

УДК 599.322.2

Поступила в редакцию 03.03.2019 г.
После исправления 09.04.2019 г.

МНОГОЛЕТНИЕ ЦИКЛЫ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ БЕЛКИ ОБЫКНОВЕННОЙ *SCIURUS VULGARIS* (L., 1758)

© 2019 г. Л.Н. Ердаков¹, И.В. Моролдоев¹, В.М. Переясловец², В.М. Козулин^{3,4}¹ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН,630091 г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, e-mail: ¹microtus@yandex.ru, ²igmor@list.ru²ФГБУ Государственный природный заповедник «Юганский»,

628458, Ханты-Мансийский авт. округ – Югра, Сургутский р-н, с. Угут, e-mail: pvm16@yandex.ru

³ФГБУ Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка («Заповедное Подлесье»),

67004, г. Улан-Удэ, ул. Комсомольская, 44-64, e-mail: vadimkozulin@mail.ru

⁴Бурятский государственный университет, 670000 г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а

Рассматриваются статистические характеристики многолетней динамики численности белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*), рассчитанной для некоторых заповедников Урала, Сибири и Прибайкалья, а также для федеральных округов России. При оценках хода многолетней численности рассчитаны спектры его периодических составляющих, а также определены периоды популяционных ритмов и их мощности. На спектрах колебаний численности белок европейской части России доминируют по мощности 6-8-летние периодические составляющие, при продвижении на восток доминирующими гармониками становятся высокочастотные гармоники. Кроме того, были проведены расчеты цикличности элементов кормовой базы белки, выяснены обычные циклы плодоношения семян хвойных, а также урожаев грибов и ягод. Во всех случаях многолетняя цикличность элементов местной кормовой базы оказывалась близка к колебаниям численности обыкновенной белки. В колебаниях урожайности семян сосны сибирской (кедра) наиболее мощным является пятилетнее колебание, которое совпадает с доминирующим по мощности циклом численности белки во всех заповедниках. Соответствие колебаний численности белки изменениям урожая местных кормов указывает на синхронизацию популяционных циклов белки с колебаниями ее кормовой базы. Она, в свою очередь может служить причиной территориальной изменчивости популяционной цикличности.

Ключевые слова: цикличность, динамика численности, белка, популяционные ритмы.

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.) является одним из основных объектов пушного промысла России, особенно в таежных районах Европейской части, Урала и Сибири. К настоящему времени накоплен значительный материал по биологии этого вида (Наумов, 1934; Формозов, 1935; Егоров, 1961; Кирис, 1969; Сокольский, Кудрявцева, 1980; Павлов, 1989;

Седалищев, 2012; Кассал, 2014; Verbeylen, Bruyn, Matthysen, 2003; Chantrey et. al., 2014). При исследованиях динамики численности белки особое внимание цикличности этого процесса уделил Н.П. Наумов (1930, 1934), полагавший, что ритмы колебаний данного грызуна одинаковы в районах со сходными геофизическими условиями, и популяционную цикличность вида формируют исключительно внешние воздействия. А.Н. Формозов (Formosov,

1933) связывал также численность белки с колебаниями урожая семян древесных пород.

По современным представлениям, циклический характер динамики мелких млекопитающих возникает из-за запаздывающей реакции популяций на внешние факторы и из-за влияния механизмов плотностно-зависимой регуляции. Эти механизмы определяют популяционные ритмы как автоколебательные. Сами же колебания, которые проявляет популяция, могут в силу физических причин затягиваться внешними ритмическими процессами, что придает популяционным ритмам устойчивость. Последнее обеспечивает должное соответствие синхронизирующим факторам внешней среды и может оказываться полезным для популяции, играя роль ее «биологических часов».

Отсюда и актуальность исследований, направленных не столько на механизмы популяционных колебаний, сколько на сами циклы. Их характеристики рассматриваются как потенциал, который может иметь популяция, обладая колебаниями той или иной размерности. Мы полагаем, что они расширяют адаптационные возможности популяции, обитающей на конкретной территории. Известно, что все воздействия на такую популяцию цикличны, например, определенные ритмы характерны практически всем климатическим факторам, строго периодичны постоянно воздействующие физические факторы (магнитное поле, солнечное излучение, георитмы Земли). Естественно, что подвержены определенной ритмичности и биотические воздействия (плодоношение кормовых растений, пресс хищников). В этой полипериодической среде популяция должна иметь собственные ритмы изменений численности, только тогда она может синхронизировать их с соответствующими внешними ритмами, подстраиваться к ним.

Изучение цикличности промыслового вида обычно тесно связано с прогнозом его изменений и оптимизацией его промысла. При точном прогнозе появляется возможность регламентировать промысел таким образом, чтобы при максимальном получении шкурок минимально воздействовать на нормальное функционирование популяций. Именно поэтому так актуально пристальное внимание к циклич-

ности динамики численности, уточнению продолжительности ее циклов, а также созданию прогнозных моделей, основанных на популяционных ритмах.

Нами изучалась многолетняя динамика численности белки в разных регионах России. Целью исследования явилось установление характеристик ритмов, присущих популяции этого грызуна. Задачи сводились к следующему: рассчитать спектры периодических составляющих динамики численности белки; определить периоды популяционных ритмов для белки и их мощности; рассчитать спектр плодоношения сосны сибирской – основного корма белки; сопоставить природные циклы среды с цикличностью численности белки для установления адаптационных возможностей популяции этого грызуна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы по динамике численности обыкновенной белки собраны в Юганском заповеднике В.М. Переясловцем (1988-2017 гг.), в Баргузинском заповеднике В. М. Козулиным (1972-2016 гг.) с использованием методики зимних маршрутных учетов (Методические рекомендации..., 2009). Часть материалов представлена опубликованными в открытой печати сведениями о численности белки в Карелии (<https://msx.karelia.ru>), Печоро-Илычском заповеднике (Бобрецов и др., 2000), Верхне-Кондинском заказнике (Воробьев, 2015), Якутии (Седалищев, 2012). Кроме того, использованы данные о численности белки по федеральным округам России с сайта ФГБУ «Центрохотконтроль».

Обработка данных многолетних наблюдений представляла собой разложение сложной кривой хода численности на составляющую ее простые гармоники, вычисление их величины и мощности. Для выявления скрытых колебаний в численности использовали программу спектрального анализа, находящуюся в собственности ИСиЭЖ СО РАН, а также программу «Harms», часто используемую для таких расчетов (Ердаков, Моролдоев, 2017; Попова, Харитонов, Ердаков, 2016). Спектральную плотность мощности (СПМ) оценивали методом Уэлча (Марпл, 1990). Все расчёты выполнены с привлечением сво-

МНОГОЛЕТНИЕ ЦИКЛЫ

бодной системы для математических вычислений GNU Octave (<http://www.gnu.org/software/octave>). Для оценивания СПМ методом Уэлча использовали функцию `pwelch` из пакета расширений Octave-Forge (www.octave.sourceforge.net). Каждый анализ многолетнего ряда данных по численности белки генерировал распределение спектра мощности по периодам, которое затем выражали в процентах от максимального значения. Пики на полученном спектре мощности соответствуют главным периодичностям.

Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Полученные значения отражали в тексте в том случае, если нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывалась. В противном случае линей-

ная регрессия исключалась из модели процесса. Тест на характер распределения используемых выборок показал заметные отклонения от нормального распределения, поэтому был применен ранговый коэффициент корреляции для расчетов хода численности с избранными факторами среды. Для статистических расчетов использовали пакет программ Past (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для оценки соотношений численности были рассчитаны некоторые среднестатистические характеристики многолетней численности белки в европейской и азиатской частях России, а также средние показатели хода численности на больших территориях – федеральных округах Российской Федерации (табл. 1).

Таблица 1. Статистические характеристики многолетней численности обыкновенной белки, тыс. экз.

Регион	<i>n</i> , лет	Численность, $M \pm m$	σ	C_v , %	Тренд
Карелия	10	120.5±14.07	44.48	36.91	167.560 - 10.455 * <i>t</i> ; $R^2 = 0.506$; $\alpha \leq 0.01$
Печоро-Илычский заповедник	62	434.0±62.58	492.76	113.54	737.596 - 9.953 * <i>t</i> ; $R^2 = 0.133$; $\alpha \leq 0.05$
Верхне-Кондинский заказник	40	988±129.7	820.50	83.05	375.918 + 31.390 * <i>t</i> ; $R^2 = 0.200$; $\alpha \leq 0.05$
Юганский заповедник	31	8677±1633	9090	104.76	8369.159 + 20.488 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
Баргузинский заповедник	45	702.4±171.7	1152	164.01	1094.946 - 17.844 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
Западная Якутия	21	186.3±9.34	22.96	42.78	191.234 - 0.495 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
<i>По федеральным округам, данные ЗМУ</i>					
Северо-Западный	14	1054.5±127.1	475.4	45.09	1453.810 - 61.430 * <i>t</i> ; $R^2 = 0.292$; $\alpha \leq 0.05$
Центральный	14	500.2±50.8	190.2	38.03	574.874 - 11.496 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
Приволжский	14	443.2±31.3	116.9	26.38	479.463 - 5.586 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
Уральский	14	719.9±38.4	143.8	19.98	838.558 - 18.246 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
Сибирский	14	2704.3±164.6	616.0	22.78	3087.333 - 58.930 * <i>t</i> ; $\alpha > 0.05$
Дальневосточный	14	2259.3±136.7	511.6	22.65	2976.232 - 110.295 * <i>t</i> ; $R^2 = 0.813$; $\alpha \leq 0.01$

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

Многолетний ход численности был представлен в виде хронограмм в трех заповедниках от Урала до Прибайкалья (рис. 1, I). Наряду с ними получены для последующего визуального сравнения спектры колебаний численности в этих заповедниках (рис. 1, II).

Средние многолетние изменения численности обыкновенной белки по федеральным округам представлены на частотной шкале для установления общих особенностей цикличности у этого вида на территории России (рис. 2).

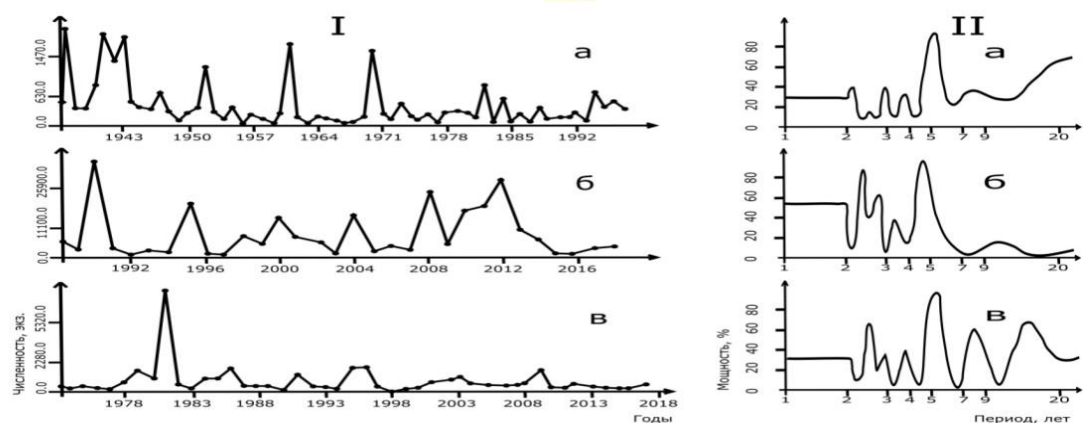


Рис.1. Динамика численности обыкновенной белки (I) и спектры (II) ее колебаний в заповедниках: а – Печоро-Ильчский; б – Юганский; в – Баргузинский

Проведены расчеты величин и мощностей гармонических составляющих цикличности белок как в различных гео-

графических районах (табл. 2), так и по федеральным округам (табл. 3).

Таблица 2. Географические особенности соотношения величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики населения обыкновенной белки

Период, лет Регион	20-35		9-12		6.1-8,5		4.5-6		3-4.4		2.0-2.9		
	Карелия	-	-	6.3	39.14	-	-	-	-	2.7	17.94	-	-
Печоро-Ильчский заповедник	24.4	102.3	7.8	71.8	5.0	119.4	3.7	71.1	3.0	77.1	2.5	49.8	
Юганский заповедник	-	-	10.6	1146	-	4.6	2635	-	3.5	1734	2.8	2166	
Верхне-Кондинский заказник	23.8	65.2	7.9	66.2	4.7	39.8	4.0	39.9	-	-	3.0	48.7	
Баргузинский заповедник	-	-	12.8	254	7.5	241	4.9	290	-	3.6	209	2.9	201
Западная Якутия	-	-	8.1	22.0	4.6	25.0	-	-	3.3	43.3	2.6	14.4	

Примечание: верхняя цифра – период, лет; нижняя – мощность (амплитуда)

Для выяснения соответствия периодических составляющих хода многолетней численности обыкновенной белки с цикличностью изменения запасов некоторых ее кормов рассчитаны колебания урожайности семян хвойных деревьев и ягод на Северном Урале, в Юганском заповеднике,

Забайкалье и в Якутии (табл. 4). Для сравнения с цикличностью кормов в Забайкалье приводятся сведения о цикличности белки, полученные по данным заготовок в Красночикойском районе Забайкальского края (Agafonov, Yerdakov, 2013).

МНОГОЛЕТНИЕ ЦИКЛЫ

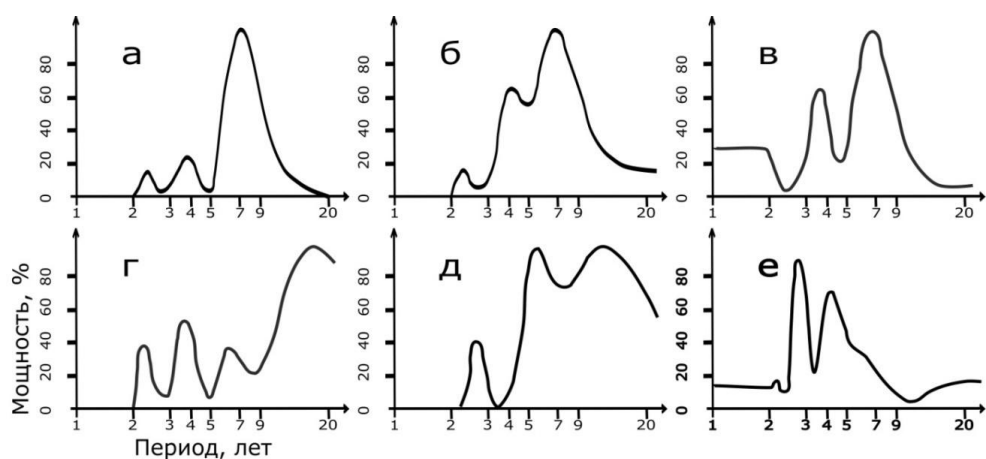


Рис. 2. Спектры колебаний численности белки в федеральных округах России (а - Северо-Западный, б - Центральный, в - Приволжский, г - Уральский, д - Сибирский, е - Дальневосточный)

Таблица 3. Соотношение величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики населения обыкновенной белки в федеральных округах России

Федеральный округ \ Период, лет	6.1-8.5		3-6		2.0-2.9		
	Период	Мощность	Период	Мощность	Период	Мощность	
Северо-Западный	7.4	266.4	3.9	123.2	2.4	96.5	-
Центральный	7.1	95.4	4.3	76.9	2.4	36.7	-
Приволжский	7.1	64.9	3.9	51.8	-	-	-
Уральский	6.6	38.7	3.9	45.9	2.3	40.8	-
Сибирский	-	-	5.7	282.1	2.8	184.8	2.1
Дальневосточный	-	-	4.3	89.5	2.8	100.7	2.2

Примечание: верхняя цифра – период, лет; нижняя – мощность (амплитуда).

Таблица 4. Географические различия величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики кормов обыкновенной белки

Район \ Период, год	19-30	10-12	5.1-8.0	3.0-5.0		2-2.9	
<i>Северный Урал, Печоро-Ильчский заповедник (Бобрецов и др., 2000)</i>							
Сосна	-	-	6.0 0.16	4.1 0.14	3.3 0.17	2.6 0.06	2.2 0.25
Пихта	22.8 0.20	-	7.4 0.27	3.8 0.15		2.8 0.33	-
Кедр	18.0 0.11	-	5.2 0.24	3.8 0.18	3.0 0.32	2.5 0.24	-
Ель	20.1 0.11	-	-	4.7 0.24	3.8 0.29	2.7 0.34	2.3 0.11
<i>Юганский заповедник (данные В.М. Переясловца)</i>							
Кедр		11.3 0.24	6.9 0.21	4.7 0.56	3.5 0.62	-	-

<i>Забайкальский край, Красночикойский район</i>							
Белка (Agafonov, Yerdakov, 2013)	23.7 9219	8.8 9719	6.6 5574	-	3.2 3836	2.7 1463	2.1 755
Кедр (Кирис, 1969)	24,9 0,06	10,2 0,14	6,3 0,10	-	3,2 0,12	2,6 0,06	2,2 0,14
Кедр (Агафонов, Ердаков, 2013)	27.5 0.77	10.4 2.98	7.5 1.23	5.2 1.63	3.4 1.44	2.5 0.40	2.2 1.03
<i>Якутия (Седалищев, 2012)</i>							
Грибы	-	11.2 7.57	4.9 5.57	3.6 1.92	3.1 2.42	2.5 5.44	-
Семена хвойных	19.0 7.23	-	6.8 2.87	4.0 6.44	-	2.8 2.95	-
Ягоды	-	10.5 2.28	5.7 1.58	4.3 1.66	3.2 2.03	-	2.3 1.76

Примечание: верхняя цифра – период, лет; нижняя – мощность (амплитуда).

ОБСУЖДЕНИЕ

Статистические оценки. Численность обыкновенной белки в различных регионах обычно достоверно различается по своим многолетним средним значениям. Там, где запасы ее велики, возрастает вариабельность их средних многолетних значений (табл. 1). Тем не менее, в районах, особенно богатых белкой, колебания ее численности обычно стационарны.

На огромных территориях федеральных округов ежегодные колебания запаса белки в Европейской части России происходят синхронно (коэффициенты корреляции у европейских оценок, включая Уральский округ, высоко достоверны). В Сибирском округе колебания синхронны только с Северо-Западным округом, причем только при расчетах ранговой корреляции. Достоверно постепенное уменьшение запаса белки за срок наблюдений проявляется только в Северо-Западном и Дальневосточном округах. На остальной территории России колебания численности этого грызуна сохранялись стационарными (табл. 1). Вариабельность запасов на громадном российском пространстве за сроки наблюдений была значительно ниже, чем на любой из рассмотренных территорий.

Значительные ряды наблюдений мы имеем, только начиная с западных предгорий Урала (Печоро-Илычский заповедник), поэтому речь пойдет в основном об азиатской обыкновенной белке. Территории заповедников разделены большими расстояниями, а наблюдения происходили в разные отрезки времени, поэтому статистические оценки синхронности колеба-

ний численности приводить неправомерно. Размах варьирования запасов белки на всех этих территориях значительный и соизмеримый (табл. 1). Особенно высока вариабельность белки в Баргузинском заповеднике, где в 1981 г. наблюдалась «вспышка» ее массового размножения (рис. 1, Ив). Хронограммы хода численности представляют собой сложные кривые неправильной формы, расстояния между большими пиками численности могут составлять от четырех (рис. 1, Иб) до семи (рис. 1, Ia) лет, но могут быть и 13-летними (рис. 1, Ив), и 22-летними (рис. 1, Иб). Оценивая ритмы хода численности с меньшей амплитудой, а их заметно больше на любой из хронограмм, можно оценить по расстояниям между пиками их как 2-4-летние.

Спектральные оценки. Представив хронограммы в виде спектров (рис. 1, П), получаем более корректные оценки набора колебаний на них. Доминирующие по мощности 5-7-летние циклы численности проявлены во всех заповедниках. В Баргузинском заповеднике наблюдается несколько субдоминирующих по мощности циклов (рис. 1, Пв). На территории заповедников проявлены и высокочастотные колебания, но в каждом они специфичны по мощности. В восточных заповедниках мощность этих периодических составляющих спектров велика, а в Печоро-Илычском такие циклы отчетливы, но маломощны. Визуальное сравнение спектров позволяет рассмотреть особенности циклов численности белки к востоку от Урала. В Западной Сибири близки по мощности к доминирующим 2,5-летние колебания (рис. 1, Пб), а в Прибайкалье в этой частотной полосе на спектре заметна

3,5-летняя периодическая составляющая, но ее мощность вполнину меньше, чем у доминирующей здесь гармоник (рис. 1, Пв).

Точнее периоды и их мощности приведены в табл. 2. В наиболее западной территории (Карелия) короткий ряд наблюдений позволил зафиксировать только две периодических составляющих: 6- и 2-летнюю. Ранее для Карелии были описаны 5-летние колебания численности белок (Наумов, 1930, 1934).

В Западном Приуралье продолжительные наблюдения позволили фиксировать много периодических составляющих хода численности белки. Наиболее мощными оказались 5-летние циклы, описанные еще Н.П. Наумовым (1934) для этих широт. Почти столь же мощны и низкочастотные циклы численности. Присутствуют характерные для этого грызуна 7-8-, 3-4- и 2-летние колебания (табл. 2).

К востоку от Урала, на территории Верхне-Кондинского заказника мы отмечаем примерно тот же спектр цикличности белки, различия в основном касаются мощностей периодических составляющих. При продвижении на восток соотношение циклов белки изменяется, появляется 10-летняя периодическая составляющая, а обычная 7-летняя цикличность не проявлена на спектре (табл. 2). В остальном набор ритмов в высокочастотной части спектра меняется незначительно. Н.П. Наумов (1934) замечал, что 6- и 7-летние циклы численности у белки обычны для районов с наихудшими условиями обитания (Якутия, север Красноярского края).

Далее на восток, в Баргузинском заповеднике проявлена 12-летняя гармоническая составляющая на спектре колебаний численности. Близкий к ней ритм в Иркутской области упоминал Б.К. Павлов (1989). В остальных полосах частот спектра колебаний численности из этого заповедника фиксируются все те же гармонические составляющие, характерные для спектров в других районах. Наибольшая мощность во всех заповедниках проявлена у ≈ 5 -летней гармоник (табл. 2).

Отметим общее в циклах численности всех белок в наблюдаемых заповедниках: доминирующие колебания в средних частотах и близкие по значениям у

них ритмы в высоких частотах.

Н.П. Наумов установил размерность колебаний численности белки в крупных регионах СССР. По его данным, для этого вида характерны 4-, 5-, 6- и 7-летние циклы. Короткие ряды данных ЗМУ по федеральным округам России с сайта <http://www.ohotcontrol.ru> позволили получить некоторые гармонические составляющие многолетней динамики обыкновенной белки на больших территориях с запада на восток страны. Сравнение их с данными из заповедников уточняют значения наиболее общих периодических составляющих для этого вида грызунов. Подтверждается присутствие у динамики белок 6-8-летних циклов (табл. 2 и 3), во всяком случае, для европейской части страны. Характерными для обыкновенной белки на всей территории страны, по-видимому, следует считать и популяционные колебания 4-5- и 2-3-летнего диапазонов частот (табл. 4). Для Приморья и Дальнего Востока еще в прошлом веке Е.Н. Смирнов (1976) отмечал характерную для белки 3-летнюю цикличность численности.

При продвижении на восток в населении белки исчезают 7-8-летние колебания, а доминирующая мощность на спектрах переходит к высокочастотным периодическим составляющим, что связано с недостаточностью продолжительности наблюдений. Судя по сведениям из Забайкалья и Якутии, в этой полосе частот фиксируются и доминирующие по мощности периодические составляющие (рис. 2 П, табл. 2, 3). Еще А.Н. Формозов (Formosov, 1933) связывал увеличение численности белки с колебаниями урожая кедровых и других семян древесных пород. Сопоставляя значения популяционных периодических составляющих с колебаниями местных кормовых ресурсов, можно сделать предположение о синхронизации циклов хода численности у белки (табл. 2, 4).

На территории Печоро-Илычского заповедника к низкочастотному и очень мощному ритму белки близки большинство 20-летних колебаний семеношения хвойных деревьев. Соответствуют колебания урожая этих пород и ритмам численности белки в средних частотах (5-7-летних). Полное соответствие колебаний численности белки и урожая семян хвойных наблюдается в высо-

ких частотах.

В Юганском заповеднике циклы численности белки близки по периодам к 11-, 4,7- и 3,5-летним колебаниям урожая кедровых орехов (табл. 2, 4). Это дает основание предполагать синхронизацию популяционной цикличности и урожая основной пищевой культуры зверьков. На востоке в Забайкальском крае колебания численности белки вполне соответствуют ритмам плодоношения местного кедра, приводимым разными авторами. Циклы белки близки по значениям к таковым у плодоношения кедра во всех полосах частот, что позволяет полагать возможность синхронизации на любой из них.

Далее на северо-восток, в Якутии из хвойных основным поставщиком семенного корма становится лиственница (Седалищев, 2012). Синхронизация с ее урожайностью может происходить у белки в полосах высоких частот (табл. 2, 4). Вторым компонентом в питании зверьков служат грибы. Здесь синхронность цикличности белки лучше соответствует урожаю корма, близкие ритмы с урожаем грибов наблюдаются у вида во всех полосах частот. Второстепенным поставщиком ресурсов могут служить ягоды. В суровых условиях Якутии и к динамике этого ресурса может подстроиться ход численности белки - близкие ритмы здесь фиксируются в 3- и 2-летних полосах частот (табл. 2, 4).

Такое соответствие колебаний численности белки с изменениями урожая местных кормов дает основание предполагать синхронизацию популяционных циклов белки с колебаниями ее кормовой базы. Эта синхронизация делает ритмы белки более устойчивыми, что способствует адаптированности изменений ее численности к динамике местных кормовых режи-

мов. Между тем внешние ритмы не создают соответствующие по периоду популяционные ритмы, а просто служат для них датчиками времени. Популяционные циклы выступают как «биологические часы», обеспечивающие синхронизацию изменений численности и ресурсов.

ВЫВОДЫ

1. Для территории России обычными для многолетнего хода численности белки являются 6-8-, 3-5-, и 2-3-летние циклы. Их наличие проявилось как при оценке численности на больших территориях страны, так и в пределах заповедников, где проведены долгосрочные наблюдения.

2. На спектрах колебаний численности белок европейской части России доминируют по мощности 6-8-летние периодические составляющие, при продвижении на восток доминирующими гармониками становятся высокочастотные, 3-5-летние.

3. На всей рассмотренной территории многолетняя цикличность элементов местной кормовой базы белки оказывалась близка к колебаниям численности обыкновенной белки. Обращает на себя внимание соответствие доминирующих по мощности колебаний семеношения кедра (≈ 5 -летнее) с наиболее мощным циклом численности белки во всех заповедниках.

4. Синхронизация колебаний численности белки с ритмами в динамике местных кормовых режимов грызуна может служить причиной территориальной изменчивости популяционной цикличности.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013-2020 гг., проект № VI.51.1.4. (АААА-А16-116121410119-4) и РФФИ (проект № 17-04-00269 А).

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов Г.М., Ердаков Л.Н. Популяционные и географические различия в многолетней динамике численности белки // Байкальский зоологический журнал. 2013. № 2 (13). С. 106–113.
- 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., Теплов В.П. Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар: Госкомстат республики Коми, 2000. 206 с.

Воробьев В.Н. Многолетняя динамика численности охотничье-промысловых животных заказника "Верхне-Кондин-

- ский" (Ханты-Мансийский автономный округ — Югра) // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 1. С. 107–118.
- Егоров О.В. Экология и промысел якутской белки. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 267 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.
- Кассал Б.Ю. Последствия интродукции телеутки *Sciurus vulgaris exalbidus* (Pallas, 1778) на территорию Омской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 46–57.
- Кирус И.Д. Кормовые ресурсы белок. М.: Лесная промышленность, 1969. 258 с.
- Марпл С.Л. (мл). Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Методические рекомендации по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в России (с алгоритмами расчета численности). М.: Минсельхоз России, 2009. 54 с.
- Наумов Н.П. Материалы к познанию «урожая» белки // Труды Лосиноостровской опытной станции. Биология. 1930. № 7. С. 103–120.
- Наумов Н.П. Периодичность в колебаниях численности обыкновенной белки // Экология белки. М.: КОИЗ, 1934. С. 25–51.
- Павлов Б.К. Управление популяциями охотничье-промысловых животных. М.: Агропромиздат, 1989. 144 с.
- Попова О.Н., Харитонов А.Ю., Ердаков Л.Н. Цикличность многолетней динамики численности стрекоз рода *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) в бассейне озера Чаны // Экология. 2016. № 1. С. 62–70.
- Седалищев В.Т. К экологии обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) Западной Якутии // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича. 2012. № 10. С. 282–289.
- Смирнов Е.Н. Прогнозирование численности и рациональная организация промысла белки в кедровниках восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Численность животных и ее прогнозирование. Киров: ВНИИОЗ, 1976. С. 244–247.
- Сокольский С.М., Кудрявцева Э.Н. Мечение белки в Печоро-Илычском заповеднике // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 108–123.
- Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. М., Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.
- Agafonov G.M., Yerdakov L.N. Cycles of abundance dynamics of squirrel (*Sciurus vulgaris*, L.) in Transbaikalia, Russia // 2nd International Symposium on hunting "Modern aspects of sustainable management of game populations". , 2013. С. 153–161.
- Chantrey J., Dale T.D., Read J.M., White S., Whitfield F., Jones D., McInnes C.J., Begon M. European red squirrels population dynamics driven by squirrelpox at a gray squirrel invasion interface // Ecol. Evol. 2014. № 4 (19). С. 3788–3799.
- Formosov A.N. The crop of cedar nuts, invasions into Europe of the Siberian nutcracker (*Nucifraga caryocactes macrorhynchus* Brehm) and fluctuations in numbers of the squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) // J. Anim. Ecol. 1933. № 2. С. 70–81.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. № 4. С. 1–9.
- Verbeylen G., Bruyn L. De, Matthysen E. Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented red squirrel *Sciurus vulgaris* population // Ecography (Cop.). 2003. № 26. С. 118–128.
- http://msx.karelia.ru/assets/files/Imported_52/Razdel-5.1.--3707.pdf
- <http://www.gnu.org/software/octave>
- <http://www.octave.sourceforge.net/signal/function/pwelch.html>
- http://www.ohotcontrol.ru/resource/Resources_2008-2013/%D0%9E%D0%B1%D1%8B%D0%BA%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D0%B5%D0%BD%D0%BD%D0%B0%D1%8F%20%D0%B1%D0%B5%D0%BB%D0%BA%D0%B0.pdf

LONG-TERM CYCLES IN THE DYNAMICS OF THE POPULATION DENSITY OF EURASIAN RED SQUIRREL *SCIURUS VULGARIS* (L., 1758)

L.N. Erdakov, I.V. Moroldoev, V.M. Pereyaslovets, V.M. Kozulin

The article discusses the statistical characteristics of the long-term population dynamics of the common squirrel (Sciurus vulgaris) calculated for some of the natural reserves of the Urals, Siberia and the Baikal region, as well as for the federal districts of Russian Federation. The spectra of periodic components of a multi-year population cycles was calculated, and the periods of population rhythms and their power were determined. In the European part of Russia, 6–8-year periodic components were dominate (by the power), while moving eastward, the dominant harmonics become high-frequency harmonics. In addition, long-term dynamics in components of squirrels' food base were also calculated, so cycles of seed bearing of conifers, as well as harvests of mushrooms and berries, were examined. In all cases, the perennial cycles of the food base elements were close to fluctuations in the squirrels' number. In the yield of Siberian pine seeds, the most powerful fluctuation is the five-year fluctuation which coincides with the most powerful cycle of squirrel numbers in all reserves. So, the population cycles of the squirrels synchronize with the fluctuations of its food supply. Synchronization of fluctuations in the squirrels' number with rhythms in the dynamics of local feeding regimes may be the cause of the geographic variability of the population cyclicity.

Key words: cyclicity, population dynamics, squirrels, Eurasian red squirrel, population rhythms.