

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ, ИСТОРИЧЕСКОЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЭКОЛОГИИ**

ВЫПУСК 2

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

23–27 апреля 2001 г.



Екатеринбург
2001

ББК 28.0
УДК 574 (061.3)

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке

Президиума УрО РАН
Экологического фонда Свердловской области
Программы «Интеграция»

С 568

Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып. 2: Материалы конф. молодых ученых, 23–27 апр. 2001 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. — 312 с.

ISBN 5-88464-011-0

В сборнике представлены материалы конференции молодых ученых-экологов, проходившей в Институте экологии растений и животных УрО РАН 23–27 апреля 2001 г. Работы посвящены изучению состава, структуры и динамики популяций и сообществ живых организмов в современной природной и антропогенной среде, а также истории наземных экосистем в позднем плейстоцене и голоцене.

Табл. 63, Илл. 69.

Редакционная коллегия:

И.Л.Гольдберг, Т.В.Струкова, И.Б.Головачев

Дизайн обложки: С.С.Трофимова

ISBN 5-88464-011-0

© Коллектив авторов, 2001
© Оформление. Издательство
«Екатеринбург», 2001



вого отдела нижней челюсти, расстояние между M^3 правой и левой сторон. Кроме того, увеличиваются альвеолярные и коронарные длины, длина M^3 и M_1 , а также количество шовных выростов между лобной костью и скуловой дугой (возможно, это следствие принадлежности зверьков к разным сезонным генерациям). В связи с ростом черепа увеличивается расстояние от заднего края резцового отверстия до конца зубного ряда.

Таким образом, можно выделить признаки, которые увеличиваются в течение всей жизни зверька: кондилобазальная длина, скуловая ширина, длина резцового отверстия, расстояние между M^3 правой и левой сторон, высота резцового отдела нижней челюсти. В то же время есть признаки, которые остаются неизменными всю жизнь полевки: носовая, межглазничная и лямбдоидальная ширина, длина овального отверстия, расстояние между M^1 правой и левой сторон.

Соотношения между величинами черепа также подвергаются изменению. При этом, в связи с увеличением кондилобазальной длины, они уменьшают свое значение (межглазничная, лямбдоидальная и скуловая ширина к кондилобазальной длине), также уменьшается значение индекса «лямбдоидальная ширина / скуловая ширина» с расширением скуловых дуг.

В целом наблюдается картина изменения формы черепа при взрослении зверька с короткой, относительно широкой и выпуклой в затылочной части на длинную, относительно более узкую и плоскую с расширенными скуловыми дугами.

ОЦЕНИВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ПОДВИЖНОСТИ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ МНОГОСУТОЧНОГО ОТЛОВА

К.В.Маклаков, А.А.Соколов, Ф.В.Кряжимский

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Определение абсолютной численности животных является одной из ключевых задач прикладной и фундаментальной экологии животных. В частности, один из основателей уральской школы экологов В.С.Смирнов уделял этому вопросу большое внимание (Смирнов, 1964). Методы многосуточного отлова основаны на постепенном изъятии или мечении животных в популяции, и по динамике сокращения попадания в отлов новых особей определяется их исходная численность. Тем не менее, после всплеска внимания к этой проблеме в 60–70-е годы XX в. в связи с Международной Биологической программой в настоящее время работ, посвящённых этой теме, незаслуженно мало. Исключение составляет серия работ О.А.Лукьянова (1988, 1989), в которой он



предложил оригинальный метод определения не только численности (плотности), но и подвижности популяций мелких млекопитающих.

Родословную методов многосуточного отлова применительно к мелким млекопитающим можно начинать с известной модели Лесли (Leslie, Davis, 1939) по безвозвратному улову, первоначально предназначенной для оценивания численности промысловых животных по динамике сокращения улова в результате ряда «промысловых усилий». **Одномерная регрессионная модель** Лесли предполагает нахождение всего двух параметров уравнения $PC_t = p_0 N_0 - p_0 K_{t-1}$ (где PC_t — потенциальный улов в день t , N_0 — начальная численность животных, p_0 — вероятность поимки при конкуренции животных за орудия лова, K_{t-1} — суммарный улов за предыдущие $t-1$ суток; потенциальный улов Лесли предложил вычислять по формуле $PC_t = n(\ln(n-C) - \ln(n-C-F_t-k))$, где C_t — реальный улов в день t , F_t — суточный улов животных других видов, а k_t — количество неудачных срабатываний ловушек (проловов)), но накладывает целый ряд ограничений, которые в формулировке Морана (Moran, 1951) выглядят так:

Вероятность поимки всё время постоянна для всех животных.

Плотность популяции не настолько велика, чтобы отлов одного животного оказывал влияние на вероятность отлова другого.

За время проведения эксперимента не происходит рождений, гибели, иммиграции или эмиграции животных.

Как справедливо отозвался об этом Г.Коли (1979), мало кто из биологов сможет признать хоть одно из этих допущений, близким к реальности. Если говорить применительно к мелким грызунам, то, во-первых, суточную вероятность их поимки существенно снижает плохая погода и соответственно повышает предыдущий недолов из-за погодных условий. Во-вторых, вероятность попадания животного в ловушку тем выше, чем выше иерархический статус особи. В-третьих, как раз у грызунов плотность в агрегациях или в пик численности такова, что исследователи сталкиваются с занижающей оценки численности конкуренцией животных за орудия лова. То есть при сокращающемся численность безвозвратном изъятии вероятность поимки возрастает. Наконец, в-четвёртых, в представлении С.С.Шварца (Шварц, 1980) природная популяция представляет собой открытую динамическую систему, в которой происходят и рождения, и гибель, и иммиграция, и эмиграция животных, особенно у грызунов за время многосуточного отлова.

Тем не менее, несмотря на целый ряд трудно преодолимых ограничений модель Лесли подкупает своей простотой и надёжностью в оценках численности, пусть и не точных и не учитывающих миграционную активность в популяциях. Поэтому долгое время одномерная регрессионная модель безвозвратного изъятия шла по пути ещё большего упрощения. Уравнение Д.Хайне является частным случаем уравнения Лесли и предполагает отсутствие конкуренции



животных за ловушки: $C_t = pN_0 - pK_{t-1}$ (где C_t — реальный улов в день t , p — вероятность поимки при отсутствии конкуренции животных за орудия лова) (Науне, 1949). Циппин (Zippin, 1956), Зебер и Ле Крен (Seber, Le Cren, 1967) сделали допущение, что, произведя только два отлова C_1 и C_2 с одним и тем же промысловым усилием, численность популяции до первого отлова оценивается выражением $N_0 = C_1^2 / (C_1 - C_2)$, а эффективность лова определяется по формуле $p = (C_1 - C_2) / C_1$. Если предположить, что определённая оценка эффективности лова справедлива и для некоторой другой популяции, то её численность можно оценить и по данным одного улова $N_0 = C_1 / p$ (Seber, Le Cren, 1967).

Для описания популяции как открытой динамической системы, а не ограниченного «исчерпаемого пула» животных, требовалось введение дополнительных показателей. Следует отметить, что широкое применение более точных методов расчёта (например, двумерной линейной регрессии), сложных для ручного пересчёта, было затруднено до распространения вычислительной техники.

Методы мечения и повторного отлова (возвратные) отчасти преодолевали некоторые из вышеперечисленных ограничений. Так, оценка Петерсона численности популяции по доле меченых в повторном отлове $N = Mn/m$ (где N — численность, M — количество помеченных в первый отлов, n — количество пойманных во втором отлове, m — количество меченых во втором отлове) допускает наличие смертности и эмиграции при равной их вероятности, как для меченых, так и для немеченых (Petersen, 1896). Более точный метод Шумахера, основанный на многосуточном отлове и мечении животных и вычисляющий численность по оценке роста доли меченых в последовательных отловах

$$N = \frac{\sum K_{i-1}^2 n_i}{\sum K_{i-1} m_i} \quad (\text{где } K_{i-1} \text{ — количество помеченных за предыдущие } i-1 \text{ дней,}$$

n_i и m_i — количество пойманных и количество помеченных среди пойманных в день i , соответственно), опять же применим только к закрытым популяциям (Schumacher, Eschmeyer, 1943). Метод троекратных отловов Бейли при двукратном мечении кроме численности позволяет оценить ещё и рост за счёт рождаемости, и иммиграции, и убыль популяции за счёт смертности, и эмиграции за время между отловами (Bailey, 1951, 1952). Стохастический метод Джолли-Зебера также позволяет кроме значения численности в каждый отлов получать оценку роста и убыли популяции между отловами (Jolly, 1965; Seber, 1965).

Однако, для широко распространённых методов безвозвратного изъятия, не применяющих мечение, требовалось построение моделей отлова, исходя из пространственной структуры изучаемых видов, в частности грызунов.

Чтобы учесть миграционную активность животных, доктором О.А. Лукьяновым была предложена двумерная регрессионная модель, предполагающая



наличие постоянного потока мигрантов M , ежедневно проходящих через участок облова. Было предложено уравнение, сначала не учитывающее конкуренции животных за ловушки $C_i = p(N_0 + M) - pK_{t-1} + p^2M(t-1)$ (Лукьянов, 1988), а

потом и учитывающее $PC_i = p_0(N_0 + M) - p_0K_{t-1} + p_0^2MU_{t-1}$ (где $U_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} \frac{C_i}{PC_i}$)

(Лукьянов, 1989). В этой модели животные чётко разделяются на оседлых (N_0) и мигрирующих (M). Судя по коэффициенту детерминации (R^2) и анализу дисперсий, предложенная модель лучше описывает числовые ряды многосуточных отловов грызунов в давилки, чем модель Лесли. Кроме того, она даёт интерпретацию выходу на плато к концу отлова убывающего экспоненциального числового ряда суточных отловов C_i как отлова преимущественно мигрантов, ежесуточно проходящих через участок облова (рис. 1).

Такая трактовка была подвергнута критике как неучитывающая разную вероятность отлова животных из разных функциональных групп и потому постоянно меняющееся их соотношение в суточных выловах по мере многодневного отлова (Смирнов, 1998). Например, экспоненциальный ряд вылова «оседлых» взрослых особей кончается быстро, а молодых — продолжается сравнительно долго. Кроме того, разная вероятность отлова могла возникать и из-за краевого эффекта, расселения потомков и самих резидентных животных. При таком подходе количество настоящих мигрантов оказывается сильно завышенным.

Компромиссным вариантом можно было бы считать аналогичные модели для открытых популяций, не разделяющие животных чётко на «оседлых» и «мигрантов», а учитывающие подвижность популяции в виде иммиграции (подселения) и эмиграции (выселения) из участков облова, при этом избегая усложняющих разновеероятностных показателей поимки.

Чтобы учесть фактор расселения или переселения резидентов, доктором Лукьяновым выдвигалась также регрессионная модель экспоненциально убывающего вылова: $C_i = gN_0(g+m)^{-i} [m + g(g+m)^{-i} (1 - e^{-g}) e^{-(g+m)(i-1)}]$, оценивающая показатели мобильности m , уловистости g и начальной численности N_0 популяции, исходя из предположений, что $dC/dt = gN$ и $dN/dt = -(g+m)N + mN_0$ (Лукуанов, 1994). Здесь показатели мобильности и уловистости могут быть преобразованы в вероятности переселения $v = 1 - e^{-m}$ и поимки $p = 1 - e^{-g}$. Предложенная экспоненциальная модель вылова из подвижной популяции на 80–95% описывает дисперсию реального вылова для видов родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Arvicola*, *Apodemus*, *Meriones* и *Citellus* (Лукуанов, 1994).

Была также представлена аналогичная модель, учитывающая смертность и эмиграцию из популяции донорного типа: $N_i = N_0[(1-p)e^{g^i} + pe^{m^i}]$, где p — процент эмигрантов, N_i — численность животных, присутствующих в популяции во вре-



мя t . При этом показатели смертности g и эмиграции m подчиняются линейной зависимости от времени нахождения в популяции t : $g=g_0+at$ и $m=m_0+bt$ (Lukyanov et al., 1994). И эта модель показала хорошее соответствие полевым данным на примере регулярного отлова (через каждые 15 дней) меченых особей из популяции домовых мышей, живущих в условиях оптимума (Lukyanov et al., 1994).

Безусловно, убывание многосуточного отлова подчиняется фундаментальному закону экспоненциальной зависимости. Но нахождение и интерпретация экспоненциальных коэффициентов — более сложная задача, чем линейных коэффициентов, хотя большей точности в описании эмпирических данных не достигается ($R^2=80-95\%$). Поэтому, экспоненциальные регрессионные модели довольно сложны для практического применения. Мы хотели бы вернуться к рассмотрению линейных регрессионных моделей, которые так же хорошо описывают имеющиеся полевые данные, но иначе трактовать получаемые регрессионные параметры, исходя из несколько других представлений о пространственной структуре популяций мелких грызунов, учитывающих общую подвижность населения животных, а не только мигрантов, как это делает **миграционная модель**.

При возвратном изъятии, например, при отлове животных в живоловки, вероятность поимки не меняется на протяжении отлова и территориальная структура популяции не нарушается. Допуская подвижность грызунов, в результате которой популяция ежедневно обновляется на какой-то процент особей, можно предложить **подвижную модель**, которая заключается в следующем.

Если учесть тот факт, что население участка подвержено некоторой миграционной активности, то при постоянстве общей численности, то есть безвозвратном изъятии, часть особей за сутки оставляет участок, а часть приходит на их место, таким образом, какой-то процент населения ежесуточно обновляется. Тогда:

$$C_t = pN_{t-1} = p(N_0 - K_{t-1} + \mu N_0(t-1)) \quad (1),$$

где μ — коэффициент миграционной активности, или буквально процент обновления популяции за сутки, а $\mu N_0(t-1)$ — количество новых особей, появившихся на участке отлова за $t-1$ суток.

Представив $A=pN_0$ и $B=\mu pN_0$, находим регрессионные коэффициенты уравнения:

$$C_t = A - pK_{t-1} + B(t-1) \quad (2).$$

Неизвестные величины находятся как $N_0=A/p$ и $\mu=B/A$.

Предложенное выражение полностью соответствует двумерному регрессионному уравнению для миграционной модели при отсутствии конкуренции животных за орудия лова, но искомым параметрам N_0 и μ соответствуют другие выражения, нежели N_0 и M в миграционной модели. При наличии конкуренции животных за орудия лова, например, в пик численности, более корректным будет подставлять вместо значения реального улова C_t потенциальный улов PC_t .



В свою очередь безвозвратное изъятие снижает плотность населения грызунов, что должно вызывать переселение животных на освобождающиеся участки. Поэтому, в качестве другой **плотностно-зависимой модели** иммиграции можно привести следующие рассуждения. Пусть поток иммигрантов пропорционален «свободным местам»:

$$m_t = \mu (N_0 - N_t) \quad (1),$$

где m_t — скорость иммиграции в день t , N_t — численность на участке облова в день t , которая равна :

$$N_t = N_0 - K_{t-1} + M_{t-1} \quad (2),$$

где M_{t-1} — общее количество иммигрировавших в зону облова за предыдущие $t-1$ суток (вместе с выловленными). Накопленный улов K_{t-1} равен:

$$K_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} C_i \quad (3).$$

Каждый же реальный суточный улов, в свою очередь, равен:

$$C_i = p N_i \quad (4),$$

где p — вероятность поимки, а N_i — количество присутствующих на участке облова особей (как резидентов, так и иммигрантов).

Очевидно что

$$M_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} m_i \quad (5),$$

что с учётом выражения (1) даёт $M_{t-1} = \mu(N_0(t-1) - \sum_{i=1}^{t-1} N_i)$ (6).

С учётом выражений (3) и (4) $\sum_{i=1}^{t-1} N_i = \frac{K_{t-1}}{p}$ (7).

Теперь с учётом выражений (2), (4) и (7) можно выписать уравнение для суточного улова:

$$C_t = pN_0 - (\mu+p)K_{t-1} + \mu pN_0(t-1) \quad (8).$$

Представив $pN_0 = A$, $\mu+p = D$, $\mu pN_0 = B$ и решая регрессионное уравнение

$$C_t = A - DK_{t-1} + B(t-1) \quad (9),$$

можно найти величину интенсивности потока иммигрантов, как $\mu=D/A$, величину вероятности поимки как $p=D-B/A$ и величину начальной численности $N_0=A^2/(AD-B)$.

Вообще говоря, модель (8) описывает ситуацию плотностно-зависимой миграции. Если в базовое уравнение (1) вместо начальной численности подставить некоторую численность, эквивалентную «ёмкости среды» N_K :



$$m_t = \mu (N_K - N_t) \tag{10},$$

то возникает ситуация, когда параметры модели невозможно определить по коэффициентам двумерного регрессионного уравнения, так необходимо найти четыре неизвестных по трём уравнениям (требуется третий регрессор). Если $N_K > N_0$, то поток мигрантов имеет положительное значение (иммиграция), а если $N_K < N_0$, то должен наблюдаться отток населения (эмиграция). При длительных отловах эти же условия могут определять преобладание рождаемости или смертности соответственно.

Если попытаться учесть в плотностно-зависимой модели конкуренцию за орудия лова, то выражение (4) следует представить, как:

$$PC_t = p_0 N_t \tag{11},$$

а выражение (7) — как:

$$\sum_{i=1}^{t-1} N_i = \frac{\sum_{i=1}^{t-1} PC_i}{p_0} \tag{12},$$

тогда уравнение (8) принимает вид

$$PC_t = p_0 N_0 - p_0 K_{t-1} + \mu p_0 N_0(t-1) - \mu U_{t-1} \tag{13},$$

где $U_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} PC_i$.

Очевидно, что в данном уравнении появляется третий регрессор, что позволяет вычислять четвёртый неизвестный параметр, которым является ёмкость среды. Подставляя величину N_K вместо величины N_0 в выражение (1), конечное регрессионное уравнение потенциального суточного улова принимает вид:

$$PC_t = p_0 N_0 - p_0 K_{t-1} + \mu p_0 N_K(t-1) - \mu U_{t-1} \tag{14}.$$

Представив в линейном регрессионном уравнении $p_0 N_0 = A$ и $\mu p_0 N_K = B$ и посчитав регрессию, можно найти значения $N_0 = A/p_0$ и $N_K = B/(\mu p_0)$.

Обращает на себя внимание то, что в двумерных моделях без конкуренции животных за ловушки используются одни и те же переменные, и регрессионные уравнения оказываются одним и тем же при разной трактовке регрессионных параметров.

Схемы обсуждаемых моделей представлены на рисунке 2.

Мы взяли результаты отловов, приводимых и цитируемых в работах О.А.Лукиянова, и свои собственные для проведения расчётов популяционных параметров по разным моделям. Результаты расчётов представлены в таблице (в том числе и заведомо ошибочные результаты, выделенные курсивом).



Таблица. Результаты обчёта различных примеров отловов по уравнениям разных моделей пространственной структуры

Отловы	Модели	Хайне		Лесли		мипиданонная		подвижная		шотландско-зависимая	
		без конк-ции	с конк-цией	без конк-ции	с конк-цией	без конк-ции	с конк-цией	без конк-ции	с конк-цией	без конк-ции	с конк-цией
1. Рыбья популяция Средний Урал, август 1983 г. 6 дней, дельтакти Ф.В.Кривомельский	N ₀	187,4±19,3	183,4±23,3	144,8±21,0	135,9±18,5	156,4±19,8	144,8±18,0	168,8±24,8	0,4±0,2	-2,8,3±6,9	-4,61±0,94
	M	0,57±0,05	0,70±0,07	0,70±0,08	0,91±0,10	0,70±0,08	0,91±0,10	0,65±0,09	0,99	1,0	-4,81±1,18
	R	0,97	0,96	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	1,0
	F	151,4	101,4	123,9	117,3	123,9	117,3	123,9	681,5		
	N ₀	104,3±12,6	101,3±14,3	66,0±5,2	63,7±5,2	73,6±5,0	68,7±5,0	82,1±6,7	-0,7±0,6		
	M	0,32±0,03	0,40±0,05	0,51±0,03	0,66±0,04	0,51±0,03	0,67±0,04	0,46±0,03	0,99	0,99	0,99
2. Ягоская популяция Ягосия, 1967 г. 11 дней, жиполовски Р.Тавака и М.Канамури	N ₀	22,2±2,4	22,1±2,4	26,5±11,3	25,7±10,6	24,8±10,0	24,3±9,6	23,2±9,8	1,3±3,9		
	M	0,28±0,03	0,29±0,03	0,25±0,10	0,27±0,10	0,25±0,10	0,26±0,10	0,27±0,11	-0,02±0,05	-4,6±1,5, 19	
	R	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96
	F	118,3	120,3	48,7	49,3	48,7	49,3	48,7	25,4		
	N ₀	179,8±56,1	173,2±54,7	54,7±7,7	55,7±7,2	67,1±7,3	65,3±6,7	82,3±12,4	-21,3±22,3		
	M	0,15±0,04	0,18±0,05	0,24±2,7	0,24±2,7	0,12±0,01	0,12±0,01	0,12±0,01	0,12±0,01	2,69±2,1, 4	
3. Популяция-экономика 1980 г. 5 дней, дельтакти О.А.Лукьянов	N ₀	4424,8±255,5	3904,5±703,8	3111,4±122,5	262,7±88,2	3111,4±122,5	262,7±88,2	3111,4±122,5	262,7±88,2	3111,4±122,5	262,7±88,2
	M	0,49±0,02	1,2±0,20	0,58±0,04	1,85±0,18	0,58±0,04	0,58±0,04	2,10±0,25	0,54±0,04	-0,49±0,44	
	R	0,99	0,93	1,0	0,99	1,0	0,99	1,0	0,99	1,0	1,0
	F	441,5	42,0	682,5	115,2	682,5	106,6	682,5	682,5	1311,8	
	N ₀	142,3±130,5	1302,5±173,3	983,7±154,7	853,8±34,6	1121,2±136,8	903,2±33,9	1278,0±200,2	1275,5±87,3		
	M	0,44±0,03	0,75±0,08	0,58±0,07	1,06±0,03	0,58±0,07	0,58±0,07	1,14±0,04	0,51±0,07	0,81±0,55	
6. Мышевидные грызуны 1967 г. 5 дней, дельтакти В.Отак	N ₀	169,6	84,9	186,7	1637,5	186,7	186,7	1568,2	186,7	710,7	

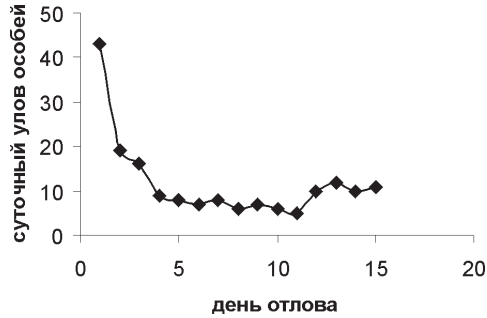


Рис. 1. 15-дневный отлов линейей в 100 давилок рыжих полевок на Среднем Урале (по данным О.А.Лукьянова; Пример 4 в таблице) .

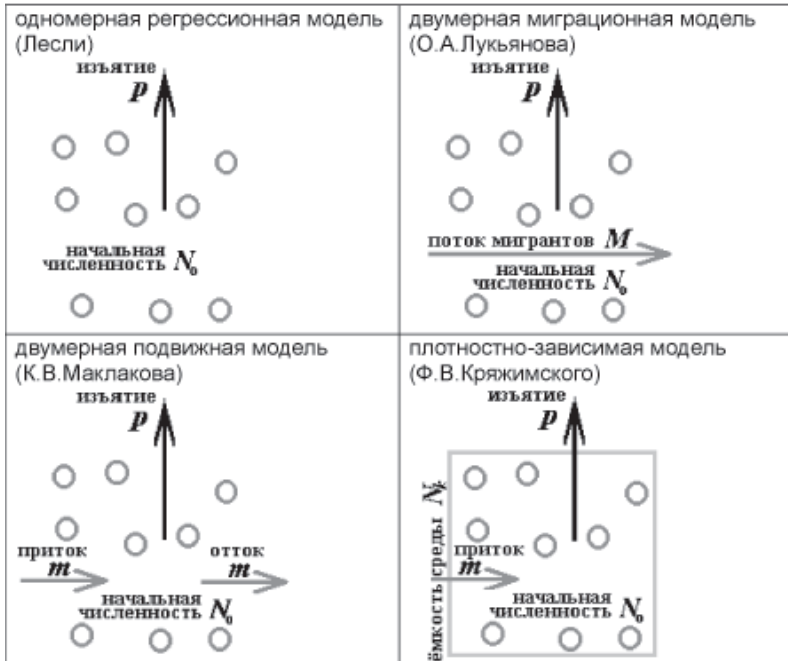


Рис. 2. Схемы разных моделей пространственной структуры.



ВЫВОДЫ

Очевидно, что многомерная регрессия лучше описывает числовые ряды многодневных отловов, что выражается в более высоких коэффициентах корреляции и значениях критерия Фишера. С другой стороны, примеры разных двумерных моделей без конкуренции животных за ловушки показывают, что трактовать одни и те же получаемые коэффициенты регрессии можно по-разному, в зависимости от заложенных в модели представлений. Так, угол наклона линии регрессии суточного отлова относительно оси накопленного улова во всех моделях трактуется как суточная вероятность улова p , а в плотно-зависимой модели — как вероятность улова плюс плотно-зависимый поток иммигрантов $p+m$. Свободный член трактуется как начальная численность животных, обитающих на площадке отлова, помноженная на вероятность их поимки pN_0 , кроме миграционной модели, в которой свободный член равняется вероятной поимке доли начальной численности оседлых особей плюс суточной доли мигрантов $p(N_0+M)$. Наконец, регрессионный параметр времени трактуется как определяемый начальной численностью, вероятностью поимки и потоком подвижных вселяющихся особей μpN_0 , в то время как миграционная модель предполагает поток мигрантов, помноженный на квадрат вероятности p^2M .

Варианты моделей с конкуренцией животных за орудия лова теоретически более оправданы, но требуют более тщательного сбора материала, с учётом вылова других видов и неудачных срабатываний ловушек (проловов). Поэтому, некорректное использование этих методов вызывает большие ошибки в расчётах (Пример 2).

Недостаточная выборка данных по объёму отлова или его длительности может вызывать статистические ошибки в расчётах, приводящие к появлению отрицательных значений миграционного показателя или вероятности улова, превышающие единицу. Поэтому, для применения методов многомерной регрессии необходимы по возможности большие выборки по численности выловленных грызунов и длительности отлова.

Модели, учитывающие подвижность населения грызунов, в сравнении с одномерной моделью Лесли, снижают начальную численность за счёт появления категории подвижных особей. **Наиболее близкие значения к простой одномерной модели даёт плотно-зависимая модель.**

При введении в плотно-зависимую модель дополнительного члена — третьего регрессора (например, потенциального суточного улова в варианте с конкуренцией животных за ловушки) появляется возможность вычислить ёмкость среды. То, что правдоподобные результаты в вычислении ёмкости среды дал только один отлов (Пример 6), в котором учитывались все мышевидные грызуны, вероятно, говорит о том, что на изменение плотности населения грызунов реагируют не отдельные изучаемые виды, а потенциальные



иммигранты сразу всех видов, то есть в расселении грызунов участвует явление межвидового взаимодействия.

ЛИТЕРАТУРА

- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. №1. С. 47–55.
- Лукьянов О.А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия водноместные ловушки // Экология. 1989. №2. С. 32–41.
- Смирнов В.С. Методы учёта численности млекопитающих // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1964. Вып. 39. 87 с.
- Смирнов В.С. Ошибка в определении числа мигрантов при отлове мелких млекопитающих линиями давилок // Журн. общей биол. 1998. Т. 59, №4. С. 438–447.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Bailey N.T.J. On estimating the size of mobile populations from recapture data // *Biometrika*. 1951. №38. P. 293–306.
- Bailey N.T.J. Improvements in the interpretation of recapture data // *J. Animal Ecology*. 1952. № 21. P. 120–127.
- Hayne D.N. Two methods for estimating populations from trapping records // *J. Mammal*. 1949. V. 30, №2. P. 399–411.
- Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model // *Biometrika*. 1965. №52. P. 225–247.
- Leslie P.H., Davis D.H.S. An attempt to determine the absolute number of rats in a given area // *J. Animal Ecology*. 1939. №8. P. 94–113.
- Lukyanov O.A. Analysis of dispersal in small mammal populations // *Polish Ecological Studies*. 1994. V. 20, №3–4. P. 237–242.
- Lukyanov O., Walkowa W., Adamczyk K. Analysis of mortality and emigration in a house mouse population // *Polish Ecological Studies*. 1994. V. 20, №3–4. P. 243–247.
- Moran P.A.P. A mathematical theory of animal trapping // *Biometrika*. 1951. №38. P. 307–311.
- Petersen C.G.J. The yearly immigration of young plaice into Limfjord from German sea etc. // *Rept. Danish Biol. Stn*. 1996. №6. P. 1–48.
- Schumacher F.X., Eschmeyer R.W. The estimation of fish populations in lakes and ponds // *J. Tenn. Acad. Sci*. 1943. №18. P. 228–249.
- Seber G.A.F. A note on the multiple recapture census // *Biometrika*. 1965. №52. P. 249–259.
- Seber G.A.F., Le Cren E.D. Estimating population parameters from catches large relative to the population // *J. Animal Ecol*. 1967. №36. P. 631–643.
- Zippin C. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // *Biometrics*. 1956. №12. P. 163–189.