

Оригинальная статья

УДК 599.322.2(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-442-456>

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*, *ARTIODACTYLA*, *MAMMALIA*) ПО ДИНАМИЧЕСКИМ РЯДАМ ЧИСЛЕННОСТИ

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 03.06.2024 г., после доработки 25.07.2024 г., принята 25.07.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Настоящая статья посвящена усовершенствованию метода определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности. Суть метода состоит в том, что если динамический ряд численности содержит в себе хорошо выраженный достаточно протяженный участок перехода популяции от меньшей ее численности к большей, то его можно аппроксимировать логистической кривой и определить значения нижнего и верхнего стационарных состояний популяции. Для этого необходимо выбирать наиболее продолжительный временной период, пригодный для соответствующей аппроксимации. После этого в динамическом ряде численности нужно определить временной период, в который численность росла наиболее быстро и с помощью прямойлинейной аппроксимации нужно определить значение фактического максимального годового прироста популяции. После этого можно определить восполняемый потенциал популяции как отношение четырехкратного значения фактического максимального годового прироста популяции к разности значений верхнего и нижнего стационарных состояний популяции. В том случае, когда в изучаемой популяции миграции животных незначительны или их объемы малы, по сравнению с внутренним воспроизводством, то можно говорить о тождестве восполняемого потенциала биотическому. Нами установлено, что наследственно обусловленный репродуктивный потенциал лося во всех исследованных нами популяциях примерно одинаков, независимо от мест их обитаний и близок к значению величины $r_m = 0.5$. Анализ фактически реализованной максимальной скорости роста рассмотренных популяций лося показал, что интенсивность их добычи в настоящее время может быть увеличена минимум в два-три раза без каких-либо негативных последствий.

Ключевые слова: лось, восполняемый потенциал, динамические ряды численности популяций, репродуктивный потенциал

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

 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.

Для цитирования. Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. Определение восполняемых потенциалов популяций лося (*Alces alces*, Artiodactyla, Mammalia) по динамическим рядам численности // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 442 – 456. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-442-456>

ВВЕДЕНИЕ

Реальная среда обитания любого вида животных всегда имеет ограниченные ресурсы, необходимые для обеспечения их жизнедеятельности. Поэтому среда обитания характеризуется емкостью, определяющей предельную численность популяций животных, обитающих здесь, ее еще называют потенциальной емкостью. Если фактическая численность популяции мала, она растет экспоненциально, когда численность приближается к максимально возможной, ее рост экспоненциально замедляется. Такой характер изменения численности называется логистическим и описывается уравнением Ферхюльста – Пирла

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

где N – фактическая численность популяции, r_m – максимальная экспоненциальная скорость роста популяции, удельная скорость роста без ограничений со стороны внешних ресурсов, K – предельное значение численности популяции, определяемое потенциальной емкостью среды обитания.

Величину r_m еще называют репродуктивным или биотическим потенциалом. При анализе динамических рядов численности диких животных, во многих случаях, можно выделить участки, где рост их численности имел достаточно выраженный логистический характер.

Расчет репродуктивного потенциала обычно производят по оценкам плодовитости и выживаемости для различных составляющих популяцию возрастных групп (Caughey, 1979; Gilyarov, 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 (Kelker, 1947; Andersen, 1962; Murphy, 1963; Morisita, 1965; Saether et al., 2002; Nygrén et al., 2007; Kaeuffer et al., 2010; Glushkov et al., 2013; Glushkov, 2015; Peters et al., 2020; Paterson et al., 2021).

В предыдущей работе (Kondratenkov et al., 2021) нами была показана принципиальная возможность определения репродуктивных или биотических потенциалов популяций некоторых видов диких копытных животных по динамическим рядам их численности на примере Саратовской области. При этом предполагалось, что популяции указанных животных достаточно крупные, чтобы их можно было считать условно изолированными. То есть предполагалось, что потенциальный рост их численности определялся в первую очередь внутренними факторами, такими как рождаемость и смертность, а внешними факторами, такими как миграции, можно было бы пренебречь.

Однако надо иметь в виду, что в реальности даже региональные популяции диких копытных животных нельзя считать достаточно изолированными, чтобы пренебрегать миграционными процессами. Потенциальная скорость роста численности этих популяций может быть существенно больше таковой скорости, определяемой репродуктивным потенциалом, за счет притока животных с соседних территорий или, наоборот меньше, если перемещения животных будут происходить в обратном направлении. Миграционные процессы коренным образом будут отражаться на динамических рядах численности таких популяций.

Поэтому определяемую нами по динамическим рядам численности оценку максимальной экспоненциальной скорости роста популяции r_0 в общем случае нельзя полностью отождествлять с репродуктивным потенциалом этой популяции r_m , следовательно, необходимо определиться с терминами.

В настоящей статье величину r_0 мы будем называть восполняемым потенциалом. В тех случаях, когда его можно будет отождествлять с репродуктивным потенциалом, это будет оговариваться особо.

Целью настоящего исследования является усовершенствование метода определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализирована динамика состояния популяций лося (*Alces alces* L.) в различные периоды времени на территории России и Финляндии, а также в таких субъектах Российской Федерации, как Республика Карелия, Мурманской и Саратовских областях. При этом были использованы данные о численности этого вида А. А. Данилкина (Danilkin, 1999), Росстата, специально уполномоченных государственных органов по охране и использованию охотничьих ресурсов Российской Федерации, Республики Карелия, Мурманской и Саратовской областей.

Выражение 1 хорошо описывает динамику изолированной популяции живых организмов, численность которых начинает увеличиваться от некоторой величины близкой к нулю и далее стремится к некоторой конечной фиксированной величине, ограниченной внешними ресурсами. Однако рост численности реальных популяций диких животных начинается с величин равных сотням, тысячам или десяткам тысяч особей, в связи с чем нами был предложен следующий метод определения восполняемого потенциала популяции.

Сначала данные динамического ряда численности аппроксимируются логистической кривой вида

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{K_L}{N} \right) \left(1 - \frac{N}{K_U} \right), \quad K_U > 0, \quad K_L \geq 0, \quad K_U \geq K_L, \quad (2)$$

где r – логистический коэффициент функции, K_U и K_L – возможные стационарные значения численности популяции, соответствующие фактической емкости среды обитания вида на исследуемой территории, K_U соответствует лучшему, а K_L худшим условиям обитания в течение рассматриваемого периода времени.

Аппроксимация проводилась методом наименьших квадратов.

Временной период для аппроксимации выбирался таким образом, чтобы он включал в себя не только период непосредственного увеличения размеров популяции, но и полностью периоды стационарного состояния непосредственно предшествующие и (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 года, на которые приходились указанные минимумы или максимумы, а также 1 – 3 года им предшествующих и 1 – 3 года им последующих, в зависимости от вариабельности или надежности данных учета.

В общем случае, в отличие от функции Ферхюльста – Пирла, коэффициент r в выражении 2 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.

Далее выражение 2 приводилось к виду выражения 1 путем параллельного переноса, совмещая нижнюю асимптоту логистической кривой выражения 2 с осью абсцисс. Для чего из всех значений динамического ряда численности вычиталась величина K_L . Затем по новым значениям динамического ряда проводилась аппроксимация логистической кривой выражения 1, заново определялась величина r , которая в дальнейшем обозначалась нами как r_0 . Здесь следует отметить, что заново определенную величину K нельзя интерпретировать как потенциальную емкость среды обитания, она в данном случае будет обозначать лишь верхний предел логистической функции и, в дальнейшем, в соответствии с целями настоящей статьи, будем обозначать ее как K^* .

Первоначально мы интерпретировали величину r_0 , полученную таким образом, как оценку восполняемого потенциала популяции. Однако в дальнейшем выяснилось, что чем больше часть динамического ряда, вбираемого в качестве нижнего или верхнего стационарных состояний, тем меньше значение параметра r_0 , при всех прочих равных условиях, таково влияние некоторых особенностей метода наименьших квадратов. Возникла необходимость в определении некоторого объективного критерия для продолжительности временного периода, выбираемого для анализа динамического ряда численности.

Собственно, в этом и заключается усовершенствование предложенного нами ранее метода определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности.

В общем случае величина r определяет крутизну наклона логистической кривой (скорость роста численности), последнюю можно также оценить при помощи касательной к указанной кривой в точке ее перегиба.

Как уже отмечалось ранее, логистическая кривая имеет три стадии роста, начальная стадия является приблизительно экспоненциальной, затем, по мере приближения к верхнему пределу, рост замедляется и становится линейным, а по достижении этого предела рост постепенно прекращается. Наибольших значений скорость роста достигает в точке перегиба, то есть на этапе линейного роста. Если в точке перегиба провести касательную прямую вида $y = a_0 + a_1x$, то коэффициент a_1 (показатель максимального годового прироста популяции) и будет дополнительной оценкой крутизны соответствующей логистической кривой.

Значение коэффициента a_1 касательной к логистической кривой в точке ее перегиба определяется формулой

$$a_1 = \frac{r_0 K^*}{4}, \quad (3)$$

где r_0 – логистический коэффициент, в нашем случае оценка максимальной удельной скорости роста или восполняемого потенциала, K^* – верхний предел логистической функции.

Далее, если в рассматриваемом динамическом ряду выбрать временной период, где численность росла примерно линейно, то аппроксимируя этот участок прямой линией, мы получим значение коэффициента a_1 (показатель фактического максимального годового прироста популяции), который можно взять в качестве критерия оценки пригодности логистических кривых, получаемых аппроксимацией различных временных периодов изучаемого динамического ряда. В дальнейшем будем обозначать его как a_1^0 .

Затем из всех логистических кривых, полученных для всех возможных временных периодов, выбираемых в качестве основы для последующей аппроксимации, выбрать те, для которых значение коэффициента a_1 соответствующих им касательных меньше значения величины a_1^0 .

После чего, из отобранных логистических кривых следует выбрать ту, для которой значение коэффициента a_1 наиболее близко к значению величины a_1^0 , ее логистический коэффициент r_0 и следует принимать за восполняемый потенциал популяций.

Это достаточно трудоемкий процесс, требующий значительных объемов вычислений, кроме того, он не всегда применим, например, когда нижнее или верхнее стационарные состояния слабо выражены, или вместо них имеются локальные максимумы или минимумы.

Поэтому мы прибегли к возможности аналитического определения величины r_0 посредством выражения 3, если в указанное выражение вместо величины a_1 подставить величину a_1^0 , то можно определить значение максимальной удельной или экспоненциальной скорости роста популяции, соответствующее фактическому максимальному годовому приросту популяции

$$r_0 = \frac{4a_1^0}{K^*}. \quad (4)$$

Получаемое таким образом значение величины r_0 практически не зависит от продолжительности временного периода, выбираемого для анализа динамического ряда численности и, соответственно, указанная величина может быть интерпретирована как восполняемый потенциал популяции.

Если при этом исходить из того, что $K^* \approx K_U - K_L$, то окончательно выражение для определения максимальной удельной или экспоненциальной скорости роста популяции можно переписать в виде

$$r_0 = \frac{4a_1^0}{K_U - K_L}. \quad (5)$$

Использование выражения 5 для определения восполняемых потенциалов популяций существенно снижает объем проводимых вычислений, так как отпадает

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ

необходимость в приведении выражения 2 к виду уравнения Ферхюльста – Пирла. Кроме того, все переменные в выражении 5 имеют четкую биологическую интерпретацию.

Правда, значения величины r_0 , полученные в соответствии с выражением 5, могут несколько отличаться от аналогичных значений, полученных в соответствии с выражением 4, однако, эти отличия бывают не всегда и они незначительны. В целом указанная замена выражения 4 на выражение 5 себя оправдывает.

Теперь мы можем окончательно сформулировать метод определения восполняемых потенциалов популяций диких животных по динамическим рядам их численности.

Если динамический ряд численности содержит в себе хорошо выраженный и достаточно протяженный участок перехода популяции от меньшей ее численности к большей, то необходимо аппроксимировать его логистической кривой (выражение 2), с целью определения значений величин K_L и K_U , нижнего и верхнего пределов ряда (стационарных состояний популяции). Для чего необходимо выбирать наиболее продолжительный временной период, пригодный для соответствующей аппроксимации. Следует учитывать, что предложенный нами метод оценки восполняемых потенциалов является статистическим, поэтому чем больше данных временного ряда будет использовано, тем надежнее будут окончательные оценки.

Затем на динамическом ряде необходимо определить временной период, где численность росла наиболее быстро, с помощью прямолинейной аппроксимации определить значение величины a^0 (фактического максимального годового прироста популяции). Подставить найденные значения указанных величин в выражение 5, и определить, таким образом, значение величины r_0 (восполняемого потенциала популяции).

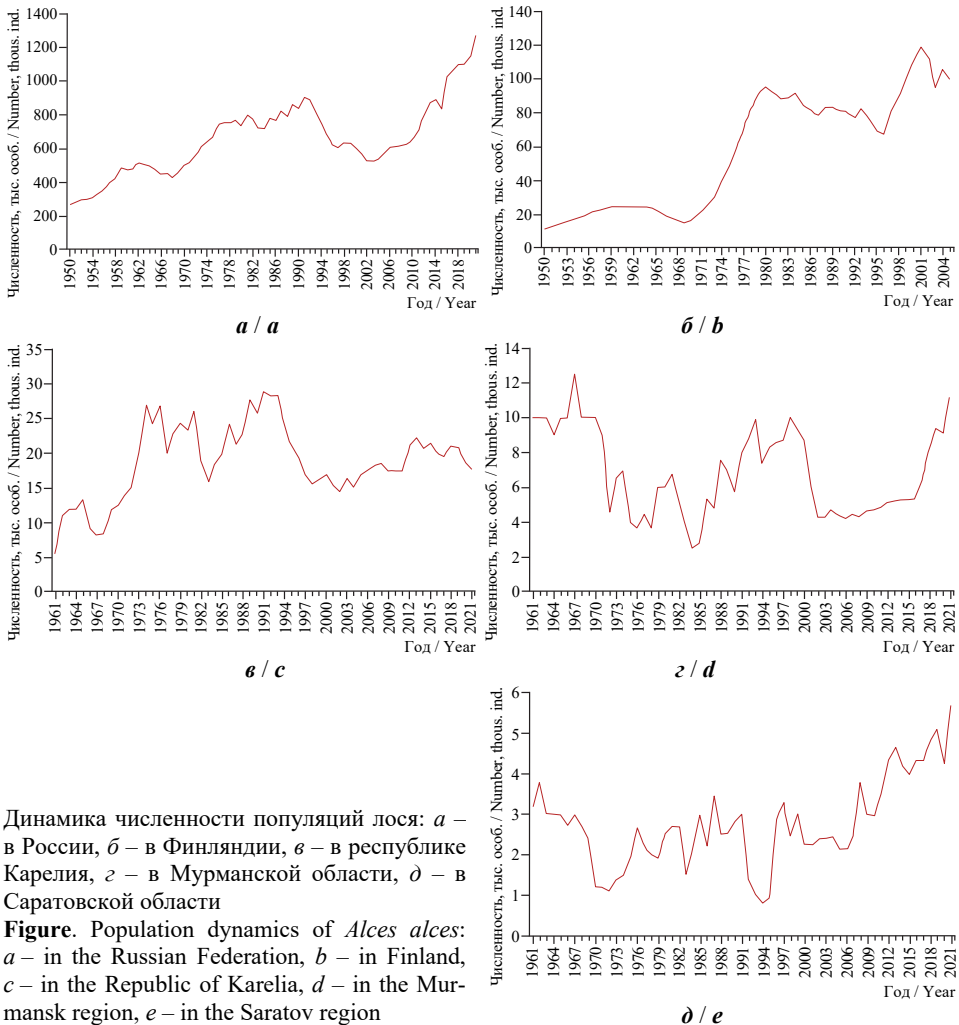
В случае, когда в изучаемой популяции миграции животных незначительны или их объемы малы, по сравнению с внутренним воспроизводством, можно говорить о тождестве восполняемого потенциала биотическому и примерном равенстве величин r_0 и r_m .

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 рисунке ($a - d$) представлены графики динамики численности лося (*Alces alces* L.) на территории России, Финляндии, Республики Карелия, Мурманской и Саратовской областей.

Сведения о численности лося на территории России даны за период с 1950 по 2021 г. График динамического ряда достаточно гладкий, кроме незначительного периода с 1979 по 1992 г., а также небольшого, но резкого снижения численности в 2015 г., которое можно считать результатом стечения некоторых случайных обстоятельств во время проведения учетов, а не реальным сокращением численности.



На графике хорошо выделяются три периода роста численности популяции лося – до 1959 г., с 1968 по 1979 г., с 2002 г. и по настоящее время.

Сведения о численности лося на территории Финляндии даны за период с 1950 по 2005 г. График динамического ряда тоже достаточно гладкий, выделяются два периода роста численности с 1969 по 1981 г. и с 1996 по 2001 г. Последний рост популяции лося был искусственно прерван за счет повышенной интенсивности его добычи (Danilkin, 1999).

Сведения о численности лося на территориях республики Карелия, Мурманской и Саратовской областей представлены за период с 1961 по 2021 г. Графики динамических рядов численности для указанных субъектов Российской Федерации

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОСПОЛНЯЕМЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСЯ

имеют выраженную пилообразность, что объясняется наличием случайных составляющих в данных о численности лося. Это, в свою очередь, объясняется небольшой численностью популяций этого вида в указанных субъектах Российской Федерации по сравнению с ранее рассмотренными популяциями.

Для республики Карелия можно выделить две выраженных стадии роста численности с 1967 по 1974 г. и с 1983 по 1991 г. Можно также говорить о некотором росте численности в период с 2002 по 2013 г., но он слабо выражен.

Для Мурманской области выделяются две стадии роста численности с 1975 по 1999 г., а также с 2002 г. и по настоящее время.

Для Саратовской области уверенно можно говорить только об одном хорошо выраженном периоде роста численности с 2000 г. и по настоящее время.

В табл. 1 приведены данные об участках, представленных выше динамических рядов численности лося, выбранных для проведения соответствующего анализа и определения восполняемых потенциалов популяций.

Таблица 1. Временные периоды, выбранные для определения восполняемых потенциалов рассматриваемых популяций лося по динамическим рядам их численности

Table 1. Time periods chosen for determining the replenishable potentials of the considered populations of *Alces alces* according to their dynamic abundance series

Регион обитания популяции / Region of the population habitat	Временной период численности, выбранный для логистической аппроксимации / Time headcount period selected for logistic approximation	Временной период наблюдает- мого роста численности / Time period of the observed population growth	Год фактически наибольшего роста численности / Year of the actual highest abundance growth	Временной период, выбранный для прямой аппроксимации / Time period selected for straight-line approximation
Россия (1) / Russian Federation (1)	1958 – 1987	1968 – 1979	1973	1968 – 1976
Финляндия / Finland	1953 – 1984	1969 – 1981	1974	1972 – 1980
Республика Карелия (1) / Republic of Karelia (1)	1961 – 1981	1967 – 1974	1971	1968 – 1974
Республика Карелия (2) / Republic of Karelia (2)	1982 – 1993	1983 – 1991	1987	1983 – 1991
Мурманская область (1) / Murmansk region (1)	1975 – 1999	1984 – 1998	1989	1985 – 1993
Россия (2) / Russian Federation (2)	1997 – 2021	2002 – 2021	2014	2009 – 2021
Республика Карелия (3) / Republic of Karelia (3)	1998 – 2019	2002 – 2013	2009	2004 – 2013
Мурманская область (2) / Murmansk region (2)	2002 – 2021	2016 – 2021	2018	2016 – 2021
Саратовская область / Saratov region	2000 – 2021	2004 – 2021	2010	2006 – 2013

Теперь определим изложенным выше методом восполняемые потенциалы для различных популяций лося в различные периоды их роста численности. Соответствующие расчеты представлены в табл. 2.

Здесь мы видим, что полученный коэффициент максимальной удельной скорости роста популяции лося в целом для Российской Федерации в первый выбранный для анализа период роста численности $r_0 = 0.46$ незначительно уступает такому для финской популяции лосей примерно для того же времени $r_0 = 0.49$, что

для нас было несколько неожиданным. Ведь популяция лося в Российской Федерации состоит из множества территориальных популяций этого вида, сравнимых по численности с финской популяцией лосей. Это говорит о том, что рост численности, по крайней мере, в большинстве из них проходил примерно в одно и то же время, что можно объяснить действием некоторого глобального для всего ареала обитания лося в России фактора.

Таблица 2. Характеристики состояний рассматриваемых популяций лося в различные периоды времени и их восполняемые потенциалы

Table 2. Characteristics of the states of the considered populations of *Alces alces* in different periods of time and their replenishing potentials

Регион обитания популяции / Region of the population habitat	Численность популяции до начала периода роста, особей / Population size before the beginning of the growth period, individuals	Численность популяции по окончании периода роста, особей / Population size at the end of the growth period, individuals	Фактически достигнутый максимальный ежегодный прирост численности, особей / Actual maximum annual population growth actually achieved, individuals	Максимальная удельная скорость роста популяции (восполняемый потенциал) / Maximum specific population growth rate (replenishable potential)
Россия (1) / Russian Federation (1)	450000	779000	38000	0.46
Финляндия / Finland	19300	97200	9527	0.49
Республика Карелия (1) / Republic of Karelia (1)	9800	24700	2857	0.77
Республика Карелия (2) / Republic of Karelia (2)	16500	29400	1488	0.46
Мурманская область (1) / Murmansk region (1)	4380	9090	718	0.61
Россия (2) / Russian Federation (2)	<i>570000</i>	<i>1290000</i>	<i>49600</i>	<i>0.28</i>
Республика Карелия (3) / Republic of Karelia (3)	15720	21000	534	0.40
Мурманская область (2) / Murmansk region (2)	<i>4440</i>	<i>13400</i>	<i>1089</i>	<i>0.49</i>
Саратовская область / Saratov region	2160	4960	314	0.45

Примечание. Курсивом выделены популяции, рост численности которых к настоящему времени не завершен.

Note. The populations whose growth has not been completed by now are highlighted in italics.

Если сравнивать первый выбранный для анализа период роста численности лося в Российской Федерации со вторым, наблюдаемым в настоящее время, то коэффициент максимальной удельной скорости роста численности во втором случае $r_0 = 0.28$ почти в два раза меньше, чем в первом.

Это можно объяснить тем, что благоприятные условия для роста численности популяции лося в различных регионах Российской Федерации складывались в различные временные периоды начала XXI в. Например, для Саратовской области рост численности был связан с закреплением значительной части охотничьих угодий за частными охотпользователями в начале 2000-х гг. (Oparin et al., 2018; Kondratenkov, 2023). Указанная растянутость по времени создания благоприятных условий при-

вела к сглаживанию кривой роста численности лося в целом для России и, соответственно, к занижению показателя потенциальной удельной скорости роста популяции. Если посмотреть на аналогичные показатели для региональных популяций лося за это же время, то они существенно больше, для Мурманской области $r_0 = 0.49$, для Саратовской области $r_0 = 0.45$, для республики Карелия $r_0 = 0.40$.

Здесь отметим, что показатели потенциальной удельной скорости роста, определенных ранее для популяций лося в республике Карелия и Мурманской области больше таковых в настоящее время. Это говорит о зависимости восполняемого потенциала одной и той же популяции от складывающихся внешних условий, благоприятных для раскрытия этого потенциала или нет. Кроме того, можно заключить, что потенциальная емкость среды обитания не является постоянной величиной, и она меняется с течением времени.

Если говорить о репродуктивных потенциалах, то в качестве таких следует рассматривать восполняемые потенциалы, определяемые для достаточно крупных популяций, которые можно считать условно изолированными, при складывании наиболее благоприятных условий для роста численности. В качестве таковых можно считать популяции лося на территории Финляндии и России в целом в период 60-х и 70-х гг. XX в. Отсюда можем заключить, что наследственно обусловленный репродуктивный потенциал лося близок к значению величины $r_m = 0.5$ и он примерно одинаков для всех его популяций, независимо от мест их обитаний. Это несколько больше, чем определялось другими исследователями по соотношению возрастных групп. Для популяции лося в Финляндии $r_m = 0.45$ (Nygrén et al., 2007), в Челябинской области $r_m = 0.37 - 0.41$ (Glushkov et al., 2013), в Кировской области $r_m = 0.42$ (Glushkov, 2015). При этом отметим, что сами различия не принципиальны, возможно это связано с определенными трудностями при определении точных размеров возрастных групп в природных популяциях животных.

Определенный нами репродуктивный потенциал лося означает рост поголовья этого вида, в отсутствие ограничений со стороны внешних ресурсов, примерно на 65% ежегодно. Если рассматривать некоторую условную популяцию лосей, где соотношение полов примерно одинаково, то это означает, что на одну самку старше 1 года будет приходиться 1.3 новорожденных телят.

Это вполне допустимый показатель, так плодовитость лосей, по данным лицензионного отстрела в различных частях его ареала обитания, составляет в среднем 1.3 (1.1 – 1.6) эмбриона на беременную самку. Однако реальная плодовитость лосей, очевидно, несколько выше данных, приводимых по результатам анализа лицензий. На костромской и печорской лосефермах на одну взрослую самку приходится не менее 1.3 телят, а на беременную – 1.55 – 1.63 новорожденных (Danilkin, 1999).

Таким образом, если определенное значение удельной скорости роста популяции лося менее 0.5, то, скорее всего, рост численности происходит преимущественно за счет внутреннего воспроизводства, а если больше указанной величины, то существенную роль будет иметь миграция животных с соседних территорий. Как это имеет место для популяций лося на территориях республики Карелия в период с 1967 – 1974 гг. и Мурманской области в период 1984 – 1998 гг.

Потенциальная удельная скорость роста сама по себе интересна с теоретической точки зрения, на практике больший интерес представляет фактическая максимальная или наибольшая реализованная скорость роста популяции.

Разницу между репродуктивным или биотическим потенциалом и скоростью роста, наблюдаемой в реальных полевых условиях, часто используют как меру сопротивления среды, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала (Odum, 1986). В принципе, то же самое можно сказать и о восполняемом потенциале.

Ранее наибольшая реализованная удельная скорость роста популяции находилась нами (Kondratenkov et al., 2021) из максимума функции

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

Наибольших значений данная функция достигает примерно тогда же, когда наступает перегиб соответствующей логистической кривой.

Соответствующие расчеты приведены во второй и третьей колонках табл. 3, здесь мы видим, что реализованные скорости роста варьируют в очень широких пределах даже для одной и той же популяции в различные периоды времени, например в республике Карелия. Следует учитывать, что реализованные скорости роста рассматриваемых популяций лося были достигнуты при одновременной их хозяйственной эксплуатации. Среднегодовые значения интенсивности добычи лосей за соответствующие временные периоды представлены в четвертой колонке табл. 3.

Таблица 3. Фактически реализованные скорости роста рассматриваемых популяций лося, интенсивность их официальной добычи и предполагаемый максимальный прирост поголовья в отсутствии промысла

Table 3. Actually observed growth rates of the considered populations of *Alces alces*, the intensity of their official harvest and the estimated maximum growth rate of the population in the absence of hunting

Регион обитания популяции / Region of population habitat	Наибольшая реализованная скорость роста / Highest observed growth rate		Интенсивность официальной добычи от после промысловой численности, % / Intensity of official production from the post-harvest abundance, %	Предполагаемая фактическая максимальная скорость роста при отсутствии добычи, % / Estimated actual maximum growth rate in the absence of hunting, %
	удельная / specific	абсолютная, % / absolute, %		
1	2	3	4	5
Россия (1) / Russian Federation (1)	0.0481	4.92	5.51	10.43
Финляндия / Finland	0.1812	19.87	39.26	59.13
Республика Карелия (1) / Republic of Karelia (1)	0.1808	19.81	н.д. / n.d.	–
Республика Карелия (2) / Republic of Karelia (2)	0.0704	7.29	н.д. / n.d.	–

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4	5
Мурманская область (1) / Murmansk region (1)	0.0986	10.37	н.д. / n.d.	–
Россия (2) / Russian Federation (2)	0.0696	7.21	3.13	10.34
Республика Карелия (3) / Republic of Karelia (3)	0.0308	3.13	3.35	6.48
Мурманская область (2) / Murmansk region (2)	0.1351	14.46	3.06	17.52
Саратовская область / Saratov region	0.0726	7.53	3.16	10.69

Примечание. н.д. – нет данных.*Note.* n.d. – no data.

С одной стороны, логично предположить, что в отсутствии добычи фактическая скорость роста популяции была бы выше, соответствующие расчеты приведены в последней колонке табл. 3.

С другой стороны, фактически достигнутый максимальный прирост популяции можно рассматривать как возможный резерв для увеличения интенсивности добычи, без опасения возникновения каких-либо негативных последствий.

К сожалению, у нас нет сведений об интенсивности официальной добычи лосей в республике Карелия и Мурманской области в предыдущие годы, а по имеющимся данным наибольшую реализованную скорость роста численности, как в чистом виде, так и при предполагаемом отсутствии промысла, показала финская популяция лося, в последнем случае 59% ежегодного прироста. Это уже сравнимо с рассчитанным нами ранее биотическим потенциалом этой популяции – 63% ежегодного прироста.

Принято считать, что Финляндия имеет более благоприятные условия для реализации биотического потенциала популяции лося в связи с близостью Атлантического океана. Из-за чего на большей ее территории имеют место более теплые, чем у нас, в том числе и на карельском перешейке, зимы, больше осадков летом и менее выражены возвраты холодов в период появления молодняка (Alisov, 1950; Lomanov, 2007).

Здесь интересно посмотреть, как увеличивалась добыча лосей в Финляндии по мере роста популяции этого вида. Если вначале она составляла 26% от промысловой численности, то к концу роста – 65%, после чего численность популяции стабилизировалась на уровне примерно 90 тысяч особей и начала постепенно снижаться. Однако, начиная с 1996 г., она опять стала увеличиваться и чтобы обратить это увеличение вспять, интенсивность добычи пришлось увеличить до 70% и более (Danilkin, 1999).

Приведенный пример хозяйственной эксплуатации финской популяции лося подтверждает адекватность сделанного нами ранее предположения о биотическом потенциале этого вида. При этом на стадии роста популяции оптимальная норма относительной добычи животных будет находиться между предполагаемой наибольшей реализованной скоростью роста этой популяции при отсутствии промысла и ее восполняемого потенциала. В зависимости от внешних условий среды обитания указанная норма может быть ближе или к одному, или к другому параметру.

Во всяком случае, предполагаемая наибольшая реализованная скорость роста популяции при отсутствии промысла может служить некоторым ориентиром, для определения минимально необходимой нормы добычи при рациональном использовании ресурсов популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если в предыдущей работе нами (Kondratenkov et al., 2021) была показана принципиальная возможность определения репродуктивных потенциалов диких копытных животных по динамическим рядам их численности, то в настоящем исследовании были произведены некоторые доработки, позволяющие широко применять указанный метод на практике.

Суть метода заключается в следующем: если динамический ряд численности содержит в себе хорошо выраженный и достаточно протяженный участок перехода популяции от меньшей ее численности к большей, то необходимо аппроксимировать его логистической кривой, определить значения нижнего и верхнего стационарных состояний популяции. Для этого необходимо выбирать наиболее продолжительный временной период, пригодный для соответствующей аппроксимации. Затем на динамическом ряде необходимо определить временной период, где численность росла наиболее быстро, с помощью прямолинейной аппроксимации определить значение фактического максимального годового прироста популяции. После чего определить восполняемый потенциал популяции как отношение четырехкратного значения фактического максимального годового прироста популяции к разности значений верхнего и нижнего стационарных состояний популяции.

Если возникнут затруднения при выборе временного периода для прямолинейной аппроксимации, то следует руководствоваться принципом – лучше несколько занижить определяемый показатель фактического максимального годового прироста популяции, чем его завысить.

В случае, когда в изучаемой популяции миграции животных незначительны или их объемы малы, по сравнению с внутренним воспроизводством, можно говорить о тождестве восполняемого потенциала биотическому.

По всей видимости, наследственно обусловленный репродуктивный потенциал лося примерно одинаков для всех его популяций, независимо от мест их обитаний и близок к значению величины $r_m = 0.5$.

Что касается фактически реализованной максимальной скорости роста рассмотренных популяций лося, то она будет определяться результатом совместного взаимодействия их репродуктивных потенциалов, миграционных процессов и условий среды обитания. Указанный показатель имеет практическое значение и должен использоваться при планировании хозяйственного использования этого вида. Его анализ показывает, что интенсивность добычи популяций лося в настоящее время в рассмотренных нами субъектах Российской Федерации, как и в целом по Российской Федерации, может быть увеличена минимум в два – три раза без каких-либо негативных последствий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Alisov B. P. *Climatic Areas of Foreign Countries*. Moscow, Gosudarstvennoe izdatel'stvo geograficheskoi literatury, 1950. 352 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.

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

Danilkin A. A. *Deers (Cervidae)*. Moscow, GEOS, 1999. 552 p. (in Russian).

Gilyarov A. M. *Population Ecology*. Moscow, Moscow State University Press, 1990. 191 p. (in Russian).

Glushkov V. M. The growth rate of a population moose (*Alces alces*) in early winter. *Sa-marskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 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).

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.

Kondratenkov I. A. Possibility to determine the necessary length of WRC survey routes based on the area of hunting grounds. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 437–453 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-437-453>

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. Response to the recommendations developed by A. A. Danilkin on the establishment of quotas for the removal of wild ungulates in Russia in 2005. In: *Scientific Foundations of Hunting Resource Studies (Selected Works)*. Moscow, Tsentrkhokontrol' Publ., 2007, pp. 186–207 (in Russian).

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.

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, 1986, vol. 2. 376 p. (in Russian).

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 no. 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. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21947>

Saether B. E., Engen S., Filli F., Aanes R., Schroder W., Andersen R. Stochastic population dynamics of an introduced Swiss population of the Ibex. *Ecology*, 2002, vol. 83, iss. 12, pp. 3457–3465. <https://doi.org/10.2307/3072094>

**Assessment of the replenishing potentials of moose populations
(*Alces alces*, Artiodactyla, Mammalia)
based on dynamic abundance series**

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: June 3, 2024 / revised: July 25, 2024 / accepted: July 25, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract The present paper is devoted to the improvement of a method for assessing the replenishing potentials of wildlife populations using dynamic series of their abundance. The essence of the method consists in the fact that if a dynamic abundance series contains a well-defined, sufficiently extended section of the population transition from a smaller to a larger population size, it can be approximated by a logistic curve and the values of the lower and upper stationary states of the population can be determined. For this purpose, it is necessary to choose the longest time period suitable for the corresponding approximation. After that, it is necessary to determine the time period within the dynamic abundance series, in which the population grew most rapidly, and to estimate the value of the actual maximum annual growth of the population with the help of straight-line approximation. The replenishing potential of the population can then be calculated as the ratio of four times the actual maximum annual population growth rate to the difference between the upper and lower stationary states of the population. In the case when animal migrations in the studied population are insignificant or their magnitudes are small compared to internal reproduction, we can speak about the identity of the replenishable potential to the biotic one. We have found that the hereditary reproductive potential of moose in all the populations studied by us is approximately the same regardless of their habitats and is close to $r_m = 0.5$. Analysis of the actually observed maximum growth rate of the considered moose populations has shown that the intensity of their extraction at present can be increased at least two or three times without any negative consequences.

Keywords: moose, replenishment potential, population dynamics series, reproductive potential

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S. Assessment of the replenishing potentials of moose populations (*Alces alces*, Artiodactyla, Mammalia) based on dynamic abundance series. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 442–456 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-442-456>

 *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.