

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 6

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1991

УДК 591.5+599.32+59.08

**ИЗУЧЕНИЕ ПЛОТНОСТИ ОСЕДЛЫХ
И ПОТОКА МИГРИРУЮЩИХ ОСОБЕЙ
В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
МЕТОДОМ БЕЗВОЗВРАТНОГО ИЗЪЯТИЯ**

О. А. Лукьянов

Предлагается анализ, позволяющий по последовательным суточным уловам животных, получаемых с одной и той же территории при двух уровнях интенсивности изъятия или (и) при двух различающихся конфигурациях зон облова, оценивать плотность оседлого населения, поток мигрирующих особей, эффективность изъятия и площадь зоны облова.

Анализ апробирован на популяции рыжей полевки Среднего Урала. Плотность оседлых особей в зависимости от фазы популяционного цикла варьировала от 1 до 51 особей/га. Доля мигрирующих особей в популяции снижалась с увеличением плотности оседлых. Радиус облова ловушек изменялся от 5 до 25 м, достигая максимальных значений при наименьшей плотности резидентов.

В большинстве популяционных исследований животных оценка численности является одной из наиболее важных, поскольку от нее в конечном итоге зависят наши представления о различных структурных и функциональных показателях популяций. На практике для получения оценок численности животных широко используется метод безвозвратного изъятия (Коли, 1979; Seber, 1982).

подавляющая часть процедур (Смирнов, 1964; Leslie, Davis, 1939; DeLury, 1947; Hayne, 1949; Zippin, 1956; Ricker, 1958), предназначенных для обработки уловов, получаемых методом безвозвратного отлова, предполагает оценивание исходной численности животных, обитавших на обследуемой территории до начала изъятия, и их улавливаемости — доли отлавливаемых животных за единицу времени. При этом предполагается, что популяция закрыта (воспроизводство и миграционные процессы отсутствуют), а площадь облова известна априори.

Данные предположения накладывают серьезные ограничения на применимость этих процедур для анализа открытых природных популяций животных. В связи с этим возникает необходимость в разработке подхода, позволяющего анализировать открытые популяции.

Ранее нами был предложен анализ популяций мелких млекопитающих, позволяющий на основе уловов, получаемых методом безвозвратного изъятия, оценивать численность оседлых и поток мигрирующих особей (Лукьянов, 1988, 1989). В данной работе мы расширяем рамки предложенного анализа в целях его применения для изучения плотности оседлого населения, потока мигрирующих особей, площади облова, показателей улавливаемости животных. Наряду с этим решается вопрос о модификации метода ловушко-линий для получения исходной информации.

Объектом анализа были выбраны полевки рода *Clethrionomys*, играющие существенную роль в лесных биоценозах. Данные по многосуточному изъятию мелких млекопитающих получены в ходе полевых работ на Среднем Урале (Висимский заповедник) в период с 1986 по 1988 гг.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОТЛОВА И ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ ПРОЦЕДУРА

Предположим, что на территории облова площадью S и периметром Q , которые определяются конфигурацией размещения и радиусом действия ловушек R , исходно обитает N_0 оседлых особей, плотность которых обозначим d_0 . Через эту площадь в течение суток проходит поток из M мигрантов,¹ величина которого пропорциональна периметру зоны облова, то есть $M = m \cdot Q$, где m — показатель миграции, равный числу особей, пересекающих единицу длины периметра за сутки. Для определенности плотность резидентов будем выражать числом особей на гектар (ос./га), а показатель миграции — числом особей, пересекающих периметр гектара за сутки (ос./P га/сут). На этой территории расставлено k ловушек, концентрация которых ($f = k/S$) определяет интенсивность изъятия животных; эффективность изъятия, отражающую «привлекательность» ловушек и активность животных, обозначим a . Эти две величины (a и f) связаны с ранее использованным нами показателем улавливаемости животных p (вероятность особи быть отловленной за единицу времени) зависимостью: $p = 1 - e^{-a \cdot f}$, отражающей факт возрастания улавливаемости животных с увеличением интенсивности и эффективности изъятия животных (Рикер, 1979). Примем, что улавливаемость одинакова для всех животных и не изменяется в процессе отлова.

На основании этих представлений можно предложить выражение (вывод приведен в Приложении), связывающее последовательные уловы C_t с порядковым номером суток отлова t , исходной плотностью оседлых особей d_0 , коэффициентом миграции m , площадью S и периметром Q зоны вылова (соответственно с радиусом действия ловушек R), эффективностью изъятия a , концентрацией ловушек f и случайной погрешностью ε_t :

$$C_t = d_0 S (1 - e^{-af}) e^{-af(t-1)} + mQ (1 - e^{-af}) + \varepsilon_t. \quad (1)$$

Это выражение является аналитическим представлением процесса безвозвратного отлова животных из популяции, включающей оседлых и мигрирующих особей с территории известного размера.

К сожалению, невозможно получение оценок интересующих нас популяционных показателей на основе последовательных уловов, получа-

¹ Под миграцией подразумеваются процессы как направленного, так и ненаправленного перемещения особей, не имеющих на данный момент времени индивидуальных участков. Миграция в данном смысле отождествляется с часто применяемым в литературе понятием — подвижность населения (Наумов, 1955; Ивантер, 1975).

емых только при одном уровне интенсивности изъятия, либо при одном и том же отношении периметра к площади облова, от которого зависит величина потока мигрантов. Это выполнимо лишь при условии одновременного получения информации о последовательных уловах при двух разных уровнях концентрации ловушек в зоне отлова (f_1 и f_2), либо при двух разных конфигурациях отлова, определяющих неравенство Q_1/S_1 и Q_2/S_2 . При этом предполагается, что популяционные показатели животных (d_0 , m , a , R) в зонах облова одинаковы. В данном случае выражение для последовательных суточных уловов C_t , получаемых в двух разных зонах отлова ($i=1, 2$) принимает следующий вид:

$$C_t = d_0 \sum_{i=1}^2 S_i (1 - e^{-af_i}) e^{-af_i(t-1)} + m \sum_{i=1}^2 Q_i (1 - e^{-af_i}) + \varepsilon_t. \quad (2)$$

Зная формальный вид выражений для площадей (S_1 и S_2) и периметров (Q_1 и Q_2) зон облова, то есть их зависимость от радиуса действия ловушек и технических характеристик отлова (конфигурация, число ловушек, интервал между ними), можно по последовательным суточным уловам животных C_t и соответственному порядковому номеру суток t оценить по регрессии (2) плотность оседлых особей d_0 , показатель миграции m , эффективность изъятия ловушек a , размерные характеристики зоны вылова (S и Q), а также радиус действия ловушек R . Для этого целесообразно воспользоваться итеративной вычислительной процедурой Ньютона — Гаусса — Марквардта² (Демиденко, 1984), суть которой заключается в подборе таких значений популяционных показателей (d_0 , m , a , R), которые бы минимизировали сумму квадратов случайных погрешностей ε_t . При этом мерой адекватности эмпирических уловов теоретическим, рассчитанным на основе оцененных параметров, является коэффициент корреляции r между этими уловами, квадрат которого показывает, какая доля дисперсии последовательных суточных уловов обусловлена оцененными популяционными показателями и порядковым номером суток отлова.

МЕТОДЫ ОТЛОВА ЖИВОТНЫХ

На основе изложенных представлений о процессе отлова животных предлагаются модификации метода ловушко-линий, позволяющие получать исходную информацию по последовательным уловам животных, которая лежит в основе расчетов интересующих нас популяционных показателей. При разработке технической стороны методов предполагалось, что при отловах должны создаваться условия для двух разных уровней интенсивности изъятия животных и (или) формирования уловов с различным соотношением оседлых и мигрирующих особей. Это выполнимо, если в рамках метода предполагается возможность создания двух зон облова, различающихся концентрацией ловушек и (или) своими размерными характеристиками, в частности отношением периметра к площади. Повышение концентрации орудий лова в одной из зон должно приводить к возрастанию улавливаемости животных, а увеличение отношения периметра к площади — к повышению доли мигрантов в уловах.

Для практической работы было апробировано три модификации метода ловушко-линий: 1) метод основной и конкурирующих линий, 2) метод линии и одиночных ловушек и 3) метод основной и дополнительных линий (см. рис. 1).

Метод основной и конкурирующих линий (метод «вилки») включает в себя основную (неконкурирующую) линию длиной l_1 (на ее осно-

² Программы для оценивания параметров регрессии (2) составлены нами на основе алгоритмов, разработанных З. Демиденко (1984) на языке ФОРТРАН-4 и реализованы на ЭВМ СМ-3.

ве предусматривается получение обычной информации метода ловушко-линий) и две или три линии длиной l_2 . Последние размещаются параллельно друг другу на расстоянии, априорно меньшем диаметра участка обитания животных, их зоны облова взаимно перекрываются, что должно создавать условия для более интенсивного изъятия животных в зоне действия конкурирующих линий по сравнению с основной и (или) приводить к уменьшению периметра к площади облова, в результате чего доля мигрирующих особей в уловах конкурирующих линий должна снижаться в сравнении с уловами основной линии. В результате создаются предпосылки для оценивания популяционных показателей по последовательным уловам по регрессии (2). Использование последней подразумевает знание формул, связывающих площади и периметры зон облова основной и конкурирующих линий с радиусом действия ловушки R и техническими характеристиками линий. Если интервал между крайними конкурирующими линиями обозначить b , то площади (S_1 и S_2) и периметры (Q_1 и Q_2) зон вылова основной и трех конкурирующих линий (рис. 1, а) соответственно равны:

$$S_1 = 2Rl_1 + \pi R^2/2, \quad S_2 = b(R + l_2) + bR/2 + 2l_2R + \pi R^2/2,$$

$$Q_1 = R(\pi - 2) + 2l_1, \quad Q_2 = \pi R + (b^2 + 4R^2)^{1/2} + 2l_2 + b.$$

Для модификации с двумя конкурирующими линиями (рис. 1, б) выражения для площадей зон облова основной и конкурирующих линий такие же, а периметры рассчитываются по следующим формулам:

$$Q_1 = R(\pi - 1) + 2l_1, \quad Q_2 = \pi R + (b^2 + R^2)^{1/2} + 2l_2 + b.$$

Метод линии и одиночных ловушек (рис. 1, в) предполагает, что в зоне действия линии создаются условия для более высокой интенсивности изъятия, а доля мигрантов в уловах ниже по сравнению с одиночными ловушками (предполагается, что зоны действия последних не перекрываются). Площади и периметры зон облавливания линии длиной l и n одиночных ловушек связываются с радиусом изъятия ловушек R следующими выражениями:

$$S_1 = \pi R^2 + 2Rl, \quad S_2 = n \cdot \pi R^2, \quad Q_1 = 2(\pi R + l), \quad Q_2 = 2n\pi R$$

Метод основной и дополнительных линий (рис. 1, г) основывается на тех же предположениях, что и предыдущие модификации. В уловах на дополнительных укороченных линиях, площади облова которых не перекрываются, доля транзитных особей должна быть больше, чем на основной линии, в связи с более высоким отношением периметра к площади зоны облова. При равенстве интервалов между ловушками основной и дополнительных линий интенсивность изъятия должна быть выше первой вследствие большей концентрации ловушек в зоне облова. Если длину основной линии обозначить l_1 , а длину дополнительных линий l_2 ($l_2 < l_1$), то выражения для площадей (S_1 и S_2) и периметров (Q_1 и Q_2) зон действия основной и дополнительных линий имеют следующий вид:

$$S_1 = \pi R^2 + 2Rl_1, \quad S_2 = n(\pi R^2 + 2Rl_2),$$

$$Q_1 = 2(\pi R + l_1), \quad Q_2 = 2n(\pi R + l_2).$$

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Предлагаемый подход был использован нами для анализа популяционных показателей рыжей полевки (*C. glareolus*) в ходе одного цикла динамики численности. Исследования выполнены в пихтово-еловых первобытных, условно-коренных и коротко-производных лесах.

В 1986 г. (пик численности) было проведено две серии экспериментов на основе метода основной и конкурирующих линий (см. рис. 1, а, б). В первой серии (10—23 августа) использовался вариант основной (45 давилок) и трех конкурирующих линий (каждая из 45 давилок), во второй (26 августа—9 сентября) — вариант основной (30 давилок) и двух конкурирующих линий (каждая из 15 ловушек). Расстояние между ловушками в линиях составляло соответственно 10 и 5 м, а интер-

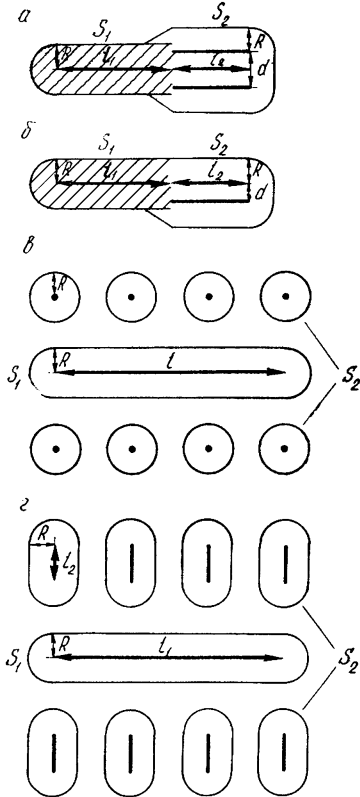


Рис. 1. Схема зон облова трех модификаций метода ловушечных линий (обозначения приведены в тексте):

а — метод основной и трех конкурирующих линий; б — метод основной и двух конкурирующих линий; в — метод линии и одиночных ловушек; г — метод основной и дополнительных линий.

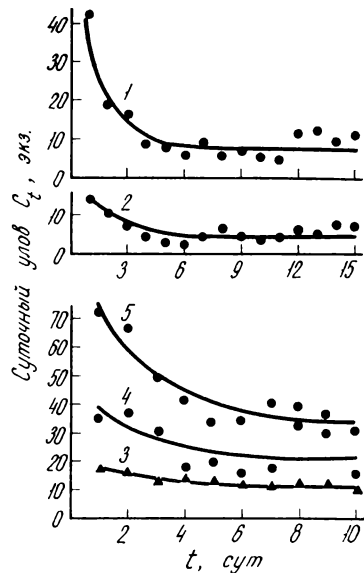


Рис. 2. Кривые вылова рыжей полевки, полученные разными методами:

1 — метод основной и трех конкурирующих линий; 2 — метод основной и двух конкурирующих линий; 3, 4 — метод линии и одиночных ловушек (третий и четвертый эксперименты); 5 — метод основной и дополнительных линий.

вал между крайними конкурирующими линиями — 20 и 10,5 м. Отлов животных продолжался 15 суток при одноразовой проверке давилок за сутки. В первой серии отловлено 177 особей, во второй — 269. Приманкой служил хлеб, смоченный растительным маслом. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать места поимок животных.

Третий и четвертый эксперименты были проведены на основе метода основной линии и одиночных ловушек (см. рис. 1, в) при депрессии численности рыжей полевки в 1987 г. Третий (27 июня—8 июля) включал основную линию из 325 давилок, расставленных с интервалом 8 м друг от друга, и 33 одиночные ловушки, размещенные в 40 м от линии и в 80 м друг от друга. В четвертом эксперименте (12—22 августа) порядок размещения ловушек был идентичен, но основная линия включала 310 давилок, а число одиночных ловушек было равно 31. Продол-

жительность изъятия животных в этих экспериментах составила десять суток: в первом случае было отловлено 128 особей, во втором — 253.

Пятый эксперимент был проведен на фазе подъема численности рыжей полевки на основе метода основной и дополнительных линий (см. рис. 1, в) в период с 17 по 26 июля 1988 г. Система отлова включала основную линию из 160 давилок и восемь дополнительных линий из 5 ловушек. Интервал между ловушками на основной и дополнительных линиях был равен соответственно 8 и 4 м. Дополнительные линии находились в 150 м друг от друга и в 35—40 м от основной линии. Отлов животных продолжался десять суток, в течение которых было поймано 444 особи.

Популяционные показатели рыжей полевки,
полученные на основе предлагаемых модификаций
метода ловушко-линий

№ экспери- мента	Показатели						
	d_0	m	K_m	a	R	S	r
1	25,4	2,9	11,3	120,9	6,9	2,13	0,97
2	51,4	7,0	13,7	46,4	5,5	0,33	0,84
3	1,4	2,0	142,9	152,2	24,9	19,56	0,90
4	14,6	3,3	22,3	46,9	5,1	2,78	0,63
5	23,3	9,9	42,6	112,5	15,6	5,06	0,95

Примечание: d_0 — плотность оседлых (ос./га); m — поток мигрантов (ос./P га/сут); $K_m = (m/d_0) \cdot 100\%$ — показатель подвижности населения; a — эффективность изъятия; R — радиус облова ловушки (м); S — площадь облова системы (га); r — коэффициент корреляции между эмпирическими и теоретическими уловами.

Наши представления о взаимодействии ловушек в предлагаемых методах отлова полностью подтвердились. Из-за большего перекрытия зон облова ловушек на конкурирующих линиях по сравнению с основной суммарный улов на давилку на последней был существенно ($\alpha < 0,01$)³ выше (1,47 — в первом эксперименте и 1,74 — во втором), чем на первых (соответственно 0,82 и 1,24). Суммарный же улов на одну одиночную ловушку в третьем (0,7) и четвертом (1,4) эксперименте существенно ($\alpha < 0,001$) превосходил соответственные показатели (0,3 и 0,7) на основной линии. В пятом эксперименте он был значительно меньше ($\alpha < 0,001$) на основной линии (1,92) по сравнению с дополнительными (3,43), поскольку на каждую ловушку коротких добавочных линий приходилась большая площадь вылова, чем на ловушку основной.

Последовательные суточные уловы рыжей полевки, полученные в этих экспериментах, приведены на рис. 2, причем для второй серии представлены усредненные данные по трем повторностям. Для всех рассмотренных случаев в общем было характерно постепенное снижение последовательных суточных уловов в ходе изъятия, сменяемое в конечном итоге их стабилизацией на некотором определенном уровне. Это свидетельствует о наличии на территории облова в населении рыжей полевки двух групп особей: оседлых, хотя бы в течение времени проведения эксперимента привязанных к облавливаемой территории, и мигрантов, проходящих за краткий период через зону изъятия (Бердюгин, 1983; Лукьянов, 1988, 1989).

Популяционные показатели рыжей полевки, рассчитанные на основе регрессии (2), приведены в таблице. Отметим в целом хорошее совпадение эмпирических и теоретических суточных уловов, получаемых на основе оцененных параметров (рис. 2). Коэффициент корреляции

³ Статистическая значимость доказана по критерию χ^2 .

между этими рядами уловов достаточно высок (0,63—0,97) и показывает что дисперсия последовательных уловов на 40—94% определялась оцененными популяционными показателями и порядковым номером суток отлова. Это свидетельствует о правильности представлений, положенных в теоретическую основу процесса отлова животных.

Плотность оседлых особей в летне-осенний период на фазе пика численности равнялась 25—51 ос./га, при депрессии — 1—15 ос./га, на фазе нарастания численности — 23 ос./га. В течение сезона наблюдалось нарастание плотности оседлых, более четко проявляющееся на стадии депрессии численности. В то же время поток мигрантов по фазам популяционной динамики менялся менее значительно и колебался от 2 до 10 ос./P га/сут. Коэффициент подвижности населения (по Наумову, 1955), равный отношению суточного потока мигрантов к численности резидентов, варьировал в широких пределах: от 11 до 143%. Эффективность изъятия, величина которой в первую очередь зависит от привлекательности приманки, активности животных, а также от конкуренции животных за ловушку, изменялась от 46 при максимальной плотности животных до 152 — при минимуме численности. Радиус облова ловушки (соответственно и ширина зоны вылова, равная удвоенному радиусу) изменялся пятикратно (от 5 до 25 м), достигая максимальных значений при наименьшей плотности оседлых особей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вопрос о динамической плотности млекопитающих был поставлен более полувека назад Ю. Раллем (1936). На ряде видов грызунов он показал, что население животных на участках территории ограниченного масштаба складывается из постоянных обитателей этих участков и временных посетителей, интенсивность и характер перемещений которых определяют величину динамической плотности. При этом отмечалось, что наличие посетителей в населении — нормальное явление, приводящее к постоянным ненаправленным перемещениям животных в пространстве. «Эти миграции, происходящие во всевозможных направлениях, замечаются исследователями обычно тогда, когда принимают характер единоустремленных и массовых передвижений» (Ралль, 1936, с. 481). Кроме того, Ю. Ралль полагал, что изучение динамической плотности может дать новое освещение различных сторон экологии животных и должно служить предметом широких экологических исследований.

Н. П. Наумов (1977), обобщая результаты исследований по экологии мелких млекопитающих, подчеркивал, что бездомные особи, ненаправленно перемещающиеся, почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. По его мнению, эти особи выполняют информационную роль между различными структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен.

И. А. Шилов (1977) в сводке по популяционной экологии животных приводит многочисленные доказательства в пользу того, что в составе популяций, помимо оседлых особей, всегда имеются и внутривидовые мигранты, не имеющие в данный момент участков. Эта категория животных служит основным источником восполнения убыли оседлых зверьков. «Практически все оседлые особи через какой-то промежуток времени оставляют свои участки и начинают ненаправленные перемещения, вновь оседая в других местах» (Шилов, 1985, с. 249).

Многочисленные исследования подтверждают это представление о популяции как о структурированной единице, включающей оседлых и мигрирующих особей (Петрусевич, 1962; Кошкина, 1974; Лобачев,

Шенброт, 1980; Никитина, 1980; Пантелеев и др., 1980; Бердюгин, 1983; Смирин и др., 1987; Chelkowska, Ryszkowski, 1967; Klevezal, Mina, 1984; Petruszewicz, 1985).

Ранее нами на основе этих представлений были разработаны процедуры, позволяющие оценивать статический (численность оседлых) и динамический (поток мигрантов) компоненты населения на основе последовательных суточных уловов, получаемых методами безвозвратного изъятия или повторного отлова (Лукьянов, 1988, 1989). Но эти процедуры дают возможность получать оценки параметров безотносительно к территории облова, поскольку площадь последней, как правило, остается неизвестной исследователю. Поэтому закономерно возникла задача разработки процедуры, позволяющей получать абсолютные оценки плотности оседлых и потока мигрирующих особей, пересекающих единицу периметра зоны вылова в единицу времени.

На основе теоретического исследования проблемы нами предлагаются как методы сбора первичной информации, так и ее дальнейшей математической обработки с целью получения абсолютных оценок численности интересующих нас структурных группировок животных и количественных характеристик зоны облова. Предлагаемые методы отлова основываются на традиционном и широко распространенном методе ловушко-линий, который удобен для практического использования, и позволяют в отличие от исходного получать не только относительные, но и абсолютные оценки численности животных.

Данные методы сбора первичной информации и ее математической обработки были применены для анализа популяционных параметров рыжей полевки. Прямая проверка полученных данных, к сожалению, вряд ли возможна, но существующий фактологический материал по популяционной экологии мелких млекопитающих позволяет нам на качественном уровне проверить биологический смысл полученных результатов оценивания. Для этого мы проанализировали уровень значений оцененных параметров и их взаимосвязь.

В наших экспериментах плотность оседлых особей рыжей полевки в хитово-еловых лесах Среднего Урала варьировала от 1,4 до 51,4 ос./га, что хорошо укладывается в диапазон существующих оценок плотности («Европейская рыжая полевка», 1981). Другой величиной, которую можно подвергнуть логическому анализу, является ширина зоны вылова линии, или радиус облова ловушки. По своему внутреннему содержанию эта величина если не тождественна, то пропорциональна радиусу среднего участка обитания оседлых животных (MacLulich, 1951). При тождественности полученные оценки радиуса участка обитания более всего соответствуют оценкам средней дистанции (Mazurkiewicz, 1983) или радиусу сигма-участка Дж. Калхуна (Calhoun, 1963). В наших экспериментах радиус среднего участка обитания рыжей полевки варьировал от 5,1 до 24,9 м, а площадь соответственно от 0,008 до 0,19 га, что вполне согласуется с размерами участков особей данного вида, оцениваемых по методу средней дистанции (Mazurkiewicz, 1983).

Связь между плотностью оседлых особей и календарным периодом отлова положительна ($r=0,8$), что соответствует существующим представлениям о нарастании численности популяции в период сезона размножения. Зависимость радиуса участка обитания (радиуса облова ловушки) от плотности оседлых особей отрицательна ($r=-0,66$), что также согласуется с известными фактами (Шилов, 1977; «Европейская рыжая полевка», 1981). Более того, изменение площади участка обитания S рыжей полевки от плотности d_0 в данном случае аппроксимируется гиперболической регрессией (рис. 3), коэффициент корреляции между S и $1/d_0$ равен 0,93, что согласуется с существующими представ-

лениями о связи размера участка обитания с плотностью мелких грызунов (Окулова и др., 1971).

Из других зависимостей, проверяемых на качественном уровне, можно остановиться на связи эффективности изъятия a с плотностью оседлых d_0 и потоком мигрантов m . Поскольку при отловах мы пользовались одноместными давилками, то при увеличении численности животных возрастание конкуренции зверьков за орудия лова должно приводить к снижению эффективности изъятия, что и наблюдалось на самом деле ($r_{a,d_0} = -0,62$; $r_{a,m} = -0,24$).

Не исключено наличие слабой положительной связи между потоком мигрантов и плотностью оседлых, относительная же доля транзитных животных в населении с увеличением плотности оседлых зверьков закономерно снижалась (рис. 4), что может служить иллюстрацией авто-

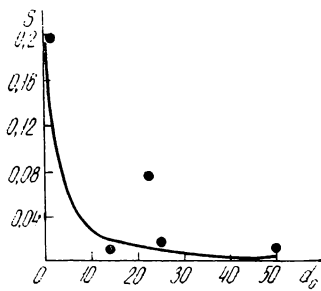


Рис. 3. Зависимость площади участка обитания S (га) рыжей полевки от плотности оседлых особей d_0 (экз./га).

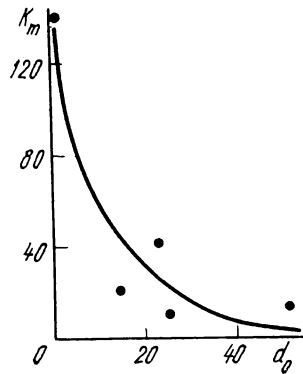


Рис. 4. Зависимость коэффициента подвижности населения K_m (%) рыжей полевки от плотности оседлых особей d_0 (экз./га).

регулярной информационной роли мигрантов в поддержании целостности исследуемой популяции рыжей полевки.

Аналогичные факты были зарегистрированы для многих видов мелких млекопитающих (Наумов, 1955; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Stiskei, 1960). Н. П. Наумов (1955) рост подвижности населения в годы низкой численности животных связывает с образованием поселений, для чего необходима некоторая минимальная плотность. Поскольку при падении численности зверьков часто сохраняются единичные рассредоточенные особи, то поиски партнеров, ведущие к возникновению поселения, могут быть причиной высокой подвижности зверьков в это время. Э. В. Ивантер (1975) не исключает опосредованного влияния недостаточности кормовых ресурсов, обуславливающих низкую численность животных, на возрастание подвижности особей в связи с поиском корма. Он также указывает на возможность совместного проявления этих причин.

Следует отметить, что данный подход к оценке подвижности населения мелких млекопитающих параллельно с нами разрабатывался и другими зоологами, предложившими различные варианты оценивания оседлых и подвижных особей (Щипанов, Куприянова, 1981; Бердюгин, 1983; Смирин и др., 1987). В обсуждаемом аспекте достаточно важным представляется результат, полученный Ю. М. Смириним с соавторами (1987), подтвердивший сходство оценок подвижности мелких млекопитающих, основанных на методах безвозвратного изъятия и животолова, что подчеркивает объективность информации, получаемой первым методом.

На основании приведенных выше доказательств можно заключить, что предлагаемые нами методы дают правильное представление о показателях численности популяции. В отличие от наиболее популярных в настоящее время процедур безвозвратного изъятия (Лесли, Хейне, ДеЛури, Рикера, Зиппина, Смирнова и др.), предусматривающих одним из неперемных условий замкнутость популяции на территории известного размера, обсуждаемый нами подход основывается на более реалистичных представлениях о популяции как об открытой динамической системе и позволяет на практике изучать и количественно оценивать как статические, так и динамические свойства естественных популяций животных.

Предлагаемые методы дают возможность получать информацию о таких популяционных параметрах, как плотность оседлых, поток мигрантов, проходящих за единицу времени через зону облова, средний размер участка обитания животных, общая площадь облова, эффективность изъятия животных. Поскольку эти методы являются производными от метода ловушко-линий, они удобны для использования в различных типах ландшафта и позволяют получать на их основе не только абсолютные показатели численности различных видов животных, но и относительные индексы обилия, что очень важно для дальнейшего накопления и переосмысления информации, получаемой методом ловушко-линий (Кучерук и др., 1963). Кроме методов безвозвратного изъятия, данный подход может применяться и в методах мечения с повторным отловом животных.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Исходя из предположений, принятых в разделе «Теоретические основы отлова...», суточный улов C_t в t -е сутки отлова равен произведению улавливаемости животных p на суммарную численность оседлых N_{t-1} и мигрирующих M особей, находившихся на этой территории к началу t -х суток:

$$C_t = pN_{t-1} + pM + \varepsilon_t. \quad (1.1)$$

Число оседлых, оставшихся в зоне вылова к началу t -х суток, равно $N_{t-1} = N_0 \cdot q^{t-1}$, где N_0 — исходная численность резидентов до отлова, $q = 1 - p$ — дополнение суточной вероятности поимки до единицы, $(t-1)$ — число суток, в течение которых животные избегают отлова. Подставляя выражение для N_{t-1} в (1.1), получаем уравнение зависимости улова за t -е сутки C_t от порядкового номера суток отлова t , исходной численности оседлых особей N_0 , потока мигрантов M , суточной улавливаемости животных p и случайной погрешности улова ε_t :

$$C_t = N_0 p \cdot q^{t-1} + pM + \varepsilon_t. \quad (1.2)$$

Это уравнение является нелинейным аналогом ранее предложенной нами линейной регрессии (Лукьянов, 1988).

Введем в это уравнение компоненты плотности оседлых особей d_0 и площади облова S . Очевидно, что исходная численность оседлых равна $N_0 = d_0 S$. Суточная улавливаемость животных связывается с площадью облова выражением $p = 1 - e^{-a \cdot f}$ (Рикер, 1979), где a — эффективность изъятия, $f = k/S$ — концентрация ловушек. Поток мигрантов пропорционален периметру зоны вылова Q , то есть $M = m \cdot Q$, где m — коэффициент миграции, равный числу транзитных особей, пересекающих единицу длины периметра за сутки. Подставляя выражения для N_0 , M , p , q в (1.2), получаем уравнение (1) из раздела «Теоретические основы отлова...».

ЛИТЕРАТУРА

- Бердюгин К. И. Некоторые методические аспекты изучения степени оседлости и миграционной активности в популяциях грызунов. — В кн.: Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983, с. 13—17.
- Демиденко Е. З. Нелинейная регрессия. Ч. 2. Программы. — М., 1984. — 72 с.
- Европейская рыжая полевка. — М.: Наука, 1981. — 352 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. — Л.: Наука, 1975. — 245 с.
- Колн Г. Анализ популяций позвоночных. — М.: Мир, 1979. — 362 с.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1974. — 59 с.
- Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Евсеева В. С., Заклинская В. А. Опыт критического анализа методики количественного учета грызунов и насекомых при помощи ловушко-линий. — В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963, с. 218—227.
- Лобачев В. С., Шенброт Г. И. Тушканчики. — В кн.: Итоги мечения млекопитающих. М., 1980, с. 147—153.
- Лукьянов О. А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия. — Экология, 1988, № 1, с. 47—55.
- Лукьянов О. А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки. — Экология, 1989, № 2, с. 32—41.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок. — В кн.: Вопросы красной, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. М., 1955, с. 179—202.
- Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем. — В кн.: Биологическая кибернетика. М., 1977, с. 336—397.
- Никитина Н. А. Рыжие полевки. — В кн.: Итоги мечения млекопитающих. М., 1980, с. 189—219.
- Окулова Н. М., Аристова В. А., Кошкина Т. В. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов в тайге Западной Сибири. — Зоол. журнал, 1971, 50, вып. 6, с. 908—915.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Елисеев Л. Н. Водяная полевка. — В кн.: Итоги мечения млекопитающих. М., 1980, с. 248—258.
- Петрусевич К. К. Экологическая характеристика мигрирующей части популяции мелких грызунов. — В кн.: Вопросы экологии. Т. 6. М., 1962, с. 116.
- Ралль Ю. Характер передвижений мышевидных грызунов на небольших площадках. — Зоол. журнал, 1936, 15, вып. 3, с. 472—482.
- Ринкер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — 408 с.
- Смирин Ю. М., Шипанов Н. А., Шилова С. А., Касаткин М. В. Изучение пространственной структуры тундровых популяций сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) и полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) с помощью мечения зверьков. — Биол. науки, 1987, № 12, с. 45—52.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. — Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1964, вып. 39, 88 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. — М.: Изд-во МГУ, 1977, с. 25—262.
- Шилов И. А. Физиологическая экология животных. — М.: Высшая школа, 1985. — 328 с.
- Шипанов Н. А., Куприянова И. Ф. К методике изучения пространственной дифференциации населения буроzubок. — В кн.: Фауна и экология позвоночных животных. М., 1981, с. 73—80.
- Calloun J. B. The social use of space. — In: Physiological mammalogy. V. 1. N. Y.—London: Acad. Press, 1963, p. 1—187.
- Chelkowska H., Ryszkowski L. Causes of higher abundance estimates of small rodents at the edges of sampling areas in forest ecosystems. — Ekologia Polska, Ser. A, 1967, 15, N 37, p. 737—746.
- DeLury D. B. On the estimation of biological populations. — Biometrics, 1947, 3, p. 145—167.
- Hayne D. W. Two methods for estimating populations from trapping records. — J. Mammal., 1949, 60, p. 399—411.
- Kleveza I. G. A., Mina M. V. Tetracycline label as a method of field studies of individual growth and population structure in rodents. — Lynx, 1984, 22, p. 67—78.
- 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.
- MacLulich D. A. A new technique of animal census, with examples. — J. Mammal., 1951, 32, 3, p. 318—328.
- Mazurkiewicz M. Spatial organization of the population. — Acta theriol., 1983, 28, suppl. 1, p. 117—127.

- Petrusewicz K. Residents and migrants in the population. — *Acta theriol.*, 1983, 28, suppl. 1, p. 128—133.
- Ricker W. E. Uses of marking animals in ecological studies: the marking of fish. — *Ecology*, 1956, 37, p. 665—670.
- Seber G. A. F. The estimation of animal abundance and related parameters. — London—High Wycombe, 1982. — 653 p.
- Stickel L. F. Peromyscus ranges at high and low population densities. — *J. Mammal.*, 1960, 41, N 4, p. 433—441.
- Zippin C. An evaluation of the removal method of estimating animal populations. — *Biometrics*, 1956, N 12, p. 163—169.
-