

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/260688359>

# Nonresidence and dispersal of common shrews (*Sorex araneus*, Insectivora)

Article in *Зоологический журнал* · January 2008

CITATIONS

25

READS

200

6 authors, including:



**Nikolay Alexander Shchipanov**

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

96 PUBLICATIONS 949 CITATIONS

SEE PROFILE



**Alexander Viktorovich Kuptsov**

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

25 PUBLICATIONS 128 CITATIONS

SEE PROFILE



**Tatiana Demidova**

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

49 PUBLICATIONS 617 CITATIONS

SEE PROFILE



**A.A. Kalinin**

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

35 PUBLICATIONS 255 CITATIONS

SEE PROFILE

УДК 599.363

## НЕРЕЗИДЕНТНОСТЬ И РАССЕЛЕНИЕ У ОБЫКНОВЕННЫХ БУРОЗУБОК (*SOREX ARANEUS*, INSECTIVORA)

© 2008 г. Н. А. Щипанов, А. В. Купцов, Т. Б. Демидова, А. А. Калинин,  
Д. Ю. Александров, С. В. Павлова

Институт проблем экологии и эволюции, РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: shchipa@mail.ru

Поступила в редакцию 01.07.2006 г.

Рассмотрено использование пространства помеченными обыкновенными бурозубками (*Sorex araneus* L.) при одновременном отлове на линиях в живоловок и в конуса и их поведение в 10-минутных тестах на нейтральной территории. Распределение точек поимок зверьков на участке (по данным живоловок) близко к нормальному. Выход особи за пределы 3 стандартных отклонений от геометрического центра участка – рассматривается, как случаи нерезидентной активности: расселение – перемещение от места рождения до первого места оседания сеголеток, экскурсия – кратковременный выход за пределы участка, переселение – переход с одного участка на другой. Средние дистанции расселения составили: 44.8 в годы максимальной популяционной плотности, 83.9 средней и 152.9 м при депрессии. Тип расселения на пике соответствовал модели “спирального поиска” (Waser, 1985), при депрессии – прямого поиска (Murrey, 1967) и изменялся при средней плотности. Экскурсии (в среднем на 170 м) отмечены в годы пика у 9.8% зверьков, у 8.9% в годы средней численности, при депрессии – единично. У самок наибольший вклад в изменение активно используемого пространства вносит расселение и экскурсия, у самцов – расширение участка после созревания. Переселение отмечено менее чем у 2% особей в среднем на 500 м, максимально до 1500 м. Данные конусов характеризуют количество нерезидентов, отношение числа зверьков, обнаруженных в ловчих конусах, к числу обитающих оседло – долю нерезидентов в популяции ( $I_{nr}$ , формула 5), которая составила: 22% в годы пика, 44% при депрессии и колебалось в этих пределах при среднем уровне плотности. Социальная активность нерезидентов при депрессии значимо ниже, а при пике – незначимо выше, чем у оседлых. Половозрастная структура выборки нерезидентов не связана с уровнем численности, но связана с  $I_{nr}$ . Предполагается чередование сатурационного и пресатурационного расселения за счет изменения доли социально зависимых особей.

Вероятность расселения и мощность миграционного потока определяют уровни, на которых осуществляется поддержание баланса прибыль-вымирования в локальных популяциях (Levins, 1968; Гилпин, 1989; Hanski, 1999). Расселение строго определено как перемещение особи от места, где она родилась, до места, где она будет размножаться или могла бы размножиться, или до места, где она может выжить и найти пару (Howard, 1960). На практике расселение чаще всего определяется как альтернатива оседлости: особи, не обнаруженные повторно, достаточное количество раз включаются в число расселяющихся зверьков. Вместе с тем, рассматривая расселение у полевок, Лидикер (Lidicker, 1985) обратил внимание на то, что это явление гетерогенно по сути: оно может варьировать по времени и периодичности проявления, мотивациям и последствиям. Многообразие использования пространства за пределами освоенного участка не может быть сведено только к понятию “расселения” в строгом смысле. Исходя из этого, мы предложили использовать для перемещений за пределами освоенной территории термин “нерезидентность” как

противопоставление оседлому (резидентному) состоянию зверька (Щипанов, Купцов, 2004). Понятие “нерезидентность”, по нашему мнению, объединяет такие явления, как собственно расселение (перемещение от места рождения), экскурсии (временные выходы за пределы индивидуального участка), переселение (переход с одного участка на другой) и перемещение без установления резидентности – номадность. Эти события могут внести различный вклад и в обеспечение жизнестойкости, и в генетическую структуру популяции. Очевидно, что получение качественных и количественных характеристик нерезидентности представляет интерес для любого изучаемого вида. В данной работе мы сосредоточили внимание на обыкновенной бурозубке. Выбор этого вида определяется тем, что для него известно, по крайней мере, 68 хромосомных рас (Wojcik et al., 2003). В местах контакта возникают гибридные зоны, которые имеют различную ширину и конфигурацию (Searle, Wojcik, 1998). Детальное изучение взаимодействий в таких зонах представляет значительный интерес с общепроизводственных позиций, а для моделирования ситуации в гибридных

зонах необходимо иметь по возможности точные сведения о нерезидентности: ее качественной структуре, дистанциях, многолетней динамике. Вместе с тем, расселение у бурозубок вообще, и у обыкновенных бурозубок в частности, изучено лишь в общих чертах (Churchfield, 1990; Rychlik, 1998).

Преимуществом изучаемого вида является то, что как и у других землероек-бурозубок, в живоловки попадают преимущественно оседлые зверьки, а в конуса – нерезидентные особи (Моралева, 1983; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003). Это дает возможность получить объемные выборки резидентных и нерезидентных землероек на одном и том же пространстве и охарактеризовать нерезидентность качественно по данным живоловок и количественно – по данным отловов в конусах.

Важной характеристикой расселяющейся части населения являются их социальные взаимодействия. Используя выборки зверьков, взятых из конусов, мы могли провести тестирование взаимодействий у нерезидентной части населения. Известно, что уровень социальной активности и характер взаимодействий зверьков может изменяться при вынужденном, “сатурационном” и не вынужденном, “пресатурационном” расселении (Lidicker, 1985). Ранее нами было обнаружено, что у землероек-бурозубок социальная активность, проявляемая в тестах как число социальных контактов, при увеличении плотности социальной среды возрастает (Калинин, Щипанов, 2003). Мы предположили, что при “сатурационном” расселении, когда велика социальная зависимость и плотность социальной среды высока, нерезиденты будут проявлять равную или большую, по сравнению с оседлыми, социальную активность. При “пресатурационном” расселении, не вынуждаемом социальными контактами, выселенцы, избегающие контакта, проявят меньшую социальную активность, по сравнению с оседлыми особями.

Таким образом, в настоящей работе мы попытались оценить качественные и количественные характеристики проявлений нерезидентности у обыкновенных бурозубок.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в Старицком р-не Тверской обл., где на постоянных местах с 1995 г. ведется мониторинг популяций бурозубок. Обыкновенные бурозубки на наблюдаемой территории принадлежат к хромосомной расе Москва (Vulatova et al., 2000). Основные данные получены при мечении зверьков на линиях живоловок оригинальной конструкции по ранее разработанной методике (Щипанов и др., 2000). Расстояние между ловушками 7.5 м. Расстояние между точками отлова в метрах рассчитывали как разницу номеров

ловушек плюс 1, умноженную на 7.5. Дальние перемещения между разными линиями ловушек оценивались по показаниям GPS.

Исследования проводили в основных типах биотопов: травяных и зеленомошных ельниках, сфагново-долгомошных сосняках и разнотравных ольхово-березовых лесах. Все линии имели длину 375 м и содержали по 50 ловушек, за исключением одной линии в ельнике, которая состояла из 100 ловушек – 750 м. Размеры различных выделов сопоставимы с длиной линии с 50 ловушками. Бурозубок метили ампутацией пальцев. Живоловки проверяли в светлое время суток через 1.5 ч после настораживания, а затем еще раз, через 1.5 ч. После этого ловушки оставляли открытыми в ненастороженном состоянии. В результате экспозиция настороженных ловушек составляла 3 ч в сутки, и животные могли свободно перемещаться большую часть времени. При таком режиме мечения за все время наблюдений в живоловках погибло менее 1% от всех меченых зверьков. Единичная сессия отлова составляла 14 дней. Наблюдения проводили с апреля по октябрь от 3 до 6 сессий в год. В настоящей публикации обработаны данные мечения 2238 обыкновенных бурозубок (8509 повторных поимок).

Начиная с 2000 г., мы дополнительно используем заборчики, оборудованные конусом, соединенным с отсадником (Щипанов и др., 2003). Отсадники снабжали кормом, и зверьки оставались живыми около суток. Использовали заборчики длиной 50 м с 5 конусами и длиной 10 м с 1 конусом. Заборчики расположены на линиях живоловок. Конуса проверяли 2 раза в сутки утром и вечером. За все время наблюдений в конусах погибло 4% от числа помеченных зверьков. В данной публикации использован материал по 371 индивидуально меченому зверьку.

Социальные взаимодействия изучали в десятиминутных тестах попарного ссаживания на нейтральной территории (50 × 50 см). Фиксировали паттерны поведения, описанные нами ранее (Щипанов и др., 1998). При сравнении характеристик поведения зверьков из конусов (выборка нерезидентов) и оседлых зверьков тестировали в одни и те же сроки. Использован материал по 57 тестам с 114 сеголетками.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Градации популяционной плотности. Поскольку в дальнейшем мы предполагаем рассматривать все проявления нерезидентности в связи с плотностью популяции, здесь уместно охарактеризовать основные параметры этого показателя. Расчетная плотность соответствует количеству оседлых зверьков на площади 1 га (Щипанов и др., 2000). Для расчета плотности учитывали всех зверьков,

пойманных на линии повторно, хотя бы один раз за учетную сессию.

Популяционная плотность в среднем за все исследованные годы составляла около 13 экз./га. При этом можно было выделить годы, когда плотность была очень высока и превышала 30 экз./га, и годы, когда она была очень низка, ниже 3 экз./га. Мы выделили годы с плотностью достоверно выше и ниже среднего значения: “пик” и “депрессия”. Плотность обыкновенных бурозубок в эти периоды различалась достоверно ( $p < 0.01$ ) и составляла: в годы пиков в среднем  $37.9 \pm 7.0$  экз./га, а в годы депрессии –  $2.1 \pm 0.7$  экз./га. В остальные годы плотность рассматривали как среднюю –  $7.6 \pm 3.7$  экз./га.

**Критерии для выявления нерезидентности на линиях живоловок.** Анализируя участки мелких млекопитающих, Слэйд и Рассел показали, что среднее квадратичное отклонение от центра активности хорошо соответствует другим характеристикам, и может являться его метрической мерой, удобной для сравнения участков между собой. Для расчета среднего квадратичного отклонения достаточно значений для трех независимых поимок, в то время как для других статистических оценок рекомендовано иметь не менее 20 наблюдений (Slade and Russell, 1998). В тех случаях, когда участок обитания можно аппроксимировать нормальным распределением, могут быть выявлены зоны с предсказуемой вероятностью обнаружения особи. Мы рассмотрели распределение вероятности обнаружения особи относительно места расположения условного центра активности. Центр активности ( $x$ ) рассчитан как средняя координата (номер ловушки) для всех ловов:

$$x = \sum x_i / n. \quad (1)$$

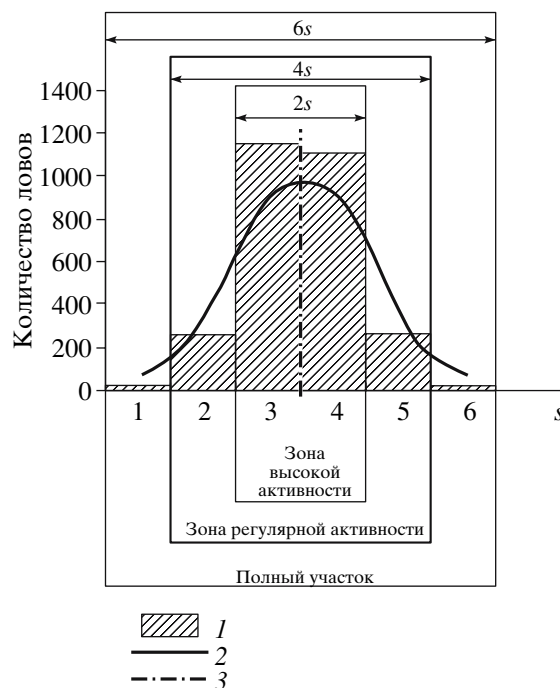
Среднее квадратичное отклонение от центра активности ( $s$ ) вычислено по стандартной формуле:

$$s = [\sum(x_i - x)^2 / (n - 1)]^{1/2}, \quad (2)$$

где  $x$  – координата (номер ловушки) центра активности,  $x_i$  – координата  $i$ -й поимки,  $n$  – число ловов. Всего проанализированы участки 488 особей, давших три и более поимки.

Оказалось, что в пределах дистанции  $\pm s$  от центра активности (всего  $2s$ ) сосредоточена основная активность зверьков – 77.3% ( $N = 3154$ ) всех поимок (рис. 1). В зоне  $\pm s$  от центра все зверьки были пойманы повторно в течение двухнедельной сессии, т.е. могли быть квалифицированы как оседлые: 5 поимок в среднем на особь. Мы обозначаем пространство  $2s$  как “зону высокой активности”.

На пространство между зоной высокой активности и границами отрезка  $4s$  ( $\pm 2s$  от центра активности) пришлось 16.6% от всех поимок оседлых зверьков. Практически все зверьки, давшие более 10 повторов, были обнаружены здесь хотя



**Рис. 1.** Зонирование участка обыкновенных бурозубок (пояснения в тексте): 1 – количество ловов зверьков в разных зонах участка; 2 – ожидаемое количество ловов при нормальном распределении частот посещения разных зон участка; 3 – центр активности.

бы однократно. Вместе с тем, в течение двухнедельной сессии на этом отрезке ни один зверек не обнаружен повторно, а за весь период наблюдений повторно встречено лишь 5% от всех оседлых особей. Таким образом, хотя пространство, несомненно, принадлежит участку, обнаружение в нем зверька как оседлого в течение 2 недель учета маловероятно: в среднем 1.1 поимки на особь. Это позволяет рассматривать отрезок, ограниченный двумя средними квадратичными отклонениями в каждую сторону от центра, как зону регулярной активности: однократное обнаружение особи является регулярным событием, но выявление оседлости особи методом повторных отловов возможно лишь при наблюдении более месяца.

На отрезке между границами зоны регулярной активности и границами отрезка  $6s$  ( $\pm 3s$  от центра активности) было лишь 12 ловов. Это около 0.4%. Дистанция  $6s$ , рассчитанная для всей выборки, близко совпадает с максимальными размерами участков, определенными по крайним точкам отловов (табл. 1).

Таким образом, пространство  $6s$  можно рассматривать как полный участок. Обнаружение зверька в пространстве полного участка за пределами зоны регулярной активности редкое событие: 0.04 поимки на особь. Тем не менее, эти точки все еще принадлежат участку.

**Таблица 1.** Размеры участков (м) обыкновенных бурозубок в августе

Демографическая группа	<i>N</i>	Среднее по крайним точкам отловов	Среднее квадратичное отклонение, <i>s</i>	4 <i>s</i>	6 <i>s</i>	Максимальные по крайним точкам отловов
Сеголетки	157	30.0 ± 12.7	11.2 ± 4.8	45.0	66.8	60.0
Самки перезимовавшие	61	47.9 ± 21.0	18.7 ± 8.2	75.1	112.7	105.0
Самцы перезимовавшие	83	131.5 ± 97.0	50.2 ± 35.7	200.9	301.4	367.5

Распределение ловов по разным зонам участка хорошо совпадает с ожидаемым нормальным распределением (см. рис. 1): коэффициент ранговой корреляции Спирмана  $R = 0.96$  для  $p < 0.003$  (мы полагаем, что эксцесс возникает за счет включения в выборку особей с малым количеством ловов: эти ловы приходятся на наиболее посещаемую, центральную часть участка). В этом случае ожидаемое количество обнаружений особи за пределами пространства  $6s$  должно быть менее 1%. В действительности же мы обнаружили оседлых зверьков за пределами этого пространства в 179 случаях, что составило 5.5% от общего числа ловов. Дистанции перемещений между последовательными поимками за пределами зоны  $6s$  варьировали от 60 до 1600 м. Мы полагаем, что эти точки относятся к другой совокупности данных: Исходя из свойств нормального распределения, мы сочли возможным использовать пребывание зверька за пределами полного участка (зоны  $6s$ ) как критерий для выявления случаев нерезидентности. Обнаружение особи за пределами зоны ограниченной  $3s$  от центра активности или перемещением между последовательными поимками на расстояние, превышающее  $6s$  (в среднем для демографической группы), рассматривали как нерезидентное событие.

**Расселение.** Дистанции по данным мечения в живловки. Смещение от места первоначального обнаружения молодого зверька до места, где он начинает жить оседло, рассматривали как собственно расселение (рис. 2а).

В годы пиков такое смещение было обнаружено у 18.5% обыкновенных бурозубок ( $N = 225$ ), при средней плотности 15.2% ( $N = 215$ ) и депрессиях 31.3% ( $N = 48$ ). Максимальная дистанция 375 м отмечена при средней численности. Для расчета среднего значения мы ввели поправку на уменьшение вероятности обнаружения особи при увеличении дистанции.

Как показано выше, оседлость особи может быть установлена в пределах зоны  $\pm s$  от центра активности. Если единичной дистанцией смещения считать диаметр зоны высокой активности  $2s$ , то отношение площади, на которой возможно обнаружение оседлости особи на линии, к площади круга с радиусом, кратным количеству единичных дистанций смещения (пространства, где мог-

ла оказаться расселившаяся особь), соответствует вероятности обнаружения факта расселения ( $P_n$ ) на  $n$ -е расстояние:

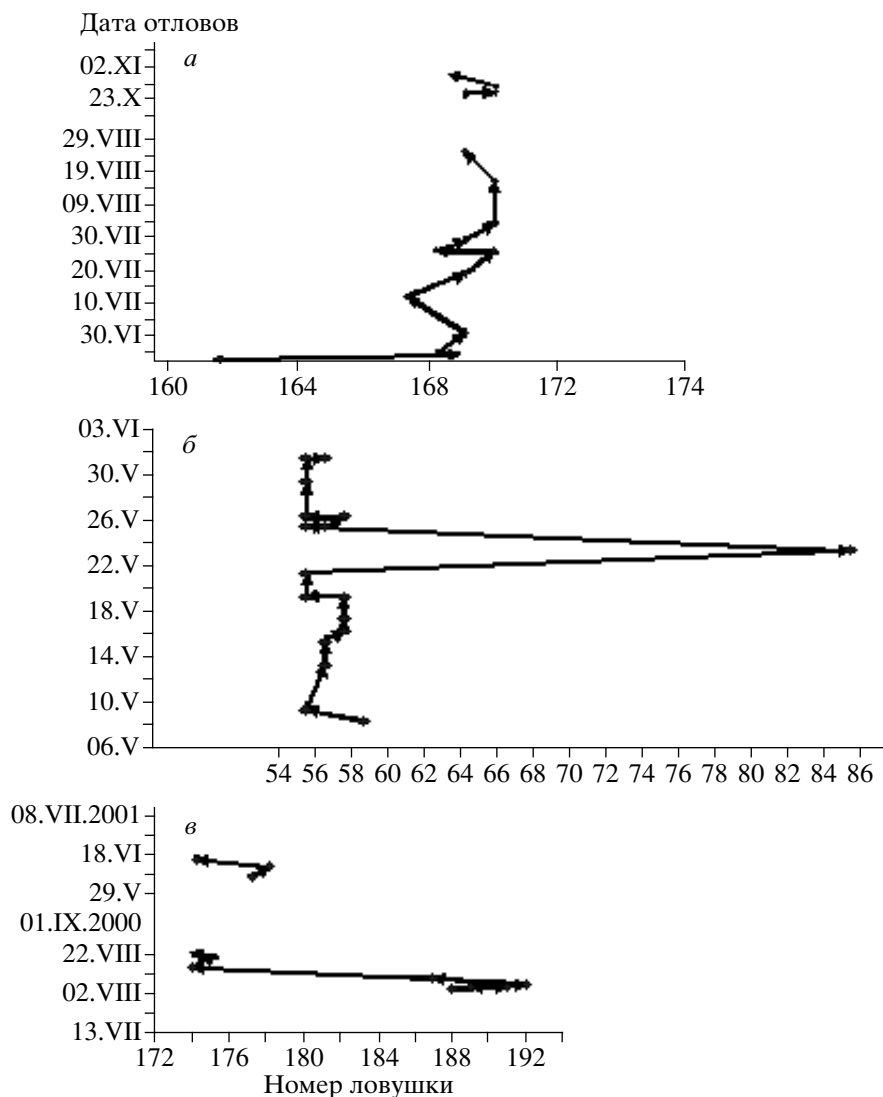
$$P_n = 1/\pi n, \quad (3)$$

где  $n$  – число дистанций  $2s$  от центра участка. Это расстояние может быть выражено в метрах, так как мы ранее рассчитали среднее квадратичное отклонение от центра для сеголеток в целом (см. табл. 1). Рассчитанные по этой формуле вероятности для 9 дистанций составили соответственно: 0.318, 0.159, 0.106, 0.080, 0.064, 0.053, 0.045, 0.040, 0.035. Разделив реальные данные на эту поправку, мы получаем частоту встречаемости дистанций расселения. Средние дистанции минимальны во время пика –  $45 \pm 2$  м, при средней плотности они составляют  $84 \pm 4$  м, а при депрессии  $153 \pm 10$  м. Дистанции расселения самок в среднем больше –  $66.4 \pm 25.6$  м, чем у самцов –  $52.8 \pm 19.9$  м. Однако самцы становятся мобильны после созревания, на следующий год. Нами неоднократно отмечены расстояния более 700 м между последовательными поимками перезимовавших самцов, что фактически равно перемещению по всему наблюдаемому выделу (Shchipanov et al., 2005). Тем не менее, многие самцы были многократно пойманы повторно в пределах учетных линий, и мы смогли оценить размеры зон активности (см. табл. 1). По сравнению с сеголетками диаметр зоны высокой активности взрослых самцов увеличивается почти в 5 раз, в то время как у самок в 1.6 раза.

**Модели расселения.** Частота обнаружения различных дистанций расселения может быть аппроксимирована нормальным распределением (Dice, Howard, 1951), однако это лишь очень грубое приближение. Был предложен ряд моделей, позволяющих симулировать более близкое распределение. Наибольшего внимания заслуживают модели “прямого” и “спирального” поиска. При прямом поиске зверьки перемещаются в случайном направлении “по прямой”, и можно рассчитать вероятность ( $P_n$ ) оседания особи на  $n$ -м (кратном диаметру участка) расстоянии от места рождения (Murray, 1967).

$$P_n = t(1 - t)^n, \quad (4)$$

где  $t$  – вероятность, с которой животное сохранит материнский участок.



**Рис. 2.** Проявление форм нерезидентной активности на линиях живоловок: *а* – расселение (1995 г.), *б* – экскурсия (1999 г.), *в* – переселение (2001 и 2000 гг.).

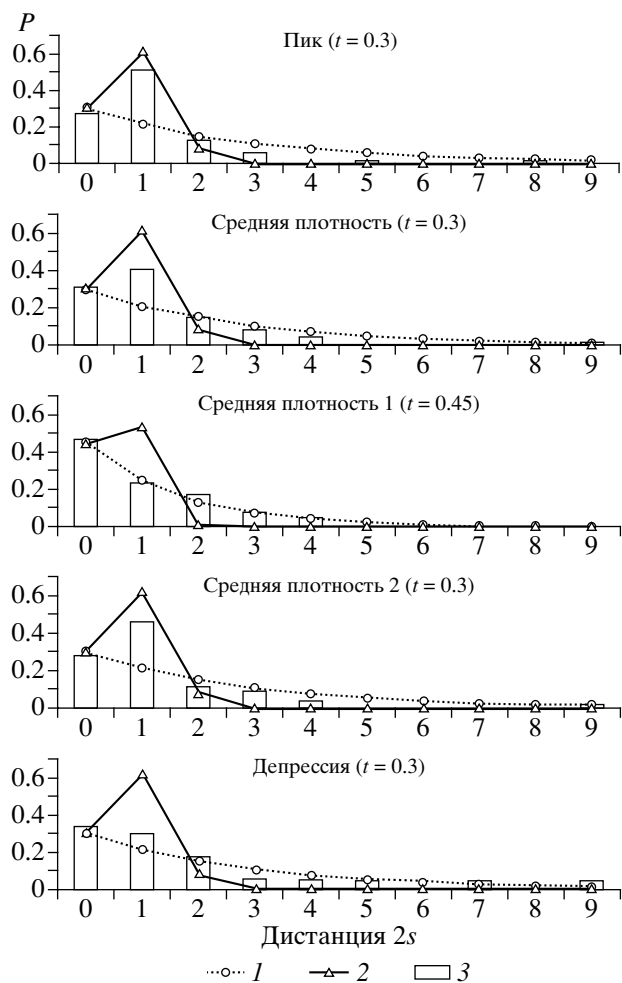
Васер (Waser, 1985) представляет пространство как соты, в которых расселяющиеся животные стремятся занять ближайший участок, обследуя соседнее пространство вдоль каждой из сторон шестиугольника и заполняя его послойно, “по спирали”. Вероятность осесть на *n*-ой дистанции (также кратной диаметру участка) рассчитывают по формуле 5.

$$P_n = [1 - (1 - t)^{6n}](1 - t)^{1 + 3n^2 - 3n}. \quad (5)$$

Дистанции, на которые произошло расселение, Васер оценивал как расстояния между центрами активности оседлых особей. Мы рассчитали ожидаемое распределение расстояний между центрами активности оседлых особей, используя формулы Васера и Мюррея для шага  $2s$ , и сравнили результаты с эмпирическими данными.

Во время пика распределение дистанций между центрами активности больше соответствовало распределению Васера для  $t = 0.3$  (рис. 3). При средней численности  $t = 0.3$  они заметно отклоняются от ожидаемого распределения, хотя фактические дистанции больше соответствует модели Васера. Мы предположили, что видим суперпозицию двух распределений. Действительно, можно выделить годы, когда распределение приближается к модели Мюррея (средняя плотность 1), и годы, когда оно более сходно с моделью Васера (средняя плотность 2). При депрессии распределение больше соответствует модели Мюррея для  $t = 0.3$ . Для объединенной выборки распределение более сходно с моделью Васера для  $t = 0.3$ .

Проверка метрических оценок расселения. Зная средние вероятности и дистанции расселения, а также изменение размеров зоны активно-



**Рис. 3.** Ожидаемое распределение дистанций расселения ( $P$ ), кратных  $2s$ , согласно модели Мюррея (1), Васера (2), и эмпирическое распределение дистанций между центрами участков сеголеток (3). Средняя плотность 1 – высокий, средняя плотность 2 – низкий индекс нерезидентности (пояснения в тексте).  $t$  – коэффициент из формул 4 и 5.

сти после перезимования, можно проверить корректность нашей оценки дистанций расселения. Количество вновь появляющихся на линиях перезимовавших особей (не отмеченных в предыдущий год) известно. Их доля от зверьков, помеченных в предыдущий год, пропорциональна отношению площади, на которой зверьки могли быть помечены сеголетками, к площади, с которой они могли прийти на линию после зимы.

Площадь, на которой могут быть помечены оседлые сеголетки, состоит из полос шириной, равной  $2s$  у сеголеток с каждой стороны линии, и площади двух полукружий с тем же радиусом по концам линии. Площадь, с которой зверьки могли прийти после зимы, равна полосам шириной  $2s$  у перезимовавших особей с каждой стороны линии,  $0.5$  средней дистанции расселения сеголеток (так

как расселение возможно и в противоположном направлении) с учетом вероятности расселения и двух полукружий с тем же радиусом. Исходя из этого, рассчитали ожидаемое отношение перезимовавших особей и сеголеток ( $K$ ):

$$K = (4s_y L + 4s_y^2 \pi) / \{ [4s_m L + d_p(1-t)L] + [2s_m + 0.5d(1-t)]^2 \pi \}, \quad (6)$$

где  $L$  – длина учетной линии;  $s_y$  – среднее квадратичное отклонение от центра активности у сеголеток;  $s_m$  – среднее квадратичное отклонение от центра активности у перезимовавших особей данного пола, и  $d_p$  – средняя дистанция расселения сеголеток соответствующего пола. Для всех линий за весь наблюдаемый период ожидаемая доля перезимовавших самцов, помеченных на линии в предыдущий год, составляет 0.17, в то время как реально она была равна 0.18. У самок эти доли составили соответственно 0.33 и 0.31. Такое совпадение позволяет говорить о том, что рассчитанные нами на линиях размеры участков и характеристики расселения близки к реальным.

**Экспедиции. Дистанции по данным мечения в живоловках.** В ходе экспедиции зверек выходит за пределы полного участка и впоследствии возвращается обратно (рис. 2б). Наибольшая дистанция такого выхода, измеренная с помощью GPS, составила 750 м у перезимовавшей самки, на линии эта дистанция составила 275 м. Мы не можем выявить экспедиции у перезимовавших самцов, так как посещаемое ими пространство очень велико по сравнению с длиной линий. Экспедиции были более типичны для самок, как сеголеток (10.7% особей), так и перезимовавших (12%); у самцов-сеголеток они отмечены лишь у 4.6% особей.

В годы пика экспедиции отмечены у 9.8% зверьков ( $N = 225$ ), при средней численности у 8.9% ( $N = 215$ ), а при депрессии – лишь одна экспедиция на 50 м у самки сеголетки ( $N = 42$ ). Средний радиус экспедиций для всех рассмотренных случаев составил  $168 \pm 18$  м. При пике и средней плотности эти дистанции практически не различались и составили  $166 \pm 30$  и  $170 \pm 22$  м, соответственно.

**Переселение.** В ряде случаев мы наблюдали смену участка обитания, при которой новый центр активности перемещался на расстояние, превышающее  $6s$  от прежнего центра (рис. 2в). Такая смена была отмечена у четырех самок сеголеток и у трех перезимовавших самок, что в целом составляет около 2% от всех рассмотренных оседлых самок. Четыре самки перезимовали на месте своего нательного участка, а весной переселились на новое место. Средняя дистанция всех этих перемещений составила  $118 \pm 52$  м ( $N = 7$ ). Эти данные малы для того, чтобы корректно рас-

**Таблица 2.** Демографические характеристики выборки из живоловок (оседлые) и конусов (нерезиденты)

Демографическая группа		Конуса		Живоловки	
		N	%	N	%
Сеголетки	самцы	149	40.2	298	46.5
	самки	103	27.8	243	37.9
	всего	251	67.9	541	84.4
Перезимовавшие	самцы	69	18.6	54	8.4
	самки	50	13.5	46	7.2
	всего	119	32.1	100	15.6
Всего		371	100.0	641	100.0

считать поправки, связанные с вероятностью обнаружения переселенцев на линиях. Можно лишь заметить, что реальные дистанции переселения, по-видимому, значительно больше.

Редкость обнаружения переселений не вполне соответствует реальной частоте проявления этого события. Вероятность того, что оседлый зверек, покинув участок, вновь осядет в пределах зоны вероятного обнаружения, низка. Гораздо реальнее обнаружить сам процесс перемещения. Так, расстояние свыше 6s между последовательными поимками зверьков, не показавших участков на линии, отмечено у 1.2% самцов сеголеток (N = 642), 2.1% самок сеголеток (N = 610) и у 2.5% перезимовавших самок (N = 149). Наибольшая дистанция между последовательными ловами составила у самцов сеголеток соответственно 1522 м, у самок сеголеток 1579 м и у перезимовавших самок 625 м. Эти данные свидетельствуют о том, что, по крайней мере, некоторые обыкновенные бурозубки способны сменить участок и при этом переместиться достаточно далеко.

Выборка нерезидентов, взятая в конуса. С 2000 г. мы проводим учеты на тех же линиях, где ведем мечение, параллельно, заборчиками со специальными “конусами”. За время наблюдений в живоловки была помечена 641, а в конусах на этой же территории 371 особь. Из них лишь 3.5% от общего количества были пойманы в оба орудия лова. Оседлые особи, жившие на линиях, составили лишь 4.8% от числа зверьков, пойманных в конуса, при этом они не попадались в конуса повторно.

Мы предположили, что такое различие в отношении к орудиям лова оседлых и нерезидентных зверьков определяется различными принципами ориентирования на персонифицированном пространстве и за его пределами: оседлый зверек хорошо знает свой участок, структурированный собственными метками. За пределами знакомого пространства он следует общими для нерезиден-

тов путями и имеет больше шансов упасть в конус. Для того чтобы проверить это предположение, оседлых зверьков выпускали на тропинки вдоль заборчиков в пределах и за пределами пространства радиусом 3s от центра активности. В пределах своего участка оседлый зверек лишь один раз из 39 тестов (N = 16) упал в конус. За пределами участка все 12 особей в 12 тестах, выпущенные на тропинки вдоль заборчика, упали в конус. Эти различия достоверны ( $\chi^2 = 20.2, p < 0.001$ ).

Таким образом, мы считаем, что принципы ориентирования оседлых особей и нерезидентов принципиально различны. Это обуславливает различное отношение к орудиям лова и позволяет получать в конусах практически “чистую” выборку нерезидентных особей.

Демография нерезидентов. Выборка из конусов. Принято считать, что основную часть населения, перемещающегося за пределами освоенного участка, составляют молодые, неполовозрелые особи. Вместе с тем, выборка обыкновенных бурозубок в конусах содержала более высокую долю перезимовавших половозрелых особей по сравнению с выборкой из живоловок (табл. 2). Это обстоятельство требует комментария.

Перезимовавшие самцы, помеченные в живоловки на линиях, составили в выборке, взятой из конусов в том же месте, лишь 6%. Это позволяет предполагать, что наряду с самцами, обитающими на определенном, хотя и обширном участке, существуют и животные, посещающие это пространство как нерезиденты. Последние составили более половины всех пойманных здесь перезимовавших самцов (табл. 2). Мы полагаем, что и перезимовавшие самки, пойманные в конуса, нерезидентны: из 31 самки, обитавшей в непосредственной близости от конусов, была однократно поймана лишь одна. У большинства оседлых перезимовавших самок, наблюдавшихся на линиях, границы участков даже не соприкасались, однако мы четырежды обнаруживали, что в течение



10 дней в один и тот же конус были пойманы 2 взрослые самки, 4 раза 3 взрослые самки, и в один из конусов было поймано 5 взрослых самок. Все эти самки не обнаружены на линиях живоловок, ни ранее, в предыдущий месяц, ни в течение последующих двух недель.

Таким образом, мы полагаем, что большая доля перезимовавших зверьков в выборке из конусов объективно свидетельствует об их относительно большей доле в нерезидентном населении.

Демографические характеристики нерезидентного населения в различные годы. Выборка из конусов. Величину миграционного потока у землероек можно оценить как уловистость конусов и как долю в общем населении. В последнем случае мы рассчитываем коэффициент ( $I_{Nr}$ ):

$$I_{Nr} = 100C_{Nr}L/(N_r + C_{Nr}L), \quad (7)$$

где  $L$  – длина линии живоловок,  $N_r$  – количество оседлых особей, обнаруженных на линии, и  $C_{Nr}$  – количество нерезидентов, пересекающих 1 погонный метр линии за сутки, рассчитанное по данным заборчиков (формула 8)

$$C_{Nr} = N_{Nr}/lT, \quad (8)$$

причем  $l$  – общая длина заборчиков, м,  $N_{Nr}$  – число особей, попавшихся в конуса, а  $T$  – количество дней отлова.

Ни уловистость конусов, ни индекс нерезидентности с популяционной плотностью не коррелировали,  $r = 0.29$  и  $r = -0.25$ , соответственно.

Поскольку уровень численности может определяться не только внешними, но и внутривидовыми факторами, мы сравнили демографические характеристики нерезидентной части населения для пиковых периодов и периодов депрессии, а также для лет, когда численность была средней, но индексы нерезидентности различались (табл. 3).

Демографические характеристики нерезидентной части населения заметно разнятся при крайних уровнях плотности. При депрессии в улове в большем количестве присутствовали самки, причем среди них обнаружены и перезимовавшие. При этом, доля нерезидентов в населении была выше (более высокий уровень  $I_{Nr}$ ), а расселение соответствовало модели Мюррея. На пике в улове преобладали самцы, а перезимовавшие самки отсутствовали, индекс нерезидентности был низок, а расселение больше соответствовало модели Васера. При практически равной средней плотности эти характеристики различаются в зависимости от индекса нерезидентности. Так, при среднем уровне численности с высоким индексом нерезидентности (средний 1) все показатели сход-

ны с таковыми в период депрессии, а показатели при таком же уровне численности и с низким индексом нерезидентности (средний 2) – с периодами пиковой численности (см. табл. 3).

Социальные взаимодействия. Различные демографические характеристики и типы расселения, обнаруженные нами во время пика и депрессии, позволяют предполагать, что в эти периоды расселение вызвано различными причинами. Мы располагаем данными попарного ссаживания для выборок зверьков, пойманных в конуса и одновременно в живоловки. Выборку из конусов рассматривали как нерезидентов. Их поведение сравнивали с поведением оседлых особей, тестированных с линий живоловок.

Наиболее важной особенностью взаимодействий нерезидентов была очень высокая доля аффилиативного поведения, которое включало такие формы, как налезание, подлезание и перелезание, а также длительное сучивание. В среднем эти взаимодействия составили  $3.7 \pm 2.4$  контакта на тест при депрессии и  $1.3 \pm 1.1$  во время пика, а у оседлых сеголеток обыкновенных бурозубок тактильные контакты практически отсутствовали (Щипанов и др., 1998). Наличие этих контактов характерно для молодых зверьков и сохраняется примерно до 40-дневного возраста (Demidova et al., 2002). Присутствие в репертуаре нерезидентных сеголеток дружелюбных тактильных взаимодействий, на наш взгляд, свидетельствует о том, что у них сохраняются черты ювенального поведения.

Другой характеристикой поведения нерезидентов, отличающих их от оседлых, является частота контактов. Находясь на нейтральной территории, особь может исследовать новое пространство или партнера. Чем выше социальная мотивация, тем больше контактов наблюдается в тесте (Калинин, Щипанов, 2003). И у оседлых, и у нерезидентов общее число контактов больше при пиковой численности. Однако, если при депрессии количество контактов у нерезидентов значимо ниже, по сравнению с оседлыми особями, то во время пика незначимо превышало таковое у оседлых (табл. 4).

Нам представляется важным обратить внимание на то, что более высокая социальная активность была отмечена в тот период, когда расселение больше соответствовало модели Васера, а меньшая – при использовании модели Мюррея.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Общим для нерезидентной активности – пребыванию на неосвоенном пространстве – является непредсказуемость места последующей поимки меченой особи. Вместе с тем формы проявле-

**Таблица 3.** Демографические характеристики нерезидентного населения (улов в конуса) при разных уровнях плотности

Уровень плотности	Плотность, экз./га	Тип расселения, <i>t</i>	Индекс $I_{Nr}$	Сеголетки						Перезимовавшие						
				самцы		самки		в целом		самцы		самки		в целом		
				<i>N</i>	%	<i>N</i>	%	всего	%	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%	всего	%	
Депрессия	2.3 ± 0.6	по: Murrey, 1967, 0.3	44.1 ± 1.8	7	36.8	6	31.6	13	68.4	3	15.8	3	15.8	6	31.6	19
Средний 1	7.2 ± 2.4	по: Murrey, 1967, 0.3	54.0 ± 3.7	36	37.8	29	30.5	65	68.4	14	14.7	16	16.8	30	31.6	95
Средний 2	7.9 ± 4.8	по: Waser, 1985, 0.45	28.4 ± 7.2	32	42.6	18	24.1	50	66.7	18	24.0	7	9.3	25	33.3	75
Средний (в целом)	7.6 ± 3.7	Смешанный, 0.3	39.4 ± 14.8	68	40.0	47	27.7	115	67.6	32	18.8	23	13.5	55	32.4	170
Пик	38.0 ± 7.0	по: Waser, 1985, 0.3	22.00	6	50.0	3	25.0	9	75.0	3	25.0	0	0	3	25.0	12

**Таблица 4.** Взаимодействия оседлых и нерезидентных (из конусов) сеголеток обыкновенных бурозубок в 10-минутных тестах на нейтральной территории

Уровень плотности популяции	Тип ловчего устройства		Тип контактов				
			исследование партнера	аффилиативные	ритуализованная агрессия	прямая агрессия	всего контактов
Депрессия	конуса (нерезиденты)	$N \pm SE$	<u>5.0 ± 1.9</u>	<b>3.7 ± 2.4</b>	<u>5.0 ± 2.1</u>	<u>1.4 ± 2.8</u>	<u>15.1 ± 2.9</u>
		доля (%)	33	24	34	9	100
Пик	живоловки (оседлые)	$N \pm SE$	<u>6.9 ± 2.3</u>	<b>0.4 ± 0.9</b>	<u>13.0 ± 2.9</u>	<u>3.6 ± 1.9</u>	<u>23.3 ± 3.4</u>
		доля (%)	29	2	54	15	100
Пик	конуса (нерезиденты)	$N \pm SE$	<u>12.3 ± 3.2</u>	<b>4.7 ± 2.3*</b>	<u>19.0 ± 2.9</u>	<u>3.4 ± 2.2</u>	<u>39.4 ± 2.9</u>
		доля (%)	31	12	48	9	100
Пик	живоловки (оседлые)	$N \pm SE$	<u>11.4 ± 1.9</u>	<b>1.1 ± 1.8*</b>	<u>21.9 ± 2.6</u>	2.8 ± 1.7	<u>37.1 ± 3.3</u>
		доля (%)	31	3	59	7	100

Примечание.  $N$  – число контактов на тест,  $SE$  – стандартная ошибка. Значимые различия между выборками внутри года выделены жирным шрифтом, между годами – подчеркиванием. \*  $p < 0.01$ ; остальные различия значимы при  $p < 0.001$ .

ния нерезидентности различны. У обыкновенных бурозубок можно выделить:

– Расселение молодежи. Особь перемещается с natalного участка на место будущего размножения.

– Экскурсии. Особь временно покидает участок, перемещается по неосвоенной территории и возвращается

– Переселение. Особь покидает освоенный участок и после перемещения осваивает новый.

Каждая из этих форм активности имеет различное значение. Дистанции, на которые расселяются зверьки, вместе с расширением участков после перезимовывания определяют пространство вероятного свободного скрещивания зверьков. С учетом полученных нами средних характеристик дистанций расселения, увеличения размеров участка и экскурсий можно полагать, что обыкновенные бурозубки, родившиеся на удалении порядка 700 м, имеют равновероятную возможность спариваться. Больше половины вклада в эту дистанцию вносит не расселение, а расширение участка самцами после перезимовывания. Вместе с тем у перезимовавших самцов отмечены и более дальние перемещения. Поэтому, если принять во внимание максимальную дистанцию между последовательными ловами, измеренную с помощью GPS (1579 м) можно предполагать, что особь способна передать свои гены в пространстве радиусом не менее 2000 м от места ее рождения.

Экскурсии можно рассматривать как вклад в расширение пространства панмиксии. Однако они имеют значение еще и с точки зрения обмена информацией. Во время экскурсий особь может сообщить о своем состоянии и получить информацию о состоянии окружающего населения.

Знание окрестностей natalного участка хорошо объясняет расселение по модели Васера. Заметим, что при депрессии, когда расселение больше соответствует модели Мюррея, мы практически не обнаруживали экскурсионных выходов. По нашим данным, средний радиус экскурсий составляет около 170 м.

Переселение как взрослых, так и молодых самок в большей мере значимо для поддержания заселенности популяционного пространства. С учетом расселения молодых и расширения участков взрослыми можно ожидать, что в среднем зверьки способны поддерживать заселенность пространства в радиусе не менее 250 м от места рождения. Максимальное перемещение меченой взрослой самки, определенное с помощью GPS, составило 625 м.

Качественная характеристика нерезидентности может быть получена методом индивидуального мечения при отлове в живоловки, однако при этом количество нерезидентов оказывается сильно заниженным. Количественная оценка нерезидентности у землероек может быть относительно легко получена при отлове зверьков в конуса. Одновременное обследование территории двумя типами ловчих устройств показало, что нерезиденты составляют существенную часть населения, причем демографические характеристики этой выборки отличаются от характеристик оседлого населения. Среди обыкновенных бурозубок, меченных при отлове в конуса, неожиданно высока, по сравнению с оседлым населением, доля взрослых (перезимовавших) самок. Визуально часть этих самок выглядела беременными. Две выборочно взятые в виварий самки, действительно оказались беременны. На наш взгляд, факт пе-

ремещения репродуктивно активных самок хорошо объясняет восстановление численности после депрессий обыкновенных бурозубок на обширных пространствах.

Так же как и Стокли с соавторами (Stockley et al., 1994), мы обнаружили две категории самцов: придерживающихся некоторого участка и перемещающихся по неопределенно большому пространству. Последние составили больше половины всех наблюдаемых нами перезимовавших самцов.

Как количественные, так и качественные характеристики нерезидентного населения изменяются в разные годы. Эти изменения не связаны с численностью напрямую. Отсутствие прямой связи популяционной плотности и характеристик расселения обыкновенных бурозубок отмечают также Хански с соавторами (Hanski et al., 1991). Изучая индекс флуктуирующей асимметрии, авторы обнаружили годы, когда нерезиденты представлены случайной выборкой из популяции (индекс асимметрии одинаков у нерезидентов и оседлых) и годы, когда нерезиденты представлены социальными субординантами (индекс асимметрии в выборке нерезидентов выше). Это дает основание авторам статьи отрицать предположение Лидикера (Lidicker, 1985) о расселении, предотвращающем переуплотнение, – пресатурационном расселении – и рассматривать расселение обыкновенных бурозубок, как социально стимулированный процесс. Однако данные, полученные в наших тестах, позволяют предполагать, что социальная стимуляция к расселению проявляется лишь в некоторые годы. При этом, на пике зверьки вытесняются с участка. В этот период насыщенность социальной среды для них наиболее высока. Особенность бурозубок таковы, что социальная активность при этом возрастает (Калинин, Щипанов, 2003) и у расселяющейся части населения не менее высока, чем у оседлой. В итоге расселяющиеся зверьки оказываются социально зависимы и стремятся найти свободный участок, ближайший к натальному, распределяясь “спирально” по модели Васера. При депрессии расселение не является вынужденным и, скорее всего, отражает общий низкий уровень социальной активности. Расселяющиеся зверьки попадают в социальный вакуум, и их социальная активность еще более понижается. Они перемещаются в случайном направлении: “по прямой” до первого пригодного участка – по модели Мюррея. При средних значениях популяционной плотности есть годы, когда распределение более соответствует модели Мюррея, и годы, когда оно соответствует модели Васера. Заметим, что фактические данные не соответствуют моделям полностью. Можно говорить лишь о большем или

меньшем совпадении. Мы допускаем, что в популяции изменяется соотношение более и менее социально зависимых особей. В таком случае уместно говорить о чередовании сатурационного и пресатурационного расселения в понимании Лидикера, которое определяется текущим состоянием популяции.

Ранее, рассматривая различные виды с точки зрения функционирования популяции, мы подчеркивали различия демографических характеристик нерезидентной составляющей. Те варианты, когда доля нерезидентного населения высока, и оно включает репродуктивно-активных самок, рассматривали как “восстанавливающий”, а когда низка, – как “контролирующий” типы функционирования (Щипанов, Купцов, 2004). Виды могут быть распределены в три группы: виды способные изменять режим функционирования (1-я группа), виды не способные изменять режим функционирования и всегда демонстрирующие лишь восстанавливающий тип (2-я группа) и виды не способные менять режим функционирования и всегда демонстрирующие лишь контролирующий тип (3-я группа). В первой группе есть виды, у которых изменение режима функционирования зависит от условий среды (1а) и виды, изменяющие режим функционирования автономно – 1б (Щипанов, 2002). Для видов 1б изменение демографических характеристик популяции не связано с видимой динамикой численности. Рассматривая различные аспекты биологии обыкновенной бурозубки, мы ранее отнесли ее к 1б подгруппе (Shchipanov et al., 2005). Наши данные по расселению подтверждают наличие флуктуаций демографической структуры популяции, не связанные с текущей численностью. В то же время, достижение пика совпадает с проявлением контролирующего, а депрессии – восстанавливающего режимов функционирования, как это и предполагалось для 1б видов (Щипанов, 2002). Можно ожидать, что при отсутствии “пресатурационного” выселения может быть достигнуто максимальное насыщение среды, так как население распределяется наиболее плотно. Если на популяцию в этот период не действовали факторы, понижающие численность, исследователь обнаружит пиковую плотность. При наличии таких факторов численность может упасть до низких или средних значений, однако “качество” популяции не изменится. На наш взгляд, несоответствие численности и структурных характеристик населения свидетельствует о том, что на наблюдаемом нами пространстве численность обыкновенных бурозубок модифицируют внешние факторы.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана INTAS (03-51-4030), РФФИ (05-04-49355) и программой “Биоразнообразие и динамика генофондов” (п. 3).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиллин М.Е., 1989. Пространственная структура и жизнеспособность популяции. М.: Мир. С. 158–172.
- Калинин А.А., Щипанов Н.А., 2003. Плотностно-зависимое поведение землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*) в естественных и экспериментальных условиях // Известия АН. Сер. биол. № 6. С. 689–697.
- Моралева Н. В., 1983. Отношение к территории землероек бурозубок енисейской тайги (по данным индивидуального мечения) // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М. С. 215–230.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1048–1077. – 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 450–469.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., 1998. Общая характеристика поведения землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* и *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. Т. 77. №. 4. С. 444–458.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., Нагорнев Ф.В., 2000. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок // Зоол. журн. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биол. Вып. 124. № 1. С. 28–43.
- Bulatova N., Searle J.B., Bystrakova N., Nadjafova R., Shchipanov N., Orlov V., 2000. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriologica. V. 45. Suppl. 1. P. 33–46.
- Churchfield S., 1990. The natural history of shrews. L: Christopher Helm. 198 p.
- Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Schipanov N.A., Kalinin A.A., 2002. Maternal behavior and social interactions in young common shrew. International Colloquium Biology of the Soricidae II. 14–18 Oct. 2002. Powdermill Biological Station, Rector, Pennsylvania.
- Dice L.R., Howard W.E., 1951. Distance of dispersal by prairie deer mice from birthplace to breeding sites. Contribution from the Laboratory of Vertebrate Biology: University of Michigan. V. 50. P. 1–15.
- Hanski I., 1999. Metapopulation ecology. N.Y.: Oxford university press. 313 p.
- Hanski I., Peltonen A., Kaski L., 1991. Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus* // Oikos. V. 62(1). P. 48–58.
- Howard W.E., 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // American Midland Naturalist. V. 63. P. 152–161.
- Levins R., 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton. New Jersey: Princeton University Press. 120 p.
- Lidicker W.Z., Jr., 1985. Dispersal. The American Society of Mammalogists. Special publication. № 8. P. 420–454.
- Murray B.G., Jr., 1967. Dispersal in vertebrates // Ecology. V. 48. P. 975–978.
- Rychlik L., 1998. Evolution of social systems in shrews // Evolution of Shrews. Bialowieza: Mammal Research Institute PAS. P. 347–406.
- Searle J.B., Wojcik J.M., 1998. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Evolution of shrews. Bialowieza: Mammal Research Institute PAS. P. 219–268.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V., 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* and *S. isodon* in Central Russia. Advances in the biology of shrews II. Special publication of the Intern. Society of Shrew Biologists. № 1. N.Y. P. 199–214.
- Shore R.F., Myhill D.G., Lhotsky R., Mackenzie S., 1995. Capture success for pygmy and common shrews (*Sorex minutus* and *S. araneus*) in Longworth and pitfall traps on upland blanket bog // J. of Zoology. V. 4. P. 657–662.
- Slade N.A., Russell L.A., 1998. Distances as indices to movements and home range size from trapping records of small mammals // J. of Mammalogy. V. 79. P. 346–351.
- Stockley P., Searle J.B., Macdonald D.W., Jones C.S., 1994. Alternative reproductive tactics in male common shrews – relationships between mate-searching behavior, sperm production, and reproductive success as revealed by DNA-fingerprinting // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 34(1). P. 71–78.
- Waser P.M., 1985. Does competition drive dispersal? // Ecology. V. 66. P. 1170–1175.
- Wojcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., et al., 2003. The list of the chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // Mammalia. V. 68. № 2. P. 169–178.

**NONRESIDENCE AND DISPERSAL OF COMMON SHREWS  
(*SOREX ARANEUS*, INSECTIVORA)**

**N. A. Shchipanov, A. V. Kuptsov, T. B. Demidova, A. A. Kalinin,  
D. Yu. Aleksandrov, S. V. Pavlova**

*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

*e-mail: shchipa@mail.ru*

The use of the space by individually marked shrews that were caught by live-traps and pitfalls in the same area was considered. Social interactions were tested in pairing in a neutral territory. The distribution of the animals' activity was found to be normal for residents (using live-traps). The removal of an individual to a distance equal to three standard deviations from the center of activity was assumed as a criterion of its nonresidence. Such patterns as dispersal – movement from the natal area to that of the first residence, excursion – a short-term removal outside the area, and migration – change one plot for another one were distinguished. Principles of spatial orientation are different in residents and nonresidents. The mean distance of animals' dispersal was 44.8 m in the years of their maximal density; 83.9, under moderate one, and 152.9 m under the depression of the population. The type of the peak dispersal was similar to “spiral search” according to Waser (1985), but under depression, it was similar to “straight search” according to the Murray model (1967) and changed under the ordinary density. Excursions (on average, at 170 m) were registered in 9.8% of animals in the peak years, in 8.9% under the ordinary density, and single under depression. In females, dispersal and excursions mostly contributed to the changes of the space actively used. In males, it was extension of the home range after wintering. The migration was found in 2% of resident individuals, on average, for the 500-m distance (maximum is 1500 m). The pitfall catch characterized the number of residents in the population. The share of nonresidents amounted to 22% in the peak years, 44% under depression and varied within these limits under the ordinary density. Under depression, the social activity of nonresidents was much lower and under the peak situation, it was a bit higher than that in residents. The demographic patterns in nonresidents did not correlate with their number, but they were related to the share of nonresidents. The alternation of “saturation” and “presaturation” (Lidicker, 1985) dispersal is suggested to be due to changes in the share of socially dependent individuals in the population.