

УДК 599.322.2
DOI: 10.18101/2542-0623-2018-3-92-100

**ЦИКЛИЧНОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ЧЕРНОШАПОЧНОГО СУРКА
MARMOTA CAMTSCHATICA DOPPELMAYERI В БАРГУЗИНСКОМ
ЗАПОВЕДНИКЕ**

Л. Н. Ердаков, И. В. Моролдоев, В. М. Козулин

© **Ердаков Лев Николаевич**

доктор биологических наук, старший научный сотрудник,
Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: microtus@yandex.ru

© **Моролдоев Игорь Викторович**

кандидат биологических наук, научный сотрудник,
Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: igmor@list.ru

© **Козулин Вадим Михайлович**

старший научный сотрудник,
Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного
заповедника и Забайкальского национального парка («Заповедное Подлеморье»)
Россия, 670045, г. Улан-Удэ, ул. Комсомольская, 44–64
аспирант, Бурятский государственный университет Россия
Россия, 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а
E-mail: vadimkozulin@mail.ru

Изучена многолетняя цикличность численности черношапочного сурка (*Marmota camtschatica*) на Баргузинском хребте (Северо-Восточное Прибайкалье). Выяснено, что картина динамики численности в больших и средних колониях сохраняется стационарной, а в маленьких колониях отмечается заметный отрицательный тренд. В полосах высоких частот при визуальной оценке спектров колебаний численности наблюдается их сходство, в то время как в средних и низких частотах проявляется большое разнообразие спектров. Для многолетних изменений численности *Marmota camtschatica* характерны колебания в десяти-, пяти- и двухлетних полосах частот. Результаты многолетних учетов сурка показывают, что относительно небольшая численность этого вида подвержена сильным ежегодным изменениям, а подъемы численности имеют цикличность в три и шесть лет. Приведен прогноз изменения численности черношапочного сурка в Баргузинском заповеднике в ближайшие пять лет. По этому прогнозу популяция сурка снизится в 2018 г., далее к 2021 г. будет наблюдаться небольшой плавный ее подъем. Наблюдающаяся низкая численность начиная с 2013 года, вероятно, является частью большого, примерно 20-летнего, цикла, поэтому большой подъем численности следует ожидать только через 10–15 лет.

Ключевые слова: цикличность; динамика численности; популяционные циклы; черношапочный сурок; *Marmota camtschatica*; Баргузинский хребет; Баргузинский заповедник.

Введение

Описание цикличности численности животных можно встретить в литературе издавна [Воронин, 1978; Гниненко, Серый, 2003; Формозов, 1935; Шубина, 2010], однако этот феномен не становится центральным объектом изучения биологов. Такое отношение к цикличности не удивительно, ведь воспринимают это явление не как самостоятельное, что требует отдельного изучения. Обнаружив цикличность многолетней численности и примерно установив ее период, исследователь высказывает предположение о причинах этой цикличности. Мысль о том, что имеется определенная временная организация биологической системы (например, популяции), характеристикой которой является ее спектр периодов, встречается в небольшом количестве научных работ. Мы надеемся, что со временем специальные исследования в этой области будут накапливаться и появится возможность формулирования новых биологических закономерностей и углубленного понимания проблем динамики численности организмов.

В данной работе представлены результаты изучения цикличности численности черношапочного сурка (*Marmota camtschatica*) на нескольких учетных площадках Баргузинского заповедника. В задачи исследования входили оценка статистических характеристик многолетней численности этого вида; построение спектров колебаний численности его в разных поселениях; расчет характеристик гармонических составляющих этих спектров; построение прогнозной модели численности вида исходя из цикличности ее хода.

На Баргузинском хребте в 1997–2007 гг. отмечались стабильно высокая численность черношапочного сурка на учетных площадках и выровненная демографическая структура его популяции. С 2010 г. наблюдается значительное снижение численности семей, числа зверьков в семьях и доли молодых особей, а в ряде случаев и полное исчезновение колоний [Козулин и др., 2016].

Материал и методика его обработки

Учеты проводили в гольцовом поясе Баргузинского хребта на постоянных площадках площадью от 0,5 до 1,5 км². В данной работе использованы сведения, полученные в результате учетов на трех площадках: в верховьях р. Шумилиха (N54,0623°, E109,6311°, h=1540–1650 м над ур.м.), на правом истоке р. Таркулик (N54,2995°, E109,9971°, h=1660–1685 м над ур.м.) и на ключе Жигуна (N54,3435°, E109,8547°, h=1500–1550 м над ур.м.). Ежегодно в конце июля — августе регистрировалась численность зверьков на учетной площадке, соотношение взрослых особей и сеголетов, соотношение полов.

Для числовой обработки эмпирических временных рядов с целью выявления в них скрытых периодических составляющих использовали следующие методы — непараметрический (преобразование Фурье) и параметрический (модифицированный метод наименьших квадратов Прони). Для выявления скрытых колебаний численности применяли быстрый анализ Фурье [Дженкинс, Ваттс, 1971]. Детальное описание таких методик расчета биологических ритмов дано А. А. Сорокиным [1981] и Л. Н. Ердаковым [1990]. Использование спектрального анализа, соответствующего модели временного ряда, способствует тому, что его результаты становятся информативными, то есть имеющими физическую интерпретацию. Эмпирически опре-

деляемыми параметрами были шаг суммирования, длина автокорреляционной функции, форма и ширина корреляционного окна. В итоге мы получали спектр, на котором происходит визуализация распределения функции спектральной плотности, в каждой точке его она соответствует средней мощности в полосе частот определенной ширины — «пик на спектре». Такой анализ давно и успешно применяется для определения популяционных циклов. Так, он был использован при описании колебаний численности морского котика [Колесник и др., 1978], определении цикличности в динамике численности обыкновенной полевки [Николов, 1981] и красно-серой полевки на о-ве Хоккайдо [Bjornstad et.al., 1996]. Его использовали для расчетов ритмов многих видов животных Печоро-Илычского заповедника [Бобрецов и др., 2000], оценки цикличности различных популяций грызунов Барабы [Ердаков, 2011] и изучения цикличности динамики лесных полевков [Ердаков, Моролдоев, 2017, 2018].

Для оценивания цикличности применяли программы спектрального анализа, находящиеся в собственности ИСиЭЖ СО РАН. Оценка спектральной плотности мощности (СПМ) осуществлялась методом Уэлча [Марпл-мл., 1990]. Все расчеты выполнены с использованием свободной системы для математических вычислений GNU Octave. В частности, для оценивания СПМ методом Уэлча использовалась функция `pwelch` из пакета расширений Octave-Forge. Разработанный интерфейс позволил проводить обмен данными и всю обработку, включая выбор размера и количества окон, графическое представление данных и т. п. в диалоговом режиме.

Прогноз осуществлялся с помощью вычислительной программы для полигармонического анализа временных рядов. Эта методика позволила оценить степень колебательности ряда, выделить значимые по амплитуде гармоники и рассчитать их параметры. Основные принципы метода такого группового учета аргументов — разделение исходного ряда на обучающую и проверочную выборки и оценка качества модели по глубине минимума внешнего критерия на проверочной выборке. Выбор вида внешнего критерия является прерогативой исследователя и определяется целями моделирования [Кошулько, Попков, Юрачковский, 1987]. Наилучшую аппроксимацию эмпирической кривой дает модельная кривая, построенная с использованием максимального числа выделенных для процесса гармонических составляющих. Модифицированный метод наименьших квадратов Прони уместен и при небольших рядах, чаще всего затухающих колебаний, в последнее время все чаще используется для такого материала [Кухаренко, 2009]. Оба способа обработки временных рядов реализованы в авторской программе «Harms» А. В. Тарновского.

Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Полученные значения отражаются в тексте только в том случае, когда нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывается. В противном случае линейная регрессия исключается из модели процесса.

Для статистической обработки использован пакет программ Past.

Результаты и их обсуждение

Статистические оценки численности черношапочного сурка

Средняя численность сурка в годы учета была статистически не различима в поселениях Шумилиха и Таркулик и достоверно ниже в поселении Жигун (табл. 1). В последнем наблюдалась повышенная вариабельность изменений плотности зверьков по годам; при средних оценках эти различия нивелировались. Однако если в больших (насыщенных зверьками) поселениях картина динамики численности сохранялась стационарной, то в поселении Жигун наблюдалось высокодостоверное снижение численности за сроки наблюдений. В средних данных по заповеднику этот отрицательный тренд численности сохранялся.

Таблица 1

Статистические показатели численности
в поселениях черношапочного сурка

Учетная площадка	n	Численность, $M \pm m$	σ	CV, %	Тренд
Шумилиха	21	18,94 $\pm$ 1,57	7,18	37,91	19,333 — 0,039 * t; $\alpha > 0,05$
Таркулик	21	18,67 $\pm$ 2,06	9,45	50,62	24,550 — 0,588 * t; $\alpha > 0,05$
Жигун	21	8,41 $\pm$ 1,66	7,61	90,49	16,972 — 0,856 * t; $R^2 = 0,486$; $\alpha \leq 0,01$
Средние	21	15,18 $\pm$ 1,30	5,96	32,26	20,466 — 0,528 * t; $R^2 = 0,303$; $\alpha \leq 0,01$

Примечание. n — число рассматриваемых лет, M — среднее, m — ошибка среднего, σ — квадратичное отклонение, CV — коэффициент вариации, R^2 — коэффициент детерминации.

Сравнение хронограмм хода численности в трех поселениях показало их заметную несогласованность (рис. 1). Различия можно заметить не только в хронограмме поселения Жигун, где численность очень низкая (рис. 1в), но и в поселениях, где численность статистически не различима по многолетней средней (рис. 1а, б). Общность наблюдается только в тенденции снижения численности в последние годы наблюдений. Несинхронность хода численности в трех поселениях подтверждается и статистически незначимыми коэффициентами ранговой корреляции Спирмена для проверки согласованности с нормальным распределением использованы расчеты p -значения по нескольким критериям. Наиболее показательным оно для критерия Шапиро-Уилкоксона, но учитывались p -значения и для других критериев (Монте-Карло, Харке-Бера). Оценки оказались слишком велики, чтобы говорить о нормальном распределении в выборках, поэтому воспользовались коэффициентом ранговой корреляции для выяснения синхронности хода численности в разных поселениях сурка.

Синхронным при высокой значимости оказался только ход средней численности со всеми поселениями ($p = 0,67362 - 0,7362$; $\alpha \leq 0,01$), что можно объ-

яснить тем, что все поселения имели различающийся ход численности за сроки наблюдений.

Спектральные оценки цикличности динамики численности черношапочного сурка

Построенные спектры колебаний многолетней численности для каждого поселения позволили установить сходные для них гармонические составляющие, а также выявить различия в гармониках. Для всех поселений обычна 2-2,5-летняя цикличность, причем самая мощная цикличность наблюдалась в поселении Шумилиха (рис. 2а), а почти не проявлена в поселении Жигун (рис. 2в). Также в зоне высоких частот доминирует в поселении Жигун 3-4-летний цикл, отмеченный и в поселении Шумилиха. В низких частотах сходство циклов во всех поселениях не наблюдается.

Таким образом, при визуальной оценке спектров колебаний численности можно заметить некоторую общность их в полосах высоких частот и совершенное разнообразие в средних и низких частотах. Добавляет различия в картинах спектров и несоответствие мощностей даже в близких по периоду гармонических составляющих.

Более точно сравнить спектральные характеристики можно по оценкам их параметров (табл. 2). Обращает на себя внимание близость спектров в поселениях Шумилиха и Таркулик. В трех основных полосах частот, по-видимому, характерных для цикличности этого вида, наблюдается полное сходство (≈ 10 -, 5- и 2,5-летние колебания). По соотношению мощностей периодических составляющих здесь также наблюдается подобие. Заметно отличается набор ритмов численности в поселении Жигун, где основная мощность сосредоточивается в высоких частотах, а самих гармоник на спектре оказывается вдвое меньше, чем в других поселениях. Можно предположить, что такие заметные различия в цикличности вызваны особенностями местобитаний у этих поселений.

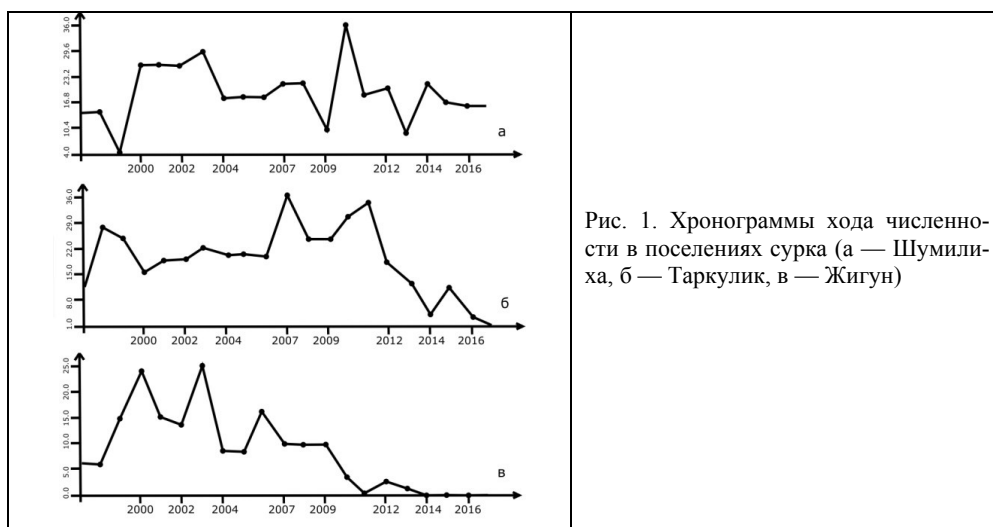


Рис. 1. Хронограммы хода численности в поселениях сурка (а — Шумилиха, б — Таркулик, в — Жигун)

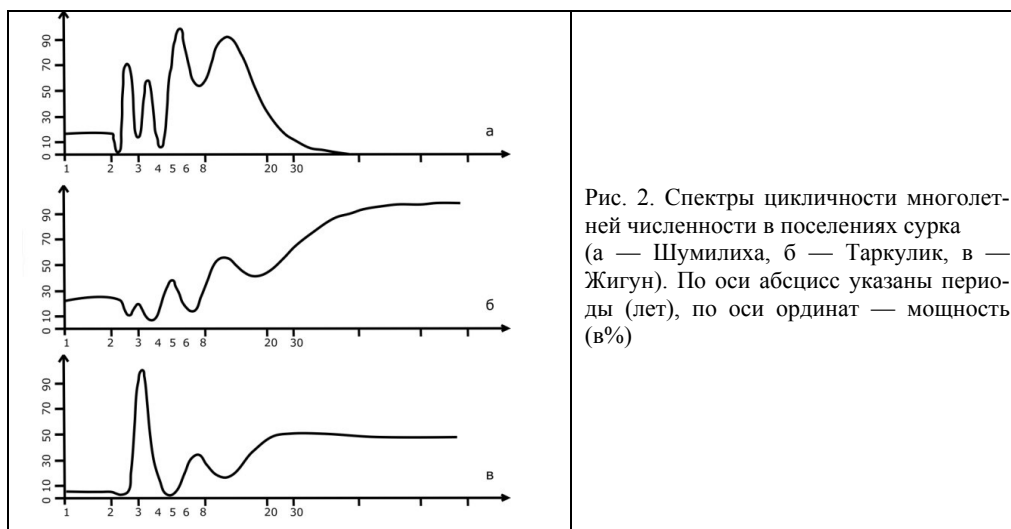


Таблица 2

Соотношение величины и мощности периодических составляющих черношапочного сурка

Период, лет	15–20	10–14	7–9,5	4,5–6	3,5–4,4	2,0–2,7	
Учетная площадка							
Шумилиха		11,0 2,17		5,5 2,25	3,4 1,76	2,5 1,95	
Таркулик		10,0 2,41		4,7 1,98		2,8 1,38	2,1 1,50
Жигун			7,0 1,39		3,1 2,35		
Средние значения	19,7 2,05		8,2 1,71	5,1 0,91	3,5 1,41	2,8 0,48	2,4 0,91

Оценка вероятных изменений численности черношапочного сурка в ближайшие годы

Результаты многолетних учетов сурка показывают, что относительно небольшая численность этого вида подвержена сильным ежегодным изменениям (рис. 3). Подъемы ее обычно имеют цикличность в три и шесть лет. В последние годы численность этого вида стабильно малая, что и определило достоверный отрицательный тренд численности.

Используя информацию об основных циклах динамики, можно построить модель [Кошулько, Попков, Юрачковский, 1987], аппроксимирующую эмпирическую кривую динамики численности (рис. 3).

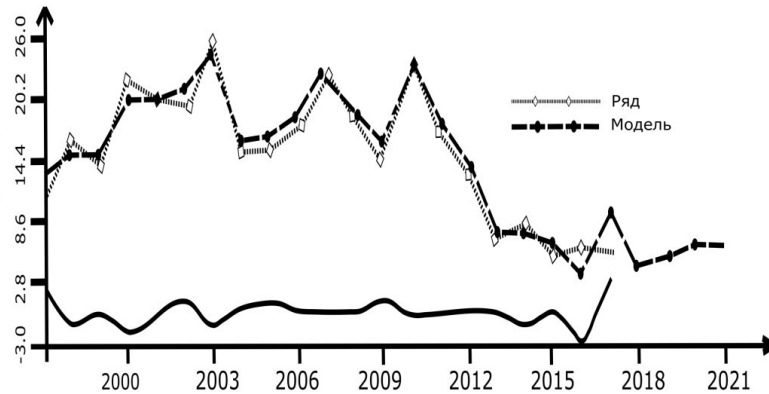


Рис. 3. Аппроксимация хода численности сурка модельной кривой (участок с 2017 по 2021 г. — прогноз, на оси ординат — число особей, графики исходного ряда, модели и «шума»)

Полагая, что причины, воздействующие на динамику (внешние и внутренние), постоянно проявляют себя, мы можем продолжить кривую численности во времени. Поведение модельной кривой позволило ожидать определенных изменений численности в ближайшие пять лет. По этому прогнозу популяция сурка снизится в 2018 г., достигнув плотности в 4,54 особи, далее к 2021 г. будет наблюдаться небольшой плавный ее подъем до $\approx 6-6,5$ особей. Наблюдающаяся низкая численность начиная с 2013 г., вероятно, является частью большого, примерно 20-летнего цикла (табл. 3), поэтому большой подъем численности следует ожидать только через 10–15 лет.

Таблица 3

*Параметры полигармонического модельного ряда
для хода численности черношапочного сурка*

N	F	T	Ph	U	dQ	Q
1	0,044	22,564	9,859	4,962	54,66	54,66
2	0,115	8,665	4,253	2,752	17,53	72,19
3	0,422	2,369	1,033	1,871	7,40	79,59
4	0,282	3,540	-0,852	2,164	6,90	86,49
5	0,218	4,579	0,394	1,716	6,39	92,87

Примечание. N — номер цикла; F — частота; T — период; Ph — фаза; U — амплитуда; dQ — дисперсия; Q — накопленная дисперсия.

Закключение. Таким образом, многолетний ход численности сурка не синхронен в разных его поселениях, в большинстве учетных площадок он стационарен, а в малочисленных поселениях наблюдается заметный отрицательный тренд. Многолетние изменения численности черношапочного сурка цикличны. Для них характерны колебания в трех полосах частот: ≈ 10 -, 5- и 2,5-летних; наибольшей мощностью обладают обычно низкочастотные циклы.

Различия в спектрах цикличности численности сурка, видимо, связаны с особенностями природно-климатического фона в его поселениях. Прогноз численности возможен с использованием сведений о его цикличности при помощи модели, основанной на модифицированном методе наименьших квадратов Прони.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 17-04-00269) и Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.9 (AAAA-A16-116121410119-4).

Литература

- Бобрецов А. В., Бешкарев А. Б., Басов В. А., Васильев А. Г., Ефимов В. М., Кудрявцева Э. Н., Мегалинская И. З., Нейфельд Н. Д., Сокольский С. М., Теплов В. В., Теплова В. П. Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар: Госкомстат Республики Коми, 2000. 206 с.
- Воронин Р. Н. Белая куропатка Большеземельской тундры. Экология, морфология, хозяйственное использование. М.: Наука, 1978. 147 с.
- Гниненко Ю. И., Серый Г. А. Массовые размножения хвоегрызущих и иных вредителей сосны в лесах Волгоградской области во второй половине XX века // Защита леса от вредителей и болезней. Пушкино: МПР ВНИИЛМ, 2003. С. 21–32.
- Дженкинс Г., Ваттс Д. Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1971. 316 с.
- Ердаков Л.Н. Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах // LAP Lambert Academic Publishing. 2011. 152 с.
- Ердаков Л.Н., Моролдоев И.В. Изменчивость многолетней цикличности в динамике численности красной полевки (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Принципы экологии. 2017. Т. 6, № 4(25). С. 26–36.
- Ердаков Л. Н., Моролдоев И. В. Циклы в многолетней динамике численности красной полевки (*Myodes rufocanus*) // Принципы экологии. 2018. Т. 7, № 2(27). С. 3–16.
- Ердаков Л. Н., Савичев В. В., Чернышова О. Н. Количественная оценка популяционной цикличности у животных // Журнал общей биологии. 1990. Т. 5, № 51. С. 661–668.
- Козулин В. М., Моролдоев И. В., Дарижапов Е. А., Ананин А. А. Многолетняя динамика численности черношапочного сурка *Marmota camtschatica doppelmayeri* на западном макросклоне Баргузинского хребта // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. 2016. Т. 18. С. 27–35.
- Колесник Ю. А., Тимофеева А. А., Помыкалов В. Г., Чупахина Т. Н. Корреляционный и спектральный анализ динамики численности морского котика острова Тюлений (Охотское море) // Зоологический журнал. 1978. № 1. С. 115–124.
- Кошулько А. И., Попков Н. В., Юрачковский Ю. П. Полигармонический анализ многолетних рядов температуры воздуха и осадков // Анализ и прогноз многолетних временных рядов. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1987. С. 45–53.
- Кухаренко Б. Г. Исследование по методу Прони динамики систем на основе временных рядов // Труды МФТИ. 2009. Т. 1, № 2. С. 176–192.
- Марпл С. Л. (мл). Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Николов Х. М. Статистическое определение цикличности в динамике численности обыкновенной полевки в луговой степи Центрально-черноземного заповедника // Материалы 12 конф. молодых ученых биологического факультета МГУ. М., 1981. С. 10–13.
- Сорокин А. А. Ультранизкие составляющие при изучении суточного ритма. Фрунзе: Илим, 1981. 82 с.

Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М.; Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.

Шубина Н. С. Динамика численности Тетеревиных (Tetraonidae) птиц в национальном парке «Югыд ва» // Современное состояние и стратегии сохранения природных и антропогенных экосистем: материалы всерос. заоч. науч.-практ. конф. Астрахань, 2010.

Bjornstad O. N., Champely S., Stenseth N. C., Saitoh, T. Cyclicality and stability of grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: spectral and principal components analyses // Philos. Trans. Biol. Sci. 1996. V. 351. P. 867–875.

CYCLICITY OF BLACK-CAPPED MARMOT (*MARMOTA CAMTSCHATICA*
DOPPELMAYERI) NUMBER IN BARGUZINSKY NATURE RESERVE

Lev N. Erdakov

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS
11 Frunze St., Novosibirsk 630091, Russia
E-mail: microtus@yandex.ru

Igor V. Moroldoev

Cand. Sci. (Biol.), Researcher,
Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS
11 Frunze St., Novosibirsk 630091, Russia
E-mail: igmor@list.ru

Vadim M. Kozulin

Senior Researcher,
United Administration of Barguzinsky State Nature Biosphere Reserve and Zabaikalsky National Park ("Zapovednoe Podlemorye")
44-64 Komsomolskaya St., Ulan-Ude 670045, Russia
Postgraduate, Buryat State University
24a Smolina St., Ulan-Ude 670000, Russia
E-mail: vadimkozulin@mail.ru

The article studies the long-term cyclicality of the black-capped marmot population (*Marmota camtschatica*) on the Barguzin Range. Pattern of population dynamics in large and medium colonies remains stationary, while in small settlements a noticeable negative trend is observed.

Visual evaluation of the population fluctuation spectra in high-frequency bands shows their similarity, whereas in the middle and low frequencies there is a wide variety of spectra. Fluctuations in ten-, five- and two-year frequency bands are observed for long term population dynamics of *Marmota camtschatica*.

The results of long-standing marmot counts show that a number of marmots is subject to great annual changes, and their amplification have a cyclicality of three and six years. We give a forecast of changes in number of black-capped marmots in Barguzinsky Reserve for the next five years. According to this forecast, the marmot population will decrease in 2018, and then there will be a gradual ascent by 2021. The observed low population after 2013 is probably a part of large ($\approx$ 20-year) cycle. Next increase in the number of marmots is expected only in 10–15 years.

Keywords: cyclicality; population dynamics; population cycles; black-capped marmot; *Marmota camtschatica*; the Barguzin Range, Barguzinsky Reserve.