

Янус КИЙЛИ

УДК 591.526 : 599.735

## РОЛЬ РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП ЛОСЯ В ФОРМИРОВАНИИ ПРОДУКТИВНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Управление продуктивностью популяции как экологической системы предполагает знание связей между ее подсистемами, которые в конечном счете определяют функционирование системы в целом. По традиции при описании продуктивности различают внутривидовые, связанные с динамикой структуры популяции, и внешнепопуляционные факторы. Если первые определяют возможные границы продуктивности, то внешние факторы реализуют их в конкретной экологической ситуации.

По Х. Лингу (1973), «...продуктивность популяции лося в каком-то промежутке времени зависит от процента самок в популяции, от времени наступления их половой зрелости, от участия самок в гоне, от возрастной структуры самок, от их физического состояния, от степени резорбции эмбрионов и их абортирования и от смертности телят в летние месяцы». Одна часть указанных факторов, по-видимому, специфична для какой-то ограниченной территории, другая оказывает влияние на весь ареал — различие наблюдается лишь в комбинациях и интенсивности влияния. Итак, продуктивность регулируется посредством регуляции величины и структуры продуцирующей части популяции и плодовитости лосих.

В литературе (Кнорре, 1959; Юргенсон, 1964; Язан, 1964; Markgren, 1969; Тимофеева, 1974; Franzmann, 1980) приводятся данные о различной плодовитости лосих разного возраста: молодые имеют обычно одного теленка, у старших чаще бывают двойни. В то же время Д. Пимлотт (Pimlott, 1959) на основании данных отстрела отмечает, что процент самок с двойнями сильно колеблется по районам, а по возрастным группам разницы не установлено. Исследования, проведенные на грызунах (Peggin, 1979), показали наличие положительной корреляции между размером выводка и весом самки.

В. Гейст (Geist, 1974) рассматривает потенциал размножения копытных как функцию в ряду экологических переменных. Сезонное обилие высококалорийной белковой пищи в весенний и раннелетний периоды в зонах умеренного климата способствуют большей молочной продуктивности, необходимой для выкармливания двоен. В условиях изобилия пищи единственный эмбрион мог бы вырасти настолько крупным, что роды были бы тяжелыми, поэтому естественный отбор способствует развитию многоплодия. При уменьшении количества высококачественного корма селективное преимущество получают лосихи, вынашивающие одного теленка. Очевидно, в стабильных биотопах отбор благоприятствует долгожитию лосих, приносящих по одному лосенку в год, тогда как в нестабильных биотопах преимущество получают недолгоживущие многоплодные самки (в быстро меняющейся экологической ситуации невыгодно существование консервативных, медленно приспосабливающихся экологических систем).

Таким образом, В. Гейст связывает наличие одного теленка или

двоен со свойствами окружающей среды (в первую очередь со стабильностью), а возраст зверя вообще не рассматривает. Но можно предположить, что чувствительность лосих разного возраста к изменениям окружающей среды неодинакова — среда оказывает на них несходное влияние, и результат этого — различная плодовитость лосих разного возраста (в первую очередь это выражается в различной вероятности наличия двоен).

### Материал и методика

Фактические данные получены в Эстонии на облавных охотах в 1964—1974 и 1979 гг. Обследуемую территорию разделяли на 3 части (см. табл. 2; А — Алутагузе, Б — Юго-Восточная Эстония, В — Юго-Западная Эстония). Для оценки продуктивности лося использовали выработанные на базе собранных данных специальные показатели (табл. 1). Исходными данными служили ежегодно происходящие (по сравнению с прошлым годом) изменения примарных показателей продуктивности: процент самок без приплода из общего числа самок ( $-♀♀\%$ ), процент самок с одним теленком из общего числа самок ( $1j.♀♀\%$ ), процент самок с двойнями из общего числа самок ( $+2j.♀♀\%$ ). Выяснение изменений (увеличение, стабильность, умень-

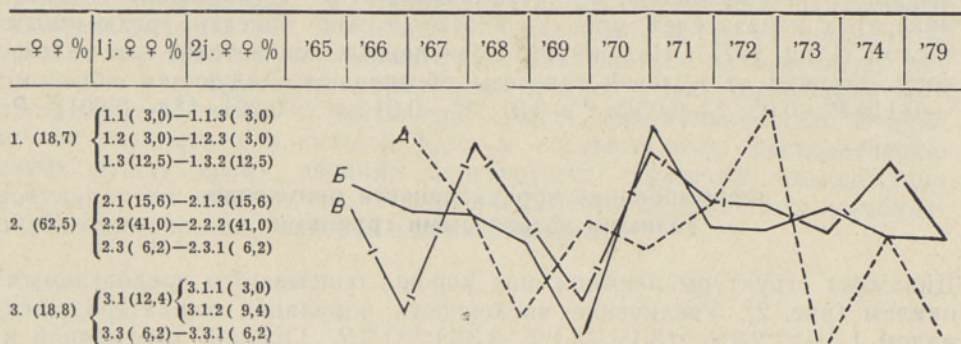
Таблица 1

Объем материала (число индивидов), собранного в 1964—1974 и 1979 гг.

Год	$\Sigma_{ind.}$	juv.	♂♂	♀♀	$-♀♀$	$+♀♀$	$1j.+♀♀$	$2j.+♀♀$
1964	598	156	181	261	152	111	66	45
1965	1217	286	423	508	316	210	144	66
1966	818	194	285	339	195	156	121	35
1967	474	74	191	209	154	61	49	12
1968	1787	508	589	690	424	367	234	133
1969	3743	1193	1158	1392	645	827	493	334
1970	4986	1452	1620	1914	1060	979	550	429
1971	4258	1254	1339	1665	862	885	564	321
1972	4080	1153	1313	1614	860	843	574	269
1973	1995	551	619	825	439	441	339	102
1974	2012	494	654	864	420	389	287	102
1979	2136	537	769	830	434	438	339	99
$\Sigma\Sigma$	28104	7852	9141	11111	5961	5707	3760	1947

Таблица 2

Типы динамики показателей продуктивности и частота, время и место наличия (1 — увеличение, 2 — стабильность, 3 — уменьшение; в скобках — частота наличия)



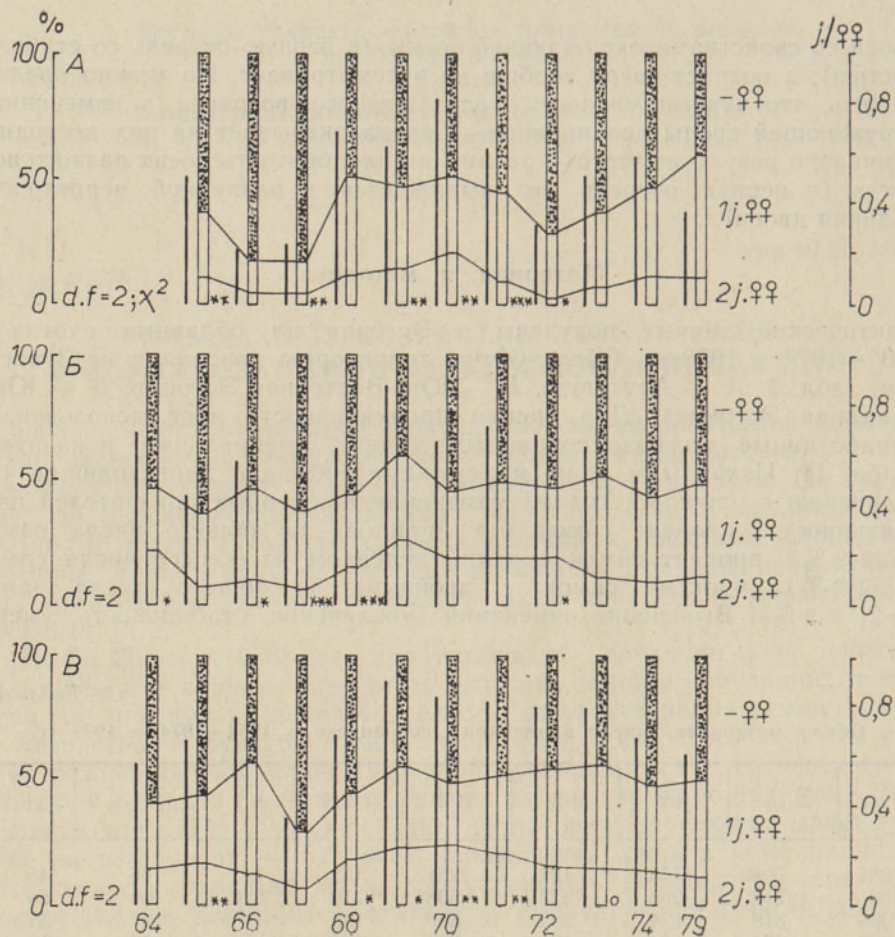


Рис. 1. Динамика структуры размножения лосих в 1964—1974 и 1979 гг. на трех разных территориях. Надежность изменений между соседними годами оценивали с помощью  $\chi^2$ ; представлены только достоверные различия. Вертикальной линией отмечена секундарная рождаемость того же года.

шение) показателей и их комбинаций, определяющих продуктивность, проводили путем оценки  $\chi^2$ . Это позволило избежать увеличения или уменьшения, обусловленного малым объемом материала. Динамика комбинаций, характеризующих структуру размножения по трем районам, их относительная частота в процентах и достоверность различий приведены в табл. 2 и на рис. 1. Используя для описания изменений цифры (1 — увеличение, 2 — стабильность, 3 — уменьшение), динамику трех показателей продуктивности можно описать трехзначным числом (Ling, 1977). Надежность вычисленных показателей или надежность отличия от нулевой гипотезы обозначают следующим образом:  $0-0,1 \geq P > 0,05$ ; \*— $0,05 \geq P > 0,01$ ; \*\*— $0,01 \geq P > 0,001$ ; \*\*\*— $0,001 \geq P$ .

### Формирование продуктивности популяции разными возрастными группами

Динамика структуры размножения хорошо описывается предлагаемым циклом (рис. 2). Увеличение численности популяции характеризуется рядом 1.3.2. → 2.2.2. → 3.1.1. (3.1.2, 3.3.1) → 1.3.2. Главной переменной в

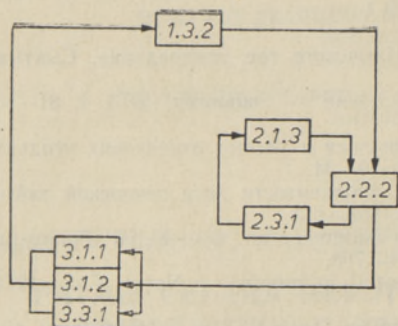


Рис. 2. Цикл динамики структуры размножения.

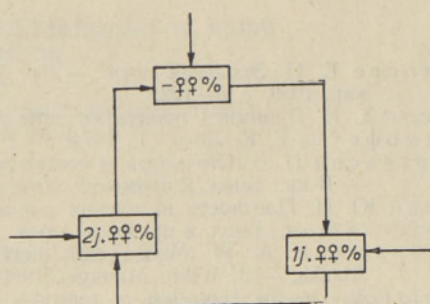


Рис. 3. Участие лосих в размножении.

этом случае служит общее число размножающихся лосих, рост которого может зависеть от увеличения числа лосих: а) с одним теленком и с двойнями; б) с одним теленком; 2j.♀♀% постоянный; в) с двойнями; —♀♀% и 1j.♀♀% уменьшаются.

В первом случае размножаются все лосихи, которые в предыдущих пессимальных условиях не достигли половой зрелости (главным образом молодые) или не размножались по каким-либо другим причинам. Увеличение числа лосих с одним теленком связано прежде всего с тем, что возросла доля размножающихся молодых лосих, рано достигших половой зрелости в оптимальной экологической ситуации.

Доля лосих, участвующих в размножении (+♀♀%), определяется общей стратегией приспособления популяции, которой является достижение и сохранение соответствующей конкретной экологической ситуации оптимальной численности. Этим обусловлено и увеличение доли яловых самок после его чувствительных уменьшений во время роста численности популяции.

В зависимости от численности популяции относительно высокий +♀♀% может сохраняться как в течение одного года, так и нескольких лет.

Когда численность популяции достигает уровня, соответствующего емкости среды на данный момент, происходит переключение в цикл 2.2.2→2.3.1→2.1.3→2.2.2, который обеспечивает сохранение этого уровня численности с помощью перманентной регуляции соотношения лосих с одним теленком и с двойнями, происходящей на фоне постоянства доли участвующих в размножении лосих. Однако следует добавить, что такой цикл действует только в стабилизированных «зрелых» популяциях.

Участие лосих в размножении можно сжато описать циклом, приведенным на рис. 3. Прохождение этого цикла — стохастический процесс. Это означает, что конкретная самка не должна проходить в заданном порядке все этапы цикла. Она может часть их пропустить, но в то же время в некоторых фазах задержаться на несколько лет. Движение реализуется в зависимости от конкретной комбинации экологических факторов — как внутри-, так и внепопуляционных. В цикл можно включаться в каждой фазе, и соответственно распределению самок между тремя вводами формируется структура размножения популяции на данный год. Это распределение определяется комбинацией экологических факторов в данный момент.

## ЛИТЕРАТУРА

- Кнорре Е. П. Экология лося. — Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника, Сыктывкар, 1959, 7, 5—122.
- Линг Х. И. Динамика продуктивности лося в Эстонии. — Экология, 1973, 4, 81—88.
- Тимофеева Е. К. Лось. Л., 1974.
- Юргенсон П. Б. Структура и состав популяции лося в лесных охотничьих угодьях. — В кн.: Биол. и промысел лося. М., 1964, 13—34.
- Язан Ю. П. Плотность населения и показатели плодовитости лося печорской тайги. — В кн.: Биол. и промысел лося. М., 1964, 101—113.
- Franzmann, A. W. Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula Alaska. — J. Wildl. Manage., 1980, 44, 764—768.
- Geist, V. On the evolution of reproductive potential in moose. — Natur. Can., 1974, 101, 527—537.
- Ling, H. Põdrapopulatsiooni struktuur ja dünaamika Eesti NSV-s. Populatsiooni süsteemse analüüsi katse I. — TRU Toimetised, 1977, 407, 15—125.
- Markgren, G. Reproduction of moose in Sweden. — Viltrevy, 1969, 6, 127—299.
- Perrin, M. R. The role of reproduction, survival, and territoriality in the seasonal dynamics of *Clethrionomys gapperi* populations. — Acta theriol., 1979, 24, 475—500.
- Pimlott, D. Reproduction and productivity of Newfoundland moose. — J. Wildl. Manage., 1959, 23, 381—401.

Тартуский государственный университет

Поступила в редакцию  
20/1 1982

*Jaanus KILLI*

### ERI VANUSERÜHMADE OSA PÕDRAPOULATSIOONI PRODUKTIIVSUSE KUJUNDAMISEL

Artikkel käsitleb Eestis aastail 1964—1974 ja 1979 peetud ajajahtidel kogutud andmete alusel erineva vanusega põdralehmade osa populatsiooni produktiivsuse kujundamisel. On esitatud sigimisstruktuuri dünaamikat ja põdralehmade sigimises osalemist kirjeldavad mudelid.

*Jaanus KILLI*

### DER BEITRAG VERSCHIEDENER ALTERSGRUPPEN ZUR PRODUKTIVITÄT DER ELCHPOPULATION

Im vorliegenden Artikel wird auf Grund der auf den Treibjagden in den Jahren 1964—1974 und 1979 gesammelten Angaben der Beitrag der Elchkühe verschiedenen Alters zur Produktivität der Population behandelt. Es werden Modelle vorgeschlagen, die die Dynamik der Fortpflanzungsstruktur und den Anteil der Elchkühe in der Fortpflanzung beschreiben.