

УДК 574.34(571.621+470.54)

СРАВНЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИЯХ СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ И СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Г.П. Неверова¹, О.А. Жигальский², Н.И. Марков², Е.Я. Фрисман¹

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: galina.nev@gmail.com, frisman@mail.ru

² Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул.8 Марта 202, г.Екатеринбург, 620144,
e-mail: zig@ecology.uran.ru, nimarkov@mail.ru

Работа посвящена анализу и сопоставлению динамики численности охотничье-промысловых видов млекопитающих, обитающих в разобщенных частях географического ареала – в Среднем Приамурье и в Свердловской области. Показано, что большинство охотничье-промысловых видов зверей, обитающих на территориях Свердловской области и Среднего Приамурья, характеризуются периодическими или аperiodическими флуктуациями с различной амплитудой. Для анализа колебаний численности популяций животных использованы автокорреляционный, корреляционный и кросс-корреляционный анализы. Показано, что в Среднем Приамурье и в Свердловской области происходят закономерные циклические колебания численности многих животных, синхронно охватывающие значительные части ареалов.

Ключевые слова: популяционная динамика, циклические колебания, колебания с запаздыванием, корреляционный анализ, кросс-корреляционный анализ.

Введение

Большинство популяций животных, включая охотничьи виды, очень часто демонстрирует многолетние колебания, вызываемые эндо- и экзогенными факторами. Как правило, на локальном уровне циклические изменения численности наблюдаются вследствие воздействия плотностно-зависимой регуляции и особенностей жизненного цикла особей [2, 5, 6, 9, 11]. В случае взаимодействия нескольких группировок одного вида или разных видов, обитающих в одном ареале (например, миграционно связанные субпопуляции, система хищник-жертва, общий хищник и т.д.), режимы динамики численности существенно усложняются, могут возникать такие явления как синхронизация колебаний и колебания с запаздыванием [8, 9, 11, 13, 14]. Так, резкий рост численности популяции, обитающей в некоторой части ареала, может приводить к синхронному росту численности вида по всему ареалу, вызванному миграцией на сопредельные территории [7, 10, 12]. Кроме того, известны случаи, когда наблюдается сдвиг фазы колебаний (колебания с запаздыванием) численностей разных видов в одном местообитании. Так, в работе [13] показано, что в рамках одного региона (Юкон, Канада) плотности молоди тонкорогого барана (*Ovis dalli*) и зайца-беляка (*Lepus americanus*) имеют колебания с запаздыванием в 1–2 года, данный эффект авторы объясняют косвенным воздействием общих хищников. Действительно, в сообществе,

состоящем из трех популяций разных видов, взаимодействующих по принципу хищник – две жертвы, возможны колебания численностей с запаздыванием между жертвами, в силу того, что хищник переключается с одной жертвы на другую.

Также в природе отмечаются связанные колебания численности в географически разобщенных популяциях, когда воздействие некоторых факторов синхронизирует изменения численности популяций, имеющих схожую систему регуляции [2, 3, 12]. Наблюдаемая синхронность на обширных территориях обычно интерпретируется как следствие воздействия внешних синхронизирующих эффектов (погода, корма, хищники и т.д.) [11, 13].

Данная статья посвящена анализу и сопоставлению динамики численности охотничье-промысловых видов млекопитающих, обитающих на территориях Еврейской автономной и Свердловской областей (ЕАО и СО). Целью работы является анализ колебаний численности популяций и поиск связей между ними как на региональном, так и межрегиональном уровнях. В рамках заявленной цели решаются следующие задачи: 1) анализ наличия циклическости в динамике численности популяций отдельных видов для каждой из территорий (автокорреляционный анализ); 2) выявление синхронных колебаний численности разных видов, обитающих в одном регионе (территории Еврейской автономной и Свердловской областей) (корреляционный анализ); 3) анализ синхронизирован-

ности колебаний численности популяций одного вида, обитающих в географически разобщенных ареалах (кросс-корреляционный анализ).

Материал и методы

В работе использованы временные ряды оценок общей численности популяций за период с 1988 по 2013 гг., полученные методом зимнего маршрутного учета (ЗМУ), проведенного на территориях Еврейской автономной и Свердловской областей. Данные для Свердловской области предоставлены Департаментом по охране, контролю и регулированию использования животного мира Свердловской области, для Еврейской автономной области – управлением по охране и использованию объектов животного мира правительства Еврейской автономной области. Сравнивали и анализировали динамику численности следующих видов животных: рысь (*Felis lynx* Linnaeus, 1758), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*), колонок (*Mustela sibirica*), лось (*Alces alces*), дикий кабан (*Sus scrofa*), сибирская косуля (*Capreolus pygargus* Pallas, 1871), обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*), заяц-беляк (*Lepus timidus*), соболь (*Martes zibellina*).

Для решения первой задачи был использован автокорреляционный анализ. Для анализа колебаний численности популяций и поиска связей между ними как на территориальном, так и межтерриториальном уровнях использованы автокорреляционный, корреляционный и кросс-корреляционный анализы.

Выявление циклических колебаний численности в локальных популяциях, обитающих на территориях Еврейской автономной и Свердловской областей

Как правило, динамика численности большинства видов животных стремится к равновесию, со-

вершая при этом периодические или аperiodические флуктуации с различной амплитудой. В математической биологии широко известно понятие популяционных циклов [4, 9, 11], для анализа которых удобно использовать автокорреляционную функцию, позволяющую выявлять циклическую составляющую временных рядов [1]. Автокорреляционная функция временного ряда представляет собой последовательность коэффициентов автокорреляции 1, 2 и т.д. порядков. Найденные автокорреляционные функции для большинства видов, обитающих на рассматриваемых территориях, говорят о наличии тенденции, т.е. существует значимая связь между численностью популяции данного вида в этом году от ее численности в предыдущем. Значимые коэффициенты автокорреляции первого порядка на территории ЕАО имеют следующие виды: кабан, косуля, соболь, кабарга, изюбр, лось, бурый медведь, выдра. На территории Свердловской области – косуля, куница, заяц-беляк, колонок, лисица. На рис. 1 для некоторых видов, демонстрирующих наличие тенденции, представлены коррелограммы – графики зависимости значений коэффициентов автокорреляции от величины лага (порядка коэффициента автокорреляции).

Особый интерес представляют случаи, когда наиболее высоким оказывается коэффициент автокорреляции порядка $m > 1$. Это означает, что ряд содержит циклические колебания с периодом m . Из многообразия рассмотренных временных рядов периодические флуктуации наблюдаются в популяциях белки (Свердловская область), косули (ЕАО), соболя (ЕАО) и куницы (Свердловская область) (рис. 1). На рис. 1 видно, что в популяции белки, обитающей на территории Свердловской области, существует противофазный восьмилетний

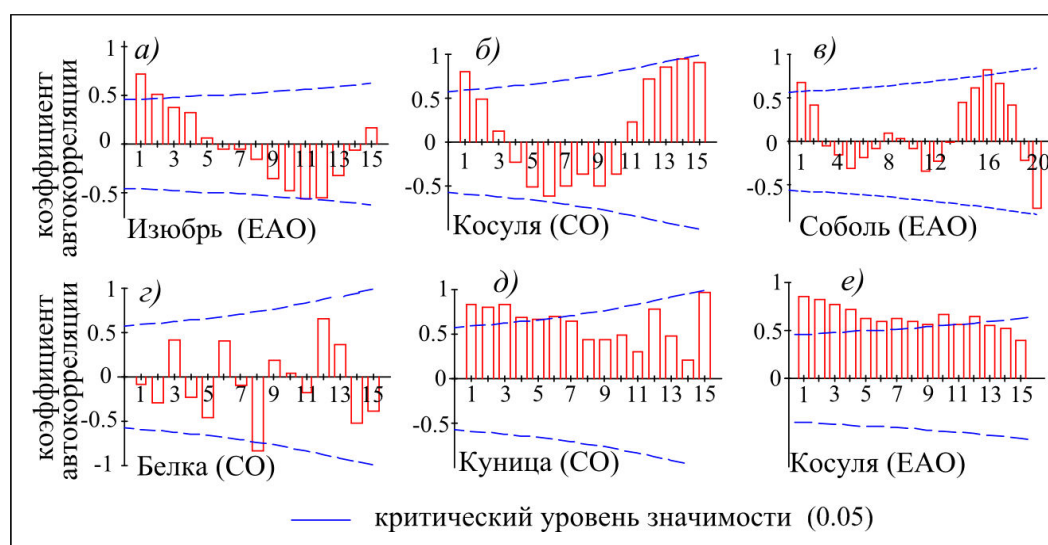


Рис. 1. Коррелограммы временных рядов: а–б с тенденцией и в–е с циклическими колебаниями

цикл, скорее всего связанный с миграционной активностью данного вида. Численность куницы испытывает трехлетние колебания, которые могут быть объяснены трехлетним циклом численности многих видов мышевидных грызунов. Автокорреляционный анализ выявил статистически значимую цикличность колебаний численности соболя, которые могут быть объяснены периодическими изменениями кормовой базы, а именно колебаниями численности мышевидных грызунов и урожая орехов. Наиболее интересная ситуация связана с популяцией косули в ЕАО, как видно, значимые коэффициенты автокорреляции наблюдаются для лага 2, 3 и 4 года. Однако их значения меньше коэффициента 1 порядка, поэтому можно принять гипотезу о том, что численность косули, обитающей на территории ЕАО, зависит от ее численности в предыдущем году. Для всех остальных подвидов коэффициенты автокорреляции не являются статистически значимыми, то есть временные ряды не содержат линейной тенденции и, следовательно, для исследования циклической составляющей требуются дополнительные исследования.

Синхронные изменения численности популяций, обитающих в рамках одного ареала (территории Еврейской автономной и Свердловской областей)

Для более подробного анализа колебаний численности разных видов, обитающих в одном регионе, и выявления связей между ними использовался параметрический корреляционный анализ. Такой

подход позволяет исследовать синхронность колебаний численности популяций в рамках одного ареала. Найденные линейные коэффициенты корреляции для всевозможных сочетаний пар временных рядов общей численности промысловых животных, обитающих внутри территорий Свердловской (10 видов) и Еврейской автономной областей (14 видов) (общих видов 8), представлены на рис. 2.

На основе имеющихся оценок (рис. 2) можно сделать вывод о том, что для большинства видов, обитающих на территории ЕАО, характерны синфазные (синхронные) колебания. Действительно, для экологических систем достаточно часто наблюдается локальная когерентность популяционной динамики различных видов, существующих на одной территории, объясняемая воздействием одних и тех же внешних факторов (в частности, погодных). Популяции лисицы, колонка, куницы и горностая в Свердловской области испытывают противофазные колебания. Наиболее ярко выделяются синфазные колебания численности косули и кабана, что наблюдается на обеих территориях.

Дополнительно проводился расчет коэффициентов корреляции между временными рядами численностей одинаковых видов животных, обитающих на территориях Еврейской автономной и Свердловской областей. Как оказалось, синхронные изменения численности для этих регионов не характерны. Скорее всего, это связано с их удаленностью друг от друга (между центрами Свердловской и Еврейской автономной областей – более 4500 км).

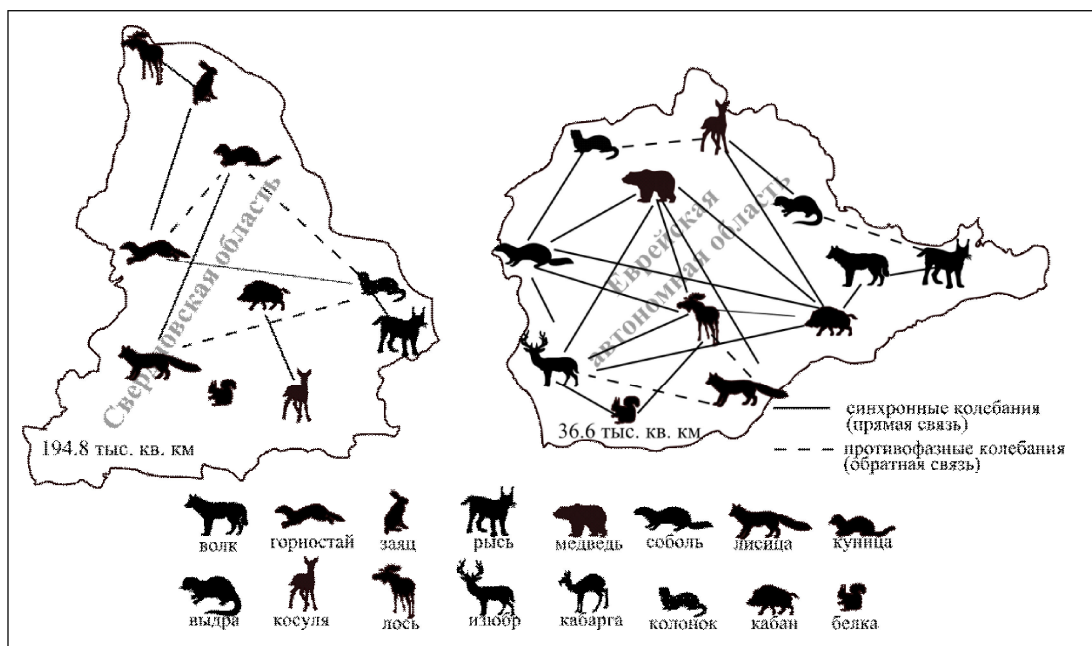


Рис. 2. Значимые корреляционные связи между численностями промысловых животных, обитающих внутри локальной территории (уровень значимости 0,01)

Анализ пространственных волн численности популяций одного вида, обитающих в географически разобщенных ареалах (территории Еврейской автономной и Свердловской областей)

В природе неоднократно отмечалась и отмечается крупномасштабная пространственно-временная когерентность популяционной динамики видов и экологических процессов на территориях, отстоящих друг от друга на сотни километров, когда прямое взаимодействие наблюдаемых видов друг на друга исключено. Следует заметить, что впервые на существование такого феномена глобальной когерентности экологических процессов указывал А.Л. Чижевский еще в начале прошлого века. В рамках данного раздела анализ колебаний численности между популяциями одного вида, обитающими на территориях Свердловской и Еврейской автономной областей, проведен на основе кросс-корреляционного анализа. Наиболее яркие результаты, демонстрирующие пространственно-временную когерентность динамики видов, заселяющих географически разобщенные ареалы, представлены на рис. 3.

Как видно, у шести видов из девяти удалось выявить взаимосвязанные колебания с запаздыванием (оценки линейного коэффициента кросс-корреляции, уровень значимости 0,05). Обращают на себя внимание синхронные колебания численности популяций лисицы и колонка в направлении ЕАО-СО, при этом сдвиг фазы составляет один год.

Примечательность данного результата заключается в том, что эти виды имеют схожую кормовую базу; они преимущественно питаются мышевидными грызунами. Численности популяций рыси также демонстрируют синхронные колебания: изменения, наблюдаемые в ЕАО, запаздывают на три года относительно флуктуации численности рыси, обитающей в Свердловской области, т.е. если в данном году в Свердловской области наблюдается рост численности, то через 3 года с определенной вероятностью следует ожидать некоторый рост численности популяции рыси в ЕАО. В соответствии с полученными оценками коэффициентов кросс-корреляции в популяции белки в направлении ЕАО – Свердловская область существует запаздывание колебаний с фазой задержки 5 лет. Это может быть связано с миграционной активностью вида в поисках обильной кормовой базы, когда особи мигрируют на сопредельные территории. Помимо синхронных колебаний с запаздыванием наблюдаются противофазные колебания между численностями популяций зайца и кабана, обитающими на территориях Еврейской автономной и Свердловской областей. В целом полученные оценки позволяют говорить о существовании пространственных волн численности популяций одного вида.

Заключение

Показано, что большинство популяций охотничье-промысловых видов животных, обитающих на территориях Свердловской области и Среднего

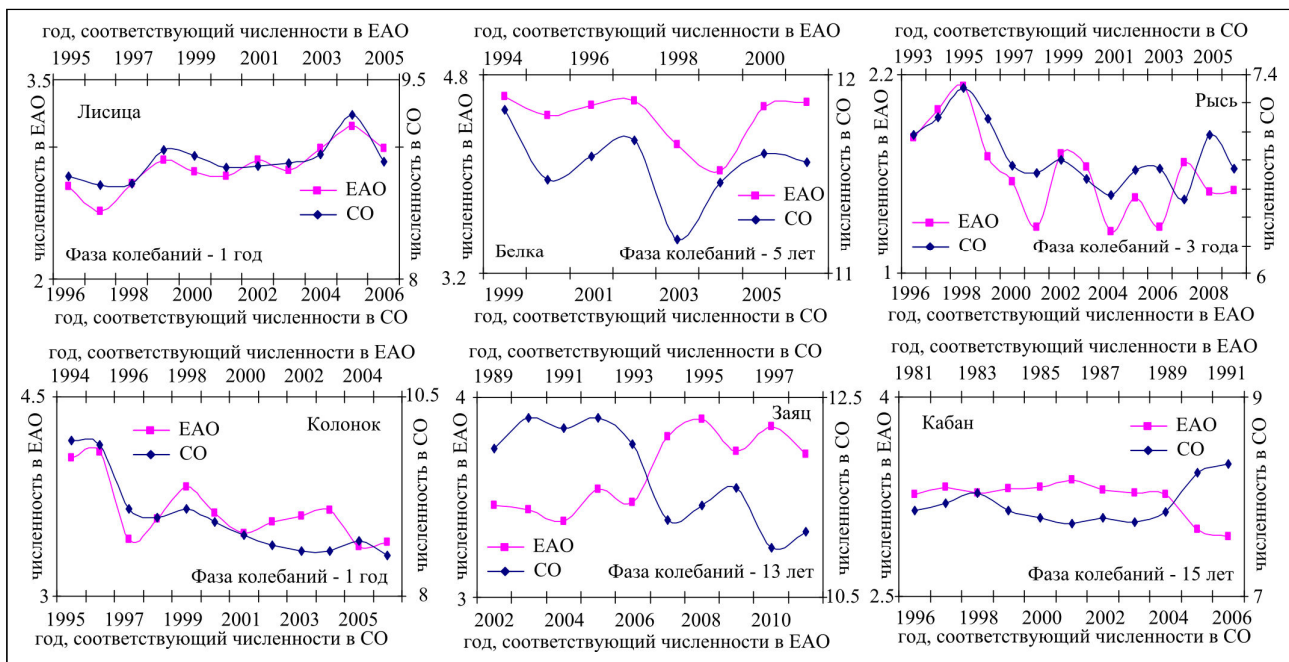


Рис. 3. Пространственные волны численности популяций одного вида, обитающих в географически разобщенных ареалах; численность представлена в виде натуральных логарифмов

Приамурья, имеют схожие тенденции изменения численности, совершая при этом периодические или аperiodические флуктуации с различной амплитудой. Для большинства видов животных характерно наличие инерциальной тенденции, т.е. численность популяции в данном году существенно зависит от ее состояния в предыдущем году (Свердловская область: косуля, куница, заяц-беляк, колонок, лисица; Среднее Приамурье: кабан, косуля, соболь, кабарга, изюбрь, лось, бурый медведь, выдра). Периодические флуктуации наблюдаются в популяциях белки (Свердловская область), соболя (ЕАО) и куницы (Свердловская область).

В ходе исследования показано, что колебания численности большинства видов оказались в значительной мере синхронизированными. Согласованность прослеживается как в колебаниях численности одного вида в разных регионах, так и в динамике численности разных видов охотничьих животных в одном регионе. Это позволяет с высокой вероятностью полагать, что на территориях Среднего Приамурья и Свердловской области происходят закономерные циклические колебания численности многих животных, синхронно охватывающие значительные части ареалов.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток» и проекта 12-С-4-1012 УрО РАН «Пространственно-временная когерентность экологических процессов на территории Евразии».

ЛИТЕРАТУРА:

1. Вайну Я.Я.-Ф. Корреляция рядов динамики. М.: Статистика, 1977. 119 с.
2. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
3. Лямцев Н.И. Типы вспышек массового размножения непарного шелкопряда // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. № 192. С. 159–166.
4. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
5. Саулич А.Х. Многолетние жизненные циклы насекомых // Энтомологическое обозрение. 2010. Т. 89, № 3. С. 497–531.
6. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Анализ популяционной динамики промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: математическое моделирование и оценка ресурсного потенциала // Биологические ресурсы Дальнего Востока: комплексный региональный проект ДВО РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 184–202.
7. Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.). *The American Naturalist*. 2006. Vol. 167, N 4. P. 583–590.
8. Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg J. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics. *Ann.Zool.Fennici*. 2011. Vol. 48, N 3. P. 167–179.
9. Krebs C.J., Boonstra R., Boutin S., Sinclair A.R.E. What Drives the 10-year Cycle of Snowshoe Hares? *BioScience*. 2001. Vol. 51, N 1. P. 25–35.
10. Krebs C.J., Kielland K., Bryant J. et al. Synchrony in the snowshoe hare (*Lepus americanus*) cycle in northwestern North America, 1970–2012. *Can. J. Zool.*, 2013. V. 91. P. 1–11.
11. Swanson B.J. Autocorrelated rates of change in animal populations and their relationship to precipitation. *Conservation biology*. 1998. Vol. 12, N 4. P. 801–808.
12. Swanson B.J., Johnson D.R. Distinguishing causes of intraspecific synchrony in population dynamics. *OIKOS*. 1999. Vol. 86. P. 265–274.
13. Wilmshurst J.F., Greer R., and Henry J.D. Correlated cycles of snowshoe hares and Dall's sheep lambs. *Can. J. Zool.* Vol. 84. 2006. P. 736–743.
14. Yan C., Stenseth N., Krebs C.J., Zhang Z. Linking climate change to population cycles of hares and lynx. *Global Change Biology*. 2013. Vol. 19. P. 3263–3271.

The paper is devoted to analysis and comparison of the population dynamics of game mammals inhabiting disconnected geographical areas of the Middle Amur and the Sverdlovsk regions. It is shown that most game animals are characterized by periodic or aperiodic fluctuations with various amplitudes. To estimate the population fluctuations we have made the autocorrelation, correlation and cross-correlation analyses. They have shown synchronous cyclical fluctuations of the population size, simultaneously occurring in both regions most parts of habitats.

Key words: population dynamics, periodic fluctuations, fluctuations with time lag, correlation analysis, cross-correlation analysis.