

УДК 59.087:599.323:599.363

ПЛОТНОСТЬ ОСЕДЛОГО И НЕРЕЗИДЕНТНОГО НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ ЛЕСНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. А. А. Калинин*

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

**e-mail: benguan@yandex.ru*

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 23.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

При оценке численности мелких млекопитающих традиционными методами обычно используют относительные показатели обилия — количество особей на единицу ловчего усилия. Из-за разного отношения видов к орудиям лова и приманкам соотношение видов в природе и в учетах может не совпадать. В большинстве случаев за пределами внимания исследователей остается наличие нерезидентной составляющей в численности популяции, при этом расселение является ключевым элементом для многих демографических процессов. Предложен метод расчета плотности (особей на площадь) оседлых и нерезидентных зверьков при мечении на линиях живоловок. Для трех массовых видов мелких лесных млекопитающих (красная полевка, обыкновенная и средняя бурозубки) на протяжении 18 лет изучена динамика плотности оседлого и нерезидентного населения. В большинстве случаев в населении мелких млекопитающих преобладала красная полевка. По средним многолетним данным доля нерезидентных особей в популяции у трех видов не различалась, составляя в среднем 12.6% от общей плотности. Показана зависимость уровня нерезидентной активности у красной полевки от плотности оседлых животных. У землероек-бурозубок плотность нерезидентов не зависела от плотности оседлых. Методика позволяет решать широкий круг экологических задач и может быть использована для мониторинга состояния и структуры сообществ мелких млекопитающих.

Ключевые слова: нерезидентность, расселение, мечение с повторным отловом, популяционная плотность, динамика численности

DOI: 10.31857/S0044513422120054, **EDN:** ACJLBA

Нерезидентная активность — важная составляющая в понимании динамики популяционных структур мелких млекопитающих (Щипанов, 2002). Расселение (dispersal) является ключевым элементом для многих демографических процессов. Исследования расселения имеют междисциплинарный характер и объединяют области экологии, генетики, поведения и эволюции (Lidicker, Stenseth, 1992). Расселение может влиять на многие аспекты популяционной биологии, такие как величина генетической дифференциации населения, темпы вымирания и колонизации территорий, расширение ареала (Zera, Brisson, 2012).

В популяциях, наряду с оседлыми (резидентными) особями, почти всегда присутствуют зверьки, в данный момент не имеющие индивидуального участка или временно находящиеся за его пределами (Ралль, 1945; Наумов, 1955; Petruszewicz, 1983; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Щипанов, Купцов, 2004). Таких животных было предложено объединить под общим понятием

“нерезиденты” (Щипанов, Купцов, 2004; Щипанов и др., 2008). Изучение дисперсии в природных популяциях связано со значительными методическими трудностями. (Bowler, Benton, 2005; Lowe, McPeck, 2014). Ограниченность реальных данных об уровне нерезидентной активности, количестве расселяющихся зверьков в различных условиях не позволяет обеспечить реальную связь между прямым изучением расселения и теоретическим пониманием этого процесса (Lambin et al., 2012; Jönsson et al., 2016). Логистические трудности не позволяют детально изучить расселение у многих видов, однако включение нереалистичных предположений о величине дисперсии в простейшие популяционные модели может привести к неточным прогнозам и дорогостоящим последствиям (Bowler, Benton, 2005).

Существующие методики изучения дисперсии у мелких млекопитающих, такие как выявление расселяющихся особей при преодолении ими средовых барьеров, зачистка территории с после-

дующим контролем освобожденной площади или массовое мечение с последующим отловом на различном расстоянии имеют существенные недостатки, приводящие к ошибкам (Stenseth, Lidicker, 1992). Эти методы позволяют либо установить сам факт расселения при сравнении выборки с разных сторон барьеров, либо получить относительные показатели нерезидентной активности, обычно рассчитываемые на определенное ловчее усилие или за определенный промежуток времени. При длительных выловах с изъятием само удаление резидентного населения может приводить к увеличению потока нерезидентов на освобожденной территории (Stenseth, Lidicker, 1992; Калинин и др., 2020).

Наиболее точные данные получают при мечении с повторными отловами (Capture mark recapture method — CMR) на живоловочных площадках. Несмотря на свою трудоемкость, эти методики позволяют выявить оседлое население и получить показатели плотности, т.е. количество особей на единицу площади. Значительные трудности возникают при анализе зверьков, дающих единичные поимки, поскольку в эту группу входят не только нерезиденты, но и оседлые зверьки, участки которых находятся в непосредственной близости от площадки мечения. Пространственное моделирование мечения с повторным отловом (Spatial capture-recapture modelling — SCR) является мощным аналитическим инструментом для оценки плотности и получения информации об использовании пространства и поведении животных (Borchers, Fewster, 2016). Были разработаны методики расчета плотности оседлых особей и выделения нерезидентной активности при мечении на линиях живоловок (Калинин, 2012; Щипанов, 2020). Если для оседлых зверьков при этих расчетах получают абсолютные показатели плотности (количество особей на 1 гектар), то для нерезидентов рассчитывают лишь относительные показатели, различные индексы обилия, которые позволяют проследить динамику нерезидентной активности и мало подходят для прямых межвидовых сравнений (Щипанов, 2020, 2021). Наилучшим показателем было бы количество нерезидентов в каждый отдельный момент времени, находящихся на определенной площади, — “моментальная” плотность, выраженная в тех же единицах, что и плотность оседлых. В задачи настоящей работы входило:

- 1) разработка методики расчета “моментальной” плотности нерезидентов при мечении на линиях живоловок;
- 2) сравнительный анализ показателей плотности оседлого и нерезидентного населения массовых видов мелких млекопитающих;
- 3) сравнение динамики плотности оседлого и нерезидентного населения разных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в верхнем течении р. Илыч в Печоро-Илычском государственном природном биосферном заповеднике на участке между впадением притоков Большая Ляга и Укью (62.6° с.ш., 58.9° в.д.), в августе 2004–2021 годов. Регион относится к северной тайге камско-печорско-западноуральских темнохвойных лесов (Карпенко, 1980). Участок расположен в пихтово-еловом зеленомошно-разнотравном лесу со значительной примесью кедра. Отловы проводили трапиковыми беспружинными живоловками (Щипанов, 1986; Щипанов и др., 2000), которые позволяют отлавливать весь комплекс видов мелких млекопитающих, включая насекомоядных (Щипанов и др., 2008а). В качестве приманки использовали овсяные хлопья “Геркулес”, смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. В каждую ловушку помещали несколько таких зерен. Живоловки расставляли в линию, с расстоянием между ловушками 7.5 м. Проверки проводили в светлое время суток, обычно дважды в утренние часы, с промежутком между проверками 1.5 ч, затем ловушки оставляли до следующего дня ненастроенными, доступными для посещения животными (Щипанов и др., 2000). Учетная линия общей протяженностью 750 м состояла из 100 ловушек и работала в течение 8–15 дней. Такая длина учетной линии достаточна для адекватной оценки населения в лесном массиве (Калинин и др., 2018).

Учеты на линиях живоловок не дают представление о форме участков отдельных особей, но, при равных трудозатратах с учетами на площадках мечения, многократно увеличивают выборку, позволяя получать репрезентативные данные (Shchipanov et al., 2005; Щипанов и др., 2010; Калинин, 2012). Методика расчета плотности оседлого населения на линиях живоловок опубликована ранее (Калинин, 2012). В основу расчета плотности оседлого населения положено представление о моделировании активности особи на индивидуальном участке двумерным нормальным распределением (Calhoun, Casby, 1958; Коерпл и др., 1975). Активность убывает от центра к периферии, чем выше активность особи в той или иной точке пространства, тем выше вероятность ее поимки. Индивидуальный участок каждой отдельной особи может иметь неправильную форму, но усредненный участок, или участок “условной особи” (Щипанов, 2020), хорошо описывается нормальным распределением. Это было показано для различных видов, таких как землеройки-бурозубки (Щипанов и др., 2008) и рыжие полевки (Щипанов, Ляпина, 2008). Вероятность обнаружения оседлого зверька зависит от расстояния между центром его активности (центром участка) и учетной линией, при этом на центральную часть участка в пределах 1 стандартного от-

клонения (σ — сигма) приходится 68.3% активности. Таким образом, наибольшее количество поимок будут давать зверьки, центры участков которых расположены в непосредственной близости от линии учета. Зверьки, участки которых лишь краем попадают на линию учета, будут давать единичные поимки и велика вероятность вообще не отметить их в учетах. Единичные поимки дают также нерезидентные особи, присутствующие на обследуемой территории лишь ограниченное время. Поскольку нахождение центра участка на том или ином расстоянии от линии является случайным, то при наличии только оседлого населения количество поимок отдельных особей подчиняется законам нормального распределения. В частности, регистрируются только особи, центры участков которых находятся в пределах 3σ от учетной линии. Это полный участок, на который приходится 99.7% активности (Щипанов и др., 2008а), при этом зверьки, центры участков которых находятся в пределах 1σ от линии, дают 68.3% поимок и при достаточной продолжительности работ обязательно попадают в учеты, а зверьки, центры участков которых расположены в пределах $2-3\sigma$, дают лишь единичные поимки или вообще не попадают в учет. Подробные расчеты вероятностей поимок в зависимости от удаленности центра участка от учетной линии приводились ранее (Калинин, 2012). Таким образом можно рассчитать количество особей с единичными поимками, которые попадают в учет при наличии только оседлого населения. Затем сравнивали число особей, полученное в результате вычислений, с реальным количеством особей, имеющих только один отлов. Зверьков с единичными поимками сверх ожидаемого для оседлых особей считали нерезидентами.

В результате этих расчетов мы знаем, сколько из отмеченных во время учета зверьков были оседлыми (т.е. находились в пределах своего домашнего участка) и сколько за весь период работы было нерезидентов. Кроме того, можно выделить оседлых зверьков, участки которых находятся в пределах одного среднего квадратичного отклонения от линии и которые дают максимальное количество поимок. Идеологически сходный подход, основанный на аппроксимации участка нормальным распределением и оценки количества регистраций отдельных особей, разработан Щипановым (2020). Расчеты, проведенные по этим двум методикам, дают сходные результаты. Для того чтобы рассчитать плотность оседлого населения, необходимо знать площадь, с которой мы отлавливаем зверьков. Мерой величины индивидуальных участков может служить среднее квадратичное отклонение от центра (σ) активности отдельных зверьков на линии. Исходя из свойств двумерного нормального распределения, при пересечении участка в любом месте σ остается

неизменной. Характеристикой “усредненного” участка будет среднее из всех индивидуальных участков зверьков, имеющих достаточное (3 и более) количество поимок. Поскольку у различных половозрастных групп размеры участков могут значительно различаться, то для каждой из них среднее значение σ рассчитывается отдельно. Таким образом, зная количество оседлых зверьков, центры участков которых находятся в пределах одного среднеекватичного отклонения от учетной линии, и величину этого отклонения, можно рассчитать площадь, на которой они обитают (длина учетной линии, умноженная на 2σ). Полученный показатель плотности оседлого населения (особей на гектар) хорошо согласуется с показателями плотности оседлого населения, полученными прямыми подсчетами, на площадках мечения, когда учитываются все оседлые особи на определенной территории. Хорошее совпадение результатов получено как на площадках больших размеров (Щипанов, 2020), так и на больших площадках — 15.2 га (Калинин и др., 2018).

Для оценки нерезидентной активности был предложен индекс нерезидентности, который рассчитывается как количество нерезидентов, отнесенное к единице ловчего усилия. Таким показателем может быть число нерезидентов на одну проверку на линии 100 ловушек (Калинин, 2012). Были предложены и другие индексы, такие как индекс пропорции нерезидентов к резидентному населению и индекс уловистости нерезидентов (отношение поимок нерезидентов к общему количеству поимок всех резидентов) (Shchipanov et al., 2005; Щипанов, 2020). При сравнении количественной величины нерезидентной составляющей при учетах на линии живоловок и в ловчие заборчики был использован “среднесуточный улов” нерезидентов — количество нерезидентов за 1 проверку (Щипанов, 2021). Показано, что данные по нерезидентной активности, полученные на линиях живоловок, хорошо согласуются с учетами в ловчие заборчики (Калинин, 2012; Щипанов, 2021). Все эти индексы позволяют проследить динамику нерезидентной активности, но применимы в основном для внутривидовых сравнений (Щипанов, 2020) и не позволяют оценить реальное количество нерезидентов в популяции.

Для проведения межвидовых сравнений и определения реального количества нерезидентов в популяции необходимо получить “моментальную плотность” нерезидентов. Таким показателем, как и для оседлых зверьков, будет количество особей на единицу площади. Если уловистость нерезидентов и резидентов в ловушки одинакова и зависит только от присутствия особи в точке отлова, то соотношение поимок этих групп в разовых учетах зависит только от их плотности. Поскольку промежутки между проверками

Таблица 1. Общее количество особей, регистраций и плотность мелких млекопитающих на учетной линии (август 2004–2021 гг.)

Вид	Всего особей	Всего поимок	Средние значения плотности (особей/га)	
			Оседлые	Нерезиденты
Полевка рыжая (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber 1780)	20	64	0.3 ± 0.4	0.1 ± 0.1
Полевка красная (<i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas 1779)	924	3717	7.7 ± 4.7	0.9 ± 0.6
Полевка красно-серая (<i>Craseomys rufocanus</i> Sundevall 1846)	44	135	0.8 ± 0.9	0.1 ± 0.2
Полёвка тёмная (<i>Microtus agrestis</i> L. 1761)	11	36	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1
Бурозубка обыкновенная (<i>Sorex araneus</i> L. 1758)	304	856	1.6 ± 0.8	0.4 ± 0.3
Бурозубка средняя (<i>Sorex caecutiens</i> Laxmann 1788)	434	1335	2.8 ± 1.4	0.5 ± 0.4
Бурозубка равнозубая (<i>Sorex isodon</i> Turuv 1924)	9	9	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Бурозубка малая (<i>Sorex minutus</i> L. 1766)	8	9	0.02 ± 0.03	0.03 ± 0.04
Бурозубка тундрная (<i>Sorex tundrensis</i> Merriam 1900)	5	6	0.04 ± 0.07	0.01 ± 0.02
Всего	1759	6167	13.7 ± 5.0	2.2 ± 1.3

ми в наших учетах малы (1.5 ч), можно пренебречь передвижениями нерезидентных особей и, соответственно, накоплением ловов с течением времени. В этом случае соотношение поимок нерезидентов и оседлых особей соответствует их “моментальной” плотности и можно рассчитать плотность нерезидентов в популяции:

$$D_{nr} = D_r(C_{nr}/C_r),$$

где D_r — плотность оседлого населения, C_r — количество поимок всех резидентов, C_{nr} — количество поимок нерезидентов. Таким образом, зная плотность оседлого населения, мы можем получить показатели реальной плотности нерезидентов (количество особей на 1 га) в популяции, а, суммируя плотность оседлого населения и нерезидентов, можем получить общую плотность популяции в месте учета. Такой расчет позволяет проводить корректные межвидовые сравнения и оценивать реальное соотношение оседлых и нерезидентов (доля нерезидентов в популяции).

Расчеты показателей плотности проводили для каждого вида и половозрастной группы. Для землероек-бурозубок выделяли перезимовавших самцов, перезимовавших самок и сеголеток без учета пола. Для грызунов — взрослых (половозрелых) самцов и самок, молодых (не половозрелых) и детей без учета пола. В данной работе приводятся суммарные показатели плотности для каждого

вида, которые рассчитывали как сумму плотности всех половозрастных групп. Размер участка (σ) рассчитывали для зверьков, давших 3 повторные поимки и более, при этом, если в данной сессии учета таких зверьков было меньше 10, то расчеты проводили по средним показателям для данной половозрастной группы за весь период работ.

Всего было отмечено 1759 особей 9 видов, давших 6167 поимок (табл. 1). Из них 3 вида — красная полевка, обыкновенная и средняя бурозубки — присутствовали во всех сессиях отловов и дали вместе 95.8% регистраций. Для этих видов проведена статистическая обработка.

Распределение показателей плотности практически во всех выборках отличалось от нормального распределения (Shapiro-Wilk's W test, $p < 0.05$) поэтому использовали непараметрические критерии. Связь между переменными оценивали коэффициентом корреляции Спирмана (R_{sp} — Spearman rank order correlation). Для сравнения показателей численности трех массовых видов мелких млекопитающих использовали критерий Краскала-Уоллиса (H — Kruskal-Wallis test), при наличии достоверных различий проводили пост-хок тест Данна (Dunn's test). Значение среднего приведено с показателями стандартного отклонения ($Mean \pm SD$).

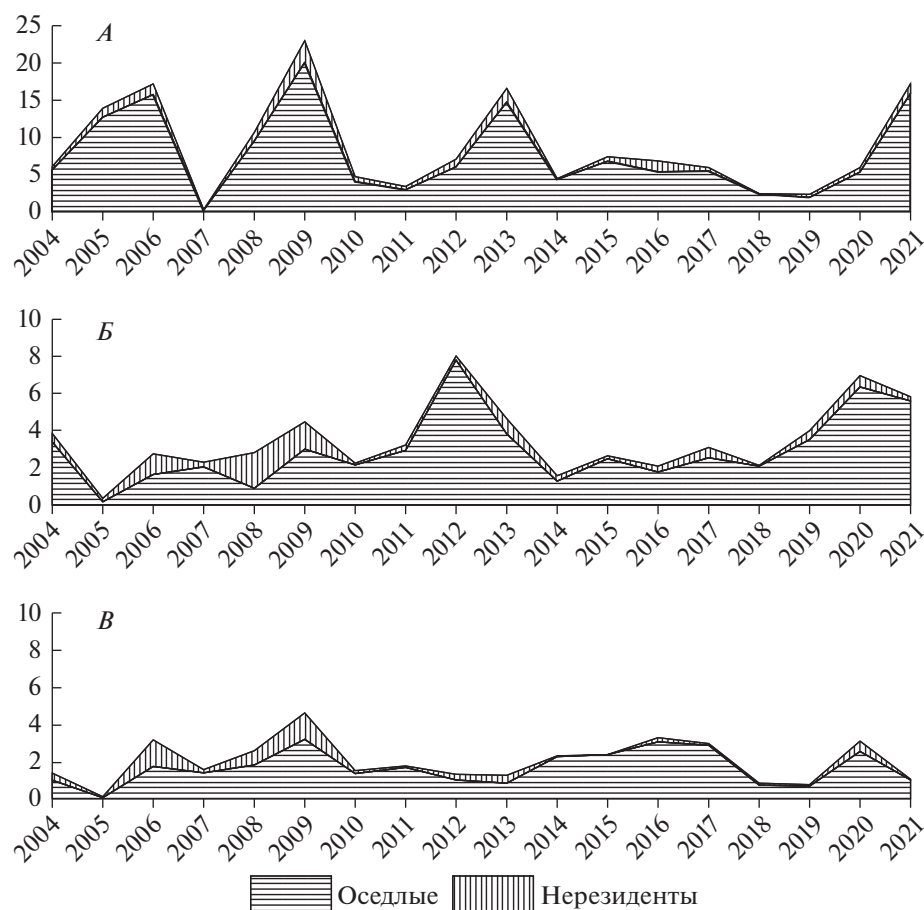


Рис. 1. Динамика плотности оседлого и нерезидентного населения (особей/га): *А* — красная полевка, *Б* — средняя бурозубка, *В* — обыкновенная бурозубка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Красная полевка наиболее многочисленна в наших учетах (табл. 1). За все время работы доля вида в отловах составила 52.5% особей и 60.3% регистраций. Динамика плотности оседлой и нерезидентной составляющей приведена на рис. 1*А*. Плотность оседлого населения менялась от 0.2 (2007 г.) до 20.0 особей/га (2009 г.), в среднем составила 7.7 ± 4.7 . Плотность нерезидентов — от 0.1 (2018 г.) до 2.9 особей/га (2009 г.), в среднем 0.9 ± 0.6 . Максимальная общая плотность отмечена в 2009 г. — 23.0 особей/га. У красной полевки в наших условиях плотность нерезидентов достоверно связана с плотностью оседлых ($R_{sp} = 0.84$, $t = 6.12$, $p = 0.000015$), т.е. при увеличении количества оседлых зверьков возрастало и количество нерезидентных особей. Доля нерезидентов в популяции составляла в среднем $11.7 \pm 4.9\%$, изменяясь от 2.5 до 33.3%, при этом она не связана ни с плотностью оседлого населения ($R_{sp} = -0.23$, $t = -0.95$, $p = 0.35$), ни с плотностью нерезидентов ($R_{sp} = 0.22$, $t = 0.90$, $p = 0.38$).

Средняя бурозубка. Второй по численности вид, всего на его долю приходится 24.7% особей и 21.6% регистраций за все время учетов (табл. 1). Динамика плотности оседлого и нерезидентного населения этого вида приведена на рис. 1*Б*. Плотность оседлого населения изменялась от 0.2 (2005 г.) до 7.8 особей/га (2012 г.), в среднем 2.8 ± 1.4 особей/га. Плотность нерезидентов от 0.04 (2018 г.) до 1.9 особей/га (2008 г.), в среднем 0.5 ± 0.4 особей/га. Максимальная общая плотность отмечена в 2012 г. — 8.0 особей/га. Плотность нерезидентов у средней бурозубки не связана с плотностью оседлых ($R_{sp} = 0.08$, $t = 0.32$, $p = 0.75$). Доля нерезидентов составляла в среднем $18.4 \pm 13.1\%$, изменяясь с 2.7 до 68.0%, при этом отмечена слабая, но достоверная отрицательная корреляция с плотностью оседлого населения ($R_{sp} = -0.54$, $t = -2.58$, $p = 0.02$) и положительная корреляция с плотностью нерезидентов ($R_{sp} = 0.68$, $t = 3.67$, $p = 0.002$). Таким образом, у средней бурозубки доля нерезидентов в популяции увеличивалась при снижении плотности оседлого населения и увеличении численности нерезидентов.

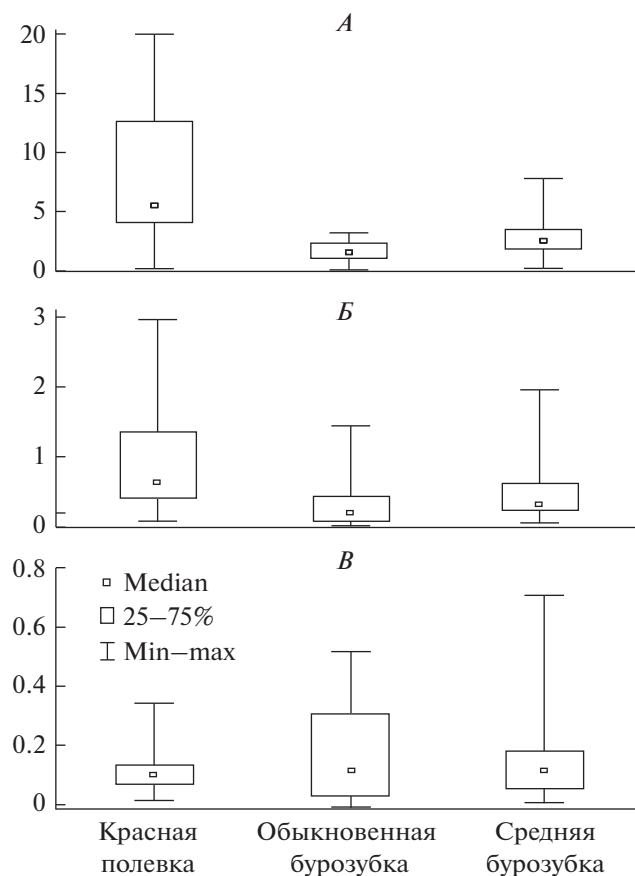


Рис. 2. Показатели плотности трех видов мелких млекопитающих на учетной линии (август 2004–2021 гг.): *A* – плотность оседлых особей (особей/га), *B* – плотность нерезидентов (особей/га), *B* – доля нерезидентов в популяции для разных видов.

Обыкновенная бурозубка отмечена во всех сессиях учетов, в отловах составила 17.3% особей и 13.9% регистраций (табл. 1), динамика плотности приведена на рис. 1*B*. Плотность оседлого населения обыкновенной бурозубки в среднем была 1.6 ± 0.8 особей/га, изменяясь от 0.1 (2005 г.) до 3.2 особей/га (2009 г.). Плотность нерезидентов составляла от 0.04 (2021 г.) до 1.4 (2006 г.), в среднем 0.4 ± 0.3 особей/га. Максимальная общая плотность была отмечена в 2009 г. – 4.6 особей/га. Плотность нерезидентов у обыкновенной бурозубки, как и у средней, не связана с плотностью оседлых ($R_{sp} = 0.23$, $t = 0.95$, $p = 0.35$). Доля нерезидентов составляла в среднем $18.1 \pm 12.7\%$, изменяясь с 0.5 до 50.0%. Доля нерезидентов не была связана с плотностью оседлых ($R_{sp} = -0.35$, $t = -1.47$, $p = 0.16$), но положительно коррелировала с плотностью нерезидентов ($R_{sp} = 0.70$, $t = 3.91$, $p = 0.001$).

Сравнение показателей численности разных видов. Динамика плотности трех массовых видов была разной (рис. 1). Например, корреляция плот-

ности оседлого населения в паре видов красная полевка – обыкновенная бурозубка составила $R_{sp} = 0.14$, $t = 0.59$, $p = 0.56$, у красной полевки и средней бурозубки $R_{sp} = 0.07$, $t = 0.28$, $p = 0.78$, у обыкновенной и средней бурозубки $R_{sp} = -0.11$, $t = -0.43$, $p = 0.67$. В разные годы могли преобладать различные виды, при низкой численности красной полевки доминирующим видом становились землеройки-бурозубки. За весь период наблюдений (18 лет) в тесте Краскала-Уоллиса показаны достоверные различия плотности оседлого населения (рис. 2*A*) трех массовых видов ($H = 20.97$, $p < 0.0001$), при этом в пост-хок тесте Данна достоверно отличалась плотность оседлых особей для красной полевки и обыкновенной бурозубки ($p < 0.0001$), красной полевки и средней бурозубки ($p = 0.003$). Показатели плотности оседлого населения для обыкновенной и средней бурозубок не различалась ($p = 0.14$).

Отмечены достоверные различия в плотности нерезидентов (рис. 2*B*) у этих трех видов ($H = 9.31$, $p = 0.01$), при этом достоверно различались только красная полевка и обыкновенная бурозубка ($p = 0.007$). Между красной полевкой и средней бурозубкой ($p = 0.39$), обыкновенной и средней бурозубками ($p = 0.37$) достоверных различий нет. Средние многолетние показатели доли нерезидентов в тесте Краскала-Уоллиса у этих трех видов (рис. 2*B*) не различались ($H = 0.88$, $p = 0.64$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В основе большинства экологических исследований лежит оценка численности популяций, которая важна как для описания биологии отдельных видов и сообществ, так и для сравнения их во времени и пространстве. При этом оценка численности затруднена, и в большинстве работ используют относительные показатели обилия. Получение показателей абсолютной численности (количество особей на площадь) может обеспечить более реалистичные выводы, позволяет проводить сравнения между видами и корректно сопоставлять данные различных исследователей. При проведении стандартных учетов мелких млекопитающих в ловчие канавки и на линиях ловушек с изъятием (Карасева и др., 2008) обычно приводят показатели общей численности, хотя в ловчие канавки попадают преимущественно нерезидентные особи (Наумов, 1955; Щипанов и др., 2003; Щипанов, 2021), а в давилки (при стандартных учетах продолжительностью 1–3 сут) – как оседлые, так и нерезиденты (Калинин и др., 2020). Понятие расселения занимает важнейшее место в теоретической популяционной экологии, от расселения зависят многие популяционные характеристики. Оно обеспечивает животным заселение наилучших мест обитания и уменьшает конкуренцию (Ronce, 2007). От уровня нерези-

дентной активности зависит интенсивность преодоления животными средовых барьеров, в том числе водных преград (Калинин, Куприянова, 2015; Калинин, 2022). При высоком уровне расселения возрастает роль мелких млекопитающих в питании хищных рыб (Калинин, Куприянова, 2016). Уровень нерезидентной активности во многом определяет устойчивость популяций в изменяющейся среде (Щипанов, 2002), от него зависит скорость вымирания и реколонизации популяций (Zera, Brisson, 2012).

Предложенная методика расчетов плотности нерезидентов позволяет проводить корректные межвидовые сравнения. Разные виды мелких млекопитающих по-разному относятся к различным орудиям лова (Карасева и др., 2008; Шефтель, 2018), в результате получаемые показатели обилия и соотношения видов, при разных методах отлова, в учетах и в природе могут не совпадать. Используемые нами живоловки отлавливают широкий спектр видов мелких млекопитающих, включая грызунов и насекомых (Щипанов и др., 2008а), а методика отлова с проверками через 1.5 ч позволяет сохранять живых зверьков. Гибель зверьков в ловушках крайне низкая, составила за весь период работы 0.31%. Оценка плотности населения по соотношению количества поймок отдельных особей мало зависит от отношения данного вида к ловушкам. Частичное избегание ловушек каким-либо видом отражается на общем количестве поймок, но распределение особей по частоте не изменяется, что позволяет получить адекватные оценки плотности как оседлого, так и нерезидентного населения для разных видов.

Необходимо отметить, что в предложенной методике при расчете плотности нерезидентов предполагается, что активность и уловистость нерезидентов и резидентов в ловушки одинакова и зависит только от присутствия особи в точке отлова. В этом случае соотношение поймок соответствует соотношению плотностей в популяциях, но эти предположения нуждаются в дальнейшей проверке. Необходима верификация результатов, полученных по предложенной методике, с другими методами определения нерезидентной активности. Ранее было показано, что расчет плотности оседлого населения на линиях живоловок хорошо согласуется с результатами прямых наблюдений на площадках мечения (Калинин и др., 2018; Щипанов, 2020), а динамика показателей нерезидентной активности совпадает с данными других методов учета подвижности, таких как ловчие канавки и заборчики (Калинин, 2012; Щипанов, 2021). Показана сходная «суточная» плотность у обыкновенной бурозубки при учете в заборчики и на линии живоловок (Щипанов, 2021).

В нашем случае, в темных лесах северной тайги, в разные годы складывалась различная ситуация. В большинстве случаев в населении мелких млекопитающих преобладала красная полевка, в некоторые годы (2007, 2011, 2012 и 2019 гг.) в доминанты выходила средняя бурозубка, а в отдельных случаях, даже при преобладании среди оседлого населения красной полевки, плотность нерезидентов у средней и обыкновенной бурозубки была несколько выше, чем у этого вида. По средним многолетним данным доля нерезидентных особей в популяции у трех массовых видов мелких млекопитающих не различалась, но зависимость уровня нерезидентной активности от плотности оседлых животных отмечена только у красной полевки. Отсутствие положительного плотностнозависимого эффекта отмечается в половине исследований по млекопитающим (Mathysen, 2005). Несовпадение динамики уровня плотности населения и числа нерезидентов обнаруживали у разных видов (Krebs et al., 1976; Жигальский, Белан, 1995; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Ims, Andreassen, 2005; Калинин, 2012).

Использование показателей плотности, т.е. количества особей на единицу площади, для оценки численности оседлой и нерезидентной части населения мелких млекопитающих позволяет получать объективные данные о роли различных видов в сообществе мелких млекопитающих, рассчитывать показатели биомассы различных видов, величину потоков материи и энергии в сообществе. Методика позволяет решать широкий круг экологических задач и может быть использована для мониторинга состояния и структуры сообществ мелких млекопитающих.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жигальский О.А., Белан О.Р., 1995. Исследование миграционной активности популяций полевок Ирмельского горного массива // Экология. № 1. С. 76–80.
- Калинин А.А., 2012. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 759–768.
- Калинин А.А., 2022. Преодоление водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны (количественные характеристики) // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 461–470.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2015. Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 365–369. [Kalinin A.A., Kupriyanova I.F., 2016. A Technique for Quantitative Estimation of Small Mammals Traversing Water Obstacles // Biology Bulletin. V. 43. № 7. P. 743–746].
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2016. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса (*Thymallus*

- thymallus*, Thymallidae, Salmoniformes) // Зоологический журнал. Т. 95. № 6. С. 712–719.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., Александров Д.Ю., 2020. Вклад плотности оседлого населения и нерезидентной активности мелких млекопитающих в результаты учетов методом безвозвратного изъятия // Сибирский экологический журнал. Т. 27. № 2. С. 233–242. [Kalinin A.A., Kupriyanova I.F., Aleksandrov D.Y., 2020. Contributions of Resident Populations and Non-resident Activities of Small Mammals to the Results of Censuses Performed Using the Permanent Removal Method // Contemporary Problems of Ecology. V. 13. № 2. P. 184–192].
- Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Купцов А.В., Александров Д.Ю., Демидова Т.Б., 2018. Пространственная изменчивость оседлого и нерезидентного населения мелких млекопитающих в лесном массиве // Зоологический журнал. Т. 97. № 4. С. 474–485. [Kalinin A.A., Oleinichenko V.Y., Kuptsov A.V., Aleksandrov D.Y., Demidova T.B., 2018. Spatial variability of resident and nonresident populations of small mammals on a forest plot // Biology Bulletin. V. 45. № 9. P. 1028–1038].
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ. 416 с.
- Карпенко А.С., 1980. Камско-печорско-западноуральские темнохвойные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. С. 93–101.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е., 2002. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 81. № 9. С. 1107–1134.
- Наумов Н.П., 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. С. 179–202.
- Ралль Ю.М., 1945. Динамическая плотность грызунов и некоторые методы ее изучения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 50. Вып. 5–6. С. 62–64.
- Шефтель Б.И., 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Т. 3. № 3. С. 1–21.
- Щипанов Н.А., 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // Зоологический журнал. Т. 66. № 7. С. 1051–1060.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоологический журнал. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н.А., 2020. Мечение на линиях живоловок для мониторинга мелких млекопитающих. Способы расчета популяционной плотности и индексов нерезидентности // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 1062–1076.
- Щипанов Н.А., 2021. Количественная оценка величины нерезидентной составляющей в локальных популяциях обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*) // Зоологический журнал. Т. 100. № 8. С. 938–946.
- 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 // Зоологический журнал. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. 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) // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Ляпина М.Г., Александров Д.Ю., Распопова А.А., Павлова С.В., Тумасьян Ф.А., 2010. Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 1. Фауна и биотопическое распределение // Сибирский экологический журнал. Т. 17. № 5. С. 799–806.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 82. № 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.
- Щипанов Н.А., Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И., 2008а. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 783–791.
- Borchers D., Fewster R., 2016. Spatial capture–recapture models // Statistical Science. V. 31. № 2. P. 219–232.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biol. Rev. V. 80. P. 205–225.
- Calhoun J.B., Casby J.U., 1958. Calculation of home range and density of small mammals // US Government Printing Office. V. 55. 24 p.
- Ims R.A., Andreassen H.P., 2005. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 272. № 1566. P. 913–918.
- Jönsson K.A., Tøttrup A.P., Borregaard M.K., Keith S.A., Rahbek C., Thorup K., 2016. Tracking animal dispersal: from individual movement to community assembly and global range dynamics // Trends in ecology & evolution. V. 31. № 3. P. 204–214.
- Koepl J.W., Slade N.A., Hoffmann R.S., 1975. A bivariate home range model with possible application to ethological data analysis // Journal of Mammalogy. V. 56. № 1. P. 81–90.
- Krebs C.J., Wingate I., LeDuc J., Redfield J.A., Taitt M., Hilborn R., 1976. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii* // Canadian Journal of Zoology. V. 54. № 1. P. 79–95.
- Lambin X., Le Bouille D., Oliver M.K., Sutherland C., Tedesco E., Douglas A., 2012. High connectivity despite high

- fragmentation: iterated dispersal in a vertebrate metapopulation // *Dispersal ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press. P. 405–412.
- Lidicker W.Z., Stenseth N.C., 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why? // *Animal dispersal: small mammals as a model* (ed. N.C. Stenseth & W.Z. Lidicker). London: Chapman & Hall. P. 21–36.
- Lowe W.H., McPeck M.A., 2014. Is dispersal neutral? // *Trends in ecology & evolution*. V. 29. № 8. P. 444–450.
- Matthysen E., 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals // *Ecography*. V. 28. № 3. P. 403–416.
- Petrusewicz K., 1983. Residents and migrants in the population // *Acta Theriologica*. V. 28. № 1. P. 103–144.
- Ronce O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 38. P. 231–253.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V., 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the Biology of Shrews II*. J. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer, B.I. Sheftel (eds). N.Y. Special publication of the international society of shrew biologists. № 1. P. 201–216.
- Stenseth N.C., Lidicker Jr W.Z., 1992. Where do we stand methodologically about experimental design and methods of analysis in the study of dispersal // *Animal dispersal: small mammals as a model*. London, UK: Chapman and Hall. P. 295–312.
- Zera A.J., Brisson J.A., 2012. Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal and migration // *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford: Oxford University Press. P. 63–82.

POPULATION DENSITY OF RESIDENT AND NON-RESIDENT FOREST SMALL MAMMALS

A. A. Kalinin*

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

**e-mail: benguan@yandex.ru*

When assessing the abundance of small mammals using traditional methods, an abundance index, the number of individuals per unit of trapping effort, is usually applied. Due to the different relationships of species to various traps and baits, the true ratio of species in nature may not coincide with the estimated one. In most cases, the presence of a non-resident component in the population size remains outside the attention of researchers, while dispersal is a key element for many demographic processes. A method is proposed for calculating the density (individuals per area) of resident and non-resident animals when using mark-recapture live-traps arranged in lines. For three mass species of small forest mammals (red-backed voles, common shrew and masked shrew), the dynamics of the density of the resident and non-resident population were studied over 18 years. In most cases, the red-backed vole dominated the population of small mammals. According to long-term average data, the proportion of non-resident individuals in the population of the three species did not differ, averaging 12.6% of the total density. The dependence of the level of non-resident activity in the red-backed vole on the density of resident animals was shown. In shrews, the density of non-residents did not depend on the density of resident ones. The technique allows for a wide range of ecological problems to be solved and it can be used to monitor the state and structure of communities of small mammals.

Keywords: dispersal, mark-recapture, population density, population dynamics