

УДК 599.6.73.639.1

СКОРОСТЬ РОСТА ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*) В НАЧАЛЕ ЗИМЫ

© 2015 В.М. Глушков

Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и
звероводства им. профессора Б.М. Житкова, г. Киров (Россия)

Поступила 12.09.2015

Исследование показало актуальность темы определения скорости роста популяции лося в начале зимы, практическую потребность данного показателя и невозможность его использования из-за некорректности имеющихся данных и неопределенности методов их обработки и применения в планировании добычи. Метод регистрации количества животных с дифференцировкой на взрослых и телят, обнаруженных визуально и по следам во время охот в октябре-ноябре, не требует специальной подготовки, прост в исполнении и функционален по качеству получаемого материала (при условии, что наблюдатель опытный). По материалам полученным в различных регионах за длительный период доля лосят в осеннем стаде составляла 16,8-24,3 %; гибель молодняка за 6 месяцев (с мая по ноябрь) 38,6-47,6%, что ниже оценок смертности (55-81%), установленных с помощью массового мечения лосят. Апробация модифицированной формулы конечной рождаемости Г. Коли: $\lambda_o = n / n - c_1$, и уравнения ретроспективной оценки прироста в предшествующие снежному периоду месяцы $y = 1,6212 \cdot X^{-0,1271}$; ($R^2 = 0,8754$), повысило технологичность и значимость расчета скорости роста численности в начале зимы для целей планирования добычи и контроля состояния популяций. Используемый в расчетах математический аппарат доступен для рядового пользователя, расчетные значения потенциальной и реальной скорости роста сопоставимы с оценками демографическими методами, расчетные показатели функциональны для целей определения квот добычи, мониторинга состояния эксплуатируемой популяции.

Ключевые слова: визуально, по следам, потенциальная, реальная, скорость роста, в начале зимы, телята, взрослые лоси, выборка.

Glushkov V.M. The growth rate of a population moose (*Alces alces*) in early winter –

The study showed the relevance of the topic of determining the rate of growth of population of moose in early winter, the practical need of this indicator and the impossibility of its use due to incorrectness of the available data and uncertainties in the methods of their processing and use in production planning. The method of counting the number of animals with differentiation in adults and calves, detected visually and on the trail during hunting in October and November, is characterized by simplicity in execution and satisfactory quality materials (provided that the observer experienced). Across different years, the proportion of calves in the autumn herd was 16.8-24.3 per cent; the death rate of calves at 6 months (may to November) the 38.6-47.6 percent, below the values of mortality (55-81%) installed with bulk tagging of calves. Testing of the modified formula of final natality G. Cauley: $\lambda_o = n / n - c_1$, and equation retrospective evaluation of productivity in previous snowy months period $y = 1,6212 \cdot X^{-0,1271}$ ($R^2 = 0,8754$) increased the adaptability and relevance of the rate of growth in early winter for planning production and control of populations. The proposed mathematical apparatus available for the average user, the calculated values of potential and actual growth rate is comparable with estimates of demographic methods, parameters of the functional for the purpose of calculation of the adjustment of quotas, monitoring the status of the exploited population.

Key words: visually, the tracks, potential and actual growth rate of population, calves and adult moose in the sample

ВВЕДЕНИЕ

В России планирование добычи животных, в т.ч. диких копытных из семейства CERVIDAE базируется на данных учета численности и видовых показателях продуктивности, таких как плодовитость – число эмбрионов на 1 стельную самку, или количество самок с телятами по наблюдениям в природе (Nygren, Pesonen, 1993). По данным А.А. Данилкина (1999) данные по плодовитости относительно устойчивы, но большой диапазон оценки яловости самок (lim.: 5,2-72,1%), и не установленная доля самок в отдельных популяциях, мешают определению прироста. Определение прироста по количеству самок с телятами в России не практикуется, сбор данных не организован. По публикациям (Данилкин, 2009), в выборках из 43 регионов сеголетки составляли 8,3 - 35,7 % ($\bar{\sigma} = 21,6\%$, $\sigma = 5,2$). Причинами разброса оценок считаются различия климата, кормовых условий, интенсивности охотничьего воздействия и факторов природной смертности, демографического состояния (Язан, 1964; Simkin, 1965; Nygren, 1983; Fryxel et al., 1988; Глушков, 2001; Данилкин, 2009, и др.), но влияло и смешивание периодов наблюдения с различной выживаемостью молодняка, усредняющее оценку прироста. Специальные исследования (Pimlott, 1961) показали, что доля взрослых беременных лосих (73%) примерно в 2 раза больше доли лосих, сопровождаемых лосятами в начале зимы (36%), при этом продуктивность по эмбрионам оценивалась в 32%, а по доле телят в начале зимы в 21,5%. Среди помеченных лосят на Аляске, 55% погибло к 1 ноября (Ballard et al., 1981), тогда как в провинции Юкон в Канаде при аналогичных исследованиях гибель составляла 72% (Larsen et al., 1989). Потенциальная (по эмбрионам) продуктивность популяций лося в России, составляла 38,2 - 43%, реальная, на начало зимы 14,7-23,2%, потеря приплода за 6 месяцев 53,1% (Глушков, 2001). Сопоставимость оценок выживаемости молодняка и реального прироста, полученных в стандартизированных условиях, на фоне не свойственных лосю значений прироста, подтверждает необходимость уточнения реальной продуктивности популяций лося в стандартизированных условиях.

Цель настоящего исследования, определить на примере лося общие принципы упрощенного метода сбора данных с выделением двух возрастных групп, показать достоверность расчета экспоненты скорости роста к началу зимы, и функциональность этого параметра в планировании добычи.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ

Конечная рождаемость e^b , характеризуемая Г. Коли (1979) как «скорость роста популяции в отсутствие смертности», для видов с сезонным размножением и устойчивым возрастным распределением определяется по уравнению:

$$e^b = \frac{\sum S_x}{(\sum S_x) - 1}; \quad (1) \text{ где}$$

1 – содержание новорожденных самок в возрастном распределении в момент $t=0$ (Коли, 1979 по: Lotka, 1907);

S_x – возрастное распределение самок в популяции: $S_x = f_x / f_0$.

Уравнение 1 это отношение последующей численности к предыдущей, получившее название конечная скорость роста λ , чаще называемая экспонентой скорости роста e^r , легко преобразуемую в значение экспоненциальной скорости роста по формуле:

$$r = \ln \lambda.$$

По терминологии Г.Коли, скорость с символом λ_p названа «конечная потенциальная», а с символом r_p – «экспоненциальная потенциальная» или просто «потенциальная».

Скорости измеряются в долях единицы, которые могут быть преобразованы в проценты (Коли, 1979): $(\lambda - 1) \cdot 100$, т.е. $(\lambda = 1,25 - 1) \cdot 100 = 25\%$.

Выражение скорости роста в процентах часто приводит к заблуждениям при определении доли животных Δt , в процентах, соответствующей данной скорости роста. Так 200 лосят в популяции из 1000 особей дают конечную скорость роста $\lambda = 1000 / (1000 - 200) = 1,25$, а экспоненциальную $r = \ln 1,25 = 0,223$, однако величина $\Delta t \neq 25\%$, т.к.: $\Delta t = (200 \cdot 100) / 1000 = 20\%$; или

$$(1 - e^{-0,223}) = (1 - 0,800) = 0,200 \cdot 100 = 20\%. (2)$$

Материалом для проверки расчета реальной скорости роста (табл. 1.), послужили структура популяции вятского лоса в 1980 г., построенная по сглаженным рядам полового и возрастного состава добычи и оценки плодовитости самок разного возраста, m_x , с разделением эмбрионов по полу (Глушков, 2001: табл. 32, 42), по которым рассчитаны количество новорожденных (нулевой класс) среди самок (столбец C_2), самцов (C_3) и в целом в популяции (C_4), а также возрастное распределение самок S_x (столбец 5), с нулевым классом, рассчитанным как доля эмбрионов женского пола в величине рождаемости $\sum S_x m_x$ (столбец 7). В расчетах потенциальной скорости роста по уравнению 1 использованы 3 варианта значений количества самок в нулевом классе: а) равном 1 (по: Коли, 1979); б) = 52% приплода от самок всех возрастных классов в популяции; в) = 52,0% рождаемости $\sum S_x m_x$. Реальная скорость роста (на начало зимы) рассчитана по количеству телят-самок (1-й класс возраста в столбце C_2) и телят без разделения по полу (1-й класс возраста в столбце C_4), табл. 1, а также по количеству телят в выборках, полученных при визуальных наблюдениях и по следам во время проведения охот (табл. 2).

Таблица 1

Исходные данные для расчета потенциальной и реальной продуктивности

Класс возраста	Состав популяции, особи			Возрастное распределение самок (S_x)	Потенциальная плодовитость m_x	Рождаемость $S_x m_x$
	самки C_2	самцы C_3	всего (n) C_4			
<i>I</i>				5	6	7
0	250*	230	480**	0,999***	0	0
1	76	87	163	0,304	0	0
2	70	68	138	0,280	0,24	0,067
3	51	67	118	0,204	0,89	0,182
4	41	70	111	0,164	1,31	0,215
5	38	53	91	0,152	1,57	0,238
6	40	30	70	0,160	1,61	0,257
7	33	18	51	0,132	1,53	0,202
8	26	23	49	0,104	1,50	0,156
9	23	17	40	0,092	1,53	0,141
10	15	15	30	0,060	1,45	0,087
11	13	14	27	0,052	1,46	0,076
12	13	9	22	0,052	1,55	0,081
13	17	9	26	0,068	1,50	0,102
14	6	6	12	0,024	1,50	0,036
15	7	5	12	0,028	1,50	0,042
16	4	3	7	0,016	1,75	0,028
17	3	3	6	0,012	1,00	0,012
Σ	726	727	1453	2,9034	-	1,922

$$*52\% \sum_2^{17} C_2 x m_x \quad ** \sum_2^{17} C_2 x m_x \quad ***52,0\% \sum_2^{17} S x m_x$$

Начало сезона охоты служит промежуточным временным этапом оценки реальной, по числу выжившего молодняка, скорости роста r_o , и расчета допустимой зимней смертности dz в виде *изолированной* величины r_o .

$$dz = 1 - e^{-r_o}. \quad (3)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Потенциальная продуктивность. Изучение рождаемости, смертности, и скорости роста популяций лося с использованием демографических параметров (Глушков, 1999, 2001), навели на мысль о возможности использования уравнения конечной рождаемости Г.Коли для расчета прироста, минуя длительную затратную и трудоемкую работу по сбору челюстей и половых трактов самок. По данным (табл. 1, C₅) расчет дал следующий результат:

$$\lambda = 2,904 / (2,904 - 1) = 1,5255; \ln = 1,5252 = r_p = 0,4221. \quad (4)$$

Расчет с заменой $s_0 = 1$ на $s_0 = 52,0\% \sum S x m_x = 0,999$: дал сходную оценку:

$$\lambda = 2,9034 / (2,9034 - 0,999) = 1,5249; \ln 1,5249 = r_p = 0,4219; \quad (5)$$

Оба значения тождественны средним оценкам рождаемости, рассчитанным по возрастному распределению в сглаженных рядах выборочных данных (Глушков, 1999), что подтвердило корректность обоих способов расчета. Расчет по возрастному составу самок 6, (столбец C₂) дал сопоставимый, а по общему ряду из самцов и самок 7 (C₄) заниженный результаты :

$$\lambda = 726 / 476 = 1,5252; r_p = \ln 1,5252 = 0,4221; \quad (6)$$

$$\lambda = 1453 / 973 = 1,493; r_p = \ln 1,4933 = 0,401. \quad (7)$$

Использование в расчете 7 возрастного состава популяции с нулевым классом $s_0 = \sum c_x m_x$ где c_x количество самок возраста x (столбец 2), а m_x плодовитость самок возраста x (столбец 6), снизило оценку потенциальной скорости роста на 0,021 (2,08%) из-за различной доли самок и самцов в пополнении (Глушков, 2001). Большая величина ошибок других показателей, участвующих в расчетах, например данных ЗМУ, позволяет считать результат $\lambda = 0,401$ удовлетворительным.

Скорость роста популяции в начале зимы. Сходство результатов расчета потенциальной скорости роста по возрастному распределению и по выборке без разделения по возрасту и полу показало возможность расчета реальной скорости роста (к началу зимы) по количеству взрослых и сеголетков в выборке n , полученной методом визуальных наблюдений и по следам в начале сезона охоты. В расчете 8 структура популяции $\sum C_4 = 1453$, за вычетом $s_0 = 480$; $1453 - 480 = 973$, с числом телят $c_1 = 163$ имитирует состав выборки n из телят c_1 и взрослых лосей. Тогда величина конечной реальной скорости роста популяции на начало зимы: $\lambda_o = 973 / (973 - 163) = 1,2012$; а экспоненциальной: $r_o = \ln 1,2012 = 0,183$. Общий вид формулы для обработки полевых материалов:

$$\lambda_o = n / (n - c_1), \quad \text{где} \quad (8)$$

λ_o - конечная реальная скорость роста популяции

n - выборка – число зарегистрированных в природе лосей, визуальное и по следам, особей

c_1 - число лосят в выборке n , особей

По времени получения выборки оба значения λ_o и r_o означают скорость роста в начале зимы. Значение $r_o = 0,183$, выраженное долей лосят в популяции, $\Delta t = 1 - e^{-0,183} = 0,168 \cdot 100 = 16,8\%$, служит мерой допустимой, для сохранения нулевой скорости роста, величины общей зимней смертности, отличающейся от оценок по материалам из разных регионов России (21,6%) и нашей выборки за сентябрь-ноябрь 2005-2012 гг. (табл. 2). По

данным табл. 2, экспоненциальная скорость роста $\bar{r}_o = \ln 1,322 = 0,279$, а ее изолированное

Таблица 2

**Данные выборки по визуальным наблюдениям и следам
в начале зимы на территории с избирательным отстрелом самцов и телят**

Год	Общее количество M	Взрослые, особь m	Телята, особь n	Экспонента скорости роста $\lambda = M/m$	Скорость роста в начале зимы $r_o = \ln \lambda$
2005	170	138	32	1,232	0,208
2006	191	153	38	1,248	0,221
2007	212	163	49	1,301	0,263
2008	211	177	34	1,192	0,176
2009	189	140	49	1,350	0,300
2010	202	139	63	1,453	0,376
2011	149	105	44	1,419	0,349
2012	169	114	55	1,481	0,392
Итого	1493	1129	364	1,322	0,279

значение, 0,243, или доля (%) прироста к зиме- 24,3%.

$$\Delta T = 1 - e^{-0,279} = 0,243 \cdot 100 = 24,3\%. \quad (9)$$

Детская смертность. В природе гибель животных происходит ежедневно, но относительно низкая, по сравнению с зимой, гибель взрослых лосей летом, позволяет условно считать, что количество взрослых животных перед отелом и в осеннем стаде приблизительно равно численности по данным ЗМУ. (Подобные допущения приходится иногда использовать для того чтобы построить логическую цепочку расчета). На этом постулате основано построение алгоритмов (10-13) для расчета прироста и гибели к сезону охоты, в особях:

10. Потенциальный прирост: $n_e = Nz_{му} \cdot (\lambda p - I)$, особей;

11. Реальный прирост: $n_r = Nz_{му} \cdot (\lambda o - I)$, особей;

12. Детская смертность: $n_d = Nz_{му} \cdot (\lambda p - \lambda o)$, особей;

13. Детская смертность: $n_{d\%} = (n_d / n_e) \cdot 100$, %.

По состоянию на 1 декабря, за 6,5 месяцев (считая, что пик отела приходится на 15 мая, а основной материал собирается в ноябре), в рассмотренных выборках гибель молодняка не превысила 50 % (табл. 3).

Таблица 3

**Величина прироста поголовья лося к началу зимы,
вычисленная по значениям потенциальной и реальной скорости роста**

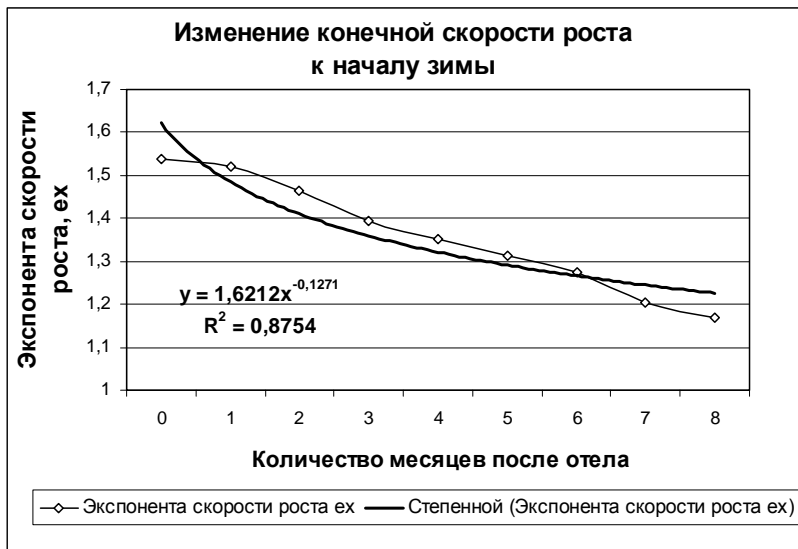
Участок территории	Числен. Nz _{му} , особей	Экспонента потенц. скорости роста	Экспонента реальной скорости роста	Потенц. прирост, особей	Реальный прирост, особей	Детская смертность	
		λp	λo	n_e	n_r	¹ n_d	$n_{d\%}$
Регион, 1980 г.	15300	1,525	1,275	8032	4207	3825	47,6
*НООХ,	260	1,493	1,27	128	70	58	45,3
**НООХ,	480	1,524	1,322	251	154	97	38,6

*НООХ.. Не избирательный отстрел (2002 г.). **НООХ. Избирательный отстрел (2012 г.).

¹ n_d - изолированное значение величины расчета по уравнению 12.

В работах с использованием мечения новорожденных лосят величина отхода к 1 ноября достигала 55-81 % (Ballard et al., 1981; Larsen et al., 1989). Нельзя исключать отрицательное влияние радио ошейников на выживаемость телят, хотя авторы работ и отрицают такую возможность, ссылаясь на идентичный уровень выживаемости не помеченных лосят у лосих с ошейниками.

Прирост к началу сезона охоты. Численность к началу зимы $N_0 = N_{зму} \cdot e^r(\lambda_0)$, или, что равнозначно, $N_{зму} + n_r$, но собрать данные по количеству телят в популяции раньше 1



декабря не удастся, тогда как охота начинается еще в октябре-ноябре.

Определить примерную величину прироста на любой месяц в период между отелом и началом зимы можно по уравнению регрессии величины конечной скорости роста λ_0 (y):

$$y = 1,6212 \cdot X^{-0,1271}; \quad (13)$$

где X – порядковый номер месяца с момента отела.

Для построения уравнения 13 (рис.) использованы

полученные выше расчетные значения потенциальной и

реальной скорости роста и данные по выживаемости лосят в летние месяцы, заимствованные из работ североамериканских специалистов по отслеживанию судьбы помеченных телят (Ballard et al., 1981; Larsen et al., 1989). Для примера, рассчитанные значения λ_0 на 1. сентября, октября, и ноября составили, соответственно: 1,359; 1,321, 1,290 ($r_0 = 0,306; 0,278; 0,254$), а приведенные к значению изолированной смертности по уравнению 3 при начале охоты в сентябре $d_z = 0,264$, в октябре = 0,243, в декабре = 0,225. При условной $N = 480$ голов, по уравнению 9 предельная зимняя смертность, в головах: $n_r = N_{зму} \cdot (d_z) = 480 \cdot (0,264; 0,243; 0,225) = 126; 116; 108$ особей. По этим данным можно судить о состоянии популяции, возможных размерах сезонной добычи, сокращении квоты по мере отнесения сезона охоты на более поздние сроки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существующие методы получения и использования информации для планирования добычи не обеспечивают потребности охотничьих хозяйств. Возможности для определения величины прироста поголовья ценных охотничьих животных, таких как лось не используются отчасти из-за большой затратности и длительности сбора данных, отсутствия сопутствующих данных и методов обработки, невозможности получения репрезентативных выборок, недостаточного внимания специалистов к теме планирования добычи и методическому обеспечению сбора и обработки необходимых данных. Параметр «скорость роста популяции лося в начале зимы» не известен для практики, а данные по доле телят в популяции не используется при планировании добычи из-за их некорректности, отсутствия методов обработки и расчетов прироста. Исследование показало доступность получения силами охотников данных по количеству животных с дифференцировкой на взрослых и телят, обнаруженных визуально и по следам во время охот в октябре-ноябре. Метод прост в исполнении и обеспечивает хорошее качество материалов при условии, что наблюдатель умеет отличать телят от взрослых визуально и по следам. Уточненный период сбора данных, разработка методов расчета скорости роста в начале зимы, величины прироста и допустимой зимней смертности в сопоставимых единицах, разработка уравнения для расчета ретроспективной оценки скорости роста в

предшествующие снежному периоду месяцы, создали комплексную технологию планирования добычи и контроля состояния популяций. Сопоставимость расчетных значений с оценками демографическими методами, простота и достаточность для проведения расчетов предложенного математического аппарата, функциональность расчетных показателей в деле оперативного планирования добычи подтверждают практическую значимость метода и целесообразность его внедрения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глушков В.М. Лось. // Управление популяциями охотничьих животных. Сб. научн. тр. ВНИИОЗ: РАСХН. Киров, 1999. С. 117-163. – **Глушков В.М.** Лось. Экология и управление популяциями. ВНИИОЗ: РАСХН Киров, 2001. 317с.

Данилкин А.А. Олени. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.:ГЕОС. 1999. 552 с. – **Данилкин А.А.** Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 310 с.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 363 с.

Одум Ю. Экология. М.: Наука, 1986. Ч. 1. 328 с.

Язан Ю.П. Плотности населения и показатели плодовитости лося печорской тайги // Биология и промысел лося. Вып.1. М.. 1964. С. 101-113.

Ballard W.B., Spraker T.H., Taylor K.P. Causes of neonatal moose calf mortality in south central Alaska // J Wildlife Manag.. 1981. 45. N 2. P. 335-342.

Fryxell J.M., Mercer W.E., Gellately R.B. Population dynamics of Newfoundland moose using cohort analysis // J. Wildlife Manage. 1988. V. 52. N 1. 14-20.

Larsen D.G., Gauthier D.A., Markel R.L. Causes and rate of moose mortality in the southwest Yukon // J.Wildlife Manag. 1989. 53. N 3. P. 548-557.

Lotka A. J. Relationship between birth rates and death rates // Science. 1907. V. 26. P. 21-22.

Nygren T. The relationship between reproduction rate and age structure, sex ratio and density in the Finnish moose population // Proceedings of XVI Congress of the International Union of Game Biologists. Strbske Pleso, CSSR. 1983. P. 30-40.

Nygren T., Pesonen M. The moose population and methods of moose management in Finland, 1975-1989 // Finnish game research. Helsinki, 1993. P. 46-53.

Simkin D.W. Reproduction and productivity of moose in northwestern Ontario // J. Wildlife Manage. 1965. V. 29. N 4. P. 740-750.