest: sama isend võib teatud tingimustel kuuluda kas ühte või teise elemendirühma. Näitena võib tuua põdra lehmullika (1,5 a. vanune): soodsatel tingimustel kuulub ta populatsiooni sigivasse ossa, at teda võib lugeda adultseks, halbadel tingimustel ta aga ei

T a b e l 54

Põdrapopulatsioonide sümpatrilised (aterriterilised) struktuuri ühikud ning nende iseloomustus

Noeline struktuur		Vanuseline struktuur	
morfoloogiline iseloomustus	Ökoloogiline iseloomustus	morfoloogiline iseloomustus	Ökoloogilis-etooloogiline iseloomustus
66	sigimisevõimetus	juveniilsed	suhteliselt arvukas rühm, kuid suure suremusega; tihedalt sots. seotud
99		seniilsed	vähese arvuga, etoloogilise pärandi kandjad
99	sigimisevõimelised, populatsiooni reproduktseeriv osa	noored	erinev järglaste arv, sots. seotud
66		keskealised	võimelised sots. seotud
	sigimisevõimelised, populatsiooni reproduktseeriv osa	vanad	- etoloogilise pärandi kandjad
		noored	suur arvuga
		keskealised	kõige elujõulisemad
		senad	- etoloogilise pärandi kandjad

T a b e l 55

Populatsiooni omaduste hindamiseks kasutatud näitajad ja generaliseeritud hinnangud

Populatsiooni omadused	Indikaator	Generaliseeritud hinnang
suutustihedus	tihedus proovialal (1a/kv.) frekvents (%)	1a/1000 ha
produktiivsus	tiheduse (frekventsi) dünaamika	juv. %
territoriaalne struktuur	frekvents	abundants; 1a/1000 ha
ooline ja vanuseline struktuur	jaotumus (eri suurusega gruppide esinemisagedus)	õis; juv. sad.
sotsiaalne struktuur	jaotumus (eri suurusega gruppide kompositsioon)	õis; juv.

osale sigimises ja kuulub populatsiooni mittesigivaesse osesse, e. t. vasikate ja subadultaete rühma. Loomulik on ka struktuurielementide muutumine ajaa, muutumine teiseks struktuurielementide koos kõigi oma seoste ja suhetega. Seega populatsiooni struktuurid pole oma iseloomult mitte staatilised, vaid dünaamilised ja vaetavalt ka populatsioon kui süsteem on tüüpiline dünaamiline süsteem.

Kui vaadelda liigi kui süsteemi ja populatsiooni dünaamikat, e. o. neid nende muutuvuses, ajalisel tasandil, siis muutuste ulatus sõltub palju ruumist, kus tekivad või kaovad territoriaalsed ühikud ja vastavalt laieneb või aheneb liigi või populatsiooni poolt asustatav ala. Sel põhjusel ei saa populatsiooni (ja ka liigi) poolt asustatud ala vaadelda ühetaolisena, vaid perspektiivsuse ja kvaliteedi alusel mitmesse ossa jagunevana sõltuvalt populatsiooni seisundist ja konkreetseist populatsiooniväliseist tingimustest. Seega populatsiooni areaal jaguneb

(1) Populatsiooni poolt asustatud alad.

(1.1) Optimaalsete tingimustega alad (võimalik püsivalt suur asuetuutihedus).

(1.2) Pessimaalsete tingimustega alad (võimalik püsivalt madal asuetuutihedus ning lühiajalised asustustiheduse tõusud).

(2) Populatsiooni poolt asustamata alad.

(2.1) Elutingimustelt sobivad alad.

(2.1.1) Optimaalsete tingimustega alad.

(2.1.2) Pessimaalsete tingimustega alad.

(2.2) Elutingimustelt sobimatud alad.

Populatsiooni seisundi hindamiseks mingil ajalõigul ja ta perspektiivide hindamiseks on eespool esitatud populatsiooni areaali jaotuste silmaspidamine hädavajalik. Näiteks meie põdrapopulatsioonis lõppes 1969...1970. aastal populatsioonile elutingimustelt sobivate alade hõivamine (frekvents saavutas maksimumi) ning kuna olid asustatud ka pessimaalsete tingimustega alad, algas järsk optimaalsete tingimustega alade üleasustus (abundantsi hüppeline tõus).

Populatsiooni omadusi iseloomustavate näitajate generaliseerimise ohtudest ja kahjulikkusest oli juttu eespool (lk. 24). Populatsiooni eri omadusi täpsemalt kajastavatest

indikaatoritest, mida kasutati autori poolt, ja neile vastavatest generaliseeritud hinnanguist annab ülevaate tabel 55. Tuleb rõhutada, et kasutusele võetud näitajatest eriti tihedus, frekvents ja jaotumus on populatsiooni produktiivsuse ja struktuuri detailisel analüüsil asendamatud.

R. Roseni /189/ jaotuse alusel kuuluvad populatsioonid adaptatiivsete süsteemide hulka, s. t. on süsteemid, "... mis vajaduse korral muudavad oma käitumist selliselt, et minna üle eelistatumale (ehk optimaalsemale) käitumistüübile sõltuvalt konkreetsest situatsioonist väliskeskkonnas". Kuna sellise käitumise aluseks on stabiliseeriv regulatsioon, räägitaksegi ka populatsiooni puhul ta homöostaasist ja seda tagavatest homöostaatilistest mehhanismidest /189, 220/.

Põdra- ja samade meetoditega uuritud metskitse-, metssea, valgejänese- ja rebasepopulatsiooni struktuuride ja nende dünaamika analüüs viis populatsiooni homöostaasi küsimuses järgmistele seisukohtadele.

Populatsiooni homöostaasi ei tule mõista populatsiooni arvukuse taseme säilitamisena, vaid populatsiooni struktuuri teatud piirides hoidmisena. Populatsiooni arvukus on sekundaarne, struktuur aga primaarne. Muidugi mõjutab populatsiooni arvukus (asustustihedus) ka struktuuri, kuid enamail juhtudel oluliselt alles siis, kui arvukus (asustustihedus) antud elutingimustega alal ületab teatud piirväärtuse - tekib üleasustus - või kui arvukus (asustustihedus) on väikeem kui vajalik normaalselt eksisteeriva populatsiooni struktuuri tagamiseks. Et populatsiooni omadused on oma iseloomult statistilised, siis ei saa ka populatsiooni homöostaasi mõista mingi antud liigile püsivate suurustega seisundina vaid seisundina, millel on oma varieeruvuse piirid, mille ulatuses seisund kvalitatiivselt ei muutu. Seega homöostaas iseloomustab populatsiooni kvalitatiivset seisundit ja see võib olla samasugune erinevate populatsiooni kvalitatiivsete näitajate puhul: erineva arvukuse ja asustustiheduse, erineva populatsiooni vanuselise, soolise, tervisliku jne. struktuuri puhul - nende näitajate muutuste teatud piirides. Sealjuures populatsiooni erinevad struktuuriühikud võivad teatud määral üksteist kompenseerida või - vastupidise juhuna - üksteise puudusi progressiivselt suurendada.

Populatsiooni homöostaasi all tuleb mõista populatsiooni sellist seisundit, mis võimaldab tal eksisteerida, s. o. toota vajalikul hulgal järglasi ning säilitada eksisteerimiseks vajalikes piirides populatsiooni struktuur. Populatsiooni arvukuse, asustustiheduse ja levila lühiajaline ahenemine ebasoodsate tingimuste mõjul ei tähenda veel populatsiooni homöostaasi rikkumist: kui säilib populatsiooni struktuur, on endise taseme taastamine võimalik enamasti antud liigi ühe-kahe elutsükli jooksul. Kuna populatsioonivälised tingimused on pidevas muutumises, muutub pidevalt ka populatsiooni seisund, eri struktuurilelementide kvalitatiivsed suhted, mis tingibki struktuuri taastavate homöostaatiliste mehhanismide rakendumise. Kuna nii välisingimustel kui ka nende mõjul rakenduvatel homöostaatilistel mehhanismidel on oma inerts, pole kunagi täit vastavust populatsiooni momendi seisundi ja sel ajal rakendunud homöostaatiliste mehhanismide vahel. Seega populatsiooni normaalseks seisundiks on dünaamiline, mitte staatiline seisund ning populatsiooni homöostaasi tagamise aluseks on rütm, s. t. erinevate näitajate teatud sagedusega kõikumine, järkjärguline lähenemine antud tingimustes optimaalsele tasemele ja kavakindel taandumine elutingimuste muutumise korral - dünaamiline populatsiooni struktuuri ümberkorraldumine vastavalt tingimuste muutumisele.

Näib, et ökoloogilise homöostaasi puhul, vastandina geneetilisele ja füsioloogilisele homöostaasile, on otstarbekas rääkida mitte ühest, vaid kolmest homöostaasi seisundist vastavalt populatsiooni eri seisunditele:

1) stabiliseerunud populatsioonis, kus elutingimustelt sobivad alad on kõik hõivatud ja asustustihedus on optimaalsel (kulutatavate toiduressursside taastumisele võrdsel) tasemel, - normaalne homöostaas, mille puhul homöostaatilised mehhanismid püüavad tagada produktiivsuse võrdsust suuremuse pluss emigratsiooniga. Enamail juhtudel on siin juhtivaks tagasiside asustustiheduselt sündimusele ja populatsiooni struktuuri ning produktiivsust määravad populatsioonisisised faktorid; juhul, kui emigratsioon ei taga populatsiooni produktiivsuse võrdsust suuremusega, rakendub kaitsev homöostaas;

2) populatsioonis, mis pole veel saavutanud stabiilsust ja millel on küllaldaselt optimaalsete tingimustega asustamata eluruumi - ekspansivne homöostaas, mille puhul homöostaasi mehhanismid on suunatud maksimaalse produktiivsuse tagamisele; iseloomulikuks on populatsioonis keskmise vanuse suurenemine (seoses vanemate emasloomade suurema viljakusega), varasem suguküpsus, suurem järglaste arv, emasloomade osa suurenemine jne.;

3) populatsioonis, kus olemasolevad elutingimused ja sobivad alad on üleasustatud (toitu tarvitatakse rohkesti, kui taastub; ei jätku liigi nõudlustele vastaval määral territooriumi) - kaitsev homöostaas, mille puhul homöostaatilised mehhanismid on suunatud populatsiooni produktiivsuse ja ta struktuuri sellisele muutmisele, et viia populatsiooni produktiivsus väiksemaks kui suremus pluss emigratsioon. Iseloomulik on väga intensiivne emigratsioon, isaste osa suurenemine populatsioonis, sündimuse järsk vähenemine nii populatsiooni väliste kui ka sisemiste tegurite mõjul ja tüüpilisena stressinähtus.

Vaadeldes eespool toodud taustal meie põdrapopulatsiooni viimastel aastakümnetel, võime nentida, et kuni 1964. aastani oli populatsioon ekspansivse homöostaasi seisundis; elutingimuste järsk halvenemine (karmid talved, halvavad suvised toitumistingimused) viisid aastail 1964...1967 kaitsva homöostaasi rakendumisele, mis 1969...1970. aastal asendus normaalse homöostaasiga ning seejärel ilmnisid uuesti esimesed kaitsva homöostaasi tunnused, tingituna asustatuse suurenevast suurenemisest.

### 6.3. PÕDRAPOPULATSIOONI RATSIONAALSEST KASUTAMISEST

Populatsiooni juhtimine ja ta ratsionaalne kasutamine tähendavad eelkõige populatsiooni struktuuri, arvukuse, leviku ja produktiivsuse teadlikku suunamist. On aegunud selle "juhtimise" all mõista ainult küttemise intensiivsuse muutmist. Kuna populatsiooni mõjutavad üheaegselt paljud tegurid ja nende mõju võib populatsiooni homöostaasi mehhanismidele olla kumulatiivne ja eri populatsiooni struk-

tuuride suhtes valikuline, siis nõuab populatsiooni juhtimine populatsiooni eri struktuuride suunatud ja kooskõlastatud mõjutamist, s. t. teadlikku populatsiooni eri struktuuride kvalitatiivsete suhete säilitamist või suunatud muutmist. Selleks on aga vajalik tunda eri struktuuride osa populatsiooni homöostaasi eri seisundis, struktuuride muutlikkuse piire ja nende omavahelisi kvantitatiivseid seoseid ja suhteid.

Mingi loomaliigi kasutamise ulatuse määrab olemasoleva ja nn. lubatava asustustiheduse vahe igas konkreetses piirkonnas (jahimajandis). Kuna lubatava asustustiheduse ülempiir sõltub konkreetsetest tingimustest (looduslikest, eri majandusharude huvidest, antud ala looduslike tingimuste kasutamise eesmärkidest jne.), ei saa see olla ühesugune suurtel territooriumidel ega ka määrata aja jooksul: vastavalt tingimuste ja eesmärkide muutumisele muutub ka lubatava asustustiheduse ülempiir. Lähtudes põdra bioloogiast ja ta metsamajandusliku tähtsuse hinnangust /48, 51, 149/, loeti meie alal maksimaalseks lubatavaks asustustiheduseks 5...7 isendit 1000 ha põdrale elutingimustelt sobiva territooriumi kohta. Jahimaade boniteerimise ja korralduse käigus selgitati jahipiirkondade lõikes eri boniteediga alade esinemise ulatus ja arvutati nende andmete alusel igas piirkonnas lubatav isendite arv. Kogu meie territooriumil võiks nendel andmetel põdra põhipopulatsiooni kevadine arvukus olla 6000...7000 isendit, s. t. 1970. aasta arvukusest umbes kaks korda väiksem. Metsamajanduslike kahjustuste pidamine vähemoluliseks põdrast saadavast tulust on tinginud liiga madalate laskenormide määramise, mis pole kaasa aidanud põdra arvukuse madaldamisele lubatava asustustiheduseni. Sellega on kaasnenu populatsiooni viljakuse vähenemine, mitmete sotsiaalse struktuuri häirimist iseloomustavate indikaatorite /10/ ilmumine, nn. hädatoidu (kask, kuusk, oras jm.) sage tarvitamine ning võib olla ka üldine kasvu ja kehakaalu vähenemine (vt. teised tšõd samas kogumikus).

Populatsiooni sisemiste võimaluste maksimaalseks rakendamiseks produktiivsuse suurendamisel on otstarbekas hoida populatsiooni ekspansivse homöostaasi seisundis, s.t. hoida asustustihedus optimaalsest tasemest madalamal küt-

timise vastava intensiivsusega ning samal ajal säilitada ekspansivse homöostaasi siseundile vastav populatsiooni struktuur. Selle eesmärgi tagamiseks on vajalik viia populatsiooni arvukus lubatava asustustiheduse ja arvukuse tasemele ning hoida ta sellel tasemel õige laskenormi rakendamise, säilitades samal ajal ka populatsiooni õige struktuuri.

T a b e l 56

Põdrapopulatsiooni perspektiivne produktiivsus (vasikate % sügisel) olenevalt eelnenud talvede-suvede tingimustest (1961...1971 aastate analüüsi andmeil)

Talve-suve tingimused	Subaalitsete op. rühmade arv	Subaalitsete arv	Prenataalne suremus	Vasikate arv		Postnataalne juv. suremus	Vasikate % sügisel	Tähistus
				1 juv.	2 juv.			
1	+++	+++	0	++	+++	0	100	1 - pehme talv, soodne suvi
2	+++	+++	+	++	+++	+	90	
3	+++	+++	+	++	++	+	80	2 - kera talv, ebasoodne suvi
4	+++	+++	+	++	++	+++	40	
5	+++	+++	+	++	++	0	70	+++ - suur
6	+++	+++	+	++	++	+	60	
7	+++	+++	+	++	+	++	50	++ - keskmine
8	+++	+++	++	+++	+	+++	40	
9	+++	+++	0	++	++	0	80	+ - väike
10	+++	+++	0	++	++	+	70	
11	+++	+++	+	++	+	+	60	0 - puurub
12	+++	+++	+	++	+	+	50	
13	+++	+++	0	++	++	0	60	
14	+++	+++	0	++	++	+	50	
15	+++	+++	+++	+++	+	+	40	
16	+++	+++	+++	+++	+	+++	30	

Õige laskenormi määramisel, s. o. selle prognoosimisel, on kõige olulisemaks ette näha populatsiooni produktiivsuse muutusi sõltuvalt populatsiooni struktuurist ja looduslikest tingimustest. Palju võib siin kaasa aidata populatsiooni arvukuse dünaamika modelleerimine /31, 35, 36, 204/, kuid ainult tingimusel, et modelleerimisel arvestatakse võimalikult täpselt kõiki produktiivsust mõjutavaid tegureid nende dünaamikas. Hiljuti V.P. Galantsevi jt./108/ poolt tehti katse matemaatiliselt modelleerida Leningradi põdrapopulatsiooni dünaamikat. Selle põhipuudusteks on populatsiooni dünaamikat mõjutavate faktorite pidamine kas

staatilisteks või siis pika aja jooksul ühtlaselt muutuvaks, maksimaalselt generaliseeritud andmete kasutamine, populatsiooni pidamine suletud süsteemiks samal ajal, kui tegu on lahtise süsteemiga jne. Tõeliselt populatsiooni dünaamikat prognoosida võimaldava mudeli puudumiseni on võimalik juhinduda käesolevas töös populatsiooni struktuuri ja produktiivsuse analüüsil saadud tulemustest, mille üldistus on esitatud tabelis 56.

Hoopis raskem on õige laskestruktuuri tagamine, kuna suur laskenorm ja kuulipüsside vähesus ei võimalda meil kuigi tagajärjekalt teha valiklaskmist. Väga perspektiivne oleks meil rakendada S.S. Schwarzzi poolt korduvalt soovitatud nn. ökoloogilist vaakumit /218, 222/. Ökoloogilise vaakumi mõte seisneb selles, et populatsiooni areaalis luuakse tühikud, kust antud liigi isendid kõrvaldatakse. Sellise ala asustamisel kujuneb seal iseendast õige struktuuriga populatsioon ekspanstiivse homöostaasi seisundis. Samal ajal sellise vaakumi kujundamisel tuleb vastaval alal kütitada kõik antud liigi isendid ning järelikult ei rikuta populatsiooni struktuuri, kuna see väljavõtte pole valikuline. Arvestades põdra suurt liikuvust, võiks ökoloogilise vaakumi ala hõlmata 15...20 % talle elutingimustelt sobivast alast ning paikneda migratsiooniteedel, millega saavutatakse populatsiooni migreeruva ja liikuvama osa intensiivsem kasutamine võrreldes paigee osaga. Küttimise kontsentreerumine ainult kuni ühele viiendikule alale vähendaks ka emotsionaalse stressi ebasobivat mõju ning aitaks kogu meie alal uuesti kujundada ekspanstiivse homöostaasi seisundis oleva populatsiooni.

## K o k k u v õ t e

Populatsiooni struktuuri süvendatud uurimisel lähtuti järgnevast: 1) kuna populatsiooni struktuur ja temas toimuvad protsessid on oma olemuselt statistilised nähtused, on vajalik andmete statistiline analüüs ning meetodite rakendamise, mis võimaldavad saada statistilise analüüsi nõuetele vastavaid materjale; 2) et populatsiooni struktuur ja temas toimuvad protsessid on väga dünaamilised nii ajas kui ka ruumis ning neid mõjutavad paljud muutuvad tegurid, on populatsiooni kui terviku ja ta üksikelementide muutuste tegelike piiride ning omavaheliste seoste selgitamiseks vajalik koguda andmeid pikema ajavahemiku jooksul; 3) kuna populatsioon on keerukas bioloogiline süsteem, siis on selle tundmaõppimiseks vajalik süsteemne lähenemine ja süsteemne analüüs, s. t. tuleb selgitada populatsiooni alaosüsteemide kvantitatiivne koostis ning nendevaheliste seoste iseloom ja tugevus nende ajalises ja ruumilises muutuvuses.

Põdra populatsiooni sigimise ning ta soolise, vanuselise, sotsiaalse ja territoriaalse struktuuri analüüsimiseks kasutati 1961...1971. aastate sügie-talvistel ajujahtidel kogutud andmeid ajus olnud isendite arvust, nende soost ja vanusest (kas vasikas või vanem). Kokku laekus 11 aasta jooksul andmeid ajudest 33 964 kvartalis, millest aeti välja 14 190 põdragruppi kokku 43 566 isendiga.

Kõiki andmeid analüüsiti igal aastal viie analüüsirajooni ja kolme kuu lõikes. Koos vaadeldi ainult andmeid, mis usaldataval tasemel ei erinenud. Eri aastate, eri analüüsirajoonide ja eri kuude andmete erinevuste-eamasuete kind-

na-Eestis. Kogu vaadeldava perioodi oktoobrikuu andmete võrdlusele analüüsirajoonide lõikes ilmnes, et sel ajavahemikul esines kokku viis omavahel oluliselt erinevat jaotumustüüpi, mille ajalises ja ruumilises levikus esinevad kindlad seaduspärasused: kahte neist jaotumustüüpidest võib pidada põhilisteks, kuna ühe on üleminekutüüp ja kaks tüüpi on kujunenud populatsiooniseeste liikumistele tulemusena ning on seega ka nende liikumiste indikaatoriks. Võrdlus naaberaladega näitab, et aastail 1961...1964 langes Leningradi oblastile iseloomulik põdrakarjade jaotumus usaldatavalt kokku Ida-Eestis (Alutagusel) täheldatuga. Jaotumust määravaist tegureist on olulisemaks kliimaatilised tingimused; populatsiooni arvukus (asustuetihedus) mõjutab jaotumust alles teatud tiheduse piiri ületamisel (peale elutingimustelt sobivate alade asustamist); oluliselt mõjutavad jaotumust populatsiooniseeste liikumised (jaotumuste analüüs võimaldab nende esinemist ja ka liikumiste suunda selgitada!) ja sotsiaalne struktuur; võrdlus Poissoni jaotusega näitas põdrakarjade jaotumuse usaldatavat erinevust kõigil kuudel, aastatel ja kõigis analüüsirajoonides.

Arvestades Eestis kogutud andmeid põdrapopulatsiooni sigimise ja struktuuride dünaamikast, ei saa populatsiooniseeste ühikute eristamise aluseks võtta erinevusi produktiivsuses või populatsiooni struktuurides, nagu seda on tehtud. Meie materjali analüüs näitab, et pole mingit alust Eesti territooriumil eristada mitut põdrapopulatsiooni või populatsioonisisest alaühikut (geograafilist, lokaal- või elementaarpopulatsiooni).

Populatsiooni struktuuri ja produktiivsuse näitajana kasutatakse sageli liialt generaliseeritud hinnanguid, mis moonutavad tegelikkust ega võimalda leida eri näitajate vahelisi seoseid ega selgitada struktuuri, produktiivsust ja nende dünaamikat suunavaid tegureid. Populatsiooni struktuuri ja produktiivsuse detailanalüüsil on asendamatuks sellised indikaatorid nagu tihedus, frekvents, jaotumus, kaksikutega emaloomade osa vasikaga emaloomadest jt.

Populatsiooni homöostaasi tuleb ökoloogilisest aspektist vaadelda mitte populatsiooni arvukuse taseme säilitamisena, vaid populatsiooni struktuuri hoidmisena. Vastavalt populatsiooni seisundeile on eristatud ka kolm homöostaasi

seisundit: normaalne, ekspansiivne ja kaitsev homöostaas.

Populatsiooni ratsionaalseks kasutamiseks on vaja pötrade arv viia metsamajanduslikult lubatavale tasemele ning hoida õiget laskenormi ja -struktuuri rakendades ekspansiivse homöostaasi seisundis. Õige laskenormi määramist võimaldab populatsiooni produktiivsuse prognoosimine üldistava skeemi abil, õige laskestruktuuri tagamiseks on ettepanek rakendada S.S. Schwarzl poolt soovitatud "ökoloogilist vaakumit".

## K i r j a n d u s

1. A l l e n , D.L. Of fire, moose and wolves. - "Audubon", 1974, Vol. 76, No. 6, p. 38-49.
2. A u l , J., L i n g , H., P a a v e r , K. Eesti NSV imetajad. Tln., 1957, lk. 1-350.
3. B a l l e n b e r g h e , V., P e e k , J. Radio-telemetry studies of moose in northeastern Minnesota. - "J. Wildlife Manag.", 1971, Vol. 35, No. 1, p. 63-71.
4. B e r g e r u d , A.T. Numbers and densities. - IBP handbook No. 7, 1969, p. 21-42.
5. B l o o d , D.A. Variation in reproduction and production and productivity of an enclosed herd of moose (*Alces alces*). - XI Intern. Congr. of Game Biologists. Stockholm, 1974, p. 59-66.
6. B o n a c k , A. Westwanderung von Elchen, *Alces alces*. - "Säugetierkundl. Mitt.", 1961, Bd. 9, Nr. 4, S. 159-162.
7. B r i e d e r m a n n , L. Die Westvorstöße des Elchwildes (*Alces alces* L.) in Mitteleuropa in ihrer populationsdynamischen Bedeutung. - Zool. Garten N. P., 1968, Bd. 35, Hf. 4/5, S. 224-229.
8. B u b e n i k , A. Grundlagen der Wildernährung. Berlin, Deutscher Bauernverlag, 1959, S. 1-299.
9. B u b e n i k , A.B. Probleme der Wilddichte im Lichte der Wildsoziologie. - "Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen", 1967, Bd. 118, Nr. 2, S. 57-64.
10. B u b e n i k , A.B. North American moose management in light of European experiences. - 8<sup>th</sup> North

American Moose Conference and Workshop. Thunder Bay, Ontario, 1972, p. 276-295.

11. C h a p m a n , D.G. Population estimation based on change of composition caused by a selective removal. - "Biometrika", 1955, p. 279-290.
12. C u r r y - L i n d a h l , K. A note on the moose in Sweden. - "Terre et vie", 1961, Vol. 108, No. 1, p. 110-112.
13. D a h l b e r g , B.L. The moose returns. - "Wisconsin Conservat. Bull.", 1964, Vol. 29, No. 3, p. 16-17.
14. D a n i e l , O. Jooni jahinduse alalt. II. - "Eesti mets", 1934, lk. 58-63.
15. D o d d s , D.G. Observations of pre-rutting behaviour in Newfoundland moose. - "J. of Mammalogy", 1958, Vol. 39, No. 3, p. 412-416.
16. E b e r h a r t , L. Population analysis. - Wildlife Management Techniques, Washington, 1971, p. 457-495.
17. E d w a r d s , R.Y., R i t c e y , R.W. Reproduction in a moose population. - "J. Wildlife Manag.", 1958, Vol. 22 (3), p. 261-268.
18. E i b l - E i b e s f e l d t , I. Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. - "Z. Tierpsychol.", Berlin, 1950, Bd. 7, S. 558-586.
19. E i s e n b e r g , J.F. The social organizations of Mammals. - Handbuch der Zoologie, Berlin, 1966, Bd. 8, S. 1-92.
20. F i l o n o v , C.F., Z y k o v , C.D. Dynamics of moose populations in the forest zone of the European part of the USSR and in the Urals. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 3-4, p. 605-613.
21. F r e n z e l , L.D. Occurrence of moose in food of wolves as revealed by scat analyses: a review of North American studies. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 3-4, p. 467-479.

22. G a s a w a y , W.A., C o a d y , J.W. Review of energy requirements and rumen fermentation in moose and other ruminants. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 227-262.
23. G e i s t , V. A behavioural approach to the management of wild ungulates. - "Sci. Manag. Anim. Plant Communit. Conserv.", Oxford, 1971, p. 413-424.
24. G i l m o u r , J.S.L., G r e g o r , J.W. Demes: a suggested new terminology. - "Nature", 1939, Vol. 144.

laketegemiseks kasutati tavaliselt  $\chi^2$ -menetlust, samuti kasutati seda jaotumuste omavahelisel võrdlusel ja võrdluseel Poissoni jaotusega. Seoste ja nende tugevuse selgitamiseks kasutati korrelatsioonikordajad  $r$  ja astakkorrelatsioonikordajad  $r_g$ . Real juhtudel arvutati korrelatsioonimaatriksid raalil "Minsk-32".

Populatsiooni sigimise ja produktiivsuse selgitamisel kasutati kümnet eri näitajat, mille dünaamika ja omavaheliste seoste analüüs ning nende seostamine konkreetsete looduslike tingimustega võimaldas püstitada rea sigimisenäitajate dünaamika tüüpe, mida saab rakendada populatsiooni produktiivsuse prognoosimisel. Populatsiooni produktiivsuse alusel eristati kolm perioodi - kaks kõrge viljakusega perioodi ja nende vahel madala viljakuse periood. Kolmandal perioodil saavutati esimese perioodiga peaaegu võrdne produktiivsuse tase, kuid samal ajal oli vähenenud kaksikutega emaloomade osa ja suurenenud sigimisest osavõtvate ja ühe vasikaga emaloomade osa. Põhjuseks on kas emasloomade vanuselise struktuuri muutus (küttimine, immigratsioon) või eelnenud ebasobivate tingimuste mõjul nõrgema konstitutsiooni-ga aastakäikude suurem osa sigivate emasloomade hulgas. Vastavate andmete analüüs kogu põdra areali ulatuses näitas, et potentsiaalne viljakus on põdral kogu areali ulatuses sama, selle realiseerimine aga sõltub konkreetsetest tingimustest. Näiteks Eestis esines vaadeldaval ajavahemikul aastaid, kus produktiivsus saavutas kogu areali ulatuses täheldatuet nii maksimaalse kui ka minimaalse suuruse.

Kolmikute-nelikute esinemissageduse ja kirjanduses toodud andmete analüüs võimaldas järeldada, et nende esinemine pole mitte juhuslik ja haruldane nähtus (ei vasta Poissoni jaotusele!), vaid seaduspärane, mis võimaldab kolmikute-ne-

33. H o u s t o n , D. Aspects of the social organization of moose. - IUCN Publ. New ser., 1974, Vol. 1, No. 23/2, p. 690-696.
34. I d e t r o m , J.M. The Moose in Minnesota. - Techn. Bull. Minn. Dept. Conserv. Fish and Game, 1965, No. 9, p. 57-98.
35. J o r d a n , P.A., B o t k i n , D.B., W o l f e , M.L. Biomase dynamics in a moose population. - "Ecology", 1970, Vol. 52, No. 1, p. 147-152.
36. J u n i o r , P. Matematische Gedanken über die altereklassenmäßig gegliederte Bewirtschaftung einiger Schalenwildarten. - "Z. Jagdwiss.", 1966, 12, Nr. 4, S. 145-160.
37. K a e m p f , T. Obserwacje nad losiami Puezczy Kampnoskiej. - "Lowiec polski", 1966, nr. 1, 5.
38. K e l k e r , G.H. Estimating Deer Populations by a Differential Hunting Loss in the Sexes. - Proc. Utah Acad. Sci., Arts and Letters, 1940, Vol. 17, p. 65-69.
39. K e l k e r , G.H. Sex-ratio equations and formulae for determining wildlife populations. - Proc. Utah Acad. Sci., Arts and Letters, 1940, Vol. 19, p. 189-198.
40. K e l s a l l , J. Structural adaptations of moose and deer for snow. - "J. of Mammalogy", 1969, Vol. 50, No. 2, p. 302-310.
41. K o i v i s t o , I. Hirvikantamme rakenteesta, liisääntymisestä ja verotuksesta. - "Suomen Riista", 16, 1963, s. 7-22.
42. K o i v i s t o , I. Hirvi. - Suomen nisäkkäät, 2. Helsinki, 1972, s. 356-382.
43. K r a f f t , A. Management of moose in a norwegian forest. - "Medd. Stat. viltundersök.", 1964, Ser. 2, No. 16, p. 1-61.
44. K u m a r i , E. Eesti NSV linnud. Tln., 1954.
45. L e n t , P.C. A review of rutting behavior in moose. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 307-323.

46. L e R e s c h e , R. Migrations and population mixing of moose on the Kenai Peninsula (Alaska). - In: 8<sup>th</sup> North American Moose Conference and Workshop, Ontario, 1972, p. 185-207.
47. L e R e s c h e , R.E. Moose migrations in North America. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 393-415.
48. L i n g , H. Põder (*Alces alces* L.) ja metsamajandus. - EHSV TA Looduseuurijate Seltsi aastaraamat, 54. kd., Tartu, 1961, lk. 227-249.
49. L i n g , H. Põdra minevikust, olevikust ja tulevikust. - "Eesti Loodus", 1962, nr. 6, lk. 338-343.
50. L i n g , H. On the Composition and Productivity of the Moose (*Alces alces*) Population in the Estonian SSR. - "Suomen Riista", 1970, No. 2, p. 14-23.
51. L i n g , H. On productivity dynamics of the Estonian moose population. - "Aquila Ser. Zool.", 1972, No. 13, p. 61-64.
52. L i n g , H. Veel kord põdra minevikust, olevikust ja tulevikust. - "Eesti Loodus", 1972, Nr.10, lk. 607-611.
53. L i n g , H. On the possibilities of employing abundance, frequency and density in sample areas for estimating numbers of moose (*Alces alces* L.). - Estonian Contr. to the Intern. Biol. Progr. VIII. Tartu, 1975, p. 132-194.
54. M a r k g r e n , G. Puberty, dentition and weight of yearling moose in a Swedish country. - "Viltrevy", 1964, Vol. 2, No. 7, p. 409-417.
55. M a r k g r e n , G. Reproduction of moose in Sweden. - "Viltrevy", 1969, Vol. 6, No. 3, p. 127-299.
56. M a r k g r e n , G. The moose in Fennoscandia. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 185-194.

57. M a r k g r e n , G. Factors affecting the reproductions of moose (*Alces alces*) in three different Swedish areas. - XI Intern. Congr. of Game Biologists. Stockholm, 1974, p. 67-70.
58. M a r k g r e n , G. The question of polygamy at an unbalanced sex ratio in the moose. - Intern. Symp. "The behaviour of ungulates and its relation to management". Univ. of Calgary. Switzerland, 1974, p. 756-758.
59. M a r t e n e o n , A. Wild, Wald und Jagd in den Ruse. - Ostseeprovinzen. Neudamm, 1899.
60. M c G i l l i s , J.R. The Kidney fat index as an indicator of condition in various age and sex classes of moose. - In: 8<sup>th</sup> Nort American Moose Conference and Workshop, Ontario, 1972, p. 105-114.
61. M e r e s t e , U. Statistika Uldteooria. Tln., 1975, lk. 1-496.
62. M i v k w i t z , A. Zwei Elcharten? - "Baltische Waidmanneblätter", 1901, S. 10-11.
63. M y s t e r u d , I. Behaviour of the brown bear (*Ursus arctos*) at moose kills. - "Norwegian Journal of Zoology", 1973, Vol. 21, No. 3, p. 267-272.
64. M ä k i n e n , Y. Tilastotiedettä biologille. Turku, 1974, e. 1-306.
65. N o l c k e n , A. Zwei Elcharten. - "Baltische Waidmannsblätter", 1901, S. 67-69.
66. N o v a k o v a , E., H a n z l , R. Standortbedingungen und Hirschgeweihqualität. - "Schweiz. Z. Forstwesen", 1967, 118, Nr. 10, S. 662-670.
67. O l d e m e y e r , J.L. Nutritive value of moose forage. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, Nr. 1-2, p. 217-226.
68. O n d e r s c h e k a , K. Wildtierernährung und Wildtierökologie aus der Veterinärmedizin. - "Allg. Forstzeitung", 1975, Bd. 86, Nr. 2, S. 53-57.

69. P a r i k , Ü. Jahipidamine sõralistele Beetie. - "Jaht ja ulukid", ENSV Jahimeeste Seltsi aastaraamat 1969-1972, Tln., 1974, lk. 91-100.
70. P e e k , J.M. A review of moose food habits studies in North America. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 195-215.
71. P e e k , J., L o v a a s , A. Differential distribution of elk by sex and age on the Gallatin winter range Montana. - "J. Wildlife Manag.", 1968, Vol. 32, No. 3, p. 553-557.
72. P e t e r e o n , R.L. North American moose. - Toronto, 1955.
73. P e t e r e o n , R.O., A l l e n , D.L. Snow conditions as a parameter in moosewolf relationships. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 3-4, p. 481-492.
74. P h i l l i p e , R.L., B e r g , W.E., S i n i f f , D.B. Moose movement patterns and range use in North-Western Minnesota. - "J. Wildlife Manag.", 1973, Vol. 37, No. 3, p. 266-278.
75. P i e l o w e k i , Z. Die Wiedereinbürgerung des Elches-Alces alces (L.) im Kampinoo-Nationalpark in Polen. - "Z. Jagdwiss", 1969, Bd. 15, Nr. 1, S. 6-17.
76. P i m l o t t , D.H. Reproduction and productivity of Newfoundland moose. - "J. Wildlife Manag.", 1959, Vol. 23, p. 381-401.
77. P u l l i a i n e n , E. Suden ravinnoeta ja saalistuetaoista. - "Suomen Riista", 1963, Nr. 16, s. 136-150.
78. P u l l i a i n e n , E. Studies on the wolf (*Canis lupus* L.) in Finland. - Annal. Zool. Fennici, 1965, 2, p. 215-259.
79. P u l l i a i n e n , E. Seasonal movements of moose in Europe. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 379-392.

80. R a a m a o t , J. Haruldasemateet jahiloomadest Beetis (Suviööd reisimuljed Virumaa ja Tartumaa met-sadest.). - "Beeti Kütt", 1922, lk. 122-124.
81. R a j a k o s k i , B., K o i v i s t o , L. Hirvi-naaraiden sukukypeyysiästä Suomeea. - "Suomen Rieta", 1966, 18, s. 157-162.
82. R a u s c h , R.A., B r a t h i e , A. Annual of moose calf production and mortality in south-central Alaska. - In: Proc. 45<sup>th</sup> Annual Cauf. West Assoc. State Game and Fish Commissioners, Auohorage, Alaska, 1965, p. 140-146.
83. S a s e , P. Zum Artikel des Herrn K. Greve, Moskau, Zur Geschichte der Ausrottung des Elches in Europa, und seine heutige Verbreitung. - "Bal-tische Waidmannsblätter", 1904.
84. S c h l a d w e i l e r , P., S t e r e n s , D. Rep-rodution of shiras moose in Montana. - "J. Wildlife Manag.", 1973, Vol. 37, No. 4, p. 535-554.
85. S c h w e r d t f e g e r , F. Ökologie der tiere. Bd. 2. Demökologie. Hamburg und Berlin, 1968.
86. S i m k i n , D.W. Reproduction and productivity of moose Northwestern Ontario. - "J. Wildlife Ma-nag.", 1965, Vol. 29, p. 740-750.
87. S i m k i n , D.W. Reproduction and productivity of moose. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 3-4, p. 517-525.
88. S k u n c e , F. Älgen. Studier, Jakt och värd. - Stockholm, 1949.
89. S t r i n g h a m , S.F. Mother-infant relations in moose. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 1-2, p. 325-369.
90. V e r m e , L.J. Reproductive patterns of whitetailed deer related to nutritional plane. - "J. of Wildlife Manag.", 1969, Vol. 33, p. 881-887.
91. V o s , A., B r o x , P., G e i s t , V. A Reiew of social behaviour of the North American

Servide during the reproductive period. In: The American Midland Naturalist. The University of Notre Dame, Notre Dame, Indiana, 1967, Vol. 77, No. 2, p. 390-417.

92. **W a e m u t h**, P. Tabellarische Naturgeschichte der Säugetiere d. Oestseeprovinzen. Reval, 1908.
93. **W e b e r**, E. Grundriss der Biologischen Statistik. Jena, Gustav Fischer Verl., 1967.
94. **W o l f**, J. Einiges über unser Elchwild. - "Baltische Waidmannsblätter", 1902, S. 5-9.
95. **W o l f e**, M.L. An overview of moose reactions with other animals. - "Natur. can.", 1974, Vol. 101, No. 3 - 4, p. 437-465.
96. Андреевко К.П., Стрельников А.П., Тихонов И.Ф. К вопросу изучения причин облысения лосей. - "Уч. зап. Петрозаводского ун-та", 1967 (1969), 15, № 3, с. 200-202.
97. Аршавский И.А. К обоснованию понятия "функция развития" во внутриутробном периоде млекопитающих и человека в связи с проблемой профилактики физиологической незрелости. - В сб. "Проблемы современной эмбриологии", Изд. Ленинградского ун-та, 1956, с. 267-277.
98. Балейшис Р.М. Определение наступления половой зрелости *Alces alces* L. по слоям дентина резцов. - "Первый междунар. териолог. конгресс", М., 1974, с. 40-41.
99. Банников А.Г., Теплов В.П. Движение численности и плотности населения лося в РСФСР. - В сб. "Биол. и промысел лося", № 1, М., Россельхозиздат, 1964, с. 5-12.
100. Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., Изд. иностр. лит., 1962, с. 1-260.
101. Блауберг И.В., Юдин Э.Г. Становление и сущность системного подхода. М., "Наука", 1973, с. 1-270.
102. Болденков С.В. Динамика численности и некоторые данные о добыче лося в украинской ССР. - В сб. "Развитие охотничьего хозяйства украинской ССР", Киев, 1973, с. 147-149.
103. Бочаров М.К. Методы математической статистики в географии. М., "Мысль" 1971, с. 1-375.

104. Бубеник А.Б. Плотность населения охотничьих животных, кормовая емкость угодий и повреждение леса охотничьими животными. - В сб. "Биол. и промысел лося", № 2, М., Россельхозиздат, 1965, с. 265-279.
105. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., "Наука", 1969, с. 1-231.
106. Верещагин Н. Лоси в Ленинградской области. - "Охота и охотн. х-во", 1965, № II, с. 16-18.
107. Галака Б.А. Лоси пришли в Карпаты. - "Природа", 1969, № 12, с. 96.
108. Галанцев В.П., Кисляков Ю.Я., Скалинов С.В. Математическое моделирование динамики популяции лося (*Alces alces*). - "Зоол. ж.", 1975, т. 54, вып. 5, с. 752-762.
109. Гелтнер В.Г. Некоторые черты истории и современное состояние ареала лося в европейской части Советского Союза. - В сб. "Вопр. охотн. х-ва СССР", М., "Колос", 1965, с. 63-69.
110. Гелтнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Т. Млекопитающие Советского Союза. Т. I. М., "Высшая школа", 1961, с. 1-776.
111. Герасимов Ю.А. Опыт авиаучета лосей в Московской области и проверка результата методом математической статистики. - В сб. "Совещание по вопросам организации и методам учета ресурсов фауны наземных позвоночных". Тезисы докладов, М., 1961.
112. Гимельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Ратнер В.А. Динамическая теория биологических популяций. - Под редакцией Р.А. Полуэктова. М., "Наука", 1974, с. 1-456.
113. Горегляд Х.С., Литвинов В.Ф. Болезни лосей. - В сб. "Березинский заповедник", вып. 3, Минск, "Ураджай", 1974, с. 51-55.
114. Дементьев В.И. Численность и структура популяции лосей Ленинградской области. - "Материалы Научно-техн. конференции Лесохоз. фак. Ленингр. лесотехн. акад. 1967", Л., 1967.
115. Джупина С.И., Свиридов А.А. Ящур в условиях эксперимента. - "Ветеринария", 1965, № 5, с. 47-48.

116. Джурович В.М., Михайлов А.П. Опыт одомашнивания *Alces alces* L. (*Artiodactyla*) на Костромской лесоферме. - "Первый междунар. териолог. конгресс", М., 1974, с. 186-187.
117. Джурович В.М., Михайлов А.П. Использование лосями древесной зелени. - "Охотничье хозяйство в интенс. компл. лесном хозяйстве", Каунас-Гирьонис, 1975, с. 120-121.
118. Дунин В.Ф. Химический состав и питательная ценность зимнего древесно-веточного корма лося. - В сб. "Березинский заповедник", вып. 3, Минск, "Ураджай", 1974, с. 32-35.
119. Дэвис Д.Е., Христиан Дж.Ди. Популяционная регуляция у млекопитающих. - "Первый междунар. териол. конгресс", М., 1974, с. 201-204.
120. Ельский Г.М. Типы популяции благородного оленя и косули в Украинских Карпатах. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 37-38.
121. Хирнов Л.В. Миграции лосей в Европейской части СССР. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 80-104.
122. Хирнов Л.В., Метельский А.П. О численности и промысле лосей в Московской области. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1965, № 2, с. 240-258.
123. Заблоцкая Л.В. Причины гибели лосей в различных географических районах. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 105-129.
124. Заблоцкая Л.В. Динамика местных популяций лося на примере Подмоскovie. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 71-73.
125. Заринов Р.З., Знаменский В.А. Численность, размещение и перспективы лосиного поголовья в ТАССР. - В сб. "Природн. ресурсы Волжско-Камского края", М., "Наука", 1964, с. 16-29.
126. Зыкова Л.Ю. Движение численности и некоторые сведения по экологии лося в Окском заповеднике. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., 1964, № 1, с. 127-142.

127. Зыков К.Д., Сапетин Я.В. Математическая модель распределения населения лосей. - В сб. "Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши", М., 1967, с. 140-142.
128. Иванаскас Т.Л. Состояние фауны Литвы и ее реконструкция. - В сб. "Научная сессия по вопросам биологии и сельского хозяйства", Рига, 22-26 окт. 1951 г.", М., 1953, с. 31-38.
129. Иванов Ф.В. Методы учета охотничьих зверей и птиц в системе охотничьих хозяйств. - "Тр. 9-го Междунар. конгресса биологов-охотоведов, 1969", М., 1970, с. 307-308.
130. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таяжного северо-запада СССР. Л., "Наука", 1975.
131. Канаков Е.С. О соотношении полов в популяции лося Калининской области. - В сб. "Совр. состояние и пути развития охотовед. науки в СССР", Киров, 1974, с.86.
132. Киселев Д.П. К вопросу о соотношении полов в естественных популяциях животных. - "Тр. Окского государственного заповедника", "Лесн. пром-сть", М., 1967, вып. 7, с. 125-132.
133. Киселева Е.Г., Приклонский С.Г., Теплов В.П. Материалы по размещению запасов лося, его плодовитости и соотношению полов. - "Тр. Окского гос. зап.", Воронеж, 1965, вып. 6.
134. Кнорре Е.П. Экология лося. - "Тр. Печоро-Ильчского гос. зап." Сыктывкар, Коми книжное изд-во, 1959, вып. 7, с. 5-122.
135. Кнорре Е.П. Итоги и перспективы одомашнивания лося. - "Тр. Печоро-Ильчского гос. зап.", 1961, вып. 9.
136. Кожухов М.В. Итоги 20-летней экспериментальной работы по одомашниванию лося в Печоро-Ильчском заповеднике. - В сб. "Одомашнивание лося", М., "Наука" 1973, с. 17-27.
137. Козло П.Г. Динамика численности и морфологические особенности популяции *Alces alces L. (Artiodactyla)* Березинского заповедника. - "Первый междунар. териолог. конгресс", М., 1974, с. 280.
138. Козловский А.А. Лесные охотничьи угодья. М., "Лесн. пром-сть", 1971, с. 1-158.

139. Корнеев Г.А. Возможный механизм регуляции пола у грызунов. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 122-124.
140. Корочкина Л.Н. Факторы, влияющие на соотношение пола у зубров. - В сб. "Беловежск. пуца", Минск, "Ураджай", 1968, вып. 2, с. 139-147.
141. Крайнев Е.Д. Некоторые итоги учета численности добываемой дичи на Украине. - Первая научная конф. по развитию охотн. хозяйства Укр. ССР, тезисы докладов I, Киев, 1968, с. 123-127.
142. Кубанцев Б.С. Условия существования и пол у млекопитающих. - "Уч. зап. Волгоградск. гос. пед. ин-та", 1964, вып. 16, с. 26-84.
143. Кубанцев Б.С., Дьяконов В.Н., Рыбакова Т.И. Плотность популяции и динамика полового состава у млекопитающих. - "Экология", 1970, № 3, с. 49-57.
144. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., "Высшая школа", 1968, с. 1-284.
145. Ларин Б.А. О понятии "популяция" в прикладной экологии млекопитающих. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 8-11.
146. Ларин Б.А. Концепции популяционной структуры вида и охотничье хозяйство. - В сб. "Совр. состояние и пути развития охотовед. науки в СССР", Киров, 1974, с. 53-54.
147. Линг Х.И. Фауна промысловых млекопитающих ЭССР и пути ее реконструкции. - Автореф. дисс., Тарту, 1955.
148. Линг Х.И. Изменения численности и распространения лосей в Эстонии за последние столетия. - В сб. "География населения наземных животных и методы его изучения". Изд-во АН СССР, М., 1959, с. 208-216.
149. Линг Х.И. Движение численности, распространение и плотность населения лосей в Эстонии. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., 1967, № 3, с. 48-56.
150. Линг Х.И. Динамика продуктивности лосей в Эстонии. - "Экология", 1973, № 4, с. 81-88.
151. Линг Х.И. Многоплодие самок у лосей и продуктивность популяции. - Бюлл. МОИП, отд. окол. 79(4), 1974, с. 5-14.

152. Линг Х.И. Динамика структуры и продуктивности популяции *Alces alces* в Эстонии. - "Первый междунар. термол. конгресс", М., 1974, с. 365-366.
153. Линг Х.И. Возможности использования данных о структуре популяции копытных и ее динамики для рациональной эксплуатации их запасов. - В сб. "Охотничье хоз-во в интенс. компл. лесном хоз-ве", Каунас-Гирионис, 1975, с. 134-135.
154. Лихачев Г.Н. Лоси в Тульских засеках в 1935-1951 гг. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1965, № 2, с. 66-80.
155. Дозан М.Н. Лоси в Молдавии. - "Природа", 1969, № 12, с. 96.
156. Лошкарев Г.А. Биологические группировки зайца-русака на Северном Кавказе. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 50-51.
157. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., "Мир", 1968, с. 1-597.
158. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., "Мир", 1974, с. 1-460.
159. Макарова О.А. Некоторые данные по размножению лосей в Завидовском охотхозяйстве под Москвой. - "Уч. зап. Калининск. гос. пед. ин-та", т. 67, 1969.
160. Малиновская Г.М. Химический состав листьев основных древесно-веточных кормов, поедаемых оленем. - В сб. "Беловеж. пуца", Минск, "Ураджай", 1973, вып. 7, с. 175-184.
161. Мартыненко Н.А. Эмбриональная смертность сельскохозяйственных животных и ее предупреждение. Киев, "Урожай", 1971, с. 1-298.
162. Михайлов А. Химический состав лесных кормов и их использование лосями. - МОИП, доклады 1970 и I полугодие 1971 г., 1972, с. 78-79.
163. Михайлов А. Использование лосями летних кормов. - "Охота и охотн. х-во", 1972, № 6, с. 24-25.
164. Мятинг Л. Охота в Эстонии. Таллин. 1965, с. 1-63.
165. Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М., Изд. Акад. наук СССР, 1955, с. 1-402.

166. Насимович А.А. Используемая лосем территория. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1965, № 2, с. 9-16.
167. Наумов Н.П. Структура популяции и динамика численности наземных позвоночных. - "Зоол. журнал", 1967, вып. 10, с. 1470-1485.
168. Наумов Н.Н. Развитие представлений о популяциях в экологии животных. - В сб. "Очерки по истории экологии", М., "Наука", 1970, с. 106-146.
169. Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих. - "Зоол. ж.", 1971, вып. 7, с. 965-980.
170. Наумов Н.П. Теоретические основы и принципы экологии. - В сб. "Совр. пробл. экологии", М., 1973, с. 3-20.
171. Наумов Н.П. Популяционная экология. Проблемы и задачи. - В сб. "Совр. пробл. экологии", М., 1973, с. 76-87.
172. Наумов Н.П. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц). - "Зоол. ж.", 1975, вып. 6, с. 832-847.
173. Наумов С.П., Гибет Л.А., Шаталова С.П. Динамика полового состава при изменениях численности млекопитающих. - "Ж. общ. биол.", 1969, 30, № 6, с. 673-680.
174. Новиков Г.А. Сто лет экологии Эрнста Геккеля. - В сб. "Очерки по истории экологии", М., "Наука", 1970, с. 22-76.
175. Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К. Звери Ленинградской области. Л., Изд. Ленинградского ун-та, 1970, с. 1-360.
176. Новиков Г.А., Иванов П.Д. Появление лосей в пределах Ленинграда. - "Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1970, т. 75, № 6, с. 27-35.
177. Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965, с. 1-494.
178. Павлов М.П., Язан Ю.П. Случай многоплодия у лосей. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 335-336.
179. Перовский М.Д. Потенциальная плодовитость лосей в различных ландшафтах. - В сб. "Совр. состояние и пути развития охотовед. науки в СССР", Киров, 1974, с. 105-106.

180. Петровский Ю.Т. и др. Лоси в Витебской области Белоруссии. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 57-62.
181. Петрусевич К. Об экологической организации популяции. - "Первый междунар. териол. конгресс", М., 1974, с. 120-123.
182. Плохинский Н.А. Биометрия. М., Изд. Моск. у-та, 1970, с. 1-367.
183. Приклонский С.Г., Червонный В.В. Продуктивность лосиного стада в Европейской части РСФСР и возможности ее увеличения. - В сб. "Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР", Мат. Всес. науч.-производст. конф., часть I. Киров, 1969, с. 222-224.
184. Раков Н.В. Географические и экологические популяции лосей в Амуро-Уссурийском крае. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1964, № I, с. 44-100.
185. Раков Н.В. Материалы по распространению и экологии лосей в Амуро-Уссурийском крае. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1965, № 2, с. 28-65.
186. Раков Н.В. О значении некоторых факторов изоляции в проявлении и сохранении подвидовых признаков у лосей в Амуро-Уссурийском крае. - В сб.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды всесоюзного совещания, Свердловск, 1965, с. 271-278.
187. Рафес П.М. Развитие учения о биогеоценозах. - В сб. "Очерки по истории экологии", М., "Наука", 1970, с. 147-194.
188. Реймарс Н.Ф. Экологические сукцессы и промысловые животные. - В сб. "Охотоведение", М., "Лесн. пром-ть", с. 67-108.
189. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М., "Мир", 1969, с. 1-215.
190. Русаков О.С. Движение численности и распределение лосей в Ленинградской области. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 63-71.

191. Русаков О.С. Распространение, ресурсы и хозяйственное использование копытных в северо-западных областях Европейской части СССР. - В сб. "Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий", М., "Колос", 1969, с. 149-169.
192. Русаков О.С. Миграция лосей в северо-западных областях европейской части СССР. - Сб. науч.-тех. информ. ВНИИ охот. х-ва и звероводства, 1973, т. 40-41, с. 60-67.
193. Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих. - Тр. Ин-та биологии АН СССР Уральск. фил., вып. 39, Средне-Уральское книжное изд-во, 1964, с. 1-88.
194. Смирнов В.С. Математические предпосылки учета численности охотничьих животных. - "Тр. Окского гос. зап.", вып. 9, 1973, с. 13-29.
195. Смирнов М.Н. Территориальные группировки косули западного забайкалья. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 53-55.
196. Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Изд. сельскохоз. лит., жур. и плакатов, 1961, с. 1-503.
197. Сысоев Н.Д. К биологической характеристике и перспективам использования популяции лося Владимировской области. - "Исслед. по фауне Сов. Союза", М., 1968.
198. Теплов В.П. О принципах гибели лосей и факторах, влияющих на ее интенсивность. - "Зоол. ж.", т. 27, 1948, вып. 1.
199. Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги. - "Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника", вып. 8, Сыктывкар, Коми книжное изд-во, 1960, с. 1-221.
200. Теплова Е.Н. О стадности лосей в центральных областях РСФСР. - "Тр. Окского гос. зап.", вып. 7, М., "Лесн. пром-сть", 1967, с. 116-124.
201. Тимофеева Е.К. К методике изучения зимней экологии лося. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 257-266.
202. Тимофеева Е.К. Лось. Л., Изд. Ленингр. ун-та, 1974, с. 1-166.

203. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., "Наука", 1973, с. 1-277.
204. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., "Мир", 1971, с. 1-463.
205. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., "Мир", 1975, с. 1-271.
206. Федоров В.Д. Особенности организации биологических систем и гипотеза "вспышки" вида в сообществе. - Вестник Моск. ун-та, М., 1970, вып. 2, с. 71-81.
207. Филонов К.П. Некоторые особенности естественной смертности копытных в заповедниках европейской части РСФСР. - В сб. "Охотничье хозяйство в интенс. компл. лесном хозяйстве", Каунас-Гирионис, 1975, с. 58-59.
208. Флинт В.Е. Типы пространственной структуры популяций у млекопитающих. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 11-13.
209. Флинт В.Е. О пространственных границах популяции и ее элементов у мелких млекопитающих. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 13-15.
210. Флинт В.Е. Зональные особенности пространственной структуры популяции у мелких млекопитающих. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 15-18.
211. Херувимов В.Д. Лось. Воронеж, Центрально-Черноземное книжное издательство, 1969.
212. Червонный В.В. Об экологии, лесохозяйственном значении и промысле лося на Карельском перешейке. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1967, № 3, с. 177-188.
213. Червонный В.В. Динамика численности лося на территории Европейской части РСФСР. - Моск. общ. исп. природы. Доклады за II полугодие 1968 г. и 1969 г., М., 1971, с. 91-93.
214. Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных. - Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1960. вып. 20.
215. Шварц С.С. Популяционная структура вида. - "Зоол. ж.", 1967, вып. 10, с. 1456-1469.

216. Шварц С.С. Эволюционная экология животных. - Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР, Свердловск, 1969, с. I-198.
217. Шварц С.С. К истории основных понятий современной экологии. - В сб. "Очерки по истории экологии", М., "Наука", 1970, с. 89-105.
218. Шварц С.С. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства. - "Тр. 9-го Междунар. конгресса биологов-охотоведов, 1969", М., 1970, с. 74-77.
219. Шварц С.С. Актуальные проблемы учения о популяции и популяционная структура вида. - В сб. "Популяционная структура вида у млекопитающих", Моск. о-во исп. природы, М., 1970, с. 6-8.
220. Шварц С.С. Теоретические основы и принципы экологии. - В сб. "Совр. пробл. экологии", М., 1973, с. 21-31.
221. Шварц С.С. Эволюционная экология. - В сб. "Совр. пробл. экологии", М., 1973, с. 52-62.
222. Шварц С.С. Биологические основы охотничьего хозяйства. - В сб. "Совр. состояние и пути развития охотовед. науки в СССР", Киров, 1974, с. 9-11.
223. Шубин Г.Г., Язан Ю.П. Опыт организации и ведения лосе-промыслового хозяйства. - "Тр. Печоро-Ильчского гос. зап.", Сыктывкар, Коми книжное изд-во, 1959, вып. 7, с. 213-240.
224. Юргенсон П.Б. Роль фактора беспокойства в экологии зверей и птиц. - "Зоол. ж.", 1962, вып. 7, с. 1056-1060.
225. Юргенсон П.Б. Структура и состав популяции лося в лесных охотничьих угодьях. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1964, № I, с. 13-34.
226. Юргенсон П.Б. Возрастная структура популяций и динамика плодовитости охотничьих животных. - "Зоол. ж.", 1966, вып. 2, с. 161-171.
227. Юргенсон П.Б. Охотничьи звери и птицы. М., "Лесн. промыш-сть", 1968, с. 1-308.
228. Юргенсон П.Б. Изменение в фауне охотничье-промысловых животных северного Подмосковья за последние 30-50 лет. - Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, вып. 2, с. 23-34.

229. Юргенсон П.Б. Учет зимней численности охотничьих зверей и птиц по экскрементам. - "Тр. 9-го Междунар. конгресса биологов-охотоведов, 1969", М., 1970, с. 287-288.
230. Юргенсон П.Б. Теория размещения, пространственный анализ и прикладная экология животных. - Булл. МОИП, отд. биол., 1970, вып. 6, с. 5-16.
231. Юргенсон П.Б. Прикладное значение учения о популяциях охотничьих животных. - В сб. "Охотоведение", ХХХ, М., "Лесн. пром-сть", 1972, с. 49-66.
232. Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М., "Лесн. пром-сть", 1973, с. I-I75.
233. Юрлов К.Т. Об изменении ареала лося в южной части Западно-Сибирской низменности. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1965, № 2, с. I7-27.
234. Язан Ю.П. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяции мигрирующих лосей Печорской тайги. - "Тр. Печоро-Илычского гос. зап.", 1961, вып. 9, с. II4-201.
235. Язан Ю.П. Плотности населения и показатели плодовитости лося Печорской тайги. - В сб. "Биол. и промысел лося", М., Россельхозиздат, 1964, № I, с. IOI-II3.
236. Язан Ю.П. Охотничьи звери печорской тайги (биология популяций, механизмы регуляции численности). Киров, Книгоиздат, 1972, с. I-384.
237. Язан Ю.П., Глушков В.М. Поведение лосей в снежный период. - Сб. научн.-техн. информ. ВНИИ охот. х-ва и звероводства, 1973, т. 40-4I, с. 67-72.
238. Язан Ю.П., Кнорре Е.П. Проблема хозяйственного использования лосей в СССР. - "Тр. Печоро-Илычского гос. зап.", вып. II, Сыктывкар, Коми книжное изд-во, 1964, с. 7-18.
239. Язан Ю.П., Кожухов М.В. Некоторые особенности терморегуляции у лосей. - "Тр. Печоро-Илычск. гос. зап.", 1964, вып. II, с. 67-74.

Лось в Эстонии.  
Опыт системного анализа популяции

Х. Линг

Р е з ю м е

При углубленном анализе структуры популяции лося исходили из следующего:

1) так как структура популяции и происходящие в ней "жизненные процессы" по своей природе являются статистическими явлениями, то необходим статистический анализ данных и использование методов, позволяющих получить для такого анализа пригодные материалы;

2) структура популяции и происходящие в ней "жизненные процессы" очень динамичны в пространстве и во времени и находятся под влиянием многих переменных; для выяснения действительных границ изменчивости и взаимосвязей необходим сбор данных за длительный период;

3) так как популяция представляет собой сложную биологическую систему, то необходим системный подход, т.е. выяснение количественного состава subsystem и характер связей между ними в их динамике, в пространстве и во времени.

Для анализа половой, возрастной, генерационной, социальной и территориальной структуры популяции лося использовали данные Эстонии 1961 - 1971 гг. о регистрации числа, пола и возраста (теленки или старше) лосей на осенних облавных охотах. За этот период собраны сведения об облавах в 33964 кварталах, где учтено 14190 групп и 43566 особей лося.

Все данные проанализированы по пяти районам анализа, по годам и по трем месяцам. Вместе анализировали только данные, которые, используя критерий  $\chi^2$ , на достоверном уровне не различались.  $\chi^2$  использовали и при сравнении распределений между собой и с распределением Пуассона. Для оценки связей и силы корреляции использовали коэффициент корреляции  $r$  и  $r_{\text{в}}$ .

При выяснении системы размножения и продуктивности популяции лося использовались 10 показателей. Анализ динамик и

связей их с конкретными условиями позволил выявить ряд типов динамики показателей размножения. Последние позволяют прогнозировать продуктивность популяции, на основе которой рассматриваемый промежуток времени разделяется на три естественных периода: два из них (с 1961 по 1963 г. и 1968 по 1971 г.) характеризуются высокой продуктивностью и третий (с 1964 по 1967 гг.) — низкой. В третьем периоде уровень продуктивности достиг уровня первого периода, но в то же время было меньше двоек и больше самок с телятами. Причиной этого было или омоложение популяции (вследствие охоты и иммиграции) или качественное различие генерации. Анализ продуктивности популяции из разных частей ареала показал, что потенциальная продуктивность одинакова на всем протяжении ареала, величина же ее реализации зависит от конкретных жизненных условий и структуры популяции. Сравнение собственных и литературных данных о наличии у лосих троен и четверен позволило утверждать, что это не случайное, а вполне закономерное явление. Частота их встречаемости не соответствует распределению Пуассона и является индикатором условий жизни и возрастной структуры популяции.

Для выяснения переходного коэффициента между показателем плотности (особей на квартал) и абсолютной численности популяции сравнивали показатели плотности с официальными учетными данными, величиной популяции, которая вычислена на основании влияния отстрела на изменение показателя плотности и изменения возрастной структуры. На основе объективных данных реконструированная динамика численности заметно отличается от официальных данных: уже в 1970 году последние были на 5000 особей меньше действительного. Абсолютная плотность (особей на 1000 га) в 5,3 раза больше показателя плотности.

Анализ динамики всех показателей размножения, продуктивности, плотности и динамики распространения и численности позволил заключить, что Эстонская популяция лося — открытая популяция, на которую заметное влияние оказывают иммиграция и эмиграция и обширные внутривидовые перемещения. Для характеристики социальной структуры использовали данные о составе групп от 1 до 5 особей. Анализировали частоту встречаемости разных композиций по годам и месяцам. Выявленные закономерности позволяют данные социальной структуры исполь-

зовать в качестве индикаторов продуктивности и возрастной структуры популяции. Наряду с одиночками и типичными "молочными (или материнскими)" группами наличие других социальных группировок не позволяет считать лося типично одиночным или оседейноживущим.

Из территориальной структуры популяции анализировали распространение, встречаемость и динамику во времени и в пространстве группы особей, т.е. элементарные территориальные единицы популяции. Сравнение распространения разной величины групп в разные месяцы показало наличие двух типов распределения - осеннюю и зимнюю. Переход от одного типа к другому происходит в разные годы и в разные месяцы с разной интенсивностью. Анализ осеннего распределения показал, что на основе данных всей республики встречаемость групп разной величины (их распределение) не зависит от плотности и, следовательно, средняя величина групп в это время не может быть индикатором численности. За II-летний период, по данным анализа пяти районов, осенью встречались 5 типов распределения, достоверно отличающиеся между собой. Два из них можно считать основными, один - переходный и два типа распределения возникли как результат внутрипопуляционных перемещений и поэтому можно использовать их в качестве индикаторов. Основными факторами, определяющими распределение, являются климатические условия; плотность влияет только тогда, когда лосем занята вся пригодная для его территория; значительно влияют на распределение внутрипопуляционные перемещения и изменения в социальной структуре; сравнение с Пуассоновским распределением показало их несовпадение на достоверном уровне во все месяцы, годы, а также и по районам анализа.

Учитывая собранные в Эстонии данные о динамике размножения и структуре популяции лося, лишь на этом основании нельзя различать внутрипопуляционные группировки. На территории Эстонии нет основания подразделять животных на несколько популяций или внутрипопуляционных единиц (географических, локальных или элементарных популяций).

Для характеристики структуры и продуктивности популяции часто используют слишком генерализированные показатели, которые искажают действительность и не позволяют выяснить структуру, продуктивность и динамику их определяющих факто-

ров. При детальном анализе структуры популяции и продуктивности незаменимы такие показатели-индикаторы, как плотность, фреквенци, распределение, доля самок с двойнями от всех самок и т. д.

С точки зрения экологического аспекта на гомеостаз популяции надо смотреть не как на способность регуляции численности (плотности), а как на способность популяции поддерживать в равновесии свою структуру и противостоять факторам, пытающимся его изменить. Соответственно различаются три состояния гомеостаза: нормальный, экспансивный и защищающий.

Для рационального использования популяции лося в Эстонии необходимо уменьшить ее численность до лесохозяйственно допустимого уровня и, применяя правильные нормы отстрела и структуру отстрела, поддерживать популяцию в состоянии экспансивного гомеостаза.

The Structure and Dynamics of the Population  
of Moose in Estonian SSR. An Attempt at a  
Systemic Analysis of the Population

H. Ling

S u m m a r y

The present deeper study into the population structure has proceeded from the following: 1) as the population structure and the processes going on within it are statistical phenomena in their essence, it is necessary to analyse the data statistically and to apply methods which make it possible to get materials corresponding to the requirements of a statistical analysis; 2) the population structure and the processes in it are very dynamic both in time and space and as they are influenced by a lot of changing factors, it is indispensable to gather data on the actual limits and interrelations of the changes within the population as a whole and within its single elements during a longer period of time; 3) in order to get acquainted with the population which is a complicated biological system, one must approach and analyse it systemically i.e. the quantitative composition of the sub-systems of the structure, the character and strength of their interrelations both in temporal and spatial changes have to be cleared up.

For analysing the breeding of the moose population, its sex, age, generation, social and territorial structures, data were used that were collected during the autumn and winter battues of 1961-1971 on the number of individuals, their sex and age (either a calf or older). Over a period of 11 years data were obtained on 33,964 chased

forest section of which 14,190 groups of moose totalling 43,566 individuals were driven out.

All data on the five analysis districts for a three-month period were annually analysed. Only the data that were not reliably different from one another, were taken under a joint observation. To ascertain the differences and similarities of the data belonging to different years, analysis districts and different months the Chi-square analysis was applied as a rule. When distributions were mutually compared or compared with the Poisson distribution the same test was resorted to. For finding the relations and their strength the correlation coefficient  $r$  and rank correlation coefficient  $r_g$  were used. In a number of cases the correlation matrices were calculated by the electronic computer "Minsk-32".

Ten different indices were used to get information about the breeding and productivity of the moose population. The dynamics of these indices, the analysis of their interrelations and their association with concrete natural conditions made it possible to establish several types of breeding index dynamics. These indices can be applied when predicting the productivity of the population. On the basis of the latter three periods were distinguished: two periods of high fertility and a period of low fertility between them. During the third period nearly the equal level of productivity with that of the first period was reached. At the same time, however, the significance of females having twins had decreased while the importance of breeding females and those having only one calf had increased. The reasons may be either a change in the age structure of females (hunting, immigration) or the greater role played among the breeding females constitution owing to previous unfavourable conditions. The study of the respective data in the entire range was the same, its realization, however, depended on concrete conditions. In Estonia, for example, in the period under observation there were years when productivity reached both its maximum and minimum throughout the areal.

The frequency of triplets and quadruplets and the investigation of data given in literature made it possible to

conclude that their occurrence is neither an accidental nor a rare phenomenon (does not correspond to the Poisson distribution) but rather regular and enables to use the frequency of triplets and quadruplets as an index of the population's living conditions and its age structure.

For finding connections between the density index and the absolute size of the population, density was compared with official census data, with the population size calculated on the basis of information received from hunts on the basis of the relative index and finally compared with the size of the population calculated so as to take into account the change in the population's age structure. The dynamics of population abundance reconstructed on the ground of objective data differed from official census data considerably: already in 1970 official census data were by about 5000 individuals smaller than the actual number of moose. The transition coefficient connecting the density index and population density was 5.3. i.e. population density was 5.3 times bigger than the density index. Considering all these indices and the dynamics of both distribution and abundance it could be asserted that the Estonian moose population is a so-called open population whose structure and numerical dynamics were influenced in the studied period by both immigration and emigration as well as an extensive migration within the population. To get to know the social structure of the moose population and analysis of compositions of 1 - 5 individual groups was made on the basis of frequency of the following three components: old bulls, old cows and calves. The frequencies of occurrence and dynamics of different compositions per years were brought out. The same can be said about the regularities of frequencies of different compositions. These regularities can be used as indices of the age structure as well as the productivity of the population. Besides typical mother-families in normal moose population there exist constantly and in definite numerical relations other social groups. Therefore it is impossible to accept the hitherto valid standpoint as if the moose were a typical species living alone or only in mother families.

Of the population's territorial structure only the occurrence of co-existing and co-active groups (i.e. primary units using the territory) and the regularities of the dynamics of their temporal and spatial distributions were taken under investigation. The comparison of distributions of different months showed that there existed two distribution types: the autumn and the winter type. Transition from one type to the other takes place with different intensity in different years and at different times. The study of the autumn distribution type revealed that on the basis of data including the whole territory the frequency of moose herds of various sizes in October did not depend on the population density of moose. Consequently the average size of the group cannot be the index of the population abundance. October distributions in analysis districts are most similar in West and North Estonia on the one hand, in Central, East and South Estonia on the other hand. Comparing the October data of the whole observation period in analysis districts it turned out that during that period five essentially different distribution types occurred. Their temporal and spatial distributions showed definite regularities: two of them can be considered basic distribution types, one is a transition type and two types have formed as a result of migrations within the population. Consequently they can be taken as indices of the migrations. Comparison with neighbouring areas made it clear that in 1961 - 1964 the distribution of moose herds typical of the Leningrad Region was in good agreement with that of East Estonia (Alutaguse). The most significant factors determining the distribution are climatic conditions; the abundance of the population (population density) influences the distribution only when a certain density limit has been surpassed (after populating the areas of favourable living conditions); migrations within the population (the analysis of distributions enables to clear up their occurrence and direction) and social structure have some remarkable effect on the distribution; comparison with the Poieson distribution brought out reliable dis-

tributional differences among moose herds in all analysis districts, months and years.

Taking into account the data collected on the dynamics of breeding and structure of the moose population, it is impossible to regard the differences either in productivity or population structures as the basis for differentiating the units within the population as it has been hitherto done. The analysis of our material shows that there are no grounds to differentiate several moose populations or sub-units within the population (geographic, local or elementary populations) on the territory of Estonia.

Too generalized assessments are often used as indices of both the population structure and population productivity. They distort reality and do not enable to find connections between different indices. Neither do they help to explain the structure, productivity or the factors directing their dynamics. Such indices as density, frequency, distribution, the role of females with twins among females having only one calf, etc. are indispensable in a detailed analysis of the population structure as well as productivity.

From the ecological aspect the homeostasis of the population must not be looked upon as the maintenance of the abundance level of the population but as the maintenance of the population structure. According to the states of the population also three states of homeostasis have been distinguished i.e. normal, expansive and protective states.

In order to use the population rationally it is necessary to reduce the number of moose to the level permitted by our forest economy and to keep it in the state of expansive homeostasis by hunting the moose in proper numerical, age and sex proportions.