

УДК 591.5

КОЛЕБАНИЯ АКТИВНОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ПОГОДНЫЕ ФАКТОРЫ ИЛИ СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ?

В.Ю. Олейниченко¹, А.А. Калинин², А.В. Купцов³, Д.Ю. Александров⁴,
Т.Б. Демидова⁵

Изучены колебания активности мелких млекопитающих при отлове их живоловками на юге Тверской обл. У всех видов улов, получаемый в одно и то же время на соседних линиях в пределах одного биотопа, изменялся сильно и разнонаправленно (коэффициент вариации $\geq 30\%$). Колебания улова за сутки были несинхронны: в 88,9% случаев у обыкновенной (*Sorex araneus*), в 91,2% у средней (*S. caecutiens*), в 82,1% у малой (*S. minutus*) бурозубок и в 85,3% у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). Синхронные изменения активности, отражающие действие внешних для популяции факторов, редки и наблюдались лишь при резких изменениях погоды, сопровождавшихся переходами температуры через ноль в период межсезонья.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, активность, учеты численности, внешние популяционные факторы.

При отловах мелких млекопитающих число пойманных животных зависит не только от их обилия, но и от других факторов, таких как привлекательность ловушек и уровень активности животных. Под активностью мы подразумеваем комплекс поведенческих реакций, приводящих к изменению попадаемости животных в ловушки. При этом предполагается, что эти реакции свойственны всем (или большинству) представителей определенных половозрастных групп. В то же время известно, что при учетах живоловками без изъятия величина улова варьирует по дням. Эти флуктуации могут быть довольно значительны. По нашим данным, при мечении с повторным отловом, улов сильно колеблется и в разные дни, и на разных линиях в пределах одного биотопа. Однако это явление, постоянно наблюдающееся в природе, до сих пор не становилось предметом специального изучения: подробно не описана ни его феноменология, ни причины, которые его порождают. Упоминания об изменчивости уловов в литературе крайне скудны, а термин «активность» употребляется в разных смыслах. О колебании улова полевых мышей в живоловки за разные дни пишет Н.А. Никитина (1958), причем амплитуда колебаний была обратно пропорциональна уров-

ню численности. Отмечено, что число отловленных лесных полевок на параллельных линиях плашек, расположенных на расстоянии 25–50 м, различалось в разы (Садыков и др., 1980).

При оценке численности перед исследователями стоит задача получения усредненных величин, нивелирующих изменчивость дневного улова. Для краткосрочных учетов с изъятием это возможно за счет увеличения числа одновременно работающих линий. Для характеристики населения определенной станции или состояния популяции В.В. Кучерук (1952) рекомендовал закладку не менее 10 ловушко-линий с числом ловушко-суток не менее 200. Оценки обилия искажаются из-за связи между активностью посещения ловушек (плашек) и обеспеченностью популяции кормом и погодными условиями (Лукиянов, 1988). В фундаментальном обзоре методов исследования грызунов в полевых условиях Е.В. Карасева с соавторами (2008) также отмечает, что изменение активности при разных погодных условиях может приводить к возникновению случайных ошибок при учетах численности, а один из способов их снижения заключается в установке не одной, а нескольких ловчих линий. В практике учетов варьирование величины улова в разные дни и на разных

¹ Олейниченко Виктор Юрьевич – ст. науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (oleinich2@gmail.com); ² Калинин Алексей Андреевич – ст. науч. сотр. ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (benguan@yandex.ru); ³ Купцов Александр Викторович – науч. сотр. ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (kouptsov@yandex.ru); ⁴ Александров Дмитрий Юрьевич – науч. сотр. ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (burale@yandex.ru); ⁵ Демидова Татьяна Борисовна – науч. сотр. ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (demidovatanya@mail.ru).

линиях – негативный фактор, для преодоления которого данные усредняются, но при этом сама проблема изменчивости улова нивелируется, и в дальнейшем не находит отражения в научной литературе. В то же время есть все основания предполагать, что при краткосрочных учетах их результат может зависеть не только от обилия животных, но и от случайных колебаний их активности.

Причины того, что число пойманных животных варьирует могут быть различны, но в однородных местообитаниях одним из наиболее вероятных объяснений выступает колебание активности зверьков в разные дни. Э.В. Ивантер и А.М. Макаров (2001) отмечают, что частота попадаемости животных в живоловки отражает их природную активность. Синхронизация активности животных может быть связана с воздействием внешних факторов, прежде всего погодных (Mystkowska, Sidorowicz, 1961), и проявляться как одновременное увеличение или уменьшение числа поимок на разных линиях и в разные дни.

Предполагается, что в пределах одного равнинного лесного массива, в сходных биотопах и в масштабах нескольких сотен метров погодные факторы воздействуют равномерно на всю территорию, оказывая массовое неизбирательное влияние на всех особей. Если активность животных как групповая реакция определяется преимущественно такими внешними факторами, она должна синхронно изменяться у особей одного вида на всей исследуемой площади. В то же время животные одновременно испытывают воздействие всей совокупности внутренних и внешних воздействий. Ведущим из них может быть непосредственно погода или ее влияние может передаваться опосредованно, например, через активность пищевых объектов или активность других видов (конкуренты, хищники). В любом случае это приведет к изменению величины дневного улова на всей обследованной территории. Даже при неодинаковой плотности населения на разных участках и при наличии внешнего ведущего фактора активность должна изменяться синхронно. К таким неизбирательным факторам относятся прежде всего изменения температуры и количество осадков. При отсутствии синхронности предполагается, что действие этих внешних факторов незначимо, и уровень активности в каждой точке пространства определяется непредсказуемыми процессами, действующими на уровне отдельных особей, а само распределение активности в пространстве носит случайный характер.

Если внешнее воздействие действительно влияет на попадание зверьков в ловушки, это долж-

но проявляться в виде синхронного изменения дневного улова (увеличение или снижение) на всех учетных линиях или на большинстве из них в пределах биотопа. Именно синхронность ответа выступает здесь индикатором значимости воздействия и наличия поведенческой реакции, общей для всех представителей определенного вида.

Цель исследования заключалась в изучении феномена колебания активности массовых видов мелких млекопитающих по дням. Для этого потребовалось решение нескольких задач:

1) оценка изменчивости активности (улова) мелких млекопитающих в разных частях одного биотопа в разные дни;

2) выявление случаев синхронного изменения активности животных и оценка роли погоды в качестве возможной причины этой синхронизации в разные сезоны года.

Материал и методы

Нами рассмотрены данные о мечении с повторным отловом на линиях живоловок трех видов бурозубок (обыкновенной *Sorex araneus* L., средней *S. caecutiens* Laxmann, малой – *S. minutus* L.) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* (Schreber)) в пределах одного лесного массива.

Работа проведена в однородном участке елово-соснового леса на юге Тверской обл. (56°3' с.ш., 34°9' в.д.) в разные сезоны 2013–2015 гг. по методике, описанной ранее (Щипанов и др., 2000). Растительный покров представлен разными вариантами ельников-зеленомошников (преимущественно ельниками травяно-зеленомошной группы) с значительной примесью сосны. Была разбита площадка (490 живоловок) из восьми 50-ловушечных и двух 45-ловушечных линий, семь из которых располагались параллельно одна другой на расстоянии 60 м, а три – перпендикулярно к ним на расстоянии 30 м (рис. 1). Расположение линий живоловок через 50 м с сохранением внутри линий меньшего расстояния между ловушками было апробировано Никитиной (1964). Это позволяет отлавливать животных, участки которых находятся между линиями, но избегать повторных поимок одних и тех же особей на соседних линиях. Расстояние между ловушками на линиях составляло 7,5 м. В ловушки с проволочными трапиками помещали по несколько зерен геркулеса, смоченных нерафинированным подсолнечным маслом. Проверки проводили в светлое время суток через 1,5 ч два раза подряд, затем ловушки оставляли до следующего дня ненастороженными, доступными для посещения животными. Перед началом работ ловушки расставляли по своим местам и выдерживали

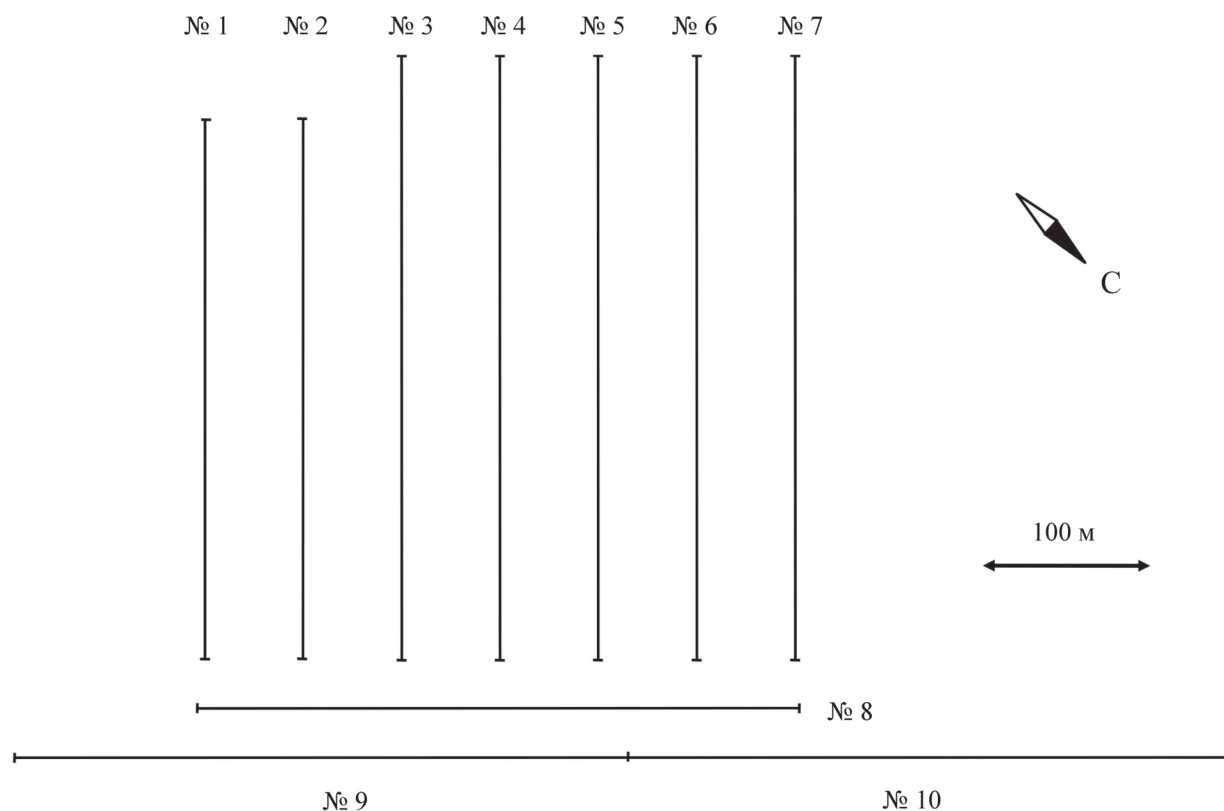


Рис. 1. Схема расстановки линий: № 1 – № 10

вали в течение суток ненастороженными для освоения их животными. Продолжительность учетных сессий 6–7 дней.

В апреле у всех видов землероек в популяции присутствуют только перезимовавшие особи, а летом и осенью в анализ были включены данные только о сеголетках, которые абсолютно доминируют в популяциях по численности. У рыжих полевок рассмотрены данные только о взрослых и полувзрослых особях. Присутствовавших в отловах в летние месяцы немногочисленных зверьков самой младшей возрастной группы (менее 1 мес.) (Щипанов, Ляпина, 2011), имевших мелкие размеры, серое брюхо, рыжую окраску на спине, не достигающую до основания хвоста, не рассматривали, так как были сомнения в том, что они завершили расселение и ведут вполне самостоятельный образ жизни.

Синхронность изменения улова особей каждого вида на разных линиях оценивали по отклонениям от средних значений на данной линии в ту или другую сторону за текущую учетную сессию при помощи критерия знаков (Гублер, Генкин, 1973; Лакин, 1990; Тюрин, Макаров, 2002). Повторные регистрации в течение дня на одной и той же линии не учитывались. Синхронными считали

случаи, когда изменение величины улова (увеличение или уменьшение) совпадало на 9 или 10 линиях из 10. Вероятность случайного совпадения активности на площадке, т.е. того, что при стохастических колебаниях не менее чем на 9 линиях из 10 изменения активности будут однонаправленными можно оценить по формуле Бернулли (Лакин, 1990):

$$P_n^m = \{n!/[m!(n-m)!\} [p^m q^{(n-m)}],$$

где n – число линий, m – число совпадений, а p и q – вероятности появления события, при случайных процессах равные 0,5. Для $m = 10$ и $m = 9$ случайное совпадение активности на линиях (с учетом как увеличения, так и снижения активности) ожидается в 2,1% случаев.

В корреляционном анализе использованы статистические таблицы Фишера и Йейтса (Fisher, Yates, 1963). Уровень значимости для всех статистических критериев $p \leq 0,05$.

При оценке синхронности изменений активности данные за первый день не учитывались, поскольку в первый день работы улов в ряде случаев оказывался более низким, чем в последующие дни, из-за недостаточной освоенности ловушек животными (Александров, Шефтель, 2012).

При анализе причин выявленных случаев синхронизации колебаний уловов мы проверяли, предшествовали им или нет изменения температурно-влажностных показателей. В работе использованы данные метеостанции Старица (WMO ID 26499), ближайшей от места работ (20 км). Рассмотрено несколько температурных показателей (температура на высоте 2 м над землей, минимальная и максимальная температура воздуха за 12 ч, средняя температура воздуха за 6 ч, предшествующих отлову, минимальная температура поверхности почвы за ночь, предшествующую отлову), а также количество осадков за 12 ч и относительная влажность воздуха на высоте 2 м над землей. Резкое изменение любого из этих параметров за 12 ч, предшествовавших отлову, рассматривалось как значимое, способное вызвать синхронизацию активности животных.

Использован материал о 293 обыкновенных бурозубках, пойманных повторно 637 раз, 224 средних (566 поимок) и 110 малых (145 поимок) бурозубках, а также о 302 рыжих полевках (694 поимки). Всего отработано 23 440 ловушко-проверок, проведено 7 сессий отловов.

Результаты и их обсуждение

Число животных, зарегистрированных за день на разных линиях в пределах площадки, колебалось по дням для всех видов, возрастных групп и сезонов года. Эти колебания отражают значения коэффициента вариации, которые находились в интервале от 22 до 316% (табл. 1). Такая изменчивость обычно квалифицируется как сильная (Лакин, 1990). Значения коэффициента вариации уловов на разных линиях варьировали по дням, оставаясь в пределах определенного уровня, характерного для данного года и сезона; чем выше была плотность населения на площадке, тем меньше относительные колебания дневного улова на разных линиях (коэффициент корреляции $r = -0,75$), но и при высокой плотности они, как правило, оставались выше 30%.

В подавляющем большинстве случаев (104 из 120), независимо от видовой и возрастной принадлежности, колебания дневного улова на разных линиях не были согласованы (табл. 2). Это было характерно для всех времен года, но особенно для летних месяцев. У обыкновенной бурозубки несинхронные изменения отмечены в 88,9% случаев, у средней бурозубки – в 91,2%, у малой – в 82,1%, а у рыжей полевки – в 85,3% случаев.

В оставшихся случаях (16 из 120) изменение дневных уловов происходило синхронно на всей наблюдаемой территории. Это нельзя объяснить

случайными совпадениями: при стохастических колебаниях индивидуальной активности зверьков ожидаемое число случаев синхронизированной активности (случайные совпадения направления изменения активности на не менее чем 9 линиях из 10 при 120 наблюдениях), оцененное по формуле Бернулли, составляет 3.

Синхронизация изменения уловов (чаще в форме их одновременного снижения) наблюдалась у всех видов преимущественно в октябре и апреле (в 15 случаях из 16). При этом в 10 случаях отмечено снижение, а в 5 – повышение улова (табл. 2). В большинстве случаев (12 случаев из 16) синхронные изменения активности наблюдались на фоне резких изменений погодных условий, среди которых наибольшее значение имела температура. Все рассмотренные нами температурные показатели тесно связаны между собой, и синхронным изменениям активности животных предшествовали резкие изменения то одних, то других из них в разной последовательности в зависимости от скорости изменения погоды. Наиболее заметно их влияние на активность при переходе температуры через ноль. Вскоре после падения температуры ниже нуля активность животных синхронно снижалась, но если температура оставалась стабильной на новом уровне в течение нескольких дней, уловы на разных линиях рассогласовывались (рис. 2). При возврате положительных значений температуры активность на всех линиях одновременно повышалась, но синхронизация была характерна исключительно для самого момента перехода через ноль. Это отмечено только для бурозубок, у полевки не наблюдалась синхронизация активности, связанной с потеплением. В летние месяцы одновременные изменения активности отмечены лишь однажды, у малой бурозубки, когда накануне температура достигла самого низкого значения (9,8 °C) за 13 суток наблюдения.

Однако предсказать синхронные колебания активности по изменению температурных показателей можно далеко не всегда. Так, в апреле 2014 г. значения температуры дважды переходили через ноль, но синхронных изменений активности животных не последовало, что свидетельствует о важности стохастических факторов в регуляции активности особей.

Влияние осадков и влажности воздуха на появление синхронных изменений улова не обнаружено ни для одного из сезонов.

В 4 случаях (3 у рыжей полевки и 1 у малой бурозубки, все осенью) не удалось связать синхронизацию активности с рассмотренными нами

Т а б л и ц а 1

Изменчивость дневного улова мелких млекопитающих на линиях по дням, коэффициент вариации указан в % (n – среднее число поимок, зарегистрированных на площадке за день)

Период	День						
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	n
Обыкновенная бурозубка							
Апрель 2015	161,0	86,1	117,6	151,3	124,7	84,6	9,0
Июль 2013*	–	52,2	40,0	63,3	64,7	–	27,0
Июнь 2014*	244,9	244,9	109,5	154,9	122,5	109,5	2,3
Октябрь 2013	58,3	42,6	48,3	33,2	35,7	–	68,8
Октябрь 2014	174,8	96,4	92,3	60,7	69,0	55,9	18,5
Средняя бурозубка							
Апрель 2014	141,4	117,6	81,5	96,3	94,3	109,7	8,9
Апрель 2015	161,0	129,1	94,3	81,6	79,6	97,3	9,0
Июль 2013*	–	60,6	86,2	22,3	37,7	–	24,5
Июнь 2014	117,0	81,5	79,1	103,6	67,2	188,6	12,8
Октябрь 2013	66,8	59,1	72,1	60,6	80,1	–	32,2
Октябрь 2014	140,5	117,6	76,8	79,7	55,8	42,9	17,0
Малая бурозубка							
Апрель 2015	161,0	89,4	89,2	116,5	95,6	60,2	13,5
Июль 2013*	–	244,9	244,9	181,7	77,5	–	4,0
Июнь 2014	210,8	316,2	316,2	210,8	82,0	161,0	3,5
Октябрь 2013	82,0	161,0	161,0	210,8	316,2	–	4,0
Октябрь 2014	316,2	174,8	129,1	161,0	135,5	133,0	4,7
Рыжая полевка							
Апрель 2014	210,8	105,4	210,8	316,2	141,4	316,2	2,8
Апрель 2015	116,5	67,1	69,0	73,4	78,7	69,0	13,0
Июль 2013*	–	59,6	73,2	45,9	54,0	–	27,0
Июнь 2014	132,4	73,6	110,5	86,7	73,6	101,4	22,7
Октябрь 2013	62,3	76,6	94,3	64,4	59,6	–	22,6
Октябрь 2014	79,1	76,8	51,1	61,9	82,3	64,5	34,3

П р и м е ч а н и я: * – результаты указаны для шести линий, «–» – результаты отсутствуют.

погодными показателями. Это достаточно хорошо согласуется с расчетами вероятности случайной синхронизации по формуле Бернулли: при 120 измерениях ожидается около 3 совпадений.

По абсолютным величинам отклонения от средних при синхронных и разнонаправленных колебаниях улова вполне сопоставимы.

На основании проделанной работы мы пришли к ряду заключений. Активность всех рассмотрен-

ных видов и возрастных групп на разных учетных линиях в пределах однородной площади варьирует день ото дня сильно и разнонаправленно. Это противоречит представлению об активности в смежные дни как величине более или менее постоянной (Смирнов, 1964).

В подавляющем большинстве случаев на отдельных линиях наблюдаются разнонаправленные изменения величины улова, свидетельствующие

Т а б л и ц а 2

Согласованность изменений дневного улова мелких млекопитающих на разных линиях

Период	День					
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й
	Обыкновенная бурозубка					
Апрель 2015	– (П)	±	±	±	±	±
Июль 2013*	нет	±	±	±	±	нет
Июнь 2014*	±	±	±	±	±	±
Октябрь 2013	±	±	±	±	±	нет
Октябрь 2014	– (П)	±	±	±	±	+ (П)
	Средняя бурозубка					
Апрель 2014	±	±	±	±	±	±
Апрель 2015	±	±	±	±	±	±
Июль 2013*	нет	±	±	±	±	нет
Июнь 2014	±	±	±	±	±	±
Октябрь 2013	±	±	±	±	±	нет
Октябрь 2014	– (П)	– (П)	±	±	±	+ (П)
	Малая бурозубка					
Апрель 2015	– (П)	±	±	±	±	+ (П)
Июль 2013*	нет	±	±	±	– (П)	нет
Июнь 2014	±	±	±	±	±	±
Октябрь 2013	±	±	±	±	–	нет
Октябрь 2014	– (П)	±	±	±	±	±
	Рыжая полевка					
Апрель 2014	±	±	±	±	±	±
Апрель 2015	– (П)	±	±	±	±	±
Июль 2013*	нет	±	±	±	±	нет
Июнь 2014	±	±	±	±	±	±
Октябрь 2013	±	–	±	+	±	нет
Октябрь 2014	±	– (П)	±	+	±	±

П р и м е ч а н и я: «←» – синхронное снижение дневного улова, «+» – синхронное увеличение улова, «±» – разнонаправленные изменения, (П) – наблюдения проводили после резкого изменения погоды, «нет» – результаты отсутствуют, * – результаты указаны для шести линий.

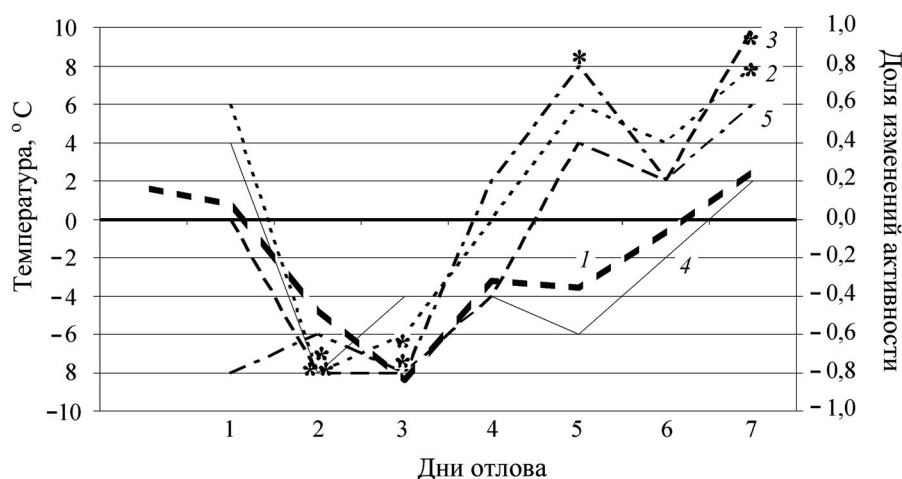


Рис. 2. Синхронизация уловов мелких млекопитающих в октябре 2014 г. на 10 линиях живоловок и динамика температур за 6 ч, предшествующих отлову: 1 – средняя температура воздуха; 2 – обыкновенная бурозубка; 3 – средняя бурозубка; 4 – малая бурозубка; 5 – рыжая полевка; звездочкой (*) отмечены случаи синхронизированной активности

о том, что активность животных не согласуется и носит стохастический характер, т.е. проявляется не как групповая, а как индивидуальная реакция. Обычно внешние для популяции погодные факторы не синхронизируют активность животных. Такую ситуацию следует считать типичной, наблюдаемой постоянно на протяжении бесснежного периода года для всех рассмотренных видов. На наш взгляд, это явление не получило должного освещения в литературе, хотя общие вопросы организации учетов мелких млекопитающих давно и основательно разобраны (Кучерук, 1952, 1963; Кучерук, Коренберг, 1964), так же, как и связи различных природных факторов, в первую очередь погодных, с уровнем численности и числом пойманных животных (Sidorowicz, 1960; Gentry et al., 1966; Barros et al., 2015).

Что касается синхронных изменений активности зверьков, то они представляют собой довольно редкое явление, которое чаще наблюдается на фоне резких погодных перемен, особенно сопровождающихся переходом температурных показателей через ноль. Это справедливо в отношении всех рассмотренных нами видов и возрастных групп. Тем не менее динамика температуры не позволяет прогнозировать наступление случаев синхронного изменения активности животных. Нами не обнаружена связь между синхронизацией активности и такими погодными факторами как количество осадков и влажность, хотя их влияние на величину интегральных уловов мелких млекопитающих,

используемых как показатель численности, неоднократно отмечалось в литературе (Mystkowska, Sidorowicz, 1961; Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001; Окулова и др., 2003; Каштальян, 2003а, б; Балакирев и др., 2004; Карасева и др., 2008).

На уровне тенденции можно отметить, что синхронные изменения активности незначительно чаще отмечались у рыжей полевки и малой бурозубки, чем у обыкновенной и средней бурозубки. Возможно, это связано с тем, что последние используют более глубокие слои подстилки, относительно лучше защищенные от температурных скачков. Но для статистически обоснованных утверждений имеющегося материала недостаточно.

Выявлены значительные (нередко в разы) колебания величины улова на линиях. В большинстве случаев их нельзя объяснить изменениями активности как групповой реакцией животных на внешние по отношению к популяции факторы. Флуктуации носят случайный характер и в целом не зависят от погоды, по крайней мере, в периоды, когда она близка к сезонной норме для данной местности. Сильные колебания активности можно ошибочно трактовать как изменения численности, что делает их дальнейшее изучение актуальным. Можно предполагать, что подобные колебания имеют место не только при учетах живоловками, но и при применении других типов ловушек, включая безвозвратные учеты плашками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

- Александров Д.Ю., Шефтель Б.И. Оценка эффективности отлова мелких млекопитающих ловушками-живоловками // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 1–6 [Aleksandrov D.Yu., Sheftel' B.I. Otsenka effektivnosti otlova melkikh mlekopitayushchikh lovushkami-zhivolovkami // Zool. Zhurn. 2012. T. 91. № 5. S. 1–6].
- Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ивантер Э.В. К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала // Поволжский экологический журнал. 2004. № 2. С. 111–122 [Balakirev A.E., Okulova N.M., Ivanter E.V. K analizu faktornykh vozdeystvij na mnogoletnyuyu dinamiku chislennosti obyknovенной burozubki na severe i yuge areala // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. 2004. № 2. S. 111–122].
- Гублер У.И., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л., 1973. 141 с. [Gubler U.I., Genkin A.A. Primenenie neparametricheskikh kriteriev statistiki v medico-biologicheskikh issledovaniyakh. L., 1973. 141 s.].
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л., 1975. 244 с. [Ivanter E.V. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR. L., 1975. 244 s.].
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск, 2001. 272 с. [Ivanter E.V., Makarov A.M. Territorial'naya ekologiya zemlerоек-burozubok (Insectivora, Sorex). Petrozavodsk, 2001. 272 s.].
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М., 2008. 416 с. [Karaseva E.V., Telitsyna A.Yu., Zhigal'skij O.A. Metody izucheniya gryzunov v polevykh usloviyakh. M., 2008. 416 s.].
- Каутальян А.П. Влияние осенней численности рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* подзоны широколиственно-сосновых лесов и погодно-климатические факторы ее определяющие // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. об-ва). Мат-лы междунар. совещ. М., 2003а. С. 155. – Каутальян А.П. О влиянии погодно-климатических факторов на осеннюю динамику численности обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* в северной Беларуси // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. об-ва). Мат-лы междунар. совещ. М., 2003б. С. 155 [Kashtal'yan A.P. Vliyanie osennej chislennosti ryzhej polevki *Clethrionomys glareolus* podzony shirokolistvenno-sosnovykh лесov i pogodno-klimaticheskie faktory ee opredelyayushchie // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij (VII S'ezd Teriol. ob-va). Mat-ly mezhdunar. soveshch. M., 2003a. S. 155. – O vliyaniі pogodno-klimaticheskikh faktorov na osennyuyu dinamiku chislennosti obyknovенной burozubki *Sorex araneus* v severnoj Belarusi // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorij (VII S'ezd Teriol. ob-va). Mat-ly mezhdunar. soveshch. M., 2003b. S. 155].
- Кучерук В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952. С. 9–45 [Kucheruk V.V. Kolichestvennyj uchet vazhnejshikh vidov vrednykh gryzunov i zemlerоек // Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredeleniya nazemnykh pozvonochnykh. M., 1952. S. 9–45].
- Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 159–184 [Kucheruk V.V. Novoe v metodike kolichestvenного ucheta vrednykh gryzunov i zemlerоек // Organizatsiya i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov. M., 1963. S. 159–184].
- Кучерук В.В., Кореберг Э.И. Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека / Под ред. П.А. Петрищевой, Н.Г. Олсуфьева. М., 1964. С. 129–154 [Kucheruk V.V., Korenberg E.I. Kolichestvennyj uchet vazhnejshikh teploкровnykh nositelej boleznej // Metody izucheniya prirodnykh ochagov boleznej cheloveka / Pod red. P.A. Petrishchevoj, N.G. Olsufieva. M., 1964. S. 129–154].
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с. [Lakin G.F. Biometriya. M., 1990. 352 s.].
- Лукьянов О.А. Исследование репрезентативности оценок популяционных параметров мелких млекопитающих, получаемых методом ловушко-линий // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск, 1988. С. 64–79 [Luk'yanov O.A. Issledovanie reprezentativnosti otsenok populyatsionnykh parametrov melkikh mlekopitayushchikh, poluchaemykh metodom lovushko-linij // Analiz razmernoj i vozrastnoj struktury populyatsij pozvonochnykh. Sverdlovsk, 1988. S. 64–79].
- Никитина Н.А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.) // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 9. С. 1397–1408 [Nikitina N.A. Osobennosti ispol'zovaniya territorii polevymi myshami (*Apodemus agrarius* Pall.) // Zool. Zhurn. 1958. T. 37. Vyp. 9. S. 1397–1408].
- Никитина Н.А. Изучение контактов и подвижности у мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека / Под ред. П.А. Петрищевой, Н.Г. Олсуфьева. М., 1964. С. 192–206 [Nikitina N.A. Izuchenie kontaktov i podvizhnosti u melkikh mlekopitayushchikh // Metody izucheniya prirodnykh ochagov boleznej cheloveka / Pod. red. P.A. Petrishchevoj, N.G. Olsuf'eva. M., 1964. S. 192–206].
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L. // Териологические исследования / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2003. Вып. 4. С. 38–46 [Okulova N.M., Kupriyanova I.F., Sivkov A.V. Dinamika chislennosti melkikh mlekopitayushchikh Pinezhskogo zapovednika. Soobshchenie 1. Obyknovennaya burozubka *Sorex araneus* L. // Teriologicheskie issledovaniya. / Zool. in-t RAN. SPb., 2003. Vyp. 4. S. 38–46].
- Садьков О.Ф., Жигальский О.А., Зильберт Л.Е., Кирундас Н.В. К оценке динамики численности лесных полевых мозаичных биотопов гор Южного

- Урала // Грызуны: Мат-лы 5-го Всесоюз. совещ. (Саратов, 3–5 декабря 1980). М., 1980. С. 266–268 [Sadykov O.F., Zhigal'skiy O.A., Zil'bert L.E., Kirindas N.V. К otsenke dinamiki chislennosti lesnykh polevok mozaichnykh biotopov gor Yuzhnogo Urala // Gryzuny: Mat-ly 5-go Vsesoyuz. soveshch. (Saratov, 3–5 dekabrya 1980). М., 1980. S. 266–268].
- Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Вып. 39. Свердловск, 1964. 88 с. [Smirnov V.S. Metody ucheta chislennosti mlekopitayushchikh // Tr. In-ta biologii UF AN SSSR. Вып. 39. Sverdlovsk, 1964. 88 s.].
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере / Под ред. В.Э. Фигурнова. М., 2002. 528 с. [Tyurin Yu.N., Makarov A.A. Analiz dannykh na komp'yutere. / Pod red. V.E. Figurnova. М., 2002. 528 s.].
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., Нагорнев Ф.В. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 3. С. 362–371 [Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Olejnichenko V.Yu., Demidova T.B., Goncharova O.B., Nagornev F.V. К metodike izucheniya ispol'zovaniya prostranstva zemlerojkami-burozubkami // Zool. zhurn. 2000. Т. 79. № 3. S. 362–371].
- Щипанов Н.А., Ляпина М.Г. Оценка обилия оседлого населения и величины иммиграции методом безвозвратного изъятия рыжих полевков (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 747–758 [Shchipanov N.A., Lyapina M.G. Ot-senka obiliya osedlogo naseleniya i velichiny immigratsii metodom bezvozvratnogo iz'yatiya ryzhikh polevok (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Izv. RAN. Ser. boil. 2011. № 6. S. 747–758].
- Barros C.S., Puttner T., Pinotti B.T., Pardini R. Determinants of capture-recapture success: an evaluation of trapping methods to estimate population and community parameters for Atlantic forest small mammals // Zoologia. 2015. Vol. 32. N 5. P. 334–344.
- Gentry J.B., Golley F.B., McGinnis J.T. Effect of weather on the captures of small mammals // Amer. Midl. Natural. 1966. N 75. P. 526–530.
- Mystkowska E.T., Sidorowicz J. Influence of the weather on capture of Micromammalia. II. Insectivora // Acta theriol. 1961. N 5. P. 263–273.
- Sidorowicz J. Influence of the weather on capture of Micromammalia. I. Rodents (Rodentia) // Acta theriol. 1960. N 4. P. 139–158.
- Fisher R.A., Yates F. Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research. Edinburgh, L., 1963. 146 p.

Поступила в редакцию / Received 16.05.2018
Принята к публикации / Accepted 30.10.2018

VARIATION OF SMALL MAMMALS ACTIVITY: WEATHER FACTORS OR STOCHASTIC PROCESSES?

V.Yu. Oleinichenko¹, A.A. Kalinin², A.V. Kouptsov³, D.Yu. Aleksandrov⁴, T.B. Demidova⁵

The research covers variation of small mammals activity of catching them by live traps in the South of Tver region. In all species the catch obtained in the same time in adjacent lines within the same biotope has changed greatly and multidirectionally (variation coefficient $\geq 30\%$). Fluctuations of catch per day were asynchronous in 88,9% of cases in common shrew (*Sorex araneus*), 91,2% in masked shrew (*S. caecutiens*), 82,1% in pygmy shrew (*S. minutus*) and 85,3% in bank vole (*Clethrionomys glareolus*). Synchronous changes in activity reflecting the effect of external factors for the population are rare and were observed only with sharp changes in weather accompanied by temperature transitions through zero during the inter-season period.

Key words: small Mammals, activity, account of the population density, external factors for the population.

Acknowledgement. The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, projects 13-04-00957 and 15-04-02531.

¹ Oleynichenko Victor Yuryevich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (oleinich2@gmail.com); ² Kalinin Aleksey Andreyevich, Severtsov Institute of Ecology and Evolution (benguan@yandex.ru); ³ Kouptsov Aleksandr Victorovich, Severtsov Institute of Ecology and Evolution (kouptsov@yandex.ru); ⁴ Aleksandrov Dmitriy Yuryevich, Severtsov Institute of Ecology and Evolution (burale@yandex.ru); ⁵ Demidova Tatiana Borisovna, Severtsov Institute of Ecology and Evolution (demidovatanya@mail.ru).