

Вклад плотности оседлого населения и нерезидентной активности мелких млекопитающих в результаты учетов методом безвозвратного изъятия

А. А. КАЛИНИН¹, И. Ф. КУПРИЯНОВА², Д. Ю. АЛЕКСАНДРОВ¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: benguan@yandex.ru

²Печоро-Ильчский государственный природный заповедник
169436, Республика Коми, Троицко-Печорский р-н, Якша

Статья поступила 18.10.2019

После доработки 18.11.2019

Принята к печати 19.11.2019

АННОТАЦИЯ

Проведено сравнение расчетных показателей плотности оседлого населения и уровня нерезидентной активности массовых видов мелких млекопитающих, полученных при мечении с повторным отловом на линиях живоловок, с показателями численности при учете методом безвозвратного изъятия на ловушко-линиях. Результаты учета плашками, в целом отражая состояние численности мелких млекопитающих, могут искажать соотношение видов в сообществе. Методом множественной регрессии показано, что при безвозвратном изъятии на результаты учета значимое влияние оказывает как плотность оседлого населения данного вида, так и величина нерезидентной активности. Вместе эти факторы определяют 88,8 % изменчивости, а их самостоятельные вклады в коэффициент множественной корреляции, оцененные по попарным корреляциям, составили $r = 0,39$ (оседлое население) и $r = 0,46$ (нерезидентная активность).

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, учеты численности, мечение с повторным отловом, плотность, нерезидентная активность.

В экологических исследованиях для оценки состояния населения мелких млекопитающих широко применяются методы относительного учета, по результатам которых судят об их численности, биотопическом распределении, половозрастной структуре. Широко распространенным остается метод ловушко-линий с использованием плашек (ловушек Геро) [Карасева и др., 2008; Шефтель, 2018], метод kill traps использу-

ется во всем мире, хотя на него и накладывается ряд ограничений [Sikes, 2016]. При учетах методом безвозвратного изъятия оценивают удельный улов – количество особей, пойманных на единицу ловчего усилия. Являясь относительным, этот метод вполне пригоден для приближенной оценки изменения численности того или иного вида. Существенные недостатки метода, препятствующие эффективному использованию его при точных ис-

следованиях характера и величины изменений численности мышевидных грызунов, связаны с тем, что изменение количества животных в отловах на 100 ловушко-суток не прямо пропорционально изменению численности вида [Смирнов, 1964; Hansson, 1967; Жигальский, 1985; Плешак, 1990; Бернштейн и др., 1995]. Кроме того, особи разных видов по-разному реагируют на различные орудия лова, на одну и ту же приманку, обладают различной подвижностью и размером индивидуальных участков. В результате различия в уловистости разных видов велики [Кучерук, 1963; Смирнов, 1964; Hansson, 1967; Williams, Braun, 1983; Bury, Corn, 1987; Щипанов и др., 2008б]. Многие авторы указывают, что землеройки редко попадают в давилки при сравнительно высокой численности в природе, тем не менее метод ловушко-линий широко использовался для анализа этой группы [Куприянова, 1976, 1994; Ивантер, Макаров, 2001; Бобрецов, 2016]. Неоднократно предпринимались попытки сравнения метода учета давилками на ловушко-линиях с различными методами абсолютного учета [Никитина, 1961; Окулова, 1975; Жигальский, 1985; Плешак, 1990; Бернштейн и др., 1995; Проккопьев, 2011; Щипанов, Ляпина, 2011; Добринский, 2017] и в ряде случаев подобраны коэффициенты для перерасчета относительных показателей численности в плотность населения. Большинство таких работ выполнено на полевках.

Существенное ограничение метода ловушко-линий связано с невозможностью (без специальных методик) дифференцированной оценки обилия постоянно присутствующих и эпизодически посещающих территорию животных. Популяции можно классифицировать как открытые (население которых изменяется не только из-за некоторой комбинации рождения и смерти, но и за счет эмиграции и иммиграции) и закрытые (население остается неизменным в течение периода изучения) [Southwood, Henderson, 2000]. В реальных популяциях почти всегда наряду с оседлыми (резидентными) особями присутствует некоторое, иногда весьма значительное, количество мигрантов [Ралль, 1936; Наумов, 1955; Petrusewicz, 1983; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Щипанов, Купцов, 2004]. Перемещающаяся часть населения 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; Щипанов и др., 2008а]. Расселение является важнейшим фактором, обеспечивающим жизнеспособность популяции, обитающей в гетерогенной среде [Lidicker, 1985; Lidicker, Stenseth, 1992; Krebs, 1999]. Доля нерезидентов возрастает при увеличении непредсказуемости условий существования [Hanski, 1999] и в пессимальных условиях [Лукьянов, Лукьянова, 1996]. При этом у разных видов мелких млекопитающих соотношение оседлого населения и нерезидентной составляющей зависит от видовой специфики и конкретных условий среды, что обеспечивает разную устойчивость популяций в экстремальных ситуациях [Щипанов, 2002].

Нерезидентная активность зверьков – важная составляющая в понимании динамики популяционных структур мелких млекопитающих [Щипанов, 2002]. Способность к расселению уменьшает конкуренцию и предоставляет животным возможности для поиска новых участков и, в конечном счете, получения выгоды от заселения наилучших мест обитания [Ronse, 2007]. От уровня нерезидентной активности зависит, например, интенсивность преодоления водных преград мелкими млекопитающими [Калинин, Куприянова, 2015] и их роль в питании хищных рыб [Калинин, Куприянова, 2016]. Расселение может глубоко повлиять на многие аспекты популяционной биологии, такие как величина генетической дифференциации населения, темпы вымирания/колонизации популяций и расширение ареала [Zera, Brisson, 2012].

Существуют методы анализа, позволяющие по результатам многосуточного отлова мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия оценивать интенсивность миграционного потока и исходную численность резидентных особей на этой территории [Лукьянов, 1989, 1991; Щипанов, 1990; Щипанов, Ляпина, 2011]. Идея такого расчета заключается в том, что предполагается рассматривать суточный улов как сумму улова резидентных и нерезидентных особей. По динамике снижения уловистости оцени-

вается численность резидентного населения, предполагая, что после вылова всех оседлых животных, попавших в зону действия учетной линии, величина улова выходит на плато и определяется лишь посещением облавливаемого пространства нерезидентными особями. В этих работах показано, что нерезиденты могут составлять значительную часть улова в давилках. Необходимо учитывать, что при локальном снижении численности нерезидентная активность может увеличиваться [Калинин, 2019], а показатели нерезидентности, полученные методом длительного изъятия, могут быть завышены. При учетах живоловками основу составляют оседлые зверьки, а нерезиденты попадаются относительно редко, хотя и постоянно присутствуют в отловах. Доля нерезидентов в популяции разных видов не всегда зависит от плотности оседлого населения этих видов, в ряде случаев динамика этих показателей не совпадает [Krebs et al., 1976; Жигальский, Белан, 1995; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Ims, Andreassen, 2005; Калинин, 2012; Куприянова, Калинин, 2015], положительный эффект зависимости интенсивности расселения от плотности был зарегистрирован в 50 % исследований млекопитающих [Matthysen, 2005].

Целью настоящего исследования являлась количественная оценка вклада оседлой и подвижной частей популяций мелких млекопитающих разных видов в результаты относительного учета плашками. В задачи работы входило:

- сравнение показателей плотности оседлого населения и нерезидентной активности, полученных при мечении с повторным отловом на линиях живоловок, с данными учетов на линиях плашек для массовых видов мелких млекопитающих;

- оценка особенностей учетов методом безвозвратного изъятия для лесных полевков и землероек-бурозубок;

- количественное определение вклада плотности оседлого населения и нерезидентной активности в результаты учетов массовых видов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в верхнем течении р. Ильч в Печоро-Ильчском государственном природ-

ном биосферном заповеднике на участке между впадением притоков Б. Ляга и Укью (62,6° с. ш., 58,9° в. д.) в августе 2015–2017 гг. Учетные линии располагались по ветровальному вывалу возрастом 15–17 лет на месте ельника с примесью пихты и кедра с развитым травяно-кустарничковым покровом, в настоящее время зарастающему елово-пихтовым и березовым подростом. При вылове с изъятием использовали малые металлические плашки (ловушки Геро) с трапиком, приманка – черный хлеб с нерафинированным растительным маслом, проверка – один раз в сутки. Для каждого вида оценивали относительную численность (особей на 100 ловушко-суток). Оценку плотности и нерезидентной активности проводили на линиях живоловок. Использовали трапиковые беспружинные живоловки, которые позволяют отлавливать весь комплекс видов мелких млекопитающих, включая насекомоядных [Щипанов, 1986]. В качестве приманки использовали овсяные хлопья “Геркулес”, смоченные нерафинированным растительным маслом. Живоловки устанавливали в линию [Щипанов и др., 2000], расчет показателей плотности оседлого населения (особей на га) и уровня нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек) при мечении на линиях живоловок проводили по описанной ранее методике [Калинин, 2012]. В основу методики расчета положена аппроксимация вероятности нахождения особи на индивидуальном участке двумерным нормальным распределением при случайном размещении участков в пространстве. Моделирование участка особи нормальным распределением позволяет провести статистические расчеты ожидаемого количества регистраций в зависимости от удаленности центра активности зверька от учетной линии и оценить плотность оседлого населения, а отклонение фактического распределения от ожидаемого позволяет определить количество нерезидентных особей на учетной линии. Особей с единичными поимками сверх ожидаемого количества при наличии только оседлого населения считали нерезидентами [Калинин, 2012; Калинин и др., 2018]. Расчеты в каждой сессии проводили для каждого вида с учетом половозрастной структуры.

Ход эксперимента:

1. Учет живоловками на линиях. Живоловки выставляли в 2 линии по 50 штук, рассто-

яние между линиями 30 м, расстояние между ловушками 7,5 м. Проверки проводили в светлое время суток через 1,5 ч, два раза подряд, затем ловушки оставляли до следующего дня ненасторженными, доступными для посещения животных. Продолжительность учета 6–8 дней.

2. Учет методом безвозвратного изъятия на линиях плашек. Плашки выставляли в день окончания учета живоловками по тем же линиям с интервалом 5 м между ловушками, всего выставлено 2 линии по 75 ловушек. Продолжительность учета 2 суток.

3. Повторение учета живоловками на линиях. Начало работы на следующий день после окончания учета плашками. Продолжительность учета 4–7 дней.

За 3 года проведено 3 эксперимента в сезонный максимум численности, за весь период работ отловлено 614 особей мелких млекопитающих 8 видов – красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846), полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844), обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Lachmann, 1788), равнозубая бурозубка (*Sorex isodon* Turuv, 1924). Из них 4 вида – красная полевка, рыжая полевка, обыкновенная бурозубка и средняя бурозубка – отлавливались во всех сессиях учетов и дали в сумме 97,6 % поимок. По этим видам имеется достаточный статистический материал, и именно они рассматриваются в настоящей работе.

Все выборки (плотность оседлых и нерезидентная активность всех видов во всех сессиях до начала вылова и после и уловистость в плашках при вылове с изъятием) сравнивали с нормальным распределением тестом Шапиро – Уилкса (Shapiro – Wilk's W test) и проверяли на равенство дисперсий (гомогенность) тестом Левена (Levene's test). При соблюдении условий нормальности и гомогенности сравнение двух связанных групп проводили с помощью критерия Стьюдента (t -test for dependent samples). Взаимосвязи между переменными оценивали коэффициентом корреляции Спирмена (Spearman rank correlation coefficient R_s).

При сравнении нескольких групп, поскольку величина групп мала и не во всех случаях выполняется условие нормального распределения, использовали критерий Краскала – Уоллиса (Kruskal – Wallis test), при наличии достоверных отличий в группах проводили апостериорные сравнения – тест Данна (Dunn's test).

Частотный анализ выполняли с помощью точного критерия Фишера (Fisher exact test).

Анализ зависимости результатов учета на линиях плашек от показателей плотности и нерезидентной активности проведен методом множественной регрессии (Multiple linear regression). Хотя распределения в выборках не отличались от нормального (тест Шапиро – Уилкса $p > 0,05$), но были скошены вправо, отмечено неравенство дисперсий (тест Левена $p < 0,001$). Поскольку регрессионный анализ чувствителен к такому отклонению от нормального распределения, было проведено преобразование Бокса – Кокса (Box – Cox transformation). Модель оценивали по коэффициенту детерминации (R^2), адекватность модели проверяли анализом остатков, самостоятельный вклад независимых переменных оценивали по частичным корреляциям (semipartial correlation). Значение среднего приводится с показателями стандартного отклонения ($M \pm SD$). Для всех статистических тестов принятие нулевой гипотезы или альтернативной проводили при уровне значимости $p = 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценки плотности оседлого населения, нерезидентной активности и уловистости на линиях плашек у 4 массовых видов мелких млекопитающих приведены в таблице. В разные годы показатели у этих видов менялись незначительно. В среднем за 3 года общая плотность оседлого населения для всех видов составила $12,3 \pm 1,7$ особи на га, нерезидентная активность – $1,9 \pm 0,6$ особи на 100 ловушек за проверку, а уловистость в плашках $27,9 \pm 6,3$ особи на 100 ловушек-суток. Динамика показателей приведена на рис. 1. У разных видов показатели плотности оседлого населения в среднем за 3 года различались (Критерий Краскала – Уоллиса: $H(3, N = 12) = 9,51, p = 0,023$), при этом до-

Результаты учетов на экспериментальных линиях

Год	Вид	1-я сессия.			2-я сессия.			3-я сессия.		
		Учет на линиях живоловок			Учет на линиях плашек			Учет на линиях живоловок		
		Плотность*	Нерезидентность**	Особь	Уловистость***	Особь	Меченых в 1-й сессии, %	Плотность*	Особь	Меченых в 1-й сессии, %
2015	<i>Cl. rutilus</i>	5,04	0,50	25	11,3	34	88,0	1,44	18	5,5
2016		6,01	1,00	30	12,0	36	56,7	2,87	21	19,0
2017		9,28	1,00	47	19,3	58	80,9	0,96	12	0,0
Среднее		6,78	0,83	34,0	14,2	42,7	75,5	1,76	17,0	9,8
2015	<i>Cl. glareolus</i>	2,84	0,06	10	3,3	10	60,0	0,15	6	33,3
2016		0,95	0,50	9	8,7	26	77,8	0,23	6	0,0
2017		1,89	0,01	7	2,0	6	57,1	0,47	3	0,0
Среднее		1,89	0,19	8,7	4,7	14,0	65,4	0,28	5,0	13,3
2015	<i>S. araneus</i>	1,93	0,69	16	4,3	13	31,3	1,93	14	21,4
2016		3,54	0,58	24	8,0	24	62,5	1,61	15	6,7
2017		2,95	1,21	30	9,0	27	50,0	2,54	31	19,3
Среднее		2,81	0,83	23,3	7,1	21,3	50,0	2,03	20,0	16,7
2015	<i>S. caecutiens</i>	1,41	0,06	6	1,7	5	50,0	0,15	2	50,0
2016		0,94	0,17	4	3,0	9	0,0	0,94	7	14,3
2017		0,23	0,07	3	1,0	3	33,3	0,15	2	0,0
Среднее		0,86	0,10	4,3	1,9	5,7	30,8	0,41	3,7	18,2

* Плотность оседлых особей (особей на га).

** Индекс нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек).

*** Результаты учета плашками (особей на 100 ловушко-суток).

стоверные отличия в пост-шок тесте отмечены только между красной полевкой и средней бурозубкой ($p = 0,019$). Также различались и показатели нерезидентной активности – $H(3, N = 12) = 7,99, p = 0,046$, достоверно выше

нерезидентная активность была у красной полевки и обыкновенной бурозубки по сравнению с рыжей полевкой и средней бурозубкой ($p < 0,05$). При последующем учете на тех же линиях с помощью плашек показатели чис-

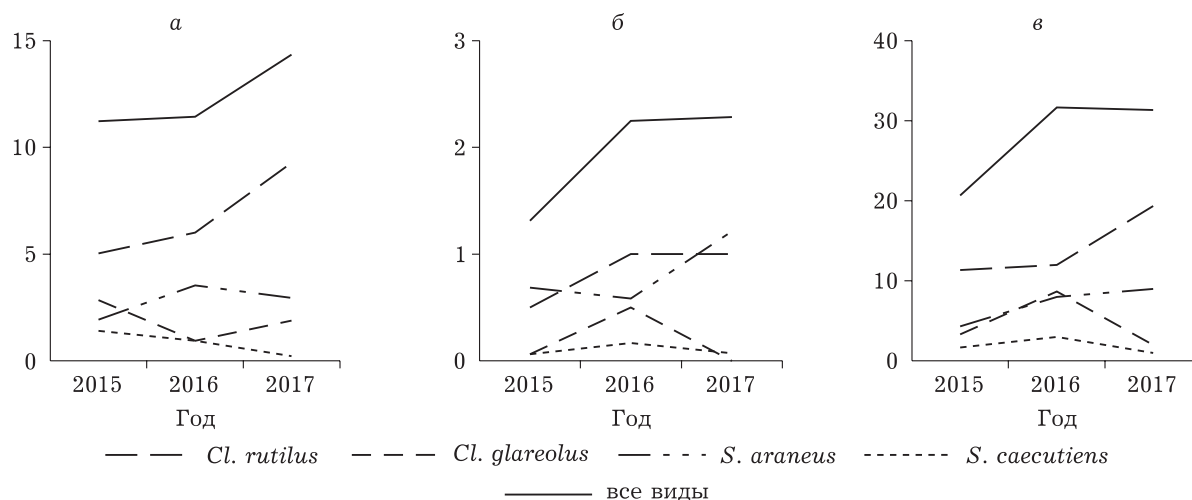


Рис. 1. Динамика плотности оседлого населения (а – особей на гектар), нерезидентной активности (б – особей на 1 проверку на 100 ловушек) и учетов в давилки (в – особей на 100 ловушко-суток) на экспериментальных линиях

ленности (особей на 100 л/с) изменялись сходным образом. Показатели численности у видов различались – $H(3, N = 12) = 9,15$, $p = 0,027$, при этом, так же как плотность оседлого населения, достоверно выше была уловистость красной полевки по сравнению со средней бурозубкой ($p = 0,019$). Таким образом, результаты учета давилками в целом отражают состояние популяций всех видов в сообществе, при этом на результаты учетов оказывает влияние не только плотность оседлого населения, но и уровень нерезидентной активности.

Соотношение видов в учетах живоловками и давилками достоверно не менялось. За весь период работ доля землероек при мечении в живоловках (от всех отмеченных особей) составила 39,3 %, а при учете давилками – 32,3 %, разница по критерию Фишера недостоверна ($p = 0,12$). Обращает на себя внимание, что при учете давилками доля ранее меченых полевков была несколько выше, чем у землероек. Всего отловлено 73,4 % от ранее помеченных полевков и 47 % землероек, разница по точному критерию Фишера близка к достоверной ($p = 0,065$). Эти данные согласуются с тем, что, по мнению многих исследователей, плашки для землероек, особенно мелких видов, являются неспецифическим орудием лова, и доля таких видов в учетах обычно занижена [Смирнов, 1964; Щипанов и др., 2000]. В каждом из трех экспериментов плотность оседлого населения после вылова плашками для всех видов снижалась. В целом (в среднем за 3 года) плотность всех видов упала с $12,3 \pm 1,7$ особей/га до $4,5 \pm 1,0$.

Сравнивали среднегодовые уровни плотности всех 4 видов ($N = 12$) и отдельно лесных полевков и землероек-бурозубок ($N = 6$). Средние показатели за год по критерию Стьюдента достоверно снизились ($3,1 \pm 2,6$ особей/га до вылова и $1,16 \pm 0,9$ особей/га после вылова, $N = 12$; $t = 2,9$, $p = 0,015$). Такое снижение плотности оседлого населения в результате вылова произошло за счет лесных полевков ($4,3 \pm 3,1$ и $1,0 \pm 1,0$ особей/га, $N = 6$; $t = 3,0$, $p = 0,029$), в то время как плотность оседлого населения у землероек достоверно не менялась ($1,8 \pm 1,2$ и $1,2 \pm 1,0$ особей/га, $N = 6$; $t = 1,9$, $p = 0,121$). Учеты плашками, в целом отражая динамику численности мелких млекопитающих, могут искажать соотношения видов в сообществе.

На результаты учета плашками могут оказывать влияние различные факторы, из которых мы рассматривали плотность оседлого населения и уровень нерезидентной активности. Анализ проводили без учета видовых особенностей, оценивая реакцию всего сообщества мелких млекопитающих. Любую из наших выборок можно охарактеризовать как зверьков, обитающих с определенной плотностью оседлых особей, уровнем нерезидентной активности и показавших определенную уловистость в плашках. Между всеми переменными отмечены корреляционные связи (рис. 2), при этом коэффициент корреляции Спирмена между плотностью оседлых и уловистостью в давилках составил $R_s = 0,84$, $p < 0,001$, нерезидентной активностью и численностью в давилках $R_s = 0,80$, $p = 0,002$. После преоб-

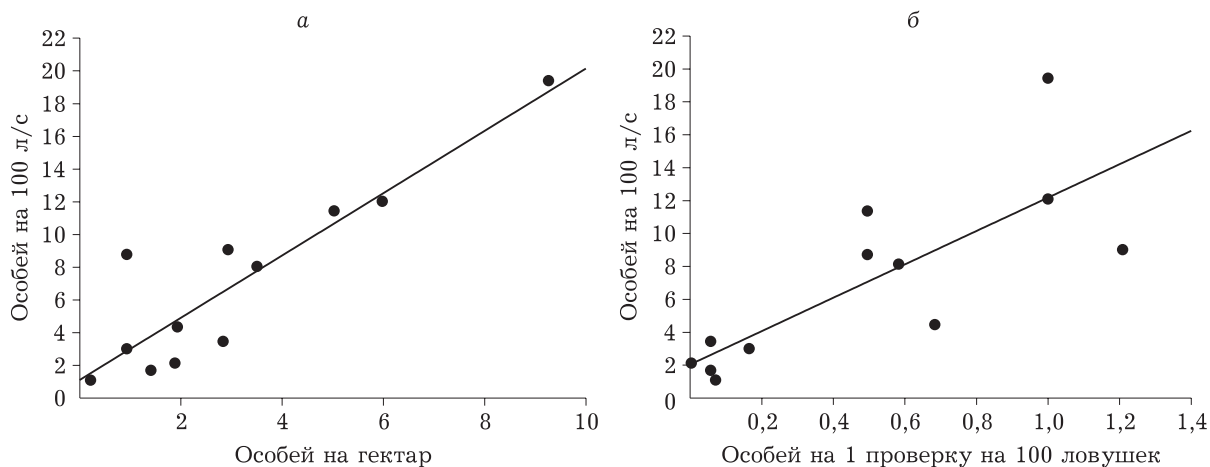


Рис. 2. Связь уловистости в плашках на линиях вылова с плотностью оседлого населения (а) и уровнем нерезидентной активности (б)

разования полученные выборки не отличались от нормального распределения (тест Шапиро – Уилкса, $p = 0,99$, $p = 0,23$ и $p = 0,79$), дисперсии в выборках не отличались (тест Левена, $p = 0,34$), при анализе диаграмм рассеивания не выявлено нелинейной связи. Зависимая переменная – результаты учета плашками (особей на 100 ловушко-суток), независимые переменные – плотность оседлых особей на линии живоловок до начала эксперимента (особей на га) и уровень нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек). Всего расчеты проведены для 4 видов за 3 года ($N = 12$). Полученная регрессия объясняет около 90 % дисперсии зависимой переменной (коэффициент детерминации $R^2 = 0,89$). Адекватность модели проверяли анализом остатков. Распределение остатков соответствует нормальному распределению (тест Шапиро – Уилкса, $p = 0,48$), остатки не скоррелированы ($r = 0,35$; $p = 0,186$), автокорреляций нет (критерий Дарбина – Уотсона $DW = 1,95$), что показывает адекватность модели.

Самостоятельный вклад соответствующей независимой переменной в коэффициент множественной регрессии оценивали по получаемым корреляциям (semipartial correlation). Вклады обеих независимых переменных близки, но при этом вклад плотности ($r = 0,39$; $t_{(9)} = 3,46$; $p = 0,007$) был несколько ниже вклада уровня нерезидентной активности ($r = 0,46$; $t_{(9)} = 4,14$; $p = 0,002$). При безвозвратном изъятии линиями давилок на результаты учета оказывают значимое влияние два фактора: плотность оседлого населения и величина нерезидентной активности. Вместе эти факторы определяли 88,8 % изменчивости, при этом влияние нерезидентной активности на результаты учета в нашем случае было несколько выше. Необходимо учитывать, что при других соотношениях видов в сообществе и при других уровнях численности эти показатели могут быть иными.

ОБСУЖДЕНИЕ

Показатели численности мелких млекопитающих, получаемые при учетах на линиях плашек, в целом хорошо отражают общую динамику населения. Следует отметить, что в условиях северной тайги за три года наблюдений численность всех видов была невысо-

кой. В районе проведения работ во всех биотопах красная полевка является доминирующим видом. По данным отловов в плашки в августе в среднем за 14 сезонов ее доля в уловах составила 58 %, в то время как у рыжей полевки всего 11,8 %, хотя в местообитании, где проводился эксперимент, доля рыжей полевки в отдельные годы достигала 40 % от улова. Обыкновенная бурозубка в уловах плашками всегда превышала показатели средней бурозубки, и они значительно ниже, чем у полевки. За время эксперимента максимальная уловистость в плашки отмечена в 2016 г. и составила для всех видов 31,7 % попаданий (красная полевка – 12 %). При небольшой величине колебаний численности получена достоверная связь между плотностью и нерезидентной активностью мелких млекопитающих, с одной стороны, и уловистостью на линиях вылова (плашки), с другой. Для получения представления о плотности населения по данным относительного учета некоторые авторы использовали переводной коэффициент, являющийся отношением абсолютной (особей на га) и относительной (особей на 100 л/с) численности [Никитина, 1961; Окулова, 1975; Бернштейн и др., 1995]. Мы рассчитывали такой коэффициент как отношение расчетной плотности оседлых особей к результатам относительного учета. По нашим данным, это отношение в целом для всех видов за все сроки составило $0,5 \pm 0,3$, слабо варьируя у отдельных видов (красная полевка – $0,5 \pm 0,03$, рыжая полевка – $0,6 \pm 0,5$, обыкновенная бурозубка – $0,4 \pm 0,07$, средняя бурозубка – $0,5 \pm 0,3$). Полученные нами коэффициенты оказываются значительно ниже, чем у других исследователей. По данным А. Д. Бернштейн [Бернштейн и др., 1995], для рыжей полевки в оптимальных местообитаниях значения такого коэффициента колеблются от 1,3 до 3,5 (среднее 2,2) в зависимости от уровня численности. У полевых мышей коэффициенты изменялись от 2 до 2,9 [Никитина, 1961]. В других работах приводятся коэффициенты около 4 как для рыжей полевки [Добринский, 2017], так и для красной полевки [Окулова, 1975]. Такая разница в полученных коэффициентах может быть связана, на наш взгляд, с двумя позициями. Во-первых, соотношение абсолютных и относительных показателей численности из-

меняется нелинейно и при низких уровнях численности значение коэффициента значительно ниже [Никитина, 1961; Бернштейн и др., 1995], причем уровни численности рыжей полевки в оптимальных местах обитания при самых низких показателях соответствовали максимальным показателям в нашем эксперименте. Во-вторых, это связано с особенностями расчета абсолютной плотности. При расчетах показателя плотности на площадках мечения (как в приведенных выше работах) не учитывалась нерезидентная составляющая в численности зверьков. В качестве показателя общей плотности принимали всех зверей, отловленных на площадке за весь период работы. Получаемые результаты соответствуют понятию динамической плотности популяции [Ралль, 1945]. Известно, что показатели численности, полученные путем отлова зверьков на огороженных (где нет нерезидентной составляющей) и неогороженных площадках, существенно различались. Во всех случаях на неогороженных участках численность зверьков была выше. При уменьшении размеров неогороженных площадок и увеличении продолжительности облова эта разница возрастала за счет набегавших со стороны зверьков [Кучерук, 1963]. Важное значение при расчетах плотности на площадках мечения имеет “краевой эффект”, который оказывает наибольшее влияние на небольших площадках и в большинстве случаев не учитывался. В нашей работе мы рассчитывали плотность как число оседлых особей, у которых геометрические центры индивидуальных участков находятся в пределах единицы площади. Адекватность используемого нами метода расчета плотности оседлого населения и нерезидентной активности при мечении с повторным отловом на линиях живоловок [Калинин, 2012] подтверждается сравнением расчетных данных с прямыми подсчетами особей на площадке 15,2 га, проводимых с учетом краевых участков [Калинин и др., 2018].

Соотношение оседлого и нерезидентного населения в естественных популяциях может меняться в широких пределах – от закрытых популяций (обычно изолированных), в которых присутствует только оседлое население, до мест с отсутствием постоянного населения, но высоким уровнем нерезидентной активности. Например, каменистые пляжи вдоль

уреза воды, где уловистость на ловушко-линиях может достигать значительных величин [Калинин, Куприянова, 2015]. Наши данные показывают, что в величину учета на линиях давилок в равной мере вносят свой вклад обе составляющие. При одинаковых показателях уловистости в давилках динамическая структура населения может быть совершенно различной. При стандартных учетах методом безвозвратного изъятия продолжительностью 1–3 суток невозможно выделить оседлое население и нерезидентную составляющую, для этого требуются специальные исследования [Лукиянов, 1989, 1991; Щипанов, 1990; Щипанов, Ляпина, 2011]. При анализе результатов учетов на линиях давилок необходимо учитывать, что они отражают не только плотность оседлого населения, но и уровень подвижности в популяции.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118042490060-1 при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-04-00985.

ЛИТЕРАТУРА

- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 7. С. 119–127.
- Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
- Добринский Н. Л. Феномен многолетней синхронизации высокой численности грызунов в удаленных регионах Урала // Экология. 2017. № 1. С. 70–74 [Dobrinskii N. L. The phenomenon of multiyear synchronization of high population number of rodents in remote regions of the Urals // Russian Journal of Ecology. 2017. Vol. 48, N 1. P. 90–93].
- Жигальский О. А. Анализ оценок численности населения полевков на площадках мечения // Экология. 1985. № 5. С. 50–54.
- Жигальский О. А., Белан О. Р. Исследование миграционной активности популяций полевков Ирмельского горного массива // Экология. 1995. № 1. С. 76–80.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Калинин А. А. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 6. С. 759–768.
- Калинин А. А. Последствия учетов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 2019. № 3. С. 211–216 [Kalinin A. A. The consequences of small mammal censuses by method of irreversible

- removal // Russian Journal of Ecology. 2019. Vol. 50, N 3. P. 262–267].
- Калинин А. А., Куприянова И. Ф. Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 3. С. 365–369 [Kalinin A. A., Kupriyanova I. F. A technique for quantitative estimation of small mammals traversing water obstacles // Biol. Bull. 2016. Vol. 43, N 7. P. 743–746].
- Калинин А. А., Куприянова И. Ф. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса (*Thymallus thymallus*, *Thymallidae*, *Salmoniformes*) // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 6. С. 712–719.
- Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Купцов А. В., Александров Д. Ю., Демидова Т. Б. Пространственная изменчивость оседлого и нерезидентного населения мелких млекопитающих в лесном массиве // Зоол. журн. 2018. Т. 97, № 4. С. 474–485 [Kalinin A. A., Oleinichenko V. Yu., Kouptsov A. V., Aleksandrov D. Yu., Demidova T. B. Spatial variability of resident and non-resident populations of small mammals on a forest plot // Biol. Bull. 2018. Vol. 45, N 9. P. 1028–1038].
- Карасева Е. В., Телицина А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 412 с.
- Куприянова И. Ф. К фауне мелких млекопитающих южной части Архангельской области // Фауна и экология животных. Ч. 2. М., 1976. С. 123–138.
- Куприянова И. Ф. Обыкновенная бурозубка. Тундрная бурозубка. Средняя бурозубка. Малая бурозубка. Крошечная бурозубка. Равнозубая бурозубка // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2, ч. 1. СПб.: Наука. Санкт-Петербург. отделение, 1994. С. 11–61.
- Куприянова И. Ф., Калинин А. А. Сравнение различных показателей численности мелких млекопитающих // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 17. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2015. С. 113–115.
- Кучерук В. В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–183.
- Лукиянов О. А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки // Экология. 1989. № 2. С. 32–41.
- Лукиянов О. А. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1991. № 6. С. 36–47.
- Лукиянов О. А., Лукьянова Л. Е. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. 1996. № 3. С. 206–208 [Lukyanov O. A., Lukyanova L. E. Migrational activity of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) in pessimum and optimum habitats // Russian Journal of Ecology. 1996. Vol. 27, N 3. P. 197–200].
- Лукиянов О. А., Лукьянова Л. Е. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1107–1134.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопр. краевой, общей и эксперим. паразитологии и мед. зоологии. 1955. Т. 9. С. 179–202.
- Никитина Н. А. Абсолютный учет грызунов с помощью мечения и сравнение его результатов с данными относительного учета // Вопр. организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М., 1961. С. 75–76.
- Окулова Н. М. Изучение взаимосвязи между показателями относительного и абсолютного обилия мелких лесных грызунов // Тр. II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. С. 154–156.
- Плешак Т. В. Сравнительная оценка данных абсолютно и относительного методов учета мелких млекопитающих // Вестн. зоологии. 1990. Т. 24, № 1. С. 77–79.
- Прокопьев Н. П. Абсолютный учет полевков с помощью мечения и сравнение его результатов с данными относительного учета в лиственных лесах Лено-Амгинского междуречья // Териофауна России и сопредельных территорий: междунар. совещ. (IX Съезд Териологического о-ва при РАН). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 383.
- Ралль Ю. М. Характер передвижений мышевидных грызунов на небольших площадках // Зоол. журн. 1936. Т. 15, № 3. С. 472–482.
- Ралль Ю. М. Динамическая плотность грызунов и некоторые методы ее изучения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50, вып. 5–6. С. 62–64.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих // Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР. Свердловск, 1964. Вып. 39. 87 с.
- Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21.
- Щипанов Н. А. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // Зоол. журн. 1986. Т. 66, № 7. С. 1051–1060.
- Щипанов Н. А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 5. С. 113–124.
- Щипанов Н. А. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи соврем. биологии. 2004. Вып. 124, № 1. С. 28–43.
- Щипанов Н. А., Ляпина М. Г. Оценка обилия оседлого населения и величины иммиграции методом безвозвратного изъятия рыжих полевков (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 747–758 [Shchipanov N. A., Lyapina M. G. Evaluation of abundance of residents and immigration by ir retrievable requisitioning of the bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Biol. Bull. 2011. Vol. 38, N 6. P. 642–652].
- Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Демидова Т. Б., Гончарова О. Б., Нагорнев Ф. В. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В., Демидова Т. Б., Калинин А. А., Александров Д. Ю., Павлова С. В. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозу-

- бок (*Sorex araneus, insectivora*) // Зоол. журн. 2008а. Т. 87, № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н. А., Литвинов Ю. Н., Шефтель Б. И. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сиб. экол. журн. 2008б. Т. 15, № 5. С. 783–791.
- Bury R. B., Corn P. S. Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: trap arrays with drift fences // The Journal of Wildlife Management. 1987. Vol. 51, N 1. P. 112–119.
- Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford; N. Y.: Oxford University Press, 1999. 313 p.
- Hansson L. Index line catches as a basis of population studies on small mammals // Oikos. 1967. Vol. 18, N 2. P. 261–276.
- Ims R. A., Andreassen H. P. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics // Proc. of the Royal Society of London B: Biol. Sci. 2005. Vol. 272, N 1566. P. 913–918.
- Krebs C. J. Current paradigms of rodent population dynamics – what we are missing? // Ecologically based rodent management / Eds. G. Singelton, L. Hinds, H. Leirs, Z. Zhang; Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, 1999. P. 33–49.
- Krebs C. J., Wingate I., LeDuc J., Redfield J. A., Taitt M., Hilborn R. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii* // Canadian J. Zool. 1976. Vol. 54, N 1. P. 79–95.
- Lidicker W. Z. Dispersal // Biology of the new world *Microtus*. Special Publication. Lawrence, Kansas: American Society of Mammalogists, 1985. N 8. P. 420–454.
- Lidicker W. Z., Stenseth N. C. To disperse or not to disperse: who does it and why? // Animal dispersal: small mammals as a model / Eds. N. C. Stenseth, W. Z. Lidicker. London: Chapman & Hall, 1992. P. 21–36.
- Matthysen E. Density-dependent dispersal in birds and mammals // Ecography. 2005. Vol. 28, N 3. P. 403–416.
- Petrusewicz K. Residents and migrants in the population // Acta Theriol. 1983. Vol. 28, N 1. P. 103–144.
- Ronce O. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // Ann. Rev. Ecol. Evolut. System. 2007. Vol. 38. P. 231–253.
- Sikes R. S. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education // J. Mammalogy. 2016. Vol. 97, N 3. P. 663–688.
- Southwood T. R. E., Henderson P. A. Ecological Methods, 3rd edn. Oxford: Blackwell Sci., 2000. 577 p.
- Williams D. F., Braun S. E. Comparison of pitfall and conventional traps for sampling small mammal populations // The Journal of Wildlife Management. 1983. Vol. 47, N 3. P. 841–845.
- Zera A. J., Brisson J. A. Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal and migration // Dispersal Ecol. and Evolut. Oxford: University Press, 2012. P. 63–82.

Contribution of resident and nonresident populations of small mammals to the results of irretrievable requisitioning method

A. A. KALININ¹, I. F. KUPRIYANOVA², D. Yu. ALEKSANDROV¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninskiy av., 33
E-mail: benguan@yandex.ru*

²*Pechora-Ilych State Nature Reserve
169436, Respublika Komi, Yaksha*

We have compared population demography parameters of common small mammals in trap lines obtained by two methods. We applied capture-mark-recapture method (CMR) to estimate resident population density and non-resident activity, and irretrievable requisitioning method (IR) was used to estimate abundance. Though the IR reflects the abundance of small mammals in general it can distort the species ratio in community. Multiple regression analysis revealed that the results obtained with IR were influenced by both resident population density of the species and non-resident activity of small mammals. These factors together explained 88 % of the variance and their contributions in multiple correlation model were $r = 0,39$ (residents) and $r = 0,46$ (non-residents) as valued by semipartial correlation.

Key words: small mammals, methods of catching, capture-recapture method, population density, dispersal.