=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====

===== «МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК: 574.34:599.735.3

Моделирование динамики численности, оценка и сравнительный анализ демографических параметров популяций лося в России и Финляндии с использованием данных многолетнего мониторинга

©2012 Петросян В.Г.*, Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Омельченко А.В.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Российская академия наук, Москва, 119071, Россия*

Аннотация. Представлены три класса моделей, предназначенных для оценки динамики численности и определения демографических параметров популяций лося (*Alces alces L.*). На основе сравнительного анализа динамики численности лося в России (1961–2007 гг.) и Финляндии (1975–2006 гг.), половозрастной структуры и плотности животных показано, что современные низкие показатели численности лося в России в значительной степени связаны с влиянием естественных и антропогенных (браконьерство) факторов. С использованием классических моделей популяционной динамики и анализа временных рядов выявлено, что для лося наблюдаются незначительные положительные тенденции увеличения численности как на федеральном, так и на региональном уровнях. Представлена модель декомпозиции трендов, периодических и случайных составляющих динамики численности вида. Приведены модельные оценки репродуктивного потенциала, годового воспроизводства и максимально возможной численности популяций изучаемого вида в рамках модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертонна – Холта и Риккера.

Ключевые слова: лось, популяция, демографические параметры, моделирование, численность, плотность, модели популяционной динамики.

ВВЕДЕНИЕ

За последние два десятилетия, т. е. с начала с 1991 г., наблюдается значительное снижение численности лося в России. Известно, что в период 1991–1992 гг. максимальная численность лося в России составляла 904 тысяч особей (1991 г.), а по данным 2007 г. она была порядка 605 тысяч особей [1–3]. В скандинавских странах на меньшей в 11 раз территории обитает 550–600 тысяч лосей [4–6]. Ежегодная добыча вида в Феноскандии (Финляндия, Норвегия, Швеция) и России составляет 200–250 тыс. и 12–15 тыс. соответственно [7,8]. Известно, что официальные данные по численности и добыче лося в странах Феноскандии, в частности, в Финляндии, вполне надежные: случаев браконьерства в Финляндии практически нет, охотники, объединенные в общины, предоставляют объективные данные [8]. В этой работе отмечается, что численность крупных хищников до последних лет, за исключением восточных приграничных районов Финляндии, была незначительной. Лесное хозяйство улучшало условия обитания лосей, а установленные пределы плотности их населения имели целью долгосрочное сохранение местообитания животных без значительного ущерба

* petrosyan@sevin.ru

лесу. С 1970 г. за состоянием популяции в Финляндии (особенно за плотностью и структурой населения) ведется постоянное наблюдение. Это обстоятельство позволяет утверждать, что модельное исследование финской популяции лося в сравнении с российской позволит выявить некоторые общие факторы, оказывающие влияние на динамику численности лося в России.

В настоящее время существуют две основные гипотезы, объясняющие причины и механизмы динамики низкой численности парнокопытных животных в России. Сторонники первой гипотезы полагают, что многолетние колебания численности животных вызваны глобальными изменениями климата и сукцессиями растительности, и проявляются с интервалами от 5 до 120 лет [5]. Согласно второй гипотезе, основной фактор, определяющий численность копытных в России за последние 50 лет, имеет «антропогенно-хищнический» характер, т. е. утверждается, что динамика численности парнокопытных может быть описана в терминах обобщенной модели «хищник – жертва». По нашему мнению, динамические изменения численности животных имеют многофакторный характер, и разработка специальных моделей для анализа и выявления закономерностей этих изменений во времени и пространстве необходима для понимания и управления ресурсными видами диких копытных.

Хотя ранее нами была разработана имитационная модель для оценки демографических параметров популяции (выживаемости, смертности, плодовитости, прироста численности и др.), тем не менее, для дополнительной проверки и построения прогнозных значений динамики численности как на федеральном, так и на региональном уровнях, требуется расширение набора моделей с использованием классических моделей популяционной динамики и анализа временных рядов [9,10].

Цель работы – создание и применение трех классов моделей для выявления факторов, определяющих современную динамику численности и половозрастную структуру лося в России на основе данных наземного мониторинга. В работе также подразумевается проведение сравнительного анализа динамики численности и параметров половозрастной структуры лося в России и Финляндии.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для количественного анализа динамики численности животных и определения демографических параметров популяции используются три класса моделей.

Первый класс моделей включает оценку репродуктивного потенциала популяций, величины годового воспроизводства и интенсивности миграционных потоков на основе модифицированных дискретных моделей Мальтуса, Бивертон – Холта и Риккера [11-13]:

модель Мальтуса — $N_{t+1} = r_0 N_t$;

модифицированная модель Мальтуса — $N_{t+1} = r_1 N_t + m$;

модель Бивертон – Холта — $N_{t+1} = r_2 N_t / (1 + c N_t)$;

модель Риккера — $N_{t+1} = r_3 N_t \exp(-b N_t)$;

где N_t , N_{t+1} – численность особей в моменты времени t и $t + 1$; r_0 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства с учетом миграционного потока; r_1 – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства; m – интенсивность условного годового миграционного потока; r_2 , r_3 – репродуктивный потенциал популяции (средняя плодовитость в расчете на одну особь); c – интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции; b – пороговое значение развития популяции (т. е. тот порог, начиная с которого популяция начинает снижать численность).

Второй класс моделей реализован на основе методов анализа временных рядов динамики численности парнокопытных животных. Для выявления закономерности

изменений численности и построения прогнозных оценок разработан комплекс программ, реализующих методы прикладной статистики [14,15]. Программный комплекс включает набор программных блоков, предназначенных для анализа: выборочных автокорреляционных и авторегрессионных функций, линейных и нелинейных трендов; остатков временных рядов; сезонной и циклической составляющих временного ряда; определения сезонных индексов и создания комбинированных прогнозных моделей авторегрессии – скользящего среднего с определением доверительных интервалов.

Блок предварительного анализа вычисляет основные описательные статистики временного ряда динамики численности животных, осуществляет различные преобразования ряда (удаление среднего, преобразование Бокс – Кокса, применение сезонных и разностных операторов), определяет значения коэффициентов автокорреляционных функций (АКФ) и частных автокорреляционных функций (ЧАКФ), проверяет гипотезы о случайности и нормальности выборки на основе параметрических и непараметрических критериев сравнения. *Блок Тренд* – оценивает тренд методами линейной или нелинейной регрессии, предлагает различные сервисные возможности для подбора адекватных моделей на основе анализа остатков, АКФ и ЧАКФ. *Блок Модели $MA(p, q)$* – оценивает тренд методом скользящего среднего (МА) с параметрами шага усреднения p и полиномами степени q , включает сервисные возможности для подбора параметров p и q . *Блок Сезонные эффекты* – идентифицирует циклическую составляющую с применением аддитивных, мультипликативных и смешанных моделей взаимодействия тренда и остатков. *Блок АРМА* – определяет интегрированную модель авторегрессии – скользящего среднего (АРМА), используя выборочные коэффициенты АКФ и ЧАКФ. *Блок Прогноза* – оценивает прогнозные значения численности животных на основе сравнения вышеперечисленных моделей и модели случайного блуждания с использованием метода наименьших квадратов (МНК), т. е. с помощью решения следующей задачи оптимизации:

$$\sum_{t=1}^n (N_t - \hat{N}_t^j)^2 \xrightarrow{j} \min, \quad 1 \leq j \leq M,$$

где M – количество сравниваемых моделей, описывающих динамику изменения численности животных в период мониторинга, N_t – численность животных в момент времени t , $\hat{N}_t^j$ – модельная оценка динамики численности в момент времени t с помощью модели с номером j ($j = 1$: модель случайного блуждания; $j = 2$: модель тренда, построенного на основе линейных и нелинейных моделей регрессии; $j = 3$: модели фильтрации с помощью скользящего среднего или экспоненциального сглаживания; $j = 4$: модели учитывающие цикличность динамики численности; $j = 5$: интегрированная модель авторегрессии и скользящего среднего).

Третий класс моделей реализован на основе комплекса взаимосвязанных имитационных моделей, предназначенных для оценки динамики численности копытных животных и демографических параметров популяции на основе данных мониторинга [9,10]. В модели рассматривается 18 возрастных групп особей двух полов. Каждая возрастная группа отличается от предыдущей группы на 1 год. Переменные, характеризующие численность лосей в каждой из этих групп, формируют вектор состояния системы (популяции): $X = (X_{1,1}, X_{1,2}, X_{2,1}, X_{2,2}, \dots, X_{18,1}, X_{18,2})$, где $X_{i,1}$ и $X_{i,2}$ – численность самцов и самок соответственно в i -ой возрастной группе. В начальный момент времени моделирования ($t = 0$) половозрастная структура определяется на основе литературных данных. В модели предусмотрены возможности выбора параметров половозрастной структуры популяции по усмотрению пользователя (или на основе данных учетов при их наличии). Далее определяется численность особей в

последующий момент времени $t + 1$. В модели учитываются следующие параметры: репродуктивный статус особей в зависимости от возраста; параметры, указывающие долю стельных самок в популяции; количество эмбрионов на самку в зависимости от возраста; коэффициенты, характеризующие жизнеспособность особей в зависимости от их возраста; параметры лицензионного отстрела с учетом половой и возрастной структуры; влияние хищников (волка, медведя и др.), дифференцированное для различных возрастных групп; параметры, учитывающие неофициальный отстрел животных и естественную смертность и др.

Рекуррентное соотношение, позволяющее определить количество особей для возрастных групп, имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} X_{1,1}^{t+1} &= \beta \cdot (N_1 \xi_1 p \chi_1 + N_2 \xi_2 p \chi_2 + N_3 \xi_3 p \chi_3); \\ X_{1,2}^{t+1} &= \beta \cdot (N_1 \xi_1 (1-p) \chi_1 + N_2 \xi_2 (1-p) \chi_2 + N_3 \xi_3 (1-p) \chi_3); \\ X_{2,1}^{t+1} &= X_{1,1}^t \alpha_{1,1} - X_{1,1}^t \gamma_{1,1} - X_{1,1}^t \Delta_{1,1}; \\ X_{2,2}^{t+1} &= X_{1,2}^t \alpha_{1,2} - X_{1,2}^t \gamma_{1,2} - X_{1,2}^t \Delta_{1,2}; \\ X_{3,1}^{t+1} &= X_{2,1}^t \alpha_{2,1} - X_{2,1}^t \gamma_{2,1} - X_{2,1}^t \omega_{2,1} - X_{2,1}^t \Delta_{2,1}; \\ X_{3,2}^{t+1} &= X_{2,2}^t \alpha_{2,2} - X_{2,2}^t \gamma_{2,2} - X_{2,2}^t \omega_{2,2} - X_{2,2}^t \Delta_{2,2}; \\ X_{4,1}^{t+1} &= X_{3,1}^t \alpha_{3,1} - X_{3,1}^t \gamma_{3,1} - X_{3,1}^t \omega_{3,1} - X_{3,1}^t \Delta_{3,1}; \\ X_{4,2}^{t+1} &= X_{3,2}^t \alpha_{3,2} - X_{3,2}^t \gamma_{3,2} - X_{3,2}^t \omega_{3,2} - X_{3,2}^t \Delta_{3,2}; \\ &\dots \\ X_{18,1}^{t+1} &= X_{17,1}^t \alpha_{17,1} - X_{17,1}^t \gamma_{17,1} - X_{17,1}^t \omega_{17,1} - X_{17,1}^t \Delta_{17,1}; \\ X_{18,2}^{t+1} &= X_{17,2}^t \alpha_{17,2} - X_{17,2}^t \gamma_{17,2} - X_{17,2}^t \omega_{17,2} - X_{17,2}^t \Delta_{18,2}; \\ N_1 &= \min(S_1, S_{\min} a); \quad N_2 = \min(S_2, S_{\min} b); \quad N_3 = \min(S_3, S_{\min} c); \\ S_{\min} &= \min \left(\sum_{i=4}^{18} X_{i,1}^t, \sum_{i=4}^{18} X_{i,2}^t \right); \quad S_1 = \sum_{i=3}^8 X_{i,2}^t; \quad S_2 = \sum_{i=9}^{12} X_{i,2}^t; \quad S_3 = \sum_{i=13}^{18} X_{i,2}^t; \\ a &= \frac{S_1}{S_1 + S_2 + S_3}; \quad b = \frac{S_2}{S_1 + S_2 + S_3}; \quad c = \frac{S_3}{S_1 + S_2 + S_3}; \end{aligned}$$

где значения $\alpha_{i,j}$ – коэффициенты выживаемости, т. е. переход особей из одной возрастной группы в другую с учетом естественной смертности ($i = 1, 2 \dots 18; j = 1, 2$), β (плодовитость) и $\gamma_{i,j}$ (жизнеспособность) особей в зависимости от плотности животных и возрастной группы ($i = 1, 2 \dots 18; j = 1, 2$); $\omega_{i,j}$ – неофициальное изъятие животных ($i = 3, 4 \dots 18; j = 1, 2$); $\Delta_{i,j}$ – переменные, которые характеризуют изъятия животных хищниками ($i = 2, 3, 4 \dots 18; j = 1, 2$), p – половое соотношение новорожденных особей; ξ_i – случайная величина, определяющая количество эмбрионов на стельную самку ($i = 1 \dots 3$); χ_i – доля стельных самок ($i = 1 \dots 3$). В целом значения вышеуказанных коэффициентов определялись с помощью зависимостей, представленных в работах [9,10].

АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

Плотности распределения населения лося в России

Средняя плотность населения лося, вычисленная для периода 2003–2007 гг. по данным мониторинга, представлена на рис. 1. Выбор этого интервала связан с некоторыми позитивными изменениями численности с начала 2003 г. Эта оценка показывает, что животные в России распределены неравномерно. Наиболее высокая плотность животных достигается в европейской части России в зонах хвойно-широколиственных лесов, в южных районах таежной зоны и лесостепной зоне. Причем максимальная плотность достигается в Ярославской области (тип 6 – 15.7 особей на 1000 га лесной площади (ЛП)) и Удмуртской Республике (тип 6 – 6.1 особей на 1000 га ЛП). В значительной части в северных районах таежной зоны европейской части России плотность лосей изменяется в диапазонах 0.1–0.49 (тип 2) и 0.51–0.99 (тип 3). В азиатской части России в основном доминируют три типа (1,2,3). На значительной территории азиатской части России плотность лосей составляет 0.1–0.49 особей на 1000 га ЛП. Плотность населения животных в целом уменьшается в долготном направлении с запада на восток и в широтном направлении с севера на юг России.

Рис. 1. Средняя плотность населения лося (особей на 1000 га лесной площади) в России в период 2003–2007 гг. на основе данных мониторинга (1: 0.05–0.06; 2: 0.1–0.49; 3: 0.51–0.99; 4: 1.09–2.99; 5: 3.03–4.9; 6: 6.1–15.7).

Средние значения плотности населения лосей по субъектам России за периоды 1998–2002 и 2003–2007 годов представлены на рис. 2. Из рис. 2 видно, что на фоне уменьшения общей численности населения лосей с 590 (среднее значение для периода 1998–2002 гг.) до 560 тысяч особей (среднее значение для периода 2003–2007 гг.) значительно увеличилась численность животных в Ярославской области. Плотность животных в этой области в периоды 1998–2002 и 2003–2007 гг. изменилась существенно: с 12.58 до 15.66 особей/1000 га ЛП ($p < 0.006$). Позитивные изменения также происходили в Удмуртской Республике. Плотность лося в республике увеличилась с 4.15 особей до 6.05 особей на 1000 га ЛП. В целом из рисунка видно, что

Рис. 2. Средняя плотность населения лосей по субъектам России за период двух интервалов времени (где черный прямоугольник: средняя плотность со стандартной ошибкой в период 2003–2007 гг., белый прямоугольник: средняя плотность в период 1998–2002 гг.; по оси Y – количество особей на 1000 га лесной площади, по оси X – номер субъекта федерации из списка – 1 – Агинский Бурятский автономный округ, 2 – Алтайский край, 3 – Амурская область, 4 – Архангельская область, 5 – Астраханская область, 6 – Белгородская область, 7 – Брянская область, 8 – Владимирская область, 9 – Волгоградская область, 10 – Вологодская область, 11 – Воронежская область, 12 – Еврейская автономная область, 13 – Ивановская область, 14 – Иркутская область, 15 – Калининградская область, 16 – Калужская область, 17 – Камчатская область, 18 – Кемеровская область, 19 – Кировская область, 20 – Коми-Пермяцкий автономный округ, 21 – Корякский автономный округ, 22 – Костромская область, 23 – Красноярский край, 24 – Курганская область, 25 – Курская область, 26 – Ленинградская область, 27 – Липецкая область, 28 – Магаданская область, 29 – Московская область, 30 – Мурманская область, 31 – Нижегородская область, 32 – Новгородская область, 33 – Новосибирская область, 34 – Омская область, 35 – Оренбургская область, 36 – Орловская область, 37 – Пензенская область, 38 – Пермская область, 39 – Приморский край, 40 – Псковская область, 41 – Республика Алтай, 42 – Республика Башкортостан, 43 – Республика Бурятия, 44 – Республика Карелия, 45 – Республика Коми, 46 – Республика Марий Эл, 47 – Республика Мордовия, 48 – Республика Саха (Якутия), 49 – Республика Татарстан, 50 – Республика Тыва, 51 – Республика Хакасия, 52 – Ростовская область, 53 – Рязанская область, 54 – Самарская область, 55 – Саратовская область, 56 – Свердловская область, 57 – Смоленская область, 58 – Ставропольский край, 59 – Таймырский (Долгано-Ненецкий) автономный округ, 60 – Тамбовская область, 61 – Тверская область, 62 – Томская область, 63 – Тульская область, 64 – Тюменская область, 65 – Удмуртская Республика, 66 – Ульяновская область, 67 – Усть-Ордынский Бурятский автономный округ, 68 – Хабаровский край, 69 – Ханты-Мансийский автономный округ, 70 – Челябинская область, 71 – Читинская область, 72 – Чувашская Республика, 73 – Чукотский автономный округ, 74 – Эвенкийский автономный округ, 75 – Ямало-Ненецкий автономный округ, 76 – Ярославская область).

не существует определенной закономерности по синхронному и асинхронному изменению численности в разных частях ареала. Тем не менее, по данным мониторинга можно утверждать, что выполняется положение о достижении максимальной плотности лося в центре ареала, и уменьшения этой плотности на периферии [16].

В целом существующие оценки по плотности животных наглядно показывают, что количество областей, в которых плотность менее 1 особей/1000 (37 областей), составляет 91% от всей площади ареала. Относительная площадь 32 регионов, на территории которых плотность лося варьирует в диапазоне 1–4 особей на 1000 лесной площади, составляет 7% от общей площади ареала. В ограниченном количестве регионов – семи (которые занимают 2% от общей площади ареала) – плотность населения больше 4-х особей на 1000 га. Эти оценки позволяют утверждать, что взвешенная оценка средней плотности лося по России составляет 0.71 особей на 1000 га лесной площади (по данным 2003–2007).

Для сравнения отметим, что на значительной части ареала этого вида в Финляндии охотники отстреливают преимущественно самцов, сохраняя соотношение полов 1.6:1 (т. е. 1.6 коров на одного быка) при плотности животных не ниже 1–2 особей на 1000 га.

Анализ основных тенденций динамики численности парнокопытных с помощью классических моделей

Оценка параметров динамики численности лося на основе классических моделей представлена в табл. 1.

Таблица 1. Оценки параметров динамики численности лося с помощью классических моделей

Популяция	Средняя численность	Макс. численность	Модель Мальтуса				Модель Бивертон–Хольта		Модель Риккера		
			1	2			3		4		
			r_0	r_1	m	K^*	r_2	K^*	r_2	M^* *	K^*
Лось (Россия)	704	904	0.989	0.923	42.1	547	1.058	608	1.057	4253	610
Лось (Финляндия)	123	145	1.009	0.884	18.2	157	1.143	168	1.136	551	168
Ярославская обл.	13.8	20	0.982	0.473	7.3	13.8	2.127	14.1	1.64	17.3	14.2
Удмуртская Республика	9.7	12.9	0.998	0.7	2.97	9.9	1.432	10.1	1.34	16.9	10.1
Владимировская обл.	6.1	10.5	0.966	0.87	0.68	5.2	1.181	6.3	1.174	17.3	6.4

Примечание: K^* – равновесная численность в тысячах особей; M^{**} – максимально возможная численность в рамках модели в тысячах особей, средние значения и максимальная численность представлены в тысячах особей.

В эту таблицу также включены оценки параметров динамики финской популяции лося, данные мониторинга которой представлены в работах Нюгрена с соавт. [7,8]. Из этой таблицы следует, что параметр r_0 годового воспроизводства лося в России по модели Мальтуса меньше 1. По классическим моделям равновесная численность животных (параметр K^*) варьирует в диапазоне 547–610. Если предположить, что эти модели в принципе правильно отражают основные тенденции изменения численности

вида, то данные динамики лося позволяют утверждать, что не ожидается существенного увеличения численности лося в ближайшие годы. Из таблицы следует, что для лося в России среднее историческое значение численности 704 находится вне границ равновесной численности 547–610, установленной на основе классических моделей.

Из анализа динамики численности лося в наиболее благоприятных областях, на территории которых плотности животных имеют наибольшие значения, также следует, что параметр по модели Мальтуса, характеризующий среднее значение ежегодного воспроизводства лося, во всех областях меньше единицы (табл. 1). Следует отметить, что Ярославская область как территория, на которой плотность лося имеет максимальное значение, выделяется наибольшим значением миграционного потока. Это утверждение имеет важное значение, поскольку очень часто при квотировании отстрела специалисты настаивают на необходимости увеличения отстрела в Ярославской области на основе данных численности, увеличение которой, по нашим оценкам, имеет миграционную природу.

Динамика численности лося с использованием методов анализа временных рядов

С целью выбора адекватной модели, описывающей динамику численности лося в 1961–2007 гг, анализировались пять классов моделей с различными параметрами. После анализа этих моделей была выбрана комплексная модель декомпозиции, включающая тренд с использованием модели скользящего среднего, индексов цикличности и случайной составляющей. График модели декомпозиции представлен на рис. 3. Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки, то есть разность фактических и модельных данных, можно рассматривать как гауссовский белый шум (рис. 4). Из рис. 4 видно, что почти все коэффициенты автокорреляции остатков остаются в доверительной трубке, т. е. случайная составляющая является белым шумом. Коэффициенты автокорреляции остатков во всех случаях для выбранных моделей достоверно не отличаются от нуля, что подтверждает пригодность данной модели для описания исследуемых временных рядов.

Рис. 3. Динамика численности лося в России на основе данных многолетнего мониторинга и модели декомпозиции. Сплошной линией показана модельная оценка, а звездочки – фактические данные (по оси X – время, годы, по оси Y – численность, тысяч особей; пунктирная линия – 95% доверительный интервал для прогнозных значений для периода 2008–2011 гг.).

На рис. 3 приведены прогнозные значения и доверительные интервалы для ожидаемой оценки численности лося в России для периода 2008–2011 г. К сожалению, к моменту публикации этой статьи были использованы данные только для временного интервала 1961–2007 гг.

Установленные модели, включающие три составляющие (скользящего среднего, циклической и случайной компоненты) динамики численности лося позволяют говорить о наличии периодической изменчивости. Длина интервала цикличности колебания лося составляет 10 лет. Из этого можно сделать промежуточный вывод о том, что для выявления закономерностей изменений численности по времени и в пространстве необходим комплексный подход, включающий все существующие гипотезы о механизмах динамики численности.

Рис. 4. Коэффициенты автокорреляции остатков для временных рядов динамики численности лося в 1961–2007 гг.

Оценка демографических параметров популяций на основе имитационной модели

Одним из важных этапов использования разработанной модели является верификация параметров модели и проверка адекватности полученных результатов. В связи с тем, что многие параметры модели априори неизвестны, поэтому для подбора наилучшего варианта реализаций динамики численности значения параметров брались из наперед заданного допустимого интервала. Полученные реализации сравнивались с данными мониторинга на основе метода наименьших квадратов (МНК), т. е. подбирались такие параметры модели, которые приводили к динамике численности лося, близкой к данным мониторинга. После анализа большого количества случайных генераций и оценки параметров адекватности была выбрана модельная реализация с точностью 90–92%. Результаты оценок динамики численности и половозрастной структуры лося на основе имитационной модели представлены на рис. 5 и 6.

Модельные оценки показывают, что доля новорожденных особей меняется в диапазоне от 24 до 34% при среднем значении 27.8%, сеголеток – 10–18% при среднем 12.42%, численность половозрелых особей в возрасте до 12 лет – 30–56.6% при среднем значении 52.4% (рис. 6).

Из оценок следует, что одна из важных причин низкой численности лосей в России – незначительный годовой прирост животных. Для понимания роли этого показателя в динамике численности лося мы использовали имитационную модель для

оценки динамики численности лося в Финляндии на основе данных мониторинга в 1975–2005 гг.

Рис. 5. Верификация параметров модели (1 – данные мониторинга, 2 – модельные оценки; по оси X – годы мониторинга, по оси Y – численность лосей в России, тысяч особей).

Рис. 6. Модельная оценка возрастной структуры лося в 1961–2006 гг. (1 – новорожденные, 2 – сеголетки, 3 – взрослые до 12 лет, 4 – взрослые, возраст у которых больше 12 лет).

Полученные нами оценки показывают, что воспроизводство телят в финской популяции лося в 1975–2005 гг. изменялось в диапазоне 44–58%. Благодаря разумной методике по квотированию изъятия животных, возрастная структура популяции

поддерживалась на уровне, способствующем наибольшей плодовитости самок. Данные мониторинга указывают, что в популяции преобладали самки с высоким потенциалом плодовитости. Годичный прирост составлял около 60 телят на 100 взрослых особей [8]. Причем в 1981–2005 гг. финны изымали 56–75% поголовья предыдущей осенней послепромысловой численности (42–74 тысяч особей) за исключением периода 1994–1997 гг. В эти годы они изымали 22–32 тысяч особей. Одна из важных особенностей управления популяцией лося в Финляндии состоит в высоком уровне добычи сеголеток в каждый год изучаемого периода, после которой численность восстанавливалась в течение одного сезона. В этот период доля сеголеток составляла 39–54%. Данные мониторинга показывают, что стабильный рост численности лося достигался в период увеличения доли сеголеток в добыче при общем ее объеме, не превышающем уровень воспроизводства вида. Следует отметить, что такой высокий уровень добычи сеголеток практикуется также в Швеции и Норвегии.

Из проведенного сравнительного анализа следует, что, по-видимому, охотники и браконьеры в России ежегодно отстреливают преимущественно взрослых особей, и при этом не только снижают репродуктивный потенциал вида, но и создают благоприятные условия для давления хищников на сеголеток-сирот. Кроме этого, в Финляндии охотники отстреливают преимущественно самцов, сохраняя соотношение полов 1.6:1 (т. е. 1.6 коров на одного быка) при плотности животных не ниже 1–2 особей на 1000 га. Для российской популяции лося аналогичные параметры значительно ниже и составляют 0.71 особей на 1000 га ЛП.

Хотя проведенный анализ динамики численности и половозрастной структуры лося в России и Финляндии позволяет сделать предварительный вывод относительно некоторых факторов, оказывающих влияние на сокращение численности диких копытных животных в России, тем не менее, потребуются дополнительный сравнительный анализ обеспеченности животных доступными кормовыми ресурсами в двух странах и их динамики на основе методов дистанционного зондирования и наземного мониторинга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные модельные оценки динамики численности лося на основе анализа временных рядов, классических моделей популяционной динамики и имитационной модели свидетельствуют в пользу того, что современная динамика связана с наложением циклической изменчивости на естественные (увеличение численности хищников – волка) и антропогенные (браконьерство) факторы. Этот вывод дополнительно подтверждается учетными данными. Известно, что в периоды максимальной численности лося в России (1991–1992) численность волка составляла порядка 22–24 тысяч особей. В последние годы с уменьшением численности лося с 904 (1991 г.) тысяч особей до 565 (2006 г.) численность волка увеличилась примерно в два раза и составляет 42–45 (данные 2006–2007 гг.) тысяч особей. Для выявления закономерностей изменений численности животных по времени и в пространстве необходимо использовать комплексный подход, включающий как аппарат анализа временных рядов и специальных имитационных моделей, так и модифицированные классические модели популяционной динамики [9,10].

В целом результаты оценок по плотности лося наглядно показывают, что количество областей (37), в которых плотность принимает значение менее 1 особей/1000 составляет 91% от всей площади ареала. Относительная площадь регионов (32), на территории которых плотность лося варьирует в диапазоне 1–4 особей на 1000 лесной площади (ЛП), составляет 7% площади ареала. В ограниченном количестве регионов – семи (2% площади ареала) – плотность населения больше 4 особей на 1000 га. Эти оценки позволяют утверждать, что взвешенная оценка средней плотности лося по России составляет 0.71 особей на 1000 га ЛП.

На основе анализа временных рядов выбрана модель декомпозиции, включающая тренд с использованием модели скользящего среднего, индексов периодичности и случайной составляющей. Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки можно рассматривать как гауссовский белый шум, что говорит о существовании периодической изменчивости. Длина интервалов цикличности колебания численности лося составляет 10 лет. К сожалению, для лося отсутствуют существенные положительные тенденции к увеличению численности как на федеральном, так и на региональном уровнях.

В целом проведенный анализ динамики многолетнего мониторинга в 1961–2007 гг. показывает, что популяция лося в России находится в критическом состоянии. Если при сильной антропогенной и высокой техногенной нагрузке, при существующем уровне воспроизводства лося, ситуация с динамикой численности будет развиваться в нынешнем направлении, то в предстоящие годы может произойти резкий спад численности животных. В целях сохранения основного воспроизводственного ядра копытных рекомендуется увеличить площади особо охраняемых природных территорий путем создания новых заповедников, заказников и других участков для воспроизводства лося.

Исследование поддержано программой ОБН РАН «Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования» и госконтрактом МинОбрнауки № 02.740.11.0867.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. *Информационно-аналитические материалы*. М.: ГУ Центрохотконтроль, 2000. Вып. 2.
2. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. *Информационно-аналитические материалы*. М.: ГУ Центрохотконтроль, 2004. Вып. 6.
3. Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. *Информационно-аналитические материалы*. М.: ГУ Центрохотконтроль, 2007. Вып. 8.
4. Данилкин А.А. *Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами)*. М.: ГЕОС, 2006.
5. Данилкин А.А. К проблеме цикличности в динамике численности диких копытных животных. *Вестник охотоведения*. 2007. Т. 4. № 1. С. 89–99.
6. Данилкин А.А. *Динамика населения диких копытных России*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009.
7. Нюгрэн Т., Данилкин А.А., Кузякин В.А. Динамика численности и добычи лося в Финляндии. *Вестник охотоведения*. 2006. Т. 3. № 1. С. 81–84.
8. Нюгрэн Т., Песонен М., Тюккюлайнен Р., Вален М., Руусила И. Причины высокой продуктивности лося в Финляндии. *Вестник охотоведения*. 2007. Т. 4. № 2. С. 148–160.
9. Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А. Комплексная имитационная модель оценки динамики численности, половозрастной структуры и оптимальной плотности лося (*Alces alces* L.) на основе данных наземных и дистанционных измерений. *Успехи современной биологии*. 2010. Т. 130. № 1. С. 88–99.
10. Петросян В.Г., Дергунова Н.Н., Бессонов С.А., Назарова К.А., Омельченко А.В. Оценка динамики численности и половозрастной структуры лося (*A. Alces* L.) в России с использованием имитационной модели и данных многолетнего мониторинга. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2009. Т. 11. № 1(7). С. 1566–1574.

11. Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd Can.* 1954. М. 11. Р. 559–623.
12. Beverton R. J.H., Holt S.J. *On the dynamics of exploited fish populations*. New Jersey, USA, Blackburn Press, 2004.
13. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности и оптимизации промысла*. М.: Наука, 1979.
14. Anderson T.W. *The statistical analysis of time series*. John Wiley&Sons. Stanford University. California. USA, 1971.
15. Box G., Jenkins G. *Time series analysis. Forecast and control*. Golden-Day, San-Francisco, 1970.
16. Назаров А.А., Мошева Т.С. Географический анализ результатов зимнего маршрутного учета лоса 1976–1982 гг. В: *Сб. науч. Тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР*. М.: 1983. С. 67–99.

Материал поступил в редакцию 25.10.2011, опубликован 09.04.2012.