

МЕТОДИКА ЗООЛОГИЧЕСКИХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 59.087:599.323:599.363

ОСЕДЛАЯ И НЕРЕЗИДЕНТНАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ ЧИСЛЕННОСТИ  
МАССОВЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО ДАННЫМ  
УЧЕТА НА ЛИНИЯХ ЖИВОЛОВОК

© 2012 г. А. А. Калинин

*Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва 119071, Россия*

*e-mail: bengan@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.08.2011 г.

Разработана методика расчета числа нерезидентов в популяции на основе данных мечения с повторным отловом животных на живоловочных линиях. Анализируя распределение числа регистраций, можно рассчитать плотность оседлого населения и уровень нерезидентной активности. Моделирование активности особи на индивидуальном участке нормальным распределением позволяет провести статистические расчеты ожидаемого распределения регистраций для оседлых животных, а отклонение фактического распределения от ожидаемого позволяет рассчитать количество нерезидентных особей на учетной линии. Получены высокие уровни корреляции для землероек-бурозубок между расчетным количеством нерезидентов на линиях живоловок и уровнем численности в ловчих канавках. При этом уровень нерезидентной активности может быть связан с общей численностью оседлого населения (обыкновенная бурозубка) или не связан с ним (средняя бурозубка). Для красной полевки показано, что учеты ловчими канавками отражают интегрированную оценку численности как оседлого населения, так и подвижной составляющей. При этом уровень нерезидентной активности у разных половозрастных групп может быть различным. Используя только один метод учета – мечение с повторным отловом на линиях живоловок, можно получить количественные характеристики оседлой части населения и подвижности особей в популяции.

*Ключевые слова:* мелкие млекопитающие, методика учета численности, нерезидентность.

Нормальное функционирование любой популяции обеспечивается ее структурированностью, в первую очередь, закономерным распределением особей в пространстве (пространственной структурой) и упорядоченной системой взаимоотношений между ними. Оптимальные условия для выживания особей возможны на персонифицированном пространстве, которое хорошо известно животным, имеет сеть убежищ, а пути перемещений минимизированы. Такое пространство обычно рассматривают как участок обитания (Burt, 1943), а особь, обитающую на этой территории, как оседлую или резидентную. Участок обеспечивает животных всеми необходимыми ресурсами на протяжении всего жизненного цикла или его значительной части. Вместе с тем на популяционном пространстве присутствуют зверьки, не имеющие своего участка или по тем или иным причинам находящиеся за его пределами. Животные этой группы характеризуется непредсказуемостью посещения той или иной точки пространства, в отличие от оседлых особей, участки которых привязаны к определенной территории. Таких животных было предложено объединить под общим понятием “нерезиденты” (Щипанов, Купцов, 2004), противопоставляя эту группу оседлым особям (резидентам), находящимся в

пределах своего участка. Понятие “нерезидентность” объединяет такие явления, как собственно расселение (перемещение от места рождения к будущему участку обитания), экскурсии (временные выходы за пределы индивидуального участка), переселение (переход с одного участка на другой) и перемещения без установления резидентности – номадность (Щипанов и др., 2008). Эти события могут внести различный вклад в обеспечение устойчивости популяции к внешним воздействиям и генетическую структуру популяции. Доля нерезидентов возрастает при увеличении непредсказуемости условий существования (Hanski, 1999) и в пессимальных условиях (Лукьянов, Лукьянова, 1996). У разных видов мелких млекопитающих соотношение оседлого населения и нерезидентов зависит от видовой специфики и конкретных условий среды, что обеспечивает разную устойчивость популяций в экстремальных ситуациях (Щипанов, 1995; 2002).

Очевидно, что получение качественных и количественных характеристик нерезидентности представляет интерес при изучении широкого спектра проблем популяционной экологии. Определение доли особей, использующих пространство экстенсивно, является значительной методической проблемой (Лукьянов, 1989, 1991,

1996; Щипанов, 1990). При мечении нерезидентность проявляется как малое число повторных регистраций. Следует определить, какое именно число регистраций следует считать достаточным для выявления оседлости и как отделить нерезидентных особей от оседлых, участки которых только краем попадают на территорию учета и дают лишь единичные регистрации. Для решения этой проблемы предложен (Щипанов и др., 2010) метод анализа распределения числа регистраций особей, для которых получено максимальное число поимок (больше среднего значения для данной выборки), при аппроксимации его нормальным распределением и расчета превышения числа регистраций в низких частотных классах. Этот метод дает адекватные результаты, но недостаточно формализован и очень чувствителен к изменению числа регистраций в высоких частотных классах. Предложенный индекс нерезидентности может быть использован для сравнения выборочных данных только при условии равной продолжительности экспериментов.

Настоящее исследование имело следующие задачи:

- разработка методики статистического учета нерезидентов в популяции на основе анализа данных мечения с повторным отловом на живоловочных линиях;

- сравнение количественного метода учета нерезидентности на живоловочных линиях с данными, полученными другими методами. В качестве альтернативного метода оценки подвижной части населения использовали отлов канавками, так как ранее было показано, что в конусы попадают преимущественно нерезидентные особи землероек-бурозубок (Наумов, 1955; Никитина, Корчагина, 1966; Моралева, 1992; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003);

- сравнение динамики численности оседлого населения и потока нерезидентов в разные годы у разных видов. Выявление зависимости между этими показателями.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА СБОРА ДАННЫХ

Материал собран в Печоро-Ильчском государственном природном биосферном заповеднике в верхнем течении р. Ильч на участке между впадением ее притоков Ляга и Укю, в августе 2004–2010 гг. Учетные линии располагали на участках ельников с примесью пихты и кедра, хорошо выраженным травяно-кустарничковым ярусом, представленным таежным мелкотравьем и папоротниками и моховым покровом из зеленых мхов с отдельными куртинами сфагнума.

Основные данные получены при мечении животных на линиях живоловок по разработанной ранее методике (Щипанов и др., 2000). Ловушки (100 штук) выставлялись в линию, с расстоянием между ними 7.5 м. Проверяли через 1.5 ч два раза

в день в светлое время суток. После этого ловушки оставляли открытыми и ненастороженными на постоянных местах. Это давало возможность животным свободно перемещаться большую часть времени. Продолжительность учетной сессии 14 дней. В качестве приманки использовали геркулес, смоченный нерафинированным подсолнечным маслом. Постановка ловушек в линию позволяет увеличить облавливаемое пространство и получить выборку, почти в шесть раз превышающую выборку на площадке мечения с тем же количеством ловушек и с такими же интервалами их расположения (Щипанов и др., 2000).

Параллельно с учетами на линиях живоловок проводили отловы в ловчие канавки длиной 10 м с одним ловчим цилиндром. В качестве цилиндров использовали пластиковые ведра глубиной 35–40 см. Канавки располагали около каждой 10-й ловушки параллельно линии живоловок на удалении не более 5 м от нее. Всего использовали 10 канавок. В 2005 г. работало 5 ловчих канавок, в 2006 г. – 7 канавок, в 2007–2010 гг. – 10 канавок. Таким образом, расстояние между краями соседних канавок составляло 65 м и практически все оседлые зверьки, участки которых располагались вблизи линии, могли попасться в ловчую канавку. Для предотвращения гибели зверьков цилиндры оборудовали гнездовым материалом, кормом (сырая рыба, геркулес) и защищали от дождя навесами из полиэтиленовой пленки (Щипанов и др., 2003). Канавки проверяли 2 раза в сутки, зверьков индивидуально метили и выпускали на месте отлова.

Анализируются данные полученные для наиболее массовых видов мелких млекопитающих – обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) и красной полевки (*Myodes rutilus*).

Всего на линиях живоловок отмечено 148 экз. обыкновенных бурозубок (304 регистраций), 154 средних бурозубок (356) и 487 красных полевок (1733). В канавках отмечено 138 экз. обыкновенных бурозубок (159), 127 средних бурозубок (155) и 173 красных полевок (322 регистрации).

## МЕТОДИКА РАСЧЕТА ПЛОТНОСТИ ОСЕДЛЫХ И КОЛИЧЕСТВА НЕРЕЗИДЕНТНЫХ ОСОБЕЙ НА ЛИНИЯХ ЖИВОЛОВОК

В участок обитания входит все пространство, регулярно посещаемое в ходе обычной жизнедеятельности особи. Чтобы получить характеристики участка, нужно оценить его размеры и распределение активности особи на территории. При проведении линейных учетов невозможно выявить особенности формы участка. Для получения основных характеристик используемого пространства наиболее пригодна статистическая

оценка, основанная на аппроксимации распределения активности на участке двумерным нормальным распределением — метод  $r^2$  (Calhaun, Casby, 1958; Jennrich, Turner, 1969; Koepfel et al., 1975). Метод  $r^2$  предполагает, что идеальный участок максимально приближен к кругу, и активность особи уменьшается при удалении от геометрического центра в соответствии с двумерным нормальным распределением. Было показано, что  $r^2$  тесно коррелирует с другими оценками размеров участка и относительно мало изменяется, начиная с трех независимых регистраций, так как размеры участка коррелируют со способностью особи к перемещению (Schoener, 1981; Slade, Swihart, 1983; Swihart, 1992). Такое представление участков не противоречит данным, полученным при прямых наблюдениях за землеройками-бурозубками и лесными полевыми (Хляп, 1983).

При пересечении участка линией живоловок, активность зверьков на линии описывается нормальным распределением. Было показано, что распределение активности (количества регистраций) у землероек-бурозубок и у лесных полевок на линиях живоловок аппроксимируется нормальным распределением (Щипанов и др., 2008; Щипанов, Ляпина, 2008). Основными характеристиками участка являются центр активности и дисперсия. Центр активности является показателем положения участка в пространстве, а дисперсия — показателем распределения активности зверька вокруг центра и размеров участка (величины используемого пространства).

Центр активности ( $x$ ) рассчитан как средняя координата (номер ловушки) для всех поимок:

$$x = \sum x_i / n.$$

Среднее квадратичное отклонение ( $\sigma$  — сигма) от центра активности вычислено по стандартной формуле:

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

где  $x$  — координата центра активности,  $x_i$  — координата  $i$ -й поимки,  $n$  — число поимок. Для перевода полученных показателей в метрические величины необходимо умножить величину  $\sigma$  на расстояние между соседними ловушками.

При удалении от центра активности вероятность обнаружения зверька падает. Исходя из правила трех сигм, можно выделить несколько зон активности (Щипанов и др., 2008):

— область высокой активности —  $\pm 1\sigma$  от центра активности, всего  $2\sigma$ ;

— область регулярной активности — пространство между областью высокой активности и границами  $\pm 2\sigma$  от центра активности;

— область эпизодической активности — (пространство между областью регулярной активности и границами  $\pm 3\sigma$  от центра активности);

Пространство в  $6\sigma$  ( $\pm 3\sigma$  от центра активности) рассматривается как полный участок.

Нахождение зверька за пределами полного участка рассматривается как проявление нерезидентности. В ряде случаев такие выходы за пределы участка можно обнаружить при работе с мечеными зверьками, но вероятность такого обнаружения низкая. Нужно учитывать, что линия живоловок охватывает лишь небольшую часть пространства, по которому может перемещаться особь, находясь за пределами своего участка, и направление перемещения зверька должно совпадать с направлением линии.

Предполагается, что учетная линия пересекает участки случайным образом, и их центры активности находятся на разном расстоянии от линии. Таким образом, вокруг линии можно выделить три зоны (рис. 1):

— зона 1 — полоса шириной  $1\sigma$  в обе стороны от линии (всего  $2\sigma$ ). У особей, центры активности которых находятся в пределах этой зоны, участок пересекается линией через область высокой активности;

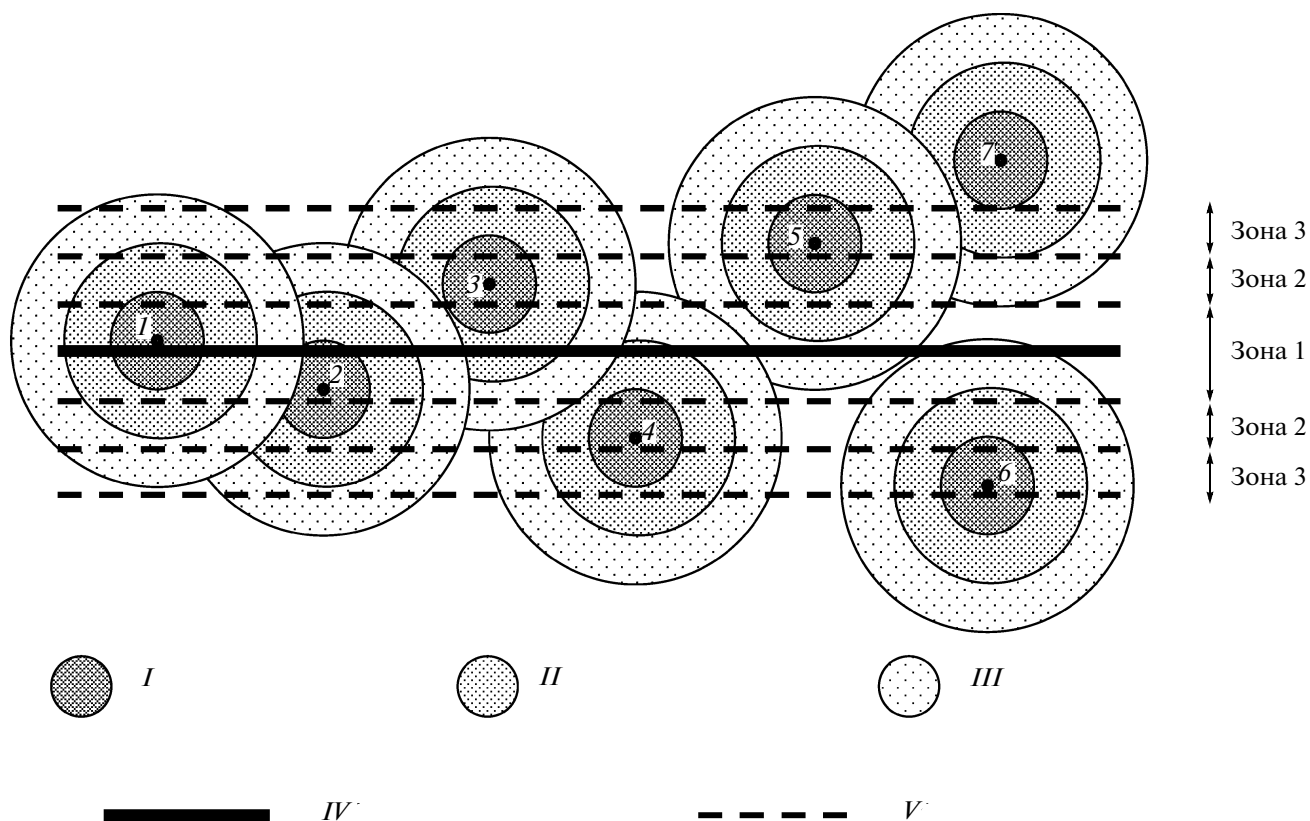
— зона 2 — полосы шириной по  $1\sigma$ , лежащие на расстоянии от  $1\sigma$  до  $2\sigma$  в обе стороны от линии. Если центры активности зверьков находятся в пределах этой зоны, то линия пересекает их участки через область регулярной активности, за пределами области высокой активности;

— зона 3 — полосы шириной по  $1\sigma$ , лежащие на расстоянии от  $2\sigma$  до  $3\sigma$  в обе стороны от линии. Для зверьков из этой зоны линия проходит через краевую часть участка, область эпизодической активности.

Учетная линия пересекает участки случайным образом, поэтому вероятность попадания центра участка в ту или иную зону зависит только от ширины зоны. Так как ширина этих трех зон равна ( $2\sigma$ ), то и вероятности попадания в них так же равны. Таким образом, одна треть участков оседлых особей, которые располагаются вблизи учетной линии, находятся в зоне 1, одна треть в зоне 2, а одна треть в зоне 3. Необходимо отметить, что такое соотношение связано только с распределением активности зверьков на участке и не зависит от размеров самих участков.

Количество регистраций особи в пределах участка зависит от расстояния от центра участка и описывается нормальным распределением. Следовательно, согласно правилу трех сигм, на зверьков, участки которых находятся в первой зоне, приходится 68.3% поимок, на вторую зону — 27.2, а на третью зону — 4.3% от всех поимок оседлых особей.

Таким образом, в первую очередь обнаруживаются зверьки, участки которых пересекаются линией через их центральную часть; они все учитываются с максимальным количеством повторных поимок. Повторных регистраций зверьков, центры участков которых находятся в зоне 2, будет значительно меньше, а некоторые из них могут не попасть в учет. В третьей зоне фиксируются толь-



**Рис.1.** Схема расположения участков зверьков вокруг учетной линии: *I–7* – участки; *I* – область высокой активности, *II* – область регулярной активности, *III* – область эпизодической активности, *IV* – учетная линия, *V* – граница зон активности.

ко одиночные поимки, а большинство из зверьков может не отмечаться на линии за время всей учетной сессии.

Ранжируя зверьков по количеству повторных поимок, мы можем с большой долей уверенности предполагать, что особи с максимальным числом повторных поимок и давшие в сумме 68.3% от их общего числа имеют участки в первой зоне, т.е. их центры активности лежат на расстоянии  $1\sigma$  от учетной линии. Ожидается, что такое же количество участков и в зонах 2 и 3, но на них приходится 27.2 и 4.3% регистраций зверьков, соответственно.

Зная количество участков, относящихся к зоне 1, и размеры этих участков, выраженные через среднее квадратичное отклонение ( $\sigma$ ), можно оценить плотность оседлого населения. Эта величина выражается в относительных показателях (число оседлых особей отнесенное к длине линии), или рассчитывается на единицу площади (Щипанов и др., 2000). Для расчетов необходимо использовать только количество зверьков из первой зоны, так как их центры активности располагаются в пределах  $1\sigma$  от учетной линии. Расчет плотности оседлых особей проводили по формуле:

$$P = (10000 \cdot N) / (L \cdot 2\sigma),$$

где  $N$  – количество зверьков из первой зоны на линии;  $L$  – длина линии, м;  $\sigma$  – среднее квадратичное отклонение размеров индивидуальных участков, м; 10000 – коэффициент для пересчета плотности на 1 га.

Среднее квадратичное отклонение размеров участков ( $\sigma$ ) рассчитывали для каждой конкретной выборки при количестве анализируемых участков  $< 4$ . Если участков для расчетов  $\sigma$  было меньше, использовали средние показатели  $\sigma$  для данного вида и половозрастной группы за весь период работы.

Пропорции в распределении поимок зверьков из трех зон могут соблюдаться при наличии только оседлого населения и отсутствии нерезидентной активности. Нерезиденты, находясь на учетной территории ограниченное время, будут регистрироваться только с единичными поимками. При увеличении количества нерезидентов доля единичных поимок возрастает. Один раз регистрируются на учетной линии не только нерезиденты, но и оседлые особи, центры активности которых находятся на некотором удалении от учетной линии. Мы не можем разделить этих зверьков и определить, кто из них является оседлым с краевым участком, а кто – нерезидентом,

но можем оценить количество нерезидентов, отмеченных на линии за время учета.

Зная число зверьков, центры активности которых находятся в зоне 1 ( $N$ ), мы предполагаем, что такое же количество участков находятся и в зонах 2 и 3. При наличии только оседлого населения распределение поимок по этим зонам должно соответствовать правилу трех сигм, и можно рассчитать количество поимок зверьков в каждой из этих зон. Поскольку для каждого зверька из данной зоны вероятность попасть в учеты одинакова, то, зная общее число поимок в зоне ( $n$ ) и количество зверьков в зоне ( $N$ ), можно по формуле Бернулли найти вероятность НЕ поймать конкретного зверька:

$$P_i = (1 - 1/N)^n.$$

Ожидаемое число непоиманных зверьков получаем сложением вероятностей:

$$A = P_i \cdot N.$$

Таким образом, расчетное число зверьков, которые мы должны обнаружить в каждой зоне, составляет

$$C = N - A.$$

При наличии в учетах зверьков сверх расчетного показателя для зон 2 и 3 мы считаем таких зверей нерезидентами. Последовательно удаляя из выборки единичные регистрации и проводя снова расчеты, мы минимизируем ошибку, а все избыточные единичные поимки считаем проявлением нерезидентной активности.

Например, в 2010 г. на линии в 100 живоловок в течение учетной сессии было помечено 24 экз. средней бурозубки (93 поимки). Был получен следующий ранжированный ряд поимок, приходящихся на одного зверька: 10, 10, 9, 8, 6, 5, 5, 5, 4, 4, 3, 3, 3, 3, 2, 2, 1, 1, 1, 1, 1, 1.

Более 68.3% составляют регистрации 10 зверьков с максимальным количеством поимок (66 поимок, 70.1% от их общего числа). Можно считать, что это зверьки, центры активности которых расположены в пределах одного стандартного отклонения от линии, т.е. зверьки первой зоны. Соответственно, единичные поимки 4 зверьков составили 4.3% (3 зона), а на остальных 10 зверьков (2 зона) приходится 23 поимки или 24.7% регистраций.

Проводим пример расчета ожидаемого числа особей по формуле Бернулли для зверьков из третьей и второй зоны.

Для третьей зоны ( $n = 4$ ,  $N = 10$ ):

$$P_i = (1 - 1/10)^4 = 0.9^4 = 0.6561;$$

$$A_3 = 0.6561 \times 10 = 6.561;$$

$$C_3 = 10 - 6.561 = 3.439.$$

Всего в третьей зоне было 4 зверька, что несколько больше расчетных показателей.

Для второй зоны ( $n = 23$ ,  $N = 10$ ):

$$P_i = (1 - 1/10)^{23} = 0.9^{23} = 0.0886,$$

$$A_2 = 0.0886 \times 10 = 0.8862,$$

$$C_2 = 10 - 0.8862 = 9.1138.$$

Всего во второй зоне отмечено 10 зверей, а в третьей — 4 зверька, что несколько выше расчетных показателей.

Ожидаемое количество зверьков во второй и третьей зоне ( $C = C_3 + C_2$ ) в сумме 12.55 экз.; по данным отлова 14, т.е. имеется 1.45 “лишних” зверьков. Удаляем из выборки одного зверька с единичной поимкой и повторяем расчеты. Получаем  $C = 12.45$  при наличии 13 зверьков во 2-й и 3-й зонах по данным отлова, что составляет 0.55 “лишних” особей. Убираем из расчетов еще одного зверька и повторяем процедуру. Получаем  $C = 12.34$  при 12 зверьках из 2-й и 3-й зон. Эта ошибка (−0.34) минимальна, так как дальнейшее удаление единичных поимок приводит к ошибке 0.8.

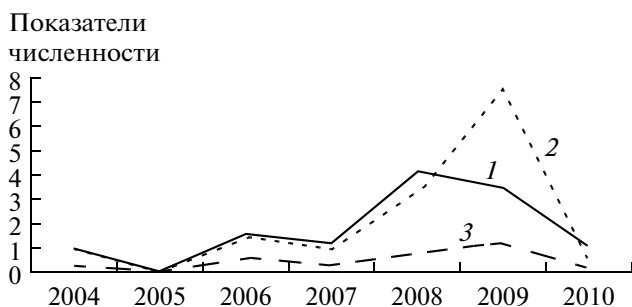
Таким образом, в данной выборке 2 особи средней бурозубки, зарегистрированные один раз, можно отнести к категории нерезидентов. Предполагается, что за время учетной сессии число оседлых особей меняется незначительно и сохраняется пропорция поимок зверьков из первой, второй и третьей зон. При этом число нерезидентов, отмечаемых на линиях, является прямой функцией времени; при увеличении продолжительности работ их число увеличивается. Поэтому для сравнения числа нерезидентов можно использовать показатель нагрузки нерезидентных особей на линию, выраженный как количество нерезидентов, отнесенное к единице ловчего усилия. Таким показателем может быть число нерезидентов на одну проверку на линии 100 ловушек.

Для сравнения динамики численности оседлого населения, нерезидентной активности на линиях живоловок и уловистости в ловчих канавках использовали коэффициент корреляции Пирсона.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для трех массовых видов мелких млекопитающих рассмотрена динамика численности оседлого населения на основе данных линейных учетов живоловками. Динамика численности оседлых особей сравнивается с рассчитанной динамикой нерезидентной активности на учетных линиях. Для проверки результатов расчетов количества нерезидентных особей проанализированы данные учетов в ловчие канавки.

**Обыкновенная бурозубка.** За весь период в ловушках отмечено только 10 перезимовавших особей (3 самца и 7 самок), поэтому дальнейшие расчеты показателей численности приведены только для сеголеток. Численность оседлого населения значительно колебалась, но не достигала высокого уровня (рис. 2). В 2005 г. была помечена только одна особь с одной поимкой, и максимальная численность составила 4.1 экз./га (2008 г.). Показатель нерезидентности был связан с уровнем численности оседлого населения ( $R = 0.88$ ,  $p = 0.009$ ), достигая при максимальной численно-



**Рис. 2.** Динамика численности сеголеток обыкновенной бурозубки:

1 – плотность оседлых зверьков (экз./га), 2 – численность зверьков в канавках (экз./10 цилиндро-суток), 3 – число нерезидентных зверьков (экз. на 1 проверку на линии 100 ловушек).

сти 0.8–1.2 экз. на проверку. В данной популяции обыкновенных бурозубок в августе доля нерезидентов была постоянной: при увеличении численности популяции общее число нерезидентов возрастало, а при ее снижении число нерезидентов в популяции снижалось.

Как было показано ранее (Щипанов и др., 2003), в живоловки попадают преимущественно оседлые особи. Действительно, за весь период работы на линии живоловок получено 304 регистрации обыкновенной бурозубки; из них только 86 регистраций особей с единичными поимками можно отнести к нерезидентам (28.3%). Хотя большинство регистраций относятся к оседлым особям, общее число зарегистрированных нерезидентов достаточно велико: из 148 зверьков зарегистрированных на линиях, оседлые составили только 41.9%. Нужно отметить, что количество нерезидентных особей в учетах при длительном проведении работ постоянно накапливается, в то время как количество оседлых особей остается неизменным. На каждой проверке отмечается очень незначительное число нерезидентов. При максимальной нагрузке нерезидентов на линию у обыкновенной бурозубки (2009 г.) по расчетам приходится только около одной нерезидентной особи на проверку, в то время как в среднем на каждой проверке отмечалось 3.1 особи обыкновенной бурозубки, которых можно отнести к оседлым.

Еще в 1955 г. Н.П. Наумов показал, что в канавки ловятся преимущественно нерезидентные зверьки (Наумов, 1955). К аналогичному выводу пришли Никитина и Корчагина (1966), которые не выявили повторов при мечении землероек-бурозубок с помощью ловчих конусов. Авторы ряда специальных исследований отмечали что при одновременном использовании живоловок и конусов на одной и той же территории в конусы попадались преимущественно нерезидентные особи (Моралева, 1992; Shore et al., 1995). В нашей работе (Щипанов и др., 2003) также показано, что в

ловчие конусы преимущественно попадали нерезидентные особи землероек. Можно ожидать, что динамика отловов в ловчие канавки будет коррелировать с числом нерезидентных особей, рассчитанных по результатам отловов в живоловки.

В литературе неоднократно отмечались различия динамики численности и структуры отловов землероек-бурозубок при учетах давилками и канавками (Ивантер, 1975; Куприянова, 1976, 1994; Ивантер, Макаров, 2001). В наших исследованиях численность обыкновенной бурозубки в ловчих канавках коррелировала с плотностью оседлых зверьков на линии живоловок ( $R = 0.80$ ,  $p = 0.057$ ). Еще более значимой была связь между количеством нерезидентных особей на линии и численностью обыкновенных бурозубок в ловчих канавках ( $R = 0.96$ ,  $p = 0.002$ ). Таким образом, для обыкновенной бурозубки оказались связаны все три параметра, но наиболее значимая связь, как и ожидалось, найдена между показателем нерезидентности, вычисленном на основе данных мечения на линиях живоловок, и уловистостью обыкновенных бурозубок в канавках.

**Средняя бурозубка.** За все время наблюдения в ловушках отмечено всего 11 перезимовавших особей (9 самок и 2 самца), поэтому динамику плотности и нерезидентную активность мы рассматриваем только для сеголеток. Средняя плотность оседлого населения средней бурозубки (1.6 экз./га) была сходной с аналогичным показателем обыкновенной бурозубки (1.75 экз./га); а максимальная плотность (2009 г.) несколько ниже, чем максимальная плотность обыкновенной бурозубки – 2.9 экз./га (рис. 3). Динамика оседлого населения обыкновенной бурозубки не коррелирует с таковой средней бурозубки ( $R = 0.16$ ). Численность оседлого населения средней бурозубки и показатель нерезидентной активности на линии, вычисленный по данным учета живоловками, не связаны между собой ( $R = 0.21$ ). Доля нерезидентных особей средней бурозубки, отмеченных на линии живоловок, достаточно велика, хотя и несколько ниже, чем у обыкновенной бурозубки. Из 154 зарегистрированных зверьков только 50% относилось к оседлым, а из 356 регистраций относилось к нерезидентам 21.6% поимок. Необходимо отметить, что несмотря на то, что плотность оседлого населения двух видов бурозубок не связана, динамика нерезидентной активности у этих видов имеет высокую степень корреляции ( $R = 0.99$ ,  $p = 0.0001$ ). Соответственно, уровень нерезидентной активности средних бурозубок не зависит от общей численности ее оседлого населения, а высокий уровень корреляции этого показателя у обоих видов бурозубок позволяет предположить зависимость его от какого-то третьего фактора. Обращает на себя внимание высокая степень корреляции между численностью оседлых особей обыкновенной бурозубки и нерезидентностью средней бурозубки ( $R = 0.93$ ,  $p = 0.003$ ), что может

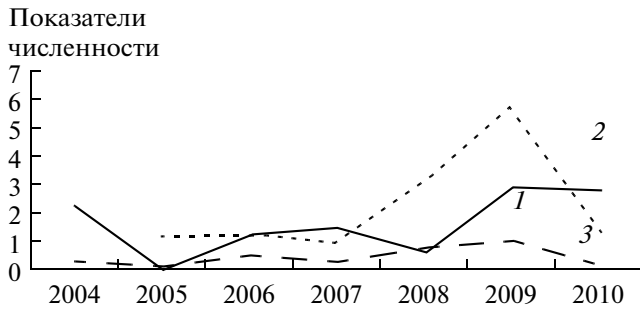


Рис. 3. Динамика численности сеголеток средней бурозубки. Обозначения как на рис. 2.

указывать на наличие конкурентных отношений между этими видами.

Динамика численности средних бурозубок, полученная методом ловчих канавок, не совпадала с динамикой оседлого населения на линиях ( $R = 0.45$ ,  $p = 0.37$ ). Получена высокая корреляция между численностью в канавках и нерезидентной активностью средних бурозубок на линиях живоловок ( $R = 0.87$ ,  $p = 0.002$ ). Можно говорить, что уровень нерезидентной активности землероек-бурозубок можно оценивать как по данным учета ловчими канавками, так и на линиях живоловок. Эти показатели прямо связаны между собой, что позволяет при работе на линиях живоловок получать объективные данные не только об оседлом населении, но и о нерезидентной активности различных видов.

**Красная полевка** — самый массовый вид на исследованной территории. Средняя плотность оседлого населения за все годы составила 8.4 экз./га; для этого вида характерны высокие перепады плотности населения в разные годы, от 0.4 экз./га в 2007 г., до 21.2 экз./га в 2009 г (рис. 4а). Динамика общей плотности красных полевок (все половозрастные группы) не коррелировала с динамикой плотности обыкновенной бурозубки ( $R = 0.47$ ,  $p = 0.28$ ), и средней бурозубки ( $R = 0.1$ ,  $p = 0.82$ ). Численность оседлого населения всех изученных видов изменялась независимо.

Уровень нерезидентной активности, рассчитанной по отловам в живоловки, у красных полевок коррелировал с общим уровнем численности оседлых особей ( $R = 0.95$ ,  $p = 0.001$ ). Такие высокие показатели корреляции показывают, что в популяциях красных полевок и как и обыкновенных бурозубок доля нерезидентных особей была постоянной, и при увеличении общей численности оседлого населения число нерезидентов в популяции также увеличивалось.

Динамика общей численности красных полевок в ловчих канавках показала достаточно высокую, но не достоверную связь с показателями нерезидентной активности на линиях ( $R = 0.68$ ,  $p = 0.14$ ); еще меньше этот показатель был связан с численностью оседлого населения ( $R = 0.57$ ,  $p = 0.24$ ). Обращает на себя внимание 2009 г., когда

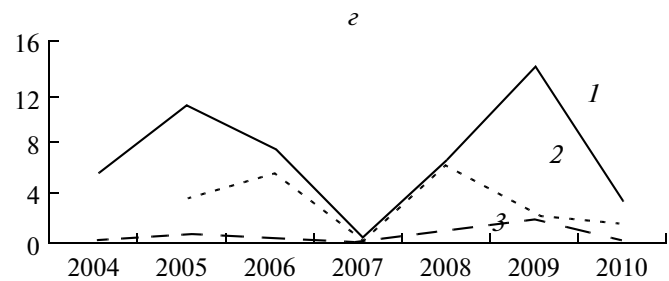
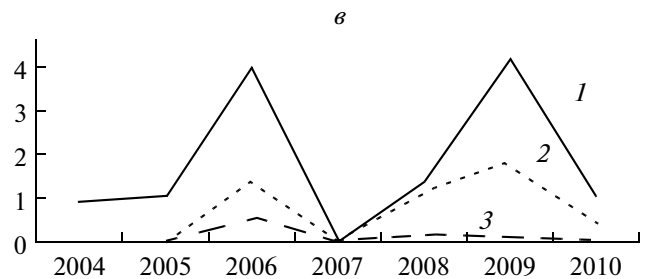
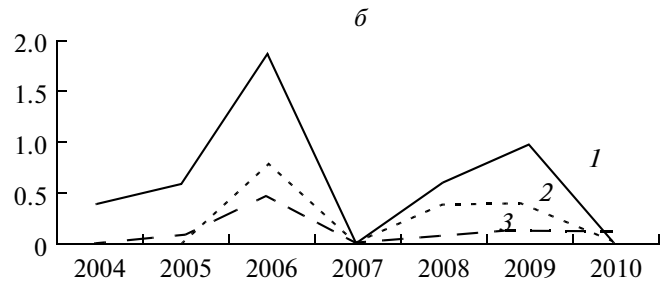
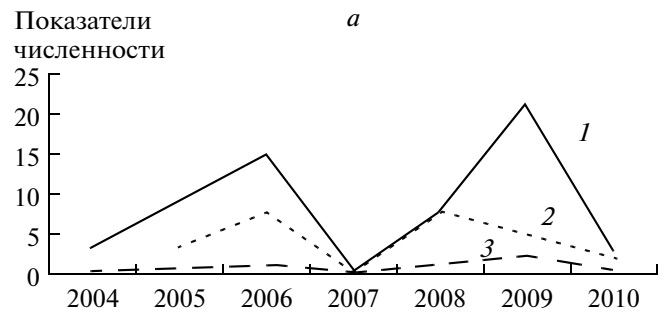


Рис. 4. Динамика численности красных полевок: а — общая численность (все половозрастные группы), б — перезимовавшие самки, в — перезимовавшие самцы, г — приросты. Остальные обозначения как на рис. 2.

уровень численности оседлого населения и показатель нерезидентной активности на линиях был у красной полевки самый высокий за все время наблюдения (рис. 4а). Мы ожидали, что и число отловленных в ловчие канавки красных полевок будет самым высоким, но в ловчие канавках уловистость оказалась ниже, чем в предыдущий год. При проведении учетов стандартными ловчими канавками (50 м с 5 конусами, на 1/3 заполненными водой) в том же регионе на расстоянии 1.5–2 км от линии живоловок самая высокая численность красных полевок была обнаружена именно

## Регистрация оседлых особей в ловчих канавках

Вид	Демографическая группа	Доля (%) общих зверьков в канавках и ловушках	Доля (%) зверьков зарегистрированных в канавках 2 раза и более
Обыкновенная бурозубка	Сеголетки	8.0	8.7
Средняя бурозубка	Сеголетки	11.4	7.9
Красная полевка	Перезимовавшие самцы	18.2	36.4
	Перезимовавшие самки	43.3	70.4
	Прибылые	11.6	23.7

в 2009 г. Если в 2008 г. уловистость красных полевков в стандартных канавках составила 5.9 экз. на 10 цилиндров/суток, то в 2009 г. — 7.4 экз. (Калинин, Куприянова, 2010). Мы предполагаем, что снижение уловистости красных полевков в 2009 г. на наших учетных линиях связано с общей высокой численностью мелких млекопитающих. В 2008 и 2009 гг. зарегистрировано 23.6 и 28.6 поимок на 10 цилиндров-суток всех мелких млекопитающих соответственно. Таким образом, в 2009 г. в каждом цилиндре находилось в среднем около 3 экз. живых зверьков в цилиндрах могло вызывать реакции избегания у части красных полевков. В стандартных канавках, цилиндры которых частично заполнены водой, зверьки быстро гибнут, и их присутствие не вызывало реакции избегания.

В августе месяце популяции красных полевков имеют достаточно сложную половозрастную структуру. Кроме взрослых перезимовавших самцов и самок, в популяции присутствуют прибылые особи различного возраста, часть из которых может участвовать в размножении. Все эти группы присутствовали в учетах на модельной линии в количестве, достаточном для проведения статистического анализа. В данном исследовании мы выделили взрослых, перезимовавших самцов и самок, рассматривая всех прибылых зверьков вместе. Так как работы проводились с живыми особями, то разделять прибылых зверьков на различные возрастные группы или по признаку участия в размножении без проведения вскрытия не корректно.

У перезимовавших самок красных полевков (рис. 4б) отмечена высокая корреляция между динамикой плотности оседлого населения и их численностью в ловчих канавках ( $R = 0.90$ ,  $p = 0.015$ ). Нужно отметить, что в 2009 г., несмотря на низкий уровень нерезидентной активности на учетных линиях, число взрослых самок в канавках оказалось очень высоким. Перезимовавшие самки красных полевков не избегали цилиндров даже при высокой общей численности мелких млекопитающих, когда в цилиндрах присутствовало много живых зверьков разных видов. Кроме того, их численность в канавках связана с численностью оседлых взрослых самок и в значительно меньшей степени связана с количеством нерези-

дентов в этой группе ( $R = 0.65$ ,  $p = 0.16$ ). Одним из показателей учета оседлого населения канавками является общая доля зверьков, отлавливаемых канавками и живоловками. Когда оседлые особи, отмечаемые на линиях, активно ловятся в канавки, доля общих зверьков становится высокой. Для перезимовавших самок красной полевки этот показатель действительно самый высокий — 43.3% (таблица). Из 67 экз., отмеченных за все время, 29 отмечалось в канавках и живоловках. Этот показатель высокий и у перезимовавших самок, в то время как у прибылых особей красных полевков общих зверьков в канавках и живоловках мало, и показатели близки к таковым у землероек-бурозубок. Другим показателем оседлости при отлове в живоловочные канавки может быть количество зверьков зарегистрированных в канавках более одного раза (табл.). У перезимовавших самок красных полевков этот показатель также самый высокий; 70.4% из них повторно регистрировались в канавках. Несколько более низкий показатель отмечен у перезимовавших самцов и прибылых особей красных полевков (36.4 и 23.7%, соответственно), что значительно выше показателей, полученных для обыкновенной и средней бурозубок.

У перезимовавших самцов красных полевков выявлен высокий уровень связи следующих показателей (рис. 4в): плотность оседлых и показатель нерезидентной активности на линии ( $R = 0.91$ ,  $p = 0.01$ ), плотность оседлых и численность в канавках ( $R = 0.93$ ,  $p = 0.08$ ), нерезидентная активность на линиях живоловок и численность в канавках ( $R = 0.86$ ,  $p = 0.03$ ). Нужно отметить, что в 2009 г. у перезимовавших самцов красных полевков, также как и у взрослых самок, не отмечено реакции избегания цилиндров в живоловочных канавках при их высокой занятости разными видами мелких млекопитающих.

У прибылых красных полевков (рис. 4г), в отличие от перезимовавших, в 2009 г. отмечено снижение уловистости в канавки, что может быть связано с выраженной реакцией избегания цилиндров, занятых другими зверями. Для прибылых зверьков уровень нерезидентной активности достоверно связан с численностью оседлого населения ( $R = 0.84$ ,  $p = 0.04$ ). Уловистость ловчими канавками отражает не только нерезидентную актив-



ность, но и общий уровень численности оседлого населения.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Предложенный метод расчета уровня нерезидентности на линиях живоловок позволяет адекватно оценивать этот показатель для различных видов мелких млекопитающих. Используя только один метод учета — мечение с повторным отловом на линиях живоловок, можно одновременно характеризовать как оседлой части населения, так и подвижности особей в популяции. Нужно отметить, что если для оседлой части населения мы получаем прямые оценки плотности, такие как количество особей (точнее, количество центров участков оседлых особей) на единицу площади, то оценка нерезидентной составляющей носит относительный характер. Показатель нагрузки нерезидентных особей на линию пропорционален количеству нерезидентов, посещающих данную территорию за единицу времени.

Для землероек-бурозубок было показано, что в такие орудия лова, как ловчие канавки или заборчики, попадают преимущественно зверьки, находящиеся за пределами своего индивидуального участка (Щипанов и др., 2003). Уровень численности, полученный с помощью этих орудий лова, отражает не столько реальную плотность зверьков, сколько их подвижность. Полученные нами высокие уровни корреляции между расчетным количеством нерезидентов на линиях живоловок и уровнем численности в ловчих канавках показывают, что оба этих метода для землероек-бурозубок дают адекватные представления о величине нерезидентной активности. При этом уровень нерезидентной активности в популяции может быть связан как с общей численностью оседлого населения (в нашем случае у обыкновенной бурозубки), так и не совпадать с ним (средняя бурозубка). В первом случае динамика уловов в конусах и численность оседлого населения совпадают, а во втором случае уловы в конусах не отражают общего уровня численности оседлого населения. Учеты на линиях живоловок позволяют адекватно оценить оба этих показателя популяционной численности.

Если оседлые особи в значительном количестве ловятся в ловчие цилиндры, т.е. их доля в отловах канавками значительна, то уловы в канавки будут отражать уровень оседлого населения. В этом случае при отлове в течение длительного времени будет наблюдаться снижение уловов. На этом принципе основаны оценки обилия оседлого населения и потока подвижных особей при безвозвратном изъятии (Лукьянов, 1989, 1991, 1996; Щипанов, 1990). В наших исследованиях в ловчие канавки попадало значительное число оседлых зверьков красной полевки, особенно это характерно для перезимовавших самок и самцов

этого вида. Таким образом, прямая оценка обилия нерезидентной части населения при учетах в ловчие канавки оказывается не всегда приемлемой. Кроме того, разные виды и различные половозрастные группы могут по-разному относиться к орудиям лова. Расчет количества оседлых и нерезидентов, по данным отлова в живоловки, позволяет охарактеризовать эти части популяции для широкого круга видов. При этом для каждой группы видов должны применяться специфические ловушки, обеспечивающие надежный отлов интересующих исследователя видов и их выживание в ловушках.

Моделирование участка особи нормальным распределением позволяет провести статистические расчеты ожидаемых распределений регистраций как для каждого зверька, так и для всей учетной линии. Полученные результаты позволяют корректно сравнивать различные выборки. Отклонение фактического распределения от ожидаемого позволяет рассчитать такой важный популяционный показатель, как количество нерезидентных особей, отмеченных на учетной линии. Использование учетов на линиях живоловок позволяет получить массовый материал, пригодный для статистического анализа.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана программой “Биоразнообразие и динамика генофондов”, п. 3.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивантер Э.В.*, 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М.*, 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ. 272 с.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф.*, 2010. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 16. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, С. 91–96.
- Куприянова И.Ф.*, 1976. Численность и биотопические взаимоотношения бурозубок (*Insectivora, Soricidae*) в Архангельской области // Фауна и экология животных. Ч. 2. М.: МГПИ им В.И.Ленина. С. 170–184. — 1994. Сем. *Soricidae* — землеройковые // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб.: Наука. Т. 2. Ч. 1. С. 11–67.
- Лукьянов О.А.*, 1989. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки // Экология. № 2. С. 32–41. — 1991. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. № 6. С. 36–47. — 1996. Анализ зависимости подвижности-оседлости и численности мелких млекопитающих на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки // Сиб. экол. журн. № 6. С. 597–606.

- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е., 1996. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. № 3. С. 206–208.
- Моралева Н.В., 1992. Пространственно-этологическая структура популяции обыкновенной бурозубки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 26 с.
- Наутов Н.П., 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и эксперимент. паразитологии и мед. зоологии. Т. 9. С. 179–202.
- Никитина Н.А., Корчагина Л.Д., 1966. Характеристика использования территории землеройками бурозубками с помощью мечения // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 71. Вып. 1. С. 26–31.
- Хляп Л.А., 1983. Особенности использования и структура участков обитания бурозубок и лесных полевок // Фауна и экология грызунов. № 15. С. 162–203.
- Щипанов Н.А., 1995. Функциональная организация: гипотеза неспецифической адаптации // Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещ. М. Т. 1. С. 160–182. – 1990. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 5. С. 113–124. – 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- 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., Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В., Калинин А.А., Тумасян Ф.А., Щипанов А.Н., 2010. Опыт применения живоловок для мониторинга популяций мелких млекопитающих // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 16. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН. С. 208–221.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи соврем. биол. Вып. 124. № 1. С. 28–43.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В., 2008. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 10. С. 1258–1265.
- Щипанов Н.А., Ляпина М.Г., 2008. Участок и проявление нерезидентности рыжими полевками (*Clethrionomys glareolus*), интерпретация данных мечения на линиях живоловок // Экология. № 5. С. 379–384.
- Burt W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. V. 24. P. 346–352.
- Calhoun J.B., Casby J.U., 1958. Calculation of home range and density of small mammals // Public Health Monograph. V. 55. P. 1–24.
- Jennrich R.L., Turner F.B., 1969. Measurement of noncircular home range // J. Theoretical Biol. V. 22. P. 227–237.
- Hanski I., 1999. Metapopulation ecology. Oxford (NY, USA): Oxford Univ. Press. 313 p.
- Koepfel J.W., Slade N.A., Hofman R.S., 1975. A bivariate home range model with possible application to ethological data analyses // J. Mammol. V. 56. P. 81–90.
- Schoener T.W., 1981. An empirically based estimate of home range // Theoretical Population Biol. V. 20. P. 281–325.
- 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. Zool. Lond. 237(4). P. 657–662.
- Slade N.A., Swihart R.K., 1983. Home range indices for the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) in Northern Kansas // J. Mammol. V. 64. P. 580–590.
- Swihart R.K., 1992. Home-range attributes and spatial structure of woodchuck populations // J. Mammal. V. 73. P. 604–618.

## RESIDENTS AND NONRESIDENTS IN THE TOTAL NUMBER OF DOMINANT SMALL MAMMAL SPECIES ON THE BASIS OF DATA ON LIVE-TRAPS

A. A. Kalinin

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

e-mail: bengan@yandex.ru

A novel method for estimating nonresidents in the population was elaborated based on the data obtained by marking and subsequent catching using live-traps. The density of residents and the level of nonresidential activity can be calculated analyzing the distribution of the captured animals. The use of the normal distribution model for the description of the individual area allows calculating an expected distribution of the captured animals; deviation of the observed distribution from the expected one permits to calculate the number of non-resident individuals on the live-trapping line. The expected number of nonresidents on the live-trapping lines and its quantity in the pitfalls highly correlated with each other. The activity level of nonresidents correlated with the total number of residents (*Sorex araneus*) or did not correlate with it (*Sorex caecitiens*). The collection by pitfalls demonstrated the integrated evaluation of the number of both residents and nonresidents of *Clethrionomys rutilus*. At the same time, the level of the nonresident activity in different sex and age groups may be different. Using just one way of collection – marking with subsequent catching using live-traps – one can obtain simultaneously quantitative characteristics for both residents and nonresidents in the population.