

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# *ЭКОЛОГИЯ*

№ 6

*ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК*

1994

УДК 591.5+599.32+59.08

## АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ И ЭМИГРАЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИИ ДОМОВОЙ МЫШИ (*MUS MUSCULUS L.*)<sup>1</sup>

О. А. Лукьянов, В. Валькова, К. Адамчик

Обоснована регрессионная модель, позволяющая на основе распределения особей относительно продолжительности их пребывания в популяции оценивать долю эмигрантных и резидентных особей в популяциях донорного типа, а также вероятность их смертности и эмиграции в единицу времени. Модель была применена для анализа процессов эмиграции и смертности незамкнутой вольерной популяции домового мыш (Mus musculus L.). Процент эмигрирующих особей в популяции на момент мечения был очень высок. Скорость исчезновения особей из популяции в результате эмиграции существенно превосходила темпы смертности резидентных особей. Процент эмигрантов среди самцов был существенно выше, чем у самок. Соотношение полов среди резидентом было смещено в пользу самок, среди эмигрантов — в пользу самцов.

Процессы смертности и эмиграции являются одними из основных компонент популяционной динамики, которым отводится значительная роль в поддержании устойчивости популяций мелких млекопитающих (Лукьянов, 1993; Gaines, McClenaghan, 1980; Gliwicz, 1983; Lidicker, 1975; Stenseth, 1983).

Цель данной работы заключалась в разработке подхода, позволяющего количественно анализировать процессы исчезновения мелких млекопитающих из популяции в результате их естественной гибели и эмиграции и оценивать соотношение эмигрирующих и резидентных особей в популяции.

### ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ И ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ ПРОЦЕДУРА

Ранее (Andrzejewski, Wierzbowska, 1961; Wierzbowska, Petruszewicz, 1963) был разработан подход, позволяющий на основе информации о продолжительности пребывания мелких млекопитающих на территории мечения оценивать численность резидентных и мигрирующих животных в популяции.

Нами предлагается подход, использующий регрессионные модели и основанный на других предпосылках. Рассматривается популяция «оптимального» типа (популяция, населяющая донорные местообитания), численность которой формируется за счет процессов рождаемости, смертности и эмиграции. Предполагается, что популяция структурирована на резидентных и эмигрирующих особей: резиденты в течение всей жизни остаются на территории популяции и исчезают из нее в результате процесса смертности, в то время как эмигранты уходят за пределы популяции в какой-либо период их жизни в результате процесса эмиграции.

Если текущую численность резидентных и эмигрирующих особей обозначить соответственно  $R$  и  $M$ , а коэффициенты мгновенной смертности и эмиграции —  $g$  и  $m$ , то скорость изменения численности этих двух группировок особей в популяции можно выразить следующими дифференциальными уравнениями:

$$\begin{aligned} dR/dt &= -gR, \\ dM/dt &= -mM, \end{aligned} \tag{1}$$

<sup>1</sup> Работа подготовлена в рамках научной программы Института экологии ПАН «Популяции животных: модели организации и динамики» и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (94—04—12862, 93—04—6944, 93—04—6720, 93—04—7888).

где первое уравнение относится к резидентным, а второе — к эмигрирующим особям.

Решение этих дифференциальных уравнений дает выражения, связывающие численность резидентных ( $R_t$ ) и эмигрирующих ( $M_t$ ) особей во время  $t$  от момента мечения с их исходными численностями ( $R_0$  и  $M_0$ ) и коэффициентами их мгновенной гибели ( $g$ ) и эмиграции ( $m$ ):

$$R_t = R_0 e^{-gt}, \quad (2)$$

$$M_t = M_0 e^{-mt}.$$

Обозначим общую численность всех особей в популяции в текущий момент времени как  $N_t = R_t + M_t$ , а исходную численность соответственно  $N_0 = R_0 + M_0$ . Поскольку исходные численности эмигрирующих и резидентных особей могут быть выражены через их доли в общей исходной численности популяции (соответственно  $M_0 = p \cdot N_0$  и  $R_0 = (1-p) \cdot N_0$ ), представляется возможным записать следующее выражение, позволяющее на основе распределения численности особей  $N_t$  по длительности пребывания в популяции от момента мечения  $t$  оценивать соотношение эмигрантных  $p$  и резидентных  $(1-p)$  особей в популяции, а также мгновенные коэффициенты смертности резидентов  $g$  и ухода эмигрантов  $m$ :

$$N_t = N_0 [(1-p)e^{-gt} + pe^{-mt}]. \quad (3)$$

Это выражение является аналитическим представлением модели исчезновения особей из структурированной популяции, включающей резидентных и эмигрирующих особей, в результате процессов смертности и эмиграции. Исходя из свойств этого уравнения ожидается, что численность животных по мере увеличения их продолжительности пребывания в популяции будет постепенно снижаться вследствие процессов гибели и эмиграции животных.

Выражение (3) относится к классу нелинейных регрессий. Оценки параметров этой регрессии ( $p$ ,  $g$  и  $m$ ), а также достоверность их отличия от нуля находятся по последовательным численностям животных  $N_t$  и длительности их пребывания  $t$  в популяции численными методами. В данном случае целесообразно использовать итеративную вычислительную процедуру Марквардта (Дрейпер, Смит, 1987). При этом мерой адекватности последовательных эмпирических оценок численности теоретическим, рассчитанным на основе оцененных параметров, является квадрат коэффициента корреляции ( $R^2$ ) между сравниваемыми рядами оценок, который показывает, какая доля дисперсии последовательных численностей обусловлена оцененными популяционными параметрами и длительностью пребывания особей в популяции.

Мгновенные коэффициенты для лучшей их интерпретации удобно преобразовывать в показатели, характеризующие соответственно вероятность гибели особей в единицу времени:  $d = 1 - e^{-g}$ , и вероятность особей эмигрировать в единицу времени из популяции:  $v = 1 - e^{-m}$ . В качестве дополнительной меры скорости исчезновения животных из популяции можно использовать время 95%-ного исчезновения особей из популяции  $T_{95}$ , которое может быть достаточно просто найдено из выражения (3).

Выражение (3) предполагает наиболее простой вариант исчезновения животных из популяции, когда коэффициенты смертности  $g$  и эмиграции  $m$  не зависят от длительности пребывания  $t$  животных в популяции. Если это не выполняется, эти коэффициенты следует выражать функциями, зависящими от  $t$ . Если мгновенные коэффициенты являются функциями, монотонно зависящими от длительности пребывания особей в популяции, целесообразно эти функции аппроксимировать линейными

( $g = g_0 + at$ ,  $m = m_0 + bt$ ), которые просты в применении и достаточно удовлетворительно отражают широкий спектр монотонных зависимостей. Очевидно, что в тех случаях, когда смертность и эмиграция не зависят от продолжительности пребывания животных в популяции, соответствующие коэффициенты при  $t$  не должны статистически достоверно отличаться от нуля, а дифференциальное исчезновение животных из популяции в результате процессов смертности и эмиграции должно соответствовать закону экспоненциального убывания.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ОТЛОВА

Процессы исчезновения животных из популяции в результате их естественной смертности и эмиграции изучены на примере незамкнутой вольерной популяции домашней мыши *Mus musculus* L. в окрестностях Института экологии ПАН, на северной окраине Варшавы (Walkowa et al., 1989). Материалы получены в период с апреля 1986 г. по май 1988 г. Экспериментальная вольера площадью 600 м<sup>2</sup> была подразделена на четыре равных по площади отсека. Из-за проницаемости стенок вольеры для домашней мыши она была спонтанно заселена ими из окружающих местообитаний. При каждом туре отлова в вольеру помещали кормовые добавки (овес) в количестве 8 кг (с учетом овса, используемого в качестве приманки и корма в живоловках), что, несомненно, оптимизировало данное местообитание домашней мыши и позволяло отнести его к оптимальному (донорному) типу.

Для исследования домашней мыши применяли метод отлова — мечения — выпуска. Отловы особей проводили регулярно — один раз в 14—15 сут в 617 живоловок. Для анализа использованы материалы по продолжительности пребывания домашних мышей в отсеках вольеры, оформленные в виде «календаря поймо» (Petrusewicz, Andrzejewski, 1962). С апреля 1986 по май 1988 гг. было исследовано исчезновение из популяции 660 особей домашней мыши (304 самки, 356 самцов) в течение 281 дня с момента их первой поимки (20 последовательных туров отлова).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ распределения особей по длительности пребывания в популяции (рис. 1) показывает, что как для всей популяции в целом, так и отдельно для самцов и самок характерно довольно быстрое исчезновение особей из популяции в течение первых месяцев с момента мечения, затем темп исчезновения существенно замедляется. Это может свидетельствовать о наличии нескольких (по крайней мере, не менее двух) процессов, лежащих в основе исчезновения особей из популяции. Исходя из принципа простоты можно предположить, что исчезновение особей из популяции с течением времени обусловлено прежде всего двумя процессами, связанными со смертностью и эмиграцией особей.

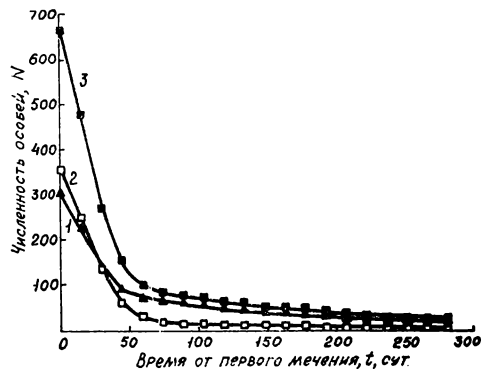


Рис. 1. Исчезновение особей из популяции домашней мыши по мере возрастания их времени пребывания в популяции.

1 — самки, 2 — самцы, 3 — все особи.

Применение нелинейного регрессионного анализа в предположении, что мгновенные коэффициенты смертности и эмиграции являются линейными функциями продолжительности пребывания особей в популяции, к эмпирическим данным (см. рис. 1) показывает, что исчезновение *Mus musculus* из популяции в результате процессов смертности и эмиграции наиболее адекватно описывается регрессионным выражением, в котором мгновенная смертность животных  $g$  остается постоянной (значения коэффициента  $a$  недостоверно отличались от нуля ( $\alpha > 0,1$ ), поэтому он был исключен из уравнения), а мгновенная эмиграция  $m$  явля-

ется линейной функцией продолжительности пребывания  $t$  особей в популяции ( $m = m_0 + bt$ ):

$$N_t = N_0 [(1 - p) e^{-gt} + p e^{-(m_0 + bt)}]. \quad (4)$$

Судя по коэффициентам детерминации и достоверности отличия оценок параметров от нуля, предложенная модель достаточно хорошо аппроксимирует распределение особей по длительности их пребывания в популяции (см. таблицу). Доля эмигрантов  $p$  в популяции домашней мыши на момент мечения была достаточно велика и составляла около 80%, причем доля самцов среди эмигрантов была существенно больше, чем самок ( $t = 26,2$ ;  $p < 0,0001$ ). Мгновенная смертность  $g$  самок и самцов была практически одинаковой. Мгновенная независимая от продолжительности пребывания в популяции эмиграция  $m_0$  была существенно выше у самцов ( $t = 2,11$ ;  $p < 0,05$ ), в то время как коэффициент мгновенной эмиграции  $b$ , зависящий от продолжительности пребывания особей в популяции, был выше для самок ( $t = 4,81$ ;  $p < 0,0001$ ). Последнее, судя по времени 95%-ного исчезновения эмигрантов из популяции, обусловило более высокие темпы исчезновения эмигрирующих самок из популяции.

**Результаты нелинейного регрессионного анализа процессов эмиграции и смертности в незамкнутой вольерной популяции домашней мыши**

Параметр	Самцы	Самки	Общее
Доля эмигрантов, $p$ . . . . .	0,929±0,006*	0,655±0,009*	0,799±0,004*
Мгновенная смертность, $g$ . . . . .	0,006±0,00054*	0,006±0,0002*	0,006±0,0002*
Мгновенная начальная эмиграция, $m_0$ . . . . .	0,016±0,0006*	0,011±0,0023*	0,01±0,0007*
Коэффициент мгновенной эмиграции, зависящий от времени, $b$ . . . . .	0,0007±0,00003*	0,0013±0,0001*	0,0009±0,00003*
Коэффициент детерминации, $R^2$ . . . . .	0,9999*	0,9994*	0,9999*
Время 95%-ного исчезновения (сут):			
резидентов, $Tr_{95}$ . . . . .	507	506	496
эмигрантов, $Tm_{95}$ . . . . .	55	45	52
общее, $T_{95}$ . . . . .	81	326	235

\*  $p < 0,001$  — уровень значимости отличия оценок от нуля.

Исходя из этого вероятность смертности всех резидентных особей *Mus musculus* составляет 0,60%/сут, в то время как независимая от продолжительности пребывания в популяции вероятность ухода для эмигрантов — 1,43%/сут. Таким образом, вероятность исчезновения особей из популяции в единицу времени в результате эмиграции (даже без учета увеличения вероятности эмиграции по мере возрастания пребывания особей в популяции) существенно выше, чем в результате смертности.

Период 95%-ного исчезновения резидентных особей из популяции *Mus musculus* в целом в результате естественной смертности составил  $Tr_{95} = 496$  сут, эмигрантов в результате ухода —  $Tm_{95} = 52$  сут (см. таблицу). Несмотря на то, что среди эмигрантов самки характеризовались более высокими темпами исчезновения из популяции, тем не менее из-за существенного преобладания эмигрантов общий темп  $T_{95}$  исчезновения самцов из популяции был значительно выше, чем самок. По мере увеличения продолжительности пребывания особей в популяции доля самцов, вследствие их более высокой общей скорости исчезновения в сравнении с самками, постепенно снижается с 54 до 19% (рис. 2).

На основе параметров регрессионной модели были построены теоретические распределения резидентных и эмигрирующих особей по продолжительности их пребывания в популяции от момента мечения (рис. 3). Характер этих кривых еще раз свидетельствует о том, что

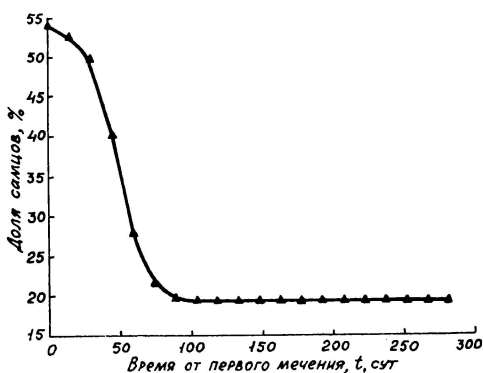


Рис. 2. Изменение доли самцов в популяции домовой мыши по мере возрастания времени пребывания особей в популяции.

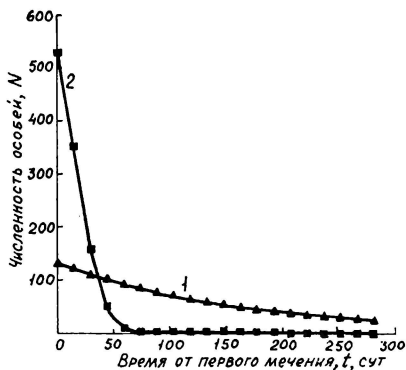


Рис. 3. Теоретическое распределение численности резидентных (1) и эмигрирующих (2) особей по времени их пребывания в популяции.

более высокие темпы исчезновения особей в начальный период пребывания в популяции прежде всего связаны с процессом эмиграции. Вследствие этого доля эмигрантов с увеличением продолжительности пребывания животных в популяции достаточно резко снижается — с 66—93% до значений, мало отличающихся от нуля, к 70—100 сут (рис. 4).

Соотношение полов на момент мечения среди резидентов было смещено в пользу самок —  $81 \pm 4\%$  ( $n=130$ ) (рис. 5), среди эмигрантов

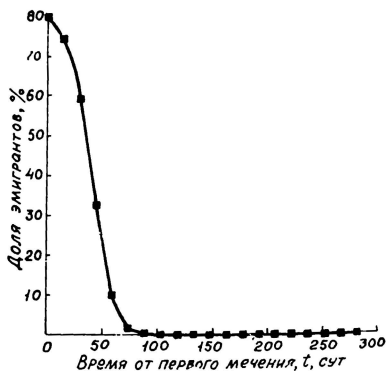


Рис. 4. Изменение доли эмигрантов в популяции домовой мыши по мере возрастания времени пребывания особей в популяции.

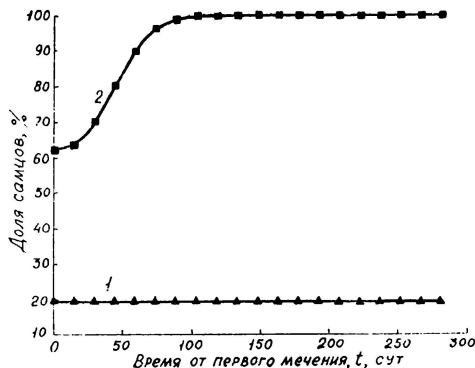


Рис. 5. Изменение доли самцов среди резидентных (1) и эмигрирующих (2) особей в популяции домовой мыши по мере возрастания времени пребывания особей в популяции.

в пользу самцов —  $62 \pm 2\%$  ( $n=530$ ), причем последнее по мере увеличения продолжительности пребывания особей в популяции еще более смещалось в их пользу из-за более высоких темпов эмиграции самок (см. таблицу).

#### ВЕРИФИКАЦИЯ МОДЕЛИ

Верификация модели осуществлялась на основе прямых исследований миграционных процессов в данной популяции домовой мыши, про-

веденных в тот же период времени (Walkowa et al., 1989). В данном случае под эмигрантами понимаются особи, помеченные в каком-либо отсеке вольеры и затем вновь отловленные где-либо за его пределами (в других отсеках вольеры или за ее пределами).

1. **Продолжительность жизни резидентных особей.** Максимальная эмпирическая продолжительность жизни резидентных особей данной популяции составляет  $T=484\pm 11$  сут (субвыборка из 5 «долгожителей» в общей выборке из 797 особей). В качестве теоретической оценки максимальной продолжительности жизни особей рассматривается продолжительность периода 95%-ного исчезновения резидентных особей из популяции  $Tr_{95}=496$  сут, которая не отличается от эмпирической максимальной продолжительности жизни ( $t=1,1$ ;  $\alpha>0,1$ ).

2. **Продолжительность пребывания эмигрантов в популяции.** На основе теоретического распределения эмигрантов по длительности их пребывания в популяции (рис. 3) была рассчитана ожидаемая средняя длительность пребывания эмигрантов на территории мечения, которая оказалась равной  $T'_m=24\pm 0,7$  сут ( $n=527$ ). Изучение 108 эмигрантов, которые были отловлены за пределами локальной популяции, показывает, что средняя продолжительность пребывания эмигрантов в популяции равна  $T_m=45\pm 5,4$  сут (усеченная минимальная оценка) и существенно превышает теоретическую ( $t=3,9$ ;  $\alpha<0,001$ ).

Ожидаемые и эмпирические оценки средней продолжительности пребывания эмигрантов в популяции совпадают, когда из эмпирической выборки эмигрантов исключаются не менее 10—15% особей, наиболее долго проживающих на территории мечения (более 90 сут). В данном случае усеченная эмпирическая оценка средней продолжительности пребывания эмигрантов в популяции, полученная на основе данных по 94 особям (87% всей выборки), составила  $T_m=25\pm 2,3$  сут.

3. **Соотношение полов среди резидентных особей.** Соотношение полов среди особей, проживших в популяции не менее шести месяцев, было использовано в качестве эмпирической оценки соотношения полов среди резидентных особей, и оно составило среди резидентов  $81\pm 6\%$  ( $n=42$ ) в пользу самок. Теоретическое соотношение полов среди резидентных особей, вычисленное на момент мечения особей на основе модельных расчетов, совпало с эмпирическим ( $81\pm 4\%$ ;  $n=130$ ).

## ВЫВОДЫ

1. Обоснована регрессионная модель, позволяющая на основе распределения особей относительно продолжительности их пребывания в популяции оценивать долю эмигрантных и резидентных особей в популяциях «оптимального» (донорного) типа, а также вероятность их смертности и эмиграции в единицу времени.

2. Применение предложенной модели для анализа процесса исчезновения особей из незамкнутой вольерной популяции домовый мыши показывает, что данная модель, в статистическом смысле, обладает достаточно высокой разрешающей способностью. Она объясняет большую часть изменчивости численности особей в зависимости от времени их пребывания в популяции. Независимая проверка теоретических следствий модели с прямыми эмпирическими данными также свидетельствует о достаточно хорошей адекватности модели для анализа процессов смертности и эмиграции особей в популяциях мелких млекопитающих.

3. Для исследованной популяции домовый мыши в целом характерна достаточно высокая доля эмигрантов на момент мечения. При этом темпы исчезновения особей из популяции в результате ухода эми-

грантов существенно превосходят темпы исчезновения резидентных особей в результате их естественной смертности.

4. Вследствие высоких темпов ухода эмигрантов из популяции домашней мыши формируется феномен «ювенильной дисперсии», заключающийся в том, что большая часть эмигрирующих особей покидает популяцию в течение непродолжительного периода от момента мечения.

5. Доля эмигрантов и интенсивность их ухода в единицу времени из изученной популяции домашней мыши существенно зависят от половой принадлежности особей. Смертность у самцов и самок не различалась. Доля эмигрантов на момент мечения была значительно выше у самцов. Самки характеризовались несколько более высокой интенсивностью ухода из популяции в сравнении с самцами. Несмотря на это, общий темп исчезновения самцов из популяции в результате их эмиграции и смертности был существенно выше, чем у самок, вследствие более высокой доли эмигрантов среди самцов.

6. В результате различий темпов исчезновения самцов и самок из популяции общая доля самцов среди особей по мере увеличения продолжительности их пребывания в популяции снижается. Соотношение полов среди резидентов смещено в пользу самок, в то время как среди эмигрантов — в пользу самцов.

Институт экологии растений  
и животных УрО РАН  
Институт экологии ПАН

Поступила в редакцию  
11 ноября 1993 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Т. 2.— М.: Финансы и статистика, 1987.— 352 с.
- Лукьянов О. А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих.— Экология, 1993, № 1, с. 47—62.
- Andrzejewski R., Wierzbowska T. An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate of interchange between individuals.— Acta theriol., 1961, 5, p. 153—172.
- Gaines M. S., McClenaghan L. R., Dispersal in small mammals.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, N 11, p. 163—196.
- Gliwicz J. Survival and life span.— Acta theriol., 1983, 28, Suppl. N 1, p. 161—172.
- Lidicker W. Z. Jr. The role of dispersal in the demography of small mammals.— In: Small mammals their productivity and population dynamics. Eds. F. B. Golley, K. Petruszewicz & L. Ryszkowski, Cambr. Univ. Press, 1975, p. 103—128.
- Petrusewicz K., Andrzejewski R. Natural history of a free-living population of house mice (*Mus musculus* Linnaeus) with particular reference to groupings within the population.— Ekologia Polska., Ser. A, 1962, 10, p. 85—122.
- Stenseth N. C. Causes and consequences of dispersal in small mammals.— In: The ecology of animal movement. Oxford, 1983, p. 63—101.
- Walkowa W., Adamczyk K., Chelkowska H. Characteristics of migrants in a free-living population of the house mouse.— Acta theriol., 1989, 34, p. 305—313.
- Wierzbowska T., Petruszewicz K. Residency and rate of disappearance of two free-living population of the house mouse (*Mus musculus* L.).— Ecol. Polska., Ser. A, 1963, 11, p. 557—574.