

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

1

ЯНВАРЬ—ФЕВРАЛЬ

1988



Издательство «Наука»



УДК 591.5+599.32+59.08

ОЦЕНКА ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ БЕЗВОЗВРАТНОГО ИЗЪЯТИЯ

О. А. Лукьянов

Предложена модель отлова животных, позволяющая по последовательным уловам методом безвозвратного изъятия оценивать улавливаемость животных, исходную численность оседлых и поток нетерриториальных особей, проходящих через зону облова в единицу времени. Модель апробирована на восьми видах грызунов; она лучше соответствует эмпирическим уловам, чем модель Лесли, в которой предполагается отсутствие миграционных эффектов. Предложенная модель отлова и процедура расчета могут быть использованы и при других способах отлова.

Количественная оценка численности лежит в основе большинства экологических показателей. В практике популяционных исследований животных для получения оценок численности широко используется метод безвозвратного изъятия (Коли, 1979). По нескольким последовательным уловам, полученным этим методом, можно оценить исходную численность животных, обитавших на обследуемой территории до отлова, и их улавливаемость — отношение числа добытых за интервал времени животных к их численности к началу этого интервала (Смирнов, 1964).

Оценки исходной численности и улавливаемости животных методом безвозвратного изъятия могут быть получены при выполнении следующих предположений (Коли, 1979): 1) улавливаемость одинакова для всех животных; 2) отлов одного животного не оказывает влияния на вероятность поимки другого; 3) за время проведения отлова не происходит рождений, гибели, миграции животных.

Первое условие может считаться выполненным, если анализ проделан отдельно для каждой группы животных, сходно реагирующих на ловушку. Для мелких грызунов критериями разделения особей одного вида на такие группы могут служить пол, возраст, состояние генеративной системы. Второе предположение соблюдается, если животные не «конкурируют» друг с другом за ловушки. Для этого достаточно, чтобы при одной проверке в сутки срабатывало не более 20% односторонних ловушек (Коли, 1979). Если это условие не выполняется, то «конкуренцию» животных за односторонние ловушки можно корректировать вычислительными процедурами (Смирнов, 1964; Leslie, Davis, 1939). Третье условие в отношении рождений и гибели животных выполнимо, если за период отлова численность за счет этих компонент существенно не изменяется. Для мелких грызунов продолжительность изъятия менее 10—15 сут хорошо отвечает этому требованию. Наименее правдоподобно предположение об отсутствии миграционных эффектов. В изолированных популяциях мелких млекопитающих даже за относительно кратковременные интервалы (сутки) возможны интенсивные перемещения животных (Lidicker, 1975; Petruszewicz, 1983).

Мы ставили следующие задачи: 1) разработать модель отлова животных с постоянным потоком нетерриториальных особей через зону облова; 2) разработать вычислительную процедуру, позволяющую по последовательным уловам животных с одной и той же территории оценивать их улавливаемость, исходную численность оседлых и поток нетерриториальных животных в единицу времени¹.

В качестве объекта приложения модели выбраны территориальные виды грызунов: полевки родов *Clethrionomys*, *Microtus*, песчанки рода

¹ Автор выражает глубокую благодарность проф. В. С. Смирнову и кандидатам наук И. Е. Бененсону и О. Ф. Садыкову за обсуждение и ценные замечания.

Meriones, белоногие хомячки рода *Peromyscus*; мешотчатые и кенгуровые прыгуны родов *Perognathus* и *Dipodomus*. Данные по многосуточному изъятию полевок рода *Clethrionomys* получены нами в ходе полевых работ на Южном и Северном Урале в 1979—1982 гг. Материалы по остальным группам взяты из литературных источников.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ОТЛОВА

Предположим, что через ограниченную территорию, на которой обитает N_0 оседлых особей, в течение суток проходит поток из M нетерриториальных особей. На этой территории расставлены ловушки для многосуточного безвозвратного отлова животных, причем число ловушек в ходе изъятия не изменяется. Под улавливаемостью животных p будем понимать отношение числа животных, отловленных в течение суток, к их исходной численности. Примем, что она одинакова для всех животных и не изменяется в процессе отлова. Рождаемость, смертность и «конкуренцию» животных за ловушки не будем учитывать. При таких предположениях улов за t -е сутки отлова C_t равен произведению улавливаемости животных на суммарную численность оседлых N_{t-1} и нетерриториальных особей M , находившихся на этой территории к началу исследования:

$$C_t = p(N_{t-1} + M) = pN_{t-1} + pM. \quad (1)$$

Первое слагаемое в этом уравнении представляет улов оседлых животных в сутки с порядковым номером t , второе — суточный улов нетерриториальных особей. Число оседлых животных, оставшихся на территории к началу t -х суток, равно: $N_{t-1} = N_0 - K_{t-1} + pM(t-1)$, где N_0 — исходная численность оседлых животных до отлова; $K_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} C_i$ — общий (накопленный) улов за $(t-1)$ суток. Подстановка выражения для N_{t-1} в (1) приводит к формуле, которая выражает зависимость улова за t -е сутки C_t от накопленного улова к этому моменту K_{t-1} , улавливаемости животных p , исходной численности оседлых N_0 и суточного потока нетерриториальных животных M :

$$C_t = p(N_0 + M) - pK_{t-1} + p^2M(t-1). \quad (2)$$

Это выражение и есть аналитическое представление модели отлова животных при постоянном потоке через зону облова. Улов за сутки C_t линейно зависит от общего улова, накопленного к этому моменту K_{t-1} и от номера суток $(t-1)$. Обозначим $p(N_0 + M)$ символом A , p^2M — символом B . В этом случае выражение (2) может быть записано как

$$C_t = A - pK_{t-1} + B(t-1). \quad (3)$$

Отсюда можно оценить коэффициенты регрессии A , p и B , а по ним интересующие нас параметры: p , N_0 и M . Для этого методом наименьших квадратов находим коэффициенты множественной регрессии (3) (Ферстер, Ренц, 1983). Улавливаемость животных p равна коэффициенту регрессии при переменной накопленного улова K_{t-1} . Оценки первоначальной численности оседлых и числа нетерриториальных особей, проходящих ежесуточно через зону облова, определяются через A , B и p по формулам: $N_0 = (Ap - B)/p^2$; $M = B/p^2$.

При отсутствии потока нетерриториальных особей ($M=0$) выражение (3) имеет вид

$$C_t = A - pK_{t-1} \quad (4)$$

и связывает суточный улов C_t с накопленным уловом K_{t-1} к этим сут-

кам. Уравнение (4) — это хорошо известная регрессия Лесли (Коли, 1979). Как и в общем случае (3), p есть оценка улавливаемости животных, а свободный член A равен произведению улавливаемости животных p на их исходную численность N_0 .

При выполнении наших предположений теоретический улов за t -е сутки равен: $\hat{C}_t = p [(1-p)^{t-1} N_0 + M]$. Степень согласия эмпирических уловов с теоретическими можно оценить по остаточной дисперсии суточных уловов — σ_e^2 (Поллард, 1982). Из двух моделей отлова — предлагаемой нами и Лесли, будем считать лучше согласующейся с эмпирическими данными ту, которой соответствует меньшая остаточная дисперсия. Достоверность улучшения модели Лесли (4) за счет введения дополнительного регрессора — $(t-1)$ в нашу модель (3) оценивается методом исключения независимой переменной по F -критерию (Поллард, 1982):

$$F_{1, n-3} = (n-2) \sigma_{e,1}^2 / \sigma_{e,2}^2 - n + 3, \quad (5)$$

где n — число последовательных уловов; $\sigma_{e,1}^2$ и $\sigma_{e,2}^2$ — остаточные дисперсии суточных уловов, получаемые по регрессии Лесли (4) и по нашей модели (3). В свою очередь остаточные дисперсии рассчитываются по формулам

$$\sigma_{e,1}^2 = \sigma^2 (1-r^2) (n-1)/(n-2),$$

$$\sigma_{e,2}^2 = \sigma^2 (1-R^2) (n-1)/(n-3),$$

где σ^2 — дисперсия суточных уловов C_t ; r — коэффициент парной корреляции между C_t и C_{t-1} ; R — коэффициент множественной корреляции между C_t , C_{t-1} и $(t-1)$.

Число последовательных уловов для расчетов по выражению (3) должно быть больше трех. В случае трех уловов оценки p , N_0 и M можно получить по формулам

$$p = 2 - (C_1 - C_3)/(C_1 - C_2); \quad N_0 = (C_1 - C_2)/p^2; \quad M = (C_1/p) - N_0.$$

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПАРАМЕТРОВ МОДЕЛИ

Обсудим биологический смысл параметров, определяемых из уравнения (3).

Улавливаемость. Улавливаемость животных в первую очередь зависит от способа размещения ловушек по территории, активности животных и их реакции на ловушку или приманку (Смирнов, 1964; Коли, 1979; Gurnell, 1978). С увеличением концентрации ловушек улавливаемость возрастает, поэтому при одинаковом расстоянии между ловушками этот показатель выше при площадочных отловах животных, чем при линейных. Возрастает он и с увеличением общей активности животных. У большинства видов мелких грызунов размножающиеся, более активные особи, занимающие в иерархической структуре высокие ранги, характеризуются большей улавливаемостью по сравнению с неразмножающимися животными (Andrzejewski et al., 1959; Summerlin, Wolfe, 1973; Gurnell, 1978).

Поток нетерриториальных животных. Наличие постоянного потока нетерриториальных особей в популяциях мелких грызунов постоянно регистрируется методами мечения и повторного отлова (Petruszewicz, 1985). На площадках мечения наряду с многократно регистрируемыми резидентами регулярно ловятся немеченые проходящие особи (транзиты). По мнению Н. П. Наумова (1977), бездомные особи, ненаправленно перемещающиеся, почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. Эти особи выполняют инфор-

мационную роль между различными структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен.

Мы считаем, что для большинства видов грызунов поток нетерриториальных особей можно считать неизменным при длительности отлова не более 10—15 сут. При более длительном изъятии возможно увеличение потока из-за эффекта «вакуума», вызванного отловом оседлых особей и разрушением их «запаховых полей». На практике эти ситуации можно различать по следующим особенностям. При «естественном» потоке последовательные суточные уловы снижаются до некоторого уровня и стабилизируются на нем. При «стимулированном» потоке уловы после периода стабилизации вновь возрастают.

Последовательные суточные уловы могут оставаться на одном уровне, как правило, в двух случаях: 1) если животные в зоне облова представлены только транзитными особями (пессимальные местообитания) и 2) если участки обитания резидентов, после их удаления, незамедлительно занимают нетерриториальными особями, что может быть в условиях острой конкуренции животных за освободившуюся территорию (оптимальные местообитания).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

В 1981 г. нами на Северном Урале (г. Косьвинский Камень) был проведен эксперимент по девятисуточному отлову красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) методом ловушко-линий. Линия из 400 давилок, расставленных друг от друга на расстоянии 10 м, функционировала в еловом лесу с 11 по 19 августа. Всего было отловлено 62 полевки.

С первых по четвертые сутки уловы снизились с 37 особей до 2, затем они стабилизировались на уровне 1—2 ос./сут (рис. 1, а). Обработка данных по формуле (3) показала, что в зоне действия ловушек обитало $N_0=51$ оседлых полевок, поток нетерриториальных животных через зону изъятия составил $M=1,5$ ос./сут, улавливаемость полевок за сутки $p=0,68$. Отношение суточного потока нетерриториальных особей к численности оседлого населения было равно 3%.

Пренебрегая потоком нетерриториальных особей и обрабатывая данные по формуле Лесли (4), мы получаем другие значения параметров: исходная численность полевок в зоне вылова оценивается в 59 особей, а их улавливаемость — 0,61, т. е. оценка численности оседлых животных завышена в 1,15 раза, а улавливаемость занижена в 1,12 раза. Кривая суточных уловов существенно лучше соответствует модели отлова с потоком ($\sigma_{e, 2}^2=0,95$), чем модели Лесли ($\sigma_{e, 1}^2=2,47$). В первом случае остаточная дисперсия суточных уловов в 2,6 раза меньше, чем во втором ($F_{1, 6}=12,2$; $\alpha<0,005$).

В 1982 г. на Южном Урале (г. Ирмель) с 8 по 16 июля (в течение восьми суток) было отловлено 170 красных полевок в линию из 550 давилок, расставленных в еловом лесу. Как и в предыдущем случае, суточные уловы в начале изъятия снижались интенсивно, затем они стабилизировались. За первые шесть суток уловы полевок снизились с 51 особи до восьми и оставались на этом уровне до конца отлова (рис. 1, б). Согласно уравнению (3), численность оседлых полевок в зоне действия ловушек составила $N_0=110$ особей, поток нетерриториальных особей равен $M=19$ ос./сут, улавливаемость полевок $p=0,38$ /сут. Отношение суточного потока нетерриториальных особей к численности оседлых было равно 17%.

Судя по остаточным дисперсиям суточных уловов, соответствие эмпирических уловов теоретическим, полученным на основе модели с потоком (3), было в 1,6 раза лучше, чем для модели Лесли (4) (соответственно $\sigma_{e, 2}^2=5,6$ и $\sigma_{e, 1}^2=8,8$; $F_{1, 5}=4,43$ при $\alpha<0,09$). По модели

Лесли численность оседлых полевков $N_0=183$ завышена в 1,7 раза, а улавливаемость $p=0,27/\text{сут}$ занижена в 1,4 раза.

Применим обсуждаемую модель отлова для количественной оценки потока нетерриториальных особей различных демографических групп красной полевки. Для этого мы использовали данные по четырехсуточным отловам красной полевки, полученные нами совместно с О. Ф. Садыковым на Южном и Северном Урале в 1978—1982 гг. Суммарно в 14 320 ловушек было отловлено 2499 полевков, которых разделили по полу на три демографические группы: ad — перезимовавшие особи, sad — половозрелые сеголетки, juv — неполовозрелые сеголетки. Для каждой группы были построены четырехсуточные кривые вылова, на основе которых рассчитали численность оседлых особей N_0 , суточный поток нетерриториальных M и улавливаемость животных p .

Отношение суточного потока нетерриториальных особей к исходной численности оседлых разных демографических групп было наименьшим

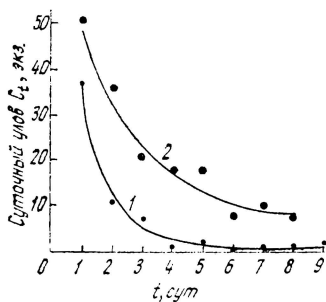


Рис. 1. Кривые вылова красной полевки на горе Косвинский Камень (1) и горе Ирмель (2):
 1 — $N_0=51,4$, $M=1,5$, $p=0,68$;
 2 — $N_0=109,5$, $M=18,5$, $p=0,38$.

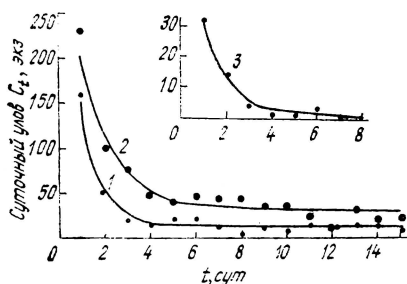


Рис. 2. Кривые вылова песчанок на неизолированной (1, 2) и изолированной (3) территориях:
 1 — апрель 1948 г.: $N_0=203,6$, $M=15,6$, $p=0,68$;
 2 — октябрь 1948 г.: $N_0=359,4$, $M=37,1$, $p=0,49$;
 3 — ноябрь—декабрь 1949 г.: $N_0=50,2$, $M=0,9$, $p=0,63$.

у перезимовавших самок, наибольшим — у перезимовавших самцов и неполовозрелых самцов-сеголеток (см. таблицу). Промежуточное положение по этому показателю занимали половозрелые сеголетки. В целом отношение суточного потока нетерриториальных особей к оседлым вдвое больше у самцов (40,7%), чем у самок (19,4%). Соотношение полов оседлых и нетерриториальных особей существенно различалось: среди оседлых преобладали самки (58,9%), среди нетерриториальных — самцы (59,4%).

Оценки исходной численности оседлых животных, полученные по регрессии Лесли (4), для всех групп были завышены в 1,2—2,7 раза, а улавливаемости занижены в 1,1—1,9 раза.

Данные многих авторов указывают на стабилизацию числа отловленных животных через несколько суток после начала отлова. Г. Б. Постников (1955) приводит результаты многосуточных отловов полуденной (*Meriones meridianus*) и гребенщиковой (*M. tamariscinus*) песчанок на площадках в Волжско-Уральских песках. Наибольший интерес представляет для нас сравнение результатов отлова песчанок на неизолированной и искусственно изолированной территориях. В данном случае можно выдвинуть гипотезу о более низкой доле нетерриториальных песчанок на изолированной территории по сравнению с неизолированной (судя по описанию, изоляция площадок не была полной).

На неизолированной территории площадью в 15 га в апреле 1948 г. в течение 15 суток было отловлено 368 песчанок. Улов со 159 особей в первые сутки снизился до 12 особей к седьмым, после чего оставался

до конца отлова на уровне 4—13 ос./сут (рис. 2, 1). Численность оседлых песчанок на обследуемой территории по выражению (3) составила $N_0=204$ особи, суточный поток нетерриториальных особей $M=16$ экз., улавливаемость $p=0,68$ /сут. Отношение суточного потока нетерриториальных особей к оседлым было равно 8%.

Кривые уловов и оценки популяционных параметров демографических групп красной полевки

Группа		Улов в t -е сутки					Популяционные параметры			
		1-е	2-е	3-и	4-е	Σ	N_0	M	p	$(M/N_0) \times 100\%$
Самки	ad	117	54	33	15	219	196,6	13,7	0,55	7,0
	sad	127	71	42	34	274	185,1	42,8	0,56	23,1
	juv	272	181	136	97	686	563,1	126,8	0,39	22,5
Самцы	ad	73	51	19	31	174	78,0	36,5	0,66	46,8
	sad	127	63	34	32	256	155,7	39,0	0,65	25,0
	juv	381	217	161	131	890	425,4	192,5	0,62	45,3

Соответствие эмпирических уловов для модели отлова с потоком существенно лучше ($\sigma_{e,2}^2=28,9$), чем для модели Лесли ($\sigma_{e,1}^2=293,8$). Остаточная дисперсия суточных уловов в первом случае оказалась в 10,2 раза ниже ($F_{1,12}=120,2$; $\alpha<0,0005$). Численность оседлых животных по регрессии Лесли ($N_0=333$) завышена в 1,6 раза, а улавливаемость ($p=0,38$) занижена в 1,8 раза.

В октябре—ноябре этого же года на неизолированной территории такой же площади был вновь проведен пятнадцатисуточный отлов песчанок. Форма кривой вылова песчанок ($n=788$) практически не изменилась (рис. 2, 2). Улов с 231 особи в первые сутки снизился к девятым до 34 особей, оставаясь до конца отлова на уровне 10—28 особей. По нашим расчетам (3), на данной территории обитало $N_0=359$ оседлых песчанок, поток нетерриториальных животных через площадь облова составил $M=57$ ос./сут, улавливаемость $p=0,49$ /сут. Отношение суточного потока нетерриториальных особей к числу оседлых равно 16%.

Согласие эмпирических уловов с моделью (3) в 3,9 раза лучше, чем с моделью Лесли (4) ($\sigma_{e,2}^2=151,2$; $\sigma_{e,1}^2=594,7$; $F_{1,13}=39,1$ при $\alpha<0,0005$). Численность оседлых песчанок, вычисленная по регрессии Лесли ($N_0=765$), в 2,1 раза завышена, а улавливаемость $p=0,23$ во столько же раз занижена.

Восьмисуточная кривая вылова песчанок ($n=55$) с искусственно изолированной территории площадью в 4,12 га в ноябре—декабре 1949 г. приведена на рис. 2, 3. С первых по четвертые сутки уловы снизились с 32 особей до одной, затем до конца отловов они колебались на уровне 0—3 особи. Обработка данных по формуле (3) показала, что на территории отлова обитало $N_0=50$ оседлых песчанок, поток нетерриториальных животных составил $M=0,9$ ос./сут, улавливаемость $p=0,63$ /сут. Отношение суточного потока нетерриториальных особей к оседлым составило всего 1,7%, что в 4,7—9,4 раза ниже значения этого показателя для песчанок открытых территорий (напомним, что судя по описанию изоляция площади не была полной).

В данном случае степень согласия эмпирических уловов с обсуждаемой моделью ($\sigma_{e,2}^2=1,2$) и моделью Лесли ($\sigma_{e,1}^2=1,3$) практически одинакова ($F_{1,5}=1,5$ при $\alpha>0,25$). Поэтому оценки популяционных параметров, получаемые по этим процедурам, также близки. Численность оседлых песчанок по регрессии Лесли равна $N_0=54$ особи, а улавливаемость $p=0,59$.

Итак, модель (3) дает более низкую долю нетерриториальных песчанок на изолированной территории по сравнению с открытой, что служит прямым доказательством ее адекватности.

Д. Кауфман и др. (Kaufman et al., 1978) приводят данные по десятидневному изъятию тринадцати видов мелких млекопитающих на 12 площадках. Обработав кривые уловов четырех наиболее многочисленных видов грызунов (рис. 3) из родов белоногих хомячков, мешотчатых и кенгуровых прыгунов по процедуре отлова с постоянным потоком (3), мы получили, что во всех случаях эта модель лучше соответствовала эмпирическим уловам, чем модель Лесли. Значения остаточной дисперсии суточных уловов были в 1,6—8,5 раза ниже, чем по модели Лесли.

Среди белоногих хомячков наибольшим отношением суточного потока нетерриториальных особей к оседлым отличался олений хомячок

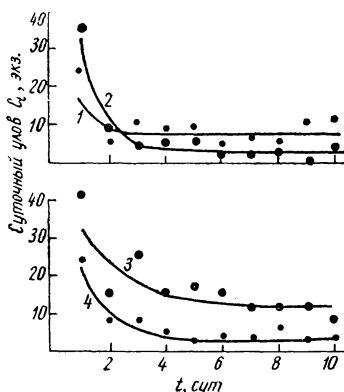


Рис. 3. Кривые вылова четырех видов мелких грызунов: 1 — *Peromyscus maniculatus*: $n=92$, $N_0=9,5$, $M=7,5$, $p=0,97$; 2 — *P. eremicus*: $n=68$, $N_0=41,4$, $M=3,4$, $p=0,73$; 3 — *Perognathus formosus*: $n=169$, $N_0=41,6$, $M=24,1$, $p=0,49$; 4 — *Dipodomys merriami*: $n=68$, $N_0=23,7$, $M=5,8$, $p=0,71$.

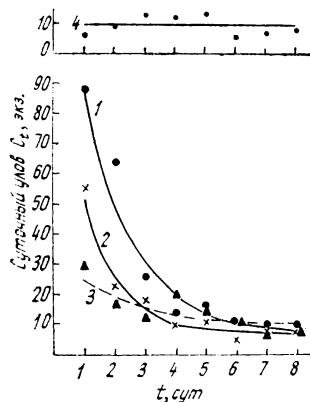


Рис. 4. Кривые вылова демографических групп темной полевки:

1 — размножающиеся самки: $n=237$, $N_0=178,2$, $M=14,2$, $p=0,46$; 2 — размножающиеся самцы: $n=138$, $N_0=71,6$, $M=12,3$, $p=0,61$; 3 — созревшие самцы-сеголетки: $n=121$, $N_0=39,5$, $M=23,9$, $p=0,39$; 4 — неполовозрелые сеголетки: $n=74$, $N_0=0$, $M=23,8$, $p=0,39$.

(*Peromyscus maniculatus*) — 78,1%, наименьшим — кактусовый хомячок (*P. eremicus*) — 8,2%. Этот показатель был также высоким для длиннохвостого мешотчатого прыгуна (*Perognathus formosus*) — 57,8% и кенгурового прыгуна Мерриам (*Dipodomys merriami*) — 24,5%.

Оценки численности оседлых животных в данных случаях по регрессии Лесли были завышены в 1,5—12,6 раза, а их улавливаемость занижена в 1,5—3,1 раза.

Материалы по восьмисуточному отлову разных демографических групп темной полевки (*Microtus agrestis*) на территории 2 га (Myllymäki et al., 1971) также показывают, что и для этого случая кривые суточных уловов хорошо соответствуют модели отлова с постоянным потоком (рис. 4). Отношение суточного потока нетерриториальных особей к оседлым было наименьшим (8%) для размножающихся самок; для размножающихся самцов этот показатель был равен 17,1%. Для созревших самцов сеголеток был характерен значительно больший поток нетерриториальных особей — 60,7%, а для неполовозрелых сеголеток вообще не отмечено снижения последовательных суточных уловов, что говорит об отсутствии среди них оседлых особей. Приняв, что улавливаемость неполовозрелых равна улавливаемости созревших самцов

сеголеток ($p=0,39/\text{сут}$), мы получили приблизительную оценку суточного потока неполовозрелых животных: $M=24$ особи.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для оценки потока нетерриториальных особей в популяциях животных нами разработана модель, позволяющая по данным многосуточного изъятия животных оценивать численность оседлого населения, поток нетерриториальных особей, проходящих через территорию отлова в единицу времени и улавливаемость животных.

Данную модель отлова мы применили к 88 случаям многосуточного изъятия мелких млекопитающих (кроме 19 рассмотренных примеров мы еще дополнительно изучили 69 случаев), и в 81 случае, судя по значениям остаточной дисперсии суточных уловов, предложенная модель отлова лучше, чем модель Лесли, соответствовала кривым вылова. Суммарная остаточная дисперсия суточных уловов, полученная при обработке кривых уловов по предложенной модели, была в 3,1 раза ниже, чем по второй, что по критерию Фишера статистически значимо на 0,5%-ном уровне значимости. Рассмотренные выше эксперименты по отловам песчанок на изолированной и открытых территориях также подтвердили адекватность предложенной модели. Полученные оценки подтверждают, что на открытой территории относительный поток нетерриториальных особей намного выше, чем на изолированной (изоляция не была полной). Анализ кривых вылова различных половозрастных групп лесных и серых полевых свидетельствует о значительно большей доли нетерриториальных животных среди неполовозрелых особей и размножающихся самцов по сравнению с размножающимися самками, что также хорошо согласуется с мнением зоологов, специально исследовавших этот вопрос (Кошкина, 1974; Шилов, 1977 и др.).

Оценки численности и улавливаемости оседлых животных при отсутствии потока нетерриториальных особей можно получить методом Лесли. Но эта процедура малопригодна для случаев, когда на территории отлова одновременно присутствуют и оседлые и нетерриториальные животные. При использовании ее в этих ситуациях оценки численности и улавливаемости животных получаются смещенными: первая — завышена, вторая — занижена, причем смещение оценок возрастает с удлинением продолжительности изъятия и с увеличением суточного потока нетерриториальных особей.

Предложенная модель отлова и процедура расчета могут быть использованы для оценки популяционных параметров различных видов территориальных животных. Кроме метода безвозвратного изъятия, данная модель может применяться и в методе повторного отлова с возвратом. В этом случае для анализа надо брать только вновь пойманных животных.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
28 октября 1986 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. — М.: Мир, 1979. — 362 с.
Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. докт. дисс. — Свердловск, 1974. — 59 с.
Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем. — В кн.: Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1977, с. 336—397.
Поллард Д. Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. — М.: Финансы и статистика, 1982. — 344 с.
Постников Г. Б. Улучшение методики учета численности гребенщиковой и полуденной песчанок в практике борьбы с ними. — В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1955, вып. 4, с. 225—241.
Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. — Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1964, вып. 39, 88 с.

- Ферстер Э., Ренц В. Методы корреляционного и регрессионного анализа. — М.: Финансы и статистика, 1983. — 302 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. — М.: Изд. МГУ, 1977, с. 25—262.
- Andrzejewski R., Petruszewicz K., Walkowa W. Preliminary reports on results obtained with a live trap in confined population of mice. — Bull. Acad. Pol. Sci., 1959, 7, N 9, p. 367—370.
- Gurnell J. Observations on trap response in confined populations of wood mice, *Apodemus sylvaticus*. — J. Zool. Lond., 1978, 185, N 2, p. 279—287.
- Kaufman D. W., Gentry J. B., Kaufman G. A., Smith M. H., Wiener J. G. Density estimation of small mammals: comparison of techniques utilizing removal trapping. — Acta theriol., 1978, 23, N 7, p. 147—171.
- Leslie P. H., Davis D. H. S. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. — J. Anim. Ecol., 1939, 8, p. 94—113.
- Lidicker W. Z. The role of dispersal in the demography of small mammals. — In: Small mammals: their productivity and population dynamics. — Cambridge—L.—N. Y.—Melbourne, 1975, p. 103—128.
- Myllymäki A., Paasikallio A., Häkkinen U. Analysis of standart trapping of *Microtus agrestis* (L.) with triple isotope marking outside the quadrat. — Ann. Zool. Fennici, 1971, 8, p. 22—34.
- Petruszewicz K. Residents and migrants in the population. — Acta theriol., 1983, 28, suppl. 1, p. 128—133.
- Summerlin C. T., Wolfe J. L. Social influences on trap response of the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. — Ecology, 1973, 54, N 5, p. 1156—1159.
-