

Изучение динамики численности методом Джолли-Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesprioidea et Papilionoidea)

Горбач Вячеслав Васильевич

Петрозаводский государственный университет, gorbach@psu.karelia.ru

Аннотация. Метод мечения с повторными отловами использовали для изучения сезонной динамики пяти видов дневных бабочек. Абсолютную численность и ход процессов элиминации и пополнения популяции оценивали методом Джолли-Себера. В статье обобщен опыт полевых исследований и обработки полученных выборок. Рассмотрен способ оптимизации модельных параметров в среде MS Excel.

Ключевые слова: булавоусые чешуекрылые, мечение с повторными отловами, стохастическая модель динамики численности, метод Джолли-Себера, абсолютная численность, элиминация и пополнение популяции.

Введение

Одной из ключевых задач при изучении динамики популяций является определение абсолютной численности особей для известных временных интервалов. Методы ее оценки применительно к булавоусым чешуекрылым были предложены уже в самых первых работах, посвященных экологии популяций этой группы насекомых (Ford, Ford, 1930; Dowdeswell et al., 1940, 1949). Однако более востребованным оказался подход, в основу которого положена стохастическая модель динамики численности (Jolly, 1965; Seber, 1965). Этот метод, известный как метод Джолли-Себера, позволяет по данным многократных отловов особей рассчитывать не только численность, но и другие демографические параметры. В настоящее время для вычислений обычно используют специальные компьютерные программы, наиболее популярными из которых являются JOLLY (Pollock et al., 1990), MARK (White et al., 1999) и POPAN (Arnason, Schwartz, 1999). Возможен и иной вариант расчетов – в среде MS Excel. Формат электронной таблицы позволяет лучше понять суть производимых операций для вычисления основных переменных, открывая путь к осмысленному применению готовых программных продуктов.

Сложность изучения демографических процессов, происходящих в популяциях насекомых, обусловлена их скрытым образом жизни. В тех случаях, когда особи редко попадают на глаза и не идут ни в какие ловушки, вряд ли вообще возможно получить сколько-нибудь репрезентативные выборки. Дневные бабочки, являются одной из немно-

гих групп, к которым применимы подходы, успешно апробированные на позвоночных животных, в том числе и метод мечения с повторными отловами (Коли, 1979). Работы, посвященные популяциям чешуекрылых, появились еще в первой половине прошлого века в Великобритании, но признанным центром их изучения на следующие десятилетия стала школа, основанная Паулем Эрлихом в Стэндфордском университете (Ehrlich, Davidson, 1960; Ehrlich, 1961; Ehrlich, Raven, 1969; Ehrlich, Hanski, 2004 и др.). С тех пор бабочки являются одним из любимых объектов популяционных исследований (Harding, Green, 1991; Settele et al., 2009). Их выбирают в качестве моделей по нескольким причинам. Во-первых, взрослые особи ведут открытый образ жизни, следовательно, за ними легко наблюдать и при необходимости отлавливать. Гусеницы некоторых видов живут на кормовых растениях группами, которые хорошо заметны и так же доступны для изучения. Во-вторых, не имея территориального поведения, имаго свободно перемешиваются, обеспечивая случайность их поимки. Это особенно важно для адекватной оценки численности при использовании методов мечения с повторными отловами. В-третьих, многие из них приурочены к обособленным местообитаниям, имеющим относительно небольшие размеры и ясно выраженные границы. Появляется возможность охватить исследованием всю населенную территорию и изучать именно популяции или естественным образом сложившиеся внутривидовые группировки особей, а не популяционные явления на некотором участке непрерывного ареала. И, наконец, в-четвертых, бабочки довольно многочисленны, что позволяет в короткие сроки получать достаточные для полноценного анализа выборки. Популяционные исследования, в качестве модельных объектов в которых бы выступали чешуекрылые, в нашей стране только начинаются. И это несмотря на то, что дневные бабочки являются одной из наиболее многочисленных групп насекомых в Красных книгах различного уровня. Призывы к всестороннему изучению охраняемых видов реализуются в основном лишь посредством получения более точной информации об их распространении и особенностях биологии на различных участках ареала. Первые результаты изучения пространственной структуры и динамики популяций ряда карельских видов опубликованы (Горбач, Кабанен, 2009; Горбач, 1998, 2011; Горбач и др., 2010).

Целью настоящей работы является обобщение опыта, полученного при использовании метода Джолли-Себера, для оценки численности популяций булавоусых чешуекрылых на стадии имаго. Подробно рассмотрены два ключевых аспекта предлагаемого подхода: 1) методика мечения и 2) этапы вычисления основных демографических параметров, реализованные в среде MS Excel.

Материалы

Нашими объектами в разное время были пять видов булавоусых чешуекрылых. Перламутровок *Boloria aquilonaris* (Stich.), *B. eunomia* (Esp.) и *B. freija* (Bckl.) изучали на сфагновом болоте «Близкое» в заповеднике «Кивач» в 1995–1996 годах (Горбач, 1998; 2011). Тогда же, на шоссейной дороге Водопад «Кивач» – Сопоха метили ленточников *Limnitis populi* (L.) (Горбач и др., 2010). Популяцию парусника *Parnassius mnemosyne* (L.) исследовали на Большом Клименецком о-ве Онежского оз. в 2003–2006 годах (Горбач, Кабанен, 2009). В общей сложности было помечено более 7 тысяч бабочек. Число повторных отловов составило около 2 тысяч.

Методы

Методы полевых исследований. Материал собирали в течение всего периода лета видов, используя метод мечения с повторными отловами. Исследуемые местообитания удавалось посетить за это время от 8 до 17 раз. Передвигаясь по заранее намеченному маршруту, производили отловы с помощью энтомологического сачка. Каждую бабочку регистрировали, впервые пойманных метили и тут же отпускали. В качестве меток использовали арабские цифры (рис. 1), которые наносили ручкой-маркером (PILOT-ID) на нижнюю поверхность левого заднего крыла. Такое расположение не позволяет отличить меченые экземпляры среди летающих бабочек, и идентифицировать особь можно только после её поимки. Следовательно, основополагающий принцип метода – случайность отлова меченых и не меченых особей, не нарушается. Этот аспект приобретает особую значимость при высокой численности популяции, когда невозможно отловить всех замеченных бабочек. Метки на крыльях сохраняются до конца жизни и могут быть утрачены лишь в



Рис. 1. Меченые особи парусника *Parnassius mnemosyne* – свежая и облетанная.

Fig. 1. Marked clouded Apollo butterflies, there are specimens with fresh and heavily damaged wings.

случае сильного повреждения крыла, как это, например, происходило с ленточниками, сбитыми автотранспортом (Горбач и др., 2010). Более мелких бабочек и бабочек с темны-

ми крыльями удобнее метить посредством кодов, нанося на испод крыльев черточки и/или точки. Одна из систем кодирования представлена на рис. 2. Использование хорошо заметных в полете меток недопустимо, поскольку ведет к субъективизму при отлове особей, становясь причиной грубых ошибок в оценках демографических параметров. В классических работах (Brussard, Ehrlich, 1970 и др.) бабочек метили подобным образом лишь для того, чтобы, отслеживая траекторию движения, не путать их с другими особями. Нанесение меток на верхнюю поверхность крыла так же нецелесообразно, поскольку возрастает риск травмирования бабочки.

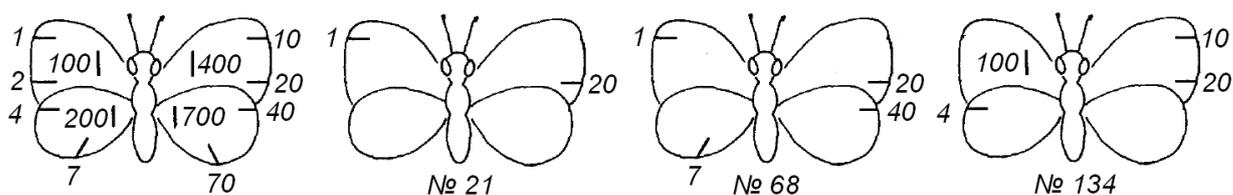


Рис. 2. Система меток 1-2-4-7 (по Watt et al., 1977). Расположение черточек кодирует порядковый номер особи, числа 3, 5, 6, 8 и 9 получают сложением имеющихся.

Fig. 2. System of numbering 1-2-4-7 (from Watt et al., 1977). Disposition of dashes encodes individual number of butterfly, 3, 5, 6, 8 and 9 are sum of the basic elements.

Манипуляции, производимые во время мечения, согласно данным Галла (Gall, 1984), не влияют существенным образом на выживаемость бабочек, но вызывает временное снижение их двигательной активности. Обычно этот эффект проявляется в течение нескольких часов, поэтому интервал между отловами не должен быть меньше одних суток. В противном случае снижение активности меченых особей может приводить к искажению оценки численности популяции. Действительно, двигательная активность бабочек снижается, но по нашим наблюдениям на более короткое время. Чем крупнее вид, тем легче его особи переносят производимые манипуляции. Опыт показывает, что оптимальная периодичность посещения исследуемых местообитаний составляет 2–3 дня. Другим негативным фактором, влияющим на оценку численности при применении данного метода, может стать уменьшение вероятности повторного отлова меченых бабочек. Было замечено (Singer, Wedlake, 1981), что особей, меченных без отлова (медленное приближение и нанесение метки), вылавливали в несколько раз чаще, чем тех, которых предварительно отлавливали. Причиной снижения вероятности отлова в этом случае может быть более высокая смертность среди бабочек, которых отлавливали, например, в результате травмирования. Предположение о закреплении специфических поведенческих реакций кажется

сомнительным, поскольку предполагает наличие у насекомых более сложных форм нервной деятельности, чем нам известно. В любом случае, вероятность повторного отлова зависит от подвижности особей, т. е. от возможности для исследователя поймать каждую из встреченных бабочек. При невысокой плотности населения нам удавалось отлавливать почти всех замеченных особей, в том числе и хорошо летающих ленточников.

Наиболее серьезные ограничения на проводимые работы накладывали погодные условия. Метить бабочек при температуре менее 15° С или сплошной облачности не имеет смысла. В таких условиях падает двигательная активность имаго, они забиваются в траву и становятся незаметными. Только в случае с перламутровкой *B. aquilonaris* плохая погода не мешала работе. Дело в том, что бабочки в состоянии покоя оставались на соцветиях сабельника – основного кормового растения имаго на исследуемом болоте. Эта особенность дала возможность, планомерно обходя скопления растений, собирать особей с цветков, метить их и возвращать назад. В результате удавалось выдерживать строгие двухдневные интервалы между посещениями местообитания (Горбач, 1998). В других случаях график работ приходилось корректировать: из-за неблагоприятных погодных условий перерывы порой увеличивались до недели и более.

Анализ данных. Демографические параметры оценивали методом Джолли-Себера (Jolly, 1965). Данный подход позволяет определить абсолютную численность для каждой кроме первой ($i = 1$) и последней ($i = l$), даты исследования ($i = 2, 3, \dots, l - 1$), а так же процессы роста и убыли популяции за время между отловами. Для этого необходимо иметь следующие данные о числе меченых особей и повторных отловах:

n_i – число отловленных особей в момент времени i ;

s_i – число выпущенных особей;

m_i – число особей выборке n_i , помеченных до i -го отлова;

Z_i – число особей, помеченных до i -го отлова, не попавшихся при i -ом отлове, но отловленных позже;

R_i – общее число особей из s_i , попавшихся при повторных отловах.

Исходные массивы данных представляли собой матрицы в среде MS Excel (рис. 3). Повторные отловы одной и той же особи в течение дня не учитывали. Численность для каждой даты рассчитывали по формуле:

$$N_i = \frac{M_i}{\alpha_i}, \text{ где } M_i = m_i + \frac{Z_i s_i}{R_i} \text{ и } \alpha_i = \frac{m_i}{n_i},$$

N_i – оценка численности особей в момент времени i ;

M_i – общее число особей, помеченных в популяции до i -го отлова;

α_i – доля меченых особей, попавшихся при i -ом отлове.

Стандартная ошибка оценки численности равна

$$SE_i = \sqrt{N_i (N_i - n_i) \left(\frac{M_i - m_i + s_i}{M_i} \left(\frac{1}{R_i} - \frac{1}{s_i} \right) + \frac{1 - \alpha_i}{m_i} \right)}.$$

Коэффициент убывания численности (элиминации)

$$\phi_i = \frac{M_{i+1}}{M_i - m_i + s_i}$$

показывает долю особей от численности \hat{N}_i не погибших и не эмигрировавших с исследуемой территории к моменту времени $i + 1$. Тогда число особей, появившихся из куколок и прибывших на исследуемую территорию за тоже время, будет составлять

$$B_i = N_{i+1} - \phi_i(N_i - n_i + s_i).$$

Для ϕ_i и B_i , так же как и для N_i , могут быть рассчитаны стандартные ошибки (Jolly, 1965), но на практике эти показатели используют редко.

Q9		fx = СУММ(E9:P9)																	
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q		
1				i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
2	i	Дата	n_i	s_i	1 июня	2 июня	3 июня	4 июня	5 июня	6 июня	8 июня	9 июня	10 июня	11 июля	12 июня	18 июня	m_i		
3	1	1 июня	4	4															
4	2	2 июня	10	10	1												1		
5	3	3 июня	15	15		2											2		
6	4	4 июня	24	24			4										4		
7	5	5 июня	26	26		1	2	6									9		
8	6	6 июня	22	22	1		1	2	4								8		
9	7	8 июня	27	27		1		1	1	2							5		
10	8	9 июня	32	32				1	3	1	3						8		
11	9	10 июня	34	34			1	1	3	2	2	4					13		
12	10	11 июля	37	37				2	1	5	4	5	4				21		
13	11	12 июня	31	31						1	2	2	5	5			15		
14	12	18 июня	7	7									1	1	3		5		
15	R_i				2	4	8	13	=СУММ(Н6:Н16)			11	11	10	6	3			
16	Z_i					1	2	4	=СУММ(Н10:Н16)			9	8	7	6	1			

Рис. 3. Результаты отловов имаго перламутровки *Boloria freija* на болоте «Близкое» (заповедник «Кивач») в 1996 году. Обозначения переменных даны в тексте.

Fig. 3. Results of mark-release-recapture of adult fritillaries *Boloria freija* on mires “Blizkoe” (Kivach Nature Reserve) in 1996. n_i is number of individuals captured in day i ; s_i is number realized after marking on day i ; m_i is number of individuals in sample of the n_i marked before day i ; Z_i – is total number marked before day i which are not caught on day i , but are caught subsequently; R_i is total number of the s_i individuals that are caught subsequently.

Переменные вычисляли для всех особей и, где было возможно, для самцов и самок по отдельности (рис. 4). В случаях, когда из-за недостатка данных расчет по формулам для какого-либо из полов был невозможен, численность определяли исходя из равенства: $N_i = N_{mi} + N_{fi}$, где префиксами m и f обозначены самцы и самки, соответственно. Если же пропуски исходных вариантов не позволяли определить ни N_{mi} , ни N_{fi} , то рассчитанную величину N_i делили согласно соотношению между n_{mi} и n_{fi} . Численность для первого (N_1) и

последнего (N_i) дня эксперимента принимали равными n_1 и n_i , соответственно. Общую численность популяции определяли согласно выражению $N_{общ} = N_2 + \sum B_i$ (Горбач, 1998). При этом допускали, что особи, вышедшие из куколок с момента начала лета до второго отлова (первой даты, для которой значение N_i может быть оценено по формуле), не погибли и не эмигрировали, а со времени последнего отлова с рассчитанным числом B_i до окончания лета в популяции не появлялись новые особи. Ошибку вычисляли как $SE_{общ} = N(SE)_{общ} - N_{общ}$, где $N(SE)_{общ} = (N_2 + SE_2) + \sum((N_{i+1} + SE_{i+1}) - \phi_i(N_i + SE_i - n_i + s_i))$. Другой способ оценки общей численности предложил В. Ватт с соавторами (Watt et al., 1977): $N_{общ} = (1 - \phi) \sum N_i$, где ϕ – средняя арифметическая коэффициентов убывания численности ϕ_i . Стандартную ошибку, $SE_{общ}$ рассчитывали, руководствуясь описанным выше подходом, где $N(SE)_{общ} = (1 - \phi) \sum (N_i + SE_i)$. Подставив найденное значение коэффициента ϕ в выражение $T = -(\ln \phi)^{-1}$, можно определить среднюю продолжительность присутствия особи на исследуемой территории в днях (Cook et al., 1976). Однако более адекватной переменной для расчета времени является значение коэффициента ежедневного убывания численности, поскольку он в меньшей степени зависит от величины интервалов

K24		=КОРЕНЬ(J24*(J24-C24)*((I24-G24+D24)/I24*(1/E24-1/D24)+(1-H24)/G24))													
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
18															
19	i	Дата	n_i	s_i	R_i	Z_i	m_i	α_i	M_i	N_i	SE_i	ϕ_i	B_i		
20	1	1 июня	4	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-		
21	2	2 июня	10	10	4	1	1	=G21/C21		35	35	0.46	27		
22	3	3 июня	15	15	8	2	2	0.13	=G22+(F22*D22)/E22			0.61	42		
23	4	4 июня	24	24	13	4	4	0.17	11	=I23/H23		0.77	17		
24	5	5 июня	26	26	12	7	9	0.35	24	70	21	0.58	25		
25	6	6 июня	22	22	11	8	8	0.36	24	66	21	=I26/(I25-G25+D25)			
26	7	8 июня	27	27	11	9	5	0.19	27	146	67	0.64	=J27-L26*(J26-C26+D26)		
27	8	9 июня	32	32	11	8	8	0.25	31	125	48	0.67	13		
28	9	10 июня	34	34	10	7	13	0.38	37	96	31	1.00	6		
29	10	11 июня	37	37	6	6	21	0.57	58	102	36	0.34	17		
30	11	12 июня	31	31	3	1	15	0.48	25	52	24	-	-		
31	12	18 июня	7	7	-	-	5	-	-	-	-	-	-		
32															
33										$N_{общ}$	= J21+СУММ(M21:M29)				
34															

Рис. 4. Расчет демографических параметров по модели Джолли-Себера в среде MS Excel. Рамкой выделен блок исходных переменных (рис. 3), обозначения даны в тексте.

Fig. 1. Calculation of the demographic parameters by Jolly-Seber model in MS Excel. Frame allocates a block of original data (from fig. 3). α_i is proportion of marked individuals in sample of n_i ; M_i is total numbers marked individuals in the population on day i ; N_i is estimate of daily numbers; SE_i is standard error of N_i ; ϕ_i is residence rate from day i to $i+1$; B_i is number of individuals which replenished the population at same time; $N_{общ}$ is estimate of total number of the population.

между отловами. В настоящей работе мы рассчитывали T , подставляя в указанную выше формулу средние значения $\vartheta_i^{1/t}$, где t – число дней между i и $i+1$. Иные, более сложные алгоритмы вычислений, рассмотрены у Б. Табашника (Tabashnik, 1980).

Практическое применение метода Джолли-Себера показало, что модельные параметры зачастую принимают биологически некорректные значения. Так, коэффициент ϑ_i порой оказывается больше единицы, что означает, что к моменту времени $i+1$ на территории, занимаемой популяцией, осталось больше особей, чем их было в момент времени i . Число прибывших бабочек (B_i) при этом часто становится отрицательным, а общая численность может быть меньше числа отловленных особей. Один из таких вариантов показан на рис. 5: отрицательное значение B_i для 3 июля стало причиной заниженной оценки общей численности популяции. Для оптимизации модели использовали программу «Поиск решения» пакета MS Excel. Ввод ограничений для переменных ϑ_i и B_i позволил улучшить результаты вычислений. В некоторых специальных пакетах, например, в программе MARK, реализована аналитическая процедура коррекции коэффициентов убывания численности.

Результаты

Основными демографическими показателями, вычисляемыми методом Джолли-Себера, являются общая численность и половой состав популяции, оценки абсолютной численности для каждой даты исследования, коэффициенты, измеряющие скорость убывания популяции вследствие гибели и эмиграции особей, и время присутствия особи на исследуемой территории. Рассмотрим каждую из этих характеристик, привлекая в качестве примеров исследованные нами виды бабочек. Исходные выборки, полученные в результате эксперимента по мечению особей, содержали информацию о числе отловов каждой особи и времени между этими отловами (табл. 1, рис. 3). Динамика численности популяции в течение репродуктивного периода, рассчитанная по соответствующим алгоритмам (рис. 4), показана на примере перламутровки *B. aquilonaris* (рис. 6). Для значений численности имаго, вычисленным по формулам, даны величины стандартных ошибок (SE_i , у самцов и самок эти значения опущены), в остальных случаях $N_i = n_i$. Таким образом, лет бабочек продолжался 29 дней в 1995 году и 37 дней в 1996 году. Падение численности популяции в середине июля 1996 года была связано с похолоданием, последовавшим за появлением первых особей. Это привело к задержке вылета имаго и к увеличению репродуктивного периода. Вместе с тем продолжительность массового лета оставалась постоянной. Массовый лет длился около 10 дней: с 28 июня по 8 июля в 1995 году и с 24

K17		fx =J5+СУММ(M5:M15)												
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	
1														
2	<i>i</i>	Дата	n_i	s_i	R_i	Z_i	m_i	α_i	M_i	N_i	SE_i	ϕ_i	B_i	
3	1	22 июня	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
4	2	23 июня	28	28	9	-	-	-	-	-	-	-	-	
5	3	24 июня	43	43	13	6	3	0.07	23	327	206	0.68	101	
6	4	25 июня	68	68	16	8	9	0.13	43	325	132	0.51	318	
7	5	26 июня	74	74	20	12	8	0.11	52	485	196	0.57	19	
8	6	27 июня	70	70	15	11	16	0.23	67	295	97	0.40	55	
9	7	28 июня	57	57	14	8	16	0.28	49	173	54	0.76	263	
10	8	29 июня	58	58	9	9	10	0.17	68	394	180	0.33	53	
11	9	1 июля	62	62	12	5	13	0.21	39	185	70	0.51	104	
12	10	2 июля	53	53	8	5	12	0.23	45	199	88	0.46	21	
13	11	3 июля	37	37	7	5	13	0.35	39	112	45	0.74	-15	
14	12	4 июля	23	23	3	4	16	0.70	47	67	32	0.26	11	
15	13	6 июля	14	14	2	1	7	0.50	14	28	17	-	-	
16	14	8 июля	7	7	-	-	5	-	-	-	-	-	-	
17										$N_{общ} =$	1256			

а

M25		fx =СУММ(L25:L35)												
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	
21														
22	<i>i</i>	Дата	n_i	s_i	N_i	ϕ_i	B_i			$N1 = N_i * \phi_i$	$N2 = N1 + B_i$	$(N_i - N2) * 2$	Φ	
23	1	22 июня	4	4										
24	2	23 июня	28	28										
25	3	24 июня	43	43	327	0.68	=E27-F26*(E26-C26+D26)			224			0	
26	4	25 июня	68	68	325	0.51				=F26*E26	325		0	
27	5	26 июня	74	74	485	0.57				276	=J26+G26		0	
28	6	27 июня	70	70	295	0.40				118	295	=(E28-K28)*2		
29	7	28 июня	57	57	173	0.76				131	173		0	
30	8	29 июня	58	58	394	0.33				132	394		0	
31	9	1 июля	62	62	185	0.51				95	185		0	
32	10	2 июля	53	53	199	0.46				91	199		0	
33	11	3 июля	37	37	112	0.54				60	112		0	
34	12	4 июля	23	23	67	0.26				18	67		0	
35	13	6 июля	14	14	28						28		0	
36	14	8 июля	7	7										
37														
38					$N_{общ} =$	1279								

Поиск решения

Установить целевую ячейку:

Равной: максимальному значению значению:

минимальному значению

Изменяя ячейки:

Ограничения:

-
-
-

б

Рис. 5. Настройка параметров модели, описывающей сезонную динамику численности самцов перламутровки *Boloria eunomia* на болоте «Близкое» в 1996 году. В ячейке M13 значение $B_i = -15$ (а), после настройки $B_i > 0$ во всех случаях (б), соответственно выросла оценка общей численности ($N_{общ}$). Φ – значение невязки, другие обозначения даны в тексте.

Fig. 5. The fit of model parameters, which describes the seasonal dynamics of male of fritillaries *Boloria eunomia* on mires “Blizkoe” in 1996. There are $B_i = -15$ in table cell M13 (a) and $B_i > 0$ after fitting (б). Result is increase of the total number ($N_{общ}$). Φ is value of the residual, other symbols see in table 3 and 4.

Таблица 1. Данные об отловах имаго четырех видов булавоусых чешуекрылых.

n_m – число меченых особей; n_r – число повторно отловленных особей; n – число повторных отловов; T – число дней между последовательными отловами особи; T_{max} – максимальные значения; M – средняя арифметическая; S – стандартное отклонение; Me – медиана.

Table 1. The total data on mark-release-recapture of four species of butterflies.

n_m is number of marked individuals; n_r is number of recapture individuals; n is number of recaptures; T is number of days between consecutive captures; T_{max} is the maximum values; M is the mean; S is the standard deviation; Me is median value.

Показатель	<i>L. populi</i> , 1995 г.		<i>B. eunomia</i> , 1995 г.		<i>B. aquilonaris</i> , 1996 г.		<i>P. mnemosyne</i> , 2003 г.	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
n_m	118	5	316	314	690	514	237	96
n_r	23	–	71	76	114	87	106	39
n	25	–	77	83	122	92	151	56
T_{max}	7	–	10	11	12	10	22	19
M_T	3.0	–	3.7	3.2	3.5	3.0	5.0	5.6
S_T	2.0	–	2.3	2.6	2.5	1.6	3.8	4.0
Me_T	2	–	4	2	2	2	5	5

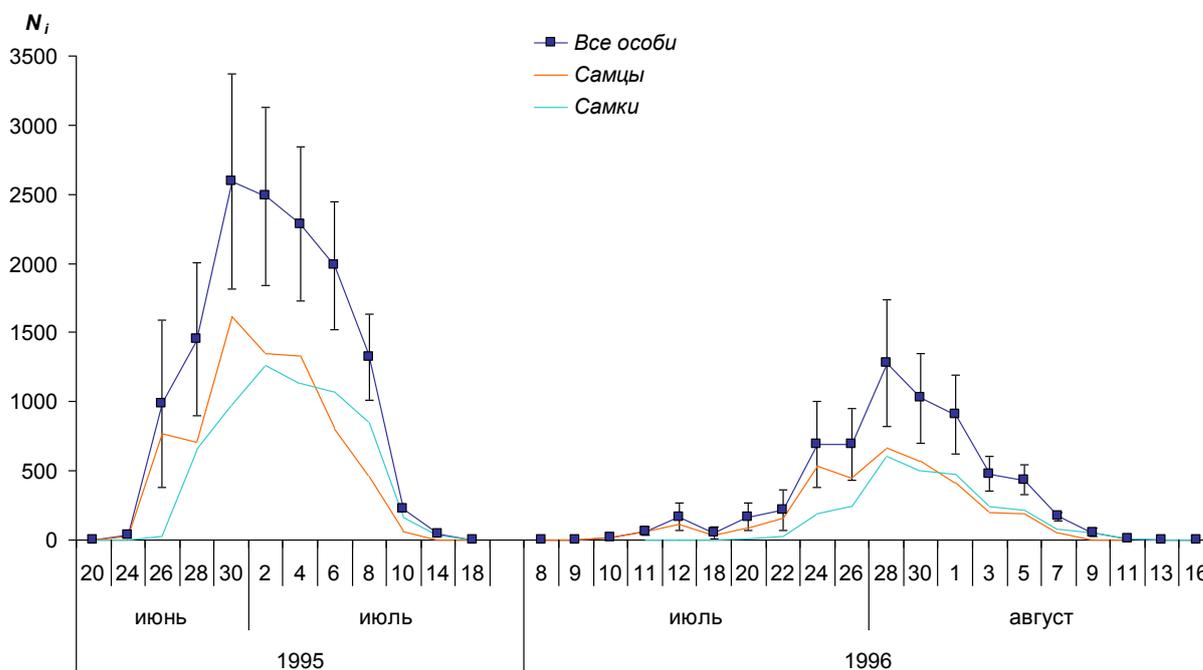


Рис. 6. Динамика численности имаго перламутровки *Boloria aquilonaris* на болоте «Близкое».

Fig. 6. The dynamics of adult fritillary *Boloria aquilonaris* on mires “Blizkoe”. Lines are all individuals, males and females from top to bottom, respectively.

июля по 1 августа в 1996 году. Динамика самцов отличалась от динамики самок. Самцы появлялись на 3–4 дня раньше самок. Причем, вылет самцов происходил одновременно с появлением первых цветущих растений сабельника, а вылет самок с началом его обильного цветения. Устойчивое снижение численности бабочек совпадало с окончанием массового цветения этого растения. В первой половине лета в составе населения исследуемой территории преобладали самцы, в конце лета более многочисленными были самки. Их лет длился примерно на неделю дольше лета самцов.

Изучение динамики численности имаго трех видов перламутровок показало, что с мая по август *B. freija*, *B. eunomia* и *B. aquilonaris* последовательно сменяли друг друга (рис. 7). Перекрывания периодов лета было незначительным. Численность нарастала в направлении от *B. freija* к *B. aquilonaris* (табл. 2). Соотношение самцов и самок в исследованных популяциях варьировало от 1.2 : 1 до 1.9 : 1. Подгонка параметров модели под биологически разумные значения, привела к незначительной коррекции оценок. Значения коэффициентов убывания численности оставались относительно постоянными. Рассчитанное по этим коэффициентам время присутствия особи на исследуемой территории достигало 3 дней. Близкие значения получены и в эксперименте, при этом максимальные время между отловами особи составляло от 7 до 12 дней.

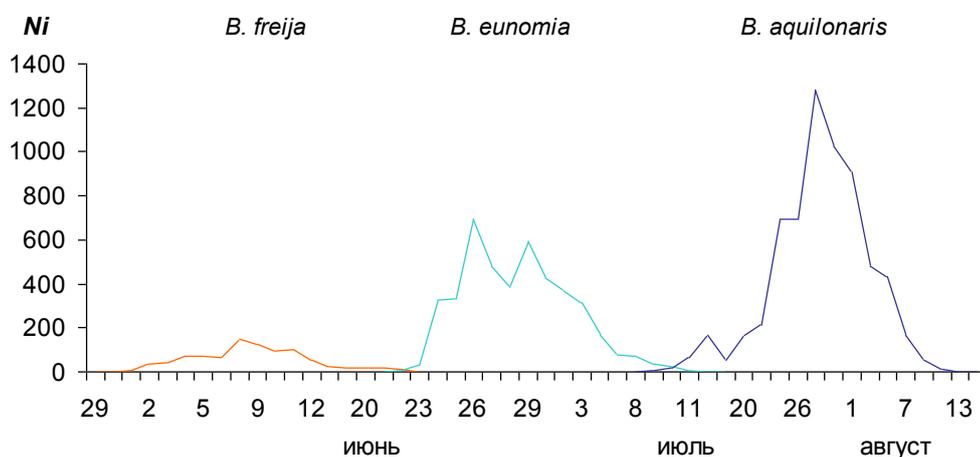


Рис. 7. Смена сезонных аспектов населения перламутровок на болоте «Близкое» в 1996 году.

Fig. 7. Changing seasonal aspects of the fritillary population on mires “Blizkoe” in 1996.

Таблица 2. Общая численность, коэффициент ежедневного убывания и время присутствия особи на исследуемой территории у трех видов перламутровок в 1996 году.

1) общая численность ($N_{общ}$) рассчитана по исходной модели (рис. 5а), 2) оценки после настройки параметров модели (рис. 5б), 3) по Watt et al, 1977 после настройки. $\phi_i^{1/t}$ – коэффициент ежедневного убывания численности, T – время присутствия особи на исследуемой территории, M – средняя арифметическая; S – стандартное отклонение, T_M и T_{max} – среднее и максимальное число дней между отловами особи.

Table 2. Total number, residence rate and residence time of three species of fritillaries on mires “Blizкое” in 1996.

1) total number ($N_{общ}$) is calculated by initial model (fig. 5a), 2) values after fitting of model parameters (fig. 5b), 3) from Watt et al, 1977 after fitting. $\phi_i^{1/t}$ is daily resident rates, T is residence time, M is the mean; S is the standard deviation; T_M и T_{max} are the mean and the maximum values of number of days between consecutive captures.

Показатель	<i>B. freija</i>		<i>B. eunomia</i>		<i>B. aquilonaris</i>		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1) $N_{общ}$, экз	200	111	1256	893	2041	1590	
$N_{общ}$, экз	216	114	1299	893	2041	1590	
2) $SE_{общ}$, экз	121	61	555	449	1028	783	
♂ : ♀	1.9 : 1		1.5 : 1		1.3 : 1		
$N_{общ}$, экз	181	95	1292	853	1882	1599	
3) $SE_{общ}$, экз	99	53	557	414	936	800	
♂ : ♀	1.9 : 1		1.4 : 1		1.2 : 1		
$\phi_i^{1/t}$	M	0.65	0.70	0.53	0.57	0.70	0.62
	S	0.18	0.22	0.14	0.16	0.10	0.06
	T , дни	2.3	2.8	1.6	1.8	2.8	2.1
T_M , дни	2.8	2.9	2.5	2.4	3.5	3.0	
T_{max} , дни	7	8	12	8	12	10	

Обсуждение

Практика применения рассмотренной методики выдвигает на первый план проблему адекватного выбора объекта для популяционного исследования. Первое по важности условие состоит в том, чтобы исследуемая группировка булавоусых чешуекрылых была локализована в пределах одного или нескольких местообитаний с четко выраженными границами (остров, луг, болото, вырубка, и др.). Практически все известные исследования выполнены именно на таких экспериментальных площадках (Settele et al., 2009). Предпринятая нами попытка подтвердить гипотезу об оседлом образе жизни глазка цветочного *Aphantopus hyperantus* (L.), проведя мечение на четырех небольших участках сообщаящихся между собой обширных лугов, закончилась неудачей: из 400 меченых особей повторно была отловлена лишь одна. Основная причина заключалась в быстрой смене населения на исследованных участках. Среда, по-видимому, никак не ограничивала процессы расселения, бабочки везде могли найти необходимые ресурсы для питания и откладки яиц

(Горбач, 2012). Результаты изучения популяций того же вида во фрагментированных ландшафтах были иными. Так, эксперимент с мечением бабочек на лесном лугу в Восточной Англии дал достаточное число повторных отловов, чтобы можно было получить серию оценок абсолютной численности (Pollard, 1977). В сельскохозяйственном ландшафте на севере Швейцарии, где глазок концентрируется на непригодных для обработки участках, разбросанных меж полей и каналов, число повторных отловов доходило до 60 % (Billeter et al., 2003). Исследование, проведенное в Юго-Восточной Финляндии (Valtonen, Saarinen, 2005), показало, что бабочки достаточно долго остаются и в придорожных биотопах, ограниченных древостоями. Из 2000 меченых здесь экземпляров удалось повторно отловить около 17 %. Помимо пространственной локализации, успех предприятия не в последнюю очередь зависит и от величины местообитаний: на больших площадях следует ожидать снижения частоты повторных отловов. Так, у перламутровок *B. eunomia* и *B. aquilonaris*, которых мы изучали на болоте размером более 50 га, отношение числа повторных отловов к числу повторно отловленных особей равнялось единице (табл. 1: $n/n_r \approx 1$), а у парусника *P. mnemosine* в местообитаниях общей площадью менее 20 га, это произведение приближалось к 1.5. В тех случаях, когда виды приурочены к небольшим обособленным местообитаниям, вклад меченых особей может достигать 50 и даже 70 % (Hanski et al., 1996; Musson et al., 1999; Wahlberg et al., 2002). Заметное снижение числа повторных отловов обычно происходит после длительных пауз, возникающих из-за ухудшения погодных условий, но, как показывает опыт, даже двухнедельный перерыв не приводит к полному исчезновению меченых особей с исследуемой территории (Горбач, Кабанен, 2009). И, наконец, численность населения не должна быть слишком низкой или слишком высокой. При низкой численности, как правило, возникают пропуски повторных отловов, из-за которых в последствии невозможно будет выполнить расчеты. При высокой численности приходится метить большое число бабочек, в результате неоправданно возрастает продолжительность и трудоемкость работ. Оптимальное число отлавливаемых особей составляет 50–150 экз. в день на одного исследователя. Во время массового лета перламутровки *B. aquilonaris* нам удавалось метить по 300 бабочек, но на это уходил целый день. Подобное затягивание работ рискованно, поскольку непредвиденная смена погоды может прервать их, не дав сформировать полноценную выборку. Само собой разумеется, что отловы необходимо производить, затрачивая каждый раз равные усилия и, по возможности, охватывая всю площадь исследуемого биотопа. Выборки, полученные в разные дни не должны сильно отличаться по объему, если нет заметного роста или падения численности населения.

Оценки абсолютной численности булавоусых чешуекрылых обычно хорошо согласуются с данными об относительной плотности, получаемыми при учетах имаго на трансектах. Так, Е. Поллард (Pollard, 1977), используя для изучения динамики популяций сенницы *Coenonympha pamphilius* (L.) и глазка *A. hyperantus* метод Джолли-Себера и метод трансект, указал на значимую сопряженную изменчивость тестируемых переменных (значения коэффициентов корреляции (r) варьировали от 0.55 до 0.76 при $p < 0.001$). Для популяции червонца *Lycaena virgaurea* (L.) коэффициент корреляции аналогичных оценок составил 0.92 (Douwes, 1970), для популяции перламутровки *Boloria selene* (D.S.) – от 0.87 до 0.89 (Douwes, 1976). Полученные значения во всех случаях значимо отличались от нуля ($p < 0.001$). Повторив эксперимент с одной из колоний парусника *P. mnemosyne*, мы пришли к аналогичным выводам (рис. 8: $r > 0.96$, $df = 12$, $p < 0.001$). Оценки численности, полученные при пересчете на площадь местообитания, в пяти случаях из восьми не выходили за пределы стандартных ошибок модельных значений. Неожиданно сильная взаимосвязь между переменными, по-видимому, обусловлена оседлостью бабочек и их относительно равномерным размещением на небольшой по размеру территории (Горбач, 2013).

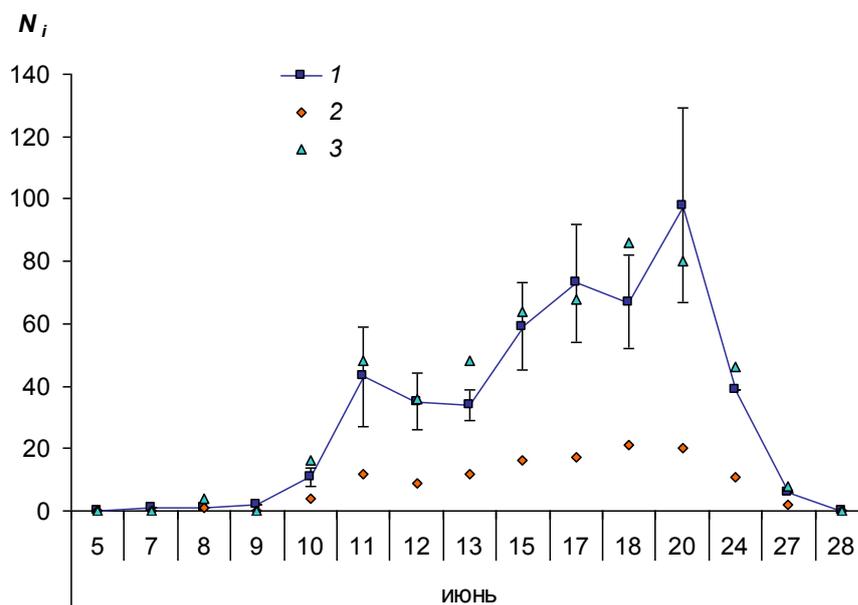


Рис.8. Динамика численности парусника *Parnassius mnemosyne*: 1 – $N_i \pm SE_i$, рассчитанные методом Джолли–Себера по результатам мечения особей; 2 – число особей, зарегистрированных на трансектах; 3 – то же, в пересчёте на общую площадь местообитания.

Fig. 8. The dynamics of adult clouded Apollo *Parnassius mnemosyne*: 1 – daily number of individuals ($N_i \pm SE_i$), calculated by the Jolly-Seber method; 2 – number of individuals, which were counted by transects; 3 – number of individuals after conversion transect data to total square of the habitat.

Для адекватной оценки демографических параметров по данным об отловах рекомендуется использовать выборки с числом особей, помеченных к моменту времени i (m_i), не менее 10. Коэффициент ежедневного убывания численности (ϕ_i) в таких случаях обычно принимает значения в диапазоне до 1. Незначительные превышения могут возникать лишь в краткие периоды быстрого нарастания численности, когда происходит массовый вылет имаго. Подгонка параметров модели под биологически разумные значения актуальна, прежде всего, для малых выборок, когда невозможно выполнить условие $m_i \geq 10$, например, при изучении небольших группировок вида в пространственно разобщенных популяциях (метапопуляциях, Хански, 2010). Другая проблема связана с определением численности для первой ($i = 1$) и последней ($i = l$) дат исследования. Поскольку эти значения невозможно вычислить по модели, предложено использовать методы экстраполяции (Колли, 1979). Оценку численности во время первого отлова, например, можно получить, предположив равенство скоростей роста в начальный период лета имаго: $(\ln N_3 - \ln N_2) / t_{23} = (\ln N_2 - \ln N_1) / t_{12}$, где t_{23} и t_{12} время в днях между вторым и третьим, первым и вторым отловами, соответственно. Значения N_2 и N_3 известны, следовательно, можно вычислить N_1 . Точно таким же способом определяют N_l для последнего отлова. Этот подход, в основу которого положена классическая экспоненциальная модель роста, на практике зачастую не оправдывает себя. Дело в том, что реальная скорость увеличения численности имаго в начальный период лета может быть столь высока, что оценка для первой даты оказывается существенно меньше числа отловленных особей. В самом конце эксперимента, наоборот, скорость уменьшения численности бывает такой низкой, что экстраполяция дает завышенные оценки, откладывая дату завершения лета на неправдоподобно большой срок. Мы видим два возможных выхода из такой ситуации. Первый заключается в том, чтобы использовать среднюю скорость, вычисленную для более широкого, чем в оригинале, диапазона, например, для начального периода от N_2 до N_4 , или даже до N_5 . Второй подход, реализованный в данной работе, предполагает, что $N_1 = n_1$ и $N_l = n_l$. Численность имаго в крайние даты обычно невелика, поэтому погрешности таких допущений не являются критическими.

Использованный нами способ определения коэффициента ежедневного убывания численности популяции ($\phi_i^{1/t}$) также отличается от других подходов простотой вычислений. Единственным эмпирическим показателем, по которому можно судить об адекватности оценок $\phi_i^{1/t}$, а значит и ϕ_i , является среднее число дней между отловами меченых особей. Этот показатель должен коррелировать со временем, вычисленным по средней от $\phi_i^{1/t}$, и быть больше него по значению, так как в последнем случае речь идет обо всех особях, в том числе и тех, что не попались ни разу или пропали сразу после мечения. Выдвинутым

требованиям, как правило, отвечают все известные варианты коэффициентов ежедневного убывания численности (Tabashnik, 1980), поэтому невозможно оценить преимущества тех или иных подходов по существу. И поскольку применение сложных алгоритмов на практике не гарантирует большей точности оценок, то простые методы кажутся более предпочтительными. Значимость отличий численности самцов и самок оценивают, сравнивая модельные значения N_{mi} и N_{fi} с альтернативным распределением частот (критерий χ^2).

Заключение

Метод Джолли-Себера является одним из наиболее информативных способов описания хода демографических процессов в популяциях. По частоте повторных отловов меченых особей данный подход позволяет получать серии значений абсолютной численности, оценивать интенсивность элиминации и пополнения популяции за время между посещениями исследуемой территории. К популяциям бабочек метод Джолли-Себера подходит лучше других: в условиях, когда за относительно короткое время численность имаго сначала многократно увеличивается, а затем падает до нуля, адекватность оценок могут обеспечить лишь отловы, многократно повторяемые на протяжении всего периода лета. Наиболее важными показателями, которые вычисляют, опираясь на полученные переменные, являются общая численность и соотношение полов. Ежедневная элиминация в изученных популяциях бабочек оценивается в 30–50 % особей в среднем за сезон. Сравнение коэффициентов убывания численности, полученных, например, для разных сезонов и популяций или для близкородственных видов, населяющих одно и то же местообитание, может быть весьма полезным, особенно, если имеются данные о пространственной структуре изучаемых группировок и перемещениях особей. Использование MS Excel позволяет лучше понять суть производимых вычислений и, в случае необходимости, настраивать модельные параметры, используя процедуру оптимизации.

Библиография

- Горбач В. В. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) [The seasonal dynamics and sex ratio of a population of the fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae)] // Зоол. журн., 1998. Т. 77, № 5. С. 576–581.
- Горбач В. В. Пространственная структура популяции и подвижность имаго перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) [Spatial distribution of a population and mobility of imago of the fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae)] // Экология. 2011. № 4. С. 289–296.
- Горбач В. В. Внутрипопуляционная изменчивость элементов рисунка на крыльях глазка цветочного *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Satyridae) [A changeability of wing pattern elements in a population of ringlet butterfly *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Satyridae)] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 6. С. 27–31.
- Горбач В. В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии [The fauna and ecology of butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) in Karelia]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 254 с.
- Горбач В. В., Кабанен Д. Н. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья [Spatial organization of the clouded apollo population (*Parnassius mnemosyne*) in Onega like basin] // Зоол. журн., 2009. Т. 88, № 12. С. 1493–1505.
- Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С. К экологии тополевого ленточника *Limenitis populi* (Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии [On the ecology of the poplar admiral (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) in Eastern Fennoscandia] // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 11. С. 1340–1349.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных [Analyses of vertebrate populations]. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний [The shrinking world: ecological consequences of habitat loss]. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.
- Arnason A. N., Schwartz C. J. Using POPAN-5 to analyse banding data // Bird Study. 1999. V. 46, Suppl. S. 157–168. <http://www.cs.umanitoba.ca/~popan/>

- Billeter R., Sedivy I., Diekotter T. Distribution and dispersal patterns of the ringlet butterfly (*Aphantopus hyperantus*) in an agricultural landscape // Bulletin of the Geobotanical Institute ETH. 2003. V. 69. P. 45–55.
- Brussard P. F., Ehrlich P. R. Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyriinae) // Ecology. 1970. V. 51, № 5. P. 880–885.
- Cook L. M., Brower L. P., Croze H. J. The accuracy of a population estimation from multiple recapture data // J. Anim. Ecol. 1967. V. 36, № 1. P. 57–60.
- Douwes P. Size of, gain to and loss from a population of adult *Heodes virgaurea* L. (Lep., Lycaenidae) // Entomol. Scand. 1970. V. 1. P. 225–247.
- Douwes P. An area census method for estimating butterfly population numbers // J. Res. Lepid. 1976. V. 15, № 3. P. 146–152.
- Dowdeswell W. H., Fisher R. A., Ford E. B. The quantitative study of population in the Lepidoptera. 1. *Polyommatus icarus* Rott. // Ann. Eugenics. 1940. V. 10, № 1. P. 123–136.
- Dowdeswell W. H., Fisher R. A., Ford E. B. The quantitative study of population in the Lepidoptera. 2. *Maniola jurtina* L. // Heredity. 1949. V. 3, № 1. P. 67–84.
- Ehrlich P. R. Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly // Science. 1961. V. 134. P. 108–109.
- Ehrlich P. R., Davidson S. E. Techniques for capture-recapture studies of Lepidoptera populations // J. Lepidopt. Soc. 1960. V. 14. P. 227–229.
- Ehrlich P. R., Hanski I. (eds.) On the wings of checkerspots: a model system for population biology. Oxford: Oxford University Press, 2004. 371 p.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. The differentiation of populations // Science. 1969. V. 165. P. 1228–1232.
- Ford H. D., Ford E. B. Fluctuation in numbers, and its influence on variation, in *Melitaea aurinia* Rott. (Lepidoptera) // Trans. R. Entomol. Soc. Lond. 1930. V. 78, № 2. P. 345–351.
- Gall L. F. The effects of capturing and marking on subsequent activity in *Boloria acrocynema* (Lepidoptera: Nymphalidae), with a comparison of different numerical models that estimate population size // Biol. Conserv. 1984. V. 28, № 2. P. 139–154.
- Hanski I., Kuussaari M., Nieminen M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia* // Ecology. 1994. V. 75, № 3. P. 747–762.
- Harding P. T., Green S. V. Recent surveys and research on butterflies in Britain and Ireland: a species index and bibliography. Hantingdon: Biological Records Centre, 1991. 42 p.
- Jolly G. M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model // Biometrika. 1965. V. 52, № 1–2. P. 225–247.

- Mousson L., Nève G., Baguette M. Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) in Belgium. // Biol. Conserv. 1999. V. 87, № 3. P. 285–293.
- Pollard E. A method for assessing changes in the abundance of butterflies // Biol. Conserv. 1977. V. 12, № 2. P. 115–134.
- Pollock K.H., Nichols J.D., Brownie C., Hines J.E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments.// Wildlife Monographs. 1990. V 107. 97 p. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/jolly.html>
- Seber G. A. F. A note the multi-sample recapture census // Biometrika. 1965. V. 52, № 1–2. P. 249–259.
- Settele J., Shreve T., Konvička M., Van Dyck H. (eds.). Ecology of Butterflies in Europe. Cambridge University Press, 2009. 526 p.
- Singer M. C., Wedlike P. Capture does affect probability of recapture in a butterfly species // Ecol. Entomol. 1981. V. 6, № 2. P. 215–216.
- Tabashnik B. E. Population structure of pierid butterflies, III. Pest population of *Colias philodice eriphyle* // Oecologia. 1980. V. 47, № 2. P. 175–183.
- Valtonen A, Saarinen K. A highway intersection as an alternative habitat to a meadow butterfly: effect of mowing, habitat geometry and roads on the ringlet (*Aphantopus hyperantus*) // Ann. Zool. Fenn. 2005. V. 42, № 5. P. 545–556.
- Wahlberg N., Klemetti T., Selonen V., Hanski I. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies // Oecologia. 2002. V. 130, № 1. P. 33–43.
- Watt W. B., Chew F. S., Snyder L. G. F., Watt A. G., Rothschild D. E. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane *Colias* species // Oecologia. 1977. V. 27, № 1. P. 1 – 22.
- White G. C., Burnham K. P. Program MARK: survival estimation from population of marked animals // Bird Study. 1999. V. 46, Suppl. S. 120-139. URL: <http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm>

The study of population dynamics by the Jolly-Seber method in the butterflies (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea)

Gorbach Vyacheslav

Petrozavodsk State University, gorbach@psu.karelia.ru

Summary. Mark-release-recapture techniques were used to study of the seasonal dynamics in five butterfly species. The absolute numbers and rate of elimination and replenish process in the populations were estimated by Jolly-Seber method. The experience of field investigations and analysis of the experimental data are summarized and the way of optimizing the model parameters in MS Excel are suggested in this paper.

Key words: butterflies, mark-recapture studies, stochastic model of population dynamics, the Jolly-Seber method, absolute numbers, elimination and replenishment in populations.