

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

А.В. Коросов

*Петрозаводский государственный университет
Россия, 185640, Петрозаводск, пр. Ленина, 33
e-mail: korosov@psu.karelia.ru, korosov@karelia.ru*

Точные оценки смертности животных позволяют определить половой и возрастной состав популяций, отслеживать динамику их численности и структуры (Коли, 1979), обсуждать вопросы эколого-эволюционной тактики освоения ареала данным видом, трофические отношения в зооценозе (Замолодчиков, 1993; Lindell, Forsman, 1996). Однако число работ, посвященных этому вопросу, невелико, особенно в отношении нашего вида (Prestit, 1971). Видимо, причины кроются в трудоемкости метода повторного отлова и последующей математической обработки, а также в сложности определения площади экстраполяции полученных оценок на сплошном ареале материковых территорий. Целью настоящего сообщения является оценка смертности половозрелых особей обыкновенной гадюки (*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)) на некружном острове при помощи методов мечения с повторным отловом и последующего имитационного моделирования этого процесса. Основная методическая идея состоит в том, что скорость элиминации меченых животных равна скорости гибели всех прочих взрослых особей популяции. Отсюда следовала основная задача – ежегодно метить животных и отслеживать их встречаемость в повторных пробах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы выполнены на острове Кижы (264 га), расположенном в центре Онежского озера. Большую его часть занимают суходольные луга (75%) со множеством собранных крестьянами каменных гряд, в которых обыкновенная гадюка находит летние и зимние убежища. Велика доля приозерных болот (12%) с обилием кормовых объектов (травяная, остромордая лягушки, обыкновенный тритон). Остальная территория занята вторичным мелколиственным лесом (8%), постройками (4%) и дорогами (1%).

Отловы животных проводились в мае (в период выхода из зимовки и спаривания) и сентябре (перед уходом на зимовки) 1991 – 2003 гг. Всего отловлено 1863 взрослых (старше 3 лет) особей гадюки.

В качестве метки мы использовали фотографии индивидуально неповторимой поверхности головы (пилеуса) каждой особи (Neumeyer, 1987; Дробенков, 1989), а также сканограммы головы выползков. Цифровой метод описания фенотипов (Яковлев, 1989) применим и для щитков гадюки. В состав пилеуса входят как очень постоянные по топографии компоненты (лобный, надглазничные и краевые щитки), поэтому они могут служить каркасом для структурного описания щиткования, так и заключенные между ними мелкие щитки, число которых широко варьирует у разных особей. Пилеус каждой особи описывали в 14 кодах: отдельная цифра означает число щитков в определенной области головы (табл. 1, рис. 1); также учи-

тывали пол особи (*s: m, f*) и тон окраски (*c: меланист, черный, синий, зеленый, коричневый, голубой, серый*). Коды всех особей внесли в базу данных в формате: № особи, год, *s, c, ip, fp, pos, pod, pf₁, pf₂, pf, ps, pd, a, as, ad, pfs, pfd*.

Таблица 1

Описание областей пилеуса, использованных для индивидуального мечения
(по: Банников и др., 1977; Пикулик и др., 1988)

Код	Название щитков	Число щитков		Описание области
		Lim	Mod	
<i>ip</i>	Межтеменные	0–3	0	Щитки лежат между теменными, но не имеют связи с лобным или лобно-теменными
<i>fp</i>	Лобно-теменные	0–5	0	Лежат позади лобного, между лобным и теменными
<i>pos</i>	Левые приглазничные	0–7	3	Находятся между лобным и надглазничным, контактируют с ними, задний касается лобного и надглазничного
<i>pod</i>	Правые приглазничные	0–7	3	Находятся между лобным и надглазничным, контактируют с ними, задний касается лобного и надглазничного
<i>pf₁</i>	Предлобные, первый ряд	1–6	3	Касаются лобного спереди, но не касаются надглазничного
<i>pf₂</i>	Предлобные, второй ряд	3–8	5	Обязательно касаются ряда краевых, могут включать боковые <i>pf₁</i>
<i>pf</i>	Все предлобные	4–20	9	Ограничены спереди апикальным, с боков – краевыми, сзади – лобным
<i>ps</i>	Левый теменной	1–5	1	Крупный щиток позади лобного слева
<i>pd</i>	Правый теменной	1–5	1	Крупный щиток позади лобного справа
<i>a</i>	Апикальные	1–4	2	Центральные передние щитки краевого ряда (переднеосовые)
<i>as</i>	Левый апикальный	1–2	1	Левый передний краевой щиток
<i>ad</i>	Правый апикальный	1–2	1	Правый передний краевой щиток
<i>pfs</i>	Левые предлобно-краевые	1–3	2	Цепь щитков между лобным и краевыми слева
<i>pfd</i>	Правые предлобно-краевые	1–3	2	Цепь щитков между лобным и краевыми справа

Для поиска повторных отловов использовали метод пакета Excel «Автофильтр». Приняв список кодов очередной особи за базовый, по очевидным ключам-кодам подбирали похожие коды, найденные дубли сличали по фотографиям. Для исключения «потери меток» в базе данных поиск проводился многократно со сменой приоритета разных ключей.

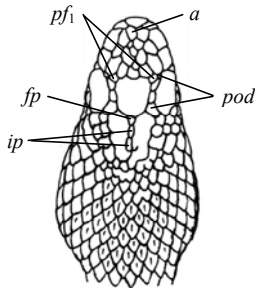


Рис. 1. Вариант кода пилеуса гадюки: 919, 1992, *f, 5, 2, 1, 4, 4, 5, 7, 15, 1, 1, 3, 1, 1, 2, 2*

Важнейшее условие для оценок демографических параметров с помощью метода повторного отлова – хорошее «перемешивание» меченых особей среди немеченых особей, обеспечивающее равную вероятность отлова и тех и других (Коли, 1979). Учитывая долговременные периоды неактивности северных рептилий (Замолодчиков, Колосова, 1995), мы ориентировались на проведение повторных отловов не в текущие, а в смежные годы. Чтобы не отлавливать в текущем сезоне уже сфотографированных животных, их метили яркими красками. Правда, за полгода

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

эти метки сходили во время линьки, но повторные отловы в год мечения в расчеты не принимали. Количество повторно отловленных самцов и самок из числа ранее меченых указано в табл. 2, 3 раздельно для всех 13 лет.

Таблица 2

Число повторно отловленных самцов обыкновенной гадюки за 1991 – 2003 гг.

Год и объем первого лова		Год и объем повторных отловов												
		1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
		10	25	15	80	172	91	167	140	32	17	68	35	79
1991	10	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	25		1	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0
1993	15			0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0
1994	80				2	16	7	9	7	0	0	0	0	0
1995	172					9	6	9	5	0	0	2	2	2
1996	91						0	12	6	1	1	0	0	0
1997	167							5	32	7	1	0	0	0
1998	140								4	2	0	3	0	1
1999	32									0	0	0	0	0
2000	17										1	0	1	0
2001	68											0	4	5
2002	35												0	3
2003	28													0

Таблица 3

Число повторно отловленных самок обыкновенной гадюки за 1991 – 2003 гг.

Год и объем первого лова		Год и объем повторных отловов												
		1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
		8	24	85	67	192	182	47	101	31	57	79	31	28
1991	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	24		0	0	0	2	2	1	2	0	0	0	0	0
1993	85			0	4	8	5	0	0	0	0	0	0	0
1994	67				1	4	5	2	1	1	2	0	0	0
1995	192					14	13	6	7	3	1	1	1	0
1996	182						4	3	13	6	1	3	0	3
1997	47							0	1	1	0	1	0	0
1998	101								5	3	3	4	0	0
1999	31									0	1	2	1	0
2000	57										0	0	0	1
2001	79											1	3	0
2002	31												0	0
2003	28													0

На их основе рассчитали доли повторно отловленных меченых особей (p , %) раздельно по самкам и самцам. В простейшем случае этот расчет можно представить как отношение числа повторно отловленных особей (m) к общему числу отловленных (n), $p = 100 \cdot m / n$. Однако величину p следует соотносить с объемами как вторично отловленных животных (n), так и первично помеченных (M); форму-

ла верна лишь при условии $M = n$. В общем случае объемы вылова необходимо привести к одинаковому значению, например, к 100 экз.: $p = m \cdot (100 / M) \cdot (100 / n) = 10000 \cdot m / (M \cdot n)$ (табл. 4, 5).

Таблица 4

Доля повторно отловленных меченых самцов обыкновенной гадюки

Год и объем первого лова		Год и объем повторных отловов												
		1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
		10	25	15	80	172	91	167	140	32	17	68	35	79
1991	10	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	25		16	53	5	5	0	2	0	0	0	0	0	0
1993	15			0	0	12	0	4	0	0	0	0	0	0
1994	80				3	12	10	7	6	0	0	0	0	0
1995	172					3	4	3	2	0	0	2	3	1
1996	91						0	8	5	3	6	0	0	0
1997	167							2	14	13	4	0	0	0
1998	140								2	4	0	3	0	1
1999	32									0	0	0	0	0
2000	17										35	0	17	0
2001	68											0	17	9
2002	35												0	11
2003	28													0

Таблица 5

Доля повторно отловленных меченых самок обыкновенной гадюки

Год и объем первого лова		Год и объем повторных отловов												
		1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
		8	24	85	67	192	182	47	101	31	57	79	31	28
1991	8	0	52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	24		0	0	0	4	5	9	8	0	0	0	0	0
1993	85			0	7	5	3	0	0	0	0	0	0	0
1994	67					2	3	4	6	1	5	0	0	0
1995	192						4	4	7	4	5	1	1	2
1996	182							1	4	7	11	1	2	0
1997	47								0	2	7	0	3	0
1998	101									5	10	5	5	0
1999	31										0	6	8	10
2000	57											0	0	0
2001	79												2	12
2002	31													0
2003	28													0

Для обобщения материалов по всем годам предварительно перестроили матрицу данных: в первую графу поместили значения доли повторных отловов в текущем i -м году, во второй графе – доли повторных отловов в следующем $i+1$ -м году и т. д. (табл. 6, 7).

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Таблица 6

Расчет средней доли меченных самцов обыкновенной гадюки, отловленных через разное число лет после мечения, и ее сглаживание моделью

Год мечения, <i>i</i>	Число лет, прошедших после мечения, <i>j</i>												
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1991	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	16	53	5	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0
1993	0	0	12	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
1994	3	12	10	7	6	0	0	0	0	0	0	0	0
1995	3	4	3	2	0	0	2	3	1	0	0	0	0
1996	0	8	5	3	6	0	0	0	0	0	0	0	0
1997	2	14	13	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1998	2	4	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1999	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2000	35	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2001	0	17	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2002	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2003	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Средняя	4.7	10.2	6.7	3.6	1.9	0.4	0.2	0.6	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
Средняя взвешенная (p_i)	1.4	9.5	5.6	3.6	2.1	0.6	0.6	0.9	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0
Ежегодная смертность (d_i)			0.41	0.37	0.42	0.73	-0	-0.66	-0.2	1.0			
Модель (p'_i)	15.7	9.5	5.8	3.5	2.1	1.3	0.8	0.5	0.3	0.2	0.1	0.1	0.1
Ф		0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.2	0.7	0.0			Ф = 1.5

Таблица 7

Расчет средней доли меченных самок обыкновенной гадюки, отловленных через разное число лет после мечения, и ее сглаживание моделью

Год мечения, <i>i</i>	Число лет, прошедших после мечения, <i>j</i>												
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1991	0	52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	0	0	0	4	5	9	8	0	0	0	0	0	0
1993	0	7	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1994	2	3	4	6	1	5	5	0	0	0	0	0	0
1995	4	4	7	4	5	1	1	2	0	0	0	0	0
1996	1	4	7	11	1	2	0	6	0	0	0	0	0
1997	0	2	7	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
1998	5	10	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1999	0	6	8	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2000	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2001	2	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2003	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Средняя	1.2	8.3	3.9	4.9	1.7	2.1	2.0	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Средняя взвешенная (p_i)	2.4	4.2	5.3	4.6	2.0	1.4	1.7	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ежегодная смертность (d_i)			-0.3	0.1	0.6	0.3	-0.2	-0.1	1.0				
Модель (p'_m)	6.88	5.3	4.0	3.1	2.4	1.8	1.4	1.1	0.8	0.6	0.5	0.4	0.3
Ф		1.2	1.6	2.1	0.2	0.2	0.1	0.6	0.7	0.4	0.2		Ф = 7.2

Затем рассчитали средние арифметические значения по столбцам (годам, прошедшим после отлова). Полученные таким образом средние не совсем точны, поскольку репрезентативность (объемы) отловов в разные годы различалась. В

связи с этим были рассчитаны и использованы для дальнейшего анализа взвешенные средние доли меток (p_i), учитывающие объемы исходного (M_i) и текущего (n_j) отловов:

$$p_i = \frac{\sum(p \cdot M_i \cdot n_j)}{\sum(M_i \cdot n_j)},$$

где i – год первого мечения, j – год повторного отлова.

Техника расчетов состоит том, что сначала для каждой пары лет (i и j) рассчитывались общие объемы отловов и взвешенные доли повторных отловов, затем они обобщались для всех лет налюдений, после чего вычислялось их отношение (таблицы не приводятся).

Полученный ряд средних долей вернувшихся меток позволяет рассчитать ежегодную смертность как часть меток, утраченных за один год в результате гибели особей: $d_i = 1 - (p_{i-1} / p_i)$. Для обобщенного описания процесса вымирания меченых животных в течение всех лет наблюдений была использована простая динамическая модель вида

$$p'_i = p'_{i-1} - d \cdot p'_{i-1},$$

где p'_i – модельная доля меток в выборке текущего года ($i = 0, 1, \dots, 8$), p'_{i-1} – модельная доля меток в выборке предыдущего года, d – общая удельная смертность; доля меченых животных, погибающих за один год. При этом первое значение рассчитывали по формуле $p'_1 = p'_0 - d \cdot p'_0$, где p'_0 – стартовая доля вернувшихся меток (при наблюдении не регистрируется).

Модель реализована на листе пакета Excel (Коросов, 2002 а). Модельными параметрами были исходная доля меток в популяции (p'_0) и смертность меченых особей (d). Используя эти параметры, на листе Excel были введены указанные формулы, позволяющие вычислить значения доли меток для каждого года; так был сформирован ряд модельных значений p'_i (см. табл. 6, 7). Модель была призвана как можно точнее описать ход снижения доли меченых особей в повторных выборках (p'_i), начиная с некоторого условного стартового уровня p'_0 со скоростью d , опираясь на имеющиеся эмпирические данные (p_i). Для оценки расхождений между моделью и реальностью по каждому году вычислялась разность $\phi = (p'_i - p_i)^2$, а по всем годам – их сумма $\Phi = \sum(p'_i - p_i)^2$. Процесс настройки модели состоял в том, чтобы, изменяя значения параметров p'_0 и d , свести к минимуму отличия между модельным и эмпирическим рядами потери меток (уменьшить до нуля величину Φ). Настройку выполняли в среде Excel с помощью макроса «Поиск решения». Условием настройки было равенство суммы вернувшихся меток для исходных наблюдений и рассчитанного ряда.

Полученные оценки смертности необходимо снабдить статистической ошибкой. Когда в распоряжении исследователя имеется несколько массивов исходных данных, по которым выполнены настройки модели и получена выборка оценок некоего параметра, его ошибку можно рассчитать непосредственно (Безель, 1987) по известной формуле $m = S / \sqrt{n}$. В отсутствие повторных наборов данных, их можно получить путем рандомизации, внесением в исходный массив стохастической изменчивости (Розенберг, 1984; Коросов, 2002 б). Один из вариантов внесения варьирования в данные – случайное изъятие существенной части исходных значений

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

(например, 50%). На наш взгляд, случайное отсутствие данных о повторном отлове в общем эквивалентно случайному варьированию числа повторно отловленных животных, которое технически воспроизвести много сложнее. Процедура состоит в том, чтобы с помощью датчика случайных чисел для каждой варианты определить, будет или не будет она с вероятностью 0.5 участвовать в настройке модели. Было получено по 10 рандомизированных (наполовину опустошенных) матриц повторных отловов для самцов и самок, на их основе были рассчитаны ряды взвешенных средних долей p'_i , после настройки моделей – наборы из 10 оценок смертности и, наконец, определены статистические характеристики (табл. 8).

Таблица 8
Статистические характеристики оценок
удельной смертности гадюк

Параметр	Самцы	Самки
M_d	0.47	0.23
S_d	0.11	0.04
CV	24	19
m_d	0.036	0.014
M-2m	0.39	0.20
M+2m	0.54	0.26
d	0.38	0.24

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среди 1863 отловленных гадюк 240 особей отловлено дважды, 43 – трижды, 6 – четырежды; всего обнаружили 298 дублей (16%). На первый взгляд, это цифра контрастирует с данными других авторов, по которым повторность может достигать 76% (табл. 9).

Таблица 9
Доля повторно отловленных меченных особей обыкновенной гадюки

Число помеченных, экз.	Число повторно отловленных, экз.	Доля повторно отловленных, %	Автор
392	164	42	Белова, 1974
355	236	7 – 67	Белова, 1976
366	257	70	Белова, 1984
643	257	40	Белова, 1989
62	47	76	Божанский, Семенов, 1978
23	14	61	Соколов, 1981
–	–	60 – 70	Edelstam, 1989
657	314	48	Viitanen, 1967
1863	298	16	Наши данные

Причина состоит в том, что мечение и отлов зачастую проводят в сжатые сроки (Божанский, Семенов, 1978), когда активных особей удается быстро отловить и пометить, хотя многие неактивные особи вообще не попадают в поле зрения исследователя. Для охвата всех особей популяции следует повторные отловы проводить после ротации животных из убежищ на поверхность (через несколько месяцев). Тогда меченые гадюки «перемешиваются» с массой немеченых и условие «равной вероятности» отлова животных выполняется; при этом доля повторно отловленных особей снижается. Эта тенденция видна из данных P. Viitanen (1967) и

З.В. Беловой (1974, 1976, 1984): чем больше животных удалось пометить (т. е. чем больше была продолжительность мечения), тем меньше становилась доля возврата меток. Рассмотренные работы выполнялись на небольшой территории (несколько га). Видимо, для обширного о. Кизи наши объемы отловов были относительно невелики, чтобы возврат меток был более массовым. Тем не менее полученные материалы (см. табл. 3, 4) позволяют обсуждать многие аспекты биологии вида.

Вначале отметим факты, когда взрослые (4 – 6 лет) помеченные особи повторно отлавливались через 8 – 9

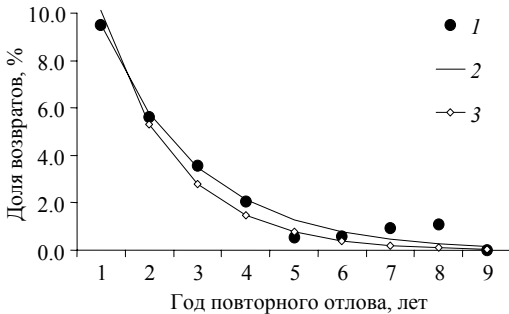


Рис. 2. Динамика снижения доли повторно отловленных меченых самцов: 1 – средние взвешенные оценки доли повторно отловленных гадюк, 2 – модельное описание данных ($d = 39\%$), 3 – среднее модельное описание данных ($d = 47\%$)

вторично отлавливались через 8 – 9 лет. Значит, на о. Кизи и самцы и самки гадюки могут доживать до 11 – 13 лет (эти оценки совпадают результатами нашего изучения линий склеивания на плоских костях черепа гадюки, самым старым самцом и самкам было 11 лет).

Из приведенных материалов следует, что число повторно отлавливаемых особей постепенно снижается как по отдельным годам (для 91 самца, помеченного в 1996 г., имеем ряд 12, 1, 1, 0; см. табл. 4), так и в среднем (см. табл. 6, 7, рис. 2, 3).

Обычно это снижение вызвано рядом причин – порчей (потерей) меток, гибелью носителей меток, привыканием к ловушкам, иммиграцией (растворением меченых особей среди пришлых) и эмиграцией (уходом с территории мечения) (Макфедьен, 1965; Коли, 1979; Пианка, 1981). В нашем случае многие из этих факторов не работают.

Многолетний опыт показывает, что индивидуальные «метки» гадюк (структура пилеуса) очень постоянны и могут измениться только в результате редкой небольшой травмы. Отлов животных проводился не в ловушки, а вручную. Мечение, на наш взгляд, проходит без потерь, поскольку у животных, отловленных и содержащихся нами в неволе (23 экз.), смертность из-за травм, т.е. в течение первых 2 мес. (Кудрявцев и др., 1991), отсутствовала. Многие гадюки спокойно реагируют на отлов и через несколько минут после выпуска продолжают прерванный баскинг. Наконец, водные границы острова препятствуют сколько-нибудь значимой миграции.

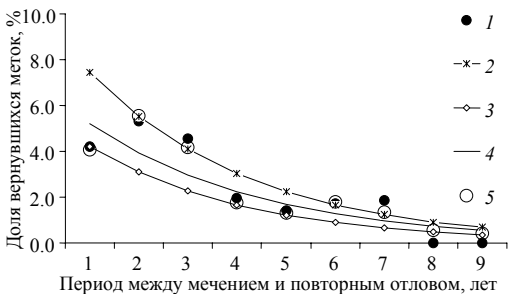


Рис. 3. Динамика снижения доли повторно отловленных меченых самок: 1 – средние взвешенные оценки доли повторно отловленных гадюк, 2 – модель по всем данным ($d = 23\%$), 3 – модель для «беременных» ($d = 28\%$), 4 – модель для «яловых» ($d = 26\%$), 5 – модель с вероятностными коэффициентами

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Итак, число меченых гадюк снижается на о. Кизи только в результате их естественной гибели, причем как по причинам «природным» (старость, отлов хищником, замерзание), так и из-за действий человека (под колесами транспорта, от прямого уничтожения). Пополнение популяции молодыми животными ведет к снижению доли меченых особей среди немеченых. Постепенное отмирание особей хорошо описывает принятая модель геометрической регрессии. Корреляция между рядами модельных (p'_i) и реальных (p_i) долей повторных отловов для самцов составила $r = 0.99$, для самок $r = 0.85$.

Кривые динамики снижения доли меток отличаются у особей разного пола. Так, расчетная доля возвратов меток через год у самцов ($p_1 = 9.1\%$) примерно в два раза выше, чем у самок ($p_1 = 5.3\%$). Причина состоит в том, что вероятность отлова самцов (в период весенней *тотальной* репродуктивной активности) в целом выше вероятности отлова самок (из которых в спаривании участвуют менее *половины* взрослых особей).

Второе отличие состоит в том, что самцы элиминируются из популяции с большей скоростью, чем самки, для которых кривая снижения доли меченых имеет много более пологий ход. Модель выражает это общим показателем смертности: для самок $d = 0.234$, или 23.4%, для самцов $d = 0.394$, или 39.4%.

Используя рандомизированные матрицы исходных данных, были рассчитаны статистические характеристики этих оценок (см. табл. 8). Статистическая ошибка (m) составила для оценок смертности самцов 3.6%, самок – 1.4%. Средние оценки смертности несколько отличаются от оценок, полученных ранее непосредственно по исходным данным. Для самок гадюки отличия невелики (24 против 23%) и охвачены доверительным интервалом (20 – 26 %). Для самцов непосредственная оценка смертности (39%) численно ниже средней (47%), но также входит в ее доверительный интервал (39 – 54%). Отличие этих оценок есть результат влияния высоких объемов возврата через 7 и 8 лет после мечения, полученных по малорепрезентативным данным. Рандомизация показала случайность прямой оценки. Видимо, средняя оценка скорости гибели самцов (47%) ближе к истине. Средние уровни смертности самцов и самок различаются достоверно ($p = 0.0001$). По данным литературы (Prestt, 1971), оценки смертности также были выше для самцов гадюки (32%), чем для самок (14%), хотя в силу небольшой выборки они различались незначимо. Полученная нами средняя для обоих полов удельная смертность взрослых особей составляет $d = 35\%$ и несколько выше, чем оценки у других авто-
ров: <20% за 3 года (Neumaier, 1987), 24% в год (Prestt, 1971).

Характер снижения доли меток также отличается у разнополых гадюк. Оценки возврата меченых самцов почти точно ложатся на кривую геометрической регрессии, и эмпирические оценки смертности для первых пяти лет (d_i) мало различаются (см. рис. 2, табл. 7). Для самок картина сложнее: средние оценки возврата меток изменчивы, как и значения эмпирической смертности (см. рис. 3, табл. 7). По всей видимости, это определяется почти ежегодным изменением их поведения в связи с беременностью.

Яловые самки скрытны, тогда как беременные, имеющие яркое термофильное поведение, гораздо чаще попадают в отловах. Поэтому вероятность встретить самку в разные годы ее жизни неодинакова. Известно, что для самок обыкновен-

ной гадюки характерен двухлетний (Volsøe, 1944 и др.) и даже трехлетний (Biella, 1979) репродуктивный цикл. Это значит, что большинство из них, отловленных в текущем году, являются беременными. На следующий год они становятся яловыми, и их встречаемость в уловах резко падает (по нашим данным, она составляет $p_1 = 4.2\%$). Когда же через 1 или 2 года они вновь становятся беременными, их доля в уловах возрастает (в наших уловах до $p_2 = 5.3$ и $p_3 = 4.6\%$) и т. д.

Перепады значений доли меченых особей соответствуют варьированию вероятности отлова, наведенном сменой репродуктивного поведения. Но и эти материалы могут найти адекватное модельное описание. Нами были построены еще три модели снижения доли меченых самок. В первой из них настройку параметров (p_0, d) проводили только по данным отлова преимущественно беременных самок (точки для 2, 3, 6, 7, 8 лет, прошедших после мечения); оценка смертности составила $d = 25.9\%$ (см. рис. 3, кривая 1). Вторую модель настраивали только по данным отлова преимущественно яловых самок (точки для 1, 4, 5, 8 лет, прошедших после мечения); получили $d = 27.7\%$ (см. рис. 3, кривая 2). Коэффициенты смертности немного отличаются, но не в два раза, как указано в литературе (Madsen, 1989), да и уровень смертности в нашем случае ниже (24 против 34%).

Для настройки третьей модели использовали полный ряд данных (1 – 8 лет), но модельные значения для беременных и яловых самок отдельно снабдили своими весовыми коэффициентами, играющими роль вероятностных поправок. Таким образом рассчитывались два ряда значений – усредненный ряд долей p'_i (см. рис. 3, кривая 3) с общей для всех групп смертностью d , а также ряд долей, поправленный на вероятностные коэффициенты (рис. 3, кривая 4). Здесь настраивались уже четыре параметра: p_0, d, P_p, P_u . Оценка общей смертности составила $d = 24.5\%$. Вероятностный коэффициент для беременных самок (P_p) равен 1.41, для яловых (P_u) – 0.78. Итак, вероятность отлова беременных самок выше средней на 41%, а вероятность отлова яловых – ниже средней на 22%; разность между этими вероятностями составляет около 60%. Это значит, что в числе отловленных самок только 20% оказываются яловыми, остальные 80% – размножающимися или беременными.

Полученные оценки смертности относятся ко всем разновозрастным когортам взрослых животных, поскольку возраст живых гадюк определить практически невозможно. Этим, по существу, постулируется равенство вероятности умереть для особей любого возраста, т. е. все смерти происходят по одинаковым, случайным, причинам. Теоретическая доля повторных отловов меченых гадюк соответствует кривой случайной «элиминации» лабораторных пробирок (Пианка, 1981). К такому заключению есть все основания, поскольку физиологический порог жизни обыкновенной гадюки существенно превышает максимальный возраст, наблюдаемый нами в природе. Так, многие крупные змеи, отловленные в возрасте не менее 5 – 7 лет, жили у нас в лаборатории в режиме круглогодичной активности еще 5 – 7 лет, что соответствует 10 – 15 годам жизни в природе. Смерть от старости (или связанных с ней болезней) наблюдалась в физиологическом возрасте 18 – 25 лет!, что много больше, чем мы наблюдали в природе (11 – 13 лет).

Приняв за основу случайный характер гибели с параметрами $d = 47\%$ для самцов и $d = 24\%$ для самок, рассчитали гипотетическое возрастное распределение взрослой части стационарной популяции для случая, когда стартовое число молодых (трехлетних) самцов и самок составило по 100 экз. (рис. 4).

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Сумма всех взрослых самцов равна 112 экз., а их доля – 28%; для самок те же оценки составили 281 экз. и 72%. Соотношение полов, определенное по кривым смертности, получилось равным 1:3, что существенно отличается от паритета (1:1), указанного в любой публикации по учетам обыкновенной гадюки (Чан Кьен, 1967 и пр.). Наши данные по числу отловленных разнополых особей также соответствуют этой пропорции: 931 самцов и 932 самки. Есть все основания считать, что равенство числа учтенных самцов и самок связано как с поведением, изменяющим вероятность отлова гадюк разного статуса, так и с численностью этих групп. Самцов меньше, но они активны в период спаривания и часто попадаются на маршруте. Самок больше, но из них удается заметить только 30 – 40% особей, в основном размножающихся и беременных. Это заключение, верное для острова с большим числом дорог, на которых гибнет довольно много особей, нельзя непосредственно экстраполировать на материковую часть популяций гадюки. Тем не менее обнаруженное сильное отличие соотношения самцов и самок от обычной пропорции заставляет осторожно относиться к оценкам состава популяции нашего вида, полученным при маршрутных учетах.

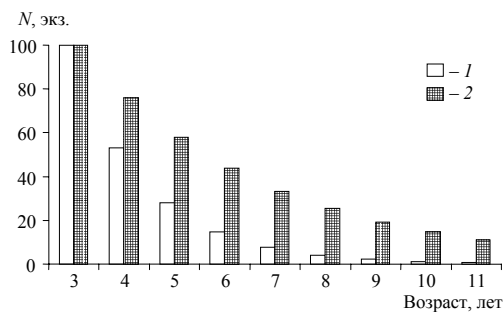


Рис. 4. Теоретическое возрастное распределение стационарной популяции: 1 – самцы ($d = 47\%$), 2 – самки ($d = 24\%$)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ позволяет сделать важное методическое замечание о приемах интерпретации кривых утраты меток. Различные стартовые значения повторных отловов и изменчивый ход кривой элиминации меченых животных говорят о нарушении условий равенства вероятности отлова особей разного пола и статуса. Однако генеральная тенденция этого графика, т. е. оценка скорости элиминации, определяется только объемами реальной гибели меченых животных. Дело в том, что в отличие от других авторов, для оценки смертности мы использовали не долю повторно встреченных особей (связанную с отмеченными обстоятельствами), а факт снижения доли меченых особей в ряду повторных отловов, которая зависит только от естественной смертности животных.

Автор выражает признательность С.Н. Фомичеву за помощь при сборе материала.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., 1977. 416 с.
- Безель В.С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М., 1987. 130 с.
- Белова З.В. Индивидуальные участки обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в летний период // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1974. Т. 74, вып. 3. С. 146 – 148.

- Белова З.В. Пространственная структура популяций обыкновенной гадюки // Экология, 1976. №1. С. 71 – 75.
- Белова З.В. Перемещение обыкновенной гадюки по территории в течение активного периода // Научные основы охраны и рационального использования животного мира. М., 1984. С. 74 – 77.
- Белова З.В. Повторные встречи в природе меченых гадюк // Вопр. герпетологии. Киев, 1989. С. 27 – 28.
- Божанский А.Т., Семёнов Д.А. Экология обыкновенной гадюки в антропогенном ландшафте // Охрана и рациональное использование рептилий. М., 1978. С. 37 – 56.
- Дробенков С.М. Метод индивидуального мечения обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на основе морфологической изменчивости // Вопр. герпетологии. Киев, 1989. С. 83 – 84.
- Замолодчиков Д.Г. Динамика популяций рептилий: опыт системного анализа // Журн. общ. биол. 1993. Т. 53, №5. С. 592 – 607.
- Замолодчиков Д.Г., Колосова О.В. Динамика популяций рептилий: эмпирическая верификация биоэнергетической модели // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56, №2. С. 165 – 171.
- Коли Г. Анализ популяций животных. М., 1979. 362 с.
- Коросов А.В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. 2002 а. №2. С. 144 – 147.
- Коросов А.В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск, 2002 б. 212 с.
- Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Королев А.В. Террариум и его обитатели. М., 1991. 296 с.
- Макфедьен Э. Экология животных. М., 1965. 376 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.
- Пикулик М.М., Косов С.В. Феногеография фоновых видов герпетофауны Белоруссии // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 125 – 132.
- Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М., 1984. 266 с.
- Соколов А.С. К вопросу о перемещениях обыкновенной гадюки // Вопр. герпетологии. Л., 1981. С. 124 – 125.
- Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 14 с.
- Яковлев В.А. Цифровой метод описания фенотипа амфибий и рептилий // Вопр. герпетологии. Киев, 1989. С. 303 – 304.
- Biella H.-J. Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) (Reptilia, Serpentes, Viperidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1979. Bd. 36. S. 117 – 125.
- Edelstam C. A long-term study of snake populations // 1st Wold Congr. Herpetol. Canterbury, 11 – 19 sept. 1989. Canterbury, 1989.
- Lindell L.E., Forsman A. Density effects and snake predation: Prey limitation and reduced growth rate of adders at high density of conspecifics // Can. J. Zool. 1996. Vol. 74, №6. P. 1000 – 1007.
- Madsen Th. Ecology of *Vipera berus*: careful mother stay put // 1st Wold Congr. Herpetol. Canterbury, 11 – 19 sept. 1989. Canterbury, 1989.
- Neumayer R. Density and sesonal movements of the adder (*Vipera berus* L., 1758) in a Subalpin environmrrnt // Amphibia-Reptilia. 1987. Vol. 8, №3. P. 259 – 276.
- Prestt L. An ecological study of the *Vipera berus* (L.) in Southern Britain // J. Zool. sound. 1971. Vol. 164, №3. P. 373 – 418.
- Viitanen P. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.), in Finland // Ann. Zool. Fennici. Helsinki, 1967. Vol. 4, №4. P. 472 – 546.
- Volsøe H. Structure and seasonal variation of thr male reproductive organs of *Vipera berus* (L.) // Spolia zoologica Musei heuniensis. Surifter udg Uviv Zoologiske museum Kobenavn. Copenhagen, 1944. 158 p.

АНАЛИЗ СМЕРТНОСТИ В ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

**MORTALITY ANALYSIS OF *VIPERA BERUS*
IN INSULAR POPULATIONS**

A.V. Korosov

*Petrozavodsk State University
Russia, 185640, Karelia, Petrozavodsk, pr. Lenina, 33
e-mail: korosov@psu.karelia.ru, korosov@karelia.ru*

1863 specimens of *Vipera berus* were marked on Kizhi island (Onega Lake, Karelia). Individual marking was based on the pileus scalation pattern. 16% of animals were recaptured. The longevity of males and females was 11 years. The level of annual mortality for males, females and both sexes on the average was 46, 24, and 35 %, respectively. The sex ratio is 1:3.

Key words: common adder, insular populations, marking, pileus, death-rate, simulation modeling.