

Оригинальная статья

УДК 599.322.2(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-293-309>

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ ДИКИХ КОПЫТНЫХ НА ТЕРРИТОРИИ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ ПО ДИНАМИЧЕСКИМ РЯДАМ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

И. А. Кондратенков <sup>1✉</sup>, М. Л. Опарин <sup>1</sup>, О. С. Опарина <sup>1</sup>, С. В. Сухов <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

<sup>2</sup> Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области  
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Университетская, д. 45/51

Поступила в редакцию 16.05.2021 г., после доработки 27.07.2021 г., принята 28.07.2021 г.

**Аннотация.** Настоящее исследование посвящено изучению возможности определения репродуктивных потенциалов популяций диких копытных (и, вероятно, других крупных млекопитающих) по динамическим рядам их численности. Было выяснено, что такой подход можно использовать, это подтверждается качеством аппроксимации динамических рядов численности логистическими кривыми, а соответствующие коэффициенты их детерминации для разных видов составили от 75 до 96%. Для таких расчетов необходимо одно обстоятельство, которое заключается в том, чтобы популяция исследуемого вида кратковременно подверглась действию некоторого неблагоприятного фактора, вызывающего значительное сокращение ее численности с последующим восстановлением до прежнего уровня, или динамический ряд должен содержать хорошо выраженный и протяженный участок перехода популяции от некоторого нижнего к верхнему уровню численности, переходящему в стационарное состояние. Значения максимальных экспоненциальных скоростей роста численности популяций копытных, полученные авторами статьи, принципиально не отличаются от данных, имеющихся в работах других исследователей. Кроме этого, нужно учитывать, что метод оценки репродуктивных потенциалов копытных, предложенный авторами статьи, является статистическим, с сопутствующими всем таким методам особенностями, например наличием статистических ошибок во всех определяемых параметрах. Определение величин этих ошибок является темой отдельного исследования.

**Ключевые слова:** репродуктивный потенциал, динамические ряды численности популяций, копытные, охотничьи ресурсы

**Для цитирования.** Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С., Сухов С. В. Определение репродуктивного потенциала популяций диких копытных на территории Саратовской области по динамическим рядам их численности // Поволжский экологический журнал. 2021. № 3. С. 293 – 309. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-293-309>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Кондратенков Игорь Алексеевич: [kondri60@mail.ru](mailto:kondri60@mail.ru); Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0001-8575-5418>, [oparinml@mail.ru](mailto:oparinml@mail.ru); Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, [otis07@mail.ru](mailto:otis07@mail.ru); Сухов Сергей Валентинович: [oparinml@mail.ru](mailto:oparinml@mail.ru).

## ВВЕДЕНИЕ

Важной экологической характеристикой любой популяции животных является удельная скорость ее роста (скорость роста популяции в расчете на одну особь). Если среда не налагает никаких ограничений (пространство, пища и другие организмы не оказывают лимитирующего действия), удельная скорость роста для данных климатических условий становится постоянной и максимальной. Значение скорости роста в этих благоприятных для популяции условиях определяется соответствующей половозрастной структурой популяции и представляет собой единственный показатель наследственно обусловленной способности популяции к росту (Одум, 1986). Удельная мгновенная или экспоненциальная скорость роста популяции  $r$  фактически представляет собой разность между удельной мгновенной скоростью рождаемости  $b$  (т. е. скоростью рождаемости в единицу времени на 1 особь) и мгновенной удельной скоростью смертности  $d$  и может быть выражена так:

$$r = b - d. \quad (1)$$

Общая скорость роста популяции в нелимитирующей среде зависит от возрастного состава и удельной скорости роста, обусловленных вкладом в размножение различных составляющих популяцию возрастных групп. Таким образом, показатели скорости роста для одного вида могут быть различными в зависимости от структуры популяций. Когда устанавливается стационарное и стабильное возрастное распределение, удельную скорость роста называют внутренней скоростью естественного роста или  $r_m$ . Максимальное значение величины  $r$  часто называют биотическим или репродуктивным потенциалом. Разницу между максимальным  $r$ , или биотическим потенциалом, и скоростью роста, наблюдаемой в реальных полевых или лабораторных условиях, часто используют как меру сопротивления среды, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала (Одум, 1986).

Расчет репродуктивного потенциала обычно производят по оценкам плодовитости и выживаемости для различных составляющих популяцию возрастных групп (Колли, 1979; Гиляров, 1990). Это достаточно легко сделать для групп животных, наблюдаемых в неволе, и совсем не просто для популяций диких животных, особенно крупных, наблюдаемых в полевых условиях. Поэтому исследования по оценке репродуктивных потенциалов диких копытных животных проводились лишь в отношении некоторых их популяций (Нюгрен и др., 2007; Глушков и др., 2013; Глушков, 2015; Kelker, 1947; Andersen, 1962; Murphy, 1963; Morisita, 1965; Sæther et al., 2002; Kaeuffer et al., 2010; Peters et al., 2020; Paterson et al., 2021).

Система государственного мониторинга состояния популяций диких копытных животных в настоящее время представляет собой ежегодный сбор сведений об их численности, их официальной и незаконной добыче и о выявленных случаях их гибели от различных причин. По официально добытым животным представляются сведения об их поле и возрасте. Все добытые животные делятся на две возрастные группы – до одного года и старше одного года. По числу эмбрионов определяется плодовитость самок старше одного года.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ

Наиболее надежными из вышеперечисленных показателей являются сведения о численности и об официальной добыче. Однако построить полноценные таблицы рождаемости и выживаемости для диких копытных животных по одним только данным об их официальной добыче не представляется возможным без сбора дополнительных данных и специальной подготовки лиц, собирающих эти данные. Возникает необходимость определения биотического потенциала эксплуатируемых популяций указанных животных другими методами.

Целью настоящего исследования является определение репродуктивных потенциалов диких копытных животных в Саратовской области – лося (*Alces alces* L.), европейского благородного оленя (*Cervus elaphus* L.), оленя пятнистого (*Cervus nippon* Temminck) и косули сибирской (*Capreolus pygargus* P.) по динамическим рядам их численности. На территории области обитает также и косуля европейская (*Capreolus capreolus* L.), по официальным данным ее популяция невелика, и этот вид занесен в «Красную книгу Саратовской области» (2021). Поэтому в дальнейшем словом «косуля» в настоящей статье будет обозначать косулю сибирскую. Кроме названных выше представителей семейства оленьих (Cervidae), из копытных на территории области обитает также кабан (*Sus scrofa* L.).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При анализе динамических рядов численности особенно важно, чтобы данные были однотипны для всего рассматриваемого периода времени. Поэтому для анализа были выбраны официальные отчетные данные Комитета охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области о численности охотничьих животных по результатам проведения зимнего маршрутного учета за период с 1996 по 2020 г.

Во всех теоретических построениях, описывающих изменение численности живых организмов, рассматриваются, как правило, изолированные локальные популяции, находящиеся в некоторой среде обитания, имеющей ограниченные ресурсы, необходимые для обеспечения жизнедеятельности указанных организмов. В таких условиях при любом исходном состоянии популяции ее численность  $N$  растет монотонно, стремясь к некоторому значению  $K$  (Базыкин, 1985). Значение  $K$  интерпретируется как предельная численность, соответствующая потенциальной емкости среды обитания, определенной ее условиями. В настоящей статье под условиями среды обитания авторы имеют в виду не только обеспеченность вида внешними ресурсами, необходимыми для жизнедеятельности животных (источники пищи и воды, места обитаний и т. п.), но и результат действия различных факторов среды, влияющих на размер популяций как непосредственно (охота, хищничество других животных, эпизоотии и т.п.), так и косвенно, через ограничение доступности для животных вышеуказанных ресурсов (глубина снежного покрова, хозяйственная деятельность человека и т.п.).

Когда фактическая численность популяции мала, она растет экспоненциально, но если численность приближается к величине  $K$ , ее рост экспоненциально замедляется. Такой характер изменения численности называется логистическим и описывается уравнением Ферхюльста – Пирла

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad K > 0, \quad (2)$$

где  $r_m$  – максимальная экспоненциальная скорость роста популяции, удельная скорость роста без ограничений со стороны внешних ресурсов, репродуктивный или биотический потенциал.

Выражение (2) хорошо описывает динамику изолированной популяции животных, численность которых начинает увеличиваться от некоторой величины, близкой к нулю, и далее стремится к некоторой конечной фиксированной величине, ограниченной внешними ресурсами. Такие условия можно создать искусственно в ходе эксперимента. В естественной природной среде они наблюдаются крайне редко, особенно в отношении крупных млекопитающих. Однако иногда такие условия складываются, когда на популяцию непродолжительное время действует неблагоприятный фактор, приводящий к значительному снижению ее численности. После исчезновения данного фактора численность популяции будет увеличиваться с максимально возможной для нее скоростью, стремясь к предыдущему или новому стационарному состоянию. М. Мориста (Morisita, 1965) показал, что при логистическом росте величина  $(N_{t+1} - N_t) / N_t$  линейно связана с  $N_{t+1}$  так что

$$\frac{(N_{t+1} - N_t)}{N_t} = a - bN_{t+1}, \quad a = e^{r_m} - 1, \quad b = \frac{a}{K}, \quad (3)$$

Г. Колли (1979) предлагал использовать данную зависимость для определения параметров и коэффициентов уравнения (2) по данным о численности растущей популяции за ряд лет.

Подобная рассмотренной выше ситуация в отношении диких копытных животных сложилась в Саратовской области в конце прошлого и в начале текущего столетий (Oparin et al., 2018). Численность этих животных достаточно велика, и в связи с тем, что ее динамика более всего определяется рождаемостью и смертностью, а в гораздо меньшей степени – миграционными процессами, будем считать популяции копытных условно изолированными. Однако определить их репродуктивные потенциалы предложенным Г. Колли методом авторам статьи не удалось. Выражение (3) оказалось очень чувствительным к отклонениям конкретных значений численности  $N$  от логистической кривой выражения (2), даже незначительные отклонения приводили к существенным искажениям результатов расчета, делая их непригодными для практического применения. Что касается реальных оценок численности животных, то их значения за ряд лет всегда будут отклоняться от логистической кривой в силу вероятностного характера получения этих оценок.

Авторы статьи пришли к выводу о необходимости аппроксимации данных учета численности непосредственно логистической функцией, однако выражение (2) для этого не подходит, так как восстановление реальных популяций диких копытных обычно начинается гораздо раньше, чем их численность станет близкой нулю. Поэтому был предложен следующий вариант модификации логистического уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{K_L}{N} \right) \left( 1 - \frac{N}{K_U} \right), \quad K_U > 0, \quad K_L \geq 0, \quad K_U \geq K_L, \quad (4)$$

где  $K_U$  и  $K_L$  – возможные стационарные значения численности популяции, соответствующие фактической емкости среды обитания вида на исследуемой территории,  $K_U$  соответствует лучшим, а  $K_L$  – худшим условиям обитания в течение рассматриваемого периода времени, при стабильных условиях среды обитания  $K_U = K_L$ .

При  $K_L = 0$  выражение (4) преобразуется в выражение (2).

Так как дикие копытные размножаются только один раз в год, то для моделирования их динамики численности часто используют не дифференциальные, а разностные уравнения (Братусь и др., 2009). Однако для целей настоящей статьи целесообразнее использовать именно дифференциальные уравнения, но с детерминированным временем.

Для заданного начального условия, когда численность популяции в начальный момент времени  $t(0)$  равна  $N_0$ , уравнение (4) имеет следующее аналитическое решение:

$$N(t) = \frac{K_U(N_0 - K_L)e^{\left(1 - \frac{K_L}{K_U}\right)rt} + K_L(K_U - N_0)}{K_U - N_0 + (N_0 - K_L)e^{\left(1 - \frac{K_L}{K_U}\right)rt}}, \quad t = 0, 1, 2, \dots, T, \quad (5)$$

где  $N(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ,  $T$  – число лет в выбранном для аппроксимации логистической функцией отрезке динамического ряда численности.

График функции (5) представляет собой такую же S-образную кривую, как и график функции Ферхюльста – Пирла, только смещенную вверх по оси ординат на величину  $K_L$ .

В общем случае, в отличие от функции Ферхюльста – Пирла, коэффициент  $r$  в выражениях (4) и (5) не имеет четкой биологической интерпретации, так как его значение при одной и той же форме кривых будет зависеть от конкретного положения графика функции относительно оси абсцисс. Чем выше логистическая кривая над осью абсцисс при условии  $\Delta K = K_U - K_L = \text{const}$ , тем больше значение коэффициента  $r$ , и наоборот. Таким образом, совместив нижнюю часть логистической кривой с осью абсцисс, получим наименьшее значение коэффициента  $r$  из всех возможных для соответствующего семейства логистических кривых. Именно это значение коэффициента  $r$  и следует рассматривать как репродуктивный потенциал популяции животных. Другими словами, проведя параллельный перенос, совмещая нижнюю асимптоту конкретной логистической кривой выражения (5) с осью абсцисс, мы приведем его к классическому виду уравнения Ферхюльста – Пирла и получим возможность оценить репродуктивный потенциал популяций конкретных животных.

Временной период для аппроксимации выбирался таким образом, чтобы он включал в себя не только период непосредственного увеличения популяции, но и полностью периоды стационарного состояния, непосредственно предшествующие или последующие за ростом численности. Если период стационарного состояния

был не выражен, а имели место минимумы или максимумы, то в качестве периода стационарного состояния выбирались годы, на которые приходились указанные минимумы или максимумы, а также 1 – 3 года им предшествующие и 1 – 3 последующих года в зависимости от того, какой вид имеет временной ряд численности – более выровненный или более пилообразный.

Для целей настоящей статьи было принято, что величины  $r$ ,  $K_U$  и  $K_L$  для каждого отдельного выделенного отрезка времени, где наблюдался рост численности популяции, являются величинами постоянными. Оценка их значений по фактическим данным учета проводилась по методу наименьших квадратов.

Во всех случаях за начальный момент времени принимался год, предшествующий первому году выбранного для аппроксимации временного интервала.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.), статистические расчеты выполнены с использованием пакета программ STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 представлена динамика численности диких копытных животных на территории Саратовской области за период с 1996 по 2020 г. В первой половине 1990-х гг. популяции всех указанных диких копытных сокращались. Достигнув минимума в 2000 г., численность лося оставалась примерно на одном и том же уровне до 2006 г., после чего начала увеличиваться, и процесс роста численности продолжается до сих пор. За это время популяция лося на территории области увеличилась примерно в два раза. Период с 2000 по 2006 г. можно считать периодом предыдущего стационарного состояния популяции лося, поэтому он выбран целиком вместе с периодом роста популяции с 2006 по 2020 г. для соответствующей аппроксимации логистической функцией.

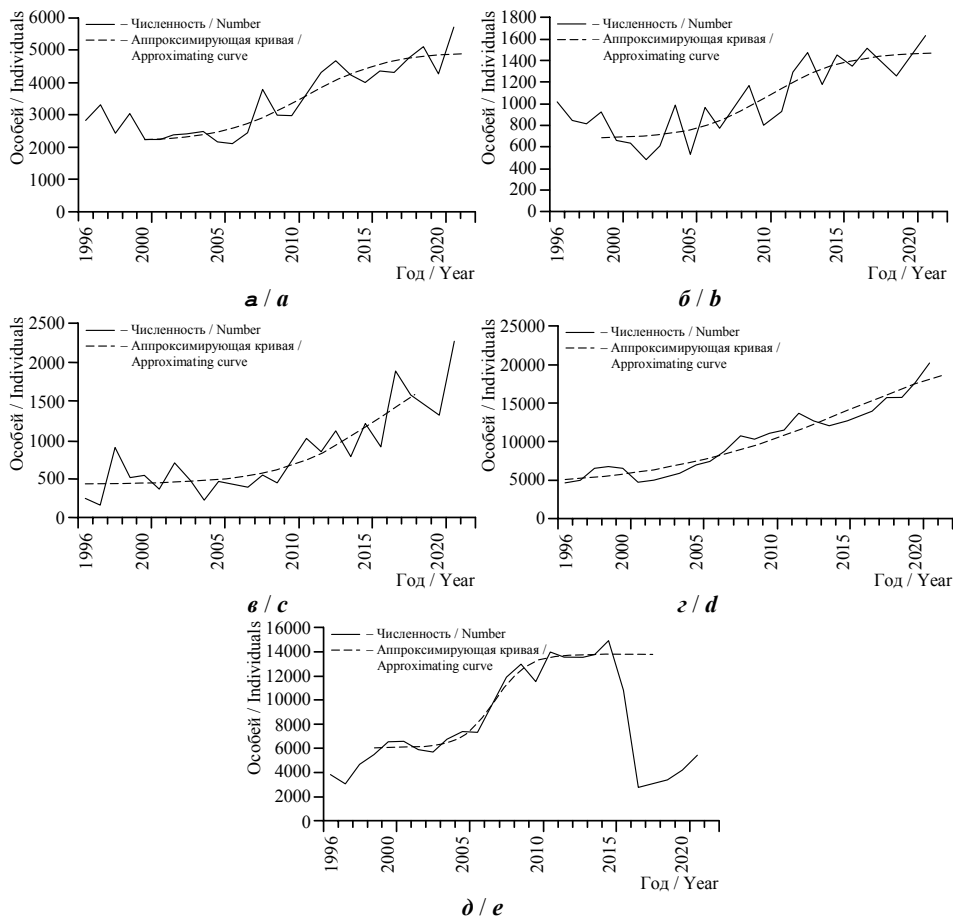
Минимум численности благородного оленя пришелся на 2002 г., после чего его популяция стала увеличиваться. Рост численности этого вида в Саратовской области продолжается до настоящего времени, а популяция за указанный период увеличилась примерно в два раза. Учитывая выраженный пилообразный характер динамики численности благородного оленя, обусловленный большими случайными ошибками в учетных данных из-за небольшой популяции этого вида на территории области, для аппроксимации логистической функцией выбран период с 1999 по 2020 г.

Так же, как в случае с благородным оленем, по тем же самым причинам динамика численности пятнистого оленя имеет пилообразную форму. Период с 1996 по 2009 г. можно считать периодом предыдущего стационарного состояния популяции этого вида, после чего начался рост численности, который продолжается до настоящего времени. Для аппроксимации логистической функцией выбран весь рассматриваемый промежуток времени с 1996 по 2020 г., за который численность пятнистого оленя выросла примерно в три раза.

Несмотря на некоторые колебания численности, период с 1996 по 2001 г. тоже можно считать временем стационарного состояния популяции сибирской косули. После 2001 года начался рост численности этого вида, который продолжается до

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ

сих пор. Для аппроксимации логистической функцией выбран весь рассматриваемый интервал с 1996 по 2020 г. За это время численность сибирской косули выросла примерно в три раза.



**Рис. 1.** Динамика численности диких копытных в Саратовской области за период с 1996 по 2021 г. и аппроксимирующие их логистические кривые: *a* – *Alces alces*, *б* – *Cervus elaphus*, *в* – *Cervus nippon*, *г* – *Capreolus pygargus*, *д* – *Sus scrofa*

**Fig. 1.** Abundance dynamics of wild ungulates in the Saratov region for the period from 1996 to 2021 and the logistic curves approximating them: *a* – *Alces alces*, *b* – *Cervus elaphus*, *c* – *Cervus nippon*, *d* – *Capreolus pygargus*, and *e* – *Sus scrofa*

Рост численности кабана на территории Саратовской области проходил в два этапа: с 1997 по 2000 г. и с 2003 по 2015 г. В обоих случаях популяция этого вида увеличивалась примерно в два раза. После 2015 г. вспышка заболевания африканской чумой свиней (АЧС) привела к резкому снижению его численности, пример-

но в пять раз за два года, в настоящее время население кабана понемногу восстанавливается. Для аппроксимации логистической функцией был выбран второй этап роста численности, как более информативный, так как он длился гораздо больше первого этапа. В качестве предшествовавшего росту численности кабана стационарного периода был выбран промежуток с 1999 по 2003 г.

Результаты расчета показателей и коэффициентов уравнения (5) для разных видов, а также коэффициента детерминации указанной функцией соответствующих динамических рядов численности диких копытных представлены в табл. 1.

**Таблица 1.** Значения коэффициентов логистических функций, аппроксимирующих динамические ряды численности диких копытных в Саратовской области

**Table 1.** Values of the coefficients of the logistic functions approximating the time series of the numbers of wild ungulates in the Saratov region

| Вид / Species             | $r$  | $N_0$ | $K_L$ | $K_U$ | $R^2$ |
|---------------------------|------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Alces alces</i>        | 0.63 | 2201  | 2160  | 4960  | 0.87  |
| <i>Cervus elaphus</i>     | 0.73 | 686   | 680   | 1480  | 0.78  |
| <i>Cervus nippon</i>      | 0.38 | 433   | 430   | 2130  | 0.78  |
| <i>Capreolus pygargus</i> | 0.19 | 5003  | 4210  | 23800 | 0.93  |
| <i>Sus scrofa</i>         | 1.60 | 6052  | 6050  | 13800 | 0.96  |

Как уже отмечалось ранее, полученные коэффициенты  $r$  не имеют однозначной биологической интерпретации, а определяют в общем случае лишь степень кривизны логистической кривой.

Для определения репродуктивного потенциала рассматриваемых популяций диких копытных авторы статьи исходили из предположения, что указанный потенциал реальной популяции будет эквивалентен таковому для гипотетической изолированной популяции животных, численность которой росла таким же образом, что и реальной популяции, но от величины, близкой к нулю.

С целью преобразования полученных логистических функций в классический вид после проведения первоначального расчета из всех значений динамического ряда численности вычиталась величина  $K_L$ . Затем по новым значениям динамического ряда и при  $K_L = 0$  заново определялась величина  $r$ , которая теперь соответствовала значению репродуктивного потенциала рассматриваемой популяции и в дальнейшем обозначалась как  $r_0$ .

В связи с тем, что изучаемые популяции диких копытных не являются изолированными, то определенная величина  $r_0$  не является полностью тождественной рассмотренной ранее величине  $r_m$ , так как на ее значение могут влиять не только естественные рождаемости и смертности, но и возможные миграционные процессы. Поэтому в отношении неизолированных популяций величину  $r_0$  лучше называть восполняемым потенциалом.

Дополнительно определялась фактическая максимальная или реализованная наибольшая экспоненциальная скорость роста  $r_{fm}$ , которая находилась из максимума функции

$$r_f(t) = r \left( 1 - \frac{K_L}{N_t} \right) \left( 1 - \frac{N_t}{K_U} \right). \quad (6)$$

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ

Наибольших значений данная функция достигает примерно тогда же, когда наступает перегиб функции выражения (5). Как уже отмечалось ранее, разница между биотическим потенциалом и скоростью роста, наблюдаемой в реальных полевых условиях, отражает меру сопротивления среды, препятствующей реализации этого потенциала (Одум, 1986). Конкретное значение, которого может достичь величина  $r_{fm}$ , будет зависеть не только от биотического потенциала рассматриваемой популяции, но и от разницы между новым и предыдущим уровнями ее стационарного состояния  $\Delta K$ . Наблюдаемые скорости роста будут тем больше, чем будут больше значения величин  $r_0$  и  $\Delta K$  при всех прочих равных условиях. Результаты расчетов потенциально возможных и реализованных наибольших экспоненциальных скоростей роста популяций диких копытных животных приведены во второй и третьей колонках табл. 2.

**Таблица 2.** Расчетные значения различных скоростей роста популяций диких копытных на территории Саратовской области

**Table 2.** Estimated values of the growth rate of the populations of wild ungulates in the Saratov region

| Вид / Species             | Экспоненциальные скорости роста / Exponential growth rates |          | Конечные скорости роста / Finite growth rates |                | Удельная реализованная скорость роста при отсутствии добычи, % / Specific realized growth rate in the absence of hunting, % |
|---------------------------|------------------------------------------------------------|----------|-----------------------------------------------|----------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                           | $r_0$                                                      | $r_{fm}$ | $\lambda_{pm}$                                | $\lambda_{jm}$ |                                                                                                                             |
| <i>Alces alces</i>        | 0.40                                                       | 0.072    | 1.49                                          | 1.07           | 10.2                                                                                                                        |
| <i>Cervus elaphus</i>     | 0.41                                                       | 0.075    | 1.51                                          | 1.08           | 10.6                                                                                                                        |
| <i>Cervus nippon</i>      | 0.25                                                       | 0.115    | 1.28                                          | 1.12           | 15.2                                                                                                                        |
| <i>Capreolus pygargus</i> | 0.15                                                       | 0.064    | 1.16                                          | 1.07           | 9.8                                                                                                                         |
| <i>Sus scrofa</i>         | 0.90                                                       | 0.180    | 2.46                                          | 1.20           | 28.5                                                                                                                        |

*Примечание.*  $\lambda_{pm}$  и  $\lambda_{jm}$  – потенциальная конечная и реализованная наибольшая конечная скорости роста, определение которых будет дано далее по тексту.

*Note.*  $\lambda_{pm}$  and  $\lambda_{jm}$  are the potential final and maximum-realized final growth rates, respectively, whose definition will be given later in the text.

Сравнивая далее репродуктивные потенциалы для разных видов, ожидаемо приходим к выводу, что наибольшими воспроизводственными возможностями среди диких копытных на территории Саратовской области обладает популяция кабана. Однако для реализации этого потенциала требуются значительные затраты на проведение соответствующих биотехнических мероприятий, направленных, в первую очередь, на подкормку этих животных. К сожалению, в настоящее время из-за всплеск заболеваний АЧС статус кабана как охотничьего ресурса находится в неопределенности: то ли это ценный вид охотничьих животных, то ли это нежелательный вид – разносчик опасных заболеваний. Но если все-таки вопрос борьбы с возбудителем заболевания АЧС будет решен, то, безусловно, кабан будет самым перспективным видом для охотничьего хозяйства области.

Вторым после кабана биотическим потенциалом обладает популяция лося. При этом в отличие от кабана для реализации этого потенциала не требуется проведения дорогостоящих биотехнических мероприятий. Поэтому лось можно считать самым значимым в настоящее время видом для охотничьего хозяйства, не-

смотря на то, что почти все население этого вида сосредоточено в правобережной части области.

Наименьшим репродуктивным потенциалом обладает популяция сибирской косули. Что касается обоих видов оленей, то репродуктивные потенциалы их популяций занимают промежуточное положение между аналогичными показателями популяций лося и косули.

Для сравнения в табл. 3 приведены оценки максимальной экспоненциальной скорости роста  $r_m$  для некоторых популяций диких копытных, определенных различными исследователями.

**Таблица 3.** Оценки максимальной экспоненциальной скорости роста  $r_m$  для некоторых популяций диких копытных

**Table 3.** Estimates of the maximum exponential growth rate  $r_m$  for some populations of wild ungulates determined

| Виды / Species                                                               | $r_m$ / год /<br>$r_m$ / year | Источник данных /<br>Data source |
|------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| Белохвостый олень / <i>Odocoileus virginianus</i>                            | 0.55                          | Kelker, 1947                     |
| Косуля европейская / <i>Capreolus capreolus</i>                              | 0.23                          | Andersen, 1962                   |
| Олень-вапити / <i>Cervus elaphus canadensis</i>                              | 0.27                          | Murphy, 1963                     |
| Лось, Финляндия / <i>Alces alces</i> , Finland                               | 0.45                          | Нюрген и др., 2007               |
| Лось, Челябинская область / <i>Alces alces</i> , Chelyabinsk region (Russia) | 0.37–0.41                     | Глушков и др., 2013              |
| Лось, Кировская область / <i>Alces alces</i> , Kirov region (Russia)         | 0.42                          | Глушков, 2015                    |

Полученные авторами статьи значения биотических потенциалов популяций диких копытных на территории Саратовской области принципиально не отличаются от аналогичных оценок, полученных ранее другими исследователями. Это дает основание считать возможным определение репродуктивных потенциалов указанных животных по динамическим рядам их численности на практике, во всяком случае, для крупных популяций, которые являются условно изолированными.

Использование экспоненциальных скоростей роста очень удобно в математических построениях, однако более наглядными будут потенциальная конечная  $\lambda = e^{r_0}$  и реализованная наибольшая конечная  $\lambda = e^{r_{fm}}$  скорости роста, которые приведены в четвертой и пятой колонках табл. 2 соответственно.

Потенциальная конечная скорость роста показывает, во сколько раз ежегодно увеличивалась бы численность популяции при отсутствии налагаемых средой ограничений. Так, популяция лося в Саратовской области при таких условиях увеличивалась бы в 1.49 раза или на 49% в год. Популяции благородного и пятнистого оленей на 51 и 28% соответственно, популяция косули – на 15%, а популяция кабана – на 146%. Фактически же наибольший прирост популяций за время роста их численности составил для лося 7%, для благородного и пятнистого оленей – 8 и 12% соответственно, а для косули и кабана – 7 и 20% соответственно в год.

Из-за незначительных объемов добычи диких копытных в Саратовской области рассчитанная авторами статьи наибольшая реализованная скорость роста по своему смыслу близка к скорости роста популяции в отсутствие промысла по Г. Колли (1979). Во всяком случае, можно оценить последнюю, сложив наблюдавшийся наибольший прирост со среднегодовым уровнем официальной добычи

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ

этих животных за рассматриваемый период времени (табл. 4). Соответствующие расчеты приведены в шестой колонке табл. 2. Скорость роста популяции в отсутствие промысла Г. Колли предлагал использовать для определения постоянного уровня добычи (МПУД), т. е. такого, который оставался бы неизменным из года в год, и это не приводило бы к уменьшению численности популяции. Каждой конкретной популяции для каждой стадии ее роста соответствует свой постоянный уровень добычи, а в целом для всего периода роста выделяют максимальный постоянный уровень добычи (МПУД), который достигается при численности популяции  $\bar{N} = K/2$  и мгновенной интенсивности охоты, равной  $H = r_m/2$ , и составляет  $\bar{HN} = r_m K/4$  животных в год.

**Таблица 4.** Максимальный постоянный уровень добычи (МПУД) по сравнению с фактической официальной добычей диких копытных в Саратовской области

**Table 4.** Maximum consistent hunting level (MCHL) compared to the actual official one of wild ungulates in the Saratov region

| Вид / Species             | МПУД / MCHL          |      | Фактическая официальная добыча животных за период с 2001 по 2021 гг. / Actual official hunting level of animals for the period from 2001 to 2021 |      |                                                         |      |
|---------------------------|----------------------|------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|---------------------------------------------------------|------|
|                           |                      |      | наибольшая за год / Maximum hunting level per year                                                                                               |      | среднегодовая / Average annual hunting level of animals |      |
|                           | Особей / Individuals | %*   | Особей / Individuals                                                                                                                             | %*   | Особей / Individuals                                    | %*   |
| <i>Alces alces</i>        | 457                  | 22.2 | 233                                                                                                                                              | 5.41 | 110                                                     | 3.16 |
| <i>Cervus elaphus</i>     | 146                  | 22.9 | 55                                                                                                                                               | 4.14 | 27                                                      | 2.55 |
| <i>Cervus nippon</i>      | 133                  | 13.3 | 91                                                                                                                                               | 6.96 | 27                                                      | 3.16 |
| <i>Capreolus pygargus</i> | 893                  | 7.8  | 809                                                                                                                                              | 5.07 | 307                                                     | 2.84 |
| <i>Sus scrofa</i>         | 3105                 | 58.1 | 2029                                                                                                                                             | 14.6 | 851                                                     | 8.50 |

*Примечание.* Параметры фактической добычи кабана определены за период с 2001 по 2015 г., до начала проведения интенсивных мероприятий по сокращению его численности; \* – от послепромысловой численности.

*Note.* The parameters of the actual harvest of wild boar were determined for the period from 2001 to 2015, before the start of intensive measures to reduce its numbers; \* – from the post-harvest abundance.

Максимальный постоянный уровень добычи является важным экологическим показателем для эксплуатируемой популяции: если количество особей, ежегодно добываемых в ней, превысит МПУД, то популяция обречена на вымирание. Результаты расчетов МПУД для популяций диких копытных представлены в табл. 4.

В практике отечественного охотничьего хозяйства добычу животных принято определять в процентах по отношению к послепромысловой численности предыдущего сезона охоты. Поэтому авторами статьи были сделаны расчеты отношения максимальных постоянных уровней добычи к соответствующим им послепромысловым численностям диких копытных, исходя из того, что величину  $\bar{N}$  можно интерпретировать как среднюю в течение некоторого года численность популяции при условии постоянного ее роста по логистическому закону. Так как в настоящем

анализе динамических рядов численности применяется детерминированное время, то указанная величина будет являться средней между численностью популяции на начало текущего года, в течение которого она достигнет величины  $K/2$ , и ее численностью на начало следующего года:  $\bar{N} = (N_t + N_{t+1})/2$ . За после промысловую численность брались численность популяции на начало текущего года, которая упрощенно определялась как  $N_t = \bar{N} - (H\bar{N})/2$ .

В табл. 4 приведены также данные о наибольшей за год и среднегодовой фактической добыче лося, оленей и косули за период с 2001 по 2021 г., а кабана – за период с 2001 по 2015 г. как в абсолютных, так и относительных значениях. До 2015 г. добыча кабана осуществлялась преимущественно в рамках любительской и спортивной охоты, т. е. так же, как и других копытных. После 2015 г. интенсивность добычи кабана резко возросла в связи с проведением мероприятий, направленных на снижение его численности с целью предотвращения возникновения и распространения заболеваний АЧС.

Как видно, объемы официальной добычи всех рассматриваемых видов диких копытных существенно ниже МПУД. Вообще-то к МПУД надо относиться с определенной осторожностью, так как достичь его и при этом добиться, чтобы численность популяции была постоянной, возможно, только если гибель животных от других причин (хищничество, болезни, браконьерство и т.п.), по сравнению с официальной добычей, будет незначительной, что является трудно осуществимым практически. Поэтому наиболее оптимальным уровнем добычи диких копытных животных в Саратовской области, по нашему мнению, будет уровень, равный максимальной фактической скорости роста популяции в отсутствие промысла (см. табл. 2). Для лося, оленей и косули это будет от 10 до 15%, а для кабана – около 30% от их после промысловой численности. Сравнивая полученный результат с фактическим уровнем официального изъятия этих животных, приходим к выводу, что интенсивность добычи лося, оленей и косули может быть повышена в три раза без всяких негативных последствий для устойчивого существования этих видов.

Следует отметить, что в настоящее время не ставится задача использовать ресурсы диких животных с наиболее возможной интенсивностью. Исключением является кабан, но в отношении него ставится несколько другая задача, в соответствии с рекомендациями Минприроды России плотность его населения требуется довести до 0.25 особей на 1000 га общей площади Саратовской области, что соответствует численности популяции в 2530 особей. Если принять указанную численность за после промысловую, то пуд для нее будет равен  $\Delta = N_{t+1} - N_t$ , где  $N_{t+1}$  определяется как  $N_1$  из уравнения (5) при  $K_L = 0$ ,  $r = r_0$ ,  $N_0 = 2530$ . Получается, что для поддержания численности популяции кабана в Саратовской области на указанном выше уровне необходимо ежегодно добывать 2379 животных или 94% от его после промысловой численности.

К ПУД следует относиться так же осторожно, как и к МПУД, т. е. как к некоторым ориентирам, к которым следует стремиться, последовательно приближаясь.

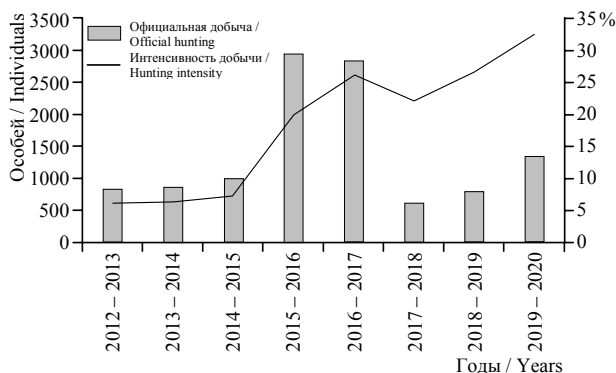
Популяция кабана в Саратовской области в результате массового падежа, вызванного заболеванием АЧС, резко сократилась в период с 2015 по 2017 г. с 14920

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ

до 2780 особей, после чего начала постепенно восстанавливаться.

Как уже отмечалось ранее, начиная с 2015 г. интенсивность добычи этого вида в Саратовской области резко возросла в связи с проводимыми мероприятиями по его депопуляции (рис. 2).

В среднем за период с 2015 по 2020 г. добывалось 1712 животных за год или 24.0% от послепромысловой численности, максимума этот показатель достиг в сезонах 2015 – 2016 и 2016 – 2017 гг., когда было добыто 2944 и 2837 особей соответственно, что сравнимо с МПУД для этого вида. В дальнейшем абсолютные объемы добычи сократились при одновременном увеличении ее интенсивности с 19.7% в сезоне 2015 – 2016 гг. до 32.5% от послепромысловой численности в сезоне 2019 – 2020 гг. Однако этого явно недостаточно не только для достижения рекомендуемой численности в 2530 особей, но и для ее стабилизации на уровне  $K_U/2$ , примерно равном 7000 особям. В настоящее время численность кабана увеличивается, на 1 апреля 2021 г. она составила 5419 особей. При сохранении текущей интенсивности добычи его численность будет стремиться к величине около 11000 особей. Это в том случае, если вирус АЧС полностью исчез из популяции. Если же нет, то по достижении указанной численности или несколько ранее следует ожидать новой вспышки этого заболевания с очередным сокращением численности вида.



**Рис. 2.** Официальная добыча кабана на территории Саратовской области в период с 2012 по 2020 г. в абсолютных значениях и в процентах от послепромысловой численности

**Fig. 2.** Official hunting level of wild boar on the territory of the Saratov region in the period from 2012 to 2020, in absolute values and as a percentage of the post-hunting population

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании была показана принципиальная возможность определения репродуктивных потенциалов диких копытных животных и, возможно, других крупных млекопитающих по динамическим рядам их численности. Это подтверждается качеством аппроксимации динамических рядов логистическими кривыми, так как соответствующие коэффициенты детерминации для разных видов составили от 75 до 96%. Для выполнения таких расчетов необходимо, чтобы популяция кратковременно подверглась действию некоторого неблагоприятного фактора, вызывающего значительное сокращение ее численности с последующим восстановлением до прежнего уровня, или чтобы динамический ряд содержал в себе хорошо выраженный и протяженный участок перехода популяции от нижнего

к верхнему стационарному состоянию. При этом популяции должны быть достаточно большими, чтобы их можно было считать условно изолированными.

Имеющиеся различия между значениями максимальных экспоненциальных скоростей роста, полученными авторами статьи и другими исследователями, не являются принципиальными. Надо учитывать, что предложенный метод оценки репродуктивных потенциалов является статистическим, с сопутствующими всем таким методам особенностями, например наличием статистических ошибок во всех определяемых параметрах –  $r$ ,  $r_0$ ,  $N_0$ ,  $K_L$  и  $K_U$ . Определение величин этих ошибок является темой отдельного исследования.

Использование динамических рядов численности имеет ряд преимуществ перед традиционными способами, основанными на учете рождаемости. Полученная при их помощи оценка репродуктивного потенциала популяции уже отражает в себе результат ее взаимодействия с окружающей средой. Кроме того, данный метод не требует никаких дополнительных исследований, кроме регулярного учета численности животных.

Полученные оценки репродуктивных потенциалов для популяций лося, оленей и косули в Саратовской области еще могут измениться в связи с незавершенностью стадии роста их численности к настоящему времени.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М. : Наука, 1985. 182 с.
- Братусь А. С., Новожилов А. С., Платонов А. П. Динамические системы и модели в биологии. М. : Физматлит, 2009. 400 с.
- Гильяров А. М. Популяционная экология. М. : Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Глушков В. М. Скорость роста популяции лося (*Alces alces*) в начале зимы // Самарская Лука : Проблемы региональной и глобальной экологии. 2015. Т. 24, № 4. С. 159 – 165.
- Глушков В. М., Сафонов В. Г., Сергеев А. А., Шевнина В. С. Анализ динамики популяции лося на Южном Урале // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 153 – 160.
- Колли Г. Анализ популяций позвоночных. М. : Мир, 1979. 362 с.
- Красная книга Саратовской области : Грибы, Лишайники, Растения, Животные. Саратов : Папирус, 2021. 496 с.
- Нюгрен Т., Песонен М., Тюккюлайнен Р., Валлен М., Руусила В. Причины высокой продуктивности лося в Финляндии // Вестник охотоведения. 2007. Т. 4, № 2. С. 148 – 160.
- Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Andersen J. Roe-deer census and population analysis by means of modified marking release technique // The Exploitation of Natural Animal Populations / eds. E. D. Le Cren, M. W. Holdgate. Oxford : Blackwell, 1962. P. 72 – 80.
- Kaeuffer R., Bonenfant C., Chapuis J. L., Devillard S. Dynamics of an introduced population of mouflon Ovisaries on the sub-Antarctic archipelago of Kerguelen // Ecography. 2010. Vol. 33, iss. 3. P. 435 – 442.
- Kelker G. H. Computing the rate of increase for deer // Journal of Wildlife Management. 1947. Vol. 11, iss. 2. P. 177 – 183.
- Morisita M. The fitting of the logistic equation to the rate of increase of population density // Researches on Population Ecology. 1965. Vol. 7, iss. 1. P. 52 – 55.
- Murphy D. A. A captive elk herd in Missouri // Journal of Wildlife Management. 1963. Vol. 27, iss. 4. P. 411 – 414.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ

*Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., Sukhov S. V., Mamaev A. B.* Population dynamics factors of ungulates and wolves of the Saratov region in the 21st century // *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2018. № 4. P. 433 – 446.

*Paterson J. T., Proffitt K., Rotella J., McWhirter D., Garrott R.* Drivers of variation in the population dynamics of bighorn sheep // *Ecosphere*. 2021. Vol. 12, iss. 7. Article number e03679. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3679>

*Peters R. M., Cherry M. J., Kilgo J. C., Chamberlain M. J., Miller K. V.* White-tailed deer population dynamics following louisiana black bear recovery // *Wildlife Management*. 2020. Vol. 84, iss. 8. P. 1473 – 1482.

*Sæther B. E., Engen S., Filli F., Aanes R., Schro Der W., Andersen R.* Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the Ibex // *Ecology*. 2002. Vol. 83, iss. 12. P. 3457 – 3465.

## Estimation of the growth rate of wild ungulate populations in the territory of the Saratov region by the dynamic series of their numbers

I. A. Kondratenkov <sup>1✉</sup>, M. L. Oparin <sup>1</sup>, O. S. Oparina <sup>1</sup>, S. V. Sukhov <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences  
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

<sup>2</sup> Committee of Hunting and Fishing of the Saratov Region  
45/51 Universitetskaya St., Saratov 410012, Russia

Received: 16 May 2021 / revised: 27 July 2021 / accepted: 28 July 2021

**Abstract.** The present paper is devoted to the study of the possibility of estimating the reproductive potentials of wild ungulate populations, and possibly other large mammals, by the time series of their numbers. We have found out that this is possible, which is confirmed by the high quality of approximation of the time series of abundance by logistic curves, and the corresponding coefficients of their determination for different species ranged from 75 to 96%. For such calculations, one circumstance is necessary, which is that the population of the studied species has been briefly exposed to some unfavorable factor causing a significant reduction in its numbers with subsequent restoration to the previous level, or the time series should contain a well-expressed and extended section of the transition of the population from some lower level to the upper level of the population, passing into a stationary state. The values of the maximum exponential growth rates of ungulate populations that we obtained do not fundamentally differ from the data available in other researchers' works. In addition, it should be borne in mind that our method for assessing the reproductive potentials of ungulates is statistical, with features accompanying all such methods, for example, in the presence of statistical errors in all determined parameters. However, the evaluation of the magnitude of these errors is a topic for a separate study.

**Keywords:** reproductive potential, time series of population size, ungulates, hunting resources

**For citation:** Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S., Sukhov S. V. Estimation of the growth rate of wild ungulate populations in the territory of the Saratov region by the dynamic series of their numbers. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 3, pp. 293–309. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-293-309>

## REFERENCES

- Bazykin A. D. *Matematicheskaya biofizika vzaimodeystviyushchikh populyatsiy* [Mathematical Biophysics of Interacting Populations]. Moscow, Nauka Publ., 1985 182 p. (in Russian).  
Bratus A. S., Novozhilov A. S., Platonov A. P. *Dinamicheskie sistemy i modeli v biologii* [Dynamical Systems and Models in Biology]. Moscow, Fizmatlit Publ., 2009. 400 p. (in Russian).  
Gilyarov A. M. *Populatsionnaya ekologiya* [Population Ecology]. Moscow, Izdatel'stvo Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta, 1990. 191 p. (in Russian).

---

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

*ORCID and e-mail addresses:* Igor A. Kondratenkov: [kondri60@mail.ru](mailto:kondri60@mail.ru); Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0001-8575-5418>, [oparinml@mail.ru](mailto:oparinml@mail.ru); Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, [otis07@mail.ru](mailto:otis07@mail.ru); Sergey V. Sukhov: [oparinml@mail.ru](mailto:oparinml@mail.ru).

Glushkov V. M. The growth rate of a population moose (*Alces alces*) in early winter. *Samar-skaya Luka: Problemy regional'noi i global'noi ekologii*, 2015, vol. 24, no. 4, pp. 159–165 (in Russian).

Glushkov V. M., Safonov V. G., Sergeyev A. A., Shevnina M. S. Analysis of elk population dynamics in the Southern Urals. *Theoretical and Applied Ecology*, 2013, no. 2, pp. 153–160 (in Russian).

Caughey G. *Analysis of Vertebrate Populations*. Moscow, Mir Publ., 1979. 362 p. (in Russian).

*The Red Book of the Saratov Region: Fungi, Lichens, Plants, Animals*. Saratov, Papyrus Publ., 2021. 496 p. (in Russian).

Nygrén T., Pesonen M., Tykkyläinen R., Wallén M., Ruusila V. Background to the productivity of the Finnish moose population. *The Herald of Game Management*, 2007, vol. 4, no. 2, pp. 148–160 (in Russian).

Odum E. P. *Basic Ecology*: in 2 vols. Moscow, Mir Publ., 1986, vol. 2. 376 p. (in Russian).

Andersen J. Roe-deer census and population analysis by means of modified marking release technique. In: E. D. Le Cren, M. W. Holdgate, eds. *The Exploitation of Natural Animal Populations*. Oxford, Blackwell, 1962, pp. 72–80.

Kaeuffer R., Bonenfant C., Chapuis J. L., Devillard S. Dynamics of an introduced population of mouflon Ovisaries on the sub-Antarctic archipelago of Kerguelen. *Ecography*, 2010, vol. 33, iss. 3, pp. 435–442.

Kelker G. H. Computing the rate of increase for deer. *Journal of Wildlife Management*, 1947, vol. 11, iss. 2, pp. 177–183.

Morisita M. The fitting of the logistic equation to the rate of increase of population density. *Researches on Population Ecology*, 1965, vol. 7, iss. 1, pp. 52–55.

Murphy D. A. A captive elk herd in Missouri. *Journal of Wildlife Management*, 1963, vol. 27, iss. 4, pp. 411–414.

Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., Sukhov S. V., Mamaev A. B. Population dynamics factors of ungulates and wolves of the Saratov region in the 21st century. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 4, pp. 433–446.

Paterson J. T., Proffitt K., Rotella J., McWhirter D., Garrott R. Drivers of variation in the population dynamics of bighorn sheep. *Ecosphere*, 2021, vol. 12, iss. 7, article number e03679. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3679>

Peters R. M., Cherry M. J., Kilgo J. C., Chamberlain M. J., Miller K. V. White-tailed deer population dynamics following louisiana black bear recovery. *Wildlife Management*, 2020, vol. 84, iss. 8, pp. 1473–1482.

Sæther B. E., Engen S., Filli F., Aanes R., Schro Der W., Andersen R. Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the Ibex. *Ecology*, 2002, vol. 83, iss. 12, pp. 3457–3465.