

УДК 598.126.3:591.526:51-76

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОСТРОВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA BERUS*)

© 2008 г. А. В. Коросов

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск 185640, Россия

e-mail: korosov@psu.karelia.ru

Поступила в редакцию 09.02.2007 г.

С помощью методов повторного отлова меченых особей и имитационного моделирования определены ключевые демографические параметры популяции обыкновенной гадюки (*Vipera berus* (L. 1758)) на о-ве Кижы (Онежское оз., Карелия), показано сокращение ее численности вследствие деградации сельскохозяйственного ландшафта и возрастающей рекреационной нагрузки.

Динамику популяций животных можно описать в точных количественных терминах лишь с использованием абсолютных оценок числа особей разного пола и возраста. На этой основе можно создать модели перераспределения “живого вещества” (как в популяции, так и в зооценозе), параметры которых имеют ясный биологический смысл. Для расчета абсолютных показателей проводятся мечение и повторный отлов животных (непосредственный подсчет всех особей популяции для диких видов обычно невозможен). При этом предполагается, что в период проведения работ вероятность отлова всех особей исследуемой популяции остается примерно одинаковой, а их гибель отсутствует (Коли, 1979). Однако при краткосрочных учетах северных рептилий часть животных невозможно обнаружить, поскольку они довольно длительный период времени проводят в укрытиях, не появляясь на поверхности для охоты или баскинга (Замолотчиков, Колосова, 1995). В этом случае нарушается первое требование. Его можно было бы выполнить при проведении повторных отловов через несколько месяцев, в течение которых осуществится естественная ротация животных. Однако к этому времени часть особей уже погибнет, т.е. нарушится второе условие.

Существуют алгоритмы (Бейли, Зебера), которые учитывают гибель и пополнение популяции, но они используют в расчетах лишь небольшую часть полевых материалов и требуют высокой частоты повторных отловов. Обойти эти препятствия позволяют арифметические имитационные модели происходящих в популяции многолетних процессов, основанные на простом уравнении Петерсена и дополненные блоками описания гибели и пополнения популяции (Коросов, 2002). Интересно было использовать эту методику в отношении обыкновенной гадюки (*Vipera berus* (L. 1758)). Популяционные характеристики этого

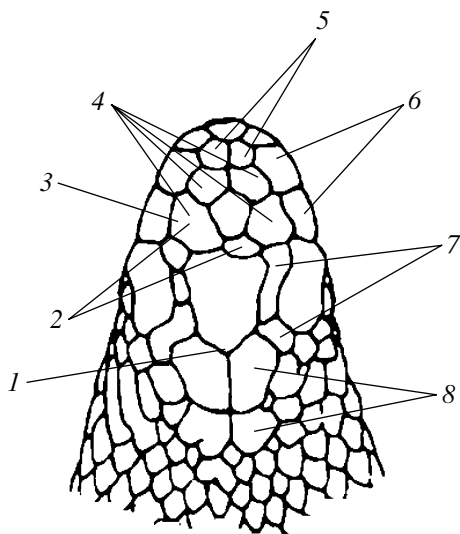
вида сегодня почти столь же мало изучены, как и 60 лет назад (Volsøe, 1944). Лишь в последнее время появились публикации с оценками демографических параметров (Madsen, 1989; Замолотчиков, 1993; Lindell, Forsman, 1996).

Цель нашего сообщения – описать многолетнюю динамику абсолютной численности островной популяции обыкновенной гадюки и оценить ее основные демографические параметры (соотношение полов, уровень смертности) с помощью имитационной модели.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на о-ве Кижы Кижского архипелага (Онежское оз., Карелия, 35°15' в.д., 62° с.ш.). В течение 16 лет (1991–2006 гг.) весной и осенью проводили маршрутные учеты (ширина учетной полосы 4 м). Места встречи гадюк картировали, при отлове определяли размеры, пол, окраску и фотографировали пилеус, который предложен для индивидуального распознавания особей при повторных отловах (Neumaier, 1987). Всех животных выпускали в месте поймки. В базу фотографий вносили и сканограммы пилеуса найденных выползков (вылинок).

Пилеус каждой особи был описан в числовых кодах (Коросов, 2005). В его состав входят как постоянные по топографии крупные щитки (лобный, надглазничные, краевые), так и мелкие роговые пластинки, заключенные между основными, число которых подсчитывали. Мы выделили следующие 16 групп щитков, пригодных для индивидуального описания гадюк (рис. 1). Межтеменные щитки (*ip*, варьируют у разных особей от 0 до 3 шт.) не касаются ни туловищных, ни лобно-теменных. Мелкие лобно-теменные щитки (*fp*, 0–5) лежат между лобным и теменными. Приглазничные левые (*pos*, 0–7) сплошным рядом лежат между левым надглазничным и лобным; первый



**Рис. 1.** Элементы числового кода пилеуса обыкновенной гадюки: 1 – *fp*, 2 – *pf1*, 3 – *pfs1*, 4 – *pf2*, 5 – *a*, 6 – краевые, 7 – *pod*, 8 – *pd*.

из них касается первого краевого, последний касается одновременно трех щитков – надглазничного, лобного и теменного. Приглазничные справа (*pod*, 0–7) выделяются по аналогичным критериям справа от лобного. Если лобный щиток прикасается к левому (или правому) надглазничному, то коду *pos* (или *pod*) приписывается значение 0. Предлобные первого ряда, (*pf1*, 1–6) обязательно касаются лобного, не входят в состав приглазничных. Предлобные второго ряда, (*pf2*, 3–8) обязательно касаются краевых и апикальных, могут включать щитки из *pf1*, но не включают приглазничные. Предлобные (*pf*, 4–20) – все не приглазничные щитки, лежащие между краевыми, апикальными и лобным. Между лобным и ближними краевым выделяли цепочку предлобных щитков слева (*pfs1*, 1–3) и справа (*pdf1*, 1–3). Между лобным и дальним краевым подсчитывали число предлобных щитков слева (*pfs2*, 1–4) и справа (*pdf2*, 1–4). Теменные левые (*ps*, 1–5) и правые (*pd*, 1–5) щитки занимают область, лежащую позади лобного щитка и примерно равную его длине, они не включают щитки косых рядов шеи. Апикальные (*a*, 1–4) замыкают спереди ряд краевых. Левый апикальный (*as*, 1–2) и правый апикальный (*ad*, 1–2) щитки иногда составлены из двух ясно различимых слившихся щитков. Полный код для особи № 1034, изображенной на рис. 1, следующий: год, пол, цвет, *ip*, *fp*, *pos*, *pod*, *pf1*, *pf2*, *pf*, *ps*, *pd*, *a*, *as*, *ad*, *pfs1*, *pdf1*, *pfs1*, *pdf1* = 1034, 1999, f, b, 0, 0, 3, 3, 2, 4, 6, 2, 2, 2, 1, 1, 1, 2, 1, 2. Коды всех особей были внесены в базу данных среды Excel. Поиск дублей выполняли с помощью процедуры “Автофильтр” (со сменой приоритета разных ключей); для окончательной идентификации сличали фотографии.

Электронные карты местообитаний, маршрутов, мест расположения укрытий (каменных гряд, по-местному “ровниц”), обнаружения и отлова гадюк на о-ве Кижы строили в среде MapInfo. Для построения векторных карт выделов основных биотопов на острове дешифрировали аэрофотоснимки, сделанные в 1969 и 2004 гг. Используя эти карты, с помощью ГИС-технологий (Коросов, Коросов, 2006) были получены выборки чисел, характеризующих встречаемость гадюк по биотопам, в буферных зонах вокруг болот.

Всего за 16 лет на маршрутах (635 км) встретили 3570 взрослых гадюк (табл. 1), из которых отловили 2353 экз. (1191 самку и 1162 самца) старше 3 лет. Среди этих взрослых 1901 особь отловлена один раз, 365 – два, 75 – три, 12 – четыре раза. В расчеты вошли данные 160 повторных отловов самок и 216 – самцов (табл. 2, 3) (из анализа исключены 55 ювенильных особей с массой тела <35 г). Однажды помеченные гадюки встречались как в год мечения (эти цифры не используются в наших расчетах), так и в последующие годы, даже спустя 10 лет. Например, в 1995 г. поместили 173 самки, на следующий год отловили 13 из них, а 1 экз. – в 2006 г.

На о-ве Кижы основными укрытиями для гадюк служат рукотворные небольшие каменные гряды, расположенные в основном на суходольных лугах (нами обнаружено 896 шт.). Змеи свободно перемещаются между ними, не образуют массовых скоплений даже на зимовках и довольно равномерно распределены по территории, занятой суходольными лугами (60% от территории острова). Учетные маршруты охватывали большую часть каменных гряд (рис. 2), что, на наш взгляд, обеспечивает примерно одинаковую вероятность обнаружения меченых особей.

В нашем распоряжении имеются следующие эмпирические данные за каждый год: число отловленных (*n*), число меченых (*M*) и число повторно отловленных гадюк, помеченных в предыдущие годы ( ${}^3m$ ) (табл. 2, 3). Варьирование объемов повторных отловов вызвано разнообразными факторами. Для учета некоторых из них (смертность, рождаемость, различия в поведении разнополых животных) строили разные варианты модели. Множество других факторов (сроки учета, локализация маршрутов, особенности фенологических процессов, погодные условия и др.) рассматривали как неизбежный стохастический шум, нивелировать который и была призвана имитационная модель.

Задачу решали в два этапа. Сначала на электронном листе Excel была построена модель, которая имитировала сохранение части особей в течение одного года, гибель некоторых из них, появление новых половозрелых гадюк, а также начальные и повторные отловы животных (Ко-

**Таблица 1.** Учеты гадюк на о-ве Кизи в 1991–2006 гг. и основанная на них оценка абсолютной численности вида (*N*) на площади 100 га (луга)

Год	Маршруты		Колич. встреченных особей			Оценка численности популяции <i>N</i> , экз.
	число	длина, км	всего, экз.	экз./км	экз./га	
1991	2	10	21	2	5	502
1992	8	17	65	4	9	936
1993	24	48	287	6	15	1489
1994	31	77	348	5	11	1131
1995	33	81	561	7	17	1727
1996	27	65	496	8	19	1910
1997	23	57	332	6	15	1460
1998	36	56	475	8	21	2110
1999	16	22	87	4	10	993
2000	10	30	107	4	9	898
2001	21	38	224	6	15	1468
2002	10	20	88	4	11	1091
2003	8	14	44	3	8	786
2004	5	24	68	3	7	723
2005	13	49	181	4	9	920
2006	9	36	186	5	13	1295
Средняя	17	40	223	5	12	1215
Всего	276	645	3570			

**Таблица 2.** Число повторно отловленных ( $\varnothing m$ ) самок обыкновенной гадюки на о-ве Кизи в 1991–2006 гг.

Количество меченых самок, <i>M</i> , экз.	Колич. отловленных самок, экз.															
	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	
	23	85	67	187	170	47	97	30	61	78	31	37	26	97	118	
1991	8	1														
1992	22			2	2	1	2						1			
1993	85		4	8	5											
1994	63			4	5	2	1	1	2							
1995	173				13	6	7	3	1	1	1				1	
1996	145					3	13	7	2	3		3	1	3		
1997	35						1	1		1			1			
1998	73							3	4	4						
1999	15								2	2	1					
2000	50											2	1	1	2	
2001	67												3	1	4	
2002	26													1	3	
2003	31														3	
2004	21														3	
2005	82														3	
2006	106															

**Таблица 3.** Число повторно отловленных ( $m$ ) самцов обыкновенной гадюки на о-ве Кижы в 1991–2006 гг.

Количество меченых самцов, $M$ , экз.	Колич. отловленных самцов, экз.														
	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
	25	15	79	170	81	169	140	36	32	70	36	89	40	85	57
1991	10		1												
1992	25		2	1	2		1								
1993	13			3		1									
1994	77				16	7	9	7							
1995	149					7	9	6	1	2	4	1			
1996	67						13	11	2	1		1			
1997	136							38	9	2			1	1	
1998	78								4	1	4	1	1	1	1
1999	20									1	2			1	
2000	27										3	1	2	1	1
2001	59											6	8	1	1
2002	24												5	1	1
2003	71														2
2004	35														1
2005	80														3
2006	47														

росов, 2002). Параметры модели сперва назначали, исходя из теоретических соображений и имеющихся сведений. На втором этапе их значения уточняли с помощью процедуры оптимизации. В табл. 4–7 представлен ход расчета и окончательный вариант модели для самок; то же сделано для самцов (табл. 8).

Расчет многолетнего ряда численности начинается с опорного значения  $N_{1991}$ , которое служит и первым параметром модели. Численность популяции в следующие годы выражена формулой сохранения особей предыдущего года за вычетом погибших и при добавлении гадюк, ставших взрослыми:  $N_{i+1} = N_i - N_{di} + N_{bi}$ . Такой способ расчета динамики (от прошлого – в будущее) можно назвать прямым. Доля погибших особей составляет (годовую) удельную смертность  $d_i = N_{di}/N_i$ . Доля особей, ставших половозрелыми и пополнивших популяцию, равна  $b_i = N_{bi}/N_i$ . Так, расчетное число самок в 1994 г. составило  $N_{1994} = 1595$  экз., в течение 1995 г. погибло 419 особей, 442 самки стали взрослыми, их численность на острове в 1995 г. составила  $N_{1995} = 1595 - 419 + 442 = 1619$  экз., смертность равна  $d_i = 419/1595 = 0.26$ , а пополнение –  $b_i = 0.27$  (табл. 7).

В течение каждого  $i$ -го года ( $i = 1991, 1992, \dots, 2006$  г.) из популяции численностью  $N_i$  особей от-

лавливали  $n_i$  животных (например, в 1995 г. – 187 самок, табл. 2). Впервые отловленные в данном году гадюки регистрировались как меченые ( $M_i$ ). Поскольку в отловах ( $n_i$ ) присутствуют ранее меченные особи ( $m_i$ ), то число впервые помеченных в данном году гадюк ( $M_i$ ) меньше объема выборки  $M_i = n_i - m_i$  (из  $n_{1995} = 187$  самок отлова 1995 г. 2 экз. было помечено в 1992 г., 8 и 4 – в 1993–1994 гг., всего вновь помечено  $M_{1995} = 173$  экз.) (табл. 2). Очевидно, что смертность среди меченых особей пропорциональна популяционной удельной смертности текущего года ( $d_i M_{i-1}$  или  $d_{i+1} M_i$ ), т.е. число гадюк, помеченных в  $i$ -м и доживших до  $i+1$ -го года, составляет:  $M_{i+1} = M_i - d_{i+1} M_i$ . Согласно расчетам из 63 особей, помеченных в 1994 г., в 1995 г. выжило  $M_{1995} = 63 - 0.26 \times 63 = 47$  экз. (табл. 4).

В отловах очередного года объемом  $n_{i+1}$  число меченых особей равно  $m_{i+1}$ . Это значение можно выразить, используя формулу Петерсона (Коли, 1979):  $m_{i+1}/n_{i+1} = M_{i+1}/N_{i+1}$ . Отсюда число меченых животных в пробе равно:  $m_{i+1} = n_{i+1} M_{i+1}/N_{i+1}$ . Так, для 1995 г. получаем  $m_{1995} = n_{1995} M_{1995}/N_{1995} = 187 \times 47/1619 = 5.4$  экз. Вводя формулы в ячейки листа Excel для всех лет отлова, получаем таблицу ожидаемых значений повторных встреч меченых гадюк (табл. 5).

Смысл второго шага моделирования состоял в том, чтобы подобрать такие значения начальной численности ( $N_0$ ), ежегодной гибели ( $N_{di}$ ) и пополнения ( $N_{bi}$ ) животных, чтобы для всех лет наблюдений расчетное число повторно отловленных меченых особей ( $m$ ) максимально близко соответствовало бы числу реально отловленных меченых гадюк ( ${}^am$ ). Для этого использовали программу “Поиск решения”, встроенную в Excel, которая реализует численные методы оптимизации (Шуп, 1990; Коросов, 2002a). С помощью этой программы вычисляются новые значения параметров, при которых различия между расчетными ( $m$ ) и эмпирическими ( ${}^am$ ) данными возврата меток оказываются минимальными.

Для вычисления различий использовали евклидову меру  $\Phi = ({}^am_i - m_i)^2$ . Например, если расчетное число гадюк, помеченных в 1994 г. и повторно отловленных в 1995 г. составляло 5.4 экз., а реально было отловлено 4 особи, величина различий составила  $\Phi = (4 - 5.4)^2 = 1.95 \approx 2$  (табл. 6). В целом для всех лет  $\Phi = \sum ({}^am_i - m_i)^2$ . Стартовые значения гибели и пополнения перед точной настройкой модели задавались равными и одинаковыми для всех лет, исходя из ранее полученных оценок смертности (Коросов, 2005): для самок  $d \approx 0.2$ , для самцов  $d \approx 0.4$ . Например, модель для самок начинали настраивать при начальном значении численности  $N_{1991} = 2000$  экз. и 16 парах одинаковых значений  $N_{di} = 400$ ,  $N_{bi} = 400$ . Направленно изменяя ряды значений  $N_i$ ,  $N_{di}$ ,  $N_{bi}$ , программа оптимизации стремится свести к нулю различия между моделью и реальностью:  $\Phi \rightarrow 0$ . После окончательной настройки в данном варианте модели получили  $\Phi = 126$ . Учитывая неодинаковую репрезентативность значений  $m$  (табл. 2, 3), полученных для разных объемов первичной и вторичной проб, в формулу ввели “веса”, равные проведению:  $n_i n_j$ . Для примера имеем:  $\Phi_{1994,1995} = 67 \times 193 \times (4 - 5.4)^2 = 25\,155$ ; для всех лет  $\Phi = 782\,718$ .

Помимо весов, в модель вводился ряд ограничений, которые не сужали возможностей описания, но позволяли параметрам модели не выходить за рамки реалистичных значений. Объемы смертности и пополнения популяции должны быть положительными  $N_{di} \geq 0$ ,  $N_{bi} \geq 0$ , а их скорости – меньше единицы ( $0 \leq d \leq 1$ ,  $0 \leq b \leq 1$ ). Кроме этого, созревших особей не может быть больше, чем сеголетков, родившихся и ушедших на зимовку 4 года назад ( $N_{bi} < N_{juv,i-3}$ ). По нашим данным (Коросов, 2001), доля успешно зимующих сеголетков составляет около 20% от родившихся. Прест (I. Prestt, 1971) приводит близкое значение 12%. Число всех новорожденных, в свою очередь, равно произведению общей плодовитости (на о-ве Кижы 7.6 экз./самка, Коросов, 2005) на число беременных самок. В связи с 2- и 3-летним цик-

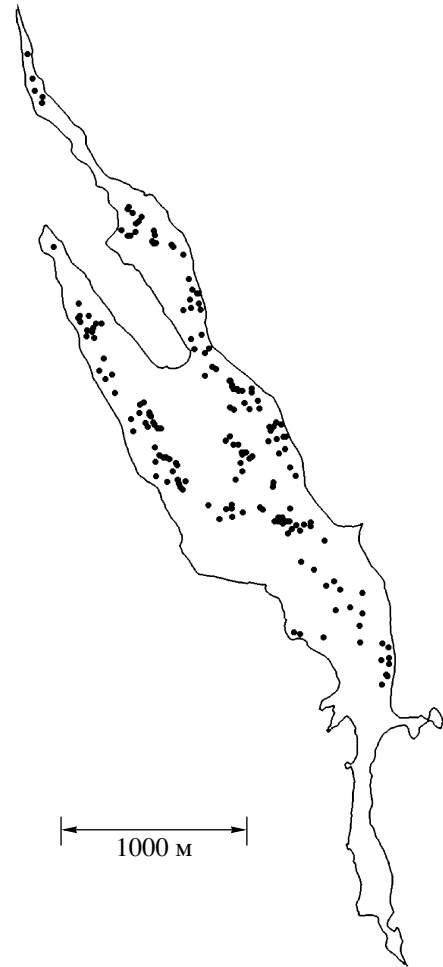


Рис. 2. Места обнаружения гадюки в восточной части о-ва Кижы, 1995 г.

лом размножения (Biella, 1979) их доля составляет около трети от числа всех взрослых самок в популяции. Расчеты максимально возможного числа особей в возрасте 4 лет, вошедших в состав взрослых, например, в 1999 г., выполнялись следующим образом. В 1995 г. насчитывалось 1619 самок ( $N_{1995}$ ) (табл. 7), находим число беременных самок  $N_{p1995} = 1619/3 = 540$ , число новорожденных самок  $N_{n1995} = 540 \times 7.6/2 = 2051$  и число переживших зиму  $N_{s1995} = 2051 \times 0.2 = 410$  экз. Значит, в модели должно выполняться условие  $N_{b1999} < 410$  экз. (для расчетов за 1992, 1993, 1994 гг. использовали значение  $N_{b1991}$ ). Объемы пополнения для обоих полов мы приняли одинаковыми ( $N_{bit} = N_{bim}$ ), поскольку в трех исследованных нами пометах доли новорожденных самок и самцов были близкими (44 и 56%, соответственно). Несущественное преобладание в помете либо самок, либо самцов отмечалось и ранее (Volsøe, 1944; Biella, 1979). В модели для самцов использовали расчетные значения из модели самок. Мы отказались от предварительной фильтрации материалов, т.к. рассмотренная мо-

**Таблица 4.** Расчетное число меченых самок гадюк ( $M$ ), оставшихся в популяции

Количество меченых самок, $M$ , экз.	Колич. отловленных самок, $n$ , экз.														
	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
	23	85	67	187	170	47	97	30	61	78	31	37	26	97	118
1991	8	2	2	2	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1992	22	22	22	16	8	8	6	6	2	1	1	1	1	1	0
1993	85	85	85	63	30	30	24	24	9	5	4	3	3	3	1
1994	63		63	47	22	22	18	18	6	4	3	3	2	2	1
1995	173			173	82	82	67	67	24	14	12	9	9	9	2
1996	145				145	145	118	118	42	25	21	16	16	15	4
1997	35					35	28	28	10	6	5	4	4	4	1
1998	73						73	73	26	16	13	10	10	10	2
1999	15							15	5	3	3	2	2	2	0
2000	50								50	30	25	20	19	18	4
2001	67									67	54	43	42	41	9
2002	26										26	21	20	20	4
2003	31											31	30	29	7
2004	21												21	20	5
2005	82													82	19
2006	106														106

**Таблица 5.** Расчетное число повторно отловленных самок гадюки ( $m$ )

	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
1991	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992		1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1993			4	7	5	1	3	1	1	1	0	0	0	0	0
1994				5.4	4	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0
1995					13	4	7	2	2	2	0	0	0	1	0
1996						6	12	4	4	3	1	1	0	1	1
1997							3	1	1	1	0	0	0	0	0
1998								2	2	2	0	0	0	1	0
1999									0	0	0	0	0	0	0
2000										3	1	1	0	2	1
2001											2	2	1	3	1
2002												1	1	2	1
2003													1	2	1
2004														2	1
2005															3

дель ориентируется на самые репрезентативные данные, отображая усредненную динамику изучаемых параметров.

В зависимости от стартовых условий и структуры разработанной модели был получен набор возможных траекторий динамики численности.

**Таблица 6.** Отличия эмпирического и расчетного количества повторно отловленных самок гадюки ( ${}^3m - m$ )<sup>2</sup>

	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
1991	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992		2	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0
1993			0	1	0	2	6	1	1	0	0	0	0	0	0
1994				1.95	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0
1995					0	6	0	1	1	0	0	0	0	1	0
1996						10	0	10	2	0	1	5	0	3	0
1997							4	0	1	0	0	0	1	0	0
1998								0	3	5	0	0	0	1	0
1999									2	3	1	0	0	0	0
2000										11	1	1	0	0	2
2001											1	3	0	0	2
2002												0	0	2	0
2003													1	0	4
2004														0	5
2005															0

Сумма = 126

**Таблица 7.** Расчетная динамика численности самок обыкновенной гадюки в 1991–2006 г.

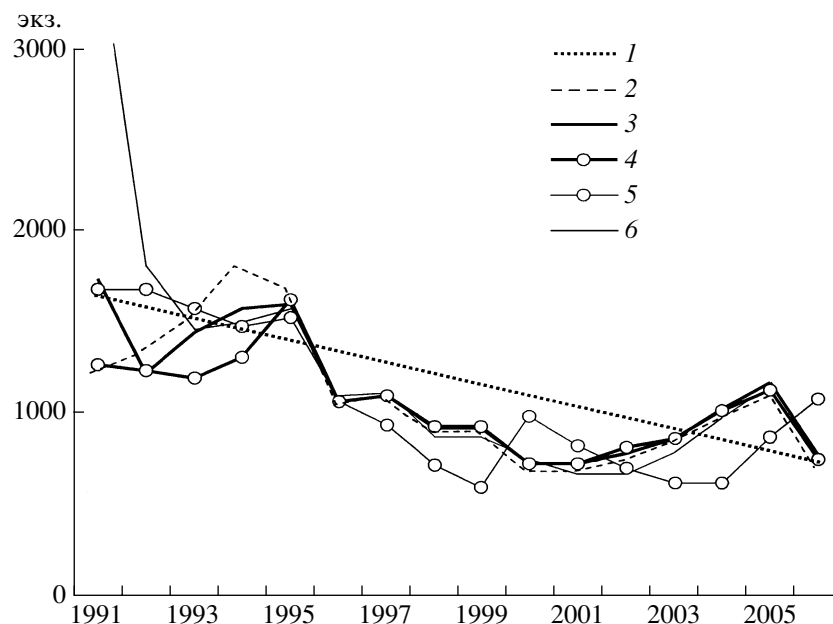
Параметр	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
$N_s$	469	297	366	404	410	269	278	234	234	184	183	203	219	261	294	195
$N_n$	2343	1487	1831	2021	2051	1344	1391	1172	1172	920	914	1015	1093	1303	1470	974
$N_p$	617	391	482	532	540	354	366	309	309	242	241	267	288	343	387	256
$N_d$	528	834	14	0	419	558	1	173	0	468	283	155	173	18	51	595
$N_b$	426	158	286	150	442	0	38	0	0	269	278	234	234	184	183	203
$N$	1850	1174	1445	1595	1619	1061	1098	926	926	727	722	802	863	1029	1161	769
$d$	–	0.71	0.01	0.00	0.26	0.53	0.00	0.19	0.00	0.64	0.39	0.19	0.20	0.02	0.04	0.77
$b$	–	0.13	0.20	0.09	0.27	0.00	0.03	0.00	0.00	0.37	0.39	0.29	0.27	0.18	0.16	0.26

Примечание.  $N$  – абсолютная численность,  $N_d$  – число погибающих за год особей,  $d$  – удельная смертность,  $N_b$  – число особей, ставших половозрелыми,  $b$  – пополнение популяции,  $N_p$  – число беременных самок,  $N_n$  – число новорожденных самок,  $N_s$  – число новорожденных самок, переживших зиму; стартовые условия настройки модели:  $N_{1991} = 2000$ ,  $N_{d_i} = 400$ ,  $N_{b_i} = 400$  экз. Прочерк – расчеты не выполнялись.

**Таблица 8.** Расчетная динамика численности самцов обыкновенной гадюки в 1991–2006 г.

Параметр	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
$N_d$	230	248	351	25	0	337	204	95	125	239	149	52	1	314	271	232
$N_b$	170	170	176	268	0	3	192	0	100	268	75	47	234	184	183	203
$N$	827	749	574	816	816	482	470	375	351	380	306	302	536	405	318	288
$d$	–	0.33	0.61	0.03	0.00	0.70	0.43	0.25	0.36	0.63	0.49	0.17	0.00	0.78	0.85	0.81
$b$	–	0.23	0.31	0.33	0.00	0.01	0.41	0.00	0.29	0.71	0.25	0.16	0.44	0.45	0.58	0.70
$p$	30.9	39	28.4	33.8	33.5	31.2	30	28.8	27.5	34.4	29.8	27.3	38.3	28.3	21.5	27.3

Примечание.  $p$  – доля самцов в популяции (%); стартовые условия настройки модели:  $N_{1991} = 1000$ ,  $N_{d_i} = 400$ ,  $N_{b_i} = 400$  экз. Остальные обозначения как в табл. 7.



**Рис. 3.** Расчетные значения численности самок гадюки (1991–2006 гг.), полученные с использованием линейной модели (1), прямым (2, 3, 6), сложным (4) и обратным (5) методом моделирования при разных стартовых значениях  $N_{1991}$  (2 – 500; 1, 3, 4, 5 – 1000; 6 – 5000 экз.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

О-в Кижы издавна отличался обилием гадюк из-за благоприятных условий для их обитания – многочисленных зимних и летних убежищ в горах камней на обширных лугах и высокой численности лягушек (кормовых объектов) в приозерных болотах (Коросов и др., 1999). Средняя многолетняя встречаемость взрослых особей обоих полов составляет 5 экз./км, в пересчете на ширину трансекты учета – 12 экз./га (табл. 1).

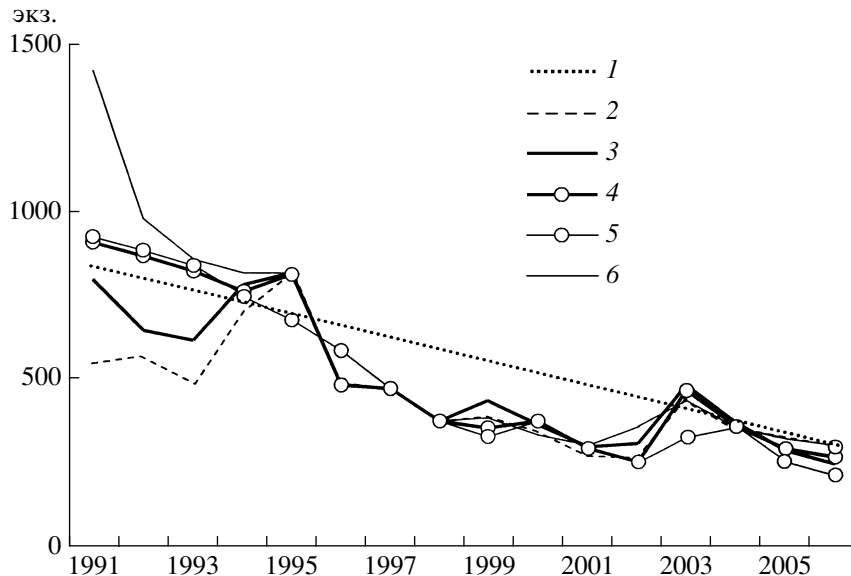
К сожалению, эта оценка плотности не дает оснований достаточно точно оценить численность всей островной популяции. Рассматривая только сухие открытые станции, пригодные для гадюк (100 га), определили значение – 1200 экз. (табл. 1), а при экстраполяции плотности на всю территорию острова (200 га) – 2400 экз. Таким образом, в зависимости площади, на которую экстраполируются значения встречаемости, мы получаем разные оценки численности. Этот показатель также не позволяет судить о динамике численности. По нашим данным, встречаемость гадюк в данном году значимо коррелирует с протяженностью маршрутов ( $r = 0.73$ ,  $\alpha = 0.01$ ) и их количеством ( $r = 0.85$ ,  $\alpha = 0.001$ ), т.е. в большей мере характеризует полноту изученности территории, чем уровень численности вида. По встречаемости не удается судить и о соотношении полов. Так, относительное число встреченных самок и самцов 51 и 49% (1191 : 1162), соответственно, но пропорция повторно отловленных меченых особей достоверно иная – 43 и 57% (160 : 216). Изложенные

факты показывают, что для описания динамики численности следует использовать только абсолютные показатели, рассчитанные по данным возврата меток.

Наши модельные оценки числа повторных встреч ( $m$ ) воспроизводят исходную эмпирическую матрицу ( ${}^3m$ ) с высоким уровнем достоверности ( $\alpha \leq 0.01$ ). Коэффициент корреляции между этими значениями высок и значим во всех вариантах моделирования (0.91–0.98). Даже самая простая линейная модель, в которой для каждого года были заданы одинаковые объемы гибели и пополнения популяции, оказалась адекватной и показала, что число самок во все годы существенно превышало число самцов и что общая численность гадюки на о-ве Кижы снизилась (рис. 3, 4). В других вариантах модели объемы гибели и пополнения популяции оценивались отдельно для каждого года. Расчетные кривые динамики отличались, когда в модели задавали разные стартовые значения численности, гибели, пополнения, уровень ювенильной смертности, или модифицировали структуру модели и массива исходных данных (рис. 3–6).

Варьируя начальные значения параметров  $N_{1991}$ ,  $N_{di}$ ,  $N_{bi}$ , после настройки моделей получили набор довольно сходных кривых динамики. Для некоторых лет в силу высокой репрезентативности данных расчетные значения численности животных оставались примерно одинаковыми, независимо от стартовых установок (1995–2003 гг.). Так, для 1995 г. любая модель давала оценку чис-





**Рис. 4.** Расчетные значения численности самцов гадюки (1991–2006 гг.), полученные с использованием линейной модели (1), прямым (2, 3, 6), сложным (4) и обратным (5) методом моделирования при разных стартовых значениях  $N_{1991}$  (2 – 500; 1, 3, 4, 5 – 1000; 6 – 5000 экз.).

ла самок, равную 1600 экз. (рис. 3). В другие годы (1991–1994, 2003–2005) расчетные значения численности гадюк довольно широко варьировали. Например, оценки численности самок для 1991 г. в разных вариантах настройки принимали значения от 1200 до 3500 экз.

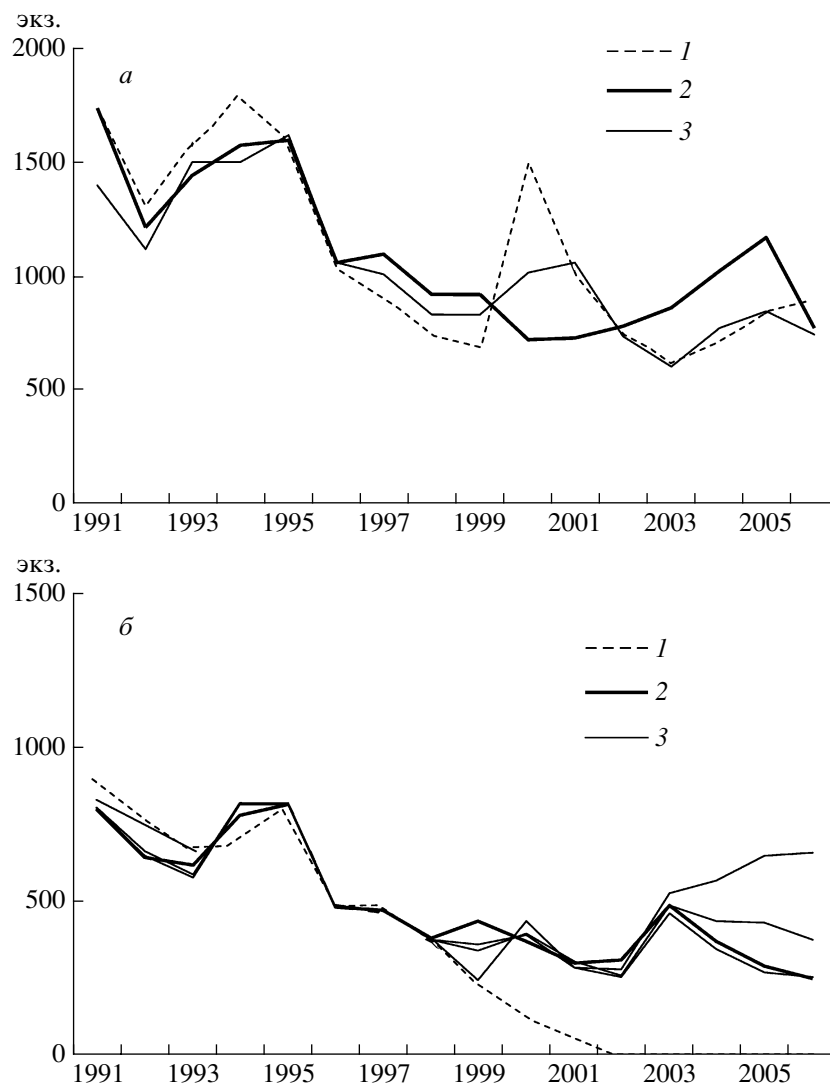
Поиск наиболее реалистичной траектории динамики в начальные годы вели с помощью приема, который можно назвать обратным расчетом: за исходное значение принимали уровень численности в последний год наблюдений ( $N_{2005}$ ) и вычисляли ее значения в каждый предыдущий год, вычитая объем пополнения популяции и прибавляя число погибших особей  $N_{i-1} = N_i + N_{di} - N_{bi}$ . Кроме этого, была построена сложная модель, использующая в качестве опорного значения численность в 1995 г. ( $N_{1995}$ ). Численности гадюки до этого года (1991–1994 гг.) рассчитывали обратным методом, а после него (1996–2005 гг.) – прямым. При использовании “реверсивного” варианта модели получили наиболее устойчивые значения исходной численности для самок и самцов в 1991 г. (2000 и 1000 экз.), которые были использованы в качестве начальных при окончательной настройке модели прямым методом (табл. 5, 6).

Кроме этого, в модели изменяли уровень ювенильной смертности ( $d$ ) от 0.5 до 0.9, тем самым уменьшая и увеличивая возможный объем пополнения взрослой части популяции через 3 года (рис. 5). Оказалось, что при большой ювенильной смертности ( $d = 0.9$ ) модельная популяция “вымирает”, а при уменьшении смертности ( $d = 0.5$ ) ее численность начинает широко варьировать в области наименее репрезентативных данных, полу-

ченных в 2000–2003 гг. Для окончательных расчетов был принят уровень смертности  $d = 0.8$ .

Далее необходимо охарактеризовать устойчивость разработанной модели к варьированию исходных данных, то есть ответить на вопрос, в какой мере модельные параметры (численность и смертность) зависят от качества и объема конкретного эмпирического материала. Обычно для верификации моделей практикуется разделение исходных данных на две выборки – обучающую и проверяющую. При дефиците информации это приводит к тому, что у обеих совокупностей резко снижается репрезентативность. В этом случае можно использовать прием, когда новые наборы эмпирических данных получают из полного массива исходной информации путем исключения групп данных (до 50% значений из таблиц результатов мечения (табл. 2, 3)). Перенастраивая параметры базовой модели по серии сокращенных массивов, получают новые динамические кривые, анализ которых может указать на “слабые места” имитации и оценить репрезентативность исходных данных.

Используя этот прием, из одного массива информации можно получить множество наборов эмпирических данных, в которых общей оказывается лишь небольшая часть (две случайные выборки объемом  $n/2$  содержат в среднем всего 20% одинаковых значений). В нашем случае мы подготавливали новые матрицы, выбирая данные для четных (1992, 1994..., 2006), нечетных лет исследования (1991, 1993..., 2005), а также для их случайных комбинаций (например, 1992, 1994, 1995, 1996, 2000, 2003, 2004, 2005 и др.) (рис. 6).

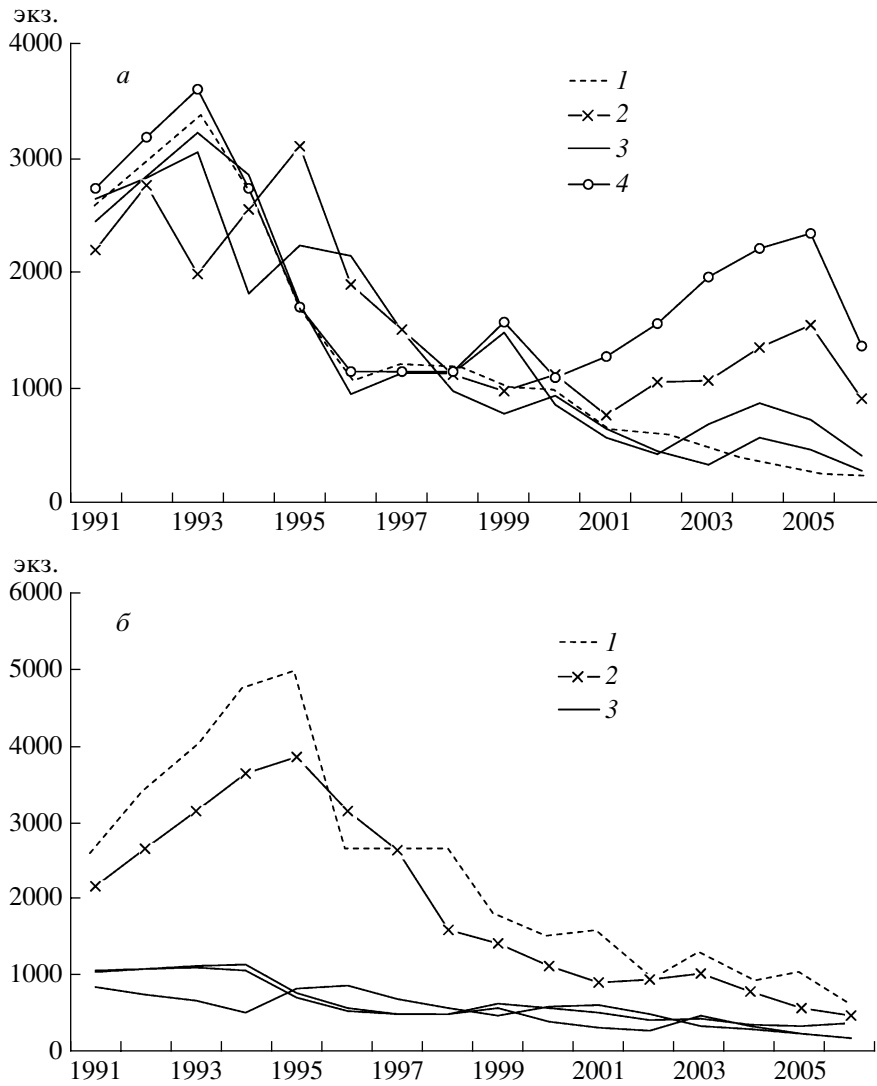


**Рис. 5.** Кривые динамики численности самок (а) и самцов (б) гадюки (1991–2006 гг.), полученные методом прямого расчета при разных уровнях смертности сеголеток: 1 – 0,9, 2 – 0,8, 3 – 0,5.

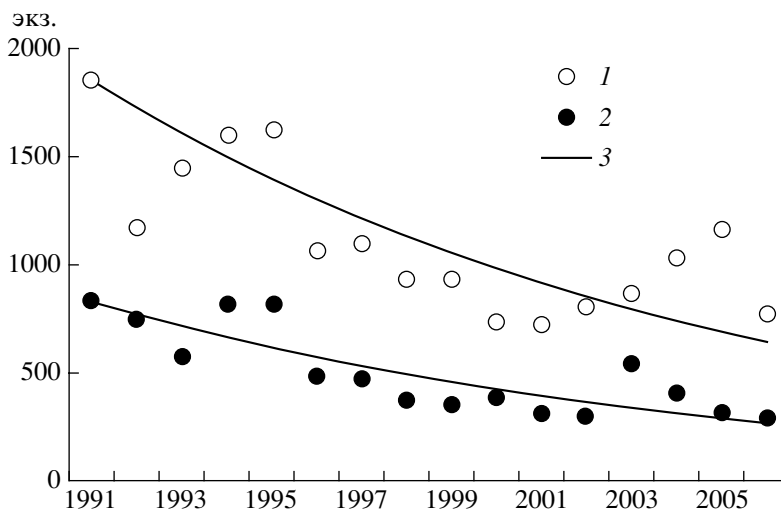
После отбраковки нескольких нереалистичных вариантов настройки, когда расчетная численность превышала 7000 экз., результаты оказались достаточно близкими к полученным ранее. Расчетные значения численности самок в 1995–2003 гг. также снижались примерно с 2000 до 1000 экз., но сильно варьируют в начале и конце периода наблюдений. Снижение репрезентативности особенно сильно сказалось на точности оценок численности в 1991–1994 гг. Уровень расчетной численности в 2000–2006 гг. в основном зависит от того, попадают ли в исходный массив наиболее репрезентативные результаты отловов, полученные в 2001 г. Если эти данные включены в расчеты, то линия расчетной численности соответствует кривой динамики, полученной для полноценных данных, или идет несколько ниже нее (см. рис. 3 и рис. 6а). Если же данных за 2001 г. в слу-

чайной выборке нет, но наблюдается “всплеск” расчетной численности самок, особенно ярко выраженный в случае большого пробела в данных в 2002–2004 гг. – до 2500 вместо 900 экз.

При объяснении этого явления следует учитывать не только стохастический характер наблюдений, но также особенности биологии самок гадюки. Становясь один раз в два или три года беременными, они резко меняют свое поведение. Вместе со скрытным образом жизни завершаются их свободные перемещения в поисках пищи. Вынашивающие молодь самки становятся более оседлыми и чаще попадают в уловы. По этой причине повторно встретить меченных (бывших беременных) самок гораздо легче через 2–3 года, чем через 1 год (Коросов, 2005). Когда структура исходной матрицы стохастически нарушена и в исходной матрице остается немного серий отло-



**Рис. 6.** Оценки численности гадюки (1991–2006 гг.), полученные при настройке модели по сокращенным данным: *а* – самки (1 – в анализе только четные годы, 2 – нечетные, 3 – случайные комбинации, 4 – то же, без серии данных за 2002–2004 гг.), *б* – самцы (1 – только четные годы, 2 – нечетные, 3 – случайные комбинации).



**Рис. 7.** Расчетные оценки динамики численности самок (1) и самцов (2) обыкновенной гадюки на о-ве Кижии и их тренды вида  $N_i = N_0 e^{rt}$  (3) (в обоих случаях оценки скорости роста одинаковы,  $r \approx -0.07$ ).

**Таблица 9.** Оценки скорости роста численности островной популяции обыкновенной гадюки

Метод расчета	Параметр	Самки	Самцы
Прямой	$r^*$	-0.09	-0.10
	$r$	-0.08	-0.07
Прямой (линейная модель)	$r^*$	-0.05	-0.07
	$r$	-0.05	-0.06
Сложный	$r^*$	-0.06	-0.11
	$r$	-0.03	-0.09
Обратный	$r^*$	-0.03	-0.10
	$r$	-0.06	-0.10

Примечание.  $r^*$  – скорость роста популяции, рассчитанная по данным табл. 10 как разность между оценками пополнения и гибели ( $X_b - X_d$ ),  $r$  – скорость роста популяции, рассчитанная с помощью регрессионного анализа для уравнения  $N_i = N_0 e^{ri}$  ( $i = 0, 1, \dots, 15$ ).

вов через 2–3 года, то доля возвращенных меток становится искусственно сниженной, а оценки численности, соответственно, слишком высокими.

Интерпретировать результаты расчета численности самцов гораздо проще. Их поведение достаточно однообразно на протяжении взрослой жизни, а смертность высока. По этим причинам наибольшее число повторных отловов самцов наблюдается на следующий год после первого мечения и быстро снижается в последующих выборках. Когда мы прореживаем выборки регулярно через 1 год, то тем самым устраняем наиболее репрезентативные данные о повторных встречах меченых особей. Оставшиеся данные относятся к редким встречам самцов и резко повышают расчетные оценки численности (до 5000 экз.) (рис. 6б).

При случайном же “прореживании” исходной матрицы сохраняются 2–3 непрерывные серии отловов в смежные годы. Рассчитанные по ним оценки численности повторяют результаты, полученные на основе полной матрицы (рис. 4). Итак, выяснилось, что модельные оценки весьма устойчивы к варьированию данных.

Многообразие расчетных траекторий свидетельствует об отсутствии единственного оптимального (истинного) набора возможных значений численности, смертности и пополнения популяции (отсутствует глобальный минимум функции различий  $\Phi$ ). Очевидно, что причина этого – случайная изменчивость исходных данных, связанная с недостаточно высокой репрезентативностью материалов, собранных в отдельные годы: среднегодовые сборы (140 экз.) составляли лишь 5–15% особей от всего населения острова (1500–2500 экз.). Вместе с тем, в годы самых высоких сборов (1995–1998, 2001–2003) численность оценивается вполне однозначно в любых вариантах модели (кривые стягиваются к общей линии), а сама тенденция изменения численности (падение) отражается одинаково во всех случаях.

Итак, расчеты показали, что средняя многолетняя численность взрослых гадюк на о-ве Кижы составляет 1600 экз. (1100 самок, 500 самцов). Экстраполируя эту величину на территорию сухих открытых стадий, пригодных для обитания гадюки (100 га), получаем значение плотности 16 экз./га, близкое к показателю маршрутных учетов (12 экз./га). Однако расчетная динамика абсолютной численности существенно отличается от полученной относительными методами учета.

На протяжении 16 лет наблюдений население взрослых гадюк на острове сократилось вдвое

**Таблица 10.** Параметры разных моделей динамики численности островной популяции обыкновенной гадюки

Метод расчета	Параметр	Самки		Самцы		Различия между средними	
		$\bar{X} \pm s_M$	min–max	$\bar{X} \pm s_M$	min–max	$t$	$\alpha$
Прямой	$d$	$0.26 \pm 0.07$	0.12–0.50	$0.43 \pm 0.08$	0.28–0.98	1.66	0.1
	$b$	$0.18 \pm 0.03$	0.11–0.39	$0.32 \pm 0.06$	0.20–0.73	2.27	0.03
Прямой (линейная модель)	$d$	$0.22 \pm 0.01$	0.19–0.60	$0.48 \pm 0.04$	0.40–1.00	6.35	0.0001
	$b$	$0.16 \pm 0.01$	0.14–0.45	$0.41 \pm 0.03$	0.34–1.00	7.10	0.0001
Сложный	$d$	$0.25 \pm 0.06$	0.13–0.50	$0.47 \pm 0.07$	0.32–1.00	2.27	0.02
	$b$	$0.19 \pm 0.03$	0.12–0.44	$0.36 \pm 0.06$	0.24–0.84	2.43	0.01
Обратный	$d$	$0.23 \pm 0.05$	0.13–0.50	$0.48 \pm 0.06$	0.35–1.00	3.08	0.005
	$b$	$0.20 \pm 0.05$	0.11–0.43	$0.38 \pm 0.05$	0.27–0.93	2.49	0.02
В среднем	$d$	$0.24 \pm 0.03$	0.18–0.30	$0.46 \pm 0.03$	0.40–0.52	5.20	<0.001

Примечание.  $\bar{X}$  – средняя арифметическая,  $s_M$  – ошибка средней, min – нижняя граница доверительного интервала ( $M - 2s_M$  для  $df = 14$ ), max – верхняя граница доверительного интервала ( $M + 2s_M$ ),  $d$  – удельная смертность,  $b$  – скорость пополнения,  $t$  – критерий Стьюдента,  $\alpha$  – уровень значимости различий.

(с 2700 до 1100 экз.). Число самок снизилось с 1800 до 800 экз., а самцов – с 900 до 300 экз. (рис. 7, табл. 7, 8). Этот спад имеет довольно плавный характер (заметно ускоренное сокращение популяции после 1995 г. и небольшое ее увеличение в последние годы) и может быть описан классическим уравнением роста  $N_i = N_0 e^{ri}$ . Уравнения регрессии, построенные для разных модельных рядов численности, дают оценки скорости роста численности самок ( $r$ ) от  $-0.03$  до  $-0.07$  (в среднем  $-0.04$ ), самцов – от  $-0.05$  до  $-0.10$  ( $-0.07$ ) в год (фактическое снижение численности на 3–10% в год) (табл. 9). Такое возможно, если в популяции объемы гибели превышают объемы пополнения. Действительно, рассчитанная в модели удельная смертность ( $d$ ) составляет для взрослых самок 0.23–0.25 (0.24), для взрослых самцов – 0.43–0.48 (0.46), а средний объем пополнения ( $b$ ): 0.16–0.20 и 0.32–0.41, соответственно (рис. 7, табл. 10).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Снижение численности популяции гадюки связано, в первую очередь, с сокращением площади сенокосных лугов (оптимальных мест обитания гадюки), занимавших в 1970 г. 63% территории острова. В настоящее время они сменяются мелколесьем и в 2005 г. занимали 49% территории. В первую очередь зарастают деревьями влажные участки вблизи болот, где высока численность лягушек – главных объектов питания гадюки. При этом большая часть этих животных концентрируется в непосредственной близости от болот. Если до 1995 г. в 50-метровой зоне вокруг болот было отловлено менее половины всех гадюк (41%), то в 2001–2006 гг. – 78%. Вторая важная причина снижения численности гадюки на острове – возрастающая рекреационная нагрузка, связанная с развитием туризма и расширением селитебных территорий.

Данные по естественной смертности обыкновенной гадюки слабо представлены в литературе, несмотря на богатый опыт использования методики мечения с повторным отловом (Viitanen, 1967; Saint-Girons, 1981; Белова, 1985 и др.). Отмечается, что ежегодная смертность среди самцов (32%) в целом выше, чем среди самок (14%) (Prestt, 1971), смертность беременных самок составляет 34% (Madsen, 1989). В оптимальных местах обитания смертность обоих полов менее 7% в год (Neumeuer, 1987). К сожалению, в некоторых работах даже при наличии необходимых материалов оценки удельной смертности не были получены, или рассчитывали методические неправильно, когда использовали показатель возврата меток, а не оценки доли меченых животных в популяции (Коли, 1979). Например, Престт (Prestt, 1971) приводит данные о мечении в 1959 г. 13 самок. В следующем 1960 г. было отловлено

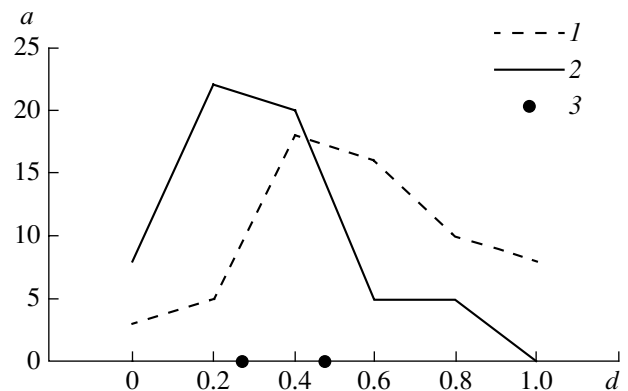


Рис. 8. Полигоны частотного ( $a$ ) распределения оценок смертности ( $d$ ) самок (1) и самцов (2) гадюки для разных лет, рассчитанных в 4 моделях, и средние значения смертности (3).

16 самок и среди них 11 меченых особей, в 1961 г. – 10 меченых (из 14 самок). Отсюда следует, что выборочные оценки доли меченых особей составили в 1960 г.  $p_{M1960} = 11/16 = 0.69$ , а в 1961 г.  $p_{M1961} = 10/14 = 0.71$ . Получается, что доля меченых особей в локальной популяции не уменьшилась, а возросла  $p_{M1960}/p_{M1961} = 0.71/0.69 = 1.04$  (статистически незначимо), т.е. смертность за год составила 0%. Для самцов ситуация аналогична,  $p_{M1960}/p_{M1961} = 1.2$ . Между тем, автор дает характеристики смертности для самок – 14% и для самцов – 38%. Наши оценки отличаются от представленных тем, что основаны на более обширном материале и рассчитаны иным методом, который представляется нам корректным, поскольку рассматривает только меченых животных.

Расчеты показали, что оценки удельной смертности разнополовых особей достоверно различаются (табл. 9). Средняя ежегодная доля гибнущих самок ( $d \approx 0.24$ ) существенно ниже, чем самцов ( $d \approx 0.46$ ). Ранее мы получили сходные значения, применяя другую методику (Коросов, 2004).

Рассмотрим распределения значений смертности самок и самцов, рассчитанных во всех модельных описаниях для всех лет наблюдений (рис. 8). Они имеют симметричную унимодальную форму и смещены относительно друг друга. Несмотря на сильный разброс значений (от 0 до 0.8), их центры (0.24 и 0.46) достоверно различаются. Сильный разброс данных говорит как о существенной случайной изменчивости исходного материала (варьировании  $\vartheta m$ ), так и об отличиях условий обитания гадюк, вызывающих в разные годы гибель гадюк в разных объемах. В их числе могут быть продолжительность теплого периода и облачная погода, влияющие на сроки рождения молоди и ее выживаемость, оттепели и сильные морозы, ведущие к повышенной гибели особей всех возрастов. Однако корреляция между оценками смерт-

ности самцов и самок невысока и недостоверна, значит, факторы смертности разнополых животных различны. Существенное отличие средних значений смертности (0.24 и 0.46) свидетельствует, в первую очередь, о разном образе жизни самок и самцов.

Казалось бы, при таких высоких темпах отмирания самцы за несколько лет должны исчезнуть из популяции. В действительности среднее ежегодное пополнение и самок и самцов остается примерно одинаковым (193 и 144 экз., прямой расчет), а объемы гибели самок даже больше, чем самцов (267 и 178 экз.). Но в пересчете на общую абсолютную численность (~2000 и ~1000 экз.) доли погибших имеют обратный порядок величин.

Следует отметить, что смертность в разновозрастных группах взрослых гадюк, очевидно, одинакова. При максимальной продолжительности жизни в 11 лет, особи старше 8 лет встречаются крайне редко (Коросов, 2001), что вообще характерно для обыкновенной гадюки (Белова, 1985). Значит, их подавляющее большинство погибает на острове не от физиологических причин, связанных со старением или болезнями, а от внешних факторов – антропогенных (например, случайная гибель под колесами), климатических (на зимовках) или от хищников. Все возрастные группы страдают от этих факторов в равной мере, поэтому в популяции всегда есть резерв более молодых и небольшое число старых самцов и самок.

Итак, численность самцов поддерживается интенсивным пополнением (обеспеченным многочисленными самками), но из-за повышенной смертности во всех возрастных группах их общее число невелико: средняя доля самцов в изученной популяции, рассчитанная по оценкам абсолютной численности, составляет лишь около 30%. На протяжении 16 лет исследований существенной динамики этого показателя не было – наблюдалось лишь небольшое (хотя и значимое,  $R^2 \approx 0.2-0.6$ ) снижение показателя на 6–11% (табл. 8). Иными словами, и в благоприятные 1991–1994 годы смертность самцов была повышенной, а их доля – меньше доли самок. Это явление можно экстраполировать и на сплошной ареал вида. Соотношение полов в популяции гадюки далеко от любого соотношения, рассчитанного по числу встреченных на маршрутах самцов и самок, в том числе и от паритета 1 : 1. Еще Н. Volsøe (1944) показал весь диапазон этих соотношений, которые изменяются в течение сезона в зависимости от активности самцов ( $n_{\delta} : n_{\phi} \sim 0.43-1.76$ ). Данные других авторов входят в указанный интервал (Чан-Кьен, 1967; Petzold, 1980; Куранова, Колбинцев, 1981; Ушаков, Пестов, 1983; Neumayer, 1987; Luiselli, 1991 и др.). Найти объективное соотношение групп животных с разной интенсивностью выми-

рания можно только на основании оценок их абсолютной численности на данной территории.

## ВЫВОДЫ

1. Только абсолютные показатели численности позволяют получить оценки демографических параметров популяции обыкновенной гадюки.
2. Ежегодная смертность взрослых самок обыкновенной гадюки (0.24) почти вдвое ниже смертности самцов (0.46).
3. Доля самок во взрослой части популяции колеблется от 0.65 до 0.75 в зависимости от качества условий обитания.
4. На о-ве Кижы обитает большая популяция обыкновенной гадюки, насчитывающая около 1500 взрослых особей (~10 экз./га), что на два порядка выше ее плотности в регионе (0.04 экз./га).
5. Условия обитания гадюк на о-вах Кижского архипелага за последние 15 лет существенно ухудшились с прекращением сельскохозяйственного использования территорий и развитием туризма, что привело сокращению островных популяций.
6. Простая арифметическая модель, организованная в среде Excel, способна обеспечить имитацию сложных демографических процессов популяции и оценить ключевые параметры ее динамики.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность С.Н. Фомичеву за профессиональную помощь при сборе материала и заведующему Отделом природы Музея-заповедника “Кижы” Ю.Г. Протасову за разностороннюю помощь в организации исследований.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (05-04-97506-р\_север\_a) и программы “Университеты России” (07.01.244).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова З.В., 1975. Половая и возрастная структура популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Зоол. журн. Т. 54. № 1. С. 141–145.
- Белова З.В., 1985. Изучение продолжительности жизни обыкновенной гадюки с помощью мечения. // Экологические особенности охраны животного мира. М. С. 81–84.
- Замолодчиков Д.Г., 1993. Динамика популяций рептилий: опыт системного анализа // Журн. общей биол. Т. 53. № 5. С. 592–607.
- Замолодчиков Д.Г., Колосова О.В., 1995. Динамика популяций рептилий: эмпирическая верификация биоэнергетической модели // Журн. общей биол. Т. 56. № 2. С. 165–171.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций животных. М.: Мир. 362 с.

- Коросов А.В., 2001. Возрастной состав островной популяции обыкновенной гадюки // Материалы Первого съезда Герпетол. об-ва. Пущино, 4–7 декабря 2000 г. Пущино-М.: Изд-во МГУ. С. 130–132. – 2002. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. № 2. С. 144–147. – 2002а. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск. 212 с. – 2005. Анализ смертности в островных популяциях обыкновенной гадюки // Современная герпетология. Саратов. Т. 3/4. С. 71–83.
- Коросов А.В., Коросов А.А., 2006. Техника ведения ГИС. Приложность в экологии. Петрозаводск. 186 с.
- Коросов А.В., Хилков Т.Н., Фомичев С., 1999. Н. Кижы – гажья мекка // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Труды Карельского НЦ РАН, сер. “Биогеография Карелии”. Вып. 1. Петрозаводск. С. 91–95.
- Куранова В.Н., Колбинцев В.Г., 1981. Биология обыкновенной гадюки в Томской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. С. 80–81.
- Ушаков В.А., Пестов М.В., 1983. К биологии обыкновенной гадюки в Горьковской области // Вид и его продуктивность в ареале. М.: Наука. С. 76–82.
- Чан-Кьен, 1967. Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 14 с.
- Шун Т.Е., 1990. Прикладные численные методы в физике и технике. М.: Высшая школа. 254 с.
- Biella H.-J., 1979. Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) (Reptilia, Serpentes, Vipiridae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 36. P. 117–125.
- Lindell L.E., Forsman A., 1996. Density effects and snake predation: Prey limitation and reduced growth rate of adders at high density of conspecifics // Can. J. Zool. 74. № 6. P. 1000–1007.
- Luiselli L.M., Anibaldi C., 1991. The diet of the adder (*Vipera berus* L.) in two alpine environments // Amphibia-Reptilia. V. 12. № 2. P. 214–217.
- Madsen Th., 1989. Ecology of *Vipera berus*: careful mother stay put // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 11–19 Sept. Canterbury, 1989. P. 118.
- Neumayer R., 1987. Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L., 1758) in a Subalpin environment // Amphibia-Reptilia. V. 8. № 3. P. 259–276.
- Petzold H.-J., 1980. Statistisches über die Geburtsgewichte von Kreuzotter (*Vipera berus* L.) // Milu. V. 5. № 3. P. 443–448.
- Prestt L., 1971. An ecological study of the *Vipera berus* (L.) in Southern Britain // J. Zool. V. 164. № 3. P. 373–418.
- Saint-Girons H., 1981. Quelques observations sur la dispersion des nouveau-nés chez *Vipera berus* et *Vipera aspis* dans le bocage at lautigue // Amphibia-Reptilia. V. 19. № 2(3). P. 590–613.
- Viitanen P., 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.), in southern Finland // Ann. Zool. Fennici. Helsinki. V. 4. № 4. P. 472–546.
- Volsøe H., 1944. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.) // Spolia zoologica Musei heuniensis. Suriffter udg Uviv Zoologiske museum Kobenavn. V. 5. Copenhagen. 157 p.

## THE DYNAMICS OF AN ISLAND *VIPERA BERUS* POPULATION

A. V. Korosov

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk 185640, Russia

e-mail: korosov@psu.karelia.ru

During 16 years, marking and capture of the viper, *Vipera berus*, was carried out (2353 ind. were recorded) on Kizhi Island (Onega Lake, Karelia). Different variants of simulation models (with various structure, starting parameter values, and restrictions) gave a series of similar patterns of population dynamics. The absolute number of adults in the island viper population decreased from 2700 to 1100 ind. and the density, from 16 to 6 ind./ha. The proportion between the number of males and females changed from 2 : 1 to 3 : 1. The mean annual mortality rate of adult females and males amounted to  $24 \pm 6$  and  $46 \pm 7\%$ , respectively. The depression of the population is related to the transformation of habitats (termination of agricultural activity) and increases under the growth of anthropogenic press.