

УДК 639.1:338.984

Поступила в редакцию 09.08.2011 г.  
Окончательный вариант получен 12.01.2012 г.

## ПРИНЦИПЫ ПЛАНИРОВАНИЯ ДОБЫЧИ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ

© 2012 г. В.М. Глушков<sup>1</sup>, Г.Я. Кантор<sup>2</sup>, В.В. Колесников<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова Россельхозакадемии, г. Киров, Россия. v.m.glushkov@yandex.ru

<sup>2</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия. ecolab2@gmail.com

Сделан обзор существующих концепций управления ресурсами охотничьих животных (ОЖ) с экспоненциальным (*r*-стратеги) и логистическим (*k*-стратеги) типом роста популяций, моделей роста популяций при обычном и экстремально низком уровне плотности. Проанализированы результаты ретроспективных и прогнозных расчётов плотности и скорости роста популяций модельных для экспоненциального (*Lepus timidus* L.) и логистического (*Alces alces* L.) типов роста, видов. Рассмотрены зависимость скорости роста от плотности (*P*), связь нормы и квоты постоянного уровня добычи (ПУД) с плотностью, статус параметров оптимальная плотность и максимальный постоянный уровень добычи (МПУД). Установлена неодинаковая для видов животных с экспоненциальным и логистическим типом роста популяций связь между плотностью и скоростью роста, предполагающая различный подход при планировании добычи животных указанных видов. У видов *r*-стратегов норма ПУД не зависит от плотности, а у *k*-стратегов снижается по мере увеличения плотности. На уровне нижней асимптоты плотности репродуктивные свойства и скорость роста популяций занижены (эффект Олли). В этот период норма ПУД медленно возрастает до уровня плотности *x*, после которого прекращает увеличиваться и начинает снижаться, достигая нуля при верхней асимптоте плотности (*P* = *K*). Квота добычи (в особях) у видов *r*-стратегов растёт по экспоненте, а у видов *k*-стратегов по параболе с точкой максимума при плотности, равной *K*/2, или смещённой под пролонгированным влиянием эффекта Олли к значению плотности  $\geq K/2$ . Концепция ПУД обеспечивает более предсказуемую, чем концепция годового излишка урожая, продуктивность, устойчивость и безопасность популяций. Браконьерская охота осуществляется вне рамок любой концепции управления и является препятствием для их реализации.

**Ключевые слова:** охота, плотность популяции, скорость роста, норма постоянного уровня добычи.

Ограничение изъятия охотничьих животных как метод обеспечения устойчивого использования их ресурсов по-прежнему актуально во всём мире. Действующий в России порядок планирования добычи не обеспечивает стабильного состояния ресурсов и неэффективен в хозяйственном отношении. Необходимо обсуждение действующих на Западе принципиальных положений планирования добычи для уточнения статуса методов организации промысла, применяемых в России, и их совершенствования. Ресурсы ценных видов охотничьих животных в стране находятся в неудовлетворительном состоянии, характеризуемом высокой смертностью, низкой плотностью популяций, деформированной, мало продуктивной структурой, низкой скоростью роста популяций. В первую очередь, сказанное относится к наиболее

предпочитаемым охотниками видам диких копытных животных – лосю (*Alces alces* L.), кабану (*Sus scrofa* L.), а также зайцу-беляку (*Lepus timidus* L.), тетереву (*Lyrurus tetrix* L.) и некоторым другим видам дичи, поголовье которых буквально обрушилось в начале 90-х годов. Ухудшение состояния популяций происходит на фоне негативной трансформации среды обитания и, кроме того, вызвано плохой охраной животных, низкой культурой охоты и, что также существенно, неадекватной (из-за плохого качества учётных данных) и не всегда грамотно планируемой добычей. Примером последнего являются утверждённые МПР РФ в 2010 г. «Нормативы допустимого изъятия охотничьих ресурсов», согласно которым норма добычи большинства видов диких копытных животных должна увеличиваться по мере роста плотности их населе-

ния (Приказ № 138 с изменениями и дополнениями). Несмотря на относительную изученность популяционных механизмов, на которых базируется практика планирования добычи охотничьих животных, мы позволили себе вновь обратиться к этой теме, чтобы обсудить теорию и биологические предпосылки, обосновывающие планирование промысла.

Для унификации представлений об обсуждаемой теме следует принять в качестве постулатов отдельные положения, используемые в мировой практике организации промысла и в популяционном анализе.

Теория управления популяциями животных охватывает множество целей управления, обусловленное различным значением отдельных видов или групп видов для человека и окружающей среды. Для охотничьих видов животных приоритетными считаются: уменьшение вреда другим ресурсам, обеспечение пищевыми продуктами и рекреационными возможностями охоты, устойчивость состояния популяций, а также ряд сопутствующих целей (Caughley, Sinclair, 1994; Byers, Dickson, 2001). Используются 2 модели управления: 1) модель годового излишка и 2) модель устойчивого урожая.

1. *Модель годового излишка урожая дикой природы* предполагает, что охотники удаляют часть животных, которые стали бы жертвой иной формы смертности, если бы они не были добыты. Данная модель относится к мелким животным, имеющим высокий потенциал для роста численности населения и высокие темпы смертности, определяемые факторами, не зависящими от плотности (виды с экспоненциальным типом роста популяций или иначе, *r*-стратегии). Примерами видов животных с такими свойствами служат заяц-беляк и белка (Mosby, 1969; Trend, Rongstad, 1974).

2. *Модель устойчивого урожая* используется для крупных животных с низкой годовой скоростью роста и смертностью (так называемые виды с *k*-стратегией), имеющих логистический тип роста популяций, замедляющийся по мере увеличения плотности популяции (McCullough, 1984; Одум, 1986). Примерами видов животных с логистическим типом роста служат животные из семейства оленей (*Cervidae*). Практическая задача управления популяциями этих животных – поддержание постоянного уровня добычи (ПУД), который не приводил бы к изменению численности популяции. Поскольку для каждого уровня плотности имеется свой ПУД, конкретной целью организации промысла считается получение максимального постоянного уровня добычи (МПУД), удовле-

творяющего интересы и охотников, и общества (Коли, 1979). Считается, что плотность, обеспечивающая МПУД (*оптимальная плотность*), соответствует также наилучшему состоянию популяции (Уатт, 1971; Одум, 1986). Большинство популяций охотничьих видов животных, имеющих плотность ниже оптимального уровня, находится под давлением повышенной смертности. Для увеличения плотности необходимо на какой-то период снизить смертность, ограничив или полностью закрыв охоту, чтобы повысить скорость роста численности и сократить время достижения оптимальной плотности.

*Норма постоянного уровня добычи или мгновенная интенсивность промысла - H*, обеспечивающая нулевую скорость роста популяции, определяется разностью между рождаемостью и смертностью в отсутствие промысла, тождественной величине годовой скорости роста неэксплуатируемой популяции *r*, (т.е. *r*=*H*), которая при учете сезонного характера охоты должна быть преобразована в изолированную интенсивность промысла *h* =  $1 - e^{-H}$ . При отсутствии популяционных данных интенсивность ПУД можно определять методом последовательных приближений в сопоставлении с величиной отношения следующей численности к предыдущей ( $N_{t+1} / N_t$ ), а также используя одну из моделей роста, в наибольшей степени соответствующей типу роста данной популяции (Коли, 1979). Для конкретной популяции, испытывающей давление природных и прочих факторов смертности, интенсивность ПУД определена как сумма действующей интенсивности промысла (*h<sub>F</sub>*) с наблюдаемой годовой скоростью роста (*r*), приведенных к единой размерности:

$$\text{Интенсивность ПУД} = h_F + (1 - e^{-r}).$$

Для определения нормы и квоты ПУД при разных значениях плотности популяции расчётное значение интенсивности ПУД подставляется в соответствующее уравнение роста вместо величины *r<sub>max</sub>*.

*Модели для популяционного анализа и прогнозирования роста численности*. Для видов животных с экспоненциальным (триггерным) типом роста и быстрым увеличением численности используется модель неограниченного роста Мальтуса (Макфедден, 1965):

$$N_t = N_0 \cdot e^{rt}, \quad (1)$$

тогда как для животных другого, логистического типа роста (в данном примере - лось), более подходящей считается модель Ферхюльста–Пёрла с её многочисленными модификациями (Одум, 1986).

В данной работе в прогнозных расчётах использованы модификации логистической модели дискретного типа (Hastings, 1997; Quinn, Deriso, 1999; цит. по: Skalski et all., 2005).

$$N_{t+1} = N_t + R_{\max} N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \text{ или} \quad (2)$$

$$N_{t+1} = N_t + (\lambda_{\max} - 1) N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right).$$

В основной логистической модели (2) заложено предположение, что увеличение плотности популяции снижает выживаемость и (или) плодовитость всех членов популяции. В работе У. Рикера (Ricker, 1954) предложен вариант логистической модели (3), базирующейся на предположении, что увеличение плотности популяции снижает только выживаемость молодняка:

$$N_{t+1} = N_t \cdot \lambda_{\max} \left(1 - \frac{N_t}{K}\right). \quad (3)$$

Имеются данные о том, что различия между предположениями, заложенными в основную логистическую модель и в вариант модели Рикера, практически не сказываются на результатах прогнозных расчётов по этим моделям: при величине внутренней скорости роста популяции  $r_m < 0,34$  различия в прогнозных расчётах невелики, а при  $r_m \approx 0,2$  расчёты дают одинаковые результаты (Murphy, 1967). Наши сравнительные расчёты эти результаты подтвердили, и мы согласны с утверждением, что «скорее всего, динамика численности популяций позвоночных подчиняется промежуточным закономерностям между теми, которые лежат в основной логистической модели и модели Рикера. Более того, основное логистическое уравнение способно хорошо описывать динамику численности даже такой популяции, которая подчиняется закономерностям, отличным от положенных в основу логистической модели» (цит. по: Г. Коли, 1979). Подобные высказывания сделаны и в других работах (Макфедъен, 1965).

**Эффект Олли.** В некоторых популяциях малого размера при низкой плотности происходит не рост, а сокращение численности. Этот, так называемый, эффект Олли (Allee et al., 1949) играет важную роль в популяциях с низкой плотностью. Эффект Олли называют также декомпенсацией, положительной зависимостью от плотности (Morris, 2002) и эффектом недонаселенности (Одум, 1986). Аномально низкий прирост при низ-

кой плотности приводит к неустойчивости роста популяции. Считается, что снижение продуктивности вызвано тремя причинами: инбридингом, демографической стохастичностью и аномальным взаимодействием, в частности, нехваткой партнёров. Пренебрежение эффектом Олли вызывает риск исчезновения для малых популяций, особенно для популяций с разорванным ареалом (Hanski, Ovaskainen, 2003). Fowler и Baker (1991) предположили, что эффект Олли будет наиболее очевиден, когда численность популяции составит около 10% от предельной (т.е. 0,1  $K$ ). Группой исследователей (Courchamp, Clutton-Brock, Grenfil, 1999), предложен вариант логистической модели, учитывающей проявление заниженной продуктивности популяций при предельно низкой плотности.

$$N_{t+1} = N_t \left(1 + R_{\max} \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \left(\frac{N_t}{K^*} - 1\right)\right). \quad (4)$$

Показано, что эта и подобные ей модели могут быть использованы для исследования пролонгированного влияния эффекта Олли на скорость роста и плотность восстанавливающихся после депрессии популяций животных с логистическим типом роста (Skalski et all., 2005).

В расчётах приняты следующие обозначения:  
 $N_0$  – начальная численность популяции зайца-беляка (в 1980 г. в Костромской области – 114 тыс. особей, или 19,83 особи на 1000 га суши);

$N_t$  – численность в год  $t$ ;

$e^r$  – экспонента наблюдаемой скорости роста ( $r = 0,5008$ ) в год  $t$  в фазе роста численности зайца-беляка = 1,65 (*lim. 1,3-2,0* - Формозов, 1935);

$e^{r_p}$  – экспонента потенциальной скорости роста популяции лося, определённая как скорость роста в начале зимы ( $r_p = 0,206$ ,  $e^{0,206} = 1,228$  - Глушков, 2001);

$K$  – верхняя асимптотическая плотность, в нашем примере по лосю равная 42,9 особей на 1000 га лесных угодий;

$K^*$  – порог эффекта Олли. Плотность популяции, находящейся в депрессии, 1,0 особь/1000 га лесной площади;

$K'$  – верхняя асимптота плотности в уравнении Рикера;

$R_{\max} = r_p \approx (\lambda_{\max} - 1) = 0,206$  – потенциальная скорость роста популяции. В данной работе – скорость роста популяции лося в начале зимы;

$r_N = 0,114$  – скорость роста популяции лося Кировской области в период 2002-10 гг. в отсутствие смертности от охоты;

$r = 0,064$  – то же, при реально действующих факторах смертности, включая охоту;

$h = 0,042$  – величина изолированной интенсивности промысла лося в Кировской области в 2003-10 гг.;

Интенсивность ПУД = 0,104 – расчётная величина интенсивности ПУД при фактически наблюдаемой величине природной и прочей смертности  $Q = 0,078$ ;

$t$  – год исследования (порядковый номер года в исследуемом отрезке лет).

Аксиомой экспоненциальной модели является независимая от плотности популяции скорость роста, тогда как в логистической модели величина скорости роста убывает при увеличении плотности. Поскольку, как было отмечено выше, скорость роста  $r$  равна величине мгновенной интенсивности промысла  $H$  и эквивалентна величине изолированной интенсивности промысла  $h$ , которая, будучи выраженной в процентах, представляет собой норму добычи, следует ожидать, что у животных с экспоненциальным типом роста популяции (заяц-беляк) норма ПУД не зависит от плотности, а у животных с логистическим типом роста (лось) – снижается по мере увеличения плотности.

Более детально вопросы планирования добычи охотничьих животных в рамках вышеизложенных постулатов рассмотрим на примере зайца-беляка Костромской области и лося Кировской областей с использованием опубликованных оценок популяционных параметров: по зайцу-беляку – Формозов, 1935; Наумов, 1947. По лосю – Глушков, 1999, 2001. Критерии распределения видов животных по типам роста даны в сводке Ю. Одума (1986), а их основные свойства, используемые при мониторинге и планировании добычи – в наших публикациях (Глушков, 2007, 2008). Графическое изображение рядов численности животных указанных видов в отдельных регионах, по данным ЗМУ (Борисов и др., 2004) показано на рисунках 1 и 2.

Из рисунка 1 можно видеть, что у животных с экспоненциальным (триггерным) типом роста численность растёт быстро, с постоянной скоростью роста, но непродолжительный период, после чего резко падает. По данным С.П. Наумова, причина быстрого увеличения численности зайца-беляка в фазе роста – высокая, не снижающаяся по мере увеличения плотности скорость роста, а сокращение – возрастающая смертность и снижающаяся плодовитость из-за болезней. Рост и падение численности отдельных территориальных группировок зайца-беляка в границах административного района или области происходят не одновременно,

как правило, в условиях нелимитируемой охоты.

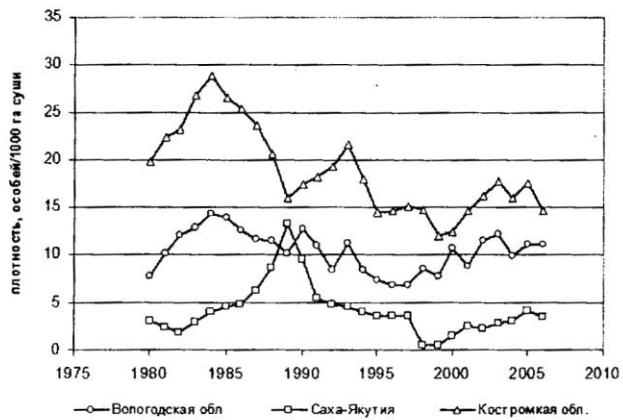


Рис. 1. Характер изменения плотности популяции зайца-беляка.

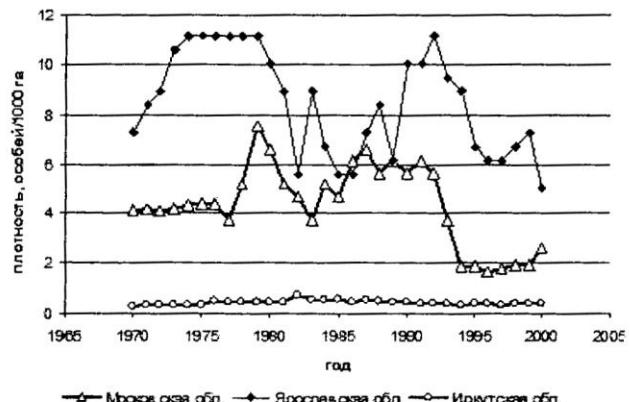


Рис. 2. Характер изменения плотности популяции лося.

Данные в целом по региону не отражают истинных масштабов изменений численности зверьков в локальных группировках, в которых увеличение численности за год достигает 4–6-кратной величины. Сглаживание рядов численности объясняется тем, что в пределах каждого региона бывает несколько независимых друг от друга и развивающихся асинхронно очагов роста, в результате чего средние по региону значения точек максимума и минимума сдвигаются к зоне оптимума (Наумов, 1947). Продолжительность циклов численности, состоящих из фаз роста и спада, растёт в северо-восточном направлении, увеличиваясь от 4–5 до 9 лет. Скорость роста численности в разных циклах и различных регионах может отличаться, но всегда высокая и не имеет выраженного снижения к концу фазы роста, тогда как скорость падения может быть максимальной на второй год по

сле года пика (Формозов, 1935; Наумов, 1947). Принципиальные особенности роста беляка в основном согласуются с моделью неограниченного роста Мальтуса и отличаются от модели лишь коротким периодом фазы увеличения численности (на рисунке 3 – в течение 4-х лет), после которой в реальности численность резко падает.



Рис. 3. Плотность и скорость роста популяции при экспоненциальном типе роста (заяц-беляк).

Норма (%) от численности) постоянного уровня добычи (ПУД) не зависит от плотности и теоретически должна оставаться постоянной в течение всей фазы роста, тогда как допустимая квота добычи (как производное численности и скорости роста) увеличивается по экспоненте (рис. 4). При любом значении плотности ПУД достигается при одной и той же норме, тогда как МПУД может быть получен лишь в четвёртый год фазы роста, то есть в год максимальной численности. Это определяется моделью экспоненциального роста (1), которая не учитывает проявлений обычного для данного вида массового заболевания зверьков в год пика (Наумов, 1947) и, что вполне вероятно, увеличения их смертности от природных факторов. Поэтому: 1) величина МПУД скорее всего может быть получена не в год пика численности, а накануне, или же величина добычи в эти 2 года будет примерно равной; 2) если по мере увеличения плотности увеличивать норму добычи (в нашем примере начиная с величины 39,4%), плотность популяции и величина прироста начнут уменьшаться. Уменьшится и величина добычи в особях. Поскольку в настоящее время нормирование добычи зайца-беляка как и ряда других видов с экспоненциальным типом роста упразднено, более детальное обсуждение практики планирования их добычи, как и задача корректировки модели, применительно к биологии зайца-беляка теряют

своё практическое значение.

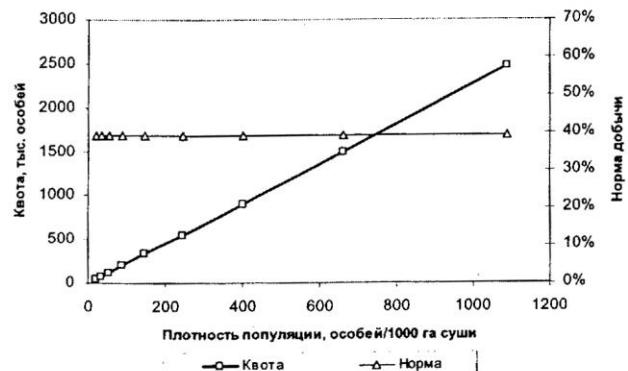


Рис. 4. Зависимость нормы и квоты добычи плотности при экспоненциальном типе роста (заяц-беляк).

У животных с логистическим типом роста плотность в идеальных условиях и в отсутствии охоты растёт с постепенно снижающейся скоростью в течение длительного периода. Графически ряд оценок численности имеет вид S-образной кривой с прямым или пульсирующим отрезком на верхнем пределе плотности (Одум, 1986). Из группы видов животных, отнесённых нами к данному типу роста, для анализа выбран лось как наиболее изученный вид. Ряды численности лоси (по данным ЗМУ) в графическом изображении представляют собой слабо колеблющиеся с положительным трендом кривые и включают длительные отрезки стабильной или устойчиво снижающейся численности (рис. 2). Все случаи осцилляций или устойчивого сокращения численности данного вида как в настоящий период, так и в историческом прошлом, связаны с изменением величины смертности от охоты (Глушков, 1997; Глушков, Пиминов, Пономарёв, 1989), влияние которой дестабилизирует структуру и продуктивность, снижает потенциальную и конечную скорость роста популяций лоси, отклоняя реальные кривые роста от классической S-образной формы. Тем не менее, наблюдаемое снижение удельной потенциальной рождаемости у полувзрослых самок почти в 2 раза (на 42%) по мере увеличения численности популяции к 1987 г. в 1,5-2,2 раза (по разным методам оценки численности - Глушков, 2001), как проявление регуляции численности зависимыми от плотности факторами (Коли, 1979), подтверждает логистический характер роста лосиных популяций и правомерность использования при анализе модели логистического роста (2) и популяционных параметров лоси Кировской области

(Глушкин, 2001). Рисунок 5 характеризует главный постулат логистической модели – обратную зависимость скорости роста популяции от плотности.



Рис. 5. Скорость роста и плотность популяции при логистическом типе роста (лось).

Из рисунка 5 также видно, что при потенциальной скорости роста популяции  $r_p = 0,206$  плотность популяции могла достигнуть уровня верхней асимптоты  $K = 42,9$  особи на 1000 га лесной площади к 2005 г. Максимальная скорость роста численности при этой модели приходится на период увеличения плотности от исходного значения (1,78) до точки  $K/2 = 21,45$  особей на 1000 га леса, после которой идёт снижение скорости роста, заканчиваясь нулевым значением в 2005 г. при плотности, равной  $K$ . В реальных условиях под влиянием возросшей величины зимней смертности от охоты, браконьерства и прочих факторов плотность популяции (по данным ЗМУ) в 1991 г. (6,12 особи / 1000 га леса) начала резко сокращаться. Достигнув минимума (1,48 особи / 1000 га леса) в 2001-2002 гг., она вновь начала расти со среднегодовой скоростью  $r = 0,064$ , поднявшись в 2010 г. (по оценкам службы Центрохоконтроля) до величины 2,8 особи/1000 га леса.

Связь величины общей годовой смертности со скоростью роста и временем достижения оптимальной плотности демонстрирует рисунок 6. При отсутствии влияния всех факторов зимней смертности скорость роста популяции, оцененная как скорость роста в начале зимы  $r_p = 0,206$ , имеет максимальную величину среди оценок скорости роста популяции лося в данном примере. Скорость роста при влиянии всех факторов зимней смертности, кроме охоты ( $r_N = 0,114$ ), почти вдвое ниже предыдущей, а скорость роста при фактическом уровне смертности ( $r = 0,064$ ), включая смерт-

ность от охоты и прочих факторов смертности в зимний период, самая низкая. Принципиально важно то, что время достижения точки МПУД возрастает обратно пропорционально величине скорости роста и прямо пропорционально величине общей смертности.

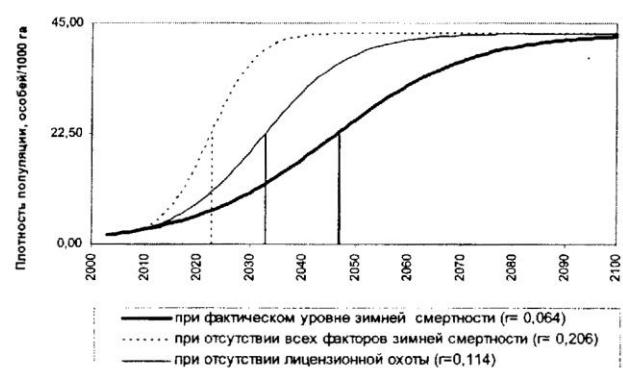


Рис. 6. Прогноз плотности популяции лося в Кировской области.

Использование логистических моделей роста (общей (2; 3)) с учетом эффекта Олли (4)) для анализа зависимости нормы и квоты ПУД от плотности популяции показало, что норма добычи по мере роста плотности должна снижаться, а соответствующая норме квота изменяться по параболе от нуля через точку максимума снова к нулю. В отсутствие зимней смертности от браконьеров и волков, максимальная квота (МПУД), равная 14700 особей, достигается при плотности  $K/2 = 21,45$  особи на 1000 га, после чего опять снижается. Норма добычи (% от численности), обеспечивающая постоянный уровень добычи (ПУД), без учёта эффекта Олли максимальна (18%) при минимальной плотности 1,0 особь на 1000 га. Из-за сниженной продуктивности популяции при низких плотностях, реальный максимум нормы ПУД (тонкая пунктирная линия на рис. 7) составил 13% и сдвинулся к плотности 7,0 особей/1000 га, выше которой норма снижается, достигая нуля в точке максимальной плотности  $K = 42,9$  особи. На отрезке роста плотности от минимальной до величины 7,0 ос./1000 га норма ПУД растёт от 0 до 13%. Параметры: плотность, норма и квота добычи, зависящие от плотности и скорости роста, подвержены пролонгированному влиянию эффекта Олли, сдвигающему точку МПУД в направлении более высокой, чем 22,45 ос./1000 га плотности (рис. 7). Это теоретические выводы. На практике эксплуатируемые популяции ценных промысловых животных не достигают уровня предельно высокой плотности и снижения нормы добычи до нуля.

Значительно раньше, ешё на уровне плотности  $K/2$ , в связи с сокращением кормовых ресурсов принимаются решения о необходимости снижения плотности тем или иным методом, например, увеличением общей нормы добычи или доли самок в добыче (Коли, 1979).

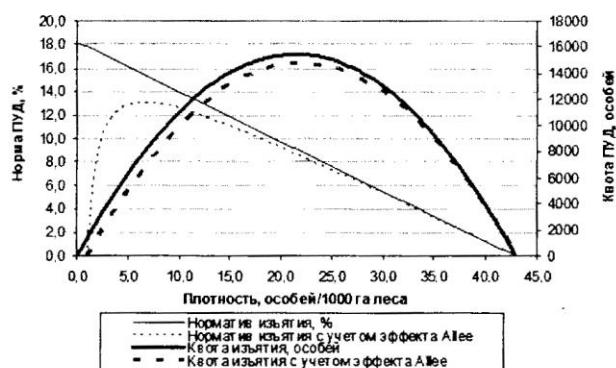


Рис. 7. Параметры добычи и плотность популяции лося при отсутствии других факторов зимней смертности.

Значимость непроизводительных потерь поголовья диких копытных животных в зимний период, снижающих годовую скорость роста популяции, характеризует рисунок 8: величина МПУД уменьшилась с 14000 до 8840 особей (5,18% от общего поголовья), а с учётом влияния эффекта Олли – до 8430 (4,84%). Более значительное снижение прироста и, как следствие, квоты ПУД происходит на отрезке плотностей от 0 до 10 особей на 1000 га леса. При плотности 1,0 прирост (а, следовательно, и квота) отсутствуют полностью, а при плотности 5,0 особей – снижены на 730 голов (рис. 8).

Характер связи нормы и квоты добычи с плотностью при реально наблюдаемой величине зимней смертности сохраняется. Под влиянием эффекта Олли, норма добычи растёт в диапазоне плотности от 0 до 7,0 особей на 1000 га лесных угодий, после чего по мере увеличения плотности стабилизируется и начинает медленно уменьшаться, а квота пропорционально растёт от 0 до значения плотности, несколько большей величины  $K/2$  (22,0 особи/1000 га леса), после чего начинает снижаться.

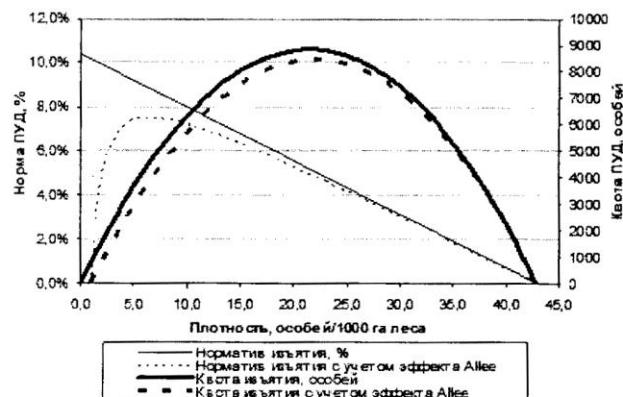


Рис. 8. Норматив и квота добычи лося в зависимости от плотности в условиях реально действующих факторов смертности.

Известно, что существование охоты как процесса регулярного изъятия животных из среды обитания, действующего на протяжении тысячелетий, стало возможным благодаря способности животных воспроизводить потомства несколько больше величины смертности от природных факторов, (Уатт, 1971; Шварц, 1974), что характеризуется дифференциальным уравнением роста популяций:

$$\frac{dN_t}{dt} = (B - D)N_t,$$

где  $\frac{dN_t}{dt}$  – величина приращения численности за единицу времени;

$B$  – рождаемость,  $D$  – смертность,  $N_t$  – плотность популяции в год  $t$ .

Если смертность от антропогенных факторов невелика и в сумме с природными факторами не превышает величину рождаемости, эксплуатируемые популяции стабильны или медленно увеличиваются. Превышение смертности над рождаемостью вызывает обратный процесс – сокращения численности, депрессивного состояния отдельных популяций и видов в целом (эффект Олли), их вымирание (Коли, 1979). Высказанные суждения в большей степени относятся к животным с логистическим типом роста, эксплуатируемым по модели «устойчивого урожая». Модель же «годовых излишек» исходит, по мнению Г. Коли (1979), из возможности замещения части природной смертности, смертностью от охоты, ввиду неявного предположения, что величины рождаемости и природной смертности у животных примерно равны. Судя по снижению уровня численности от-

дельных видов животных, произошедшему в России в XX столетии, и отмечаемым фактам снижения численности под воздействием охоты (Глушкин, 1997, 2001; Данилкин, 1996, 1997; Седалищев, Ануфриев, Пшенников, 2002), требуется более критический подход к использованию модели замещения смертности. Есть мнение, что процесс исчезновения целых видов животных, нарастающий в исторически обозримом периоде, в значительной степени (примерно на треть) обусловлен охотой (Данилкин, 2010). В любом случае, для уменьшения негативных последствий неправильной охоты планирование изъятия следует осуществлять с учётом биологических свойств популяций с разным типом роста.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведённого анализа показали, что условием устойчивого использования ресурсов охотничьих животных служит положительный баланс между величинами рождаемости и суммарной (от природных и антропогенных факторов) смертности или их равенство. Полученные результаты не противоречат утверждению Г. Коли (1979), что даже незначительное превышение смертности над рождаемостью неизбежно приводит к отрицательной скорости роста, а повторяющееся воздействие превышающей рождаемость смертности ведёт к снижению численности и вымиранию.

Норма (%) добычи животных того и другого типа роста зависит только от скорости роста, тогда как квота (добыча в головах) определяется и скоростью роста, и плотностью популяции. К одним видам должна применяться постоянная (для фазы роста) норма добычи, а к другим – уменьшающаяся с увеличением плотности. Данный вывод нельзя принимать за аксиому, он требует осторожного подхода и дальнейшей проверки, поскольку имеются примеры влияния зависимых от плотности факторов у животных почти всех видов (Наумов, 1963; Коли, 1979). Есть также мнение о правомерности применения логистического уравнения роста для прогнозных расчётов численности и квоты добычи животных и других видов, регулируемых факторами, не зависящими от плотности, то есть относящихся к видам с экспоненциальным типом роста (Коли, 1979; Skalski et all., 2005), что предполагает целесообразность и для таких видов снижения норм добычи по мере роста плотности.

Практикуемая в России «следящая» тактика планирования добычи охотничьих животных (близкая к "западной" модели годовых излишек урожая) независимо от типа роста их популяций

противоречит биологическим свойствам популяций животных с логистическим типом роста. В теории управления (Skalski et all., 2005) предлагаемая для управления такими видами модель *устойчивого урожая* согласуется с концепцией ПУД Г. Коли, согласно которой добыча осуществляется с постоянной интенсивностью, обеспечивающей нулевую скорость роста. Существует мнение, что применение концепции ПУД повышает как общую, так и чистую продуктивность, препятствует проявлению дестабилизации популяционных параметров в виде осцилляций продуктивности и численности (Макфедъен, 1965).

Для наиболее ценных видов животных требуется уточнение предельного нижнего уровня плотности, при котором охота должна быть закрыта, а также диапазона низких плотностей, в котором занижение прироста наиболее выражено, поскольку считается, что прекращение роста численности и угроза вымирания при низких плотностях (эффект Олли) имеют всеобщий закономерный характер.

Чрезвычайно высокий уровень смертности животных от браконьерства снижает легальную добычу, препятствует решению задач управления ресурсами, дестабилизирует популяции.

### ЛИТЕРАТУРА

- Борисов С.С., Глушкин В.М., Гревцев В.И., Думнов А.Д., Козловский И.С., Колесников В.В., Машкин В.И., Пиминов В.Н., Рощупкин Ю.В., Рыбальский Н.Г., Сафонов В.Г., Сергеев А.А., Синицын А.А., Снакин В.В., Сотников В.Н., Шиляева Л.М. Охотничьи ресурсы России. Аналитич. Доклад. ВНИИОЗ РАСХН – НИА ПРИРОДА. М., 2004. 106 с.
- Глушкин В.М. Лось. Управление популяциями охотничьих животных // Сб. науч. тр. ВНИИОЗ РАСХН. Киров, 1999. С. 117-163.
- Глушкин В.М. Сукцессии или антропоген // Охотничье дело. № 5-6. 1997. С. 8-9.
- Глушкин В.М. Лось. Экология и управление популяциями. Киров, 2001. 317 с.
- Глушкин В.М. Факторы динамики численности лося // Проблемы охотничьего хозяйства России. Сб. матер. 1-ого Всерос. науч.-произв. совещ. Росохтрыболовсоюз – ВНИИОЗ РАСХН. М. Киров, 2003. С. 93-98.
- Глушкин В.М. Устойчивость, уязвимость и управляемость ресурсов лося // Использование и охрана природных ресурсов в России. Ин-

- форм.-аналитич. бюллетень. № 6. 2004. С. 71-79.
- Глушков В.М. Типы роста популяций и стратегия мониторинга ресурсов охотничьих животных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Матер. Междунар. научно-практич. конф., посвященной 85-летию ВНИИОЗ. Киров, 2007. С. 87-88.
- Глушков В.М. Норма или квота? // Охота и охотничье хозяйство. 2008. № 12. С. 1-2.
- Глушков В.М. Территориальные нормы использования ресурсов охотничьих животных. Лось. // Нормирование использования ресурсов охотничьих животных. РАСХН РФ – ГНУ ВНИИОЗ РАСХН – ФГОУ ВПО ВГСХА. Киров, 2008. С. 117-121.
- Глушков В.М., Пиминов В.Н., Пономарёв В.П. Зимняя смертность и резервы промысла диких копытных. Управление популяциями диких копытных животных. Сб. науч. тр. ВНИИОЗ. Киров, 1989. С. 14-35.
- Данилкин А. Что имеем – не храним // Охотник. 1996. № 3. С. 6-7.
- Данилкин А. О цикличности в динамике численности лося // Охота и охотничье хозяйство. 1997. № 6. С. 12-16.
- Данилкин А.А. Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами). М.: ГЕОС, 2006. 366 с.
- Данилкин А.А. Биологические основы охотничьего трофеиного дела. М.: КМК, 2010. 149 с.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: «МИР», 1979. 362 с.
- Макфедьен Э. Экология животных. М.: «МИР», 1965. 376 с.
- Наумов С.П. Экология зайца-беляка // Материалы познания фауны и флоры СССР. Нов. серия зоол. отд., вып. 10 (25). МОИП. 1947. 207 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. М., 1963. 617 с.
- Об утверждении Нормативов изъятия охотничьих ресурсов и Нормативов численности охотничьих ресурсов. Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. Приказ № 138 от 30. 04. 2010 г.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Седалищев В.Т., Ануфриев А.И., Пшениников А.Е. Влияние антропогенного фактора на численность зайца-беляка в Якутии // Современные проблемы природопользования, охоты и звероводства. Матер. Междунар. научно-практич. конф. ВНИИОЗ. Киров, 2002. С. 360-361.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., 1971. 463 с.
- Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. М.-Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.
- Шварц С.С. Биологические основы охотничьего хозяйства // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. 1-ая Всес. конф. Тезисы докл. ВНИИОЗ. Киров, 1974. С. 9-11.
- Allee W.S., O. Park, Emerson A.E., T. Park, Schmich K.P. Principles of animal ecology: W. B. Saunders Co., Philadelphia, Pensylvannia, USA. 1949.
- Byers T., Dickson D.L. Spring migration and subsistence hunting of king and common eiders at Holman, Northwest Territories, 1996–1998. Arctic 54: 2001. P. 122–134.
- Caughley G., Sinclair A. R. E. Wildlife ecology and management. Blackwell Science Publications, Inc., Cambridge, Massachusetts, USA, 1994.
- Courchamp F.T., Clutton-Brock, Grenfil B. Inverse density dependence and the Allee effect. Trends in Ecology and Evolution 14: 1999. P. 405-410.
- Fowler C. W. Baker J.D. A review of animal population dynamics at extremely reduced population levels. International Whaling Commission Report 41: 1991. P. 545–554.
- Hanski K., O. Ovaskainen. Metapopulation theory for fragmented landscapes. Theoretical Population Biology 64: 2003. P. 119–127.
- Hastings A. Population biology: concepts and models. Springer-Verlag, Inc., New York, New York, USA. 1997.
- McCullough D.R. Lessons from the George Reserve, Michigan. In White-tailed deer: ecology and management (L. K. Halls, ed.). Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, USA. 1984. P. 211–242.
- Morris D.W. Measuring the Allee effect: positive density dependence in small mammals. Ecology 83: 2002. P. 14–20.
- Mosby H.S. The influence of hunting on the population dynamics of a woodlot gray squirrel population. Journal of Wildlife Management: 33. 1969. P. 59–73.
- Quinn II, T. J., R.B. Deriso. Quantitative fish dynamics. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 1999.
- Ricker W.E. Stock and recruitment. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 11: 1954. P. 559–623.

- Skalski John R., Ryding Kristen E., Millspaugh Joshua J. *Wildlife Demography. Analysis of Sex, Age, and Count Data.* N.Y. Academic Press. 2005. 639 p.
- Trent T.T., O.J. Rongstad. Home range and survival of cottontail rabbits in southwestern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management:* 38. 1974. P. 459–472.

## PRINCIPLES FOR PLANNING PRODUCTION OF GAME ANIMALS

**V.M. Glushkov<sup>1</sup>, G.Ya. Kantor<sup>2</sup>, V.V. Kolesnikov<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Biology Komi SC UD RAS, Syktyvkar, Russia.*

There is a necessity of perfection theoretical approaches to planning of the hunting animals' getting. Corresponding approaches in planning of reasonable withdrawal on an example of a white hare and an elk having different types of population growth (exponential and logistical) are shown. Principles of updating's planning of operation of the rarefied populations taking into account Allee effect are given.

**Key words:** *hunting, population density, growth speed, the rate constant production level.*