

УДК 599.742.41

ЦИКЛИЧНОСТЬ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA* (L.))

Л.Н. Ердаков¹, В.М. Переясловец²

На основании статистической обработки многолетних данных показана динамика численности, а также ее цикличность в популяциях соболя трех государственных заповедников, находящихся в разных ландшафтно-географических районах: Печоро-Илычского, Юганского и Баргузинского. Несмотря на разные условия существования животных, во всех популяциях спектры ритмов численности соболя имеют общую компоненту в виде обязательных 5–8- и 2–3-летних циклов плотности. В некоторых районах обитания соболя имеют место и 30-летние циклы колебаний его численности. Синхронизаторами популяционных колебаний у соболя выступают внешние циклы. Прежде всего, это колебания важнейших для вида кормовых ресурсов: кедрового ореха, грызунов, различных ягод. В отдельных районах синхронизирующими могут быть погодные факторы – многолетняя цикличность температуры воздуха и количество осадков. Несходство спектров обусловлено различием в цикличности местных природных факторов, к которым любая популяция может подстраивать свои автогенные ритмы.

Ключевые слова: соболь, заповедник, многолетние колебания численности, хронограмма, синхронизатор.

Соболь (*Martes zibellina* (L., 1758)) – уникальный вид отечественной фауны охотничьих животных, ареал его практически полностью лежит в границах Российской Федерации. Территория, на которой встречается соболь, охватывает около 750 млн га, а лесная площадь, заселенная его популяциями, достигшими промысловой плотности, составляет около 550 млн га (Бакеев и др., 2003; Ломанова и др., 2010). Русский соболиный промысел в северных регионах длился около 90 лет, причем 60 из них он носил хищнический характер, когда уровень добычи многократно превышал уровень воспроизводства (Хлебников, 1977). И только к началу 1970-х годов ресурсы соболя в пределах страны были восстановлены до промысловой численности (Бакеев и др., 2003). Это удалось осуществить благодаря различным природоохранным мероприятиям и масштабным работам по восстановлению ареала соболя путем искусственного расселения на огромных территориях бывшего обитания вида.

Большую роль в деле восстановления популяции соболя сыграла организация сети крупных заповедников в разных частях его ареала, которые не только способствовали увеличению численности этих животных, но стали региональными

центрами по изучению экологии и биологии вида. Нам представлялось интересным сравнить цикличность динамики численности соболя на заповедных территориях, расположенных в пределах разных подзон тайги. Были выбраны три крупных заповедника, находящихся на большом расстоянии друг от друга: Печоро-Илычский, Баргузинский и Юганский.

Каждый из заповедников обладает большой площадью и находится в таежном регионе, характерном для соболя. Два заповедника расположены в горной местности – Печоро-Илычский (721 322 га) и Баргузинский (366 870 га). Между ними на равнине находится Юганский заповедник (648 636 га). В Печоро-Илычском заповеднике соболь обитает также в составе смешанной популяции – совместно с лесной куницей рода *Martes*.

Описания колебаний численности и построение спектров такой цикличности у соболя уже проводились (Бобрецов и др., 2000; Агафонов, Ердаков, 2014; Переясловец, Стариков, 2016). Как правило, эти расчеты осуществляют попутно с проведением широкого диапазона экологических исследований. Работ, ориентированных на изучение самой цикличности, а также на

¹ Ердаков Лев Николаевич – ст. науч. сотр. Института систематики и экологии животных СО РАН, докт. биол. наук (microtus@yandex.ru); ² Переясловец Владимир Михайлович – ст. науч. сотр. ФГБУ «Государственный природный заповедник «Юганский», канд. биол. наук (pvm16@yandex.ru).

установление спектров популяционных ритмов соболя в разных регионах и соотношения мощности их гармонических составляющих, в литературе не обнаружено. Не публикуется также материалов по изменчивости спектров, которую может вызывать синхронизация популяционных циклов с колебаниями местных климатических факторов. Представляется актуальным развить это направление, увеличивая массив эмпирического материала о спектрах колебаний численности соболя и других животных. Эти сведения необходимы для развития хроноэкологии, а кроме того, они имеют прагматический смысл. На их основе можно строить модели для прогноза численности этого важного в хозяйственном отношении вида.

В Восточной Сибири для соболя описаны как малые (продолжительностью в 3–4 года), так и средние (6–10-летние) циклы численности (Бакеев, 1976). Для Камчатки приведен 11-летний ритм изменения численности соболя (Белов, 1976а, 1976б). Имеются сообщения и о больших (80- и 100-летних) циклах численности для этого зверька (Корытин, 1976; Дорофеев, Шибанов, 1980). Для Северного Урала приведены 4-летние колебания, а также отмечена 12-летняя цикличность в динамике численности соболя (Полузадов, 1976). Знаком баргузинского соболя Е.М. Черникин не выделяет циклов у популяции этого вида, считая изменения численности векторными. Он показал несколько различных периодов (отрезков времени), в которые под действием внешних причин популяция меняла свою численность (Черникин, 2006).

Цель нашей работы – определение степени цикличности сложной динамики численности соболя на большей части его ареала и выявление сходств и различий в этом процессе между несколькими региональными популяциями этого вида.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили табличные данные из книги Е.М. Черникина о биологии соболя в Баргузинском заповеднике, где приведены изменения его плотности населения за 29 лет, рассчитанной по результатам зимнего маршрутного учета, а также имеется оценка за этот же период урожайности кедр, брусники, черники, голубики и численности мелких грызунов (Черникин, 2006).

Кроме того, использованы материалы многолетних наблюдений в Печоро-Илычском заповеднике (Бобрецов и др., 2000). Для расчетов

цикличности из этой сводки отобрали ряды многолетних исследований не только динамики плотности популяции соболя, но и его ближайших симпатрических родственников – лесной куницы и гибрида куницы с соболем (кидаса). Численность соболя определяли маршрутно-окладным методом. Кроме того, для расчетов использовали описанные в эти же сроки изменения важных для соболя пищевых ресурсов – осенней численности полевых и урожайности кедр. Для обнаружения цикличности были обработаны и сведения о климатическом фоне в годы наблюдений (количество осадков и значения температуры воздуха).

Полевые исследования в Юганском заповеднике проводили на протяжении 30 лет (1988–2017 гг.). Численность соболя определяли по результатам зимних маршрутных учетов, проводимых ежегодно (Кузякин, 1979). Общая протяженность учетных маршрутов составила 5975 км. Показатели плотности населения соболя получали, используя в расчетах региональный пересчетный коэффициент, рекомендованный Минприроды РФ (Методические рекомендации..., 2014). Ежегодно (в августе) проводили оценку осенней численности лесных полевых и урожайности кедр.

Материалы по численности соболя во всех указанных заповедниках собирали в одни и те же сроки (конец февраля – начало марта) по сходным методикам. В результате учетных работ получены показатели плотности населения соболя, выраженные в абсолютных единицах (число особей на 1000 га площади), что позволило оперировать этими данными в едином массиве при расчетах цикличности разных популяций. Оценка осенней численности мышевидных грызунов (число особей на 100 ловушко-суток), а также урожайности кедр и ягодных растений (в баллах) проводили в близкие сроки по единой методике.

Временные ряды а также их изучение с помощью спектральных оценок давно привлекают внимание исследователей (Torgence, 1998; Klvana et al., 2004; Jenouvrier et al., 2005). Циклы нередко возникают в результате взаимодействия животного с его кормовой базой (Turchin et al., 2000), но особенно интересны работы, сопоставляющие спектральные характеристики хода численности нескольких видов в кормовой цепочке. Так, анализ Фурье показал 3-летнюю цикличность в учетах обилия лемминга, первогодков черной казарки, а также доли молодых особей

у белолобого гуся (Blomqvist et al., 2002). На длинных рядах вычислены также низкочастотные (до 8 лет) компоненты спектров у грызунов (Saitoh et al., 1999).

Обработка данных многолетних наблюдений представляла собой разложение сложной кривой хода численности на составляющие ее простые гармоники, а также определение 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 (Попова и др., 2016; Ермаков, Моролдоев, 2017). Спектральную плотность мощности (СПМ) оценивали методом Уэлча (Welch) (Марпл-мл., 1990). Все расчеты выполнены с привлечением свободной системы для математических вычислений GNU Octave, которая использует язык высокого уровня и представляет интерактивный командный интерфейс для решения различных линейных и нелинейных математических задач. Для оценки СПМ методом Уэлча (Welch) использовали функцию pwelch из пакета расширений Octave-Forge. В результате проведения каждого анализа многолетнего ряда данных по численности соболя получали распределение спектра мощности по периодам, которое затем выражали в процентах от максимального значения. Пики на полученном спектре мощности соответствуют главным значениям периодичности.

Для выявления трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Полу-

ченные значения отражали в тексте только в том случае, когда нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывалась. В противном случае линейная 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.

Результаты и обсуждение

Анализ многолетней динамики численности соболя и влияния на нее биотических и абиотических переменных позволяет выявить ряд факторов, определяющих состояние популяций соболя из различных регионов. Все они имеют естественное происхождение, поскольку заповедный режим исключает воздействие антропогенного фактора. Каждая исследуемая популяция обладает характерными параметрами, не только отражающими ее текущее состояние, но и позволяющими прогнозировать изменения численности вида в долгосрочной перспективе. Некоторые статистические характеристики многолетних изменений плотности популяций соболя, обитающих в Печоро-Илычском, Юганском и Баргузинском заповедниках, отражены в табл. 1. Поскольку в Печоро-Илычском заповеднике соболю обитает совместно с лесной куницей, были дополнительно рассчитаны параметры суммарной плотности их популяций.

Таблица 1

Статистическая характеристика многолетней динамики численности соболя в разных популяциях

Популяция	Параметры	n, лет	Плотность, $M \pm m$, ос./1000 га,	σ	CV	Тренд
Печоро-Илычская		27	$0,99 \pm 0,269$	1,399	141,31	$0,715 + 0,007 t$; $\alpha > 0,05$
Печоро-Илычская (соболь, куница, кидас)		27	$2,06 \pm 0,465$	2,415	117,23	$1,239 - 0,000 t$; $\alpha > 0,05$
Юганская		30	$5,45 \pm 0,315$	1,724	31,62	$2,242 + 0,004 t$; $\alpha > 0,05$
Баргузинская		29	$12,0 \pm 0,211$	11,35	94,58	$23,90 - 0,85 t$; $R^2 = 0,405$; $\alpha \leq 0,01$

Обозначения: M – среднее значение; m – ошибка средней; σ – среднее квадратичное отклонение; CV – коэффициент вариации.

Многолетние изменения плотности популяции соболя в заповедниках для сравнения изображены в виде хронограмм. Они позволяют видеть сложные изменения численности и визуально (по расстояниям между пиками) оценить возможные циклы, присутствующие в их динамике (рис. 1).

Спектральная характеристика цикличности в популяциях соболя представляет собой важный этап для проведения дальнейшего анализа. Чтобы получить представление о совокупности периодических составляющих в каждой из исследуемых популяций построены изображения спектров цикличности, характерных для каждого заповедника (рис. 2). Такие оценки позволяют визуально сравнивать как сами наборы перио-

дических составляющих в каждом из примеров динамики численности популяции, так и их изменения с продвижением с запада на восток. Для оценки колебаний, общих для динамики численности соболя, в каждой из популяций рассчитаны параметры популяционной цикличности. Результаты представлены в табл. 2.

В целях установления внешних факторов, синхронизирующих цикличность соболя, проведены вычисления спектров колебаний природных условий в местообитаниях этого зверька для каждого заповедника (табл. 3). Для Печоро-Илычского заповедника определяли температуру воздуха и количество осадков за весь период наблюдений (цикличность климатических

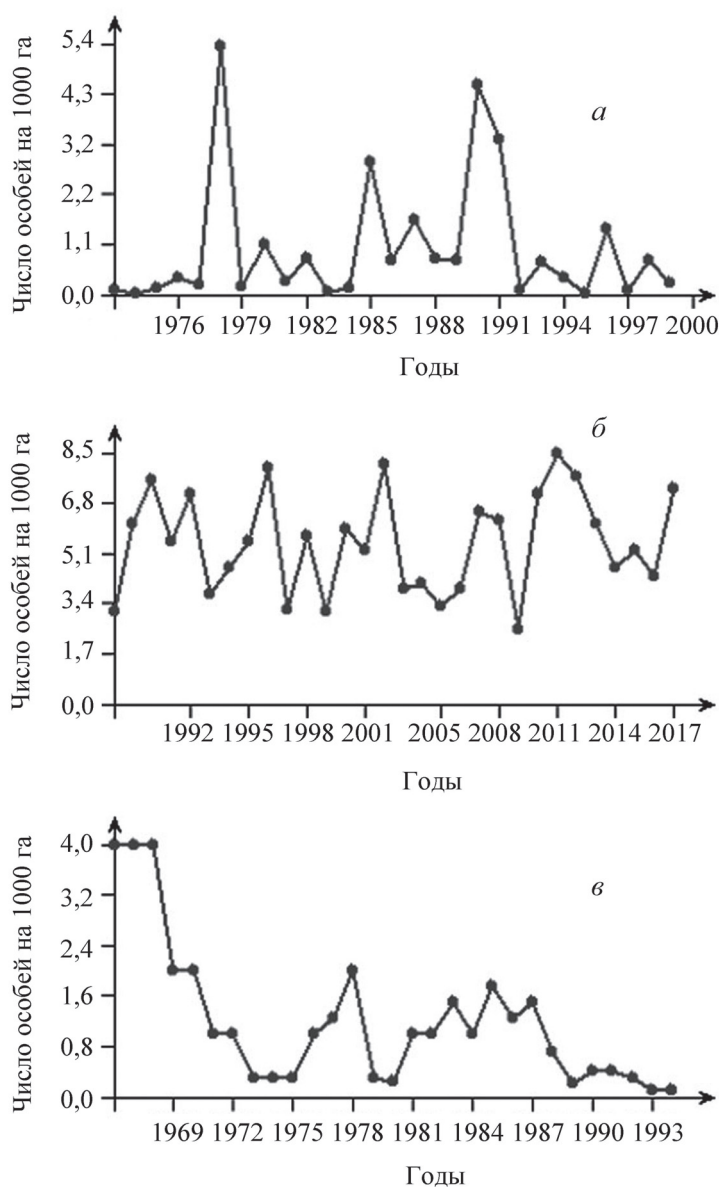


Рис. 1. Среднегодовая численность соболя в заповедниках: *а* – Печоро-Илычском, *б* – Юганском, *в* – Баргузинском

Т а б л и ц а 2

Соотношение величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики соболя в разных популяциях

Популяция	Период, лет	20–35	9–15	5,1–8	3–5	2,0–2,9
	Печоро-Илычская	–	–	7,3 0,38	3,2 0,28	2,3 0,42
Юганская	33,0 0,37	9,9 0,35	5,9 0,37	3,0 0,27	–	
Баргузинская	–	13,3 0,46	5,2 0,19	3,5 0,12	2,7 0,11	

П р и м е ч а н и е: верхняя цифра – период (лет), нижняя цифра – мощность (амплитуда).

факторов), спектры цикличности динамики численности красной и темной полевок, а также урожайности кедровых орехов (Бобрецов и др., 2000). Для Баргузинского заповедника определяли цикличность суммарной численности мышевидных грызунов, а также урожайности кедра, брусники, черники и голубики (Черников, 2006). Для Юганского заповедника была установлена цикличность многолетней динамики численности белки, лесных полевок, урожайности кедра и климатических факторов (температуры воздуха и количества осадков).

Сравнение средних многолетних значений плотности популяций соболя указывает на существование определенной градации – показатели численности возрастают при продвижении с запада на восток (табл. 1), причем достоверность различий средних значений в разных заповедниках сохраняется на 1%-м уровне значимости ($t_{эмп.} = 10,3$). Можно предположить, что плотность популяции ограничена в первую очередь обеспеченностью пищевыми ресурсами (Турчин, 2018), а последняя у соболя растет при перемещении к востоку. В Печоро-Илычском заповеднике у соболя есть еще два пищевых конкурента (лесная куница и кидас), что также препятствует увеличению его численности. Однако сравнение суммарной плотности этих трех потребителей (табл. 1) с суммарной плотностью популяции в Юганском заповеднике показывает, что их различие остается высоко достоверным ($t_{эмп.} = 6,8; p \leq 0,01$).

Среднегодовая плотность популяции соболя во всех заповедниках подвержена значительным колебаниям. Сильнее всего она варьирует в печоро-илычской популяции. Изменчивость среднего числа особей в ней несколько снижает-

ся при оценке вариабельности по интегральной оценке численности. Плотность населения самого соболя здесь колеблется наиболее сильно. Снижение вариабельности суммарной оценки плотности популяции легко объяснить компенсирующим воздействием (Ердаков, Рябко, 1981), поскольку одним из механизмов стабилизации может быть перераспределение численности (т.е. при увеличении численности животных в одной популяции происходит ее уменьшение в другой). Эффективность механизмов стабилизации, оцениваемая таким способом, возрастает с увеличением числа видов.

Наименее вариабельна популяция соболя из Юганского заповедника. За весь срок наблюдений она оставалась довольно стабильной, не проявляя достоверного тренда. Самая большая средняя плотность популяции соболя наблюдалась в Баргузинском заповеднике. Вероятно, здесь для него имеются и наилучшая ресурсная база, и оптимальные местообитания в условиях горной тайги, подробно описанные Е.М. Черниковым. Однако за время наблюдений только у этой популяции зафиксированы не только ежегодные колебания численности, но и достоверное снижение последней (табл. 1).

На Северном Урале (в Печоро-Илычском заповеднике) среднегодовая численность соболя в отдельные годы резко возрастала по сравнению с обычно небольшой средней плотностью популяции (рис. 1, а). Такие подъемы могут фиксироваться как через 5–6 лет, так и через 10–12 лет. В Юганском заповеднике средний уровень плотности популяции несколько выше, чем на Урале, и чаще случаются ее заметные превышения (рис. 1, б). Здесь крупные всплески численности происходили, как правило, через 5–6

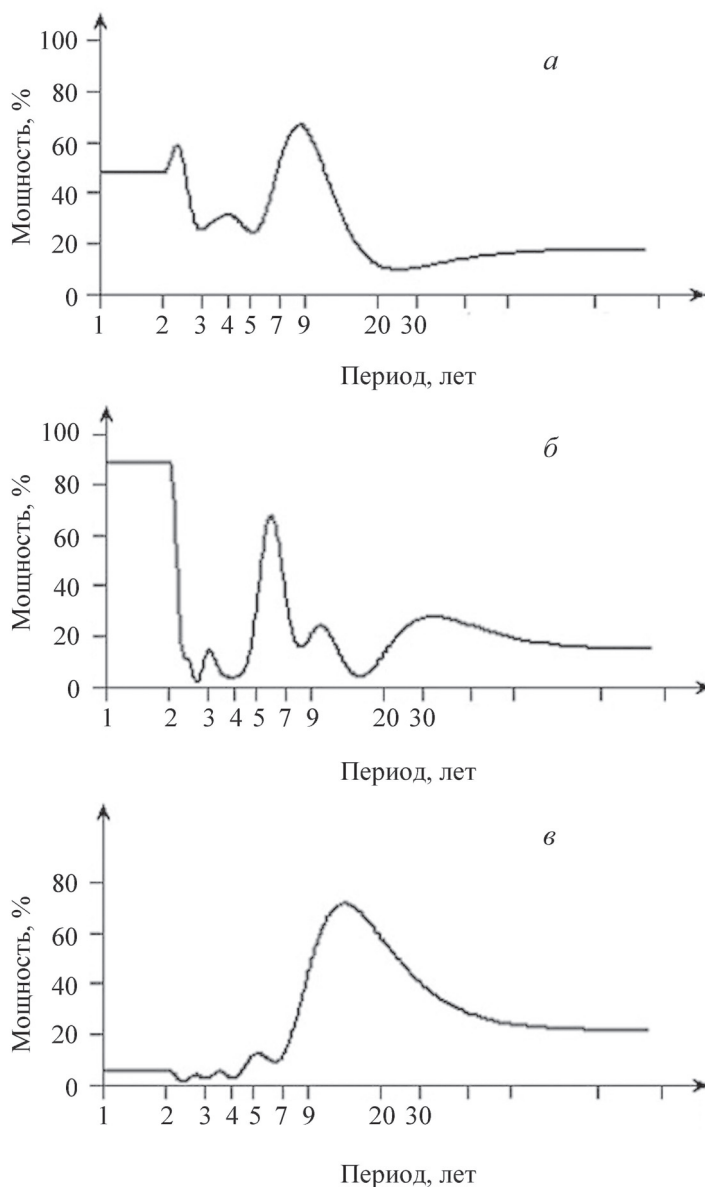


Рис. 2. Ход численности соболя в заповедниках: *а* – Печоро-Ильчском, *б* – Юганском, *в* – Баргузинском

лет. Отличается ход численности (от описанных выше) и в Баргузинском заповеднике (рис. 1, *в*). Хронограмма изменений плотности популяции прибайкальского соболя за время наблюдений отражает как ее периодические подъемы через 9–10 лет, так и постепенное снижение плотности популяции. При расчетах колебаний численности здесь действительно выявлен достоверный отрицательный тренд (табл. 1). Однако срок наблюдений за соболем в этом заповеднике недостаточен, чтобы утверждать о снижении в нем численности вида. Обнаруженный тренд представляет собой, возможно, низкочастотное (вековое) колебание плотности местной популяции.

Мощность (амплитуда) колебаний плотности популяций соболя может быть как небольшой (что происходит чаще всего), так и значительной. Сложная хронограмма неправильной формы предполагает существование в динамике численности соболя некоторого числа присутствующих для нее простых циклических колебаний, суперпозиция которых и определяет вид результирующей кривой (многолетнего хода численности). Для выяснения всего набора таких колебаний численности соболя в каждом заповеднике можно представить их как спектры гармонических составляющих хода численности (рис. 2).

Т а б л и ц а 3

Соотношение величины и мощности гармонических составляющих кормовых и климатических факторов, характерных для разных популяций соболя

Фактор \ Период, лет	11–20	7–10	5,1–6,5	4,1–5	3–4	2,0–2,9	
Печоро-Илычский заповедник							
Численность красной полевки	11,9 2,15	–	6,2 2,08	4,7 3,68	3,2 1,97	2,9 1,75	2,3 1,39
Численность темной полевки	10,9 0,253	8,4 0,232	5,3 0,324	4,7 0,313	3,6 0,445	2,9 0,285	–
Урожайность кедр	–	8,3 3,30	–	4,6 5,90	4,0 8,97	2,6 3,37	2,2 8,69
Количество осадков	–	10,3 5,82	5,8 3,46	–	3,4 12,10	2,9 6,96	2,1 9,69
Температура воздуха	14,6 8,41	9,2 3,76	6,4 9,25	4,6 6,34	3,4 7,46	2,6 10,77	2,3 2,02
Юганский заповедник							
Численность белки	–	10,3 6,77	–	4,8 8,30	–	2,5 10,55	–
Численность лесных полевков	–	–	6,2 1,69	–	3,9 2,72	2,7 3,15	–
Урожайность кедр	–	8,8 0,32	–	4,5 0,42	3,5 0,38	2,6 0,47	–
Количество осадков	15,3 31,39	–	5,9 24,92	–	3,7 26,81	2,8 30,56	2,4 15,01
Температура воздуха	16,5 142	–	7,2 173	–	4,0 260	2,9 129	–
Баргузинский заповедник							
Численность грызунов	13,8 38	–	–	–	–	3,1 19	–
Урожайность кедр	13,1 1,08	–	5,2 1,22	–	3,5 3,58	2,8 2,34	2,2 0,40
Урожайность брусники	–	9,8 0,80	5,9 2,22	–	3,5 1,58	2,8 1,40	2,1 0,31
Урожайность черники	11,6 1,18	–	6,3 3,08	–	3,5 4,74	–	2,1 0,47
Урожайность голубики	12,4 0,27	–	6,8 1,07	4,6 0,92	–	2,8 0,77	2,1 0,05

П р и м е ч а н и е: верхняя цифра – период (лет), нижняя цифра – мощность (амплитуда).

Визуально спектры колебаний плотности соболя заметно различаются в каждом заповеднике. Такое различие определяется прежде всего несоответствием даже одинаковых по мощности гармоник. Так, в 3–4-летней полосе частот во всех заповедниках наблюдались колебания небольшой мощности, но пики их различались по величине. То же касается и 9–10-летнего цикла, он доминировал по мощности в Печоро-Илычском заповеднике (рис. 2, *а*). В Юганском заповеднике это колебание невелико (рис. 2, *б*), а в Баргузинском заповеднике оно значительно и сливается с самым низкочастотным циклом (рис. 2, *в*).

Еще одну гармоническую составляющую ритмов численности обнаружили в 5–8-летней полосе частот. Этот цикл доминировал на спектре динамики численности соболя в Юганском заповеднике (рис. 2, *б*) и заметен в Баргузинском (рис. 2, *в*). На спектре циклов численности в Печоро-Илычском заповеднике его невозможно обнаружить, здесь этот цикл включен либо в 4–5-летнюю, либо в 7–9-летнюю гармонические составляющие (рис. 2, *а*).

Более точно оценить сходство спектров цикличности соболя в разных районах можно, сравнивая их не визуально, а по рассчитанным параметрам ритмов (табл. 2). Такой подход позволил установить, что для любой из рассмотренных популяций соболя характерны 2–3-летние циклы численности, а также ее мощные 5–8-летние колебания. Другие периодические составляющие присутствуют в большей мере у баргузинской популяции. Там проявлены 9–15-летние ритмы, часто доминирующие по мощности. Низкочастотные колебания (30-летние) присутствуют в юганской популяции соболя (табл. 2).

Общей чертой динамики численности соболя для всех заповедников, несмотря на различие условий обитания, служит наличие в спектрах ритмов его численности общей компоненты в виде обязательных 2–3- и 5–8-летних колебаний. Однако в спектрах имеются определенные несходства, причиной которых могут быть различия в цикличности местных природных факторов (пищевых ресурсов и климата), к которым любая популяция обычно подстраивает свои многие автогенные ритмы, в том числе и колебания плотности (Колтунов, Ермаков, 2015). Это предположение можно проверить, сопоставив периоды колебаний численности соболя с цикличностью местных условий среды обитания (климатических параметров и обилия его кормовой базы) в каждом районе.

В Печоро-Илычском заповеднике в области высоких частот (2–3 года) обнаружена синхронизация с урожайностью кедр, численностью красной полевки и климатическими факторами. Кроме того, в полосе 3–4-летних частот обнаружена синхронизация с численностью темной полевки, урожайностью кедр и климатическими факторами, а в полосе средних частот (8–9-лет) – с численностью темной полевки и урожайностью кедр. В Печоро-Илычском заповеднике в полосе 3–4-летних частот у соболя наблюдается цикличность, соответствующая численности темной полевки (самый мощный ее ритм), а один из доминирующих циклов связан с урожайностью кедровых орехов (табл. 2). Оба этих ресурса наиболее важны для соболя.

В Юганском заповеднике в полосе высоких частот (2–3 года) обнаружена синхронизация с урожайностью кедр, численностью лесных и красно-серых полевок, а также с климатическими факторами. В средних частотах, в одной полосе (5–7 лет) обнаружена корреляция только с количеством осадков, а в другой (9–10 лет) – только с численностью белки. В полосе низких частот (15–20 лет) обнаружена связь только с ходом температуры воздуха. Важность для местного соболя кедровых орехов и мышевидных грызунов в качестве кормового ресурса подтверждает синхронизация с их обилием в высоких частотах. Хорошее и постоянное соответствие роста численности соболя и обилия этих ресурсов необходимо для стабильности популяции. Возможно, в местном суровом климате имеет значение и синхронность хода численности соболя с колебаниями температуры. Остается неясным, почему на территории Юганского заповедника 10-летний цикл соболя совпал с таким же циклом у белки. Синхронизация с ним сомнительна, поскольку роль белки в рационе соболя Юганского заповедника незначительна (Переясловец, Стариков, 2016).

В Баргузинском заповеднике в 2–3-летней полосе частот обнаружена синхронизация с урожайностью кедр, брусники и черники, а в соседней (5–6 лет) – с урожайностью кедр и брусники. В низких частотах (10–15 лет) обнаружена корреляция с численностью мышевидных грызунов и урожайностью кедр. Можно заметить, что в этом заповеднике наблюдается самая тесная связь цикличности соболя с колебаниями урожайности кедр, которая прослеживается во всех полосах частот их спектров. Три самых мощных цикла динамики урожайности кедр аналогичны

соответствующим циклам хода численности соболя, а кроме того, самый низкочастотный ритм урожайности также синхронизируется с колебаниями численности соболя. Это указывает на сильную связь динамики численности соболя с урожайностью кедрового ореха. Интересно, что точность подстройки цикличности динамики численности мышевидных грызунов, составляющих важную часть рациона соболя, к колебаниям урожайности кедра еще выше, чем у самого соболя. Особенно это заметно по самому низкочастотному ритму (табл. 3). Почти столь же точно подстроен ход численности соболя к урожайности ягодных растений, их спектры в большинстве своем несут близкие гармонические составляющие. Это подтверждает высказанное Е.М. Черникиным мнение о том, что зависимость соболя от этих ресурсов самая большая для этого района (Черников, 2006).

Даже это короткое сравнение позволяет заметить, что в каждом рассмотренном районе подстройка колебаний численности у соболя сугубо специфична и может различаться как значениями периодов, так и выбором объектов. Возможно, особенностями местообитания и обусловлены комплексы циклов, которые в данных условиях наиболее оптимальны для выживания соболя. Единственный фактор, который прослеживается во всех описаниях и всегда служит синхронизатором колебаний плотности популяции соболя – цикличность урожайности кедровых орехов. Правда, и этот важный объект питания меняет свою значимость. Если в Печоро-Ильчском и Юганском заповедниках синхронизация с этим видом корма зафиксирована только в высоких частотах спектра ритмов соболя, то в Баргузинском заповеднике обнаружено полное совпадение ритмов урожайности орехов и колебаний плотности соболя во всех полосах частот на спектрах.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

Агафонов Г.М., Ердаков Л.Н. Цикличность в популяционной динамике численности соболя в Забайкальском крае // Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных

Заключение

Плотность популяции соболя ни в одном из рассмотренных районов не оставалась постоянной, везде она испытывала заметные колебания. Сравнение средних многолетних значений плотности популяций соболя показало существование определенной градации – показатели численности возрастали при продвижении с запада на восток. За все время наблюдений постепенное достоверное снижение среднегодовой численности соболя отметили только в баргузинской популяции, в остальных заповедниках этот показатель оставался стабильным.

Спектры ритмов численности соболя во всех заповедниках имели общую компоненту в виде обязательных 2–3- и 5–8-летних колебаний. Их можно считать обычными для динамики численности соболя. Кроме того, для популяций соболя характерны 10–20-, 5–6- и 3–4-летние циклы колебаний плотности.

Синхронизаторами популяционных колебаний у соболя выступали внешние циклы. Прежде всего, это колебания обилия важнейших для вида кормовых ресурсов – кедрового ореха, мышевидных грызунов, ягод. В отдельных районах синхронизирующими факторами могут быть климатические особенности – многолетняя цикличность температуры воздуха и количества осадков. Единственный общий синхронизатор для всех заповедников – урожайность кедрового ореха.

Причиной несходства в спектрах могут быть различия в цикличности местных природных факторов, к которым любая популяция может подстраивать свои автогенные ритмы.

Выявленные закономерности позволяют строить прогнозные модели динамики численности соболя в любом из упомянутых заповедников, а также применять их к региональным промышленным популяциям с поправкой на антропогенное воздействие.

стран. Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., Алматы 11–12 марта 2014 г. С. 100–108 [Agafonov G.M., Erdakov L.N. Tsiklichnost' v populyatsionnoj dinamike chislenosti sobolya v Zabajkal'skom krae // Sovremen-

- nye problemy okhotnich'ego khozyajstva Kazakhstana I sopredel'nykh stran. Mat-ly Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Almaty 11–12 marta 2014 g. S. 100–108].
- Бакеев Н.Н.* Динамика численности соболя и факторы, определяющие ее // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976. С. 32–33 [*Bakeev N.N.* Dinamika chislennosti sobolya i factory, opredelyayushchie ee // Biologicheskije osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhitovnykh. Kirov, 1976. S. 32–33].
- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А.* Соболя. Вятка, 2003. 336 с. [*Bakeev N.N., Monakhov G.I., Sinityn A.A.* Sobol'. Vyatka, 2003. 336 s.].
- Белов Г.А.* Колебания солнечной активности и многолетние изменения кормовой базы соболя на Камчатке // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976а. С. 40–42 [*Belov G.A.* Kolebaniya solnechnoj aktivnosti i mnogoletnie izmeneniya kormovoj bazy sobolya na Kamchatke // Biologicheskije osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhitovnykh. Kirov, 1976a. S. 40–42].
- Белов Г.А.* Солнечная активность и колебания интенсивности размножения в популяциях камчатского соболя // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976б. С. 42–43 [*Belov G.A.* Solnechnaya aktivnost' i kolebaniya intensivnosti razmnozheniya v populyatsiyakh kamchatskogo sobolya // Biologicheskije osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhitovnykh. Kirov, 1976b. S. 40–42].
- 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, 2000. 206 с. [*Bobretsov A.V., Beshkarev A.B., Basov V.A., Vasil'ev A.G., Efimov V.M., Kudryavtsev E.N., Megalinskaya I.Z., Neifel'd N.D., Sokol'skij S.M., Teplov V.V., Teplova V.P.* Zakonomernosti poluvekovoj dinamiki bioty devstvennoj tajgi Severnogo Predural'ya. Syktyvkar, 2000/ 206 s.].
- Дорофеев Ю.П., Шибанов В.В.* Колебания численности соболя, необходимость биотехнических работ по его расширенному воспроизводству // Биотехния, теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск, 1980. С. 232–247 [*Dorofeev Yu.P., Shibanov V.V.* Kolebaniya chislennosti sobolya, neobkhodimost' biotekhnicheskikh rabot po ego rasshirennomu vosproizvodstvu // Biotekhnija, teoreticheskie osnovy i prakticheskie raboty v Sibiri. Novosibirsk, 1980. S. 232–247].
- Ердаков Л.Н., Моролдоев И.В.* Изменчивость многолетней цикличности в динамике численности красной полевки (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Принципы экологии. 2017. Т. 6. № 4. С. 26–36 [*Erdakov L.N., Moroldoev I.V.* Izmenchivost' mnogoletnej tsiklichnosti v dinamike chislennosti krasnoj polevki (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Printsipy ekologii. 2017. T. 6. № 4. S. 26–36].
- Ердаков Л.Н., Рябко Б.Я.* Количественная мера эффективности механизмов стабилизации сообщества // Журнал общей биологии. 1981. Т. 42. № 4. С. 512–516 [*Erdakov L.N., Ryabko B.Ya.* Kolichestvennaya mera effektivnosti mekhanizmov stabilizatsii soobshchestva // Zhurnal obshchej biologii. 1981. T. 42. N 4. S. 512–516].
- Колтунов Е., Ердаков Л.* Цикличность популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов // Анализ цикличности всплеск массового размножения. Saarbrücken, 2015. 208 с. [*Koltunov E., Erdakov L.* Tsiklichnost' populyatsionnoj dinamiki lesnykh nasekomykh-fillofagov // Analiz tsiklichnosti vspyshek massovogo razmnozheniya. Saarbrücken, 2015. 208 s.].
- Корытин С.А.* Космическая информация и прогнозирование количественного и качественного состава популяций // Численность животных и ее прогнозирование. Киров, 1976. С. 132–135 [*Korytin S.A.* Kosmicheskaya informatsiya i prognozirovanie kolichestvennogo i kachestvennogo sostava populyatsij // Chislennost' zhitovnykh i ee prognozirovanie. Kirov, 1976. S. 132–135].
- Кузякин В.А.* Охотничья таксация. М., 1979. 200 с. [*Kuzyakin V.A.* Okhotnich'ya taksatsiya. M., 1979. 200 s.].
- Ломанова Н.В., Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ляпина М.Г., Комиссаров М.А., Мошева Т.С., Наумова А.А., Сидоров С.В., Царев С.А., Юдина Т.В., Фокин С.Ю., Блохин Ю.Ю., Зверев П.А., Козлова М.В., Межнев А.П., Романов Ю.М.* Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). М., 2010. Вып. 9. 219 с. [*Lomanova N.V., Borisov B.P., Volodina O.A., Gubar' Yu.P., Lyapina M.G., Komissarov M.A., Mosheva T.S., Naumova A.A., Sidorov S.V., Tsarev S.A., Yudina T.V., Fokin S.Yu., Blokhin Yu.Yu., Zverev P.A., Kozlova M.V., Mezhev A.P., Romanov Yu.M.* Sostoyanie okhotnich'ikh resursov v Rossijskoj Federatsii v 2008–2010 gg. // Okhotnich'i zhitovnye Rossii (biologiya, okhrana, resursovedenie, ratsional'noe ispolzovanie). M., 2010. Vyp. 9. 219 s.].
- Марпл-мл. С.Л.* Цифровой спектральный анализ и его приложения. М., 1990. 584 с. [*Marpl-ml. S.L.* Tsifrovoj spektralnyj analiz i ego prilozheniya. M., 1990. 584 s.].
- Методические рекомендации по определению численности копытных, пушных животных и птиц методом зимнего маршрутного учета. М., 2014. 28 с. [*Metodicheskie rekomendatsii po opredeleniyu chislennosti kopytnykh, pushnykh zhitovnykh i ptits metodom zimnego marshrutnogo ucheta. M., 2014. 28 s.*].
- Переясловец В.М., Стариков В.П.* Комплексный анализ многолетней динамики численности популяции соболя заповедника «Юганский» // Вестник КрасГАУ. Биологические науки. 2016. № 11. С. 130–136 [*Pereyaslovets V.M., Starikov V.P.* Kompleksnyj analiz

- mноголетней динамике численности популяции соболя заповедника «Yuganskij» // Vestnik KrasGAU. Biologicheskie nauki. 2016. N 11. S. 130–136].
- Переясловец В.М., Стариков В.П. Кормовая база соболя Юганского заповедника и ее динамика в многолетнем аспекте // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2016. № 3. С. 73–79 [Pereyaslovets V.M., Starikov V.P. Kormovaya baza sobolya Yuganskogo zapovednika i ee dinamika v mnogoletnem aspekte // Ispolzovanie i okhrana prirodnykh resursov v Rossii. 2016. N 3. S. 73–79].
- Полузадов Н.Б. К вопросу долгосрочного прогнозирования изменений численности соболя в урало-приобской части его ареала // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976. С. 204–206 [Poluzadov N.B. K voprosu dolgosrochnogo prognozirovaniya izmenenij chislennosti sobolya v uralo-priobskoy chasti ego areala // Biologicheskie osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh. Kirov, 1976. S. 204–206].
- Попова О.Н., Харитонов А.Ю., Ермаков Л.Н. Цикличность многолетней динамики численности стрекоз рода *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) в бассейне озера Чаны // Экология. 2016. № 1. С. 62–70 [Popova O.N., Kharitonov A.Yu., Erdakov L.N. Tsiklichnost' mnogoletnej dinamiki chislennosti strekoz roda *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) v bassejне озера Chany // Ekologiya. 2016. N 1. S. 62–70].
- Турчин П.В. Популяционная динамика. Лекция N 14 [Электронный ресурс] // Биологическое образование в МФТИ. 2012. URL: http://db4.sbras.ru/elbib/data/show_page.phtml?22+205 (дата обращения 10.04.2018) [Turchin P.V. Populyatsionnaya dinamika. Lektsiya N14 [Elektronnyj resurs]. // Biologicheskoe obrazovanie v MFTI. 2012. URL: http://db4.sbras.ru/elbib/data/show_page.phtml?22+205 (data orashcheniya 10.04.2018)].
- Хлебников А.И. Экология соболя Западного Саяна. Новосибирск, 1977. 125 с. [Khlebnikov A.I. Ekologiya sobolya Zapadnogo Sayana. Novosibirsk, 1977. 125 s.].
- Черников Е.М. Экология соболя (*Martes zibellina* Linneus, 1758) в Баргузинском заповеднике. Улан-Удэ, 2006. 266 с. [Chernikin E.M. Ekologiya sobolya (*Martes zibellina* Linneus, 1758) v Barguzinskom zapovednike. Ulan-Ude, 2006. 266 s.].
- Blomqvist S., Holmgren N., Åkesson S., Hedenström A., Pettersson J. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia*. 2002. N 133. P. 146–158.
- Jenouvrier S., Weimerskirch H., Barbraud C., Park Y.H., Cazelles B. Evidence of a shift in the cyclicality of Antarctic seabirds dynamics linked to climate // Proceedings of the Royal Society. 2005. N 272. P. 887–895.
- Klvana I., Berteaux D., Cazelles B. Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle // The American Naturalist. 2004. N 164. P. 283–297.
- Saitoh T., Bjørnstad O.N., Stenseth N.C. Density dependence in voles and mice: a comparative study // Ecology. 1999. N 80. P. 638–650.
- Torrence C., Compo G.P. A practical guide to wavelet analysis // The Bulletin of the American Meteorological Society. 1998. N 79. P. 61–78.
- Turchin P., Oksanen L., Ekerholm P., Oksanen T., Henttonen H. Are lemmings prey or predators? // Nature. 2000. N 405. P. 562–565.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019
Принята к публикации / Accepted 30.11.2019

LONG-TERM CYCLE OF THE SABLE (*MARTES ZIBELLINA* (L.)) POPULATION DYNAMICS

L.N. Erdakov¹, V.M. Pereyaslovets²

The sable (*Martes zibellina* (L., 1758)) is a unique mammal of the Russian fauna; it plays an important role in taiga ecosystems. Sable populations inhabiting conservation areas exist in the natural flow of environmental processes unexposed to human influences and therefore can serve as reference models. The study of the mechanisms of long-term dynamics of the sable and the factors affecting it extend our knowledge of the species' ecology and are instrumental in developing conservation and population management strategies. This work examines the degree of cyclity across the major part of its range and reveals similarities and differences in this process for several regional populations. Long-term data (27–30 years) on sable population numbers were accumulated from three nature reserves (zapovedniks) situated in geographically and ecologically different districts: the Pechoro-Ilychskij Nature Reserve, Yuganskij Nature

¹ Erdakov Lev Nikolaevich, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Senior Researcher, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11Frunze St., Novosibirsk 630091, Russian Federation (microtus@yandex.ru); ² Pereyaslovets Vladimir Michailovich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, State Nature Reserve «Yuganskij», Ugut, Surgut district, Tyumen region, 628458, Russian Federation (pvml6@yandex.ru).

Reserve and Barguzinskij Nature Reserve. Every year on the territory of these nature reserves at the same time carried out winter route accounting on a close method. As a result of this accounting have been received information about a population density of sable (individuals per 1000 hectares), which served as the basis for statistical analysis. In addition, every year studied a yield of the main components of the sable forage base. Data on the autumn abundance of small mouse-like rodent (individuals per 100 trap-days) and the yield of Siberian (stone) pine and several types of berry plants (in points) were collected. Processing of the data from long-term surveying consisted in the decomposition of the complex curve of population dynamics into simple component harmonics and calculating their size and power. The annual average population density of the sable in all three nature reserves was subject to significant fluctuations. It was the most variable in the Pechoro-Ilychskij population and the least variable in the Yuganskij population. The Barguzinskij population falls in between the other two (see Table 1). In some years, the average annual population numbers of the Pechoro-Ilychskij Nature Reserve sables increased dramatically compared with the normally low population density. These peaks occurred at intervals of 5–6 and 10–12 years. In the Yuganskij Nature Reserve, the average population density is substantially higher than that of the Pechoro-Ilychskij population, and peaks occurred more often – every 5–6 years (see Fig. 1b). Barguzinskij Nature Reserve has the highest annual average population values with peaks every 9–10 years. However, it is the only nature reserve where a verified decline of the population numbers has occurred in the course of the study period. In other nature reserves, this value has been stable. Comparison of average long-term values of sable population density showed the existence of a certain gradation – the species abundance increased when moving from West to East. It is likely that the population density is limited primarily by the availability of food resources, which sable grows to the East. In all three nature reserves, the spectral rhythms of the sable populations shared an invariant component of mandatory 5–8- and 2–3-year fluctuations. However, the territories differed in terms of the presence of fluctuations at other frequencies and their power. These differences may root in the cyclity of the local environmental factors (abundance of foods and climatic factors) acting as synchronizers to which the populations react adaptively by density fluctuations. The common synchronizing factor shared by all three nature reserves is the crop abundance of the Siberian stone pine seeds (*Pinus sibirica*); other synchronizers are relatively territory-specific and are defined by the contents of the local sable diet and certain climatic parameters of the habitat (air temperature and precipitation).

Key words: sable; nature reserve; long-term fluctuations population numbers, chronogram; synchronizing factor.