

УДК 591.526.:599

ЦИКЛИЧНОСТЬ В ДИНАМИКЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ КОПЫТНОГО (*DICROSTONYX*) ЛЕММИНГА

Л.Н. Ердаков, Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Исследуются вопросы динамики численности копытного лемминга (*Dicrostonyx*), в разных участках ареала. В результате построены спектры периодических составляющих многолетней численности для каждой популяции. Показано, что популяции, расположенные на небольших расстояниях друг от друга имели сходные спектры ритмов численности. Сравнение спектров ритмов численности в популяциях копытного лемминга показало, что в Берингии (Аляска, о. Врангеля) наибольшей мощностью обладают характерные здесь приблизительно 5-летние циклы численности, тогда как для гренландских популяций характерны 3-, 4-летние ритмы. Канадская популяция копытного лемминга отличается короткими 2-летними циклами. Внешними синхронизаторами, делающими ритмы численности копытного лемминга устойчивыми, служат глобальные изменения климата.

Ключевые слова: копытный лемминг, Арктика, популяции, популяционные циклы численности, спектры ритмов, климат, факторы среды.

CYCLICITY IN DYNAMICS OF MULTI-YEAR NUMBER OF COLLARED (*DICROSTONYX*) LEMMINGS

Erdakov L.N., Litvinov Y.N., Abramov S.A.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

The problems of population dynamics of collared lemming are studied (*Dicrostonyx torquatus* Pall, 1778), in different parts of the area. As a result, the profiles of periodic components of multi-year numbers for each population are made. It is shown, that the populations, located at short distances from each other, have similar profiles of rhythms of the number. Comparison of the profiles of rhythms of the number in the populations of collared lemming showed, that in Beringia (Alaska, Wrangel island) approximately 5-year population cycles common here have the highest power, whereas 3- and 4-year-old rhythms are common for Greenlandic populations. Canadian collared lemming population is characterized by short 2-year cycles. External synchronizers, that make rhythms of the number of collared lemming stable, are global climate changes.

Key words: collared lemming, the Arctic, populations, population cycles of the number, profiles of the rhythms, climate, environmental factors.

Копытные лемминги (*Dicrostonyx*) распространены в арктических районах Нового и Старого света и циркумполярно заселяют тундровые ландшафты островов и материковой части Арктики. Эти грызуны характерны для горной и равнинной тундры, их местообитаниями служат возвышенные и сухие участки. Выделяют от 5 до 11 видов этих зверьков [5]. По современным молекулярно-генетическим данным полученным из всей Евразии и Северной Америке выделяется 5 митохондриальных линий *Dicrostonyx*, оформившихся после последнего оледенения.

Феноменологию и механизмы, лежащие в основе популяционных циклов копытных леммингов, следует рассматривать как один из частных аспектов более общей проблемы циклических колебаний численности мелких грызунов [6].

Наши исследования популяций копытного лемминга из разных участков ареала на северо-востоке Средней Сибири показали, что численность вида различна по годам и разным участкам, что связано с благоприятными для грызунов условиями существования и динамикой численности [4]. Многие примеры популяционных экологических адаптации (в том числе циклы численности) свидетельствуют о том, что популяции, представляющие виды, являются целостными адаптивными системами. С точки зрения существующих представлений, популяционные циклы – это результат многоуровневых адаптивных реакций и связей, явление, в котором генетически обусловленные организменные и популяционные механизмы в той или иной мере взаимосвязаны с событиями, происходящими в экологической системе биоценотического ранга [6].

Как и другие виды леммингов и полевок копытный лемминг демонстрирует динамику численности с выраженными подъемами численности и депрессиями. Можно предполагать, что для хода многолетней численности копытного лемминга, как и для других леммингов характерна цикличность. Более того, по утверждению Ф.Б. Чернявского правильная периодичность пиков их численности, свойственна всей тундровой зоне от Скандинавии до Северной Канады [6].

Как и у других леммингов для представителей этого рода также характерны большие подъемы численности и глубокие депрессии ее в ходе динамики. По описаниям Ф.Б. Чернявского [6] на о. Врангеля (71°с.ш.), численность леммингов меняется циклически, причем промежутки между максимумами примерно четыре года. Амплитуда же годовых колебаний велика, примерно 200-кратная. А в более продуктивной, южной подзоне тундры, амплитуда колебаний численности заметно снижается (5-кратная). Сокращаются здесь и циклы, становясь 3-годовыми.

Сложная кривая изменений численности говорит о наличии в ней гармонических составляющих, которые и обуславливают такую сложность. Предположив, что хронограмма динамики численности отображает полипериодический процесс, можно выяснить какие именно гармонические составляющие (циклы) в ней содержатся.

Споры о циклических и нециклических популяциях продолжаются, рассматриваются примеры наличия в северных районах циклических колебаний

микротин и отсутствия их в южных. Так красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1779) является примером видов, которые проявляют 4 летний цикл в Фенноскандии, но, видимо, нециклически в Северной Америке [8,10]. С помощью спектрального анализа сходную картину цикличности и нециклическости популяций красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund., 1846) пытались показать для разных районов о. Хоккайдо [7]. Мы придерживаемся гипотезы о том, что все популяции имеют автогенные циклы своей динамики. Остается просто выяснять, какие именно периодические составляющие содержит ход их многолетней численности. Для выяснения циклов в динамике многолетней численности копытного лемминга мы воспользовались данными, приведенными в литературе выбрав для анализа многолетний ход численности в 5 географических популяциях этого грызуна. Это две Гренландские популяции на островах Трейл и Закенберг, а также канадская популяция наблюдаемая на о. Байлот. Все три популяции располагаются довольно близко друг от друга. Кроме того, также расположенные относительно близко друг к другу, по разные стороны Берингова пролива популяции на Аляске и на о. Врангеля.

Целью исследования был поиск цикличности в динамике популяций этого вида леммингов, задачи включали:

- построение спектров периодических составляющих многолетней численности для каждой популяции;
- определение значений периодов и соотношения их мощности (по доле приходящейся на них дисперсии);
- сравнение географических популяций по спектрам их циклов численности;
- поиск внешних синхронизирующих циклы леммингов факторов среды.

Материал и методы обработки. Использованы опубликованные литературные данные по многолетнему наблюдению изменений численности копытного лемминга в нескольких районах арктической тундры:

- из Гренландии на о. Закенберг с 1996 по 2011 год, и на о. Трейл с 1988 по 2011 год [14];
- с о. Байлот, Канада с 1994 по 2007 год [10];
- на Аляске с 1955 по 1974 год [8];
- о. Врангеля с 1972 по 1982 год [6].

Методика обработки данных многолетних наблюдений представляла собой разложение сложной кривой на составляющую ее простые гармоники, вычисление их величины (в годах) и мощности (доли дисперсии пришедшейся на гармонику).

Для выявления скрытых колебаний в численности был использован анализ временных рядов [2]. Параметры счета эмпирически определяемые: шаг суммирования, длина автокорреляционной функции, форма и ширина корреляционного окна.

Для построения модели динамики применяли метод формальной экстраполяции на основе изучения временных рядов [1], а также полигармонический анализ многолетних рядов. Эта методика позволила оценить степень колебательности ряда, выделить значимые по амплитуде

гармоники и оценить их параметры [3]. Автор программы для обработки данных А.В. Гарновский.

При проведении счетных операций мы пользовались также программами спектрального анализа, находящимися в собственности ИСиЭЖ СО РАН [15]. Все данные многолетних учетов численности, представляющие собой временные ряды, были обработаны методом Уэлча, окна: 8, 16, 24, с перекрытием 95%. Отобраны наиболее устойчивые картины распределения спектральной плотности (мощности). Для статистической обработки использован пакет программ Past.

Результаты и их обсуждение. Из статистических показателей нас более всего интересовало стандартное отклонение средней величины, как оценка ее дисперсии и оценка размаха колебаний. Сами средние величины, из-за того, что материалы были взяты различными методами, и оценки численности производились в различных измерениях*, не сравнивали между собой. Кроме того для нас представлял интерес и тренд средней величины, хотя при небольших рядах наблюдений он может оказаться одной из низкочастотных гармонических составляющих исследуемого ряда (табл. 1).

Таблица 1 – Статистические показатели динамики многолетних значений численности в географических популяциях копытного лемминга

Район исследований	n	M	σ	Тренд
Канада о. Байлот [10]	14	0.14	0.17	$0.051 + 0.014 * t$
Гренландия о. Закенберг [14]	16	1.36	1.31	$2.349 - 0.131 * t$
Гренландия о. Трейл [14]	24	1.82	3.17	$3.421 - 0.139 * t$
США Аляска [8]	20	53.0,	73.94	$78.033 - 2.633 * t$
РФ о. Врангеля [6]	11	10.66	14.24	$9.000 + 0.331 * t$

* В Канаде и Гренландии единицей измерения была относительная численность (количество экземпляров на гектар). На Аляске и острове Врангеля измерялась также относительная численность, но не на площадь, а на количество зверьков на орудия лова в сутки (суммарная численность пойманных грызунов на 100 ловушко/суток).

В данных из Гренландии, при очень близких показателях средней многолетней численности колебания ее заметно различаются. Их размах значительно больший на острове Трейл (табл. 1). Там где длина ряда особенно коротка, имеется положительный тренд численности, но это не означает, что она имеет тенденцию к росту. Скорее всего, это временное повышение численности, часть кривой какого-то низкочастотного колебания. Даже и там, где наблюдения были особенно длительными, и имеется отрицательный тренд, мы не трактуем его как тенденцию понижения численности леммингов в этих районах. Вероятнее это снижение численности связанное с фазой большого по продолжительности природного цикла.

Цикличность динамики. Для всех рядов данных были построены спектры ритмов их многолетней динамики численности и даже при визуальном сравнении заметно, что они делятся на три группы. Практически одинаковые спектры ритмов численности у популяций с островов Гренландии (рис. 1 : 2, 3). Все пики на спектрах совпадают и различаются только по величине.

Следующая группа это спектры ритмов динамики численности леммингов из Берингии (Аляска и о. Врангеля). Изображения этих спектров практически одинаково. Большой пик на спектре с о. Врангеля имеет широкое основание из-за очень короткого ряда данных. Скорее всего, при увеличении ряда мы получим, как и на Аляске второй более высокочастотный пик в этой же полосе (рис. 1: 4, 5).

Наибольшие отличия в изображении спектра ритмов численности популяции с острова Байлот. По сути, там только одна точно совпадающая со спектрами из Гренландии гармоническая составляющая – примерно 3-летний цикл (рис. 1: 1).

Для уточнения параметров спектра и соотношения мощностей его гармонических составляющих эти характеристики для каждой динамики численности были рассчитаны и сведены в таблицу (табл. 2).

Ход многолетней динамики численности копытного лемминга на островах Гренландии содержит ритмы в одних и тех же полосах частот. Однако, природные особенности островов различаются, и поэтому наиболее мощный цикл на о. Закенберг обычный для микротин – 3-летний, тогда как на о. Трейл доминирует по мощности тоже часто отмечаемый для леммингов [6, 10, 14] – 4-летний цикл.

Таблица 2 – Периоды и мощности гармонических составляющих многолетней динамики численности копытного лемминга из различных географических популяций

Канада о. Байлот [10]	14.2 11.1				2.9 7.3	2.3 46.9	
Гренландия о. Закенберг [14]		8.3 12.5		4.5 19,3	2.9 45.5		2.2 0.88
Гренландия о. Трейл [14]		8.8 3.1		4.2 39.5	2.7 6.4		
Аляска [8]		9.8 3.2	5.2 41.8		2.8 25.4		
о Врангеля [6]			5.2 35.8			2.5 29.2	
Индекс АК октябрь			5.4 2.10		3.0 2.21	2.4 6.38	2.1 0.82
Индекс АК ноябрь	15.5 6.59			4.6 3.66	2.9 1.31	2.5 5.03	2.2 11.03
СКАНД октябрь	14.0 18.6	8.3 3.4	5.6 5.6		3.3 2.9	2.3 2.2	2.1 1.1
СКАНД ноябрь		8.3 7.2		4.4 1.5	3.0 0.8	2.7 2.1	2.0 4.6
САК февраль	14.5 6.13	9.5 16.21	5.7 11.37	4.0 8.70	3.1 4.64	2.7 13.92	2.0 10.55
САК март	14.0 11.22	7.8 19.26	6.2 14.70	4.0 4.82	3.2 6.86	2.5 14.33	2.2 11.20

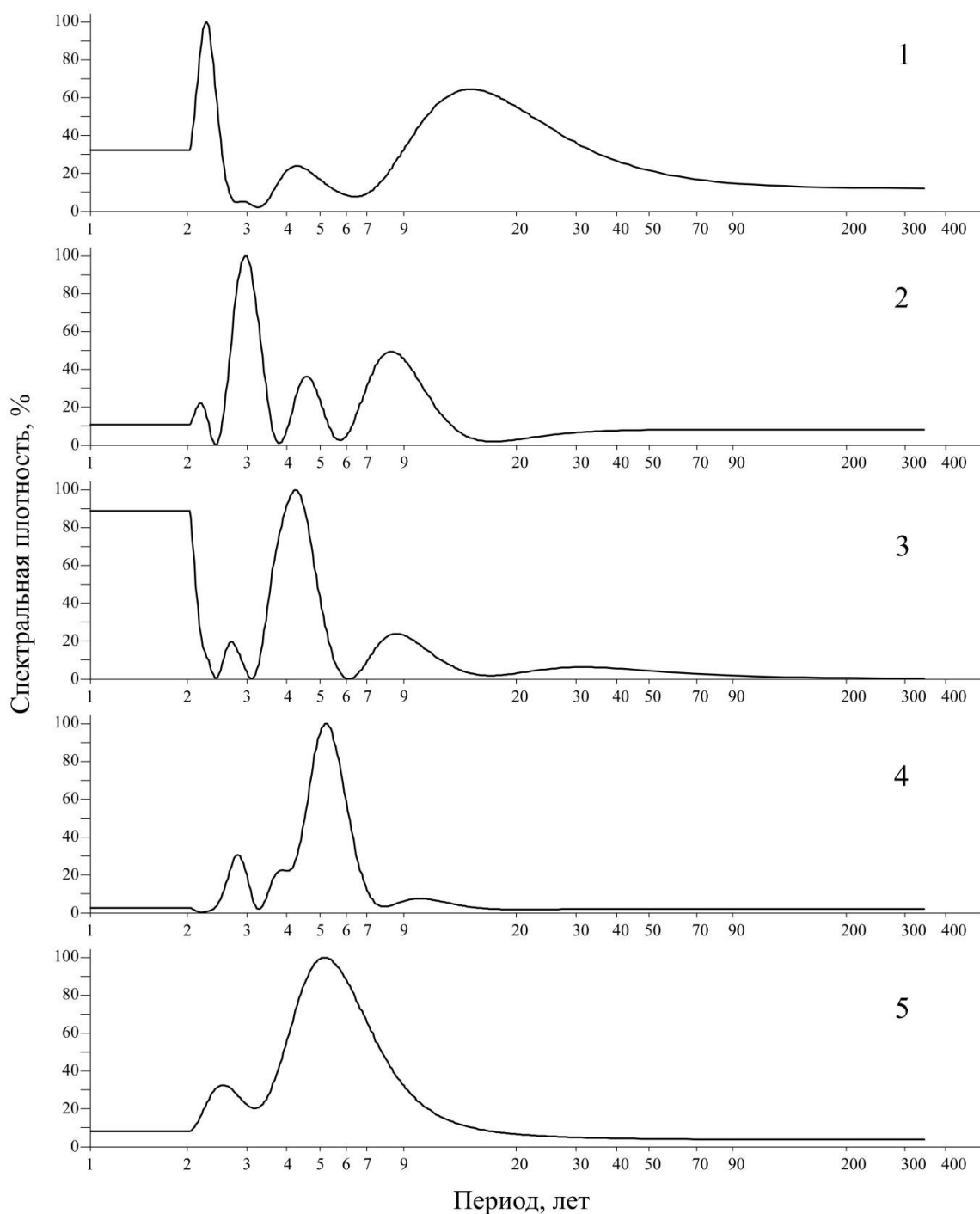


Рисунок 1 – Спектры ритмов многолетней динамики численности в популяциях копытного лемминга из разных районов Арктической тундры (1. – о. Байлот, Канада; 2. – о. Закенберг, Гренландия; 3. – о. Трейл, Гренландия; 4. – Аляска, США; 5. – о. Врангеля, РФ)

Близки и спектры из Берингии, но на о. Врангеля не отмечен низкочастотный, примерно 10-летний цикл, характерный для Аляски. Присутствие его здесь можно предположить. Он проявлен в виде тренда (табл. 1), потому что спектр рассчитан по очень короткому ряду. Более длинный ряд наблюдений на Аляске дал возможность обнаружить этот пик на спектре. В остальном же оба спектра близки как по периодам, так и по соотношению

мощностей представленных на них гармоник.

Спектр динамики численности лемминга на канадском острове Байлот имеет доминирующую по мощности цикличность в высоких частотах, и этим похож на спектр ритмов лемминга с о. Врангеля. В целом же набор периодических составляющих здесь заметно отличается от всех приведенных на табл. 2.

Итак, для многолетней динамики численности копытного лемминга, по-видимому, характерны три основных цикла: 15-летний, 4- и 3-летний. Причем на некоторых островах самый высокочастотный цикл укорачивается и приближается к 2-летнему. Мощность этих циклов динамики варьирует, видимо, в зависимости от природно-климатических особенностей местообитания популяции.

Устойчивость этим характерным для хода численности копытного лемминга циклам могут придавать близкие по частоте внешние природные ритмы, близкие по своим характеристикам. Используя их как датчики времени популяции леммингов могут неопределенно долго сохранять свою цикличность. По нашему мнению такими наиболее вероятными затягивающими агентами в этих районах могут быть глобальные климатические осцилляции.

Для проверки этого предположения мы использовали публикуемые таблицы индексов таких глобальных колебаний, рассчитывая обнаружить в их спектрах ритмы близкие по параметрам.

Так публикуется ежемесячная таблица показателей индекса Полярный / Евразия начиная с 1950 года (Monthly Teleconnection Index: Polar/ Eurasia Pattern). Название этого индекса “Арктическое колебание” (АК) введено для исследования глобальных процессов циркуляции в стратосфере Северного полушария [16]. Спектр его колебаний содержит близкие по частоте ритмы, позволяющие подстроиться в частности к 15-летнему циклу многолетней динамике леммингов с о. Байлот, а также мощные ритмы в 2- и 3-летних полосах частот (табл. 3).

Скандинавский индекс (СКАНД) состоит из первичного очага циркуляции над Скандинавией, с более слабыми центрами противоположного знака над Западной Европой и Восточной России. Используя его табличные показатели, мы рассчитали спектр его гармонических составляющих. Спектр содержит мощные циклы, близкие по характеристикам 5-летним колебаниям численности леммингов на Аляске и о. Врангеля. Другие гармонические составляющие этой скандинавской осцилляции также могут обеспечивать устойчивость колебаний численности леммингов в высоких частотах: 2-, 3-летних (табл.3).

Кроме того существует еще Северо-Атлантическое Колебание (САК) его индекс является суммарным измерением состояния циркуляции в средних широтах Северной Атлантики. САК отражает колебание атмосферной массы между севером и югом Северной Атлантики. Наиболее популярны значения индекса, рассчитываемые за зимний сезон с декабря по март. Спектр гармонических составляющих этого индекса вычисленный нами для февраля и марта, также показал устойчивые колебания во всех полосах частот, где

обнаружены ритмы численности копытного лемминга (табл.3). То есть это глобальное колебание погодных факторов может обеспечивать постоянство лемминговых циклов.

Выводы. 1. Для всех рассмотренных популяций копытного лемминга характерна цикличность численности, причем многолетняя динамика ее полициклична и имеет целый ряд периодических составляющих.

Для многолетней динамики численности каждой популяции был построен спектр ритмов численности, который них включал 3-4 периодических составляющих (ритмов) в определенных полосах частот.

2. Популяции, расположенные на небольших расстояниях друг от друга имели сходные спектры ритмов численности, но соотношение мощностей гармонических составляющих на них, как правило, различалось. Видимо, в зависимости от условий местообитания различалась важность для популяции той или иной гармонической составляющей динамики ее численности.

3. Сравнение спектров ритмов численности в популяциях копытного лемминга показало, что в Берингии (Аляска, о. Врангеля) наибольшей мощностью обладают характерные здесь приблизительно 5-летние циклы численности, тогда как для гренландских популяций характерны 3-, 4-летние ритмы, именно они имеют здесь преобладающую мощность. Канадская популяция копытного лемминга отличается короткими 2-летними циклами, здесь они доминируют по мощности. Кроме того в этой популяции проявлен 14-летний цикл, отсутствовавший в других изучаемых районах.

4. Внешними синхронизаторами, делающими ритмы численности копытного лемминга устойчивыми, скорее всего выступают глобальные колебания климата (АК, СКАНД, САК), индексы которых имеют проявленные циклы в тех же полосах частот, что и на спектрах ритмов численности копытного лемминга. Так что эти глобальное колебание погодных факторов вполне могут обеспечивать постоянство лемминговых циклов.

Список литературы

1. Дженкинс Г. Спектральный анализ и его приложения / Г. Дженкинс, Д. Ваттс – М.: Мир. – 1971. – 317 с.
2. Ердаков Л.Н. Использование данных о популяционной цикличности для прогнозирования численности грызунов / Л.Н. Ердаков, О.Н. Чернышова, Ю.К. Галактионов // Экология. – 1987. – № 1. – С. 82-85.
3. Кошулько А.И. Полигармонический анализ многолетних рядов температуры воздуха и осадков / А.И. Кошулько, Н.В. Попков, Ю.П. Юрачковский // Анализ и прогноз многолетних временных рядов // Новосибирск: Сб. научн. трудов СО ВАСХНИЛ, 1987. – С. 45-53.
4. Литвинов Ю.Н. К биологии копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779) на Таймыре/ Ю.Н. Литвинов // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. – 2010. – Т. 115. – № 3. – С. 13-21.
5. Соколов В.Е. Систематика млекопитающих / В.Е. Соколов – М.: Высшая школа, 1977. – С. 494.
6. Чернявский Ф.Б. Популяционная динамика лемминогов / Ф.Б. Чернявский // Зоол.журн. – 2002. – Т. 81. – № 9. – С. 1135-1165.
7. Bjornstad O. N., Stenseth N. Chr., Saitoh T., Linglerde O. Chr. Data Analysis Mapping the Regional Transition to Cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: Spectral Densities and Functional Res. Popul. Ecol. 40(1), 1998, pp. 77-84.

8. *Bliss L. C., O.W. Heal, Moore J.J.* International Biological Programme – 1981 – 813 p.
9. *Gilbert, B.S. & Krebs, G.J.* Population dynamics of *Clethrionomys* and *Peromyscus* in southwestern Yukon 1973-1989. *Holarct. Ecol*, 1991. 14, 250-259.
10. *Gruyer N, Gauthier G, Berteaux D.* Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Can J Zool*. 2008. 86:910-917.
11. *Henttonen, H., D. McGuire, Hansson L.* Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species. *Annates Zoologica Fennici* 22: 221-27.
12. *Oksanen T., Oksanen L., Dahlgren J., Olofsson J.* Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology Research*, 2008, 10: PP 415-434.
13. *Priestley M.B.* Spectral Analysis and Time Series Analysis. Academic Press, London. 1981. Vol. 1-2.
14. *Reid D.G., Ims R.A., Schmidt N.M. Gauthier G., Ehrlich D.* Lemmings (*Lemmus* and *Dicrostonyx* spp.). 2012 <http://www.arctic.noaa.gov/report12/index.html>
15. *Telepnev V.G., Erdakov L.N.* Description of population cycles of wood grouse (*Tetrao urogallus* L., 1758) through long-term monitoring. *Contemporary Problems of Ecology* September 2014. vol. 7. Issue 5. pp. 530-536.
16. *Thompson D.W.J., Wallace J.M.* The Arctic oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields//*Geophys. Res. Lett.* 1998. Vol. 25, N 9. P. 1297-1300.