

- Selection of Barred Owls and Spotted Owls in an Area of Sympatry // The Condor: Ornithological Application, vol. 109, № 4. – P. 750–768.
- Henrioux F., 2002. Nest-site selection of the Long-eared Owl *Asio otus* in northwestern Switzerland // Bird Study., vol. 49, № 3. - P. 250–257.
- Marks J.P., 1986. Nest-Site Characteristics and Reproductive Success of Long-Eared Owls in Southwestern Idaho // Wilson Bull, vol. 98, № 4. - P. 547–560.
- Martínez J.A., Zuberogoitia I., 2004. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales // Bird Study, vol. 51, № 2. - P. 163–169.
- Rodríguez A., García A.M., Cervera F., Palacios V., 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of Long-eared Owls *Asio otus* // Ibis (Lond. 1859), vol. 148, № 1. - P. 133–145.
- Sumasgutner P., Terraube J., Coulon A., Villers A., Chakarov N. et al., 2019. Landscape homogenization due to agricultural intensification disrupts the relationship between reproductive success and main prey abundance in an avian predator // Front. Zool., vol. 16, № 1. - P. 31.
- Volkov S.V., Sviridova T.V., 2013. Habitat selection by the Short-eared owl (*Asio flammeus*) in agricultural landscape of Moscow region // Berkut, vol. 22, № 1. - P. 13–18.
- 

## Применение метода кумулятивных кривых в популяционной биологии

The use of cumulative curves in population biology

**В.Б. Мастеров, М.С. Романов**

V.B. Masterov, M.S. Romanov

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Институт математических проблем биологии РАН – филиал  
Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Пущино  
e-mail: haliaaetus@yandex.ru; michael\_romanov@inbox.ru*

**Введение.** Кумулятивные кривые представляют собой функцию, отображающую число обнаруженных объектов в зависимости от количества усилий, затраченных на их обнаружение (sampling effort). В биологии этот метод обычно используется для оценки разнообразия, где объектами выступают виды или другие таксоны (Colwell, Coddington, 1994), а единицы поисковых усилий бывают самые разные, такие как площадь, время, количество пройденных километров, число ловушко-суток, число встреченных особей и т. п. При этом примеры использования кумулятивных кривых в популяционной биологии, для оценки численности популяций, нам неизвестны. Между тем, бывают ситуации,

когда их применение оправданно и целесообразно.

В нашей многолетней работе по мониторингу белоплечего орлана на Сахалине и в Нижнем Приамурье мы столкнулись со сложностью оценки численности этих двух популяций. Причиной этих сложностей была большая площадь районов исследования, а также крайняя неравномерность пространственного распределения. При этом, тяготея к побережьям водоемов, орланы проявляют признаки одномерного (линейного) распределения, однако соседние территории соотносятся друг с другом и «упакованы» как двухмерные (площадные) объекты. В результате распределение территорий имеет, по сути, промежуточную, фрактальную, размерность и не может быть описано ни одномерными, ни двухмерными методами. Выходом в этой ситуации может быть использование кумулятивных кривых, не требующих предположений о закономерностях размещения объектов.

**Методы.** Традиционно численность хищных птиц оценивают по количеству их гнездовий, поэтому главными объектами нашего исследования были гнездовые территории орланов. В качестве меры поисковых усилий мы использовали 1) число полевых сезонов, 2) число полевых дней и 3) число проверенных гнезд (по аналогии с кривыми число особей / число видов). Данные были собраны в 2004–2021 гг. на северо-востоке о. Сахалин и в Нижнем Приамурье. На Сахалине в течение 13 полевых сезонов (579 полевых дней) было посещено 7733 гнезд (включая повторные проверки) и обнаружено 428 гнездовых территорий. На материке было проведено 13 сезонов (279 полевых дней), проверено 3077 гнезд и выявлено 422 территории.

Динамика числа известных гнездовых территорий, наложенная на график, образует кривые, имеющие кумулятивный характер, т. е. приближающиеся к некоему пределу – истинному числу гнездовых территорий. Нашей целью было нахождение этого предела. Для этого следовало параметризовать полученные кривые с помощью подходящих математических моделей. По этой причине важным моментом является выбор подходящей модели.

Из всего большого разнообразия кумулятивных моделей выбрали несколько, отвечающих требованиям. Во-первых, отбросили функции, не имеющие предела, на том основании, что число гнездовых территорий на ограниченной площади не может быть бесконечным. Во-вторых, особенностью нашей работы было то, что некоторое число территорий было известно заранее, поэтому выбрали функции, не проходящие через начало координат (либо добавили в уравнение соответствующее смещение). В-третьих, убрали повторяющиеся, когда разные уравнения описывают одну и ту же функцию. В результате осталось

всего четыре уникальных модели.

1. Модель фон Бергаланффи. Эта модель (Bertalanffy, 1957) по существу является отрицательно-экспоненциальной моделью со смещением от начала координат ( $\beta$ ). Она имеет уравнение:

$$F(x) = N(1 - \exp(-\alpha(x + \beta))),$$

где  $N$  – асимптота,  $x$  – количество усилий,  $\alpha$  – константа, описывающая форму кривой, а  $\beta$  – смещение относительно начала координат. Наличие отрицательной экспоненты означает, что вероятность того, что следующее посещённое гнездо будет принадлежать к новой гнездовой территории, обратно пропорционально текущему списку территорий, устремляясь к нулю по мере приближения к асимптоте.

2. Модель Кленча (Clench, 1979), также известная как модель Михаэлиса-Ментена:

$$F(x) = Nx / (\alpha + x),$$

где  $N$  – асимптота,  $\alpha$  – параметр, определяющий форму кривой, а  $x$  – количество усилий. Уравнение Михаэлиса-Ментена было изначально предложено для описания кинетики ферментов (Keating, Quinn, 1998). Поскольку уравнение Михаэлиса-Ментена обязательно проходит через начало координат, мы добавили в модель третий параметр,  $\beta$ , который прибавляется к количеству усилий и характеризует это смещение:

$$F(x) = N(x + \beta) / (\alpha + x + \beta)$$

3. Модель Вейбулла. Основана на кумулятивном распределении Вейбулла как непараметрической оценке общего видового богатства (Soberón, Llorente, 1993]. Имеет четыре параметра:

$$F(x) = N \left[ 1 - \exp(-\alpha(x + \beta)^\gamma) \right],$$

где  $x$  – усилие,  $N$  – асимптота,  $\alpha$ ,  $\gamma$  – параметры, определяющие форму модели,  $\beta$  – смещение от начала координат.

4. Модель Хилла. Была первоначально разработана для количественной оценки кривых диссоциации кислорода (Withers, 1992) и ее применимость аппроксимации кумулятивных кривых показано Томсоном и др. (Thompson et al., 2003). Это трёхпараметрическая функция:

$$F(x) = N \left( \alpha(x + \beta)^\gamma \right) / \left( 1 + \alpha(x + \beta)^\gamma \right),$$

где  $N$  – асимптота,  $\alpha$  и  $\gamma$  – параметры наклона и формы,  $\beta$  – смещение.

**Результаты.** С учётом двух стационаров, трёх вариантов единиц поисковых усилий и четырёх функций было построено 24 модели. Результаты, полученные разными моделями, показали значительный разброс оценки асимптоты. Число гнездовых территорий на северо-

востоке Сахалине оценивается от 434.8 до 1029.2, на Нижнем Амуре – 424.4 до 943.6.

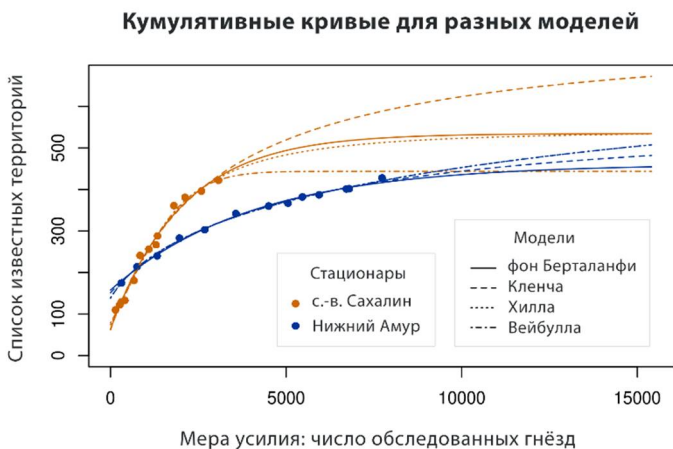


Рис. 1. Пример параметризованных моделей (8 из 24).  
Мера усилия: число посещённых гнезд

### Литература

- Bertalanffy L. von, 1957. Quantitative laws in metabolism and growth // *The quarterly review of biology*, v. 32(3). – P. 217–231.
- Clench H., 1979. How to make regional lists of butterflies: Some thoughts // *Journal of the Lepidopterists' Society*, v. 33(4). – P. 216–231.
- Colwell R.K., Coddington J.A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation // *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, v. 345. – P. 101–118.
- Keating K.A., Quinn J.F., 1998. Estimating species richness: the Michaelis-Menten model revisited // *Oikos*, v. 81(2). – P. 411–416.
- Masterov V.B., Soloviev M.Yu., Zykov V.B., 2000. Numbers and current status of the population of Steller's Sea Eagle on Sakhalin Island. – *First Symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia*. - Tokyo, 2000. - P.45–57.
- Soberón J.M., Llorente J.B., 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness // *Conservation biology*, v. 7(3). – P. 480–488.
- Thompson G.G., Withers P.C., Pianka E.R., Thompson S.A., 2003. Assessing biodiversity with species accumulation curves; inventories of small reptiles by pit-trapping in Western Australia // *Austral Ecology*, v. 28: – P. 361–383.
- Withers P.C., 1992. *Comparative Animal Physiology*. - Philadelphia: Saunders College. - 949 p.