

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 2

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1989

УДК 591.5+599.32+59.08

ОЦЕНИВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ОСЕДЛЫХ И ПОТОКА ТРАНЗИТНЫХ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ МНОГОСУТОЧНОГО БЕЗВОЗВРАТНОГО ИЗЪЯТИЯ В ОДНОМЕСТНЫЕ ЛОВУШКИ

О. А. Лукьянов

Предложена вычислительная процедура, которая позволяет по последовательным уловам, получаемым методом безвозвратного изъятия, оценивать потенциальную улавливаемость животных, исходную численность оседлых и поток транзитных особей. При этом учитывается конкуренция особей за одноместные ловушки и тип пространственного размещения животных. Процедура апробирована на трех видах лесных полевок. Доля транзитных особей в изученных популяциях значительна и существенно зависит от фазы популяционного цикла. Наибольшее искажение параметров численности наблюдалось при высокой численности животных.

В исследованных по экологии животных С. С. Шварц значительное внимание уделял методам популяционного анализа (Шварц, 1960, 1967, 1980). Подчеркивая исключительную практическую и теоретическую значимость численности и топографической структуры популяции, он предложил ряд разработок по оцениванию численности животных на основе метода безвозвратного изъятия (Шварц, 1960). Отмечая практичность этого метода, С. С. Шварц указал на ограничения, связанные с миграцией и естественным воспроизводством (рождаемостью, смертностью) особей, что существенно сужает спектр применения метода для исследования природных популяций животных.

В данной работе на основе подхода, предложенного С. С. Шварцем, делается попытка преодолеть ограничения метода безвозвратного изъятия с целью его применения для анализа открытых популяций животных. Рассматривается один из наиболее распространенных вариантов метода — изъятие животных одноместными ловушками.

Ранее нами (Лукьянов, 1988) был предложен вариант метода безвозвратного изъятия животных из незамкнутых популяций, позволяющий по последовательным суточным уловам оценивать исходную численность оседлых особей (резидентов) в зоне вылова, поток транзитных животных (мигрантов), проходящих за сутки через эту зону, и улавливаемость животных (вероятность особи быть отловленной за сутки). Использование предложенной процедуры ограничивалось предположением об отсутствии конкуренции между животными за орудия лова. Однако ряд исследователей (Смирнов, 1964; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Коли, 1979) указывает на существенное влияние конкуренции животных за орудия лова на оценки численности и улавливаемости.

Конкуренция животных за орудия лова, проявляющаяся в снижении вероятности поимки каждой последующей особи при непрерывном заполнении ловушек, отмечается для большинства типов ловушек, особенно для одноместных ловушек, которые получили наиболее широкое распространение в практике экологических исследований мелких млекопитающих. Конкуренция зверьков за одноместные ловушки (давилки, живоловки) при одно- или двухразовой их проверке за сутки приводит к недолговечности животных и к искажению оценок численности и улавливаемости, особенно на фазах подъема и пика численности, когда за сутки может заполняться более 25—30% ловушек (Смирнов, 1964; Коли, 1979). Не исключено, что и при депрессии численности конкуренция между особями за ловушки также интенсивна поскольку на этой фазе популяционного цикла грызуны отличаются крайне агрегированным размещением в пространстве (Садыков и др., 1981).

В рамках ранее предложенной нами модели отлова животных из популяции, через которую проходит поток транзитных особей (Лукьянов, 1988), мы решили разработать вычислительную процедуру, учитывающую конкуренцию животных за одноместные ловушки и позволяющую по последовательным суточным уловам оценивать улавливаемость, исходную численность оседлых и поток транзитных животных в единицу времени. В качестве объекта приложения процедуры выбраны полевки рода *Clethrionomys*. Данные по многосуточному изъятию мелких млекопитающих получены нами в 1979—1987 гг. в ходе полевых работ на Южном и Среднем Урале.

МОДЕЛЬ ОТЛОВА ЖИВОТНЫХ И ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ ПРОЦЕДУРА

Предположим, что через территорию, на которой обитает N_0 оседлых особей, в течение суток проходит поток из M транзитных особей. На этой площади расставлено n ловушек для многосуточного безвозвратного отлова животных. Под посещаемостью ловушек животными p_0 будем понимать вероятность животных посетить ловушки за сутки. При этом предполагается, что поток транзитных особей и посещаемость ловушек животными в ходе отлова остаются на одном уровне (в пределах случайного). Число особей PC_t , посетивших ловушки за сутки с номером t , равно произведению посещаемости p_0 на суммарную численность оседлых N_{t-1} и транзитных M особей на территории облова к началу суток:

$$PC_t = p_0 (N_{t-1} + M) = p_0 N_{t-1} + p_0 M. \quad (1)$$

Первое слагаемое в уравнении (1) — число резидентов, посетивших ловушки в сутки t , второе — суточное число посещений ловушек транзитными особями. По своей сути число особей, посетивших ловушки, равно их потенциальному улову в условиях отсутствия конкуренции между животными за ловушки, посещаемость — потенциальной улавливаемости животных. Численность оседлых особей N_{t-1} , оставшихся в зоне изъятия к началу t -х суток, равна разности между их исходной численностью N_0 и числом отловленных резидентов R_{t-1} за предыдущие $t-1$ суток: $N_{t-1} = N_0 - R_{t-1}$. Накопленный улов резидентов R_{t-1} может быть выражен как разность накопленных уловов всех особей K_{t-1} и мигрантов T_{t-1} за $t-1$ суток: $R_{t-1} = K_{t-1} - T_{t-1}$. Подставив это выражение в предыдущее, а его в свою очередь в выражение (1), получаем уравнение, связывающее потенциальный суточный улов животных PC_t в сутки t с исходной численностью оседлых животных N_0 , суточным потоком мигрантов M , общим накопленным уловом K_{t-1} за предыдущие $t-1$ суток отлова, накопленным уловом мигрантов T_{t-1} за данный период и потенциальной улавливаемостью животных p_0 :

$$PC_t = p_0 (N_0 + M) - p_0 K_{t-1} + p_0 T_{t-1}. \quad (2)$$

Выразим потенциальный суточный улов PC_t в сутки с номером t через известные переменные. П. Лесли и Дж. Дэвис (Leslie, Davis, 1939), изучавшие отлов грызунов в одноместные ловушки в условиях случайного размещения (по закону Пуассона) животных по территории, предложили формулу, связывающую потенциальный улов данного вида PC_t с его реальным уловом C_t , уловом других видов F_t , общим числом ловушек n и числом ловушек k_t с неблагоприятными исходами (спущена ловушка, повреждена приманка) в сутки с номером t :

$$PC_t = n (\ln (n - F_t - k_t) - \ln (n - C_t - F_t - k_t)). \quad (3)$$

Условие случайного размещения особей в пространстве не является жестким ограничением при оценке потенциального улова по выраже-

нию (3), поскольку и при агрегированном размещении животных в самих скоплениях особи распределяются, как правило, в соответствии с законом Пуассона. Следовательно, при оценке потенциального улова PC_t надо оперировать не с общим числом ловушек n , расставленных по обследуемой территории, а с числом ловушек n' (соответственно и F'_t, k'_t), попавших в агрегации. Очень полезным при вычислении может оказаться использование двухпараметрического распределения А. В. Смурова (1975), которое позволяет оценивать долю от общего числа проб (ловушек), попадающих в агрегации животных.

Представим накопленный улов мигрантов T_{t-1} в уравнении (2) через известные переменные. Обозначим потенциальный улов мигрантов в сутки t через $Q = p_0 M$, а реальный — через S_t и составим соотношение, связывающее эти уловы с реальным C_t и потенциальным PC_t уловами всех отловленных животных в эти же сутки: $C_t/PC_t = S_t/(p_0 M)$. Таким образом, реальный суточный улов мигрантов можно выразить как $S_t = p_0 M C_t/PC_t$. Тогда накопленный улов мигрантов T_{t-1} за $t-1$ суток будет равен:

$$T_{t-1} = p_0 M \sum_1^t (C_{t-1}/PC_{t-1}) = p M U_{t-1}, \quad (4)$$

где $U_{t-1} = \sum_1^t (C_{t-1}/PC_{t-1})$ — накопленное отношение реального суточного улова к потенциальному за $t-1$ суток.

Подставляя (4) в уравнение (2) и обозначая $p_0(N_0 + M)$ символом A , а $p_0^2 M$ — символом B , получим линейное уравнение, связывающее потенциальный улов животных PC_t в сутки t с исходной численностью резидентов N_0 , суточным потоком транзитных особей M , потенциальной улавливаемостью животных p_0 , накопленным уловом животных K_{t-1} за предыдущие $t-1$ суток ($K_0 = 0$) и накопленным отношением U_{t-1} реальных суточных уловов к потенциальным за $t-1$ суток ($U_0 = 0$):

$$PC_t = A - p_0 K_{t-1} + B U_{t-1}. \quad (5)$$

Это выражение и есть аналитическое представление модели отлова животных в одноместные ловушки в условиях конкуренции животных за орудия лова. Отсюда можно оценить коэффициенты регрессии A , p_0 и B , а по ним интересующие нас параметры p_0 , N_0 и B . Методом наименьших квадратов находим коэффициенты множественной регрессии (5) (Ферстер, Ренц, 1983). Потенциальная улавливаемость животных p_0 равна абсолютному значению коэффициента регрессии при переменной накопленного улова K_{t-1} . Оценки исходной численности резидентов и потока мигрантов, проходящих ежедневно через зону облова, определяются через A , B и p_0 по формулам

$$N_0 = (A | p_0 | - B)/p_0^2; \quad M = B/p_0^2. \quad (5a; 5b)$$

При отсутствии конкуренции животных за ловушки уравнение (5) принимает более простой вид и связывает линейно суточный улов C_t за сутки t с накопленным к этому моменту уловом K_{t-1} и порядковым номером суток отлова ($t-1$) (Лукьянов, 1988):

$$C_t = A - p K_{t-1} + B(t-1). \quad (6)$$

Соответственно, оценки N_0 и M вычисляются по формулам (5a) и (5b), где вместо p_0 подставляют p .

При отсутствии потока транзитных особей ($M=0$) выражение (5) имеет вид $PC_t = A - p_0 K_{t-1}$ и связывает потенциальный суточный улов PC_t с накопленным уловом K_{t-1} к этим суткам. В таком виде оно было впервые предложено П. Лесли и Дж. Дэвисом (Leslie, Davis, 1939) для

оценки численности грызунов, отлавливаемых в одноместные давилки.

В случае отсутствия конкуренции животных за ловушки и потока мигрантов выражение (5) упрощается: $C_t = A - pK_{t-1}$ и связывает суточный улов животных C_t в сутки t с накопленным уловом K_{t-1} к этим суткам. Данное уравнение является частным случаем уравнения П. Лесли и Дж. Дэвиса и предложено Д. Хейне (Haune, 1949).

Вернемся к обсуждению уравнения (5). При выполнении наших предположений ожидаемые потенциальный \hat{PC}_t и реальный \hat{C}_t уловы за t -е сутки равны:

$$\hat{PC}_t = A - p_0 \hat{K}_{t-1} + B \hat{U}_{t-1} \text{ при } \hat{K}_0 = 0; \hat{U}_0 = 0; \quad (7a)$$

$$\hat{C}_t = (n - F_t - k_t) (1 - \exp(-\hat{PC}_t/n)). \quad (7b)$$

Долю дисперсии потенциальных суточных уловов $\sigma_{PC_t}^2$, объясняемую независимыми переменными K_{t-1} и U_{t-1} в уравнении (5) можно оценить по значению квадрата коэффициента множественной корреляции R_M между зависимой переменной PC_t и независимыми переменными K_{t-1} и U_{t-1} . Согласно эмпирических потенциальных уловов PC_t с ожидаемыми \hat{PC}_t оценивается по остаточной дисперсии потенциальных суточных уловов σ_e^2 (Поллард, 1982). Достоверность улучшения согласия эмпирических данных уравнению (5) за счет введения в уравнение Лесли дополнительного регрессора U_{t-1} оценивается по F -критерию методом исключения независимой переменной по ранее предложенной процедуре (Лукиянов, 1988), которая в данном случае оперирует переменными PC_t , K_{t-1} , U_{t-1} .

Число последовательных уловов для расчетов по выражению (5) должно быть больше трех. В случае трех уловов оценки p_0 , M и N_0 при тех же предположениях можно получить по следующим формулам:

$$p_0 = PC_2(PC_1 - PC_3 + C_2 PC_1 / C_1 (1 - PC_1 / PC_2)) / (C_2(PC_2 - PC_1));$$

$$M = PC_1(PC_2 - PC_1 + p_0 C_1) / (p_0^2 C_1); \quad N_0 = M - PC_1 / p_0,$$

где PC_1 , PC_2 , PC_3 — потенциальные суточные уловы животных в первые, вторые и третьи сутки отлова; C_1 и C_2 — суточные уловы животных в первые и вторые сутки.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

При отборе материала мы ставили перед собой цель продемонстрировать приложение обсуждаемой процедуры, с одной стороны, для оценки популяционных параметров рыжей полевки (*C. glareolus*) — одного из наиболее массовых видов полевок рода *Clethrionomys* на контрастных фазах ее популяционной циклики, и с другой — для анализа двух других видов лесных полевок: красной (*C. rutilus*) и красно-серой (*C. rufocanus*), играющих наряду с рыжей полевкой существенную роль в лесных биогеоценозах.

Эксперименты по многосуточному отлову мелких млекопитающих проводились методом ловушко-линий. В качестве ловушек использовали одноместные проволочные капканчики, расставленные в линию на расстоянии 10 м друг от друга. Ловушки проверяли ежедневно в утреннее время. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло картировать места поимок животных. Наряду с этим при каждой проверке регистрировали номера ловушек с неблагоприятными исходами (спущена ловушка, повреждена приманка).

Проанализируем популяционные параметры рыжей полевки на фазах депрессии и пика численности, когда конкуренция особей за односторонние ловушки может существенно меняться, на примере популяции пихтово-еловых лесов Висимского заповедника (Средний Урал).

На фазе пика численности (с 10 по 24 августа 1986 г.) был проведен отлов рыжей полевки в три линии по 45 ловушек. С первых по четвертые сутки уловы рыжей полевки в 135 ловушках снизились с 32 особей до 7, оставаясь затем на этом уровне до конца отлова (рис. 1, а). Статистический анализ распределения поимок зверьков в ловушки показал, что рыжие полевки по территории биотопа размещались агрегированно в соответствии с двухпараметрическим распределением А. В. Смурова (1975). Дисперсия уловов животных в одну ловушку ($\sigma^2=1,33$) существенно превышала соответствующую ей среднюю ($\bar{x}=0,82$; $t=4,1$; $\alpha<0,005$). На основе этих статистик был рассчитан индекс заселенности животными территории $I_A = \bar{x}^2 / (\bar{x}^2 + \sigma^2 - \bar{x})$, оценивающий долю ловушек от их общего числа, попадающих в агрегации жи-

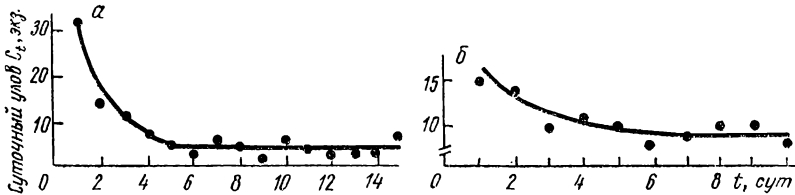


Рис. 1. Кривые вылова рыжей полевки на фазах пика (а) и депрессии (б) численности.

вотных. Его величина может меняться от значений, близких к нулю, до единицы — при случайном размещении животных по территории. По своей сути индекс заселенности является величиной, дополняющей индекс агрегированности А. В. Смурова (1975) до единицы. В данном случае на фазе пика численности значение индекса заселенности рыжей полевкой территории было равно 0,57, примерно 77 ловушек из 135 попали в скопления рыжих полевок, а остальные — на территорию, незанятую животными.

Сопоставление информации о числе ловушек, попавших в агрегации рыжей полевки, и данных непосредственного картирования поимок зверьков позволило выделить на карте ловушки, попавшие в скопления особей этого вида. В агрегациях для каждого суток отлова t были подсчитаны наряду с уловами рыжей полевки C_t уловы F_t других видов (*C. rutilus*, *C. rufocanus*, *p. Microtus*, *p. Sorex*, *Talpa europaea*) и число ловушек k_t с неблагоприятными исходами (спущена ловушка, повреждена приманка). Суммарный улов рыжей полевки за 15 суток составил 111 особей, прочих видов — 140 (3—18 особей/сут), число ловушек с неблагоприятными исходами — 37 (0—5 шт./сут). Используя эту информацию, мы вычислили по формуле (3) при $n'=77$ потенциальные суточные уловы PC_t рыжей полевки, которые из-за конкуренции животных за ловушки оказались на 11—40% выше реальных суточных уловов C_t .

Обработав значения PC_t , K_{t-1} и U_{t-1} по уравнению (5), получили, что в зоне действия 77 ловушек, попавших в агрегации рыжей полевки, обитало $N_0=49,4$ оседлых особей, поток мигрантов через зону изъятия составил $M=5,5$ особей/сут, или 11% от численности резидентов, потенциальная улавливаемость полевок $p_0=0,943$ /сут. Индекс относительного обилия на 100 ловушек для резидентов был равен 64,2 ос., а для мигрантов — 7,1 ос./сут. Соответствие реальных суточных уловов C_t теоретическим \hat{C}_t , рассчитанным по формулам (7), оказалось хорошим

(рис. 1, а). Дисперсия потенциальных суточных уловов $\sigma_{PC_t}^2 = 164,6$ на 98% определялась варьированием значений переменных K_{t-1} и U_{t-1} .

Улучшение согласия потенциальных суточных уловов PC_t модели отлова животных со стационарным потоком (5) по сравнению с моделью Лесли высоко достоверно ($F_{1,12} = 167,5$; $\alpha < 0,0005$). По последней процедуре численность оседлых животных была завышена вдвое, а потенциальная улавливаемость занижена в 2,5 раза.

Оценки исходной численности резидентов, рассчитанные по процедурам, учитывающим (5) и не учитывающим (6) конкуренцию особей за ловушки, различались весьма незначительно — на 1%, оценка потока мигрантов и отношение потока мигрантов к численности резидентов в последнем случае были завышены соответственно на 32,7 и 3,8%, улавливаемость существенно занижена — на 40,5%.

Рассмотрим теперь ситуацию отлова *C. glareolus* в тех же биотопах, но при депрессии численности в следующем 1987 г. Отлов рыжей полевки в линию из 325 ловушек был проведен в период с 28 июня по 8 июля. В первые трое суток уловы полевки снизились с 15 особей до 10, оставаясь затем на этом уровне до конца отлова, что свидетельствует о значительной доле мигрантов в популяции рыжей полевки (рис. 1, б). Полевки на обследованной территории размещались агрегированно, заселенность составила 27%. Суммарный улов второстепенных видов в агрегациях рыжей полевки составил шесть особей (0—1 ос./сут), число ловушек с неблагоприятными исходами 27 (0—6 шт./сут). Потенциальные суточные уловы рыжей полевки оказались на 6—11% выше реальных. Обработка этих переменных по уравнению (5) показала, что в зоне вылова 88 ловушек, попавших в агрегации рыжей полевки, обитало $N_0 = 15,4$ оседлых особей (17,5 ос./100 лов.), поток мигрантов через зону изъятия составил $M = 20$ ос./сут (22,7 ос./сут/100 лов.), суточный поток мигрантов превышал численность оседлых в 1,3 раза, потенциальная улавливаемость полевки была равна $p_0 = 0,496$ /сут. Как и в предыдущем случае, соответствие эмпирических C_t суточных уловов теоретическим \hat{C}_t оказалось хорошим (см. рис. 1, б). Дисперсия потенциальных суточных уловов на 88% определялась варьированием переменных K_{t-1} и U_{t-1} .

Улучшение согласия потенциальных суточных уловов модели отлова со стационарным потоком (5) по сравнению с моделью Лесли статистически достоверно ($F_{1,7} = 11,2$; $\alpha < 0,025$).

Пренебрегая конкуренцией животных за ловушки, мы получили улавливаемость животных и исходную численность резидентов заниженными соответственно на 10 и 5%, суточный поток мигрантов и отношение потока мигрантов к численности резидентов были завышены на 2 и 6%.

Применим обсуждаемую процедуру для оценивания популяционных параметров двух других видов лесных полевков — красно-серой (*C. rufocanus*) и красной (*C. rutilus*), играющих наряду с рыжей полевкой существенную роль в лесных биогеоценозах.

Изъятие красно-серой полевки в линию из 100 ловушек было проведено на Южном Урале (г. Иремель) в подгольцовом поясе с 30 июня по 11 июля 1979 г. (12 суток). Как и в предыдущих случаях, распределение зверьков по территории биотопа было агрегированным и хорошо соответствовало двухпараметрическому распределению А. В. Смурова (1975). Заселенность обследованной территории этим видом составила 60%. Несмотря на значительную флуктуацию последовательных уловов, наблюдается их устойчивое снижение в первые шесть суток до постоянного уровня (рис. 2, а). Всего было отловлено 100 красно-серых полевков. В агрегациях постоянно попадались единичные особи красной

полевки (0—3 ос./сут), суммарный улов которых составил 15 особей. Неблагоприятных исходов ловушек отмечено не было.

Потенциальные суточные уловы красно-серой полевки на 3—23% превышали реальные. Исходная численность оседлых зверьков в скоплениях составляла $N_0=57,2$ ос. (95,3 ос./100 лов.), поток мигрантов — $M=10,4$ ос./сут (17,3 ос./сут/100 лов.), потенциальная улавливаемость — $p_0=0,391$ /сут, отношение суточного потока мигрантов к численности резидентов было равно 18%. В данном случае дисперсия потенциальных суточных уловов красно-серой полевки на 78% обусловливалась варьированием известных переменных K_{t-1} и U_{t-1} , что свидетельствует о хорошем соответствии теоретических уловов эмпирическим (см. рис. 2, а).

Численность резидентов при пренебрежении конкуренцией животных за ловушки была занижена на 4%, суточный поток мигрантов — на 15%, улавливаемость — на 26%, отношение потока мигрантов к численности оседлых было завышено на 2%.

Проанализируем популяционные параметры красной полевки на примере популяции г. Ирмель. С 8 по 15 июля 1982 г. в горно-лесном по-

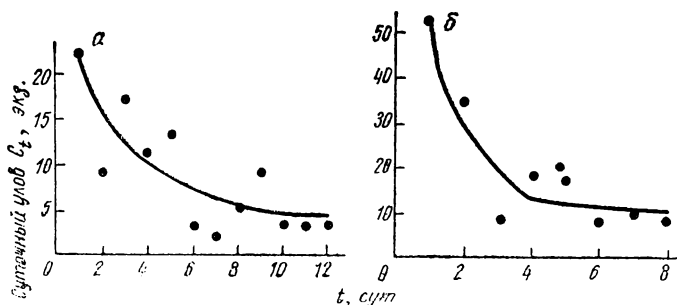


Рис. 2. Кривые вылова красно-серой (а) и красной (б) полевки на г. Ирмель в подгольцовом и горно-лесном поясе.

ясе были проведены восьмисуточные отловы красной полевки в линию из 550 ловушек. Как и у ранее рассмотренных видов, распределение красной полевки по обследованной территории было агрегированным, индекс заселенности равен 0,453, приблизительно 249 ловушек из 550 попали в скопления животных. Уловы полевков в первые трое суток снизились с 52 особей до 8 (см. рис. 2, б), оставаясь затем до конца отлова примерно на этом уровне. Всего за восемь суток отловлено 155 красных полевков. Суммарный улов других видов (*C. glareolus*, *C. rufocanus*, *p. Microtus*, *p. Sorex*) в агрегациях красной полевки составил 67 ос. (3—18 ос./сут), число ловушек с неблагоприятными исходами 69 (0—17 шт./сут).

Потенциальные суточные уловы красной полевки на 2—22% превышали реальные. Численность резидентов в скоплениях была равна $N_0=76,6$ ос. (30,8 ос./100 лов.), поток мигрантов через зону изъятия 249 ловушек составил $M=15,2$ ос./сут (6,1 ос./сут/100 лов.), потенциальная улавливаемость $p_0=0,744$ /сут, отношение суточного потока мигрантов к численности резидентов равнялась 20%. Дисперсия потенциальных суточных уловов $\sigma^2_{PC_t}=434,7$ на 95% определялась варьированием значений известных переменных K_{t-1} и U_{t-1} , что свидетельствует о хорошем соответствии эмпирических данных обсуждаемой модели отлова.

При пренебрежении конкуренцией животных за ловушки численность резидентов и улавливаемость животных были занижены соответственно на 4 и 21%, суточный поток мигрантов и отношение потока мигрантов к численности оседлых были завышены на 14 и 4%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Разработанная нами вычислительная процедура, учитывающая конкуренцию животных за одноместные ловушки и тип пространственного размещения животных, позволяет по последовательным суточным уловам животных из незамкнутых популяций с проходящим через них стационарным потоком транзитных особей оценивать потенциальную улавливаемость животных, исходную численность оседлых особей и суточный поток мигрантов.

Анализ пространственной структуры изученных видов лесных полевок (рыжей, красно-серой и красной) показал, что животные по территории биотопа размещаются агрегированно. Скоплениями было занято от 27 (рыжая полевка) до 60% (красно-серая) обследованной территории. На примере рыжей полевки установлено, что заселенность территории животными существенно зависит от фазы популяционного цикла: при депрессии численности она составляла 27%, при пике возросла более чем в два раза — до 57%.

Относительное обилие резидентов в агрегациях варьировало от 17,5 ос./100 лов. (рыжая полевка) до 95,3 ос./100 лов. (красно-серая). Обилие резидентов среди рыжих полевок при пике численности (64,2 ос./100 лов.) в 3,7 раза превышало их обилие при депрессии (17,5 ос./100 лов.).

Поток мигрантов в агрегациях изученных нами видов лесных полевок был значителен и составлял от 6,1 ос./сут/100 лов. (красная полевка) до 22 ос./сут/100 лов. (рыжая полевка). Значение этого показателя у рыжей полевки существенно зависело от фазы цикла численности: при депрессии оно было максимальным и составляло 22 ос./сут/100 лов., что в три раза превышало поток мигрантов при пике численности. Отношение потока мигрантов к численности оседлых на этих фазах (соответственно 11 и 126%) также очень различалось — более чем в 11 раз. Это можно объяснить повышенной двигательной активностью рыжей полевки при депрессии численности, что обусловлено как поиском половых партнеров (конец июня — начало июля — пик сезона размножения), так и поддержанием информационных связей между особями в условиях низкой численности (Шилов, 1977).

Наличие потока транзитных особей в популяциях мелких грызунов постоянно регистрируется методами мечения и повторного отлова (Petgusewicz, 1985). На площадках мечения наряду с многократно регистрируемыми резидентами регулярно ловятся проходящие особи, которые, по мнению Н. П. Наумова (1977), почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. Функциональное значение этих особей слабо изучено, хотя есть основания предполагать, что мигранты выполняют информационную роль между различными структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен. С. С. Шварц (1967) подчеркивал, что миграционные процессы в популяциях явление неизмеримо более частое, чем это фиксируется прямыми наблюдениями.

Конкуренция особей за одноместные ловушки при одноразовой их проверке в сутки существенно (на 2—40%) занижала реальные суточные уловы всех изученных нами видов лесных полевок, особенно в первые несколько суток (на 11—40%), когда уловы зверьков были наибольшими. Для рыжей полевки конкуренция зверьков за ловушки была характерна как для фазы пика, так и для депрессии численности, хотя в последнем случае она была менее выражена и занижение потенциальных суточных уловов составляло 6—11%, в то время как на фазе пика 11—40%.

В наибольшей степени из-за конкуренции особей за ловушки были искажены оценки потенциальной улавливаемости животных и потока

мигрантов: первая была занижена на 10—41%, вторая отличалась неоднаправленными смещениями, равными по абсолютной величине 2—33%. Наименее были искажены оценки исходной численности оседлых животных: они были занижены на 1—5%. Отношение потока мигрантов к численности резидентов было завышено на 2—35%. Для рыжей полевки наименьшее смещение оценок численности из-за конкуренции животных за ловушки было характерно для фазы депрессии численности, по абсолютной величине оно не превышало 6%.

Таким образом, конкуренция особей за одноместные ловушки влияет на оценки параметров численности: наибольшее искажение параметров наблюдается при высокой численности животных. При наличии конкуренции животных за одноместные ловушки популяционный анализ (оценка численности резидентов, мигрантов) мелких млекопитающих по данным многосуточного изъятия целесообразно проводить по предлагаемой нами процедуре, учитывающей конкуренцию животных за одноместные ловушки. Этот анализ может быть также использован и при повторном отлове животных в живоловки. Предложенная нами ранее процедура (Лукьянов, 1988) должна использоваться в ситуациях, когда конкуренция за ловушки исключена, например при использовании орудий лова непрерывного действия, частой проверки одноместных ловушек, при постановке в точку отлова нескольких ловушек, из которых хотя бы одна при проверке будет оставаться незаполненной.

Развиваемые нами методы, основанные на представлениях С. С. Шварца о популяции, как об открытой динамической системе, принципиально отличаются от наиболее популярных в настоящее время процедур безвозвратного изъятия (Лесли, Хейне, Де Лури, Зиппина и т. п.) тем, что позволяют на практике изучать миграционные потоки в естественных популяциях животных. В этом теоретическая и практическая значимость предлагаемых методов.

Использование данного подхода для исследования ряда видов мелких млекопитающих указывает на широкую распространенность миграционных потоков в популяциях изученных видов (Лукьянов, 1988), что требует более углубленного анализа экологической и эволюционной роли этого явления.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
3 мая 1988 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Колн Г. Анализ популяций позвоночных. — М.: Мир, 1979. — 362 с.
- Лукьянов О. А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия. — Экология, 1988; № 1, с. 47—55.
- Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем. — В кн.: Биологическая кибернетика. М., 1977, с. 336—397.
- Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. — М.: Финансы и статистика, 1982. — 344 с.
- Садыков О. Ф., Баженов А. В., Жигальский О. А., Лукьянов О. А. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних высотных поясов гор Южного Урала. — В кн.: Терриология на Урале. Свердловск, 1981, с. 84—86.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1970, 75, вып. 2, с. 11—26.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. — Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1964, вып. 39, 88 с.
- Смуров А. В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях. — Зоол. журнал, 1975, 54, вып. 2, с. 283—289.
- Ферстер Э., Ренц В. Методы корреляционного и регрессионного анализа. — М.: Финансы и статистика, 1983. — 302 с.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. — Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1960, вып. 21, 51 с.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида. — Зоол. журнал, 1967, 46, вып. 10, с. 1456—1469.

- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 278 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. — М.: Изд-во МГУ, 1977, с. 25—262.
- Haune D. W. Two methods for estimating populations from trapping records. — J. Mammal., 1949, 30, p. 399—411.
- 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.
- Petrusewicz K. Residents and migrants in the population. — Acta theriol., 1983, 28, suppl. 1, p. 128—133.
-