

Оригинальная статья

УДК 639.1.053(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-58-76>

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ ПО ДАННЫМ ЗИМНИХ МАРШРУТНЫХ УЧЕТОВ

И. А. Кондратенков , М. Л. Опарин, О. С. Опарина

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

Поступила в редакцию 22.12.2022 г., после доработки 18.01.2023 г., принята 18.01.2023 г.

Аннотация. Настоящая статья посвящена исследованию возможности определения экологической плотности охотничьих животных по данным зимнего маршрутного учета (ЗМУ). Определение плотности охотничьих животных является необходимым условием для определения квот их добычи. Наиболее ценным параметром, характеризующим численность популяций конкретных видов охотничьих животных, является экологическая плотность. Она рассчитывается для площади, фактически заселенной тем или иным видом животных. В практике отечественного охотоведения широко используется плотность населения, рассчитанная на площадь свойственных виду угодий. Под свойственными угодьями понимаются территории, обладающие кормовыми, защитными свойствами для данного вида, как всеми вместе или хотя бы одним из указанных свойств. Однако признание той или иной территории свойственной для некоторого вида животных совсем не означает, что она будет им полностью заселена и, напротив, что территории, признанные несвойственными, не будут посещаться этими животными, что подтверждается материалами зимних маршрутных учетов. При анализе следовой активности охотничьих животных в различных угодьях она регистрируется как в угодьях, которые считаются для вида свойственными, так и в несвойственных для него. При обработке данных зимних маршрутных учетов в качестве территории нахождения животного в течение суток берут участок, лежащий внутри минимального выпуклого контура, проведенного вокруг суточного наследа этого животного. В этом случае в качестве территории, занятой каким-либо животным, можно считать территорию, получаемую путем объединения всех минимальных выпуклых контуров, проведенных вокруг всех суточных наследов, оставленных всеми животными данного вида за период учетных работ, и можно считать заселенной ими территорией в это время года. Пересечение маршрутом следа является случайным событием, поэтому для определения экологической плотности вида по данным ЗМУ необходимо применение теории вероятностей.

Ключевые слова: локальный ареал охотничьего вида, экологическая плотность охотничьего вида, площадь фактически заселенной территории, зимний маршрутный учет

 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; Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

Для цитирования. Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Определение экологической плотности некоторых видов охотничьих животных по данным зимних маршрутных учетов // Поволжский экологический журнал. 2023. № 1. С. 58 – 76. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-58-76>

ВВЕДЕНИЕ

Плотность населения является одной из важнейших характеристик популяций диких животных. Она может рассчитываться двумя способами, или на всю площадь некоторой заранее выбранной территориальной единицы, или на площадь территории, фактически заселенной животными. Плотность населения, определяемая в последнем случае, является истинной и получила название экологической плотности (Одум, 1986). В практике отечественного охотоведения широко используется также плотность населения, рассчитанная на площадь свойственных виду угодий. Под свойственными угодьями понимаются территории, обладающие кормовыми, защитными и гнездопригодными свойствами для данного вида, как всеми вместе или хотя бы одним из указанных свойств. Так, при проведении охотустройства, для лося (*Alces alces* L.) и благородного оленя (*Cervus elaphus* L.) в качестве свойственных предлагалось считать лесные угодья, для европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской косуль (*Capreolus pygargus* P.) и кабана (*Sus scrofa* L.), как лесные угодья, так и открытые угодья, примыкающие к лесу на ширину до 0.5 км. Для зайца-русака (*Lepus europaeus* P.) и серой куропатки (*Perdix perdix* L.) свойственными предлагалось считать открытые (степные, луговые, полевые) угодья и примыкающие к ним участки леса, глубиной до 0.5 км (Данилов и др., 1966). В дальнейшем такой подход получил широкое распространение, особенно в отношении лося, но также и для других животных, распределение плотности населения чаще всего изучалось в расчете на лесопокрытые и открытые площади (Банников, Теплов, 1964; Червонный, 1975; Филонов, 1983; Данилов, 1986; Ломанов, 2007; Dzięciolowski, 1976; Caughley, Sinclair, 1994; Lindén et al., 1996; Kurki et al., 1998; Engeman et al., 2001; Forsey, Baggs, 2001; Stephens et al., 2006; Keeping, Pelletier, 2014; Keuling et al., 2018 и др.). При этом И. К. Ломанов (2007) приравнял площадь свойственных угодий для лося с фактической площадью, заселенной этим видом, и, соответственно, плотность населения, рассчитанную на площадь свойственных угодий, с экологической плотностью. Удобство такого подхода заключается в том, что лесные или лесопокрытые площади в большинстве случаев известны, и расчет плотности населения животных в отношении их не представляет трудностей, однако есть веские возражения в правомерности такого подхода. Признание нами той или иной территории свойственной для некоторого вида животных совсем не означает, что она будет ими полностью заселена и, напротив, что территории, признанные несвойственными, не будут посещаться этими животными. Собственно, это подтверждается материалами зимних маршрутных учетов, при анализе следовой активности охотничьих животных в различных угодьях. Таким образом, площадь свойственных виду угодий является такой же заранее и в большей степени произвольно выбранной территориальной единицей, как и территории административных образований – районов, областей и т.п. Закономерно возникает вопрос

об объективном определении экологической плотности, так как именно она является экологической характеристикой популяций различных животных, такой же, как, например, воспроизводственный потенциал. Определение последнего, в некоторых случаях, также возможно по данным зимнего маршрутного учета (Кондратенков и др., 2021)

Исследованию возможности определения экологической плотности охотничьих животных по данным зимнего маршрутного учета (ЗМУ) посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для начала необходимо определиться с тем, что считать территорией, фактически заселенной животными, или территорией обитания вида. В качестве территории нахождения животного в течение суток берут участок, лежащий внутри минимального выпуклого контура, проведенного вокруг суточного наследа этого животного. Понятие минимального выпуклого контура, проведенного вокруг суточного наследа, введено Н. Г. Челинцевым (2000). В этом случае в качестве территории, занятой каким-либо животным, можно считать территорию, получаемую путем объединения всех минимальных выпуклых контуров, проведенных вокруг всех суточных наследов, оставленных этим животным за определенное время, например за время проведения ЗМУ. Следовательно, объединение минимальных выпуклых контуров, проведенных вокруг всех суточных наследов, оставленных всеми животными данного вида за период учетных работ, и можно считать заселенной ими территорией в это время года.

Как можно определить эту территорию на основании данных ЗМУ? Общеизвестно, что если на некоторой исследуемой территории случайным образом или достаточно равномерно расположить большое число маршрутов, ориентированных по различным направлениям, то соотношение суммарных протяженностей этих маршрутов или их частей, проходящих по различным угодьям, например лесным и полевым, объективно отразят соотношение площадей этих угодий на исследуемой территории. Следовательно, отношение суммарной протяженности всех маршрутов, или их частей, проходящих по территории, заселенной животными определенного вида, к общей протяженности всех маршрутов на исследуемой территории будет объективной оценкой отношения площади заселенной территории к общей площади исследуемой территории.

Однако, в отличие от лесных и полевых угодий, границы заселенной животными территорий при проведении ЗМУ мы определить не можем. Следовательно, необходимо прибегнуть к некоторому упрощению. Мы предлагаем оценивать искомую площадь по отношению суммарной протяженности всех маршрутов, полностью или частично проходящих по территории, заселенной животными, к суммарной протяженности всех маршрутов на исследуемой территории. Это несколько завысит оценку искомой площади. Причем, чем больше будет средняя длина одного маршрута, тем больше будет завышение и, наоборот, чем меньше средняя длина одного маршрута, тем точнее будет оценка. С практической точки зрения данный подход можно считать как оценку площади, заселенной животными, в

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

первом приближении несколько больше истинной. Соответственно, полученная на ее основании оценка экологической плотности населения будет несколько меньше истинной. Что вполне оправдано с точки зрения наблюдения за состоянием популяций охотничьих животных и обеспечения их устойчивого существования.

Как можно определить, проходит ли маршрут по заселенной животными территории или нет? Если на маршруте имеется хотя бы одно пересечение следа учитываемого животного, то этот маршрут однозначно полностью или частично проходит по искомой территории. Если же на маршруте отсутствуют пересечения, то возможны два варианта: или маршрут проходит по территории, незаселенной учитываемыми животными, или по территории, заселенной ими, но в силу различных случайных причин он не пересек их след. Пересечение маршрутом следа является случайным событием, поэтому сформулируем отличие двух вариантов прохождения маршрутов в терминах теории вероятностей.

Если маршрут полностью или частично находится на территории обитания учитываемого вида, на исследуемой территории, то вероятность пересечения следов, оставляемых животными этого вида, будет ненулевой. Если маршрут целиком лежит за пределами территории их обитания, то вероятность такого события будет равна нулю.

Предположим, что имеется маршрут, полностью или частично проходящий по заселенной животными территории, и вероятность того, что он не пересечет ни одного следа, равна некоторой величине большей нуля и меньше единицы. Тогда, в соответствии с правилами умножения вероятностей, если провести учет следов животных на этом маршруте многократно, то вероятность того, что при этом не будет получено ни одного пересечения следа, будет стремиться к нулю, а вероятность того, что будет пересечен хотя бы один след, будет стремиться к единице (MacKenzie et al., 2002; MacKenzie, Nichols, 2004; Gu, Swihart, 2004; Nielsen et al., 2005).

Это позволяет при многократном проведении учета на одних и тех же маршрутах по характеру изменения числа маршрутов с ненулевыми или нулевыми результатами пересечения следов животных, по мере объединения данных этих учетов, определить долю маршрутов с ненулевой или нулевой вероятностью пересечения следа от числа всех маршрутов на исследуемой территории. Под объединением данных нескольких учетов на одном и том же маршруте понимается следующее: если хотя бы в одном из учетов получено пересечение хотя бы одного следа, то результат учета для данного маршрута считается ненулевым, в противном случае нулевым.

Для практического использования данного метода определения доли маршрутов с нулевой и ненулевой вероятностью пересечения следа учитываемого животного необходимо проведение не менее трех результативных учетов на одних и тех же маршрутах. Под результативностью учета понимается пересечение всеми маршрутами хотя бы одного следа учитываемого животного.

Для аппроксимации данных учетов нами было выбрано следующее выражение:

$$y = a(1 - b^x), \quad 0 < a \leq 1, \quad 0 < b \leq 1, \quad x \geq 3, \quad (1)$$

где a и b – коэффициенты уравнения, x – количество (кратность) проведенных учетов, данные которых используются для аппроксимации уравнения.

Здесь коэффициент a соответствует доле маршрутов с ненулевой вероятностью пересечения следа учитываемого вида в общем числе всех учетных маршрутов, при условии одинаковой их длины. Либо он (коэффициент a) соответствует отношению суммарной протяженности маршрутов с ненулевой вероятностью пересечения следа учитываемого вида к суммарной протяженности всех учетных маршрутов, заложенных на исследуемой территории, в случае их неодинаковой длины.

Коэффициент b соответствует вероятности того, что на маршруте средней длины с ненулевой вероятностью пересечения следа учитываемого вида будет получен нулевой результат или вероятности того, что в ходе учета на этом маршруте не будет зарегистрировано ни одного пересечения.

Оптимальным, с нашей точки зрения, следует считать данные учета за три года, так как изменением численности животных за это время можно пренебречь.

Оценка площади обитания проводилась в отношении следующих видов: лося, оленя благородного, оленя пятнистого, косули сибирской и косули европейской вместе, зайца-русака, лисицы обыкновенной и волка, а также для серой куропатки и тетерева.

Для определения экологической плотности серой куропатки и тетерева использовались встречи этих птиц на маршрутах.

Для расчета площади обитания изучаемых видов были взяты данные ЗМУ за период с 2013 по 2015 годы.

Если на некоторых маршрутах в течение года учет проводился два или три раза, то их результаты объединялись при сохранении кратности проведения учета в этом году равной единице.

Так как для расчета площади обитания изучаемых видов не обязательно объединять данные учетов в хронологическом порядке, то, с целью снижения влияния случайных составляющих, расчет коэффициентов выражения (1) проводился следующим образом. Сначала рассчитывались для каждого из выбранных лет соотношения суммарных протяженностей всех маршрутов, имеющих хотя бы одно пересечение следа учитываемого вида к суммарной протяженности всех маршрутов на исследуемой территории. Затем среднее значение таких соотношений по всем трем годам бралось как оценка доли суммарной протяженности всех маршрутов с ненулевым показателем учета следов в суммарной протяженности всех маршрутов на исследуемой территории, получаемой для одного года или как первая точка для аппроксимации выражения (1).

Далее результаты учетов всех трех лет были попарно объединены, 2013 с 2014 г., 2014 с 2015 г. и 2013 с 2015 г. Затем определялись указанные выше соотношения, но уже для попарных объединений. Среднее значение из которых рассматривалось как вторая точка для аппроксимации выражения (1). Наконец, объединение данных учета по всем трем годам и определенное на базе этого объединения соотношение суммарных длин указанных выше маршрутов использовалось как третья точка для аппроксимации выражения (1).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

Сама аппроксимация проводилась методом наименьших квадратов. В принципе возможны два варианта расчетов, в целом для всей исследуемой территории и отдельно по выделенным категориям угодий – лесным, полевым, болотным. В последнем случае общая площадь заселенной видом территории определялась как сумма заселенных площадей выделенных категорий угодий. Здесь следует ожидать более точного определения площади обитания изучаемых видов, так как средняя длина частей маршрутов, проходящих по выделенным категориям угодий, будет меньше, чем средняя длина маршрутов в целом.

Для сравнения нами были проведены расчеты обоими способами, чтобы сравнение было более наглядным, мы определили заселенные площади выделенных категорий угодий и для первого способа тоже. Для этого нами был применен следующий алгоритм: после того, как была определена общая площадь заселенной видом территории по результатам объединения данных ЗМУ по трем годам, определялись отношения суммарных протяженностей маршрутов или их частей, проходящих по лесным или полевым угодьям и имеющих не нулевой результат учета следов, к суммарным протяженностям всех учетных маршрутов или их частей, проходящих соответственно по лесным или полевым угодьям. Если бы имелось строго равномерное распределение учетных маршрутов на исследуемой территории, то умножив полученные отношения на рассчитанную ранее общую заселенную площадь, мы бы получили оценки площадей заселенных лесных и полевых территорий в первом приближении. Однако густота учетных маршрутов в лесных угодьях, как правило, выше, чем в полевых, во всяком случае это верно для Саратовской области, поэтому возникает необходимость воспользоваться корректирующим коэффициентом, который представляет собой отношение показателя густоты учетных маршрутов, рассчитанной для всей площади исследуемой территории, к соответствующему показателю, рассчитанному для лесных или полевых угодий.

$$Q_{zu}^* = \frac{M_{u(+)} M/Q}{M_{(+)} M_u/Q_u} Q_z, \quad (2)$$

где Q_{zu}^* – оценка в первом приближении площади заселенной видом территории категории угодий u ; $M_{u(+)}$ – суммарная длина маршрутов и их частей, проходящих в категории угодий u и имеющих не нулевой результат учета следов по результатам объединения данных по трем годам; $M_{(+)}$ – суммарная длина всех маршрутов на исследуемой территории, имеющих не нулевой результат учета следов по результатам объединения данных по трем годам; M – суммарная длина всех маршрутов на исследуемой территории, Q – площадь исследуемой территории, M_u – суммарная длина маршрутов и их частей, проходящих в категории угодий u , Q_u – площадь категории u на исследуемой территории, Q_z – общая площадь заселенной видом территории, рассчитанная первым способом, u – выделенная категория угодий – «лес», «поле», «болото».

Затем полученные в первом приближении оценки площадей заселенных видов территорий выделенных категорий угодий пропорционально увеличиваются или уменьшаются таким образом, чтобы их сумма была равна первоначально рассчитанной общей площади заселенной территории.

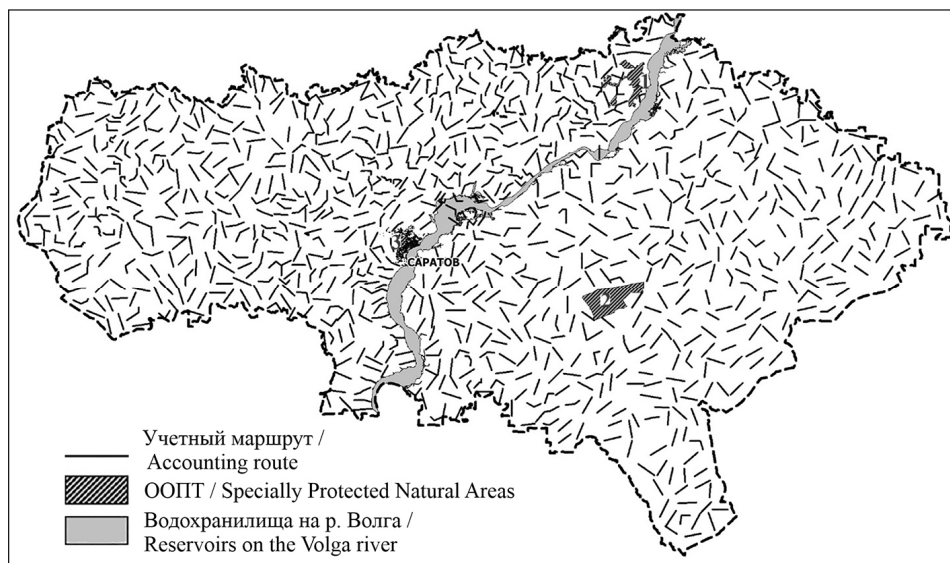
$$\sum_u Q_{zu} = Q_z, \quad (3)$$

где Q_{zu} – окончательная оценка площади заселенной видом территории категории угодий u .

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

В соответствии с требованиями Методических указаний по осуществлению органами исполнительной власти субъектов Российской Федерации переданного полномочия Российской Федерации по осуществлению государственного мониторинга охотничьих ресурсов и среды их обитания методом зимнего маршрутного учета, утвержденных приказом Минприроды России от 11.01.2012 г. № 1, в Саратовской области в 2013 г. была утверждена схема постоянных маршрутов ЗМУ. Всего на территории области был заложен 951 учетный маршрут, общей протяженностью 9480.9 км, из них по лесу – 1009.0 и по полю – 8471.9 (рисунок).



Расположение учетных маршрутов ЗМУ на территории Саратовской области в 2013 г.: 1 – Национальный парк «Хвалынский», 2 – государственный федеральный заказник «Саратовский», 3 – природный парк «Кумысная поляна»

Figure. Locations of the counting routes of winter route census on the territory of the Saratov region in 2013: 1 – National Park “Khvalynsky”, 2 – State Federal Nature Reserve “Saratovsky”, 3 – Natural Park “Kumysnaya Polyana”

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

На рисунке видно, что учетные маршруты были распределены в правобережной части Саратовской области (более лесной) несколько гуще, чем в левобережной (более степной), но в целом для целей настоящего исследования можно считать, что маршруты ЗМУ на территории области размещены достаточно равномерно.

В это время в качестве исследуемой территории бралась вся территория Саратовской области, за исключением территорий непригодных для ведения охотничьего хозяйства, части акваторий Саратовского и Волгоградского водохранилищ, а также территорий национального парка «Хвалынский», федерального государственного заказника «Саратовский» и природного парка «Кумысная поляна». Площадь исследуемой территории составляла 97874.1 км², в том числе категории «лес» – 6063.6 км², категории «поле» – 91810.5 км². Болота, в связи с их малочисленностью и небольшими размерами, в отдельную категорию угодий при проведении ЗМУ на территории Саратовской области не выделялись.

При этом площадь полукилометровой полосы полевых угодий, прилегающей к лесным, составляла 7050 км² или 7.68% от общей площади полевых угодий, а полукилометровой полосы лесных угодий, прилегающей к полевым – 4128 км² или 68.1% от общей площади лесных угодий.

В дальнейшем в 2014 и 2015 гг. некоторые маршруты удалялись, некоторые добавлялись, у некоторых маршрутов была изменена конфигурация, что не принципиально, так как число таких маршрутов было невелико, буквально единицы, а в расчетах при объединениях использовались данные, полученные только на тех маршрутах, на которых учет проводился в течение всех объединяемых лет.

Средние трехлетние показатели зимних маршрутных учетов в отношении вышеперечисленных видов охотничьих животных представлены в табл. 1, а расчеты площади обитания популяций изучаемых животных на территории Саратовской области в табл. 2.

В табл. 1 наиболее информативной частью являются данные о суммарной длине суточных следов, оставляемых всеми особями изучаемых видов на исследуемой территории в среднем в течение суток. Особо следует обратить внимание на соотношение суммарных длин суточных следов, оставляемых животными в лесных и полевых угодьях.

Наибольшее соотношение ожидаемо у лося, суммарная длина суточных следов, оставляемых этим видом в лесных угодьях, примерно в пять раз больше аналогичного показателя для полевых угодий. Далее, если рассматривать родственные лосю виды, идет благородный олень, суммарная длина суточных следов в лесу в четыре раза больше, чем в поле, у пятнистого оленя – в два раза больше, а у косуль суммарная длина суточных следов в поле даже несколько больше, чем в лесу. Для вышеуказанных видов наблюдается некоторая закономерность, чем меньше размер тела животного, тем больше относительная протяженность суточных следов, оставляемых особями этого вида в полевых угодьях, и соответственно меньшую долю составляют следы в лесу.

Кабан по данному соотношению занимает промежуточное место между двумя видами оленей, у зайца-русака и лисицы суммарная длина суточных следов в поле примерно в десять раз больше, чем в лесу. У волка тоже суммарная протяженность суточных следов в поле больше, чем в лесу, но только в два раза.

Таблица 1. Средние трехлетние показатели зимних маршрутных учетов в отношении некоторых видов охотничьих животных на территории Саратовской области за период с 2013 по 2015 годы

Table 1. Average three-year indicators of winter route counts in relation to some species of game animals on territory of the Saratov region since 2013 to 2015

Показатель / Indicator	Вид / Species									
	<i>Alces alces</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Cervus nippon</i>	<i>Capreolus sp.</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Lynxus tetrix</i>	<i>Pardus pardus</i>
Частота пересечений, след / 10 км / Crossing frequency, track / 10 km:	9.34	2.73	1.73	15.84	31.93	8.36	7.95	0.15	–	–
лес / forest	0.12	0.046	0.055	1.25	0.62	5.93	6.23	0.018	–	–
поле / field	0.12	0.046	0.055	1.25	0.62	5.93	6.23	0.018	–	–
Плотность следовых линий*, км / 10 км ² / Density of trace lines*, km / 10 km ² :	14.7	4.29	2.72	24.88	50.16	13.14	12.49	0.24	–	–
лес / forest	0.19	0.072	0.087	1.96	0.97	9.31	9.78	0.029	–	–
поле / field	0.19	0.072	0.087	1.96	0.97	9.31	9.78	0.029	–	–
Суммарная длина суточных следов**, км / Total length of daily tracks**, km:	8896.9	2600.3	1649.3	15087.6	30416.3	7966.2	7572.3	144.0	–	–
лес / forest	1781.9	662.1	799.3	17976.3	8922.1	85493.0	8983.3	261.8	–	–
поле / field	10678.8	3262.4	2448.6	33063.9	39338.4	93459.2	97405.6	405.8	–	–
всего / total	4.99	3.93	2.06	0.84	3.41	0.09	0.08	0.55	–	–
отношение лес / поле / forest / field ratio	41.47	1.350	10.60	12.419	13.774	291.54	17983	31	2772	252053
Численность, особ. / Numbers, ind.	0.42	0.14	0.11	1.27	1.41	2.98	1.84	0.0032	0.28	25.8
Плотность населения в пересчете на площадь, особ. / 10 км ² Population density, ind. / 10 km ² :	6.84	2.23	1.75	–	–	–	–	–	–	–
исследуемой территории / study area	6.84	2.23	1.75	–	–	–	–	–	–	–
лесных угодий / forest lands	6.84	2.23	1.75	–	–	–	–	–	–	–
своих земельных угодий / proper lands	6.84	2.23	1.75	9.47	10.50	3.04	–	–	2.11	26.3

Примечание. * – суммарная длина всех следовых линий (суточных следов или их частей), оставляемых всеми особями учитываемого вида на исследуемой территории в среднем в течение суток; приходящаяся в среднем на единицу площади исследуемой территории. ** – суммарная длина всех суточных следов, оставляемых всеми особями учитываемого вида на исследуемой территории в среднем в течение суток.

Note. * – total length of all trace lines (diurnal tracks or parts thereof) left by all individuals of the species under consideration in the study area on average during one day per unit area of the study area on average; ** – total length of all daily tracks left by all individuals of the species under consideration in the study area on average during one day.

Таблица 2. Площадь (S) территории обитания популяций некоторых видов охотничьих животных в Саратовской области
Table 2. Area (S) of the habitat of populations of some species of hunting animals in the Saratov region

Территория обитания популяции / Habitat of the population	<i>Alces alces</i>		<i>Cervus elaphus</i>		<i>Cervus nippon</i>		<i>Capreolus sp.</i>		<i>Sus scrofa</i>	
	Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
S лесных угодий, км ² / S of forest lands, km ²	5697.7	4895.3	1358.5	1144.3	400.2	357.6	6031.2	5403.8	6066.6	5508.2
в % от общей S лесных угодий / in % of the total S of forest lands	94.0	80.7	22.4	18.9	6.60	5.90	99.5	89.1	100.1	90.8
S полевых угодий, км ² / S of field lands, km ²	18295.3	11855.5	3339.1	2111.2	1787.5	1632.6	46021.4	42991.3	32258.2	27292.7
в % от общей S полевых угодий / in % of the total S of field lands	19.9	12.9	3.64	2.30	1.95	1.78	50.1	46.8	35.1	29.7
S всех угодий, км ² / S of all lands, km ²	23993.0	16750.8	4697.6	3255.5	2187.7	1990.2	52052.6	48395.1	38324.8	32800.9
в % от общей S исследуемой территории / in % of the total S of the study area	24.5	17.1	4.80	3.33	2.24	2.03	53.2	49.5	39.2	33.5
Территория обитания популяции / Habitat of the population	<i>Lepus europaeus</i>		<i>Vulpes vulpes</i>		<i>Canis lupus</i>		<i>Lynxus tetrrix</i>		<i>Perdix perdix</i>	
	Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option		Вариант расчета / Calculation option	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
S лесных угодий, км ² / S of forest lands, km ²	5869.2	5332.3	6018.0	5728.3	1505.4	886.1	851.5	772.3	1193.1	214.4
в % от общей S лесных угодий / in % of the total S of forest lands	96.8	87.9	99.3	94.5	24.8	14.6	14.0	12.7	19.7	3.54
S полевых угодий, км ² / S of field lands, km ²	89352.9	89239.6	89983.7	89738.5	6128.0	7400.9	2229.3	—	46122.8	47584.1
в % от общей S полевых угодий / in % of the total S of field lands	97.3	97.2	98.0	97.7	6.67	8.06	2.43	—	50.2	51.8
S всех угодий, км ² / S of all lands, km ²	95222.1	94571.9	96001.7	95466.8	7633.4	8287.0	3080.8	—	47315.9	47798.6
в % от общей S исследуемой территории / in % of the total S of the study area	97.3	96.6	98.1	97.5	7.80	8.47	3.15	—	48.34	48.84

Примечание. Жирным шрифтом выделено превышение оценки площади обитания кабана в лесных угодьях над фактической площадью всех лесных угодий.

Note. The excess of the estimated area of wild boar habitat in forest land over the actual area of all forest land is highlighted in bold.

Что касается плотностей населения изучаемых видов, рассчитанных для различных территориальных образований, таких как площадь исследуемой территории в целом, площадь лесных и свойственных угодий, мы вернемся к ним позже, когда будем сравнивать их с экологическими плотностями, полученными для этих видов в результате расчетов.

Рассматривая табл. 2, в первую очередь сравним результаты расчетов площадей территорий обитания популяций изучаемых видов двумя способами.

Сразу отметим, что расчет вторым способом, то есть снизу вверх, в большинстве случаев дает несколько меньшие значения площади обитания видов, чем расчет первым способом, то есть сверху вниз, однако, в некоторых случаях получилось все наоборот. Это объясняется статистическим характером результатов расчета, если в ходе учета фиксируется большое количество пересечений учетными маршрутами следов учитываемых видов зверей, причем как в лесу, так и в поле, то расчет вторым методом всегда даст меньший результат, чем расчет первым способом. Если наоборот, число пересечений следов мало, то возникают случайные или статистические ошибки, особенно это сказывается, когда мы и без того небольшой объем выборки еще делим на лесную и полевую части, как при учете волка. В этом случае расчет первым способом более надежен, и он дает меньший результат, чем расчет вторым способом. Что касается птиц, то здесь наблюдалось следующее: несмотря на достаточное количество их встреч при учете, тетерева в большинстве своем были сосредоточены в лесу, а серые куропатки – в поле. Соответственно, встреч тетерева в поле было очень мало, более того, в 2015 г. не было зафиксировано ни одной встречи этого вида в поле, что не позволило вообще сделать расчет площади территории обитания популяции тетерева вторым способом. Серая куропатка встречалась в лесу при учете в каждые из трех указанных лет, но опять же очень мало, соответственно более надежным оказался первый способ расчета.

Обращает на себя внимание расчет площади лесных угодий, входящих в территорию обитания популяции кабана, первым способом. Результат получился несколько большим истинной площади этих угодий на исследуемой территории, что опять же можно объяснить эффектом накопления ошибок при расчете первым способом. Это подтверждает первоначально сделанный нами вывод о том, что второй метод расчета более точный, чем первый, в том случае, если имеется достаточный объем учетных материалов.

В общем можно предложить следующий алгоритм расчета площади территорий обитания популяций животных. Сначала проводится расчет обоими способами, а в качестве результирующего выбирается тот вариант, при котором площадь обитания вида получается наименьшей. Таким образом для всех вышеперечисленных видов зверей, кроме волка, был принят второй вариант расчета, а для волка, тетерева и серой куропатки – первый вариант.

Территория обитания лося в Саратовской области охватывает только 80% площади свойственных для него лесных угодий. Более интересен факт заселенности лосем не свойственных для него полевых угодий. Площадь последних почти в 2.5 раза больше, чем площадь заселенных лосем лесных угодий. То же можно сказать и в отношении благородного и пятнистого оленей. Что касается косуль, то для

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

них, как и для кабана, свойственными было принято считать полукилометровую полосу полевых угодий, прилегающих к лесным. Площадь такой полосы, как было отмечено выше, составляла 7050 км². На самом деле площадь полевых угодий, заселенных косулями и кабаном, составляла около 43 и 27 тыс. км² соответственно. Другими словами, косулями было заселено половина, а кабаном около трети всех полевых угодий Саратовской области.

Заяц-русак заселяет около 88% площади лесных угодий, то есть в условиях Саратовской области он проникает в лес гораздо дальше, чем на полкилометра. Если же рассматривать в целом территорию его обитания, то она охватывает почти всю территорию области – 96.6%. Еще более полно заселяет территорию области лисица – 97.5%.

Популяция волка в то время на территории Саратовской области находилась в депрессии, поэтому заселено этим видом было лишь 7.8% угодий. Опять же полевые угодья в составе территории обитания волка преобладали над лесными.

Преобладанию полевых угодий над лесными в границах территорий обитания копытных животных можно дать следующее объяснение. Полевые угодья в Саратовской области не представляют собой голую степь, территория этих угодий пересекается достаточно густой сетью оврагов и балок, небольших рек и ручьев. Во многих местах эти овраги и балки, а также берега рек и ручьев заросли древесно-кустарниковой растительностью. Кроме того, в Саратовской области широко развита сеть полезащитных лесополос и придорожных лесополос вдоль автомобильных и железных дорог, а также имеются государственные лесные полосы. Местами хорошо представлены ленточные леса и лесные колки, а также посадки лесных культур. Не стоит забывать также сельскохозяйственную деятельность, так как посевы пропашных культур, таких как подсолнечник и кукуруза, а также посевы озимых зерновых способствуют проникновению копытных животных вглубь полевых угодий.

Обращает на себя внимание тот факт, что такие животные, как косули, кабан, заяц-русак и лисица более полно заселяют лесные угодья, чем лось. Это говорит о том, что популяция лося еще не достигла максимально возможного для нее значения, исходя из кормовой емкости свойственных ему угодий. Не заселенными лесом в настоящее время остаются леса левобережной части Саратовской области, где этот вид регистрируется периодически единичными особями, а другие названные выше виды в саратовском Заволжье являются вполне обычными.

Что касается птиц, то ситуация здесь схожая, тетерев проникает вглубь полевых угодий гораздо дальше, чем 0.5 км от опушки леса, а серая куропатка проникает в лесные угодья на очень незначительную глубину. При этом серая куропатка заселяет только половину от всех полевых угодий.

Итак, определившись с порядком расчета площади территорий, заселяемых различными видами животных, можно приступить к расчету экологических плотностей их населения (табл. 3).

Из данных, представленных в табл. 3, следует, что рассчитанные нами экологические или истинные плотности населения изучаемых видов не совпадают с рассчитанными ранее (см. табл. 1) плотностями населения этих видов, в пересчете на

всю площадь исследуемой территории, площади всех лесных и свойственных угодий, за исключением двух случаев. Данное обстоятельство объясняется тем, что животные не заселяют полностью все угодья, считающиеся для них свойственными. С другой стороны, они заселяют гораздо большие площади угодий, считающихся для них не свойственными. Для животных, имеющих очаговый характер размещения, в нашем случае это оба вида оленей, волк и тетерев, расчет плотности населения в пересчете на всю площадь исследуемой территории и площади всех лесных угодий вообще не имеет смысла. Это же можно сказать в отношении расчета плотности населения для свойственных угодий, но уже в отношении всех рассмотренных в настоящей статье видов. В свете проведенных исследований мы приходим к выводу об искусственности таких понятий, как «свойственные угодья» и «не свойственные угодья», правильное, по нашему мнению, будет выражение «потенциально возможные к заселению территории».

Таблица 3. Средняя трехлетняя экологическая плотность населения и другие экологические характеристики некоторых видов охотничьих животных на территории Саратовской области за период с 2013 по 2015 годы

Table 3. Three-year average ecological population density and other ecological characteristics of some species of game animals on the territory of the Saratov region since 2013 to 2015

Показатель / Indicator	Вид / Species									
	<i>Alces alces</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Cervus nippon</i>	<i>Capreolus sp.</i>	<i>Sus scrofa</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Lynxus tetrix</i>	<i>Perdix perdix</i>
Площадь территории обитания вида, км ² / Habitat area of the species, km ²	16750.8	3255.5	1990.2	48395.1	32800.9	94571.9	95466.8	7633.4	3080.8	47315.9
Численность, особ. / Number, ind.	4147	1350	1060	12419	13774	29154	17983	31	2772	252053
Экологическая плотность населения, особ. / 10 км ² / Ecological population density, ind. / 10 km ²	2.48	4.15	5.33	2.57	4.20	3.08	1.88	0.041	9.0	53.3
Территориальная единица, км ² / особ. / Territorial unit, km ² / ind.	4.04	2.41	1.88	3.90	2.38	3.24	5.31	246	0.19	1.11
из них лесных угодий / of which forest land	1.18	0.85	0.34	0.44	0.40	0.18	0.32	48	0.005	0.31
полевых угодий / field lands	2.86	1.56	1.54	3.46	1.98	3.06	4.99	198	0.18	0.80

Что касается упомянутых выше двух исключительных случаев, то они касаются зайца-русака и лисицы, это связано с тем, что этими видами заселены практически все угодья Саратовской области, лисицы это касается в большей степени, чем зайца, поэтому близки расчетные показатели экологической плотности и плотности, рассчитанной для всей площади исследуемой территории.

Теперь рассмотрим более детально рассчитанные нами экологические плотности населения изучаемых видов. Сразу же отмечаем следующую закономер-

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

ность, наблюдаемую среди родственных видов, чем меньше размер тела животного, тем выше плотность его популяции. Собственно, так и должно быть, чем крупнее животное, тем большая нужна ему территория для добычи пищи, поэтому чем больше размеры тела особи, тем меньше плотность популяции (Mohr, 1940).

Так, экологическая плотность населения серой куропатки больше, чем таковая у тетерева, у лисицы больше, чем у волка, у благородного оленя больше, чем у лося, у пятнистого оленя больше, чем у благородного, а вот косули выпадают из этого ряда. Это можно объяснить тем, что несмотря на то, что косули родственны лосю и оленям, их образ жизни отличается от таковой последних.

Как уже отмечалось ранее, полевые угодья в Саратовской области обладают достаточными кормовыми условиями, чтобы такие животные, как лось и олени их посещали. Однако указанные животные достаточно крупные и защитные условия здесь для них неудовлетворительные, поэтому они выходят в поля, как правило, в ночное время, а днем вынуждены возвращаться в леса.

Размеры косуль значительно меньше, они легко находят себе места с хорошими защитными условиями, таковыми часто являются поля, засеянные высокостебельными сельскохозяйственными культурами, такими как подсолнечник, кукуруза, сорго и др. Это позволяет части популяции косуль постоянно находиться в полевых угодьях, так же, как и кабану. Следует учитывать, что косулями заселено половина полевых угодий в Саратовской области, соответственно можно говорить о том, что количественные изменения переросли в качественные.

Интересно также рассмотреть величину, обратную экологической плотности популяции. Она показывает, какова площадь от заселенной видом территории приходится в среднем на одну особь или, другими словами, какова в среднем территория, обеспечивающая пищей одну особь. Ожидаемо указанная территориальная единица больше у хищных животных, особенно она велика у волка 246 км² на одну особь, или стая из 4 – 5 особей будет занимать примерно от 1000 до 1200 км², что уже сравнимо с площадью некоторых правобережных муниципальных районов. Затем следуют копытные и заяц-русак, здесь площадь территориальной единицы в зависимости от вида колеблется от примерно 2 (пятнистый олень) до 4 (лось) км². Наименьшая площадь территориальной единицы у тетерева и серой куропатки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показали наши исследования, все ранее считавшиеся свойственными угодьями и значительную часть из не свойственных угодий следует считать потенциально заселяемыми территориями для всех изучаемых в настоящей статье видов охотничьих животных. Определить заранее или теоретически на основании материалов лесоустройства и землеустройства сколько фактически будет заселено этих угодий тем или иным видом не представляется возможным. Это будет зависеть от состояния популяций этих животных, в первую очередь от их численности и характера их размещения на исследуемой территории. Таким образом, определить площадь, заселенную тем или иным видом, можно только эмпирическим путем.

Предложенный нами метод определения площади территорий, фактически заселенных различными видами в конце зимнего периода времени по материалам ЗМУ, показал свою пригодность. Рассчитанные на их основании экологические плотности популяций изучаемых видов охотничьих животных и площади территориальных единиц, приходящихся в среднем на одну особь, вполне информативны, так как являются настоящими экологическими характеристиками состояния популяций указанных животных и могут быть использованы в практических целях как для охраны, так и для хозяйственного использования этих видов.

Предложенный нами метод для определения площади территорий, фактически заселенных различными видами охотничьих животных на основе данных ЗМУ, может быть использован и для обработки материалов, полученных при помощи других видов учетов, например на площадках или на стационарных точках наблюдения и т.п. Главное, чтобы элементы сбора учетных данных были постоянны и равномерно размещены на исследуемой территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А. Г., Теплов В. П. Движение численности и плотности населения лося в РСФСР // Биология и промысел лося. М. : Россельхозиздат, 1964. Сб. 1. С. 5 – 12.
- Данилов П. И. Распространение и численность // Биология и использование лося. Обзор исследований. М. : Наука, 1986. С. 87 – 90.
- Данилов Д. Н., Русанов Я. С., Рыковский А. С., Солдаткин Е. И., Юргенсон П. Б. Бонитировка охотничьих угодий // Основы охотустройства. М. : Лесная промышленность, 1966. 331 с.
- 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>
- Ломанов И. К. Научные основы охотничьего ресурсоведения (избранные работы) / под ред. Н. В. Ломановой. М. : Центрохотконтроль, 2007. 291 с.
- Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Филонов К. П. Лось. М. : Лесная промышленность, 1983. 246 с.
- Челинцев Н. Г. Математические основы учета животных / ГУ Центрохотконтроль. М., 2000. 432 с.
- Червоный В. В. Распределение, плотность населения и динамика численности лося в Европейской части РСФСР // Труды Окского государственного заповедника. 1975. Вып. XI. С. 255 – 279.
- Caughley G., Sinclair A. R. E. Wildlife Ecology and Management. Oxford : Blackwell Scientific, 1994. 334 p.
- Dzięciolowski R. Estimating ungulate numbers in a forest by track counts // Acta Theriologica. 1976. Vol. 21, no.15. P. 217 – 222.
- Engeman R. M., Constantin B., Nelson M., Woolard J., Bourassa J. Monitoring changes in feral swine abundance and spatial distribution // Environmental Conservation. 2001. Vol. 28, iss. 3. P. 235 – 240. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000248>
- Forsey E. S., Baggs E. M. Winter activity of mammals in riparian zones and adjacent forests prior to and following clear-cutting at Copper Lake, Newfoundland, Canada // Forest Ecology and Management. 2001. Vol. 145, iss. 3. P. 163 – 171. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00404-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00404-7)
- Gu W., Swihart R. K. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models // Biological Conservation. 2004. Vol. 116, iss. 2. P. 195 – 203. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00190-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00190-3)

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

Keeping D., Pelletier R. Animal density and track counts: Understanding the nature of observations based on animal movements // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, no. 5. Article number e96598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096598>

Keuling O., Sange M., Acevedo P., Podgorski T., Smith G., Scandura M., Apollonio M., Ferraglio E., Body G., Vicente J. Guidance on estimation of wild boar population abundance and density: methods, challenges, possibilities // EFSA Supporting Publications. 2018. Vol. 15, iss. 7. Article number EN-1449. <https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2018.EN-1449>

Kurki S., Nikula A., Helle P., Linden H. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes // Journal Animal Ecology. 1998. Vol. 67, iss. 6. P. 874 – 886. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.6760874.x>

Lindén H., Helle E., Helle P., Wikman M. Wildlife triangle scheme in Finland: methods and aims for monitoring wildlife populations // Finnish Game Research. 1996. Vol. 49. P. 4 – 11.

MacKenzie D. I., Nichols J. D. Occupancy as a surrogate for abundance estimation // Animal Biodiversity and Conservation. 2004. Vol. 27, iss. 1. P. 461 – 467.

MacKenzie D. I., Nichols J. D., Lachman G. B., Droege S., Royle J. A., Langtimm C. A. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one // Ecology. 2002. Vol. 83, iss. 8. P. 2248 – 2255.

Mohr C. O. Comparative populations of game, for and other mammals // The American Midland Naturalist. 1940. Vol. 24, № 3. P. 581 – 584. <https://doi.org/10.2307/2420859>

Nielsen S. E., Johnson C. J., Heard D. C., Boyce M. S. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history // Ecography. 2005. Vol. 28, iss. 2. P. 197 – 208. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04002.x>

Stephens P. A., Zaumyslova O. Y., Miquelle D. G., Myslenkov A. I., Hayward G. D. Estimating population density from indirect sign: Track counts and the Formozov–Malyshev–Pereleshin formula // Animal Conservation. 2006. Vol. 9, iss. 3. P. 339 – 348. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2006.00044.x>

Estimation of the ecological density of some species of hunting animals according to winter route censuses

I. A. Kondratenkov , M. L. Oparin, O. S. Oparina

Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

Received: 22 December 2022 / revised: 18 January 2023 / accepted: 18 January 2023

Abstract. This article is devoted to the study of the possibility of determining the ecological density of game animals according to winter route censuses. Determining the density of game animals is a prerequisite for determining their prey quotas. The most valuable parameter characterizing population estimation of specific species of game animals is ecological density. She calculated for the area actually inhabited by a particular animal species. The population density, calculated on the area suitable for the type of land, is widely used in the practice of domestic hunting. Territories with feeding and protective properties for this species are considered suitable sites. The materials of winter route counts confirm that the territories suitable for any animal species are not always completely populated by it, and the territories recognized as unsuitable are visited by these animals. Tracking activity of game animals is recorded both in areas that are considered suitable for the species, and in areas that are not typical for it. The territory of the animal during the day is the area lying inside the minimum convex contour drawn around the daily track of this animal. In this case, as the territory occupied by some animal, we can consider the territory obtained by combining all the minimum convex contours drawn around all daily traces left by this animal for a certain time. The union of the minimum convex contours drawn around all daily traces left by all animals of a given species during the period of accounting work can be considered as the territory inhabited by them at this time of the year. The crossing of a track by a route is a random event. Therefore, to determine the ecological density of a species according to the winter route censuses data, it is necessary to apply the probability theory.

Keywords: local range of a hunting species, ecological density of a hunting species, area of actually populated territory, winter route census

For citation: Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S. Estimation of the ecological density of some species of hunting animals according to winter route censuses. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 1, pp. 58–76 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-1-58-76>

REFERENCES

Bannikov A. G., Teplov V. P. The movement of the number and density of the population of moose in the RSFSR. In: *Biologiya i promysel losia* [Biology and Fishing of Moose]. Moscow, Rossel'khozizdat Publ., 1964, book 1, pp. 5–12 (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; Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛОТНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

Danilov P. I. Distribution and abundance. In: *Biologiya i ispol'zovanie losia. Obzor issledovaniy* [Biology and use of elk. Research Overview]. Moscow, Nauka Publ., 1986, pp. 87–90 (in Russian).

Danilov D. N., Rusanov Ya. S., Rykovsky A. S., Soldatkin E. I., Jurgenson P. B. Bonitirovka hunting grounds. In: *Osnovy okhotustroistva* [Fundamentals of Hunting Management]. Moscow, Lesnaia promyshlennost' Publ., 1966. 331 p. (in Russian).

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

Lomanov I. K. *Nauchnye osnovy okhotnich'ego resursovedeniia (izbrannye raboty). Pod red. N. V. Lomanovoi* [Lomanova N. V., ed. *Scientific Foundations of Hunting Resource Studies (Selected Works)*]. Moscow, Tsentrokhotkontrol' Publ., 2007. 291 p. (in Russian).

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

Filonov K. P. *Los'* [Moose]. Moscow, Lesnaia promyshlennost' Publ., 1983. 246 p. (in Russian).

Chelintsev N. G. *Matematicheskie osnovy ucheta zhivotnykh* [The Mathematical Basis of Animal Censuses]. Moscow, GU Tsentrokhotkontrol' Publ., 2000. 432 p. (in Russian).

Chervonny V. V. Distribution, population density and dynamics of the number of moose in the European part of the RSFSR. *Proceedings of the Oka State Nature Biosphere Reserve*, 1975, iss. XI, pp. 255 – 279 (in Russian).

Caughley G., Sinclair A. R. E. *Wildlife Ecology and Management*. Oxford, Blackwell Scientific, 1994. 334 p.

Dzięciolowski R. Estimating ungulate numbers in a forest by track counts. *Acta Theriologica*, 1976, vol. 21, no.15, pp. 217–222.

Engeman R. M., Constant B., Nelson M., Woolard J., Bourassa J. Monitoring changes in feral swine abundance and spatial distribution. *Environmental Conservation*, 2001, vol. 28, iss. 3, pp. 235–240. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000248>

Forsey E. S., Baggs E. M. Winter activity of mammals in riparian zones and adjacent forests prior to and following clear-cutting at Copper Lake, Newfoundland, Canada. *Forest Ecology and Management*, 2001, vol. 145, iss. 3, pp. 163–171. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00404-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00404-7)

Gu W., Swihart R. K. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation*, 2004, vol. 116, iss. 2, pp. 195–203. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00190-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00190-3)

Keeping D., Pelletier R. Animal density and track counts: Understanding the nature of observations based on animal movements. *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 5, article number e96598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096598>

Keuling O., Sange M., Acevedo P., Podgorski T., Smith G., Scandura M., Apollonio M., Ferroglio E., Body G., Vicente J. Guidance on estimation of wild boar population abundance and density: methods, challenges, possibilities. *EFSA Supporting Publications*, 2018, vol. 15, iss. 7, article number EN-1449. <https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2018.EN-1449>

Kurki S., Nikula A., Helle P., Linden H. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal Animal Ecology*, 1998, vol. 67, iss. 6, pp. 874–886. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.6760874.x>

Lindén H., Helle E., Helle P., Wikman M. Wildlife triangle scheme in Finland: methods and aims for monitoring wildlife populations. *Finnish Game Research*, 1996, vol. 49, pp. 4–11.

MacKenzie D. I., Nichols J. D. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2004, vol. 27, iss. 1, pp. 461–467.

MacKenzie D. I., Nichols J. D., Lachman G. B., Droege S., Royle J. A., Langtimm C. A. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 2002, vol. 83, iss. 8, pp. 2248–2255.

Mohr C. O. Comparative populations of game, for and other mammals. *The American Midland Naturalist*, 1940, vol. 24, no. 3, pp. 581–584. <https://doi.org/10.2307/2420859>

Nielsen S. E., Johnson C. J., Heard D. C., Boyce M. S. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. *Ecography*, 2005, vol. 28, iss. 2, pp. 197–208. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04002.x>

Stephens P. A., Zaumyslova O. Y., Miquelle D. G., Myslenkov A. I., Hayward G. D. Estimating population density from indirect sign: Track counts and the Formozov–Malyshev–Pereleshin formula. *Animal Conservation*, 2006, vol. 9, iss. 3, pp. 339–348. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2006.00044.x>