

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

УДК 591.5+599.32+59.08

ЛУКЬЯНОВ Олег Анатольевич

ИССЛЕДОВАНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ОБИЛИЯ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОЛЕВОК РОДА CLETHRIONOMYS ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МНОГОДНЕВНОГО ВЫЛОВА

03.00.16 - Экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1983

Работа выполнена в лаборатории количественной экологии Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук
В.С.Смирнов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Н.М.Окулова,
кандидат биологических наук Ф.В.Кряжимский

Ведущая организация - Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений Всесоюзной ордена Ленина Академии сельскохозяйственных наук имени В.И.Ленина.

Захита состоится 20 декабря 1983 г. в 13 час.

Совета К 002.05.01 по при-
а наук в Институте экологии
ю адресу: 620008, г.Сверд-

иться в библиотеке Институ-
ральского научного центра

составлено 1983 г.

0.А.Пистолова

Актуальность. Разработка и совершенствование методов учета численности животных – одна из основных методических проблем современной экологии. Количественные показатели обилия лежат в основе оценок основных экологических и популяционных параметров животных: видового разнообразия, динамики численности, продуктивности и временносности, роли в биогеоценозе и т.п.

Разнообразие методов учета мелких млекопитающих чрезвычайно велико. Широко распространен учет мелких грызунов посредством отлова давилками со многими модификациями как по продолжительности отлова, так и по расположению давилок. Как правило, результаты учета давилками оказываются трудно сопоставимыми между собой по причине неполной адекватности изменений условистости грызунов в связи с изменениями плотности в разных вариантах учета. Также известны различия в реакции на ловушку как видов, так и отдельных внутривидовых демографических группировок в зависимости от различных факторов среди (погодных условий, типа местообитания, обеспеченности кормовыми ресурсами и т.п.). Это в значительной степени препятствует более точному исследованию закономерностей функционирования популяций и биогеоценозов.

Цели и задачи. Основная цель работы – повысить объективность оценок относительного обилия популяций, видового соотношения, демографической и размерно-весовой структур, динамики численности полевок рода *Clethrionomys*, путем использования более совершенных способов математической обработки результатов многодневных отловов, получаемых методом ловушки-линий. Для этого предполагалось решение следующих вопросов:

I. Анализ избирательного отлова видов и внутривидовых демографических группировок. Количественная оценка избирательности. Причиная интерпретация избирательного отлова. Получение несмешанных оценок относительного обилия, соотношение видов и демографической

структуры популяций.

2. Изучение зависимости уловистости полевок от плотности, сезона, биотопа и погодных условий. Воздействие этих факторов на оценку динамики численности.

3. Изучение особенностей формирования выборочной пробы грызунов в ходе продолжительного вылова. Оценка размерно-весовой структуры.

4. Разработка практических рекомендаций по увеличению эффективности использования метода ловушки-линий в практике зоологических работ.

Научная новизна. Детально исследованы особенности вылова трех видов полевок рода *Clethrionomys* (красной, рыжей и красно-серой) и их демографических группировок. Впервые для лесных полевок дана количественная оценка избирательности отлова и её причинная интерпретация; исследованы закономерности формирования выборочной пробы грызунов в ходе продолжительного вылова. Выявлена зависимость уловистости полевок от плотности, сезона, биотопа и погодных условий. Данна причинная интерпретация этим явлениям. Разработаны и введены корректирующие поправки в классическую процедуру Лесли, повысившие объективность оценок численности и уловистости животных, добываемых в одноместные давилки.

Детальное изучение видовых и внутривидовых особенностей вылова лесных полевок и зависимости их уловистости от различных факторов позволило существенно улучшить оценки относительного обилия, видового соотношения, демографической и размерно-весовой структур, динамики численности.

Практическая значимость. Разработаны практические рекомендации по повышению эффективности использования метода ловушки-линий в практике зоологических работ с мелкими грызунами в целях контроля их численности и вредоносности.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации доложены на отчетных сессиях зоологических лабораторий ИЭРиИ УНЦ АН СССР в 1980 и 1982 гг., общем собрании членов Уральского отделения Всесоюзного териологического общества (Свердловск, 1981), III съезде Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982), Всеобщей школе-семинаре "Экология горных млекопитающих" (Свердловск, 1982), региональной школе-семинаре молодых специалистов "Экология и проблемы рационального использования природных комплексов Урала" (Миасс, 1982), конференции молодых ученых ИЭРиИ УНЦ АН СССР (Свердловск, 1982), областной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов "Экология, человек и проблемы охраны природы" (Свердловск, 1983).

Публикации результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 11 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, практических рекомендаций, списка литературы, включающего 246 источников, в том числе 95 на иностранных языках, приложений. Работа изложена на 183 страницах, иллюстрирована 9 рисунками и 38 таблицами.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили результаты экспедиционных работ, проведенных на Южном и Северном Урале в период 1980-1982 гг. К.б.н. О.Ф.Садыков любезно предоставил данные по отловам мелких млекопитающих за два предыдущих сезона (1978-1979 гг.). Основной объем стационарных работ выполнен на Южном Урале (1978-1982 гг.) в районе высокогорного массива Иремель. Район экспедиционных работ, проведенных в июле-августе 1981 г. на Северном Урале включал г.Косьвинский Камень.

Для сбора мелких млекопитающих использован метод ловушки-ли-

ний. В ходе полевых работ было отработано более 76 000 ловушко-супток и отловлено 6320 экз. мелких млекопитающих. Большую часть улова составили полевки рода *Clethrionomys* - 5473 экз., среди которых преобладали красные (*C.rutilus* Pall.) - 52,3%; ряжие (*C.glareolus* Schreb.) и красно-серые (*C.rufocanus* Sund.) составили соответственно - 30,3 и 17,4%.

Давилки выставляли линиями (в линии обычно не менее 100 лов.) на расстоянии 10 м друг от друга на срок от четырех до двенадцати суток. Большая часть линий отработала четверо суток. В качестве приманки использовали кусочки поролона, пропитанные подсолнечным маслом. Проверку ловушек производили ежедневно, в утренние часы.

Добытых особей подвергали стандартному морфологическому и морфофункциональному обследованию (Новиков, 1953; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Визуально оценивали состояние генеративной системы самок (Тупикова, 1964). Л.Е.Зильберт было проведено гистологическое исследование гениталий по общепринятой методике (Волкова, Елецкий, 1971), что позволило проанализировать надежность макроморфологического анализа.

Функциональные группировки выделяли по комплексу признаков, учитывая степень развития тимуса, вес и размеры тела, состояние генеративной системы. На основании этих признаков для каждого пола было выделено три функциональные группировки: *adultus* (ad) - перезимовавшие особи, *subadultus* (sd) - размножающиеся сеголетки, *juvenis* (jv) - неразмножающиеся сеголетки.

При сравнительном анализе соотношения полов трех видов лесных полевок были использованы данные по вторичному соотношению полов этих видов, разводимых в экспериментальном зоопарке ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Этот материал (2507 экз.) был любезно предоставлен М.С.Шляпниковой.

Статистическая обработка материала была проведена на програм-

мирующим микрокалькуляторе "Электроника Б3-21", с использованием стандартных и оригинальных программ.

ГЛАВА 2. ОЦЕНКА ВЕРОЯТНОСТИ ПОИМКИ И ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ НЕСЕЛЕКТИВНОГО ИЗЬЯТИЯ ЛЕСЛИ

2.1. Описание метода и его использование в экологических исследованиях. Метод Лесли относится к категории методов, являющихся результатом вмешательства в жизнь популяции. Он предложен П.Лесли (Leslie, Davis, 1939) для определения численности крыс, а затем более полно развит Д.Де Лури (De Lury, 1947, 1951). Метод Лесли основан на том, что при неоднократном отлове животных с одной и той же территории их последовательные уловы снижаются во времени, что неоднократно подчеркивалось многими зоологами (Орлов, Лысенко, Лонзингер, 1939; Кондраткин, 1950; Постников, 1955; Смирнов, 1964 и др.). Зная закономерность снижения уловов на единицу ловчего усилия в ходе многодневного вылова, можно по нескольким начальным уловам оценить первоначальную (виртуальную) численность животных, обитавших на обследуемом участке, и вероятность их поимки (уловистость). Вероятность поимки равна доле от числа обитавших животных в зоне "действия" ловушек, изъятой единицей ловчего усилия.

Метод Лесли основан на следующих предположениях (Seber, 1973): 1) популяция закрыта, т.е. влияние рождений, гибели, иммиграции и эмиграции несущественно; 2) улов на единицу усилия распределяется по закону Пуассона; 3) вероятность поимки животных на протяжении эксперимента существенно не изменяется; 4) отлов одного животного не оказывает влияния на вероятность поимки любого другого. Эти предположения строги и обычно не реализуются. Но эксперимент и обработку данных можно провести таким образом, что различия между заложенными в модель предположениями и реальной ситуацией будут минимизированы. Первое предположение можно приблизить к реальности.

если отловы проводить в течение короткого промежутка времени.

К. Зиппин (Zippin, 1956) и В. С. Смирнов (1961) рассмотрели ситуацию, при которой производится только два последовательных отлова животных с одним и тем же ловчим усилием. Виртуальная численность животных при этом рассчитывается по формуле: $N_0 = C_1^2 / (C_1 - C_2)$, где $C_{1,2}$ – число животных в первом и втором отловах; вероятность поимки определяется по формуле: $p = (C_1 - C_2) / C_1$. Второе условие о пуссоновском процессе изъятия действительно в случае, если животные отлавливаются независимо друг от друга, и вероятность их поимки ничтожно мала за малый по сравнению с продолжительностью эксперимента промежуток времени. Третье предположение можно приблизить к действительности, если разбить полученную гетерогенную пробу животных на более однородные группы. Четвертое условие выполнимо при исключении конкуренции животных за ловушку. В случае использования одноместных ловушек их концентрация должна быть настолько велика, чтобы от проверки до проверки срабатывало не более 20% (Коли, 1979).

2.2. Оценка виртуальной численности и вероятности поимки методом Лесли. Если в ходе многодневного вылова животных с одной и той же территории ловчее усилие не изменяется (количество ловушек остается постоянным), а уловы за единицу времени снижаются, то можно по нескольким начальным уловам определить вероятность поимки животных и их первоначальную численность. Для получения оценок этих параметров последовательно убывающие уловы обрабатываются процедурой П. Лесли (Leslie, Davis, 1939). Она предусматривает построение графика зависимости последовательных уловов от накопленных за соответствующий период времени (рис. I). По результирующей прямой можно оценить первоначальную численность животных и их уловистость. Виртуальная численность при этом равна накопленному улову при условии, если улов за единицу времени снижается до нуля. Вероятность поимки равна тангенсу наклона прямой.

Аналитическая зависимость последовательно убывающих уловов от накопленных к данному времени выражается уравнением прямой линии: $C_t = A - pK_{t-1}$, где C_t – улов за единицу времени; p – вероятность поимки за единицу времени; t – порядковый номер улова; K_{t-1} – накопленный улов за предыдущие $t-1$ отлова; A – свободный член. Оценки параметров уравнения Лесли находятся методом наименьших квадратов по общим правилам для линейной регрессии. Виртуальная численность животных, обитавших в зоне "действия" ловушек, оценивается выражением: $N_0 = A/p$.

При построении регрессии Лесли К. Зиппин (Zippin, 1956) рекомендует проводить статистическое взвешивание уловов по $W_t = I/(N_0 - K_{t-1})$. Мы же предлагаем пользоваться статистическими весами $W_t = \sqrt{C_t}$, поскольку точность больших уловов, исходя из закона Пуассона, выше точности меньших.

После оценки параметров регрессии Лесли необходимо по критерию χ^2 проверить соответствие эмпирических уловов ожидаемым. Ожидаемые уловы рассчитываются из уравнения Лесли: $\hat{C}_t = A - pK_{t-1}$.

В.С. Смирнов (1983) предлагает вычислять параметры выравненных эмпирических рядов, которые могут подчиняться закону убывающей геометрической прогрессии, итеративным методом наименьшего хи-квадрат. Выражение для уловов, убывающих по геометрической прогрессии, записывается в виде: $\hat{C}_t = Aq^t$, где \hat{C}_t – ожидаемый улов; q – вероятность избегания поимки за единицу времени ($q=1-p$); A – свободный член; t – порядковый номер улова. Виртуальная численность оценивается выражением: $N_0 = Aq/p$.

2.3. Оценка виртуальной численности и вероятности поимки методом максимального правдоподобия и дельта-способом. Уловы, полученные в ходе многодневного исчерпания, могут быть обработаны методом максимального правдоподобия для получения оценок виртуальной численности и уловистости (Moran, 1951; Zippin, 1956, 1958; Seber, 1973).

Используя оценки виртуальной численности и уловистости, вычисляемые по формулам Зипшина-Смирнова (см.2.1), и свойства пуссоновского распределения уловов на единицу усилия, мы оценили дисперсии этих параметров дельта-способом (Налимов,1960; Seber,1973).

$$S_{N_0}^2 = C_1^3 (C_1^2 - 3C_1 C_2 + 4C_2^2) / (C_1 - C_2)^4 ; S_p^2 = C_2 (C_1 + C_2) / C_1^3$$

2.4. Сравнимость оценок виртуальной численности и вероятности поимки, полученных разными способами и при отловах разной продолжительности. Используем рассмотренные выше процедуры для оценки виртуальной численности, вероятности поимки и адекватности принятой модели вылова. В ходе шестидневных экспериментов на изъятие грызунов в течение четырех сезонов было отловлено 1893 экз. лесных полевок. Ловчее усилие в ходе экспериментов не изменялось, в сумме ежедневно экспонировали по 3632 давилки (13 линий). Количество добывших животных в ходе отлова снижалось в геометрической прогрессии. В сумме в первый день было добыто 637 особей, во второй – 433, в третий – 325, в четвертый – 203, в пятый – 168, в шестой – 127. Воспользовавшись классической процедурой Лесли, получим оценки виртуальной численности и вероятности поимки (рис.1). Зависимость суточных уловов от накопленных имеет следующее выражение: $C_t = 621,1 - 0,2910 K_{t-1}$. Виртуальная численность полевок в зоне действия 3632 давилок равна 2162 экз., 95%-ные доверительные пределы численности соответствуют 2058 и 2284 особям. 95%-ные доверительные пределы показателя уловистости составляют 0,2647 и 0,3173. Иными словами, за день вылавливается от 26 до 32 особей из каждой сотни животных, населяющих зону "действия" ловушек. Соответствие между эмпирическим и ожидаемым уловами хорошее ($\chi^2 = 3,65$; $\alpha > 0,25$). Следовательно, предпосылки, заложенные в модель Лесли, соблюдались в шестидневных отловах лесных полевок давилками.

Сравнительный анализ оценок виртуальной численности и вероятности поимки лесных полевок по данным шестидневного эксперимента

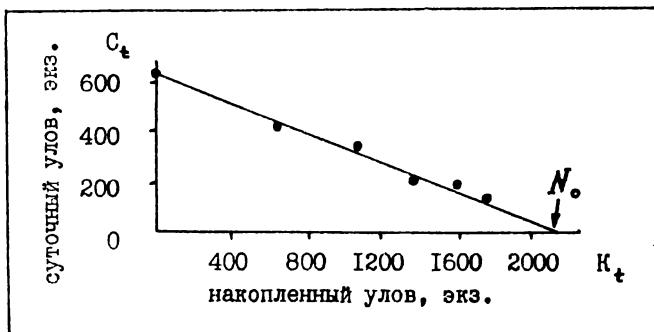


Рис. I. Обработка убывающих шестидневных уловов лесных полевок по процедуре Лесли.

шестью различными способами (классический метод Лесли, две взвешенные процедуры Лесли, метод наименьшего χ^2 , метод максимального правдоподобия, метод Зиппина-Смирнова, в сочетании с дельта-способом) показал, что эти оценки близки. Наименее трудоемкими из них следует признать классический метод Лесли и Зиппина-Смирнова.

Анализ оценок виртуальной численности и вероятности поимки по отловам разной продолжительности (2, 3, 4, 5 и 6 дней) показал, что эти оценки существенно не различаются, но их точность с увеличением продолжительности отлова повышается.

ГЛАВА 3. ЯВЛЕНИЕ ИЗБИРАТЕЛЬНОГО ОТЛОВА, ЕГО ПРИЧИННАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ И ВЛИЯНИЕ НА ОЦЕНКИ ВИДОВОЙ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУР

3.1. Понятие избирательного отлова и его количественная оценка. Величина вероятности поимки животных является косвенным критерием их активности (Смирнов, 1964). Если поведение особей, относящихся к разным группам, характеризуется некоторыми отличиями, то это обуславливает разную вероятность попадания их в уловы, что приводит к нарушению представительности выборки по отношению к изучаемым

мой совокупности. Явление, в результате которого в выборочную пробу из популяции попадает непропорционально большее количество животных одной группы в сравнении с животными другой группы, является нарушением принципа рандомизации при отлове животных, получило название избирательности отлова (Смирнов, Корытин, 1979).

Для количественной оценки разновероятности отлова сравниваемых групп животных наряду с показателем уловистости мы используем индекс пятидесятипроцентного изъятия (T_{50}), который равен количеству ловчих усилий (в нашем случае – количеству суток), затрачиваемых на изъятие 50% животных от их первоначальной численности в зоне "действия" давилок: $T_{50} = -0,69315 / \ln q$. Для сравнения двух показателей уловистости можно использовать t -критерий. В случае, если количество групп больше двух, то сравнение показателей уловистости правильнее проводить по множественным критериям Тьюки или Шеффера.

3.2. Уловистость трех видов лесных полевок. Использованы четырехдневные отловы. Для оценки видовой уловистости каждого из трех видов мы объединили уловы, полученные в 14 322 давилки, вне зависимости от года, сезона, биотопа, но с учетом порядкового номера суток отлова. Были получены кривые вылова (табл. I), которые и послужили основой для расчета видовых показателей уловистости. Для рыжих и красно-серых полевок кривые вылова за четыре дня хорошо аппроксимируются регрессией Лесли, для красных аппроксимация удовлетворительна только для первых трех дней, по которым и была оценена вероятность поимки этого вида. При сравнении показателей уловистости оказалось, что данные виды вылавливаются с неодинаковым темпом. Красные полевки превосходят по интенсивности вылова как красно-серых, так и рыжих, но последние не различаются между собой с достаточным уровнем значимости. Аналогичная тенденция для показателей уловистости этих же видов была ранее установлена В. С. Смирновым (1964). В обоих случаях красные полевки являлись по обилию более

Таблица I

Характеристика отловов трех видов полевок в четырехдневных экспериментах (приведены суточные уловы, показатели уловистости (p), и индексы пятидесятипроцентного изъятия (T_{50})
50

Вид	Отловлено экз. в день отлова (C_t)					p	T_{50} (суток)
	1-й	2-й	3-й	4-й	Σ		
<i>C. rutilus</i>	1102	653	429	345	2529	0,3860	I,42
<i>C. glareolus</i>	591	430	299	180	1500	0,3071	I,89
<i>C. rufocaninus</i>	351	250	156	98	855	0,3349	I,70

многочисленным видом.

Исследовано влияние избирательности отлова на оценку соотношения трех видов полевок. Наиболее точная оценка соотношения видов возможна посредством сравнения виртуальных показателей обилия каждого вида (виртуальный показатель обилия равен виртуальной численности животных на 100 ловушек). Обычные индексы обилия (экз./100 л-с) изменяются по дням отлова, поэтому результаты I, 2, 3 и 4 дней вылова дают различие в соотношении численности видов..

В наших экспериментах по многодневному изъятию грызунов доля быстро отлавливаемых красных полевок снижается, а доля медленно отлавливаемых рыжих повышается. Поэтому оценки соотношения видов по числу добытых оказываются смещёнными (доказано по χ^2). Виртуальные же показатели не зависят от различий в уловистости и продолжительности вылова, поэтому на их основе возможны более точные оценки соотношений видов.

3.3. Исследование избирательного вылова демографических группировок лесных полевок. Использованы данные по четырехдневным отловам. Специфика вылова демографических группировок обнаружена для всех видов (табл.2). Наблюдается одна общая тенденция. Наибольшими показателями уловистости характеризуются, как правило, половозре-

Таблица 2

Характеристика показателей уловистости демографических группировок лесных полевок

Вид де- могр. группа	<i>C.rutilus</i>			<i>C.glareolus</i>			<i>C.rufocanus</i>			
	n	p	T ₅₀	n	p	T ₅₀	n	p	T ₅₀	
♀♀	ad	219	0,4959	I,01	99	0,4156	I,29	88	0,4016	I,35
	sd	274	0,3988	I,36	153	0,4319	I,23	141	0,4516	I,15
	jv	686	0,2951	I,98	444	0,3093	I,87	201	0,3262	I,76
♂♂	ad	174	0,3491	I,61	67	0,2085	2,96	49	0,3082	I,46
	sd	256	0,4445	I,18	134	0,3820	I,44	95	0,2813	2,10
	jv	890	0,3346	I,70	590	0,2633	2,27	266	0,3036	I,92

льные особи (♀♀ ad, ♀♀ sd, ♂♂ ad). Переизменившиеся самцы составляют исключение, вероятности их поимки значительно более низки. Наименьшие вероятности поимки имеют неполовозрелые сеголетки. Подобные результаты были получены некоторыми авторами при изучении грызунов, имеющих в той или иной степени выраженную иерархическую структуру: мышей, крыс, полевок, хомячков (Kikkawa, 1964; Gliwicz, 1970; Summerlin, Wolfe, 1973; Тимофеев, 1975; Jensen, 1975; Gurnell, 1978, 1982 и др.). Более интенсивный вылов половозрелых особей по отношению к неполовозрелым мы объясняем, исходя из закона иерархического ранжирования. Известно, что социальный ранг в значительной степени определяется физиологическим состоянием животного, в первую очередь состоянием его генеративной системы (Crowcroft, Jeffers, 1961; Mihok, 1976, 1981; Соколов, Ляпунова, Хорлина, 1977; Шилов, 1977). Наиболее активные в половом отношении особи являются доминирующими или находятся на достаточно высокой ступени иерархической лестницы. Доминанты ограничивают проявление различных форм активности содоминантов, что и определяет более низкую вероятность поимки низкоранговых неполовозрелых особей. Различия в активности особенно сильно

отражаются на величине показателя уловистости в случае, если особи сравниваемых демографических группировок имеют примерно одинаковые по размерам участки обитания. Более низкую уловистость перезимовавших самцов по сравнению с половозрелыми самками можно объяснить различиями в размере их участков обитания, поскольку вероятность поимки животных при линейных отловах находится в обратной зависимости от размера участка обитания. Кроме того, С.Михоюм (Mihok, 1976, 1981) установлен факт доминирования размножающихся самок субарктических ряжих полевок по отношению к другим демографическим группировкам, в том числе и половозрелым самцам.

Эффект избирательного отлова приводит к смещению оценок демографической структуры, получаемых на основе кратковременных отловов. Более же объективная оценка демографической структуры возможна на основе виртуальных показателей численности этих группировок. Приведем примеры большей логичности виртуальной оценки по сравнению с оценками по кратковременным уловам. Соотношение полов перезимовавших красных полевок по первому дню отлова составляет 62 самца на сотню самок, по виртуальным же показателям оно выравнивается до 90 самцов на 100 самок. Для ряжих полевок среди перезимовавших дисбаланс по первому дню еще значительнее: 51 самец на 100 самок, по виртуальным же индексам он ненсущественен: 98 самцов на сотню самок. Таким образом оценки соотношения полов, полученные по однодневным уловам, значительно завышают долю перезимовавших самок, виртуальные же оценки практически не отличаются от ожидаемого соотношения 1:1.

ГЛАВА 4. ЗАВИСИМОСТЬ УЛОВИСТОСТИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ОТ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ ОБИЛИЯ

4.1. Сезонная динамика уловистости лесных полевок. Для всех трех видов характерны значительные изменения вероятности поимки, приводящие к снижению сезонной амплитуды динамики численности, получаемой на основе кратковременных уловов. Более же точная оценка возможна на основе виртуальных показателей обилия.

4.2. Влияние уровня численности на уловистость лесных полевок. Все линии в зависимости от величины четырехсуточного улова на 100 ловушек (Π_4) были разбиты на шесть групп (табл.3). Дисперсионный анализ, проведенный для сравнения вероятностей поимки (p), показал их отрицательную зависимость от уровня численности. Эта зависимость сохраняется и при устраниении конкуренции животных за ловушку, которая возрастает с увеличением плотности. Для расчета потенциальной вероятности поимки (p_0), которая возможна при устраниении конкуренции животных за одиночественные ловушки, мы использовали модифицированную нами классическую формулу Лэсли: $M_t = m \ln \frac{m}{m_0} = A - p_0 K_{t-1}$, где M_t – ожидаемый t -ый улов при отсутствии конкуренции животных за ловушку; m – общее число ловушек в линии; m_0 – число незанятых ловушек за единицу времени; p_0 – потенциальная вероятность поимки за единицу времени; A – свободный член; t – порядковый номер улова; K_{t-1} – накопленный улов за $t-1$ единиц времени.

Таблица 3

Зависимость уловистости полевок (p) от уровня численности (Π_4)

Π_4	0-15	16-30	31-45	46-60	> 61
p	0,5000	0,4266	0,3408	0,2924	0,2930
p_0	0,5141	0,4555	0,3789	0,3388	0,3588

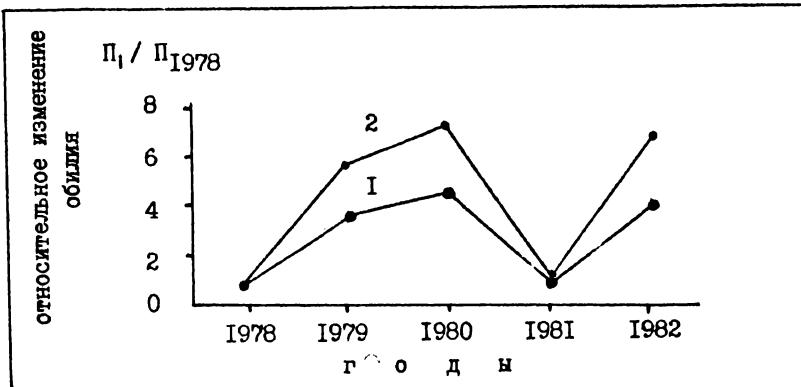


Рис. 2. Относительное изменение обилия лесных полевок на г. Иремель в период с 1978 по 1982 гг.

I - по показателям обилия за первый день отлова,
2 - по виртуальным показателям.

Изменение уловистости полевок в зависимости от плотности приводит к занижению амплитуды динамики численности, оцениваемой по кратковременным уловам. На рис.2 приведена амплитуда динамики численности лесных полевок на г.Иремель в период с 1978 по 1982 гг. по виртуальным показателям и по уловам за первый день отлова. Показатели обилия за 1978 г. приняты за единицу. Различие в амплитудах очень существенное, амплитуда по первому дню отлова занижена более чем в 1,5 раза.

Снижение величины потенциальной вероятности поимки при увеличении плотности можно объяснить уменьшением общей активности полевок в связи с ужесточением их взаимоотношений, что приводит к появлению значительной доли медленно отлавливаемых животных, входящих в содоминантные группировки различных порядков, и возрастанию доли "резервных" особей.

4.3. Зависимость уловистости лесных полевок от биотопической приуроченности. Проанализирована уловистость полевок в двух типах местообитаний: в ельнике горно-лесного пояса и на перемеживающемся субстрате подгольцовского пояса. Найдены существенные различия в реакции грызунов на ловушку в зависимости от биотопа. Для сравнительных оценок обилия полевок, населяющих разные биотопы, необходимо использовать виртуальные индексы обилия. Показатели обилия по кратковременным уловам занижают биотопические различия в численности полевок.

4.4. Влияние погодных условий на уловистость лесных полевок. Основным погодным фактором, снижающим уловистость (активность) лесных полевок является сильный, затяжной дождь. Его влияние особенно усиливается в сочетании с относительно низкой температурой. Основным путем, устраняющим возмущающее влияние погодных факторов, является суммирование кривых вылова, полученных при разных погодных условиях.

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЕНИЕ ОСНОВНЫХ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ХОДЕ МНОГОДНЕВНОГО ВЫЛОВА

Для лесных полевок характерно образование внутрипопуляционных группировок, которые территориально выражены системой участков обитания. Взаимоотношения особей, образующих внутрипопуляционную группировку, строятся по принципу доминирования-подчинения (Шилов, 1977). Можно предположить, что наряду с отношениями доминирования-подчинения, имеющими место между особями, входящими в различные функциональные группировки, эти взаимоотношения возможны и среди особей, принадлежащих к одной группировке. Особи, наиболее активные в своих биологических проявлениях, должны занимать в группировке и более высокий иерархический ранг.

Иерархический статус определяется целым комплексом морфологи-

ческих и физиологических свойств особи: вес тела, физическая сила, тип нервной системы, обмен веществ, физиологическая зрелость и т.п. (Шовен, 1972; Башенина, 1973; Баскин, 1976; Соколов, Ляпунова, Хорлина, 1977; Шилов, 1977 и др.). В ходе девятидневного отлова полевок были получены данные по основным морфологическим (вес, длина тела) и морфофизиологическим (органометрические индексы) показателям. Предполагая, что доля доминирующих особей в уловах в ходе многодневного вылова будет снижаться, поскольку они имеют более высокую уловистость в сравнении с содоминантами, мы путем параллельного со-поставления тенденции изменения морфологических и морфофизиологических признаков попытаемся выделить из них те, которые сопряжены с перестройками, протекающими в иерархической структуре.

Известно, что доминирующие особи имеют в среднем более высокий вес тела по сравнению с содоминантами (Башенина, 1973; Баскин, 1976; Миша, Клевезаль, 1976; Fairbairn, 1978; Reinhardt, Militzer, 1979 и др.). Проанализируем изменение среднего веса особей в ходе девятидневного отлова (табл.4). Средний вес особей, добытых в первые дни, выше, чем в последующие. Аналогично изменяется и длина тела. Органометрические индексы, как правило, не показывают односторонних изменений в ходе отлова. Отмечено увеличение индекса кондилобазальной длины черепа красной полевки в ходе многодневного вылова. Поэтому можно утверждать, что крупные животные, добытые в первые дни, имеют к тому же и большую скорость роста по сравнению с более мелкими животными, добытыми в последующие дни (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

На этом основании можно говорить о наличии иерархических отношений среди зверьков каждой демографической группировки. Особи, занимающие в группировках высокий иерархический ранг, отличаются от зверьков низких рангов крупными размерами тела, интенсивным ростом, высокой общей активностью и уловистостью. Поэтому средние размеры

Таблица 4

Средний вес животных, добытых в первый (А, г) и пятый-девятый (Б, г) дни отлова, и его изменение относительно первого дня (В, %)

Вид Демогр. группы	C. rutilus			C. glareolus			C. rufocanis		
	А, г	Б, г	В, %	А, г	Б, г	В, %	А, г	Б, г	В, %
♂♂	ad	30,2	29,4 - 2,8	26,5	27,0 + 2,1		53,5	47,2 - II,7	
	ad	24,0	21,5 - 10,7	22,5	20,7 - 8,0		28,6	30,6 + 7,0	
	jv	18,8	17,0 - 9,5	17,4	16,5 - 5,2		25,2	18,7 - 25,7	
♀♀	ad	34,1	32,7 - 4,1	31,1	30,4 - 2,2		50,7	50,0 - I,4	
	ad	27,3	23,0 - 15,8	25,8	22,4 - 13,3		35,9	29,2 - 18,5	
	jv	18,1	16,3 - 9,7	16,9	15,6 - 7,8		23,9	19,1 - 20,2	

особей, добытых в первые дни больше, чем в последующие. Однако отметим, что выраженность иерархических отношений в демографических группировках неодинакова. Судя по значительному снижению размеров тела в ходе отлова, среди неполовозрелых сеголеток иерархия выражена вполне отчетливо. С наступлением половой зрелости иерархические взаимоотношения усиливаются, что отражается на значительной размерно-весовой дифференцировке особей, принадлежащих к различным иерархическим рангам. Размеры половозрелых сеголеток в ходе отлова снижаются на относительно большую величину по сравнению с другими группировками. Иерархия среди перезимовавших особей выражена менее отчетливо. Это животные позднелетних и осенних генераций, развивающиеся в одинаковых условиях, прошедшие отбор в "узкие" периоды существования популяций. Размеры их тела слабо варьируют, что и обуславливает незначительное снижение размеров в ходе отлова. Кроме того, перезимовавшие особи в весеннеевремя осваивают в значительной степени незанятое пространство,

деля без особого напряжения взаимоотношений имеющуюся оптимальную территорию.

Наличие иерархических отношений среди особей демографических группировок приводит к тому, что оценки размерно-весовой структуры, получаемые по кратковременным уловам, несколько завышены. Более объективные оценки могут быть получены на основании продолжительных отловов.

ВЫВОДЫ

1. В ходе продолжительного отлова лесных полевок методом ловушки-линий их суточные уловы снижаются по геометрической прогрессии, что позволяет рассчитывать оценки виртуальной численности и уловистости по нескольким начальным уловам. Обработку последовательных уловов лучше всего проводить регрессионным методом Лесли. Точечные оценки виртуальной численности и вероятности поимки по отловам разной продолжительности не различаются, но по мере увеличения числа последовательных уловов их точность возрастает.

2. Избирательность отлова – распространённое явление при отловах мелких грызунов – приводит к искажению оценок видовой, демографической и размерно-весовой структур, получаемых на основе суммарных уловов обычным способом.

3. Существует как видовая, так и внутривидовая специфика вылова полевок. Красные полевки преобладают по интенсивности вылова красно-серых и рыжих. Половозрелые особи отлавливаются, как правило, интенсивнее неполовозрелых, занимающих наиболее низкий иерархический ранг в этологической структуре популяции. Иерархические отношения имеют место и внутри каждой демографической группировки. Внутригрупповые доминанты характеризуются более крупными

размерами тела и более высокой уловистостью по сравнению с содоминантами.

4. Уловистость полевок отрицательно коррелирована с численностью. Снижение вероятности поимки зверьков при высокой плотности в первую очередь обусловлено снижением их активности, в меньшей мере – возрастанием конкуренции за ловушку. Последний фактор устраняется обработкой полученных уловов оригинальной модификацией метода Лесли.

5. Погодные условия в значительной степени влияют на уловистость лесных полевок. В сильный затяжной дождь в сочетании с относительно низкой температурой, она резко снижается. Возмущающее воздействие погодных факторов можно устраниТЬ суммированием криевых вылова, полученных при разных погодных условиях.

6. Для получения оценок видовой и демографической структур, динамики численности лесных полевок следует использовать виртуальные индексы обилия. Размерно-весовую структуру следует оценивать по данным, полученным на основе продолжительных отловов.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для получения данных с целью оценки относительного обилия, видового соотношения, демографической и размерно-весовой структур лесных полевок ловушки следует экспонировать по 4–6 суток на одном месте. При отловах с целью оценки только обилия продолжительность экспозиции может быть сокращена до двух суток.

2. Для получения виртуальных показателей обилия многосуточные уловы следует обрабатывать методом Лесли; в случае относительно высокой численности (более 15–20% заполнения ловушек от проверки до проверки) – оригинальной модификацией метода Лесли. При двухсуточном изъятии уловы обрабатываются способом Зиппина–Смирнова.

3. Во избежание артефактов при исследовании видового соотношения, демографической структуры и динамики численности рекомендуем использовать виртуальные индексы обилия. Для представительных оценок размерно-весовой структуры следует использовать суммарные данные по многодневным отловам.

4. Нивелирование нежелательного влияния погодных факторов следует проводить путем суммирования кривых шлова, полученных при разных погодных условиях.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

1. Садыков О.Ф., Баженов А.В., Жигальский О.А., Лукьянов О.А. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних поясков гор Южного Урала.- В кн.: Териология на Урале. Свердловск, 1981, с.84-86.

2. Лукьянов О.А., Садыков О.Ф. Применение статистического анализа при изучении пространственного распределения мелких млекопитающих.- В кн.: Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз.териол.о-ва. Тез.докл., т.1. М., 1982, с.242-243.

3. Лукьянов О.А., Садыков О.Ф., Бердюгин К.И. К оценке явления избирательности отлова различных демографических групп лесных полевок.- Там же, с.243-244.

4. Баженов А.В., Куликова И.Л., Лукьянов О.А. Характер подвижности лесных полевок в естественных каменистых россыпях и на дражных отвалах.- В кн.: Экология горных млекопитающих. Свердловск, 1982, с.9.

5. Лукьянов О.А., Куликова И.Л., Баженов А.В. Оценка некоторых параметров популяций мышевидных грызунов.- Там же, с.65-67.

6. Лукьянов О.А. О статистических методах при исследовании пространственного распределения мелких млекопитающих.- В кн.: Во-

просы экологии животных. Свердловск, 1982, с.50.

7. Лукьянов О.А. Полевые испытания шести типов ловушек для отлова мелких грызунов.- Там же, с.51.

8. Лукьянов О.А. Новая модификация формулы Лесли.- В кн.: Областная научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов "Экология, человек и проблемы охраны природы". Тез. докл., Свердловск, 1983, с.48-49.

9. Лукьянов О.А., Левинкина О.Д., Хантемиров Р.М. Морфо-биологическая характеристика "иерархических" групп красной полевки.- Там же, с.49-50.

10. Лукьянов О.А., Садыков О.Ф. Избирательность отлова функциональных групп лесных полевок и её влияние на оценку демографической структуры.- В кн.: Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск, 1983, с.38-52.

II. Лукьянов О.А., Садыков О.Ф. Влияние уровня численности на улавливаемость лесных полевок.- Там же, с.53-60.



НС 19293 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 27/Х 1983 г. ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЪЕМ 1, О ЛЕЧ. Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 1974
ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20