

А. М. Шапкин¹, Р. Г. Иванова²

Оценка емкости среды применительно таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*)

Аннотация. Представлены результаты исследования емкости среды севера Средней Сибири в отношении таймырской популяции дикого северного оленя. Гипотезой предполагалось, что экологическая ниша таймырских тундровых оленей имеет конечный объем, при достижении которой популяция испытает ограничение ресурсов, после чего ее численность возвратится к исходному состоянию. Основой оценки послужила динамика численности популяции, выявленная на 20-ти авиаучетах в 1966–2014 гг. При статистической обработке показателей численности популяции размах вариации (R) между максимальными и минимальными значениями изменчивости ряда исследуемого признака оказался равен 373 тыс. животных (625,0–252,0). Уровень средней предпромысловой численности N при полученной статистической ошибке ($\pm 22,3$) находится для популяции в пределах от 421,5 до 555,3 тыс., т. е. не меньше 421,5 и не больше 555,3 тыс. особей. Средняя численность популяции по материалам авиаучетов — 488,4 тыс. диких оленей. Значения численности многолетнего ряда различных половозрастных групп ($n=76$) показали, что наиболее изменяющейся группой в демографической структуре таймырской популяции характеризуются животные 1-2 года (коэффициент вариации 40,9%). У этой же группы выявлена и наибольшая разность между лимитами — 170 тыс. ($Lim_{\text{молодняк}} = 30,3 \div 203,3$). Менее других групп изменялось у таймырских оленей поголовье взрослых самок (15,6%). Однако величина колебания признака по такому параметру как среднее квадратическое отклонение свидетельствует, что наименьшим рассеиванием около своего среднего значения характеризуется численность взрослых самцов. Колебания численности половозрастных групп оленей в период 1966–2014 гг. объясняются взаимоотношениями в системе «популяция-среда», как и интенсивным воздействием всех антропогенных факторов в пространстве ареала на животных, что и отражается на популяционной характеристике. Емкость среды (K) определена с привлечением логистического уравнения Ферхюльста-Пирла. Полученные данные демонстрируют: при существующих элиминирующих факторах и «сопротивлении среды» максимально возможная численность популяции в этом секторе циркумполярного ареала вида — не более 630 тысяч диких северных оленей. При этом максимальный мальтузианский параметр r для таймырской популяции отмечен на уровне 1,34 в год⁻¹.

Ключевые слова: ареал; дикие северные олени; динамика численности; емкость среды; ресурсы; таймырская популяция; экологическая ниша.

Авторы:

Шапкин Анатолий Михайлович — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела природопользования; e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru

Иванова Роза Гибадуллаевна — заместитель директора по учебной работе; e-mail: pl17.norilsk@mail.ru.

¹ Научно-исследовательский институт сельского хозяйства и экологии Арктики — филиал Красноярского научного центра СО РАН, 663302, Россия, Норильск, ул. Комсомольская, д. 1;

² Норильский техникум промышленных технологий и сервиса, 663305, Россия, Норильск, ул. Павлова, д. 13,

Введение. Среда обитания дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* (L. 1758)) на севере Средней Сибири представлена разнообразными природно-ландшафтными территориями с годовым ареалом свыше 1,5 млн. км² [1]. В силу выраженных зональных условий высоких широт вид при освоении подобных местообитаний должен быть готов в ходе жизненного цикла реализовывать и биотический потенциал, и сохранять биоценотические связи с остальной частью биотического сообщества в пределах занимаемой экологической ниши. Ис-

пользование таймырской популяцией трофических частей ареала протекает в интенсивной трофической конкуренции с другими видами-фитофагами, претендующими на совместный спектр кормовых ресурсов. Поэтому в природе видовые популяции никогда не обитают в своей потенциальной фундаментальной нише, а вследствие взаимодействий с другими организмами занимают меньшую по размерам реализованную нишу [2].

Предыдущее обоснование емкости среды таймырской популяции Л. А. Колпащиковым с соав-

торами [3] отталкивалось от распределения вида на территории, особенностей сезонного питания и сроков смены местообитаний внутри ареала. В зимних условиях одному животному необходимо от 21,0 до 55,4 га активной кормовой площади, на весенних пастбищах — 24,1 га [3]. Биотопы с их кормовой емкостью могли обеспечить, в представлении авторов, ресурсами 820–850 тыс. оленей. Общая же оленеемкость летнего ареала (запасы травянистых и кустарниковых кормов) оценивалась другими исследователями в 1 млн. особей [4].

Тем не менее в природе отношения вида с ресурсами и всем многообразием среды имеют более напряженный характер, накладывающий ограничения и на распространение, и на плотность популяции, и на физиологическое состояние животных. При самой высокой продуктивности и максимальном потреблении потребности организма в питательных веществах и энергии зачастую не удовлетворяются, если качество кормовых объектов ниже критического уровня [5]. Более того, экологическая емкость среды в границах ареала таймырской популяции и так пространственно неоднородна. В северной части ареала, в арктических тундрах существуют местообитания с низкой емкостью, где пригодными для вида являются не более 25% площади биоценозов, главным образом пушицево-осоково-моховые тундры [6]. Невозможно игнорировать сегодня и масштабные изменения части среды под действием антропогенных факторов. Еще в 60–70-е годы прошлого века произошло расчленение ареала промышленными и транспортными коммуникациями, и отдельные миграционные ветви таймырской популяции потеряли локальные зимние местообитания в долине р. Норильская, хребта Лонгдокойский Камень и на юге Таймыра [7]. Пастбища же енисейского левобережья круглогодично используются домашним северным оленем. Эта область ареала также подверглась нарушению с запада на восток магистральными газопроводами Пелятка-Мессояха-Норильск.

Цель наших исследований — эмпирическая попытка математическими средствами оценить емкость среды диких оленей на севере Средней Сибири при существующих факторах среды и изменениях условий обитания в этой части циркумполярного ареала.

Материал и методы исследования. Критерием оценки емкости среды выбрана одна из переменных состояния экосистемы. Для некоторых наземных экосистем такими исчерпывающими переменными состояния может являться численность или биомасса конкретных популяций различных видов [8]. В нашем варианте — динамика чис-

ленности таймырских диких оленей за период 1966–2014 гг. [1, 9–11]. Численность вида на Таймыре оценивается во 2–3 декаде июля, после завершения отела, заканчивающегося к 10 июля [12]. Иначе говоря, популяция восстанавливает начальную численность перед очередным биологическим циклом, и после этих демографических изменений в довольно сжатые сроки (10–14 дней) проводится учет ее поголовья.

Авиаучеты численности популяции базируются на знаниях закономерностей пространственного размещения группировок оленей в подзоне арктических и субарктических тундр Таймыра. Методика предусматривает учет поголовья путем аэрофотосъемки стад и подсчета в них животных по фотографиям, как и выборочную перепись в районах, где олени держатся рассеянно, не образуя скоплений [13]. По мере развития информационных технологий методика учета дополнялась и совершенствовалась: при съемках оленьих стад используют цифровую аппаратуру [14]. Между 1966–2014 гг. выполнено 20 авиаучетов численности таймырской популяции (табл. 1). Общий налет на этих авиаучетах составил 2780 часов, протяженность учетных маршрутов более 403,6 тыс. км. Половозрастная структура популяции определена по методике Б. М. Павлова и др. [13] из переписи оленей на крупномасштабных фотографиях. Суммарное количество просчитанных на пол и возраст животных за 1966–2014 гг. — 428774 особей.

Предпромысловая численность таймырской популяции в 1,05 млн. голов [15], установленная НИИСХ Крайнего Севера при авиаобследовании группировок популяции в июле 2000 г. (28 летних часов), из наших расчетов исключена как некорректная. Она не подтвердилась на следующих авиаучетах популяции 2001–2014 гг. [9–11]. Исключена из оценки емкости среды и численность популяции в 670 тыс. из работы Л. А. Колпащикова [1]: при вычислении она дала логарифм отрицательного числа. Отсюда приоритетом в оценке стало поголовье в 536,0 тыс. из первичных материалов авиаучета 1993 г. [10].

Предельная емкость естественной среды севера Евразии для таймырских диких оленей определялась по логистическому уравнению Ферхюльста-Пирла [16], которое имеет форму дифференциального уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (1)$$

где N — предпромысловая численность популяции, t — время, r — скорость роста (размножение), а K — предельная в данных условиях численность, отражающая экологическую

емкость среды обитания. Из уравнения следует: скорость размножения популяции пропорциональна ее текущей численности, при прочих равных условиях. Второй постулат: размножение популяции в природе пропорционально количеству доступных ресурсов в осваиваемом виде пространстве, при прочих равных условиях [16]. Уравнение решается:

$$n(t) = \frac{n_0 K e^{rt}}{K - n_0 + n_0 e^{rt}} \quad (2)$$

В нашем варианте n_0 — предпромысловая численность таймырской популяции на период проведения авиаучета. Ресурсный параметр K находится из приближенного выражения, получаемого из уравнения Ферхюльста (1):

$$\frac{1}{n} \times \frac{\Delta n}{\Delta t} \approx r - \frac{r}{K} \times n \quad (3)$$

и где далее уравнение принимает вид:

$$\frac{\Delta n}{\Delta t} = \frac{n_{i+1} - n_i}{t_{i+1} - t_i} \quad (4) \text{ и } n = \frac{n_{i+1} + n_i}{2}$$

При наших исследованиях емкости среды этой части циркумполярного ареала: n — средняя численность популяции; n_i — предыдущее значение, n_{i+1} — последующая численность популяции. Определение истинной скорости роста популяции или мальтузианского параметра r для таймырской популяции на многолетних отрезках ее существования 1966–2014 гг. мы выполнили, предварительно высчитав дополнительные переменные, по интегральной форме уравнения Ферхюльста в ее логарифмическом виде:

$$\ln \frac{n}{K-n} = \frac{\ln n_0}{K-n_0} + rt \quad (5)$$

$$rt = \frac{\ln n}{K-n} - \frac{\ln n_0}{K-n_0} \quad (6)$$

Отсюда r :

$$r = \frac{\ln \frac{n}{K-n} - \ln \frac{n_0}{K-n_0}}{t} \quad (7)$$

Статистическую обработку материалов динамики численности провели методом вариационной статистики [17] с использованием пакета программ Excel 2010 for Windows XP. Для вычисления натуральных логарифмов пользовались математическим онлайн калькулятором на сайте Webmath.ru.

Результаты и обсуждение. Как видно из табл. 1 при мониторинге таймырских тундровых оленей были отмечены 4 спада численности (1978–1979, 1986–1988, 1990–1993, 2003–2014 гг.) и 4 подъема (1966–1978, 1980–1986 гг., 1988–1990 гг. и 1993–2003 гг.). На отрезке 2003–2007 гг. популяция сохраняла стационарное состояние, имея даже не-

большой рост в отдельные репродуктивные сезоны. С 2008–2009 гг. последовал длительный спад, который, по нашему мнению, продолжается по настоящее время. Косвенным доказательством падения численности стада является снижение доли телят [18]. В таймырской популяции первое отклонение зафиксировано летом 2003 г. За 12-летний период (2003–2014 гг.) популяция сократилась на 180,5 тыс. голов. При статистической обработке динамики численности популяции размах вариации (R) между максимальными и минимальными значениями исследуемого признака оказался 373 тыс. (625,0–252,0). Средняя генеральная совокупность (уровень средней предпромысловой численности N) при полученной статистической ошибке ($\pm 22,3$) находится для популяции в пределах от 421,5 до 555,3 тыс., т. е. не меньше 421,5 и не больше 555,3 тыс. особей. Следовательно, средняя численность таймырской популяции по материалам авиаучетов в 488,4 тыс. оленей статистически достоверна.

Вторая константа, характеризующая вариационный ряд индивидуальных значений признака (численность популяции), степень варьирования признака (коэффициент вариации C_v), составила 20,4%. Третья константа, среднее квадратическое отклонение (σ) — степень наклона кривой распределения — выявлена на уровне 99,7 тыс. Это наибольшее рассеивание признака, по сравнению с рассеиванием в половозрастных группах (табл. 1). Оно же имеет и наибольшее отклонение значения (численность) от средней величины ($\sigma^2=9243,12$ оленей). Последняя величина или мера варьирования значений признака вокруг их средней величины (взвешенная дисперсия вариационного ряда) указывает, скорее всего, на неоднородность территории (количество и качество ресурсов) в летнем трофическом ареале и на многофакторное влияние биотического и абиотического окружения на размещение животных. Однако в многолетнем существовании последующий рост популяции следует за сезонами с максимальной выживаемостью сеголеток и молодняка 1–2 года.

Предельная емкость среды K на севере Средней Сибири для таймырской популяции определена в 630 тыс. особей. Биологическое значение эмпирической оценки таково: с определенной объективностью можно утверждать, что экологическую нишу одновременно с перекрыванием трофических ниш других видовых популяций фитофагов может занимать поголовье диких оленей в пределах указанной численности.

Проведенные исследования динамики численности популяции выявили, что мальтузианский параметр таймырских оленей значительно колебал-

Таблица 1. Динамика популяционно-демографических параметров таймырской популяции и данные статистической обработки динамики численности по материалам летних авиаучетов 1966–2014 гг. (n=20)

Год авиаучета	Демографические показатели таймырской популяции (тыс.; %)				
	Предпромысловая численность	Численность взрослых самцов	Численность взрослых самок	Численность молодняка 1–2 года	Численность телят сеголетков
1966	252,6 (100,0)	58,1 (23,0)	98,5 (39,0)	30,3 (12,0)	65,7 (26,0)
1969	333,0 (100,0)	44,3 (13,3)	139,2 (41,8)	63,3 (19,0)	86,2 (25,9)
1972	386,0 (100,0)	66,0 (17,1)	157,5 (40,8)	81,1 (21,0)	81,4 (21,1)
1975	449,0 (100,0)	84,4 (18,8)	157,2 (35,0)	102,8 (22,9)	104,6 (23,3)
1978	475,0 (100,0)	82,2 (17,3)	185,7 (39,1)	96,4 (20,3)	110,7 (23,3)
1979	470,0 (100,0)	85,6 (18,2)	196,9 (41,9)	92,6 (19,7)	94,9 (20,2)
1980	480,0 (100,0)	93,1 (19,4)	174,2 (36,3)	104,2 (21,7)	108,5 (22,6)
1981	510,0 (100,0)	105,1 (20,6)	199,9 (39,2)	74,9 (14,7)	130,1 (25,5)
1982	525,0 (100,0)	110,2 (21,0)	195,8 (37,3)	110,8 (21,1)	108,2 (20,6)
1983	540,0 (100,0)	118,8 (22,0)	189,0 (35,0)	91,8 (17,0)	140,4 (26,0)
1984	575,0 (100,0)	104,1 (18,1)	201,3 (35,0)	129,9 (22,6)	139,7 (24,3)
1985	590,0 (100,0)	92,6 (15,7)	201,2 (34,1)	155,2 (26,3)	141,0 (23,9)
1986	595,0 (100,0)	100,0 (16,8)	188,0 (31,6)	174,9 (29,4)	132,1 (22,2)
1988	570,0 (100,0)	85,5 (15,0)	189,8 (33,3)	152,2 (26,7)	142,5 (25,0)
1990	625,0 (100,0)	105,0 (16,8)	187,5 (30,0)	191,3 (30,6)	141,2 (22,6)
1993	536,0 (100,0)	69,7 (13,0)	208,0 (38,8)	112,5 (21,0)	145,8 (27,2)
2001	354,0 ¹ (100,0)	—	—	—	—
2003	598,0 ² (100,0)	74,2 (12,4)	201,5 (33,7)	203,3 (34,0)	119,0 (19,9)
2009	485,9 ² (100,0)	78,2 (16,1)	165,2 (34,0)	153,1 (31,5)	89,4 (18,4)
2014	417,5 ³ (100,0)	85,6 (20,5)	219,6 (52,6)	57,2 (13,7)	55,1 (13,2)
M±m	488,4±22,3	86,5±4,3	181,9±6,5	114,6±10,6	112,4±6,34
C± m _{CV}	20,4±3,2	21,8±3,52	15,6±2,5	40,9±6,6	24,8±4,0
σ±m _σ	99,7±15,8	18,9±3,05	28,4±4,6	46,8±7,6	27,9±4,5
O ₂	9243,12 ос.	325,04 ос.	735,73 ос.	2017,8 ос.	698,8 ос.

¹ — Тихонов и др., [9]

² — Шапкин [10]

³ — Кочкарев, Бескостов [11]

ся. В зависимости от условий обитания, на разных отрезках существования он равнялся: 0,17 год⁻¹ (1969–1966 г.), 0,12 год⁻¹ (1972–1969 г.), 0,15 год⁻¹ (1975–1972 г.), 0,07 год⁻¹ (1978–1975 г.), — 0,04 год⁻¹ (1979–1978 г.), 0,13 год⁻¹ (1980–1979 г.), 0,24 год⁻¹ (1981–1980 г.), 0,16 год⁻¹ (1982–1981 г.), 0,18 год⁻¹ (1983–1982 г.), 0,56 год⁻¹ (1984–1983 г.), 0,34 год⁻¹ (1985–1984 г.), 0,14 год⁻¹ (1986–1985 г.), — 0,29 год⁻¹ (1988–1986 г.), 1,29 год⁻¹ (1990–1988 г.), -1,03 год⁻¹ (1993–1990 г.), — 0,19 год⁻¹ (2001–1993 г.), 1,34 год⁻¹ (2003–2001 г.), — 0,29 год⁻¹ (2009–2003 г.) и — 0,11 год⁻¹ (2014–2009 г.). Максимальное значение параметра пришлось на 2001–2003 гг.

Итак, любая естественная популяция в природе теоретически способна размножаться с геомет-

рической прогрессией. Вместе с тем логистическое уравнение Ферхюльста исходит из положения, что удельная скорость роста популяции зависит от ее численности, которая будет линейно снижаться с нарастанием поголовья животных. Причем существует «потолок численности» (K), при достижении которого пополнение популяции возможно лишь при условии определенной элиминации части населения. С ростом численности популяции возрастает также и доля ресурсов, которая идет на поддержание биомассы и ее возобновление до тех пор, пока на это не израсходуются все ресурсы, и рост популяции не прекратится [19].

С 1966 по 1969 г. популяция увеличилась на 81 тыс. Доля потомства в 25,9% (1969 г.) практически не изменилась по сравнению с таковой

в 1966 г. (26%) [20]. Прирост популяции в 70-е годы равнялся 14–17%. В 80-е годы прирост стал практически полностью изыматься промыслом, что способствовало поддержанию жизнеспособности популяции, поскольку ее прирост не снизился, а, напротив, возрос с 14–17 до 20–24% [18]. Численность половозрелых самок в период контролируемой государством промысловой нагрузки значительных изменений не претерпела: репродуктивное ядро популяции оставалось достаточно многочисленным. С 1966 по 1990 г. поголовье самок в популяции возросло в 1,9 раза. Таким образом, до конца 80-х годов популяция демонстрировала устойчивый рост. С 252,0 тыс. в 1966 г. ее поголовье возросло в 2,5 раза, достигнув максимального значения в 625 тыс. летом 1990 г.

Очевидно, тактика управления популяцией при государственной охотничьей отрасли позволяла вполне эффективно регулировать плодовитость и коэффициенты выживаемости возрастных классов, что в целом поддерживало темпы роста популяции (табл. 2). При сопоставлении максимальной численности 1990 г. с результатами учета 2014 г. прослеживается убыль таймырских оленей в 1,5 раза в течение первых десятилетий но-

вого века. Пользуясь приведенными данными численности диких оленей, найдем для таймырской популяции значения параметров логистического уравнения Ферхюльста: ресурсного параметра K и мальтузианского параметра r . Для этого сначала представим первичные данные в координатах логарифма численности $\ln(n)$ из табл. 2, где n — численность (ось ординат), и t — время (ось абсцисс). При плотностно-зависимом росте эти показатели в указанных координатах должны отклоняться от прямой линии с течением времени, что и доказывает рис. 1: удельная скорость роста таймырской популяции, действительно, изменяется во времени в сторону уменьшения с увеличением численности популяции.

Нахождение мальтузианского параметра r и ресурсного параметра K выполняется в три приема по уравнениям 3–5 (Материал и методы), с использованием приближенного выражения, получаемого из уравнения 1. По первичным данным рассчитывается среднее значение численности таймырской популяции ($\bar{n}$) за исследуемый период 1966–2014 гг. и скорость ее увеличения за рассматриваемые отрезки времени, т. е.: $\frac{1}{n} \times \frac{\Delta n}{\Delta t}$ (табл. 2, столбцы 5, 6). Полученные количественные критерии средних

Таблица 2. Показатели численности таймырской популяции дикого северного оленя и изменения ее параметров на временном интервале 1966–2014 гг.

t(год)	Численность- тыс., (n)	Логарифм численности ln (n)	Изменение численности за время Δt , тыс.	Средняя чис- ленность ($\bar{n}$), тыс.	Скорость увеличения популяции	Дополнитель- ные перемен- ные из нату- рального ln
1966	252	12,44	27,0-	292,5	0,09	-0,40
1969	333	12,72	17,6	359,5	0,05	0,11
1972	386	12,86	21,0	417,5	0,05	0,46
1975	449	13,01	8,6	462,0	0,02	0,91
1978	475	13,07	-5,0	472,5	- 0,01	1,12
1979	470	13,06	15,0	477,5	0,03	1,08
1980	485	13,09	25,0	497,5	0,05	1,21
1981	510	13,14	15,0	517,5	0,03	1,45
1982	525	13,17	15,0	532,5	0,03	1,61
1983	540	13,20	35,0	557,5	0,06	1,79
1984	575	13,26	15,0	582,5	0,03	2,35
1985	590	13,29	5,0	592,5	0,01	2,69
1986	595	13,30	-12,5	582,5	-0,02	2,83
1988	570	13,25	27,5	597,5	0,05	2,25
1990	625	13,35	-29,7	580,5	-0,05	4,82
1993	536 ¹	13,19	-22,8	445,0	-0,05	1,74
2001	354 ²	12,78	122,0	476,0	0,26	0,25
2003	598 ¹	13,30	-18,7	541,95	-0,03	2,92
2009	485,9	13,09	-13,7	451,7	-0,03	1,21
2014	417,5	12,94	—	—	—	0,67

¹ — Шапкин [10]

² — Тихонов и др. [9].

значений численности популяции в виде графика откладываем по оси абсцисс, а по оси ординат откладываем данные скорости ее увеличения за рассматриваемое время (рис. 2). Таким образом, ресурсный потенциал среды тундровых оленей в пределах их существующего ареала на севере Средней Сибири, рассчитанный математически по переменным состояния экосистем, т.е. «потолка численности» данной популяции, исходя из уравнения Ферхюльста-Пирла, оказался равен 630 тыс. оленей. Линия графика пересекает ось абсцисс в точке, соответствующей этой суммарной величине ресурсного параметра K . Но понятие экологической емкости среды (K) — это в некоем биологическом смысле все же какое-то среднее значение, которое может время от времени превышать, тогда как «потолок численности» популяции (N_m) — это предельная и эффективная величина численности. Вполне возможно, что численность биологической популяции будет в действительности всегда существенно ниже своего теоретического потолка [21]. В какой-то мере этот вывод подтверждается статистической обработкой данных авиаучетов за 1966–2014 гг.

Далее определяем мальтузианский параметр r для таймырской популяции на всех временных отрезках ее существования 1966–2014 гг., высчитывая предварительно дополнительные переменные (табл. 2, столбец 7) по интегральной форме уравнения Ферхюльста в ее логарифмическом виде:

$$\ln \frac{n}{K-n} = \ln \frac{n_0}{K-n_0} + rt \quad (6)$$

$$rt = \ln \frac{n}{K-n} - \ln \frac{n_0}{K-n_0} \quad (7)$$

Скорость удельной (в расчете на одну особь) истинной скорости роста величины популяции (мальтузианский параметр r) узнаем по рабочей формуле:

$$r = \frac{\ln \frac{n}{K-n} - \ln \frac{n_0}{K-n_0}}{t} \quad (8)$$

За рассматриваемый интервал времени мальтузианский параметр r таймырских оленей постоянно изменялся и в разные периоды существова-

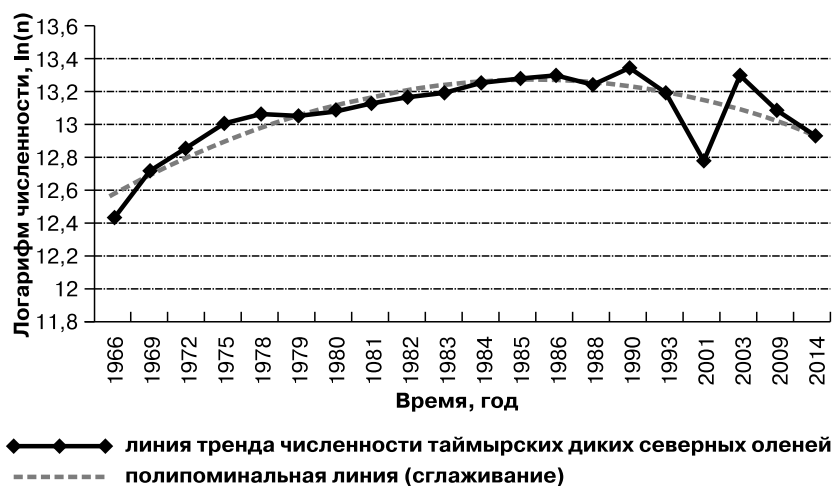


Рис. 1. Изменение численности таймырской популяции дикого северного оленя в полулогарифмических координатах по материалам авиаучетов 1966–2014 гг.

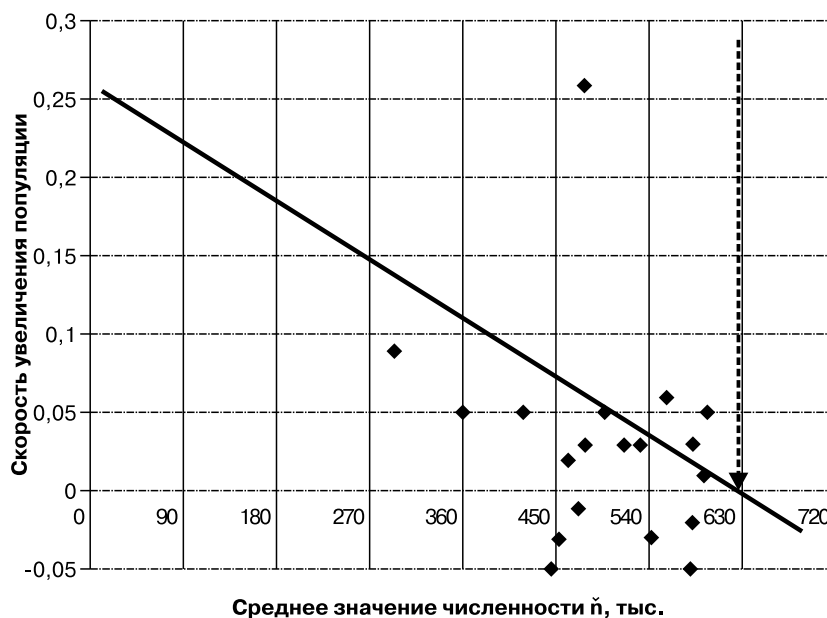


Рис. 2. Определение ресурсной емкости среды таймырских диких северных оленей на севере Средней Сибири

ния вида в этой части циркумполярного ареала варьировал как в отрицательных значениях от $-0,04 \text{ год}^{-1}$ (1979–1978 г.) до $-1,03 \text{ год}^{-1}$ (1993–1990 г.), так и положительно возрастал в отдельные годовые циклы: от $0,07 \text{ год}^{-1}$ в 1978–1975 г. до $1,29 \text{ год}^{-1}$ в 1990–1988 г. и $1,34 \text{ год}^{-1}$ в 2003–2001 гг. Таким образом, характеризующий рост популяции мальтузианский параметр регулярно отклоняется, отражая те непрерывные воздействия среды на население животных. При этом равновесие численности популяции постоянно нарушается из-за изменений баланса рождаемости и смертности в половозрастных группах. Более того, устойчивое равновесие никогда не устанавливается [21]. Поголовье популяции сезонно возрастает за счет успешного размножения, но сезонная динамика числен-

ности складывается под давлением всех видов элиминации, и круглогодичная смертность затрагивает какую-то долю каждой возрастной группы.

Максимальная флуктуация мальтузианского параметра r или скорости роста численности таймырской популяции за анализируемый период 1966–2014 гг. зафиксирована на временном интервале 2001–2003 гг.:

$$r = \frac{2,93 - 0,25}{2 \text{ года}} = 1,34 \text{ год}^{-1}$$

Количественная оценка емкости местообитаний таймырских диких оленей в многомерном пространстве ниши арктического, субарктического и бореального секторов видового ареала определена в 630 тыс. голов.

Заключение. По нашим предположениям, рост таймырской популяции прекратился в начале 90-х годов. Таймырские дикие северные олени достигли максимального «потолка численности» к июлю 1990 г., и емкость среды в этой части видового ареала для них была уже предельной. Иными словами, вначале популяция растет медленно (dn/dt мало), но по мере дальнейшего увеличения размеров популяции она, как правило, начинает расти все быстрее (dn/dt возрастает), затем скорость снова замедляется, и скорость роста асимптотически стремится к нулю [22]. Из-за наступившей потери управления популяцией: 8-летнее отсутствие регулярных авиаучетов из-за недостатка финансирования в 1993–2000 гг., затянувшееся снижение численности таймырских оленей, к сожалению, пропустили. Напротив, возникла концепция, что

с разрушением плановой формы использования ресурсов, популяция выйдет из-под регулирующего контроля (стабильное промысловое изъятие), и это спровоцирует ее бесконтрольный рост [1].

С другой стороны, объективно оценить все компоненты и многочисленные элементы экосистем и весь совокупный диапазон динамично действующих на популяцию средовых факторов на всех трофических уровнях в многомерном пространстве ареала все-таки достаточно проблематично. Точно так же нам неизвестна и скорость возобновления растительных ресурсов из-за непостоянства сезонных температур окружающей среды, как и меняющееся с течением времени возрастное распределение многих популяций растений [19]. Те же разные видовые популяции фитофагов своей круглогодичной деятельностью также оказывают весомое воздействие на структуру и продуктивность растительных сообществ, что вызывает локальные масштабные изменения условий местообитаний. Отсюда, наверное, следует, что представленные расчетные значения относятся, скорее всего, к грубой прикидке, чем к реальной емкости среды севера Средней Сибири относительно таймырского оленя с его незамкнутым популяционным ареалом. Тем не менее при накопленном массиве параметров динамики численности промысловых популяций, применение математического аппарата в прогнозе экологической емкости среды их обитания остается, на наш взгляд, альтернативным подходом в прогнозе предельной численности эксплуатируемых популяций копытных, имеющих стратегическую важность воспроизводимых продовольственных ресурсов арктических территорий.

*Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований
ФИЦ КНЦ СО РАН на 2017-2020 гг., номер проекта в ИСГЗ ФАНО 0356-2016-0715*

Литература

1. Колпашиков Л. А. Таймырская популяция дикого северного оленя (Биологические основы управления и устойчивого использования ресурсов): автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 2000. 48 с.
2. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
3. Колпашиков Л. А., Куксов В. А., Павлов Б. М. Экологическое обоснование предельной численности таймырской популяции диких северных оленей // Экология и рациональное использование наземных позвоночных севера Средней Сибири: сб. науч. тр. / НИИСХ Крайнего Севера; под ред. А. И. Соломахи. Новосибирск, 1983. С. 3–14.
4. Щелкунова Р. П., Савченко И. В. Рациональное использование пастбищ в домашнем оленеводстве Таймырского автономного округа. Новосибирск, 1979. 42 с.
5. Абатуров Б. Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих / Б. Д. Абатуров // Зоологический журнал. — 2005. — Т. 84. — № 10. — С. 1251–1271.
6. Сдобников В. М. Биотопы Северного Таймыра и плотность популяций населяющих их животных / В. М. Сдобников // Зоологический журнал. — 1959. — Т. 38. — № 2. — С. 243–252.
7. Геллер М. Х., Боржонов Б. Б. Миграции и сезонное размещение диких северных оленей таймырской популяции / Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия, 1975. С. 80–88.
8. Гильманов Т. Г. Теоретические основы математического моделирования экосистем: дис....на д-ра биол. наук. М., 1992. 300 с.
9. Тихонов А. А., Ломанов И. К., Папанов В. А., Царёв С. А. Результаты авиаучёта численности дикого северного оленя в Таймырском (Долгано-Ненецком) автономном округе в 2001 г. / Северный олень в России 1982-2002гг. М.: Триадафарм, 2003. С. 287–308.

10. Шапкин А. М. К вопросу о численности таймырской популяции *Rangifer tarandus* L. и о сложившихся методах управления её ресурсами // Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных стран (Материалы научно-практической конференции, Алматы 11–12 марта 2014 г.). Алматы, 2014. С. 327–334.
11. Кочкарев П. В., Бескостов И. Ю. Окончательный отчет по мероприятию «Проведение работ по оценке состояния и территориального размещения таймырской популяции дикого северного оленя (государственный контракт № 314/13 от 06.03.2014)» / ФГБУ «Государственный заповедник Центральносибирский», Бор, 2014. 67 с.
12. Зырянов В. А. К размножению *Rangifer tarandus* L. Таймырской популяции / Первый Международный конгресс по млекопитающим. Т. 1. М., 1974. С. 229–230.
13. Павлов Б. М., Куксов В. А., Савельев В. Д. Рациональное использование ресурсов диких оленей таймырской популяции / Метод. рекомендации. Новосибирск, 1976. 40 с.
14. Колпашиков Л. А., Кокорев Я. И., Якушкин Г. Д., Колесников А. Л., Шапкин А. М., Шилин Б. В., Михайлов В. В. Временные методические рекомендации по авиаучету численности диких северных оленей на Таймыре с использованием тепловизора и цифровой аэрофотосъемочной аппаратуры. Норильск, 2008. 21 с.
15. Якушкин Г. Д., Колпашиков Л. А., Кокорев Я. И. Размещение и численность таймырской популяции диких северных оленей в 2000г. // Научное обеспечение рационального природопользования Енисейского Севера: сб. науч. тр. / НИИСХ Крайнего Севера; под ред. К. А. Лайшева. Новосибирск, 2001. С. 32–37.
16. Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 510 с.
17. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пос. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
18. Сыроечковский Е. Е. Северный олень. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
19. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 364 с.
20. Павлов Б. М. Экологическая структура популяции диких северных оленей Таймыра / Б. М. Павлов, В. Д. Савельев, Г. Д. Якушкин, В. А. Зырянов // Экология. — 1971. — № 1. — С. 49–56.
21. Гудман Д. Демография случайного вымирания / Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. С. 23–52.
22. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.

Shapkin A. M.¹, Ivanova R. G.²

Estimation of the carrying capacity in relation to Taimyr population of wild reindeer (*Rangifer tarandus*)

Abstract. *The results of a study of the capacity of the environment of the north of Central Siberia in relation to the Taimyr population of wild reindeer are presented. The hypothesis assumed that the ecological niche of the Taimyr deer has a finite volume, at which point the population will experience a restriction of resources, after which its population will return to its original state. The basis of the assessment was the dynamics of the population size, revealed in its 20 aerial surveys during in 1966–2014. In the statistical treatment of these population size indices, the range of variation (R) between the maximum and minimum values of the variability of a number of the examined trait was 373000 animals (625,0–252,0). The level of the average pre-N population, with a statistical error ($\pm 22,3$), is for this population in the range from 421,5 to 555,3 thousand, that is, at least 421,5 and not more than 555,3 thousand individuals. The average numbers of the population on the basis of aerial survey data is 488,4 thousands reindeers. The values of the number of a multiyear number of different sex and age groups ($n = 76$) showed that the most variable group in the demographic structure of the Taimyr population is 1–2 years old animals (coefficient of variation 40,9%). At the same group, the greatest difference between the limits — 170 thousand (Lim young growth = $30,3 \div 203,3$) was revealed. Less than the other groups, the number of adult females in the Taimyr deer during monitoring was 15,6%. However, the magnitude of the fluctuation of the trait in this parameter as the mean square deviation indicates that the number of adult males is characterized by the smallest dispersion near its mean value. Fluctuations in the number of sex-age groups of reindeer are explained by the relationships in the system «population-environment», as well as the intensive impact of anthropogenic factors in the space of the area of animals, which are reflected in the population characteristic. The capacity of the medium (K) is determined by the logistic equation of Verhulst-Pirl. The data demonstrate: with the existing elimination factors and «environmental resistance», the maximum possible stationary population of this commercial population in this sector of the circumpolar range of the species is no more than 630 thousand wild reindeer. The maximum Malthusian parameter r for the Taimyr wild reindeer population is marked at 1,34 per year-1.*

Key words: area; wild reindeer; dynamics of numbers; the capacity of the medium; re-sources; the Taimyr.

Authors:

Shapkin A. — PhD (Biol. Sci.), Senior Researcher, Department of Nature Management; e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru;

Ivanova R. — Deputy Director for Academic Affairs; e-mail: pl17.norilsk@mail.ru.

¹ Scientific Research Institute of Agriculture and Ecology of Arctic, Norilsk, 663302, Russia;

² Norilsk Technical College of Industrial Technologies and Services, Norilsk, 663305, Russia.

References

- Kolpashchikov L. A. Taimyr population of wild reindeer (Biological bases of management and sustainable use of resources): av-toref. dis Dr. Biol. sciences. M., 2000. 48 p.
- Giller P. The structure of communities and the ecological niche. Moscow: Mir, 1988. 184 p.
- Kolpashchikov L. A., Kouksov V. A., Pavlov B. M. Ecological substantiation of the maximum number of the Taimyr population of wild reindeer // Ecology and rational use of terrestrial vertebrates of the north of Central Siberia: coll. sci. tr. NIISH of the Far North; Ed. A. I. Solomakhi. But-Novosibirsk, 1983. P. 3–14.
- Shchelkunova R. P., Savchenko I. V. Rational use of pastures in domestic reindeer breeding of the Taimyr Autonomous Okrug. Novosibirsk, 1979. 42 p.
- Abaturov B. D. Feed resources, food supply and viability of populations of herbivorous mammals / B. D. Abaturov // Zoo-logic journal. — 2005. — V. 84. — № 10. — P. 1251–1271.
- Sdobnikov V. M. Biotopes of the Northern Taimyr and population density of animals inhabiting them / V. M. Sdobnikov // Zoological Journal. — 1959. — V. 38. — № 2. — P. 243–252.
- Geller M. Kh., Borzhonov B. B. Migrations and seasonal distribution of wild reindeer of the Taimyr population / Wild reindeer in the USSR. Moscow: Soviet Russia, 1975. P. 80–88.
- Gilmanov T. G. The theoretical foundations of mathematical modeling of ecosystems: dis on Dr. Biol. sciences. M., 1992. 300 p.
- Tikhonov A. A., Lomanov I. K., Papanov V. A., Tsarev S. A. Results of aerial survey of wild reindeer numbers in the Taimyr (Dolgan-Nenets) Autonomous Okrug in 2001 / Reindeer in Russia 1982–2002gg. M.: Triadapharm, 2003. P. 287–308.
- Shapkin A. M. To the question of the abundance of the Taimyr population of Rangifer tarandus L. and the established methods of managing its resources // Co-temporary problems of the hunting economy of Kazakhstan and neighboring countries (Materials of the scientific-practical conference, Almaty, March 11–12, 2014). Almaty, 2014. P. 327–334.
- Kochkarev P. V., Beskostov I. Yu. Final report on the event «Carrying out works to assess the condition and territorial location of the Taimyr wild reindeer population (state contract No. 314/13 of 06/03/2014) / FGBU «State Nature Reserve Central-Siberian», Bor, 2014. 67 p.
- Zyryanov V. A. To the reproduction of Rangifer tarandus L. of the Taimyr Population / First International Congress on Mammals. T. 1. M., 1974. P. 229–230.
- Pavlov B. M., Kuksov V. A., Saveliev V. D. Rational use of wild reindeer resources of the Taimyr population / Method. recommendations. But-Novosibirsk, 1976. 40 p.
- Kolpashchikov L. A., Kokorev Ya. I., Yakushkin G. D., Kolesnikov A. L., Shapkin A. M., Shilin B. V., Mikhailov V. V. Temporary methodological recommendations on aerial accounting the number of wild reindeer on the Taimyr with the use of a thermal imager and digital aerial photography equipment. Norilsk, 2008. 21 p.
- Yakushkin G. D., Kolpashchikov L. A., Kokorev Ya. I. Accommodation and number of the Taimyr population of wild reindeer in 2000. // Scientific support of rational nature management of the Yenisei North: Sat. sci. tr. NIISH of the Far North; Ed. K. A. Laisheva. Novosibirsk, 2001. P. 32–37.
- Shilov I. A. Ecology. Moscow: Higher School, 2003. 510 p.
- Lakin G. F. Biometrics: Proc. pos. Moscow: Higher School, 1990. 352 p.
- Syroechkovsky E. E. The Northern Reindeer. Moscow: Agropromizdat, 1986. 256 p.
- Koli G. Analysis of populations of vertebrates. Moscow: Mir, 1979. 364 p.
- Pavlov B. M. Ecological structure of the population of wild reindeer of Taimyr / B. M. Pavlov, V. D. Saveliev, G. D. Yakushkin, V. A. Zyryanov // Ecology. — 1971. — No. 1. — P. 49–56.
- Goodman D. Demography of accidental extinction / Viability of populations. Environmental aspects. Moscow: Mir, 1989. P. 23–52.
- Williamson M. Analysis of biological populations. Moscow: Mir, 1975. 272 p.