

УДК 574.34 (571.621)

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ РОССИИ: РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ И МОДЕЛИРОВАНИЯ

© 2015 г. Е. Я. Фрисман, О. Л. Ревуцкая, Г. П. Неверова

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

679016, ЕАО, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4

E-mail: frisman@mail.ru, ol.revutskaya@gmail.com, galina.nev@gmail.com

Поступила в редакцию 03.02.2015 г.

Проведен детальный анализ долговременных данных популяционной динамики различных промысловых млекопитающих в районе Среднего Приамурья. Исследование показало, что при некоторой стабильности общей численности большинства промысловых животных на всей территории Еврейской автономной области (ЕАО) (значения коэффициента модели Мальтуса за весь период наблюдений чуть больше 1, исключение составляют рысь, колонок и белка) с середины 90-х гг. XX в. просматривается устойчивая тенденция к ее снижению, особенно на тех территориях, где ведется промысел (коэффициенты модели Мальтуса меньше 1). Возможно, причиной снижения численности стал рост браконьерства в 90-е гг. в связи с ухудшением социально-экономического положения в стране. Впечатление некоторой стабильности в ЕАО в целом связано с положением животных на охраняемых территориях. Для всех рассматриваемых промысловых видов на территории заказников наблюдается тенденция роста численности. Для таких видов животных, как колонок, белка и зайцы, максимально возможная модельная численность ниже максимальной учетной за исследуемый период. Для популяций других промысловых животных можно предположить, что состояние их экологических ниш, т. е. ресурсы местообитания (запас корма, размер ареала, наличие мест для размножения и подрастания потомства и т. п.), относительно стабильно. Подробно изучены соотношения размеров естественного воспроизводства «местных» популяций и величин пополнения их за счет внешней миграции. Сохранение численности многих промысловых видов определяется миграционной активностью. Наличие особо охраняемых природных территорий способствует поддержанию и даже некоторому росту численности, но этого явно недостаточно. Необходимы расширение территорий, свободных от промысла, и переход к стратегиям жестких периодических ограничений промысла животных, испытывающих депрессивный режим динамики численности.

Ключевые слова: *промысловые млекопитающие, Среднее Приамурье России, тенденции динамики численности популяции, экологическая емкость, математическое моделирование.*

DOI: 10.15372/SJFS20150310

ВВЕДЕНИЕ

Среди биологических ресурсов особое место занимают охотничьи животные. При сохранении естественных условий среды и строгом регулировании сроков и объемов промысла они могут быть неистощимыми. Объемы заготовок промысловых видов животных должны меняться в зависимости от колебания их численности и конъюнктуры рынка (Животный мир..., 1976; Природопользование..., 2005). При рациональном ведении охотничьих хозяйств ресурсы промысловых животных

не должны резко и надолго уменьшаться. Их уменьшение свидетельствует либо о неблагоприятии в среде обитания, либо о крупных упущениях в ведении охотничьего хозяйства. Кроме того, состояние охотничьих животных может быть ярким индикатором общего положения дел в сфере сохранения биоразнообразия наземных экосистем в регионе (Животный мир..., 1976; Куренцов, 1959).

В настоящее время в России интенсивная хозяйственная деятельность привела к тому, что некогда богатые охотничьи угодья постепенно истощаются. Негативные изменения,

накапливаясь при сохранении существующей интенсивности антропогенного воздействия, могут привести к ситуации, когда численность популяций достигнет критической величины, ниже которой прирост популяции уже не в состоянии компенсировать промысловое изъятие и естественную убыль. Поэтому очевидна необходимость принятия эффективных мер для сохранения охотничьих запасов (Дунишенко, 2004; Мирутенко, 2000). Частично эта задача может быть решена путем создания системы заповедников и охранных зон с полным запретом на охоту.

Цель данной работы – анализ основных тенденций динамики численности охотничье-промысловых животных, обитающих на территории Среднего Приамурья (Еврейской автономной области (ЕАО)). Проведено сравнение тенденций изменения численности диких животных, обитающих в промысловых и не промысловых угодьях области. Данная работа является продолжением начатых ранее исследований по изучению динамики численности охотничье-промысловых видов млекопитающих Среднего Приамурья (Фрисман и др., 2007). Здесь приведены результаты исследования динамики численности популяций с 1981 по 2014 г. следующих видов животных: лиса длинномордая уссурийская *Vulpes vulpes dolichocrania* Ognev, 1926, соболь баргузинский *Martes zibellina princes* Birula, 1922, колонок дальневосточный *Mustela sibirica manchurica* Brass, 1911, изюбрь *Cervus elaphus xanthopigus* Milne-Edwards, 1867, кабан уссурийский *Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888, косуля маньчжурская *Capreolus pygargus bedfordi* Thomas, 1908, белка сахалино-амурская *Sciurus vulgaris rupestris* Thomas, 1907, заяц-беляк приамурский *Lepus timidus mordeni* Goodwin, 1933, заяц маньчжурский *Lepus mandschuricus* Radde, 1861 (Наземные млекопитающие..., 1984).

Для количественного анализа основных тенденций изменения численности промысловых популяций использованы простейшие модели популяционной динамики. Оценка репродуктивного потенциала популяций и экологической емкости среды обитания проведена на основе моделей Бивертон-Холта и Рикера, а величины эффективности годового воспроизводства и интенсивности миграционных процессов – на основе модели Мальтуса

и ее модифицированного варианта (Скалецкая и др., 1979; Фрисман, 1996). Для каждого модельного уравнения вычислено значение стационарной численности, которое в данном случае является прогнозной величиной, определяющей ожидаемые значения численности в среднесрочной перспективе. Выбор этих моделей обусловлен спецификой имеющихся данных о динамике численности животных. В работе использованы временные ряды оценок общей численности популяций охотничьих животных без возрастной и половой структуры. В данном случае простые модели не претендуют на точное описание динамики, а отражают тенденции изменения численности. Применение совокупности моделей позволяет провести количественный анализ этих изменений и получить оценки ряда характеристик как популяционных динамических процессов (интенсивности годового воспроизводства, миграционного баланса), так и факторов, наиболее существенно влияющих на эти процессы (репродуктивного потенциала, емкости среды обитания, максимально возможной численности популяции и т. п.). Таким образом, выбранные модели позволяют оценить значимые для исследования экологические характеристики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализировали данные многолетних годовых отчетов по зимнему маршрутному учету (ЗМУ) основных промысловых млекопитающих, обитающих на территории ЕАО, Общественного общества охотников и рыболовов (ООиР) с 1985 по 2014 г., общества с ограниченной ответственностью (ООО) «Сутара» с 1993 по 2014 г., ООО «Ирбис» и общественной региональной организации (ОРО) «Диана» с 2003 по 2014 г., государственных природных заказников областного значения Шуши-Поктой, Журавлиный, Ульдуры, Чурки с 1991 по 2014 г., а также данные учета на всей территории ЕАО с 1981 по 2014 г. (Доклад ..., 2001, 2003; Природные ресурсы ..., 2004; Сроки охоты ..., 2015; Экология, 2015; Охотхозяйственный реестр за 2011–2013 гг.). Использованы все доступные данные систематического многолетнего учета диких животных. Это позволило провести сравнительный анализ тенденций динамики численности животных, обитаю-

щих как в промысловых, так и в не промысловых угодьях области.

Обозначим через x_n численность популяции в n -м году. Для оценки интенсивности реального годового воспроизводства в данный период наблюдений использовали уравнение линейного роста (модель Мальтуса) $\dot{x} = \varepsilon \cdot x$, которое имеет решение (при $x(0) = x_0$): $x(t) = x_0 \cdot e^{\varepsilon t}$.

Дискретный аналог этой модели

$$x_{n+1} = a \cdot x_n \quad (1)$$

содержит параметр $a = e^\varepsilon$, характеризующий процесс годового воспроизводства, включая миграционный баланс. Данная простейшая модель предсказывает либо экспоненциальный неограниченный рост численности (при $a > 1$), либо падение численности вплоть до полного вырождения популяции (при $a < 1$) (Динамическая теория..., 1974; Скалецкая и др., 1979; Фрисман, 1996). Чтобы избежать детерминизма роста или вырождения и получить оценку как интенсивности реального годового воспроизводства, так и равновесной численности популяции, воспользовались модифицированным вариантом модели Мальтуса:

$$x_{n+1} = s \cdot x_n + m, \quad (2)$$

где s – параметр, характеризующий процесс годового воспроизводства, m – условный годовой иммиграционный поток, который компенсирует снижение рождаемости, вызванное экологическими ограничениями. Равновесное значение численности определяется по формуле $K = m/(1 - s)$, а максимально возможная численность популяции не ограничена.

Естественные флуктуации внешних условий, не учитываемые в моделях (1)–(2), будут выводить популяцию из состояния равновесия, и ее численность будет вынужденно колебаться вокруг соответствующего стационарного уровня.

Для оценки экологических характеристик популяций в качестве основной модели динамики численности рассматривалось уравнение логистического роста Ферхюльста (Динамическая теория..., 1974; Скалецкая и др., 1979)

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(\frac{K - x}{K} \right). \quad (3)$$

Коэффициент r в этом уравнении является показателем специфической скорости роста

популяции. Он равен максимальной потенциальной скорости роста, которую достигла бы популяция в отсутствие лимитирующих факторов, т. е. при неограниченном запасе ресурсов жизнедеятельности. Величина K – равновесная (стационарная) численность популяции, теоретически возможная в данных условиях. Она является мерой емкости экологической ниши популяции.

Решение уравнения (3) с начальным условием $x(0) = x_0$ имеет вид

$$x(t) = \frac{Kx_0 e^{rt}}{K + x_0(e^{rt} - 1)}.$$

Бивертон и Холт (Beverton and Holt, 1957) предложили использовать это соотношение для описания годичного изменения численности:

$$x_{n+1} = \frac{a \cdot x_n}{1 + c \cdot x_n}, \quad (4)$$

где параметр a ($a = e^r$) определяет репродуктивный потенциал популяции, а параметр c характеризует интенсивность конкурентных взаимоотношений в популяции. Величина $M = a/c$ – максимально возможное (в рамках данной модели) значение численности популяции; по сути M является еще одной характеристикой экологической емкости среды обитания. Равновесное значение численности определяется по формуле $K = (a - 1)/c$. Если полученные оценки стационарных значений численности оказываются больше учетной, то для этих популяций возможно «естественное» увеличение численности, если меньше – то ее падение. Модель Бивертон–Холта хорошо описывает поведение стабильных популяций, развивающихся в условиях умеренной интенсивности конкурентных взаимоотношений. В случае увеличения интенсивности конкуренции более адекватной оказывается модель Рикера (Ricker, 1954):

$$x_{n+1} = a \cdot x_n \cdot e^{-b \cdot x_n}. \quad (5)$$

Параметр a здесь, как и в модели Бивертон–Холта, – репродуктивный потенциал популяции, т. е. скорость годового воспроизводства популяции в отсутствие лимитирования. Параметр b определяет характер развития популяции и равен величине обратной численности x_n , при которой функция $x_{n+1}(x_n)$ – численность

в следующем году – достигает максимально возможного значения M ($M = a(be)^{-1}$). Равновесное значение численности определяется в этом случае по формуле $K = (\ln a)/b$ (Скалецкая и др., 1979; Шапиро, Луппов, 1983; Фрисман, 1996).

Модель Мальтуса предсказывает экспоненциальное изменение численности популяции со временем по уравнению (1). Модифицированный вариант модели Мальтуса, представленный соотношением (2), является фактически линейной регрессией величины x_{n+1} как функции от x_n . Модель Бивертон–Холта (4) можно представить в виде линейной регрессии величины x_n/x_{n+1} как функции от x_n , а модель Рикера (5) – в виде экспоненциальной функции x_n/x_{n+1} от x_n . Таким образом, оценка параметров моделей сводится к вычислению коэффициентов соответствующих регрессионных уравнений и может быть осуществлена с помощью любого доступного статистического пакета (например, Microsoft Excel).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Получены результаты оценки параметров моделей параллельно с анализом закономерностей динамики численности промысловых животных, выявляемых на основе годовых отчетов по их учету (см. таблицу).

Рассмотрим современное состояние каждого из исследуемых видов.

Популяция *лисицы*, обитающая на всей территории ЕАО, характеризуется ростом численности на фоне выраженных колебаний. Состояние популяции зависит от обилия грызунов, которые являются основной составляющей кормовой базы лисицы, т. е. колебания численности грызунов способны вызывать ко-

лебания численности популяции лисицы. Существенный фактор, оказывающий влияние на численность популяции лисицы, – эпизоотия бешенства, иногда охватывающая обширные территории и приводящая к гибели большого количества особей (Кучеренко, 1979). Локальный максимум численности в 1557 особей достигнут в 2011 г. (предпоследний максимум наблюдался в 2004 г. и составлял 1400 особей) и оказался меньше максимального модельного значения (рис. 1, а). В ближайшей перспективе ожидается стабилизация численности около равновесного состояния. Оценка равновесного значения в 800–900 особей аналогична для разных моделей. В то же время на территории ООиР до 2010 г. наблюдалась устойчивая тенденция сокращения численности лисицы, однако в 2011 г. зарегистрировано увеличение количества особей почти в 2 раза (с 400 до 920 особей) (рис. 1, б). В последующие годы (2012–2014) численность лисиц вновь сократилась и в 2014 г. составила 305 особей. В перспективе ожидается некоторая стабилизация около равновесного значения в 460–470 особей. На территории заказников численность лисицы имеет тенденцию к увеличению. По-видимому, идет довольно интенсивное перераспределение лисьего населения между охраняемыми и доступными для промысла территориями.

Численность популяции *соболя* находится в стабильном состоянии; наблюдаются флуктуации вокруг равновесного значения в 4000–6800 особей (рис. 2). Всплеск численности в 4500–5000 особей отмечен в 1993–1995 гг., затем она сократилась, а в дальнейшем стабилизировалась. С 2007 г. наблюдается интенсивный рост численности популяции (с 3920 до 8540 особей). На территории заказников и

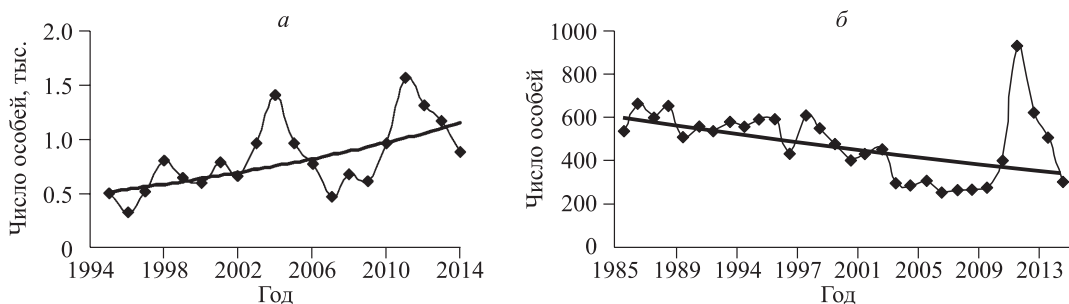


Рис. 1. Данные учета лисицы: а – на всей территории ЕАО и б – на территории ООиР и соответствующие экспоненциальные тренды.

Оценка численности и параметры моделей динамики численности охотничьих видов животных, обитающих на территории ЕАО

Вид	Учетная численность		Модель Мальтуса				Модель Бивертон–Холта (4)		Модель Рикера (5)		
	в 2014 г.	максимальная	(1)	(2)			<i>a</i>	<i>M</i>	<i>a</i>	<i>M</i>	<i>K</i>
			<i>a</i>	<i>s</i>	<i>t</i>	<i>K</i>					
<i>Территория ЕАО</i>											
Лисица	875	1557	1.04	0.60	349	875	1.46	2410	1.49	1230	891
Соболь	8536	8636	1.04	0.95	358	6796	1.11	18704	1.19	10261	3980
Колонок	1363	11990	0.95	0.43	1995	3515	2.84	4820	1.38	5245	3286
Изюбрь	3297	4773	1.03	0.72	770	2735	1.16	16240	1.34	4677	2781
Кабан	3945	3945	1.02	0.69	815	2670	1.26	11140	1.45	3782	2623
Косуля	10177	11844	1.04	0.90	812	8093	1.11	66329	1.16	22525	7774
Белка	11716	81393	0.98	*	30837	26607	3.71	24297	2.40	26418	26016
Зайцы	3651	7711	1.04	0.23	3484	4504	3.32	5674	2.03	4800	4521
<i>Территория Областного общества охотников и рыболовов</i>											
Лисица	305	922	0.98	0.59	193	467	1.40	1429	1.37	742	457
Соболь	193	273	1.05	0.86	16	119	1.05	1161	1.11	449	118
Колонок	270	6626	0.93	0.68	403	1267	1.01	9205	1.03	5409	380
Изюбрь	297	487	0.98	0.67	70	212	1.28	876	1.27	425	216
Кабан	487	1489	0.98	0.69	73	240	1.04	2593	1.10	1051	254
Косуля	4802	5523	1.01	0.57	1213	2846	2.14	4751	1.50	3888	2827
Белка	276	1966	0.98	0.31	679	988	1.98	1538	1.83	1070	954
Зайцы	565	1517	0.97	0.49	382	755	1.72	1507	1.57	971	751
<i>Территория общества «Сутара»</i>											
Соболь	5804	5948	1.02	0.77	657	2843	0.81	25462	1.52	3644	2711
Изюбрь	1496	3883	0.99	0.80	393	1956	1.18	10629	1.21	4781	2009
Кабан	1617	3760	1.02	0.36	1002	1567	2.82	1996	1.92	1763	1615
Косуля	3163	3265	1.01	0.25	1740	2313	2.83	3285	2.14	2401	2304
Белка	5918	60000	0.95	*	25778	23179	*	8458	3.94	24430	22958
<i>Территория «Ирбис»</i>											
Соболь	1494	2264	1.09	0.50	657	1312	1.99	2575	1.60	1752	1392
Колонок	504	550	1.12	0.86	77	550	1.21	2879	1.32	906	510
Изюбрь	511	511	1.09	0.93	44	641	1.09	6748	1.18	1366	510
Кабан	387	410	1.02	0.13	313	359	4.78	447	2.57	363	359
Косуля	618	851	1.10	0.58	237	568	1.73	1309	1.58	768	598
Белка	3154	6951	1.04	0.38	2394	3884	1.86	7301	1.75	4636	4006
Зайцы	995	1347	1.14	0.75	270	1075	1.54	3005	1.49	1541	1115
<i>Территория «Диана»</i>											
Соболь	140	178	1.09	0.51	56	116	2.44	188	1.71	142	120
Изюбрь	94	97	1.06	0.40	38	64	1.91	114	1.85	71	63
Кабан	109	258	0.94	0.33	81	121	3.76	146	1.68	143	120
Косуля	127	127	1.03	0.78	23	104	1.41	307	1.36	159	98
<i>Территория заказников Шухи-Поктой, Журавлиный, Ульдурь, Чурки</i>											
Лисица	26	76	1.03	0.19	24	30	0.61	25	3.17	30	30
Соболь	69	216	1.06	0.62	32	83	1.51	179	1.39	129	82
Колонок	125	840	1.02	0.48	167	320	3.30	276	1.98	344	321
Изюбрь	493	688	1.01	0.23	363	471	3.78	605	2.22	486	471
Кабан	910	910	1.03	0.79	110	518	1.27	1546	1.43	691	467
Косуля	575	1755	1.05	0.82	159	901	1.20	4318	1.21	2134	911
Белка	687	3600	1.02	0.42	649	1116	1.69	1873	1.47	1594	1123
Зайцы	66	1224	1.04	0.67	143	435	0.83	5507	1.10	1094	253

Примечание. * – коэффициент *s* в модели Бивертон–Холта отрицателен (репродуктивный потенциал при некоторой малой численности из-за отсутствия конкуренции очень велик, но скорость роста гиперболически падает при увеличении численности).

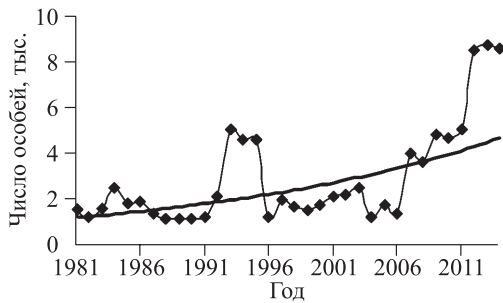


Рис. 2. Данные учета соболя на всей территории ЕАО и соответствующий экспоненциальный тренд.

рассматриваемых охотничьих хозяйств популяция соболя имеет тенденцию роста численности.

Согласно большинству модельных расчетов максимально возможная модельная численность соболя сопоставима с максимальной учетной, наблюдаемой за рассматриваемый период. Это означает, что экологическая ниша соболя на большинстве территорий его обитания находится в удовлетворительном состоянии: потребности популяции вполне удовлетворены ресурсами (запасом корма, размером ареала, наличием мест для размножения и подрастания потомства и т. п.). Колебания численности, свойственные популяции соболя, в большинстве случаев объясняются миграциями, вызванными влиянием кормовой базы, а именно изменением численности мышевидных грызунов и урожаем орехов. Ежегодная условная доля мигрирующих особей, вычисленная по модели Мальтуса с учетом миграции, составляет, %: для соболя, обитающего на территории «Сутара», около 23, ООиР – 14, «Ирбис» и «Диана» – около 50, заказников – 38 и в целом на всей территории ЕАО – 5 от равновесной численности соответственно. Вместе с тем следует учесть, что на охраняемых природных территориях числен-

ность соболя достигла максимального уровня, который может быть обеспечен в равновесном состоянии. Следовательно, дальнейший рост популяции возможен только на территориях, доступных для промысла.

В популяции *колонка* на всей территории ЕАО происходило заметное падение численности, сопровождаемое выраженными колебаниями (рис. 3, а). Колебания численности колонка объясняются состоянием кормовых условий предыдущего года и погодными условиями (Кучеренко, 1979). Некогда большая популяция (11–12 тыс. особей) заметно сократилась, а в последние годы динамика ее численности носит вид затухающих колебаний вблизи равновесного значения в 3300–3500 особей. Поскольку эти значения выше учетной численности в последние годы, то в перспективе можно ожидать стабилизацию и даже некоторый рост численности.

Несмотря на слабое освоение (промысел) ресурсов данного вида (в среднем 392 особи, 65 особей в 2014 г.), численность популяции колонка на большинстве промысловых территорий уменьшается (рис. 3, б). На территории «Ирбис» и заказников наблюдается рост численности. Однако следует учесть, что на охраняемых территориях весьма ограничена экологическая ниша колонка, поэтому предельная численность, которую в равновесном режиме может обеспечить ресурсами жизнедеятельности данная экосистема, мала. По-видимому, рост численности колонка, обитающего на территории охотничьих угодий, будет возможен только при принятии действенных мер, способствующих сохранению вида.

В целом за период с 1981 по 2014 г. для популяции *изюбря* коэффициент модели Мальтуса больше 1 (см. таблицу). Если же рассматривать данные с 1992 по 2014 г., то этот

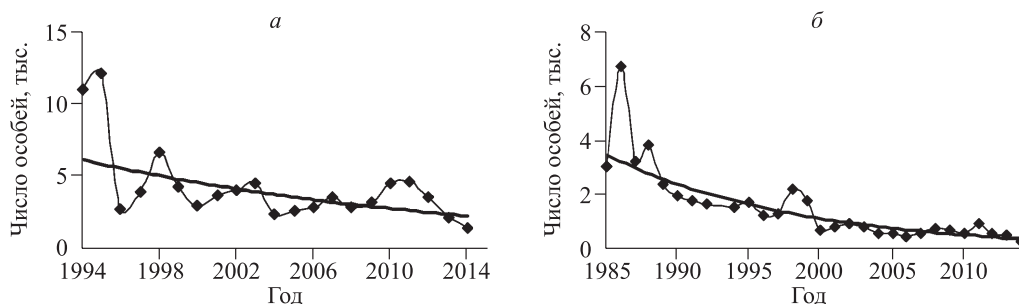


Рис. 3. Данные учета колонка и соответствующие экспоненциальные тренды: а – для всей территории ЕАО и б – для территории ООиР.

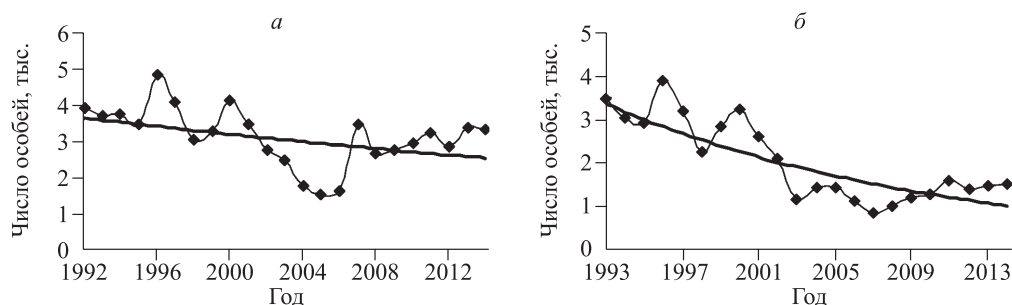


Рис. 4. Данные учета изюбря и соответствующие экспоненциальные тренды: *a* – для всей территории ЕАО, *б* – для «Сутары».

коэффициент оказывается меньше 1 (0.98), что свидетельствует о снижении численности изюбря в ЕАО (рис. 4, *a*), причем эта тенденция особенно выражена на территориях интенсивного промысла (рис. 4, *б*). Вместе с тем в последнее десятилетие состояние популяции изюбря несколько улучшилось.

Заметный подъем численности изюбря наблюдался на территории «Ирбис», «Дианы» и заказников (см. таблицу). Увеличение численности на охраняемых территориях, скорее всего, связано с миграцией зверя с сопредельных районов вследствие пресса охоты и других антропогенных факторов (Кулаков, Ревуцкая, 2011). Условное ежегодное пополнение численности мигрирующими особями с ближайших территорий по модели Мальтуса с учетом миграции для заказников составляет 77 %. Значения модельных равновесных и максимальных численностей для территории заказников практически совпадают. Поэтому, несмотря на относительно большой репродуктивный потенциал изюбря на охраняемых территориях, его численность в краткосрочной перспективе вряд ли будет значительно повышаться, хотя вполне возможны колебательные режимы динамики.

В целом по ЕАО так же, как и на территориях, где ведется интенсивный промысел изюбря, максимально возможная модельная численность выше максимальной учетной за рассматриваемый период. И в краткосрочной перспективе на территории Среднего Приамурья вряд ли следует ожидать увеличения численности, скорее наоборот, она может снизиться до модельного равновесного значения, оцениваемого в 2730–2780 особей. Рост будет возможен только при принятии существенных мер, ограничивающих промысел и обеспечивающих действенную охрану и восстановле-

ние изюбря. Многие исследователи, анализирующие состояние и динамику копытных на территории России, пришли к аналогичным выводам (Игнатова, Нечаев, 2004; Чаус и др., 2004; Игнатова и др., 2004, 2005; Гапонов и др., 2005; Шубин, 2005).

Численность *кабана* на территории ЕАО сильно колеблется около равновесного значения, оцениваемого в 2620–2670 особей (рис. 5). Наименьшая численность порядка 900 особей наблюдалась в 1991 г., наибольшая – примерно 3945 особей – в 2014 г. Локальный максимум отмечен в 1994 г. – 3711 особей. После 1994 г. численность сокращалась до 1500 особей в 1999 г. и 2000 особей в 2006 г. и возрастала до 3000 в 2002 и 2004 гг. Начиная с 2007 г. популяция кабана растет.

Изменения численности существенно зависят от урожая желудей и кедровых орехов. В случае неурожая основных кормов численность кабана резко падает, животные мигрируют в другие биотопы в поисках лучших кормовых условий. Особенно губительным для популяции в такие годы является массовый выход животных в сельскохозяйственные угодья в поисках корма, поскольку там ведется на них бесконтрольная охота. Одна из причин резкого падения численности популяции каба-

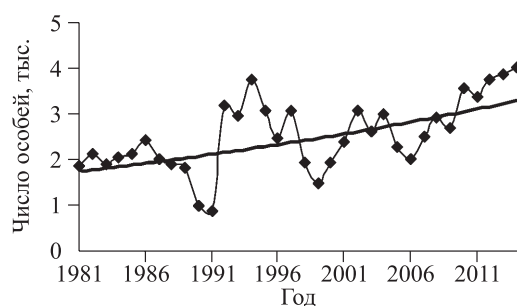


Рис. 5. Данные учета кабана на всей территории ЕАО и соответствующий экспоненциальный тренд.

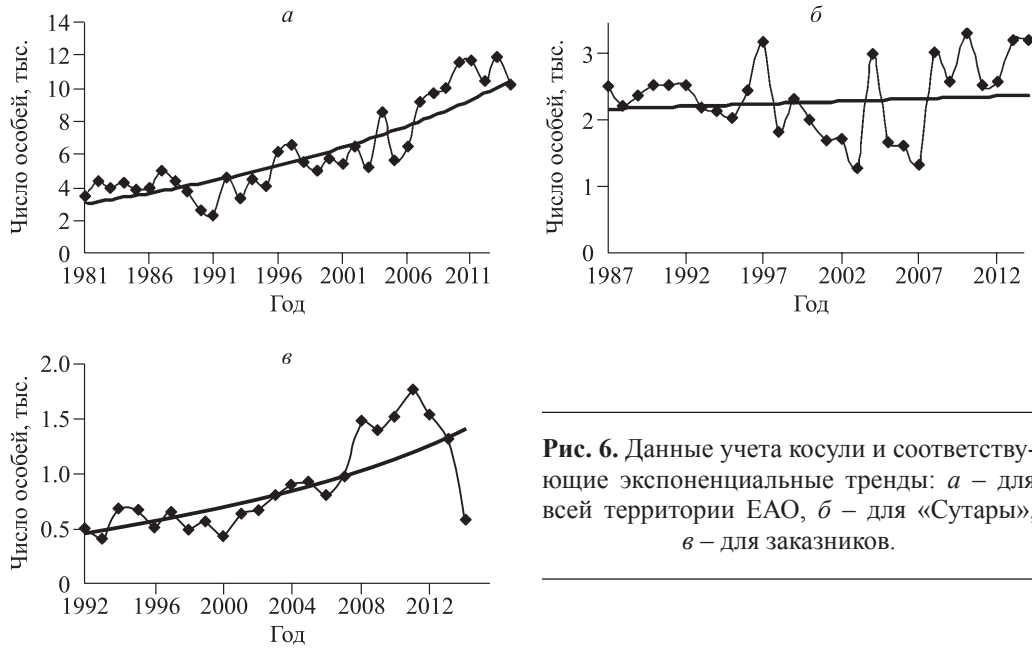


Рис. 6. Данные учета косули и соответствующие экспоненциальные тренды: *а* – для всей территории ЕАО, *б* – для «Сутары», *в* – для заказников.

на – состояние снегового покрова (Игнатова и др., 2004; Чаус и др., 2004; Ревуцкая, 2009). Ежегодная условная доля мигрирующих особей, вычисленная по модели Мальтуса с учетом миграции, близка к 31 %. Наиболее высок показатель миграционной составляющей на территории «Ирбис» (87 %), здесь же получено наибольшее значение репродуктивного показателя (2.57).

В популяции *косули* за исследуемый период наблюдались значительные колебания и интенсивный рост численности (рис. 6, *а*). Расчетная численность в сезоне 2012/2013 г. достигла максимального значения (11 844 особей) за последнее 30 лет. На всей территории области, включая охраняемые и интенсивного промысла, наблюдаются рост и стабилизация численности популяции косули (рис. 6, *б*, *в*). В ближайшей перспективе в области также ожидается стабилизация численности на уровне 7770–8100 особей (возможны колебания общей численности вокруг этого равновесия).

Колебания численности косули связаны с сезонными миграциями. Осенью или в начале зимы с появлением снега в 20–30 см косули движутся в менее снежные районы с хорошими кормовыми и защитными условиями (Игнатова и др., 2004; Чаус и др., 2004). По модели Мальтуса с учетом миграции численность косули в области ежегодно пополняется в среднем на 10 %. Наиболее заполнена ее экологическая ниша в охотничьих угодьях ООиР и «Сутары», где репродуктивный потенциал,

коэффициент годового воспроизводства и коэффициент, характеризующий миграцию, имеют наиболее высокие значения. Однако заметное увеличение численности на этих территориях требует действенных мер, обеспечивающих сохранение поголовья.

В популяции *белки* на территории ЕАО происходило падение численности, наблюдались сильные нерегулярные колебания, размах которых оценивается от 10 до 80 тыс. особей (рис. 7).

Численность белки определяется в основном урожаем семян хвойных пород деревьев. Неурожай кормов в данном году ведет к резкому уменьшению численности белки в следующем, поскольку осенью белки мигрируют в поисках хороших кормовых угодий (Ашихмина и др., 1982; Ashichmina et al., 1985; Ревуцкая, 2010). Об этом же свидетельствуют высокие значения коэффициен-

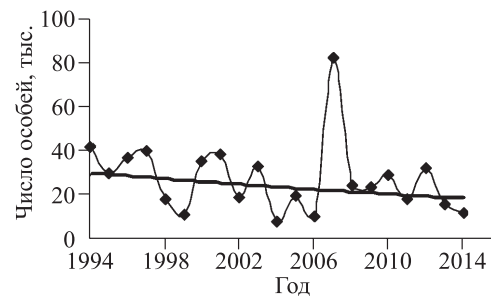


Рис. 7. Данные учета белки на территории ЕАО с 1994 по 2014 г. и соответствующий экспоненциальный тренд, удовлетворяющий модели Мальтуса: $\dot{x} = -0.0245x$ или $x_{n+1} = 0,98 x_n$.

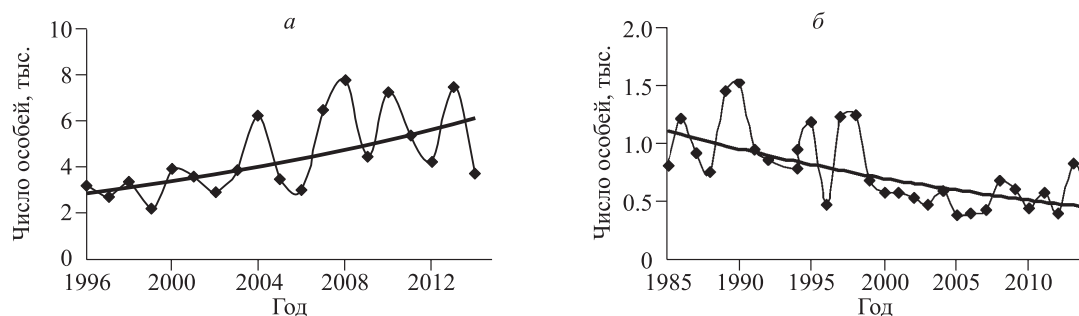


Рис. 8. Данные учета зайцев и соответствующие экспоненциальные тренды: *а* – для всей территории ЕАО, *б* – для территории ООиР.

тов миграций в модифицированном варианте модели Мальтуса. Однако тенденция общего падения численности свидетельствует о том, что экологическая ниша популяции белки значительно сокращена, поэтому стабилизация численности и дальнейшие колебания вокруг «модельного» значения в 18–26 тыс. особей представляются сомнительными. Скорее всего, равновесный уровень будет ниже. Вместе с тем в связи с уменьшением промыслового давления (по-видимому, в силу нерентабельности охоты на белку) на территории некоторых охотничьих угодий и охраняемых территорий уже наблюдается стабилизация равновесного уровня численности: на территории «Ирбис» 4000 особей и заказников – 1100 особей (см. таблицу).

Численность *зайцев* на территории ЕАО с 1996 по 2014 г. колеблется около равновесного значения, составляющего примерно 4500 особей. В рассматриваемый период на всей территории ЕАО отмечен рост численности, уровень которой по некоторым оценкам превзошел равновесное состояние почти в 2 раза (см. таблицу, рис. 8, *а*). Исключение составляет только численность популяции зайцев на территории охотничьих угодий ООиР, где наблюдается весьма заметное ее падение (рис. 8, *б*).

Скорее всего, рост численности в ЕАО связан с миграционной активностью зайцев на сопряженных территориях: миграционная составляющая в модифицированном варианте модели Мальтуса для территории ЕАО оказалась близка к 77%. Как долго сохранятся высокие значения численности, покажет время. Наиболее вероятен сценарий сохранения нерегулярных колебаний вокруг значения в 4500 особей, поскольку экологическая ниша зайцев на территории ЕАО существенно сократилась

из-за пожаров. Рост численности зайцев возможен только в результате принятия действенных мер для ее восстановления и сохранения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что при некоторой стабильности общей численности большинства промысловых животных на всей территории ЕАО (значения коэффициента модели Мальтуса за весь период наблюдений чуть больше 1, исключение составляют рысь, колонок и белка с середины 90-х гг. XX в. просматривается устойчивая тенденция к снижению численности, особенно на тех территориях, где ведется промысел (коэффициенты модели Мальтуса меньше 1). Возможно, ее причиной стал рост браконьерства в 90-е гг. в связи с ухудшением социально-экономического положения в стране (Состояние..., 2000). Исключение составляет численность соболя и косули на территории ООиР и «Сутары» и кабана в «Сутаре», где она стабильна. На территории «Ирбис» наблюдается тенденция роста численности животных. На территории «Дианы» коэффициенты модели Мальтуса около 1, но для кабана этот коэффициент меньше 1, что говорит о тенденции снижения численности.

Впечатление некоторой стабильности в ЕАО в целом связано с положением животных на охраняемых территориях. Так, для всех рассматриваемых промысловых видов на территории заказников наблюдается явная тенденция роста численности (коэффициенты модели Мальтуса заметно больше 1).

Для таких видов животных, как колонок, белка и зайцы, максимально возможная модельная численность ниже максимальной учетной за исследуемый период. В связи с этим можно предположить, что экологическая

ниша данных животных на территории Среднего Приамурья в последние годы сократилась вследствие локальных ухудшений условий, необходимых для нормального воспроизводства и существования популяции.

Для популяций других промысловых животных можно предположить, что состояния их экологических ниш, т. е. ресурсы местобитания (запас корма, размер ареала, наличие мест для размножения и подрастания потомства и т. п.), относительно стабильны. Для рассматриваемых популяций копытных и соболя модельное стационарное значение численности меньше учетного значения в 2014 г., поэтому можно ожидать некоторое снижение численности.

Подробно изучены соотношения размеров естественного воспроизводства «местных» популяций и величин пополнения их за счет внешней миграции. Сохранение численности многих промысловых видов определяется миграционной активностью. Наличие особо охраняемых природных территорий способствует поддержанию и даже некоторому росту численности, но этого явно недостаточно. Необходимо расширение территорий, свободных от промысла, и переход к стратегиям жестких периодических ограничений промысла из популяций, испытывающих депрессивный режим динамики численности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ашихмина Е. В., Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Куликов А. М. Математическая модель динамики величины заготовок на примере локальной популяции маньчжурской белки // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. № 5. С. 246–257.

Гапонов В. В., Игнатова Н. К., Коньков А. Ю., Чаус Н. А. Сравнительная оценка кормовой емкости угодий и динамики плотности копытных – дендрофагов в охотничьем хозяйстве «Нежинское» и смежном заказнике «Борисовское плато» на юго-западе Приморского края // Электронный науч. журн. «Исследовано в России». 2005. № 228. С. 2344–2356.

Динамическая теория биологических популяций / под ред. Р. А. Полуэктова. М.: Наука, 1974. 456 с.

Доклад о состоянии и об охране окружающей природной среды Еврейской автономной области в 2000 г. Биробиджан: Комитет природных ресурсов по Еврейской автономной области, 2001. 100 с.

Доклад о состоянии и об охране окружающей природной среды Еврейской автономной области в 2002 г. Биробиджан: Управление природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР РФ по Еврейской автономной области, 2003. 165 с.

Дунищенко Ю. М. Мероприятия по восстановлению и увеличению численности диких копытных животных. Хабаровск: Региональный общественный «Хабаровский фонд диких животных», 2004. 40 с.

Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР, 1976. 144 с.

Игнатова Н. К., Нечаев В. А. Состояние животного населения северного Сихотэ-Алиня (Нижнее Приамурье) // Электронный журн. «Исследовано в России». 2004. № 82. С. 894–911.

Игнатова Н. К., Христофорова Н. К., Чаус Н. А. Динамика численности кабана и косули в заказниках и охотничьих хозяйствах юго-запада Приморского края // Электронный науч. журн. «Исследовано в России». 2004. № 107. С. 1149–1161.

Игнатова Н. К., Чаус Н. А., Гапонов В. В., Коньков А. Ю. Устойчивость экосистем в заказниках и охотничьих хозяйствах юго-запада Приморского края // Электронный науч. журн. «Исследовано в России». 2005. № 230. С. 2366–2375.

Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л. Применение метапопуляционного подхода к анализу пространственно-временной динамики промысловых животных (на примере популяций кабана и изюбря) // Региональные проблемы. 2011. Т. 14. № 2. С. 12–20.

Куренцов А. И. Животный мир Приамурья и Приморья. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1959. 264 с.

Кучеренко С. П. Звери у себя дома. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1979. 432 с.

Мирутенко В. С. Благодородный олень // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). Вып. 2. М.: Изд-во ГУ Центрконтроль, 2000. С. 48–49.

- Наземные млекопитающие Дальнего Востока. Определитель. М.: Наука, 1984. 358 с.
- Охотхозяйственный реестр за 2011–2013 гг. <http://www.eao.ru/?p=2939>
- Природные ресурсы Еврейской автономной области / В. И. Журнист, Р. М. Коган, Т. Е. Кодякова, Т. М. Комарова, Т. А. Рубцова и др. Управление природных ресурсов правительства ЕАО, Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Управление природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по ЕАО. Биробиджан: Ин-т компл. анализа регион. пробл. ДВО РАН, 2004. 112 с.
- Природопользование Дальнего Востока России и Северо-Восточной Азии: потенциал интеграции и устойчивого развития / под ред. А. С. Шейнгауза. Владивосток; Хабаровск: ДВО РАН, 2005. 528 с.
- Ревуцкая О. Л. Анализ влияния высоты снежного покрова на динамику численности копытных (на примере Еврейской автономной области) // Региональные проблемы. 2009. № 12. С. 8–15.
- Ревуцкая О. Л. Анализ влияния запасов корма на динамику численности популяции белки (на примере Еврейской автономной области) // Региональные проблемы. 2010. Т. 13. № 2. С. 37–44.
- Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П. Дискретные модели динамики численности популяции и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. 166 с.
- Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). Вып. 2. М.: ГУ Центрохотконтроль, 2000. 131 с.
- Сроки охоты на территории Еврейской автономной области. Еврейская автономная область. Официальный портал органов государственной власти. 14 апреля 2015 г. <http://www.eao.ru/?p=2939>
- Фрисман Е. Я. Математические модели динамики численности локальной однородной популяции. Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. 58 с.
- Фрисман Е. Я., Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П. Анализ популяционной динамики промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: математическое моделирование и оценка ресурсного потенциала // Биол. ресурсы Дальнего Востока: комплексный региональный проект ДВО РАН. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. С. 184–202.
- Чаус Н. А., Игнатова Н. К., Христофорова Н. К. Состояние популяций крупных копытных животных на юго-западе Приморского края // Электронный науч. журн. «Исследовано в России». 2004. № 49. С. 523–533.
- Шапиро А. П., Луннов С. П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
- Шубин Н. Г. Состояние численности, проблемы охраны и рационального использования охотничье-промысловых зверей Западной Сибири // Электронный науч. журн. «Исследовано в России». 2005. № 172. С. 1793–1799.
- Экология. Еврейская автономная область. Официальный портал органов государственной власти. 17 апреля 2015 г. <http://www.eao.ru/?p=1237>
- Ashichmina E. V., Frisman E. Ya., Skaletskaya E. I., Kulikov A. N. Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of the Manchurian squirrels // Ecol. Model. 1985. V. 30. P. 145–156.
- Beverton R. J. H., Holt S. J. On the Dynamics of Exploited Fish Populations // UK Ministry of Agriculture, Food, and Fisheries Investigations Series. 1957. V. 2. N. 19. 533 p.
- Ricker W. E. Stock and recruitment // J. Fisheries Res. Board Can. 1954. V. 11 (5). P. 559–623.

Basic Trends of Game Mammal Population Dynamics in the Russian Middle Amur River Area: The Observation and Simulation Results

E. Ya. Frisman, O. L. Revutskaya, G. P. Neverova

Institute for Complex Analysis of Regional Problems

Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch

Sholom-Aleykhem str., 4, Birobidzhan, 679016 Russian Federation

E-mail: frisman@mail.ru, ol.revutskaya@gmail.com, galina.nev@gmail.com

The detailed analysis was completed on long-term population dynamics data of different game mammals conducted in the region of the Middle Amur. The study showed that when a certain stability of the majority of the total number of game animals throughout the Jewish Autonomous Region (the coefficient of Malthus model for the entire period of observation a little more than 1, except for the lynx, kolinsky and squirrel) from the mid 90s of the last century indicates a steady downward trend in population numbers, especially in areas where hunting occurs (Malthus model coefficients less than 1). Perhaps the reason for the decline was the increase in the amount of poaching in the 90s due to the deteriorating socio-economic situation in the country. Impression of a certain stability in the JAR as a whole due to the position of animals in protected areas. For all considered commercial species in the reserve there is a clear tendency for the number. For such species as the kolinsky, squirrel and bears, the maximum possible model number lower than the maximum number of accounting was observed during the study period. For populations of other game animals it can be assumed that the status of their ecological niches, i.e. habitat resources (supply of food, the size of the range, availability and propagation of the growth of the offspring, etc.) are relatively stable. The relation between the amount of natural reproduction of «local» populations and their replenishment quantities due to external migration was studied in detail. Maintaining the number of target species is determined by migratory activity. The presence of protected areas helps to maintain and even some increase the population numbers, but it is clearly insufficient. It's necessary to expand the territories free from the hunt and the transition to the strategies of hard periodic limitations of hunting populations experiencing depressive mode of population dynamics.

Keywords: *game mammals, Middle Amur river area of Russia, trends of population dynamics, ecological capacity, mathematical modeling.*

How to cite: *Frisman E. Ya., Revutskaya O. L., Neverova G. P. Basic trends of game mammal population dynamics in the Russian Middle Amur river area: the observation and simulation results // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 103–114 (in Russian with English abstract).*