

УДК 574.3:591.52:599.6

## ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2002 г. Н. С. Корытин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144

e-mail: nkorytin@etel.ru

Поступила в редакцию 28.12.2000 г.

Приведены основные демографические параметры популяции лося на Среднем Урале. По промысловой выборке из 337 животных рассчитаны параметры удельной выживаемости и смертности, плодовитость, соотношение полов в разных возрастных классах, прирост численности. Аналогичные расчеты проведены по материалам, собранным на Северо-Западе России (Верещагин, Русаков, 1979). Обсуждается сходство и различие показателей в указанных регионах.

Особенности демографии лося на Среднем Урале ранее никем не изучались. Для популяции неизвестны возрастная структура, соотношение полов, плодовитость. С одной стороны, вряд ли эти показатели будут сильно отличаться от полученных в других регионах и изложенных в весьма большом числе работ. С другой стороны, в большинстве работ, при оценке возрастной структуры использовались методы определения физиологического, но не абсолютного возраста каждого животного. Кроме того, для определения этих популяционных параметров редко используется демографический анализ (Коли, 1979), позволяющий рассчитать выживаемость и удельную выживаемость животных, получить более близкие к реальности оценки других параметров. Нам известно несколько работ (Лопатин, Росоловский, 1988; Росоловский и др., 1988), в которых популяционные параметры у лося определены с использованием демографических таблиц.

Основная цель работы – изучение возрастной структуры на основании определения абсолютного возраста животного, соотношения полов в разных возрастных классах, плодовитости, но главное – изучение выживаемости, удельной выживаемости и других демографических параметров популяции.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

В работе использованы сведения о 337 лосях, добытых в сезон 1988–1989 гг., у которых в дальнейшем был определен возраст по слоистым структурам цемента резца (Клевезаль, Клейнберг, 1967; Клевезаль, 1988). Информация о животных включала сведения о дате и месте добычи, поле животного, числе эмбрионов. Выборка получена путем сбора у охотников частей нижней челюсти и сведений о добытых животных.

Демографические таблицы составлены общепринятыми методами, изложенными Коли (1979), соответственно, использованы те же обозначения:  $n$  – число особей в выборке,  $S_x$  – численность возрастного класса  $x$  виртуальной популяции;  $p_x$  – удельная выживаемость животных возрастного класса  $x$  (доля животных в возрасте  $x - 1$ , доживших до возраста  $x$ ).

Численность возрастного класса вычислена следующим образом  $S_x = \sum f'_x$ ;

где  $f'_x$  – число погибших животных в каждом возрастном интервале, от максимального до  $x$ .

Дальнейшие расчеты осуществляли по методу 6 (Коли, 1979); удельная выживаемость получена по формуле:

$$p_x = 1 - (l_x - l_{x+1})/l_x,$$

где  $l_x$  – выживаемость или вероятность новорожденного дожить до возраста  $x$ , которую оценивали как

$$l_x = l_0/S_x e^{rx},$$

где  $r$  – скорость роста численности популяции, определенная (Коли, 1979) как

$$r = \frac{\sum N_t - \left(\sum N\right)\left(\sum t\right)/n}{\sum t^2 - \left(\sum t\right)^2/n},$$

где  $N$  – натуральный логарифм численности или относительной численности,  $t$  – порядковый номер года,  $n$  – число лет.

Численность нулевого возрастного класса (приплода, численности новорожденных) вычислена по формуле:

$$S_0 = \sum S_x m_x,$$

Таблица 1. Плодовитость самок лося в среднеуральской популяции

Класс возраста, $x$	Всего самок, шт.	Самок с эмбрионами, шт.	Среднее число эмбрионов на стельную самку	Доля яловых самок	Среднее число эмбрионов на взрослую самку	$m_x^*$
1+	2	0	0.0	1.0	0.0	0.0
2+	8	2	1.0	0.75	0.25	0.13
3+	6	1	1.0	0.83	0.17	0.09
4+	10	4	1.25	0.60	0.4	0.2
5+	6	4	1.25	0.33	0.83	0.42
6+	9	6	1.0	0.33	0.67	0.34
7+	6	4	1.5	0.33	1.0	0.5
8+	9	4	1.0	0.55	0.44	0.22
9+	7	2	1.0	0.71	0.29	0.15
10++	5	2	1.0	0.60	0.4	0.2

\*  $m_x$  – число самок, рожденное каждой самкой в возрастном интервале  $x$ .

Таблица 2. Плодовитость самок лося на Северо-Западе СССР (по: Верещагин, Русаков, 1979)

Класс возраста, $x$	Всего самок, шт.	Самок с эмбрионами, шт.	Среднее число эмбрионов на стельную самку	Доля яловых самок	Среднее число эмбрионов на взрослую самку	$m_x^*$
1+	8	0	0	1	0	0
2+	16	5	1.2	0.69	0.375	0.188
3+	19	12	1.25	0.37	0.79	0.395
4+	18	14	1.36	0.22	1.05	0.528
5+	21	18	1.44	0.14	1.24	0.619
6+	17	13	1.54	0.24	1.18	0.588
7+	18	14	1.43	0.22	1.11	0.556
8+	10	7	1.29	0.3	0.9	0.45
9+	6	4	1.25	0.33	0.83	0.417
10++	12	7	1.43	0.42	0.83	0.417

\*  $m_x$  – число самок, рожденное каждой самкой в возрастном интервале  $x$ .

где  $m_x$  – число самок, рожденных каждой самкой в возрастном интервале  $x$ . В случае, когда численность новорожденных рассчитывали для всей популяции, принимали, что соотношение полов при рождении равно 1 : 1, соответственно:

$$S_0 = \sum 2S_x m_x,$$

где  $m_x$  – плодовитость в возрастном классе  $x - 1$ , так как период беременности у лося продолжается более полугодом, и реальный вклад в прирост численности принесут самки, дожившие до родов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Рождаемость и прирост численности

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что плодовитость среднеуральской популяции лося в сезон 1988–1989 гг. достаточно низка.

Число эмбрионов у участвующих в размножении самок (табл. 1) с возрастом постепенно увеличивается, достигая максимума (1.5 эмбриона на самку) в 7-летнем возрасте, и затем снижается в старших возрастных классах. Аналогичным образом изменяется и доля участвующих в размножении самок.

Среди двухлетних самок участвует в размножении только 25% животных, в то время как среди семилетних – 67%. Среди самок старше семи лет доля участвующих в размножении также снижается. Самой старой самкой, у которой были обнаружены эмбрионы, оказалось животное в возрасте 11 лет. Таким образом, наиболее высокие репродуктивные параметры характерны для семилетних животных, в этом возрасте большая часть лосих участвует в размножении, и для них характерна максимальная плодовитость. Полу-

**Таблица 3.** Расчет прироста численности в среднеуральской популяции

Класс возраста	$S_x^*$	$2m_x$	$2S_x m_x$	Прирост
0				208.25
0+	108			
1+	102		0	
2+	95	0.25	23.75	
3+	81	0.17	13.77	
4+	71	0.4	28.4	
5+	57	0.83	47.31	
6+	50	0.67	33.5	
7+	38	1	38	
8+	27	0.44	11.88	
9+	16	0.29	4.64	
10+	9	0	0	
11+	7	1	7	
12+	5		0	
13+	4		0	
14+	4		0	
15+	2		0	
16+	1		0	

\*  $S_x$  – численность возрастного класса  $x$  виртуальной популяции.

**Таблица 4.** Расчет прироста численности популяции лоса на Северо-Западе

Класс возраста	$S_x$	$p_x$	$m_x$	$S_x m_x$	Прирост
0					239.7
0+	177	0.966			
1+	171	0.953	0		
2+	163	0.89	0		
3+	145	0.834	0.188	27.19	
4+	121	0.81	0.395	47.76	
5+	98	0.745	0.528	51.72	
6+	73	0.74	0.619	45.19	
7+	54	0.648	0.588	31.76	
8+	35	0.657	0.556	19.44	
9+	23	0.652	0.45	10.35	
10+	15		0.417	6.25	

ченна нами картина возрастных изменений плодовитости, несмотря на сравнительно небольшое число обследованных самок, в общих чертах сходна с таковой, полученной другими авторами и в других регионах (Херувимов, 1969; Язан, 1972; и др.).

Так, сходная возрастная динамика плодовитости характерна для лосей Северо-Запада России

(Верещагин, Русаков, 1979) – постепенное нарастание среднего числа эмбрионов на 1 самку и доли участвующих в размножении животных до определенного возраста, а затем спад. Однако “пиковым” на Северо-Западе оказывается возраст в 5.5 лет (табл. 2). Возможно, это связано с использованием разных способов определения возраста животных (возраст лосей Северо-Запада был определен по стертости зубов).

Максимальное среднее число эмбрионов на стельную самку оказалось практически одинаковым (1.5 у самок 7+ в среднеуральской популяции и 1.54 у самок 6+ популяции Северо-Запада). Наибольший вклад в общий прирост численности (более 70%) вносят самки в возрасте от четырех до семи лет (табл. 3). Это определяется высокой плодовитостью и относительной многочисленностью животных, относящихся к указанным возрастным группам. Увеличение среднего уровня удельной смертности при сохранении той же плодовитости в каждой из этих возрастных групп приведет к увеличению репродуктивной роли молодых самок.

Принципиально сходная картина вклада самок разного возраста в прирост численности характерна и для лосей Северо-Запада (табл. 4). В целом самки Северо-Запада характеризуются несколько большей плодовитостью, чем самки Среднего Урала.

Прирост численности новорожденных в среднеуральской популяции составил всего 14.5%. Подтверждением тому, что расчет прироста численности близок к фактическому, является оценка доли сеголеток в популяции (14.3%), установленная на основании 344 встреч следов лосей в весенне-летний период в одном из районов области.

Прирост численности на Северо-Западе составил 22.3% (табл. 4).

#### Выживаемость

На основании полученных сведений о возрасте животных была построена демографическая таблица (Коли, 1979) и оценена удельная выживаемость самцов и самок разного возраста (табл. 5).

Средняя удельная выживаемость взрослых животных оказалась 0.73, при этом выживаемость самок – 0.735, несколько выше выживаемости самцов (0.71). В возрастном интервале от 2+ до 7+ общая удельная выживаемость для самцов и самок составила в пределах 0.77–0.84, после 7-летнего возраста – 0.63–0.75. Самым старым животным оказалась 16-летняя самка. Обращают на себе внимание завышенные коэффициенты выживаемости в возрастных классах 0+ и 1+, что связано с особенностями выборки, получаемой от охотников. При отсутствии отдельных квот на добычу молодых и взрослых животных

Таблица 5. Демографическая таблица для самцов и самок среднеуральской популяции лося

Класс возраста	Самцы			Самки			Самцы и самки вместе		
	$n$	$S_x$	$p_x$	$n$	$S_x$	$p_x$	$n$	$S_x$	$p_x$
0									
0+	9	132	0.93	6	108	0.94	27	337	0.92
1+	4	123	0.97	7	102	0.93	14	310	0.95
2+	22	119	0.82	14	95	0.85	48	296	0.84
3+	22	97	0.77	10	81	0.88	43	248	0.83
4+	18	75	0.76	14	71	0.80	46	205	0.78
5+	14	57	0.75	7	57	0.88	36	159	0.77
6+	11	43	0.74	12	50	0.76	27	123	0.78
7+	5	32	0.84	11	38	0.71	22	96	0.77
8+	6	27	0.78	11	27	0.59	23	74	0.69
9+	7	21	0.67	7	16	0.56	16	51	0.69
10+	6	14	0.57	2	9	0.78	11	35	0.69
11+	1	8	0.88	2	7	0.71	8	24	0.67
12+	3	7	0.57	1	5	0.8	4	16	0.75
13+	2	4	0.5	0	4	1	4	12	0.67
14+	1	2	0.5	2	4	0.5	3	8	0.63
15+	1	1	-	1	2	0.5	4	5	0.2
16+	-	-	-	1	1	-	1	1	-
Среднее	-	-	0.71	-	-	0.735	-	-	0.73

Примечание.  $n$  – число особей в выборке;  $S_x$  – численность возрастного класса  $x$  виртуальной популяции;  $p_x$  – удельная выживаемость животных возрастного класса  $x$  (доля животных в возрасте  $x - 1$ , доживших до возраста  $x$ ).

охотники предпочитают отстреливать более крупных взрослых животных. Поэтому в выборке наблюдается явный дефицит животных возраста 0+ и 1+. Значения удельной выживаемости молодых животных мы не анализируем. Начиная с возраста 2+ нет каких-либо оснований считать выборку искаженной.

Численность лося за предшествующий сезону сбора материала период не оставалась постоянной (официальные данные Управления охотничьего хозяйства, рисунок).

На протяжении интересующего нас 16-летнего периода (1972–1988) она росла, что обусловило занижение значений удельной выживаемости в табл. 5. Для получения “истинных” значений удельной выживаемости необходимо откорректировать оценки численности каждого возрастного на скорость роста популяции. На рисунке выделяются два несколько различающиеся по скорости роста периода – 1973–1983 гг. и 1984–1988 гг., соответственно, и скорости роста численности оказались равными – для первого периода  $r_1 = 0.074$ , для второго –  $r_2 = 0.054$ . В табл. 6 приведены оценки численности возрастных классов, скорректированные на  $e^{r_x}$ , и новые значения удельной выживаемости.\*

Таким образом, оценки удельной выживаемости в возрастном интервале от 2+ до 14+ оказались равными 0.75 для самцов и 0.78 для самок. Следует отметить, что легальная добыча в этом



Динамика численности лося в Свердловской обл.

Таблица 6. Удельная выживаемость самцов и самок среднеуральской популяции лоса, вычисленная по скорректированному на скорость роста популяции возрастному ряду

Класс возраста	Самцы			Самки		
	$S_x$	$S_x e^{rx}$	$p_x$	$S_x$	$S_x e^{rx}$	$p_x$
0						
0+	132	132		108	108	
1+	123	123		102	102	
2+	119	125.57	0.86	95	100.25	0.9
3+	97	108.01	0.816	81	90.2	0.924
4+	75	88.13	0.802	71	83.43	0.918
5+	57	76.58	0.796	57	76.59	0.944
6+	43	62.2	0.785	50	72.33	0.818
7+	32	49.84	0.89	38	59.18	0.765
8+	27	45.27	0.964	27	45.27	0.638
9+	21	37.91	0.718	16	28.88	0.606
10+	14	27.21	0.615	9	17.49	0.837
11+	8	16.74	0.942	7	14.65	0.769
12+	7	15.77	0.615	5	11.27	0.861
13+	4	9.70	0.538	4	9.7	1.077
14+	2	5.22	0.538	4	10.45	0.538
15+	1	2.81	–	2	5.62	0.538
16+	–	–	–	1	3.03	–
Среднее	–	–	0.747	–	–	0.779

Примечание.  $S_x$  – численность возрастного класса  $x$  виртуальной популяции;  $S_x e^{rx}$  – численность возрастного класса  $x$  виртуальной популяции, скорректированная на скорость роста популяции  $r$ ;  $p_x$  – удельная выживаемость животных возрастного класса  $x$  (доля животных в возрасте  $x - 1$ , доживших до возраста  $x$ ).

Таблица 7. Демографическая таблица для самцов и самок лоса Северо-Запада СССР (по: Верещагин, Русаков, 1979)

Класс возраста	Самцы			Самки			Самцы и самки вместе		
	$n$	$S_x$	$p_x$	$n$	$S_x$	$p_x$	$n$	$S_x$	$p_x$
0									
0+	7	219	0.968	6	177	0.966	13	396	0.97
1+	12	212	0.943	8	171	0.953	20	383	0.95
2+	20	200	0.9	18	163	0.89	38	363	0.90
3+	26	180	0.856	24	145	0.834	50	325	0.85
4+	33	154	0.786	23	121	0.81	56	275	0.80
5+	30	121	0.752	25	98	0.745	55	219	0.75
6+	29	91	0.681	19	73	0.74	48	164	0.71
7+	25	62	0.597	19	54	0.648	44	116	0.62
8+	10	37	0.73	12	35	0.657	22	72	0.70
9+	10	27	0.63	8	23	0.652	18	50	0.64
10+	17	17		15	15		32	32	
Среднее			0.735			0.742			0.74

Примечание.  $n$  – число особей в выборке;  $S_x$  – численность возрастного класса  $x$  виртуальной популяции;  $p_x$  – удельная выживаемость животных возрастного класса  $x$  (доля животных в возрасте  $x - 1$ , доживших до возраста  $x$ ).

сезоне составляла примерно 12% от численности, т.е. около 50% общей смертности в популяции лосей приходилось на легальную добычу.

Аналогичный расчет удельной выживаемости для популяции лосей из Северо-Запада СССР (Верещагин, Русаков, 1979) показал, что для этой популяции характерна несколько меньшая удельная выживаемость среди взрослых животных. Выборка также существенно искажена недостаточным присутствием молодых животных, поэтому среднюю удельную выживаемость рассчитывали, начиная с возраста 2+. Интересно, что и здесь наблюдаются очень незначительные различия в удельной выживаемости самцов и самок, однако удельная выживаемость самок так же, как и в среднеуральской популяции несколько выше таковой самцов (табл. 7).

Мы сочли возможным не проводить коррекции численностей возрастных классов на скорость роста популяции, во-первых, потому, что за период 1965–1975 гг. (период сбора материала для работы Н.К. Верещагина, О.С. Русакова) скорость роста оказалась равной  $r = 0.0046$ , т.е. оказалась на порядок ниже, чем на Среднем Урале, а во-вторых, нам не удалось установить по данным Верещагина и Русакова (1979) точное время сбора материала для табл. 7; мы можем только предполагать, что материал собран в указанное десятилетие.

#### Соотношение полов

Полученные оценки удельной выживаемости самцов и самок позволяют предполагать, что несколько более высокая удельная выживаемость самок должна приводить к постепенному накоплению самок в старших возрастных классах.

Несмотря на весьма существенные скачки соотношения полов в разных возрастных классах в среднеуральской популяции, очень слабая тенденция снижения доли самцов по мере старения животных все же просматривается (табл. 8). Среднее соотношение полов в возрастном интервале от 0+ до 7+ (примем возраст 7+ пороговым, поскольку именно после семи лет резко снижается выживаемость животных) оказалось равным 1.08 : 1, а после семи лет – 1.05 : 1. Аналогичная тенденция имеет место и в популяции Северо-Запада. До 7-летнего возраста среднее соотношение полов равно 1.23 : 1, а после 7 – 1.12 : 1. Очевидно, что различия незначимы, однако мы обращаем на них внимание читателя, поскольку тенденция одинакова в двух разных регионах.

Как на Северо-Западе, так и на Среднем Урале в анализируемый период происходил рост численности лосей, причем на Среднем Урале с несколько большей скоростью. Однако при этом плодовитость лосей на Среднем Урале была ниже, чем на Северо-Западе (хотя, возможно, это ре-

Таблица 8. Соотношение полов в разных возрастных классах

Класс возраста	Число самцов на одну самку на Среднем Урале	Число самцов на одну самку на Северо-Западе
0+	1.22	1.24
1+	1.21	1.24
2+	1.25	1.23
3+	1.20	1.24
4+	1.06	1.27
5+	1	1.23
6+	0.86	1.25
7+	0.84	1.15
8+	1	1.06
9+	1.31	1.17
10+	1.56	1.13
11+	1.14	–
12+	1.4	–
13+	1	–
14+	0.5	–
15+	0.5	–
Среднее 0+ ... 7+	1.08	1.23
Среднее 8+ ... 10++	1.05	1.12

зультат влияния каких-то особых условий сезона 1988–1989 гг.), а удельная выживаемость выше, что в общем-то не укладывается в существующие теоретические представления об изменениях смертности и рождаемости при росте и снижении численности.

По величине промысловой добычи лосей Средний Урал и Северо-Запад различаются несущественно. На Среднем Урале легальная добыча в сезоне 1988–1989 гг. составила 12%. На Северо-Западе, а точнее, в Ленинградской и Псковской областях (материалы по возрастному распределению и плодовитости были собраны в этом регионе) легальная добыча за период 1965–1975 гг. составила приблизительно 8%. Казалось бы, для обоих районов это небольшая доля от общей численности популяции. В действительности же легальная добыча в 12% составляет около 50% от общей удельной смертности взрослой части популяции на Среднем Урале. А легальная добыча в 8% на Северо-Западе составляет всего лишь 30% от общего уровня удельной смертности. Таким образом, можно полагать, что на Северо-Западе СССР в рассмотренный период в формировании среднего уровня смертности существенную роль играли гибель животных от естественных причин и нелегальная добыча.

## ВЫВОДЫ

1. Удельная выживаемость в популяции лося на Среднем Урале в конце 1980-х гг. составила 0.75 для самцов и 0.78 для самок. Несколько большая выживаемость самок способствует увеличению доли самок в старших возрастных классах. Аналогичная тенденция характерна и для популяции лося на Северо-Западе России.

2. Легальная добыча в 12% от численности популяции на Среднем Урале составляет половину общей смертности, в то время как легальная добыча в 8% от численности популяции на Северо-Западе составляет не более 30% от общей смертности.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Г.Ф. Борискину за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке, предоставленной в рамках конкурса Индивидуальных Исследовательских Проектов Программы по Глобальной Безопасности и Устойчивому Развитию Фонда Джона Д. и Кэтрин Т. Макартутов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Верещачин Н.К., Русаков О.С.*, 1979. Копытные Северо-Запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное значение). Л.: Наука. 307 с.
- Клевезаль Г.А.*, 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е.*, 1967. Определение возраста млекопитающих по слонистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 144 с.
- Коли Г.*, 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Лопатин В.Н., Росоловский С.В.*, 1988. Демографический анализ и его использование для оценки состояния популяции // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 24-39.
- Росоловский С.В., Попова Т.В., Приклонский С.Г., Зыков К.Д., Пузаченко Ю.Г.*, 1988. Статистический анализ структуры и динамики популяции лося в Окском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 39-63.
- Херувимов В.Д.*, 1969. Лось. Воронеж: Центр.-Черноземное кн. изд-во. 432 с.
- Язан Ю.П.*, 1972. Охотничьи звери печорской тайги. Киров: Кировск. отд. Волго-Вятского кн. изд-ва. 383 с.

## DEMOGRAPHIC ANALYSIS OF MOOSE POPULATION IN THE CENTRAL URALS

N. S. Korytin

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia  
e-mail: nkorytin@etel.ru*

The main demographic parameters of the moose population in the central Urals are given. Specific survival rate, fecundity, growth rate of the population, proportion of sexes in different age classes, and decrease of their numbers were calculated based on the sampling of 337 shot animals. The data collected in the northwestern parts of Russia (Vereshchagin, Rusakov, 1979) were analyzed in a similar way. The similarity and differences of the results obtained for these two regions are considered.