

УДК 691.5+599.32+59.08

О. А. Лукьянов

ОЦЕНКА ОБИЛИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ БЕЗВОЗВРАТНОГО ИЗЪЯТИЯ

В большинстве экологических исследований оценка численности животных является одной из наиболее важных. На ее основе получают представление о динамике численности животных, пространственной структуре, демографии, механизмах популяционной регуляции, биомассе, видовом разнообразии. От качества оценки обилия в конечном итоге зависит правильность наших представлений о различных экологических параметрах и процессах, протекающих в популяциях и экосистемах. На практике для получения оценок численности животных широко используется метод безвозвратного отлова (Коли, 1979).

Наилучшей оценкой обилия является плотность населения животных. Для оценивания плотности популяций мелких млекопитающих, как правило, используются площадочные методы отлова. Среди них наибольшее признание получили три метода: метод стандартного минимума, метод внутреннего квадрата и метод обкладочных линий.

Метод стандартного минимума (Grondzinski et al., 1966) был предложен в качестве стандартного метода анализа численности мелких млекопитающих в рамках Международной Биологической Программы. Основной вариант метода предполагает двухнедельную процедуру, заключающуюся в предварительном прикармливании животных на точках будущего отлова (1-я неделя), после чего следует полное изъятие зверьков с сетки отлова (2-я неделя). Как правило, используется квадратная сетка ловушек. В качестве оценки плотности в данном случае используют отношение числа отловленных животных на сетке к ее полной площади. Естественно, что эта оценка предполагает полное удаление животных с территории облова. В тех случаях, когда полное удаление животных в течение периода отлова невозможно, используют оценки, полученные статистическими методами на основе последовательно снижающихся суточных уловов (Leslie, Davis, 1939). Нетрудно понять, что оценки плотности, получаемые этим методом, верны в предположении, что: 1) в период прикармливания не привлекаются зверьки с сопредельной территории; 2) популяция замкнута, то есть миграционные потоки и воспроизводство в ней отсутствуют; 3) краевая зона существенно не отличается по ширине от полуинтервала между ловушками. В случае несоблюдения первых двух предпосылок оценки плотности животных будут завышенными. Несоблюдение третьего условия может привести как к переоценке, так и к недооценке плотности популяции.

Метод внутреннего квадрата (Aulak, 1967 и др.) предполагает, что плотность населения зверьков на внутренней части сетки идентична плотности, получаемой на основе полной площади облова сетки. Очевидно, что неполное покрытие сеткой ловушек части индивидуальных участков зверьков по периферии площадки приводит к явлению «краевого» эффекта, проявляющегося в повышении уловов на I ловушку на краевых контурах сетки за счет дополнительного изъятия животных из краевой зоны, прилегающей к площадке. (В данном случае мы не рассматриваем миграционные потоки — другую причину «краевого» эффекта, заключающуюся в снижении вероятности отлова мигрирующих животных при прохождении от периферии к центру сетки ловушек, которую логичнее именовать «барьерные» эффектом.) Поскольку «краевой» эффект распространяется вовнутрь площадки на ширину дополнительной краевой зоны, прилегающей к сетке, то при оценке плотности популяции животных ловушки, попадающие в зону «краевого» эффекта, не должны учитываться при анализе. Для отсе-

ния периферических контуров ловушек, попадающих в зону «краевого» эффекта, можно использовать статистический подход, предложенный Я. Пеликаном (Pelican, 1970), который позволяет на территории облова выделять внутренний квадрат (прямоугольник), на котором «краевой» эффект не проявляется, а поэтому уловы на 1 ловушку ниже по сравнению с периферическими ловушками. Отношение полной численности (или ее оценки) животных на внутреннем квадрате к его площади и дает оценку плотности населения животных. Такой подход позволяет получать надежные оценки плотности при условии, что: 1) площадь сетки достаточно велика для того, чтобы на ней можно было четко разделить краевую зону и внутренний квадрат; 2) животные по территории облова размещаются равномерно либо случайным образом (при агрегированном распределении животных возрастает роль случайности и «краевой» эффект может вообще не проявляться); 3) популяция замкнута, то есть миграционные потоки отсутствуют. При наличии потока «краевой» эффект может усиливаться «барьерным» эффектом, а стабилизация уловов во внутреннем квадрате сменяется их постепенным снижением к центру площадки, что затрудняет оценку площади внутреннего квадрата.

Метод обкладочных линий (Kaufman et al., 1971 и др.) включает в себя два этапа; на первом — в течение нескольких суток производится облов территории (прямоугольной или квадратной сеткой, линией и т. д.), на втором — производят отлов животных на линиях, пересекающих уже обловленную территорию. Очевидно, что на обкладочных линиях уловы на 1 ловушку будут наименьшими в зоне наиболее интенсивного вылова. Далее они будут постепенно повышаться, достигая максимальных значений и стабилизируясь вне зоны вылова. Для оценок плотности населения животных, площади и полноты облова территории в этом методе, как правило, используют статистический анализ. Возможно большое число модификаций этого метода, касающихся как продолжительности изъятия животных, так и конфигурации размещения ловушек по территории. Ограничения в этом методе связаны с замкнутостью популяции и равномерным или случайным размещением животных в пространстве. Несмотря на простоту теоретической основы метода, результаты, получаемые им, нуждаются в корректном и порой нестандартном статистическом анализе. Большая трудоемкость метода также не способствует его популяризации.

Для мелких млекопитающих, ведущих скрытный образ жизни, получение оценок плотности весьма затруднено. Поэтому, как правило, пользуются относительными оценками плотности или индексами обилия. В качестве таких индексов могут служить показатели, коррелирующие с плотностью животных (число особей, отловленных на единицу ловушечного усилия, число нор или погрызов на единицу площади и т. п.). Главным показателем эффективности индекса обилия является наличие тесной линейной связи с плотностью населения. Идеальный индекс связан только с плотностью. В случаях, когда он зависит и от других факторов, это может приводить к существенному снижению тесноты с плотностью.

Остановимся на индексе обилия мелких млекопитающих, получаемом методом ловушко-линий (Кучерук, 1963 и др.). Этот метод используется в большинстве исследований по экологии мелких грызунов. Зона отлова линии длиной l ограничена шириной R по обе стороны от линии и двумя полуокружностями радиуса R с каждого конца линии. Площадь вылова равна

$$S = \pi r^2 + 2Rl = \pi R^2 + 2Rm(k - 1),$$

где l — длина линии ловушек, k — число ловушек в ней, m — интервал между ловушками. Ширина зоны вылова положительно коррелирует с радиусом участка обитания животных, хотя, по-видимому, и не совпадает с ним по величине. Интенсивность изъятия животных выражают показателем суточной улавливаемости p — отношением числа особей, отловленных в течение суток, к их исходной численности на начало суток.

В составе населения многих видов мелких млекопитающих на какой-либо территории можно выделить две категории: оседлых особей — тех,

которые хотя бы в течение времени эксперимента привязаны к территории, и транзитных животных — в течение краткого времени проходящих через нее (Бердугин, 1983; Лукьянов, 1988). Наличие постоянного потока особей в популяциях мелких грызунов постоянно регистрируется методами мечения и повторного отлова (Petruszewicz, 1983). По мнению Н. П. Наумова (1977), бездомные особи, направленно перемещающиеся, почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. Эти особи выполняют информационную роль между различными структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен. На площадках мечения резиденты ловятся многократно, транзитные же особи — 1—2 раза. Оседлые особи отражают статический компонент населения, а транзитные — динамический.

С позиций этих представлений дадим формальное выражение для индекса обилия животных в методе ловушко-линий. Индексом обилия в данном случае служит число особей, отловленных на 100 ловушко-суток:

$$I = 100 \sum_{i=1}^t C_i / (tk),$$

где C — улов животных в сутки с порядковым номером i , t — число суток отлова, k — число ловушек в линии. Приняв, что на учетной территории линии изначально обитало N_0 оседлых особей, и ежедневно через эту зону проходит M транзитных животных, а суточная улавливаемость p зверьков одинакова для оседлых и транзитных особей, легко показать, что число оставшихся резидентов к началу $(t+1)$ -ых суток, равно

$$N_{t+1} = N_0(1 - p)^t = N_0q^t,$$

где q — вероятность избегания поимки животными за 1 сутки. Соответственно суммарное число оседлых особей, добытых за t суток, выразится как разность между исходным количеством оседлых и числом оставшихся к началу $(t+1)$ -ных суток, то есть $N_0 - N_{t+1} = N_0(1 - q^t)$. Суммарное число транзитных особей, отловленных за t суток, будет равно pMt . В итоге получаем, что общее число животных, отловленных за t суток, равно сумме накопленных уловов оседлых и транзитных особей за этот срок

$$\sum_{i=1}^t C_i = (1 - q^t) N_0 + pMt,$$

где N_0 и M соответственно численность оседлых и поток проходящих особей через учетную площадь. Поскольку исходная численность животных на территории равна произведению плотности оседлых D_0 и транзитных D_M особей на площадь изъятия линии S , то мы получаем строгое выражение для связи индекса обилия с плотностью, которую индекс и должен отражать:

$$I = 100 ((1 - q^t) D_0 + pD_M t) (\pi R^2 + 2Rm(k - 1)) / tk.$$

Из этого выражения следует, что индекс обилия является функцией не только плотности D_0 и D_M , но и таких переменных как улавливаемость p , ширина зоны вылова линии R , расстояние между ловушками m , число ловушек k и продолжительность отлова t , то есть это выражение можно представить в упрощенном виде как:

$$I = f(D_0 + D_M, p, R, m, k, t).$$

Из представлений об идеальном индексе обилия следует, что обычно используемый в методе ловушко-линий индекс далек от идеала, поскольку его значение кроме самой плотности определяется еще пятью другими переменными, непостоянство которых приводит к несравнимости разных значений индекса, получаемых даже для одного вида, но в разных условиях.

Каким образом можно избежать нежелательного влияния дополнительных переменных на индекс обилия и сделать связь между индексом обилия и плотностью линейной и более тесной? Этого можно достичь следующим образом. Обратим внимание, что из пяти нежелательных переменных, влияющих на величину индекса, три (расстояние между ловушками, их число и продолжительность отлова) являются контролируруемыми переменными. При их стандартизации во всех исследованиях они переходят в разряд констант, и получаемые значения индекса становятся более сравнимыми, поскольку лучше отражают изменения плотности. В данном случае индекс обилия является функцией трех переменных: плотности, улавливаемости животных и ширины зоны вылова линии:

$$I = f(D_0 + D_M, p, R).$$

Несмотря на такую стандартизацию, зависимость индекса обилия от улавливаемости и ширины зоны вылова значительно искажает представление об истинной величине плотности. Ситуация еще больше осложняется тем, что даже при равенстве этих переменных в разных условиях, структура населения животных может оказаться совершенно различной (это касается соотношения оседлых и транзитных особей), что приводит к несопоставимости индексов. Можно сформулировать тривиальное правило погрешности индекса: *различие плотностей сравниваемых объектов по индексу обилия будет тем больше, чем существеннее объекты различаются по размерам участка обитания, улавливаемости и структуре населения.*

Для иллюстрации разберем гипотетический пример с двумя видами. Допустим, что плотность оседлого населения каждого вида животных равна 50 особей/га, поток транзитных особей через 1 га равен соответственно 5 и 20 особям. Истинное соотношение плотностей этих видов равно 55 : 70, или 1 : 1,3. Попытаемся оценить его при помощи индекса обилия, получаемого при отлове животных в километровую линию давилок, например, за 5 суток. Пусть улавливаемость равна соответственно 0,3 и 0,5 за 1 сутки, а ширина зоны вылова — 10 и 30 м. Тогда за 5 суток линией будет отловлено 100 особей первого вида и 618 второго. Их соотношение будет равно 1 : 6,2. Таким образом, оценка соотношения для второго вида будет завышена в 4,9 раза.

Искажение индексами обилия истинных значений плотности будет характерно для всех оцениваемых с их помощью экологических параметров. В видовом разнообразии будет преувеличена роль видов, отлавливаемых линией с большей территории, отличающихся повышенной улавливаемостью, в населении которых высока доля транзитных особей. Погрешность оценки будет меньше для видов со сходной экологией. При демографических исследованиях погрешность в первую очередь будет обусловлена различиями размеров участков обитания и структуры населения. Существуют также трудности при оценивании динамики численности вида в пространстве и времени. Для того, чтобы снизить неопределенность индекса обилия, можно предложить простой способ оценивания улавливаемости животных и численности оседлых и транзитных особей в зоне вылова линии.

Многими исследователями неоднократно отмечалось, что последовательные суточные уловы грызунов при многодневном изъятии постепенно снижается в ходе учетов, стабилизируясь в конце-концов на каком-то определенном уровне (Лукьянов, 1988). При этом отлов оседлых особей определяет последовательное снижение суточных уловов в начале изъятия, а отлов транзитных животных определяет уровень стабилизации уловов в конце периода изъятия. Нами предложена процедура (Лукьянов, 1988), позволяющая оценивать по последовательным суточным уловам исходную численность оседлых особей N_0 в зоне действия линии, поток транзитных животных M , проходящих через зону вылова в едини-

цу времени, и улавливаемость животных p . Для этого надо методом наименьших квадратов построить уравнение линейной регрессии с двумя переменными

$$C_i = A - pK_{i-1} + b(i - 1),$$

где C_i — суточный улов животных в сутки с порядковым номером i , K_{i-1} — накопленный улов к этим суткам, p — улавливаемость животных за 1 сутки. Оценки исходной численности оседлых и потока транзитных животных, проходящих за 1 сутки через зону вылова, находятся по формулам:

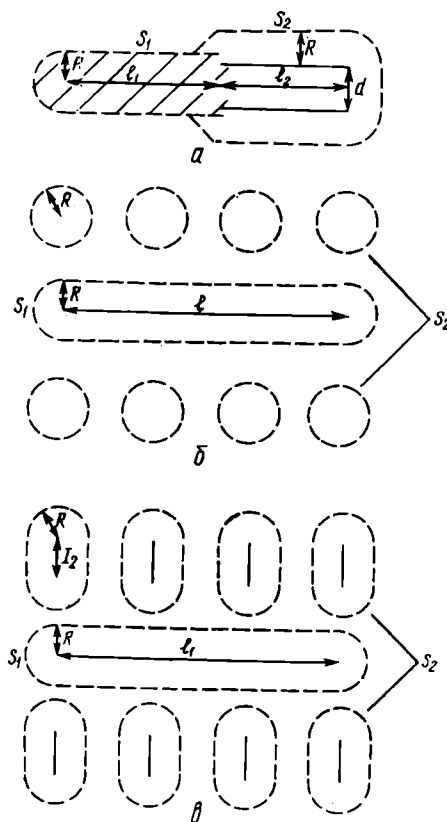
$$N_0 = (Ap - b) / p^2; \quad M = b / p^2.$$

Вводя оценки численности животных в зоне вылова в индекс обилия и нормируя их на число ловушек в линии k , а также на расстояние между ними m , получаем следующее выражение индекса:

$$I = 100(N_0 + N_M) km \approx 200 R(D_0 + D_M) = f(D_0 + D_M R).$$

Таким образом, мы получили индекс обилия, зависящий от двух переменных: плотности населения и ширины зоны вылова линии (переменной, вносящей искажение в индекс). Единицей измерения индекса служит сумма численностей оседлых и транзитных животных на 100 м линии (число особей/100 м). Данный индекс является наилучшим индексом метода ловушко-линий.

В случае, если исследователь ставит перед собой задачу оценивания плотности населения мелких млекопитающих методом ловушко-линий, он должен ввести в технику отлова дополнения, которые позволяли бы ему оценивать ширину зоны вылова линии и, следовательно, площади изъятия, для которой получены оценки численности. Задача оценивания ширины зоны вылова линии нами решалась тремя методами,



наиболее простыми в техническом отношении (рисунок): а) методом конкурирующих линий, б) методом, предполагающим выставление одной линии и одиночных ловушек, в) методом основной и дополнительных линий.

Система конкурирующих линий (система «вилка») может быть представлена одной неконкурирующей линией длиной l_1 (на ее основе получают обычную информацию метода ловушко-линий) и двумя или тремя конкурирующими линиями длиной l_2 (рисунок, а). Расстояние между крайними конкурирующими линиями обозначим d . В случае, если расстояние между соседними конкурирующими линиями не превышает радиуса обитания (для многих видов грызунов это будет верно при $d=10-15$ м), то площадь вылова конкурирующих линий будет при-

Схема зон облова методом конкурирующих линий (а), методом линии и одиночных ловушек (б), методом основной и дополнительных линий (в). Формулы площадей облова даны в тексте.

близительно равна

$$S_2 \approx d(R + l_2) + dR/2 + 2l_2R + \pi R^2/2,$$

а неконкурирующей основной линии

$$S_1 = 2Rl_1 + \pi R^2/2.$$

Поскольку оценки численности животных на конкурирующей и конкурируемых линиях (соответственно N и N_2) пропорциональны соответствующим площадям облова ($N_1/S = N_2/S_2$), то, подставляя выражение для площадей в это уравнение и решая его, получаем формулу для вычисления ширины зоны вылова линии

$$R = (-b + (b^2 + 4ac)^{1/2}) / 2a,$$

где $a + \pi(N_2 - N_1)/2$; $b = 2(N_2l_1 - N_1l_2 - 3dN_1/4)$; $c = dl_2N_1$. На основе этой оценки получаем площадь вылова всей системы и оценки плотности населения животных.

Второй способ оценки ширины зоны вылова осуществляется при помощи отлова на линии и одиночных ловушках, расположенных друг от друга и от линии на расстоянии априорно большем $2R$. Если длину линии обозначить l , а число одиночных ловушек — n , при этом на линии оценка численности составляет N_1 особей, а в одиночных ловушках — N_2 животных, то ширина зоны вылова определяется по формуле

$$R + 2lN_2 / \pi (nN_1 = N_2).$$

Третий способ оценки ширины зоны вылова линии осуществляется при помощи одной основной и n дополнительных линий, расположенных друг от друга на расстоянии, исключающем конкуренцию ловушек за животных. Если основная линия имеет длину l_1 , а дополнительные — l_2 ($l_2 < l_1$), и оценки численности на основной и дополнительных линиях равны соответственно N_1 и N_2 , то ширина зоны вылова линий определяется по формуле

$$R = 2(nl_2N_1 - l_1N_2) / \pi (N_2 - nN_1).$$

Предлагаемые нами методы применялись для оценки плотности популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в пихтово-еловых лесах Висимского заповедника в 1986—1988 гг. Во всех случаях они дали положительные результаты. В год депрессии плотность оседлого населения в летне-осенний сезон составила от 1,5 до 14,6 особей/га, в годы подъема и пика численности — от 23,4 до 68 особей/га. Суточный поток транзитных особей, пересекающих периметр гектара, изменялся менее существенно (от 2 до 10 особей). Относительная же доля транзитных животных от численности оседлого населения закономерно снижалась с увеличением плотности населения оседлых.

Таким образом, данные методы позволяют, с одной стороны, получать относительные показатели обилия животных, полностью отвечающие требованиям метода ловушко-линий (информация с основной линии), а с другой, — оценки плотности и структуры населения животных.

В заключение подчеркнем, что дальнейшее развитие популяционной экологии животных в значительной степени будет определяться полноценным фактологическим материалом, который невозможно получать без использования адекватных методов популяционного анализа. К сожалению, последние на данный момент времени существенно отстают от современных теоретических представлений о популяции как открытой динамической системе. Касается это и методов оценки плотности и численности популяции. Так, например, большинство методов анализа численности и структуры популяций грызунов с безвозвратным изъятием животных основаны на нереалистических предпосылках о замкнутости популяции, то есть об отсутствии в ней миграционных процессов, смертности и рождаемости. Эти ограничения существенно сужают спектр применимости существующих методов (Лесли, ДеЛури, Рикера, Хейне, Зип-

пина, Смирнова) для анализа естественных популяций животных, в частности, грызунов. С помощью методов, ограниченных рамками статических представлений о замкнутости популяций, получение адекватной информации о реальных популяционных системах невозможно.

Назрела необходимость в разработке таких методов популяционно-го анализа, которые позволяли бы оценивать как статические, так и динамические свойства естественных популяций животных. В этом направлении и должны развиваться методы анализа численности и структуры популяций животных, в частности, млекопитающих. В данной работе предлагается подход, позволяющий на основе стандартных и широко распространенных методов получать как статические характеристики популяций (оценка плотности и доли оседлых особей), так и динамические (миграционный поток в единицу времени). Это первое приближение, которое в дальнейшем, несомненно, будет дополнено и другими динамическими показателями, характеризующими реальные популяции.

- Бердюгин К. И.* Некоторые методические аспекты изучения степени оседлости и миграционной активности в популяциях грызунов // Исследование актуальных проблем териологии.— Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983.— С. 13—17.
- Коли Г.* Анализ популяций позвоночных.— М.: Мир, 1979.— 362 с.
- 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.
- Лукьянов О. А.* Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология.— 1988.— № 1.— С. 47—55.
- Наумов Н. П.* Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика.— М.: Высш. шк., 1977.— С. 336—397.
- Aulak W.* Estimation of small mammal density in three biotopes // *Ekologia Polska*. Ser. A.— 1967.— 15.— P. 755—778.
- Grodzinski W., Pucek Z., Ryszkowski L.* Estimation of rodent numbers by means of pre-baiting and intensive removal // *Acta theriol.*— 1966.— 11.— P. 297—314.
- Kaufman D. W., Swith G. G., Jones R. M. et al.* Use of assessment lines to estimate density of small mammals // *Ibid.*— 1971.— 16.— P. 127—147.
- Leslie P. H., Davis D. H. S.* An attempt to determine the absolute number of rats on a given area // *J. Anim. Ecol.*— 1939.— 8.— P. 94—113.
- Pelican J.* Testing and elimination of the edge effect in trapping small mammals // *Energy flow through small mammal populations.*— Warszawa: Polish Sci. Publ., 1970.— P. 57—61.
- Petrusewicz K.* Residents and migrants in the population // *Acta theriol.*— 1983.— 28, suppl. 1.— P. 128—133.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР (Свердловск)

Получено 02.03.89

Small Rodents Abundance Estimation by the Method of Removal Capture. Lukyanov O. A.— *Vestn. zool.*, 1991, N 1.— Common methods of small mammals removal capture as primary source of information are discussed. A formal analysis of the abundance index based on bait-lines is given. The way of increasing the linearity of this index connection to density is considered. Technical procedures allowing to obtain static (resident) and dynamic (transit individuals crossing a 1 ha plot per day) characteristics of the small mammals population density are proposed.

Резюме к статье *Е. В. Скрипченко, П. М. Мажуги.*

Bone Marrow Strome in Reptilia. Skrypchenko E. V., Mazhuga P. M.— *Vestn. zool.*, 1991, N 1.— It is established with the aid of light and electron microscopy that bone marrow tissue base is represented by complex cellular, vesicular and fibrillar structures, forming a highly plastic system, able, due to direct interactions and through liquid tissue media, to give local influence on the bone marrow parenchime cells. This complex consists of reticuline and collagene fibre, blood capillars and sinuses, fibroblastic reticular cells, reticular fagocyte and fat cells. Local intercellular interactions and the presence of proper energetic and plastic resources are of essential importance.