

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

№ 1

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1993

УДК 591.5+599.32+59.08

**АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ МИГРАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

О. А. Лукьянов

Обосновывается подход, позволяющий по многосуточным отловам мелких млекопитающих оценивать как величину их миграции, так и исходную численность животных на территории обследования. Применение процедуры для ряда видов мелких грызунов показывает, что предложенная модель обладает высокой разрешающей способностью.

У проанализированных видов интенсивность миграции животных варьировала в широких пределах; более высокой она была у самцов в сравнении с самками и у неполовозрелых животных по сравнению с размножающимися.

На примере популяции рыжей полевки Среднего Урала показано, что между вероятностью миграции особей и их обилием существует отрицательная зависимость, свидетельствующая о репарационной роли плотностнозависимой миграции в нестабильных условиях среды обитания.

В настоящее время, исходя из теории популяционной экологии и эмпирических фактов, все большее значение в качестве одного из основных механизмов поддержания устойчивости популяций мелких млекопитающих отводится процессам миграции (см. обзоры Gaines, McCleughan, 1980; Stenseth, 1983). С одной стороны, полагают, что миграционные процессы являются одним из основных механизмов, плотностнозависимой регуляции (Krebs et al., 1969, 1973; Myers, Krebs, 1971; Lidicker, 1973; Boonstra, Krebs, 1977; Tamarin, 1977; Abramsky, Tracy, 1979). С другой стороны, миграции отводят основную роль в процессах колонизации видом новых территорий, а также рассматривают ее в качестве одного из ведущих механизмов поддержания существования локальных популяций и, следовательно, устойчивости вида в целом (Наумов, 1955; Andrzejewski, Kajak, Pieczynska, 1963; Reddingius, den Boer, 1970; Roff, 1974; Petruszewicz, 1983). К сожалению, эти положения во многом носят декларативный характер и вследствие слабой разработанности методических приемов изучения миграции в естественных популяциях мелких млекопитающих недостаточно обоснованы конкретными эмпирическими данными.

Все сказанное выше определяет актуальность исследований, связанных с анализом процессов миграции в естественных популяциях мелких млекопитающих. Цель данной работы заключалась в разработке подхода, позволяющего количественно анализировать численность и миграционные процессы в популяциях мелких млекопитающих и обсуждении на его основе роли миграционных процессов в поддержании устойчивости популяций мелких млекопитающих.

В качестве объекта приложения разрабатываемого подхода были выбраны мелкие грызуны следующих систематических групп: полевки родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Arvicola*, мыши рода *Apodemus*, песчанки рода *Meriones*, суслики рода *Citellus*. Данные по многосуточным отловам полевок рода *Clethrionomys* получены нами на Южном, Среднем и Северном Урале в 1979—1990 гг. Остальной материал по этой и другим группам грызунов взят из литературных источников.

ЭМПИРИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ АНАЛИЗА МИГРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Материал для анализа миграционных процессов получен методом многосуточного безвозвратного изъятия животных, который в своем традиционном варианте используется для сбора первичной информации и оценки численности населения. Для оценивания исходной численности населения животных на территории облова используют ряд процедур (Смирнов, 1964; Leslie, Davis, 1939; DeLury, 1947; Hayne, 1949; Ricker, 1956), основанных на хорошо развитой теории отлова животных из замкнутых популяций, в которых воспроизводственные и миграционные процессы не выражены. Исходя из этих представлений ожидается, что последовательные уловы животных за единицу времени будут снижаться в соответствии с законом геометрической прогрессии (Смирнов, 1964; Лукьянов, 1983; Seber, 1982), приближаясь по мере увеличения продолжительности изъятия к нулю.

Анализ собственных материалов по многосуточному безвозвратному изъятию полевок рода *Clethrionomys*, а также данных по ряду видов мелких млекопитающих, полученных другими авторами, свидетельствует

о существовании значительных противоречий между эмпирическими процессами отлова животных из естественных открытых популяций и теоретическими представлениями об этих процессах, ожидаемыми из свойств замкнутых популяций.

Для иллюстрации приведем полученные нами данные (рис. 1) по десятисуточному изъятию рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в пихтово-еловом лесу Среднего Урала (Висимский заповедник) в июле 1988 и 1989 гг. (линия из 160 ловушек). В обоих случаях имело место постепенное снижение последовательных уловов в первые пять суток изъятия, после чего следовал период их стабилизации. Подобный характер кривых вылова рыжей полевки и желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) наблюдался в Беловежском национальном парке (Puzek, Olszewski, 1971) осенью 1964—1968 гг. (рис. 2). Снижение последовательных уловов с последующей их стабилизацией было зарегистрировано (рис. 3) при пятнадцатисуточном отлове водяной полевки (*Arvicola terrestris*) на площадке 5,76 га в августе 1967 г. на юго-западе Финляндии (Myllymaki, 1971).

Аналогичная картина характерна и для многосуточных кривых мечения мелких млекопитающих, когда в качестве последовательных суточных уловов рассматривают уловы вновь помеченных особей. Например, данные по мечению японской полевки (*Microtus montebelli*) на площадке 0,36 га в августе 1967 г. (Tanaka, Kanamori, 1967) свидетельствуют о том, что в первые пять-шесть суток уловы вновь помеченных животных постепенно снизились с тридцати до пяти особей, оставаясь до конца эксперимента примерно на этом уровне (рис. 4). Это же характерно (Tanaka, 1970) и для красно-серой полевки (*Cl. rufocanus bedfordiae*) (рис. 5).

Выход последовательных уловов на постоянный уровень отмечался только в тех случаях, когда отлов мелких млекопитающих производили на неизолированных территориях. При изоляции территории эффект плато исчезал, и последовательные уловы снижались по экспоненциальному закону в соответствии с существующей концепцией отлова животных закрытых популяций. Об этом однозначно свидетельствуют данные многосуточного отлова песчанок рода *Meriones*, полученные Г. Б. Постниковым (1955) в Волжско-Уральских песках. На неизолированных площадках последовательные суточные уловы песчанок постепенно снижались в течение семи-девяти суток, после чего стабилизировались на определенном уровне (рис. 6). В то же время на искусственно изолированной территории кривая вылова песчанок в соответствии с экспоненциальным законом быстро приближались к нулю. Аналогичную картину вылова сусликов р. *Citellus* на изолированных и неизолированных площадках наблюдали И. З. Климченко и др. (1955) (рис. 7).

Приведенные выше материалы свидетельствуют о том, что выход на плато многосуточных кривых вылова мелких млекопитающих при их отлове из природных популяций обусловлен открытостью, неизолированностью этих популяций и определяется миграционной активностью животных. Следовательно, в рассматриваемом случае уровень асимптоты кривых вылова может служить показателем интенсивности миграционных процессов в популяциях.

Поскольку в данном случае не представляется возможным дифференцировать миграцию по отдельным ее состояниям (см. Endler, 1977) мы используем термины «миграция» и «миграционные процессы» в широком понимании. Суть понимаемых нами миграционных процессов была сформулирована Ю. Раллем (1936). По мнению этого исследователя, население животных конкретной территории складывается из постоянных обитателей и временных посетителей. Наличие посетителей — нормальное явление, приводящее к постоянным ненаправленным пере-

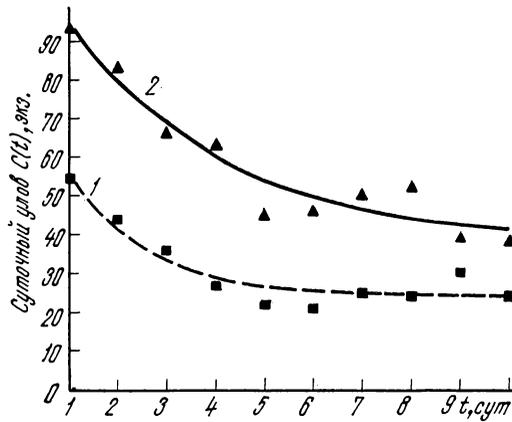


Рис. 1. Кривые вылова рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в пихтово-еловом лесу в линию из 160 ловушек. Средний Урал, Висимский заповедник.

1 — 17—26 июля 1988 г.; 2 — 16—25 июля 1989 г.

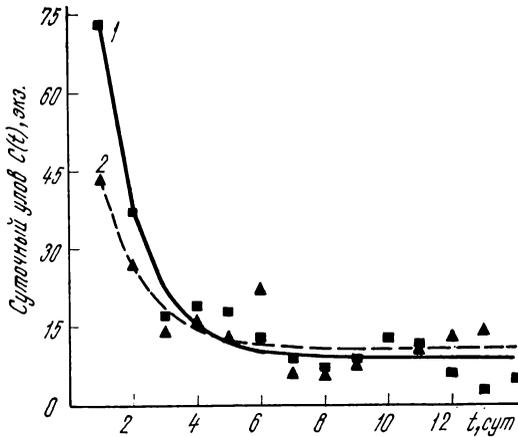


Рис. 2. Кривые вылова желтогорлой мыши (*Ardomys flavicollis*) — 1 и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) — 2 по четырем сериям модифицированного метода стандартного минимума. Усредненные данные. Осень 1964—1968 гг. Беловежский национальный парк, Польша (по Русек, Olszewski, 1971).

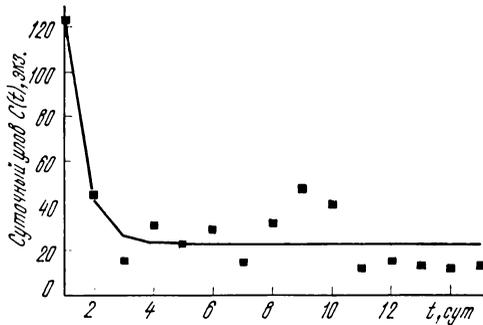


Рис. 3. Кривая вылова водяной полевки (*Arvicola terrestris*) на площадке размером 5,76 га в августе 1967 г. Юго-западная Финляндия (по Муллутоми, 1971).

Рис. 4. Кривая мечения японской полевки (*Microtus montebelli*) на площадке мечения размером 0,36 га в августе 1967 г. Префектура Нагано, Япония (по Такака, Капатори, 1967).

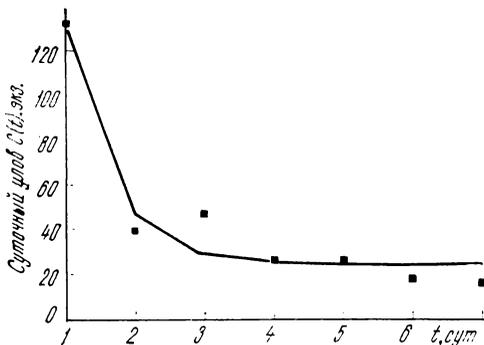
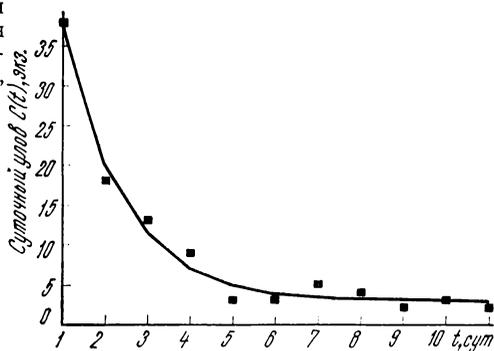


Рис. 5. Кривая мечения красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) на площадке мечения размером 0,5 га в августе 1969 г. Япония (по Такака, 1970).

Рис. 6. Кривые вылова песчанок (род *Meriones*) на неизолированной (1) и изолированной (2) территориях. Волжско-уральские пески (по Постникову, 1955).

Неизолированная территория: 16 площадок, суммарная площадь облова — 30 га, суммарный улов — 1161 особей, апрель — ноябрь 1948 г.; изолированная территория: 4 площадки, суммарная площадь облова — 4,12 га, суммарный улов — 55 особей, ноябрь — декабрь 1949 г.

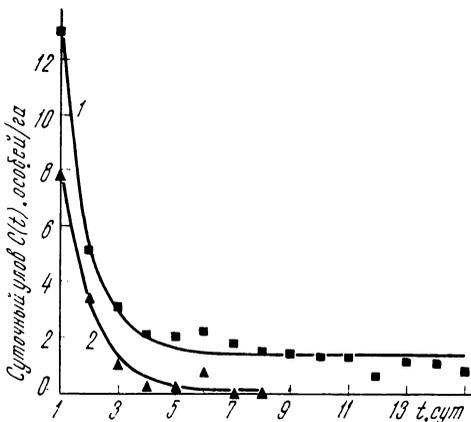
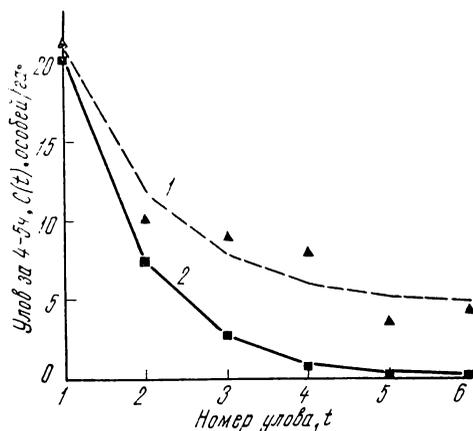


Рис. 7. Кривые вылова взрослых сусликов (р. *Citellus*) на неизолированных (1) и изолированных (2) площадках. Ставропольский край (по Климченко и др., 1955).

Неизолированная территория: 21 площадка, суммарная площадь облова — 7,25 га, суммарный улов — 408 особей; изолированная территория: 16 площадок, суммарная площадь облова — 4 га, суммарный улов — 125 особей.



мещениям животных в пространстве. Н. П. Наумов (1977) отмечал, что бездомные ненаправленно перемещающиеся особи почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть.

Последующие исследования дополнили это представление и показали вероятностный характер явления «оседлости-мигрантности». Согласно И. А. Шилову (1985), практически все оседлые особи через какой-то промежуток времени оставляют свой участок и начинают ненаправленные перемещения, оседая в других местах. Вероятностный взгляд расширил представление о явлении «оседлости—мигрантности», но в то же время он не противоречит распространенной классификации животных на оседлых и мигрантов, поскольку в каждый момент времени особи могут быть отнесены к одному из этих типов.

Приведенный выше набор эмпирических данных свидетельствует о распространенности миграционных явлений в естественных популяциях мелких млекопитающих, что и определяет актуальность разработки количественной модели отлова животных из открытых популяций, основанной на представлении о вероятностном характере явления «оседлости — мигрантности».

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ОТЛОВА

Предположим, что на территории облова, где производится много-суточное безвозвратное изъятие животных, исходно обитает N_0 особей. В случае, если концентрация ловушек в ходе отлова остается постоянной, то логично полагать, что скорость изменения численности животных в зоне облова будет складываться из положительных и отрицательных компонент, связанных с притоком особей с сопредельной территории, а также их оттоком и изъятием из зоны вылова. Если плотность животных на сопредельной территории равна исходной в зоне облова и не изменяется в течение периода изъятия, то представленное выше утверждение может быть выражено дифференциальным уравнением:

$$dN/dt = -(g + m) \cdot N + m \cdot N_0, \quad (1)$$

где dN/dt — скорость изменения численности в зоне облова; N_0 — исходная численность животных в зоне облова и на сопредельной территории; N — текущая численность животных в зоне в момент времени t ; m и g — мгновенные коэффициенты миграции и изъятия. В случае, если изъятие отсутствует, численность населения в зоне облова не изменяется (т. е. $dN/dt = 0$) и происходит лишь его перераспределение по территории за счет миграции. Когда же численность в зоне снижена в результате изъятия, для этой территории будет характерен приток особей, равный по величине $m \cdot (N_0 - N)$. В результате этого притока численность животных в процессе изъятия не снижается до нуля, а стабилизируется на определенном уровне.

Поскольку скорость изменения улова во времени dC/dt пропорциональна произведению мгновенного коэффициента изъятия животных g на их численность N в зоне облова (Засосов, 1969):

$$dC/dt = g \cdot N, \quad (2)$$

то поочередное решение этих уравнений приводит к выражению, связывающему последовательные уловы в единицу времени C_t с исходной численностью животных в зоне облова и на фоне N_0 , мгновенными коэффициентами изъятия g и миграции m , порядковым номером улова t и случайными отклонениями уловов ε_t :

$$C_t = g \cdot N_0 \cdot (g + m)^{-1} \cdot [m + g \cdot (g + m)^{-1} \cdot (1 - e^{-g}) \cdot e^{-(g+m)(t-1)}] + \varepsilon_t. \quad (3)$$

Это выражение и есть аналитическое представление модели отлова животных из открытых популяций, характеризующихся определенным

уровнем миграции. Исходя из свойств уравнения (3) ожидается, что при отлове животных из незамкнутых популяций их последовательные уловы будут постепенно убывать, в конечном итоге выходя на плато, величина которого пропорциональна миграционной активности животных и их исходной численности на территории отлова.

Выражение (3) относится к классу нелинейных регрессий. Оценки параметров этой регрессии (N_0 , g , m) находятся по последовательным суточным уловам C_t и их порядковым номерам t численными методами. В данном случае целесообразно использовать итеративную вычислительную процедуру Марквардта (Дрейпер, Смит, 1987), суть которой заключается в подборе таких значений популяционных показателей N_0 , g , m , которые минимизируют сумму квадратов случайных погрешностей ε_t .

Мгновенные коэффициенты для лучшей их интерпретации удобно преобразовывать в показатели, характеризующие соответственно вероятность особей мигрировать в единицу времени: $v=1-e^{-m}$, и вероятность особей быть отловленными за единицу времени: $p=1-e^{-g}$.

При отсутствии миграционных потоков в популяции, то есть когда вероятность миграции особей в единицу времени равна нулю и они характеризуются абсолютной оседлостью, регрессия последовательных уловов на сутки отлова (3) принимает вид

$$C_t = N_0 p (1 - p)^{t-1} \quad (4)$$

и связывает суточный улов C_t с исходной численностью животных в зоне отлова N_0 , вероятностью их поимки за единицу времени $p=1-e^{-g}$ и номером суток отлова t . Это уравнение характеризует отлов животных из замкнутых популяций. В таком виде оно было предложено В. С. Смирновым (1964) и к нему сводятся известные регрессии (Лесли, Хейне, Делури, Рикера), характеризующие отлов животных из замкнутых популяций. Исходя из этого уравнения становится понятной формальная основа утверждения, что кривые вылова животных закрытых популяций убывают в соответствии с законом геометрической прогрессии.

Следует подчеркнуть, что все положения обсуждаемой модели полностью переносимы и на методы мечения животных. В данном случае в качестве последовательных уловов за единицу времени следует рассматривать уловы вновь помеченных особей либо уловы животных, впервые отловленных в данном туре.

АНАЛИЗ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ РАЗНЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

Применим обсуждаемую модель отлова животных для количественного изучения миграционных процессов в популяциях мелких грызунов, используя для этого материал по многосуточному отлову разных видов, который уже обсуждался в предыдущем разделе, а также новые данные.

Анализ десятисуточных кривых вылова рыжей полевки, полученных нами в пихтово-еловых лесах Среднего Урала с помощью линии из 160 ловушек (рис. 1), показал следующее. В июле 1988 г. в зоне облова протяженностью приблизительно 1,6 км исходная численность полевок составила $N_0=188$ особей, вероятность их миграции — $v=0,164/\text{сут}$, вероятность поимки — $p=0,344/\text{сут}$. В июле 1989 г. обилие рыжей полевки на этой трансекте возросло: исходная численность составила $N_0=561$ особь, вероятность их миграции — $v=0,091/\text{сут}$, вероятность поимки за сутки — $p=0,204$. Дисперсия последовательных уловов в первом эксперименте на 91%, а во втором — на 93% детерминировалась моделью отлова. Эти факты свидетельствуют о том, что миграционная

активность рыжей полевки в изученных местообитаниях достаточно высока: соответственно 16 и 9 особей из 100 могли за сутки покинуть зону облова, либо войти на нее из сопредельных территорий.

Близкие значения миграционной активности рыжей полевки и желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) были получены на основании анализа (рис. 8) очень значительных по объему материалов, собранных в 30 сериях методом стандартного минимума сотрудниками Института экологии Польской академии наук (Ryszkowski, 1969/1970): вероятность миграции рыжей полевки была равна $v=0,05/\text{сут}$, желтогорлой мыши — $v=0,071/\text{сут}$. Дисперсия последовательных уловов обоих видов более чем на 99 % определялась предложенной моделью отлова.

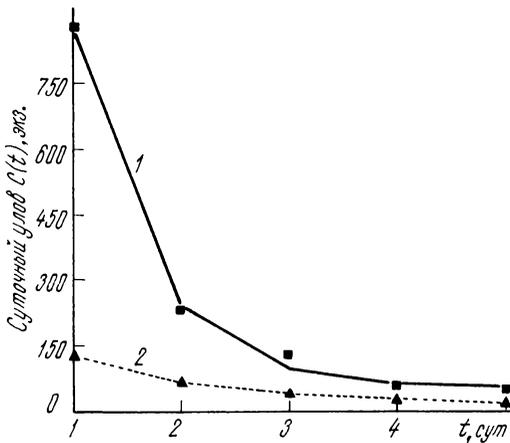


Рис. 8. Кривые вылова рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) — 1 и желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) — 2 по тридцати сериям метода стандартного минимума. Польша, 1964—1968 гг. (по Ryszkowski, 1969/1970).

zowski, 1971), собранным в осенние сезоны 1964—1968 гг. модифицированным методом стандартного минимума. Средняя исходная численность рыжей полевки на площадке облова стандартного минимума составила $N_0=103$ особи, вероятность миграции — $v=0,117/\text{сут}$, вероятность поимки — $p=0,457/\text{сут}$, коэффициент детерминации — $R^2=0,816$. Для желтогорлой мыши оценки этих параметров были соответственно равны: $N_0=148$, $v=0,064/\text{сут}$, $p=0,512/\text{сут}$, $R^2=0,957$.

О существовании значительных миграционных потоков в популяции водной полевки на юго-западе Финляндии свидетельствуют материалы А. Миллимьяки (Myllymäki, 1971) (см. рис. 3). В данном случае исходная численность водной полевки на площадке размером 5,76 га в августе 1967 г. составляла $N_0=158$ животных, вероятность миграции — $v=0,146/\text{сут}$, вероятность поимки — $p=0,778/\text{сут}$. Дисперсия эмпирических уловов на 84 % определялась предложенной моделью.

Судя по данным Р. Танаки и М. Канамори (Tanaka, Kanamori, 1967), миграционные процессы характерны и для японской полевки. В августе 1967 г. (см. рис. 4) исходная численность полевки на площадке мечения размером 0,36 га составила $N_0=80$ экз., вероятность миграции — $v=0,037/\text{сут}$, вероятность поимки — $p=0,483/\text{сут}$, при этом дисперсия уловов на 93% определялась моделью отлова. Об этом же свидетельствуют и данные по мечению красно-серой полевки (см. рис. 5), полученные Р. Танакой (Tanaka, 1970) в августе 1969 г. на площадке мечения 0,5 га: исходная численность составила $N_0=176$ особей, вероятность миграции за сутки — $v=0,139$, суточная вероятность поимки — $p=0,749$. Коэффициент детерминации был равен 0,95.

Особый интерес для верификации модели представляют сравнительные эксперименты по отлову мелких млекопитающих на открытых и изолированных территориях. Применение предложенной модели для анализа многосуточных кривых вылова песчанок (см. рис. 6), полученных Г. Б. Постниковым (1955) в Волжско-Уральских песках, дало

следующие результаты. На неизолированной территории, судя по данным отлова песчанок на 32 площадках суммарной площадью изъятия 30 га, в период с апреля по октябрь 1948 г. исходная численность песчанок в среднем составляла $N_0=21,4$ ос./га, вероятность их миграции за сутки — $v=0,067$, вероятность поимки — $p=0,618$ /сут. Дисперсия последовательных уловов на 98 % детерминировалась предложенной моделью анализа. На искусственно изолированной территории (4 площадки суммарной площадью 4,12 га) характер отлова песчанок в ноябре-декабре 1949 г. был иным. Поскольку вероятность миграции песчанок за сутки не отличалась от нуля ($v=0,007\pm 0,015$), поэтому логично было для анализа этих данных использовать модель отлова животных из замкнутых популяций, характеризующихся отсутствием миграционных процессов. Применение регрессии Смирнова показывает, что на этой территории исходная численность песчанок составляла $N_0=13,1$ ос./га, а вероятность их поимки — $p=0,60$ /сут; модель на 99 % объясняла разброс эмпирических данных.

Такого же рода эксперименты были проведены на сусликах. Обработывая данные И. З. Климченко и др. (1955) по отлову сусликов на открытых и изолированных площадках в Ставропольском крае (см. рис. 7), мы получили следующие результаты. На открытых площадках ($s=7,25$ га) исходная численность животных равнялась $N_0=45,2$ ос./га, вероятность их миграции составила $v=0,459$ /сут, а вероятность поимки особей — $p=0,974$ /сут. На изолированных площадках ($s=4$ га) миграция особей отсутствовала ($m=-0,009$). Применение процедуры Смирнова показывает, что на этой территории исходная численность сусликов составляла $N_0=32$ ос./га, вероятность их поимки — $p=0,995$ /сут. В первом случае дисперсия последовательных уловов на 94 % детерминировалась уравнением (3), во втором случае — на 99,9 % уравнением (4).

Таким образом, применение предложенной процедуры анализа открытых популяций к эмпирическим данным, полученным из естественных популяций грызунов, демонстрирует здравый смысл результатов популяционного оценивания. Обсуждаемая модель объясняет, как правило, 80—95 % дисперсии последовательных уловов мелких грызунов. Отметим, что миграционная активность проанализированных видов различалась более чем на порядок. Наибольшая подвижность населения была характерна для представителей родов *Citellus* и *Arvicola*, наименьшая — для полевок рода *Microtus*; песчанки рода *Meriones*, лесные полевки рода *Clethrionomys* и мыши рода *Apodemus* в этом ряду занимают промежуточное положение. Для всех случаев явного прерывания миграционных процессов изоляцией оценки вероятности миграции статистически достоверно не отличались от нуля.

МИГРАЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ОСОБЕЙ РАЗНЫХ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП

Применим обсуждаемую модель отлова для количественного анализа миграционной активности особей разных демографических групп. Вначале проанализируем собственные материалы по четырехсуточным отловам красной полевки (*Clethrionomys rutilus*), полученные на Южном и Северном Урале в 1978—1982 гг. (см. таблицу). Методом ловушко-суток в 14 320 ловушек было отловлено 2499 полевок, которые были разделены в отношении каждого пола на три демографические группировки: ad — перезимовавшие особи, sad — половозрелые сеголетки, juv — неполовозрелые сеголетки.

Анализ последовательных суточных уловов по предложенной процедуре показывает, что наименьшая миграционная активность была характерна для перезимовавших самок ($v=0,033$ /сут), наибольшая —

для перезимовавших самцов ($v=0,133/\text{сут}$) и неполовозрелых самцов-сеголеток ($v=0,175/\text{сут}$). В целом у самцов более высокая вероятность миграции ($v=0,122-0,175/\text{сут}$) по сравнению с самками ($v=0,033-0,10/\text{сут}$). В возрастном аспекте большая миграционная активность свойственна сеголеткам. В исследуемых случаях дисперсии последовательных уловов на 87—99 % были обусловлены предложенной моделью отлова.

Последовательные четырехсуточные уловы и оценки популяционных параметров шести демографических группировок красной полевки

Группа	Улов в t-е сутки					Популяционные параметры			
	1-с	2-е	3-и	4-е	Σ	N_0	v	p	R^2
Самки									
ad	117	54	33	15	219	222	0,033	0,55	0,996
sad	127	71	42	34	274	267	0,097	0,51	0,999
juv	272	181	136	97	686	850	0,064	0,35	0,998
Самцы									
ad	73	51	19	31	174	168	0,133	0,48	0,866
sad	127	63	34	32	256	222	0,122	0,60	0,996
juv	381	217	161	131	890	769	0,175	0,53	0,999

Анализ кривых вылова неразмножающихся и размножающихся особей обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*), полученных в Западной Польше (Gromadzki, Trojan, 1971) (рис. 9), свидетельствует о том, что

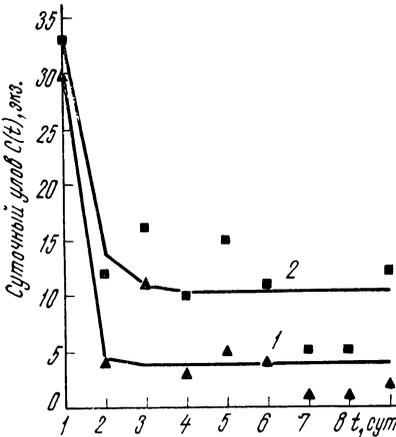


Рис. 9. Кривые вылова размножающихся (1) и неразмножающихся (2) особей обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) на площадке размером 7 га в сентябре 1967 г. Западная Польша (по Gromadzki, Trojan, 1971).

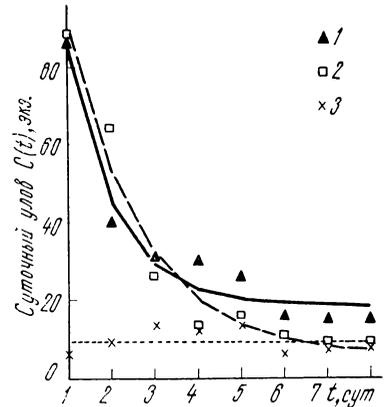


Рис. 10. Кривые вылова особей разных демографических групп пашенной полевки (*Microtus agrestis*) на двух одногектарных площадках в июне 1969 г. Финляндия (по Myllymaki et al., 1971).

1 — половозрелые самцы; 2 — половозрелые самки; 3 — неполовозрелые.

миграционная активность неразмножающихся особей ($v=0,26/\text{сут}$) выше размножающихся ($v=0,13/\text{сут}$).

Судя по кривым вылова пашенной полевки (*Microtus agrestis*) (рис. 10), полученным в Финляндии (Myllymaki et al., 1971), наиболь-

шая миграционная активность зарегистрирована для неполовозрелых особей ($v=0,999/\text{сут}$), которые, по-видимому, были представлены только нетерриториальными расселяющимися особями. Достаточно высокий уровень подвижности был характерен также для половозрелых самцов ($v=0,119/\text{сут}$). Наоборот, размножающиеся самки были представлены только оседлыми территориальными особями, и их суточная вероятность миграции ($v=0,027\pm 0,026$) статистически достоверно не отличалась от нуля.

Анализ кривых вылова особей разных возрастных групп водяной полевки (*Arvicola terrestris*) (рис. 11), полученных А. Миллимаки (Myllymaki, 1971) на юго-западе Финляндии, свидетельствует о том, что миграционная активность прибылых особей ($v=0,198/\text{сут}$) значительно выше, чем перезимовавших животных ($v=0,069/\text{сут}$).

Результаты проведенного анализа миграционной активности особей разных демографических групп полевков родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Arvicola* свидетельствуют о существовании определенной связи между подвижностью и демографическими характеристиками особей. Миграционная активность в целом более интенсивна у самцов в сравнении с самками и у неполовозрелых животных по сравнению с участвующими в размножении. Крайние положения на шкале миграционной активности занимают размножающиеся самки, характеризующиеся максимальной степенью оседлости, и неполовозрелые сеголетки, представленные в значительной своей части расселяющимися нетерриториальными животными. Промежуточное положение между этими демографическими группировками по подвижности занимают половозрелые самцы, миграционная активность которых достаточно высока.

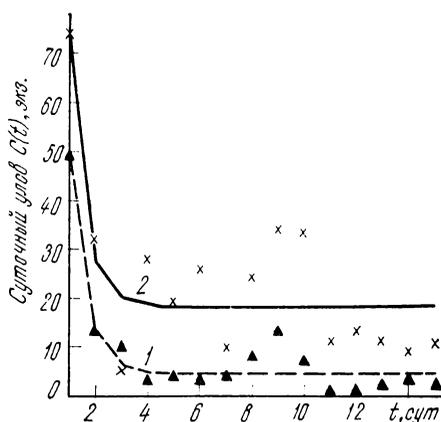


Рис. 11. Кривые вылова перезимовавших особей (1) и сеголеток (2) водяной полевки (*Arvicola terrestris*) на площадке размером 5,76 га в августе 1967 г. Юго-западная Финляндия (по Myllymaki, 1971).

ЗАВИСИМОСТЬ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ ОСОБЕЙ ОТ УРОВНЯ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

Применим предложенный подход для анализа зависимости интенсивности миграционных процессов в популяциях мелких грызунов от уровня их численности, используя для этого материал по рыжей полевке на Среднем Урале (Висимский заповедник), полученный в 1986—1990 гг. В период исследования диапазон пространственно-временной изменчивости уровня обилия рыжей полевки составил более двух порядков, что позволяло надеяться на выявление зависимости между уровнем численности животных и интенсивностью их миграции в случае, если эта зависимость реально существует.

Анализ результатов 16 повторностей показывает (рис. 12), что между суточной вероятностью миграции рыжих полевок и их обилием существует обратно пропорциональная зависимость. Это свидетельствует о том, что максимальная миграционная активность животных отмечается при критически низких уровнях численности. С повышением обилия рыжих полевок их миграционная активность постепенно снижается, выходя на постоянный уровень.

Изменение суточной вероятности миграции (v) рыжих полевок от

уровня их численности (x) достаточно хорошо описывалось уравнением нелинейной регрессии, параметры которого имеют биологический смысл:

$$v = 1 - e^{-a} \cdot e^{-b/x}, \quad (5)$$

где a — мгновенный коэффициент миграции, не зависящей от плотности; b — мгновенный коэффициент плотностнозависимой миграции. По своей сути величины e^{-a} и $e^{-b/x}$ представляют из себя соответственно неплотностнозависимую и плотностнозависимую вероятность особей оста-

ваться оседлыми в единицу времени.

Исходя из предложенной интерпретации, для изученной популяции рыжей полевки была характерна как плотностнозависимая ($b = 0,48 \pm 0,1$), так и неплотностнозависимая ($a = 0,09 \pm 0,03$) миграции, которые наряду с независимой переменной численности детерминировали более 80 % вариации суточной вероятности миграции (см. рис. 12). Это свидетельствует о том, что при низком уровне численности большая часть населения рыжих полевков представлена мигрирующими особями. По мере увеличения численности полевков их миграционная активность достаточно быстро

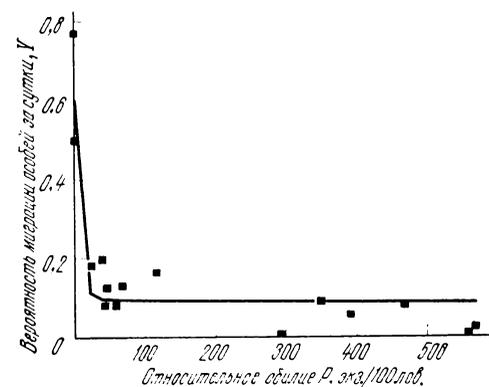


Рис. 12. Зависимость суточной вероятности миграции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) от уровня ее численности. Пихтово-еловый лес. Средний Урал, Висимский заповедник.

снижается, выходя на плато, характеризующее вероятность миграции, не зависящую от плотности ($v_{\infty} = 1 - e^{-a}$), которая в данном случае составляла 0,082/сут.

Следует также подчеркнуть, что, несмотря на наличие обратно пропорциональной зависимости между уровнем численности животных и вероятностью их миграции, между суточным потоком мигрирующих особей через зону вылова и относительным обилием животных имеет место хотя и слабая ($r = 0,42$), но положительная корреляция. Таким образом, в исследуемой популяции рыжей полевки при росте ее численности абсолютное число мигрирующих особей увеличивается, в то время как их долевое участие в населении снижается.

Аналогичные факты отрицательной зависимости миграционной активности особей от уровня их численности были зарегистрированы рядом исследователей для разных видов мелких млекопитающих с помощью различных методических подходов (Наумов, 1955; Шилов, 1977; Stickel, 1960; Andrzejewski, Kajak, Pieczynska, 1963; Mazurkiewicz, Rajska, 1975; Jones et al., 1988; Wolff, Lundy, Vaccus, 1988; Sandell et al., 1990). Они противоречат основным существующим гипотезам (социального доминирования, генетико-поведенческого полиморфизма, дисперсии преднасыщения-насыщения, социальной интеграции — см. Gaines, McClenaghan, 1980), рассматривающим миграцию в качестве типичного плотностнозависимого параметра, стабилизирующего численность относительно верхнего равновесного уровня, и предсказывающим положительную связь между миграционной активностью особей и их численностью. В данном случае плотностнозависимую миграцию логичнее рассматривать в качестве плотностнозависимого параметра, ускоряющего процессы самовосстановления популяционной целостности.

Это свидетельствует о существенной роли миграции как одного из основных репарационных механизмов, определяющих устойчивость

осцилляторно-равновесных популяций мелких грызунов. Катастрофические изменения среды обитания мелких грызунов, сопровождающиеся существенным сокращением численности и нарушением пространственной структуры населения, могут вызывать саморегуляторный популяционный ответ, заключающийся в увеличении миграционной активности животных. С одной стороны, это позволяет поддерживать определенный уровень информационных контактов, необходимый для поддержания пространственной целостности популяции, а с другой — быстрее заселять создавшийся в результате катастрофы «вакуум» и восстанавливать численность и заселенность территории. Сохранение определенной интенсивности миграции при значительном уровне численности в данном случае трудно объяснить. Возможно, это связано с необходимым уровнем видовых контактов. Недостаток такого объяснения заключается в том, что оно, по образному выражению Дж. Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1976), основывается на представлениях о «благе для вида».

Используя теоретико-игровой анализ соперничества между животными, разработанный Дж. Мэйнардом Смитом (Maynard Smith, 1976) на представлениях о «благе для особи», мы получили удовлетворительное объяснение отрицательной зависимости уровня миграции мелких грызунов от их численности с позиций теории эволюционно стабильных стратегий.

Рассмотрим простую модель: вид, у которого в соперничестве между двумя особями имеются только две возможные тактики — тактика «резидента» и тактика «мигранта». Резидент соперничает не соблюдая никакой конвенции и наращивает свои действия до тех пор, пока либо не добьется победы (т. е. пока его противник не обратится в бегство или не получит серьезных повреждений), либо сам не получит серьезных повреждений. Мигрант не наращивает своих действий и, если его противник начинает наращивать действия, обращается в бегство, прежде чем получит серьезные повреждения. Формальный анализ игры «резидент — мигрант», проведенный согласно Дж. Мэйнард Смигу, показывает, что в этой игре ни одна из стратегий не является в чистом виде эволюционно стабильной. Единственной эволюционно стабильной может быть смешанная стратегия: выступай в роли резидента и мигранта с некоторыми вероятностями p и q . В случае смешанной стратегии разные животные будут прибегать к различным тактикам, либо одни и те же особи будут изменять свою тактику.

Исследование зависимости вероятности миграции животных от их численности, полученной на основе модельной игры «резидент — мигрант», показывает следующее. Если выигрыш с увеличением численности снижается не очень значительно, а проигрыш при «жестких» столкновениях, напротив, возрастает не очень существенно, то вероятность миграции с ростом численности животных будет постепенно уменьшаться, выходя в конечном итоге на асимптоту. Подобный характер зависимости миграционной активности животных от их численности и получен нами для изученной популяции рыжей полевки. На этом основании можно считать, что данные факты могут быть удовлетворительно объяснены с позиций теории эволюционно стабильных стратегий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние два десятилетия процессы миграции в популяциях мелких млекопитающих привлекают пристальное внимание исследователей в качестве одного из возможных механизмов популяционной регуляции (см. обзоры Gaines, McClenaghan, 1980; Stenseth, 1983). К сожалению, изучение этих процессов серьезно осложнено слабой разработанностью методических приемов анализа миграции в естест-

венных популяциях. Несмотря на интенсивные исследования методических аспектов анализа миграционных явлений в популяциях мелких млекопитающих (Бердюгин, 1983; Лукьянов, 1988, 1989, 1991; Щипанов, 1990; Kozakiewicz, 1976; Gaines, McClenaghan, 1980), их решение еще далеко от своего завершения.

В настоящей работе обоснован подход, позволяющий по результатам многосуточного отлова мелких млекопитающих оценивать как величину их миграции, так и исходную численность животных на территории обследования. На основании эмпирических данных и теоретических представлений доказывается, что характер кривых вылова мелких млекопитающих существенно определяется миграционной активностью животных. При наличии миграции в популяциях последовательные суточные уловы животных убывают, постепенно выходя на плато, относительная величина которого характеризует миграционную активность животных.

В качестве количественной меры миграционной активности мелких млекопитающих предлагается использовать величину их вероятности миграции в единицу времени. Этот показатель удовлетворяет как детерминистскому, так и вероятностному взгляду на явление «резидентности — мигрантности». С детерминистских позиций вероятность миграции животных в единицу времени может быть интерпретирована как доля мигрантов в населении. С вероятностных позиций этот показатель количественно характеризует шансы особи быть либо мигрирующей, либо оседлой.

Применение предложенной процедуры для анализа миграционной активности ряда видов мелких грызунов показывает, что эта модель обладает высокой разрешающей способностью. Она объясняет, как правило, 80—95 % изменчивости последовательных уловов животных. У проанализированных видов вероятность миграции животных варьировала в широких пределах. Наибольшая миграционная активность была характерна для представителей родов *Citellus* и *Arvicola*, наименьшая — для полевок рода *Microtus*.

Анализ миграционной активности особей различных демографических групп полевок родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Arvicola* свидетельствует о том, что миграционная активность в целом более интенсивна у самцов в сравнении с самками и у неполовозрелых животных по сравнению с размножающимися.

На примере одной из популяций рыжей полевки Среднего Урала показано, что между вероятностью миграции особей и их обилием существует отрицательная зависимость. При очень низком уровне численности большая часть населения рыжей полевки была представлена мигрирующими особями. С ростом численности животных их миграционная активность достаточно быстро снижалась, постепенно выходя на плато, характеризующее вероятность миграции животных, не зависящую от плотности.

Эти факты свидетельствуют о репарационной роли плотностнозависимой миграции в резко меняющихся условиях среды обитания рыжей полевки, способствующей животным быстрее восстанавливать численность и заселенность территории. В данном случае эту популяционную характеристику логичнее рассматривать в качестве параметра, регулируемого при низких уровнях плотности (т. е. регуляции «снизу»).

Удовлетворительное объяснение отрицательной зависимости интенсивности миграции мелких грызунов от их численности было получено с позиций теории эволюционно стабильных стратегий (Maynard Smith, 1976) при формальном анализе игры «резидент — мигрант».

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.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Т. 2.— М.: Финансы и статистика, 1987.— 352 с.
- Засосов А. В. Уравнения теории рыболовства и способы их решения.— М.: Пищ. пром., 1969.— 51 с.
- Климченко И. З., Акопян М. М., Миронов Н. П., Кондрашёв В. Ф., Лошицкий М. Н. Сравнительная оценка достоверности различных методов учета численности сусликов.— В кн.: Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 5. Л., 1955, с. 29—38.
- Лукьянов О. А. Исследование относительного обилия и демографической структуры полевков рода *Clethrionomys* по результатам многодневного вылова: Автореф. канд. дисс.— Свердловск, 1983.— 24 с.
- 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.
- Лукьянов О. А. Изучение плотности и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия.— Экология, 1991, № 6, с. 36—47.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок.— В кн.: Вопросы краевой, 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.
- 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.
- Ралль Ю. Характер передвижений мышевидных грызунов на небольших площадках.— Зоол. ж., 1936, 15, вып. 3, с. 472—482.
- 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.
- Щипанов Н. А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием.— Зоол. ж., 1990, 69, вып. 5, с. 113—123.
- Abramski Z., Tracy C. R. Population biology of a «noncycling» population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles.— Ecology, 1979, 60, p. 349—361.
- Andrzejewski R., Kajak A., Pieczynska E. Efekty migracji.— Ekol. Pol. B, 1963, 9, N 2, p. 163—172.
- Boonstra R., Krebs C. J. A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*.— Can. J. Zool., 1977, 55, p. 1166—1175.
- DeLury D. B. On the estimation of biological populations.— Biometrics, 1947, 3, p. 145—167.
- Endler J. Geographic variation, speciation, and clines.— N.J.: Princeton Univ. Press, 1977.— 246 p.
- Gaines M. S., McClenaghan L. R. Dispersal in small mammals.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, N 11, p. 163—196.
- Gromadzki M., Trojan P. Estimation of population density in *Microtus arvalis* (Pall.) by three different methods.— Ann. zool. fennici, 1971, N 8, p. 54—59.
- Hayne D. W. Two methods for estimating populations from trapping records.— J. Mammal., 1949, 60, p. 399—411.
- Jones W. T., Waser P. M., Elliott L. F., Link N. E., Bush B. B. Philopatry, dispersal, and habitat saturation in the bannertailed kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis*.— Ecology, 1988, 69, p. 1466—1473.
- Kozakiewicz M. Migratory tendencies in a population of bank voles and a description of migrants.— Acta theriol., 1976, 21, p. 321—338.
- Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L., Myers J. H., Tamarin R. H. Population cycles in small rodents.— Science, 1973, 179, p. 35—41.
- Krebs C. J., Keller B. L., Tamarin R. H. Microtus population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana.— Ecology, 1969, 50, p. 587—607.
- 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. Jr. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics.—Ecol. monogr., 1973, **43**, p. 271—302.
- Maynard Smith J. Evolution and the theory of games.—Am. Sci., 1976, **64**, p. 41—45.
- Mazurkiewicz M., Rajaska E. Dispersion of young bank voles from their place of birth.—Acta theriol., 1975, **20**, p. 71—81.
- Myers J. H., Krebs C. J. Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*.—Ecol. monogr., 1971, **41**, p. 53—78.
- Myllymäki A. Experience from an unsuccessful removal of a semiisolated population of *Alvicola terrestris*.—In: Symposium theriologicum II. Praha, 1971, p. 377—387.
- Myllymäki A., Paasikallio A., Hakkinen U. Analysis of standart trapping of *Microtus agrestis* (L.) with triple isotope marking outside the quadrat.—An. zool., fennici, 1971, **8**, p. 22—34.
- Petrusewicz K. Residents and migrants in the population.—Acta theriol., 1983, **28**, suppl. 1, p. 128—133.
- Puzek Z., Olszewski J. Results of extended removal catches of rodents.—Ann. zool. fennici, 1971, N 8, p. 37—44.
- Reddingius J., den Boer P. J. Simulation experiments illustrating stabilization of numbers by spreading of risk.—Oecologia, 1970, **5**, p. 240—284.
- Ricker W. E. Uses of marking animals in ecological studies: the marking of fish.—Ecology, 1956, **37**, p. 665—670.
- Roff D. A. The analysis of a population model demonstraiting the importance of dispersal in a heterogeneous environment.—Oecologia, 1974, **15**, p. 259—275.
- Ryszkowski L. Operation of the Standart-Minimum method.—In: Energy flow through small mammal populations. Warszawa, 1969/1970, p. 13—24.
- Sandell M., Agrell J., Erlinge S., Nelson J. Natal dispersal in relation to population density and sex ratio in the field vole, *Microtus agrestis*.—Oecologia, 1990, **83**, p. 145—149.
- Seber G. A. F. The estimation of animal abundance and related parameters. London -- High Wycombe, 1982.—653 p.
- Stenseth N. C. Causes and consequences of dispersal in small mammals.—In: The ecology of animal movement. Oxford, 1983, p. 63—101.
- Stickel L. F. *Peromyscus* ranges at high and low population densities.—J. Mammal., 1960, **41**, N 4, p. 433—441.
- Tanaka R. A field study of the effect of prebaiting on censusing by the capture-recapture method in a vole population.—Res. popul. ecol., 1970, **12**, p. 111—125.
- Tanaka R., Kanamory M. New regression formula to estimate the whole population for recapture-addicted small mammals.—Res. popul. ecol., 1967, **9**, p. 83—94.
- Tamarin R. H. Dispersal in island and mainland voles.—Ecology, 1977, **58**, p. 1044—1054.
- Wolff J. O., Lundy K. I., Baccus R. Dispersal, inbreeding avoidance and reproductive success in white-footed mice.—Anim. behav., 1988, **36**, p. 456—465.