



На правах рукописи

Шиенок Александр Николаевич

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ
ОСТРОВНОЙ ПОПУЛЯЦИЕЙ ПЕСЦА
(*Vulpes lagopus semenovi* Ognev, 1931)**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва

2014

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук
Крученкова Елена Павловна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Овсяников Никита Гордеевич
ФБГУ “Государственный природный заповедник
«Остров Врангеля»”

кандидат биологических наук
Поялков Андрей Дмитриевич
ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н.Северцова РАН

Ведущая организация:

ГБУ Московский государственный зоологический парк

Защита диссертации состоится 24 февраля 2014 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1 стр.12, МГУ, Биологический факультет, аудитория М-1.
Факс: 8(495) 939 4309; e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан ____ января 2014 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Устойчивость природных популяций животных к изменениям условий существования – один из важнейших вопросов современной зоологии. Значимость этой проблемы постоянно растет, так как популяции животных подвергаются всё усиливающемуся антропогенному стрессу. Кормовое поведение во многом определяет успех особей и популяций в меняющихся условиях. Поэтому несомненный интерес представляет его изучение и поиск механизмов, определяющих консерватизм или гибкость использования кормовых ресурсов.

Питание песца (*Vulpes lagopus* Linnaeus, 1758) как ценного промыслового вида подробно изучалось на протяжении всего 20-го столетия. Широкий спектр кормов, используемых песцом, свидетельствует о его всеядности (см. напр. Гептнер, Наумов, 1967). С другой стороны, репродуктивный успех песца в материковой тундре сильно зависит от меняющейся год от году численности грызунов (Гептнер, Наумов, 1967; Angerbjörn et al, 2004). При низкой численности грызунов успех размножения песца стремится к минимуму, альтернативных источников корма часто оказывается недостаточно (MacPherson, 1969; Elmhagen et al., 2000;). Поэтому редукция пиков численности грызунов, вызванная потеплением климата в Арктике, рассматривается как одна из основных угроз существованию изолированных популяций песцов материковой тундры (Henden, 2008; Loison, 2001).

Приморские и особенно островные популяции песца часто живут в местах, где грызуны могут вообще отсутствовать. В то же время кормовая база здесь более стабильна, а питание песца более разнообразно, чем в материковой тундре (White, 1991; Frafjord, 1993; Hersteinson and Macdonald, 1996; Kapel, 1999). Стабильная и разнообразная кормовая база на побережье позволяет песцам менее болезненно реагировать на резкие изменения окружающей среды.

С другой стороны, островная изоляция и связанная с ней предсказуемость условий существования могут способствовать специализации, в том числе и в использовании кормовых ресурсов, что в свою очередь может негативно отразиться на устойчивости к внешним воздействиям.

Популяция песца острова Медного (Командорские острова, Берингово море) является одной из наиболее изолированных из ныне существующих. Эта изоляция продолжалась в течение десятков тысяч лет (Джикия, 2007). Популяция имеет статус подвида (*Vulpes lagopus semenovi* Ognev, 1931). Подвид внесен в Красную книгу РФ.

Устойчивость медновской популяции к внешним воздействиям подверглась испытанию в ходе эпизоотии в 70-х гг. XX века. Вызвавшая эпизоотию ушная чесотка была занесена на остров с собаками. В результате последовавшего резкого падения численности произошли явные изменения в генетической структуре медновской популяции: пройдя через демографическое «бутылочное горлышко», популяция потеряла часть своего генетического разнообразия (Ploshnitsa et al, 2013). С другой стороны, специфика социальной организации и размножения сохранилась в прежнем виде (Kruchenkova et al, 2009). Эти данные не позволяют априори судить, изменился ли существенно характер использования кормовых ресурсов.

Основная кормовая база песца на острове – колонии морских птиц и лежбища ушастых тюленей – распределены неравномерно, но в зонах локального обилия полностью покрывают потребности песцов в пище. В то же время эти два вида ресурса требуют различных стратегий их использования. Поэтому сравнительный

анализ использования медновским песком этих источников корма до и после прохождения популяции через стадию «бутылочного горлышка» дает возможность оценить степень гибкости, или напротив, консерватизма его кормового поведения.

Цели и задачи исследования

Целью нашей работы было выявить основные кормовые стратегии и оценить пластичность медновского песка в использовании потенциальных кормовых ресурсов.

Задачи:

- оценить роль различных кормовых ресурсов в летний период;
- определить влияние пространственного распределения кормовых ресурсов на степень их использования;
- изучить динамику использования основных кормовых ресурсов в течение летнего сезона;
- исследовать кормовое поведение песцов на лежбище ушастых тюленей;
- выявить основные изменения в пищевой экологии популяции после прохождения стадии демографического «бутылочного горлышка» и механизмы, определившие этот процесс.

Научная новизна работы

Впервые изучен пищевой рацион медновского песка на основании многолетних данных, полученных от большей части популяции. Одновременно впервые учтены межсемейные различия в питании. Список видов, входящих в рацион питания медновского песка, существенно дополнен.

Впервые дана количественная оценка характера и степени взаимодействий песцов с ушастыми тюленями на лежбищах, до настоящего исследования такие наблюдения носили сугубо описательный характер. Показан и проанализирован характер присутствия песцов на лежбище в течение лета. Впервые проанализирована смена предпочтений медновского песка в отношении источников корма в течение лета.

Впервые произведена оценка влияния пространственного распределения различных источников корма на структуру населения медновского песка. Объективно документирована кормовая база медновского песка, описано пространственное распределение основных кормовых источников, дана точная оценка потенциального пищевого ресурса лежбища и его динамики.

В итоге, впервые у популяции песка, относящейся к т.н. «береговому» экотипу, показана специализация в отношении отдельных видов кормовых ресурсов.

Дано обоснование изменения пищевой экологии медновского песка после прохождении стадии «бутылочного горлышка». Предложен механизм этого явления.

Научное и практическое значение работы

Результаты исследования меняют представления о пластичности «берегового» экотипа песка в целом и медновского песка в частности. Они показывают необходимость учёта межсемейной и межиндивидуальной изменчивости в исследовании пищевой экологии видов, что позволит давать более точные прогнозы состояния популяций в случае резких изменений.

Выявленная нами специализация медновского песка демонстрирует его уязвимость перед резким одномоментным уменьшением доступности предпочитаемого корма. Поэтому меры по охране популяции должны распространяться и на этот вид корма. С другой стороны, предпочтение данного вида корма может оказаться инадаптивным, вредным для здоровья популяции (Bocharova et al, 2013). В таком случае необходимо диверсифицировать пищевые предпочтения медновского песка.

Нами было продемонстрировано, что анализ пищевых остатков у нор песцов позволяет проводить ежегодный мониторинг состояния редких скрытногнездящихся видов птиц, а также своевременно обнаруживать новые места их гнездования. Сделанный нами атлас пищевых остатков призван облегчить работу исследователей в этом направлении.

Апробация работы

Основные результаты работы были доложены на:

- Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, Россия, 2007, 2008);
- 5-й Международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Одесса, 2008 г.);
- 3-й и 4-й Международных конференциях по биологии песка (Valadalen Mountain Station, Sweden, 2009; Westfjords, Iceland, 2013);
- Всероссийской конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих», (Черноголовка, Россия, 2009);
- Всероссийском съезде «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, Россия, 2011);
- 9-й Международной конференции по поведению, физиологии и генетике диких животных (Berlin, Germany, 2013);
- заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 16 работ, в том числе одна статья в рецензируемом журнале из списка ВАК.

Объем и структура работы

Текст диссертации изложен на 180 стр. и состоит из введения, 4-х глав (обзор литературы, материал и методы, результаты, обсуждение результатов), выводов, списка литературы и приложения. Работа проиллюстрирована 34 рисунками и 21 таблицей. Приложения на 30 страницах, содержат 46 рисунков и 2 таблицы. Список литературы включает 228 источников, из них 147 – на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во ВВЕДЕНИИ обоснована актуальность темы, сформулирована цель и поставлены задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

1.1. В первой части обзора даётся общая характеристика питания песка.

Для песка в целом характерна всеядность (см. напр. Гептнер, Наумов, 1967). Разнообразие местообитаний песка (Garrott and Eberhardt, 1987) порождает разнообразие стратегий кормодобывания. Разобраны примеры гибкости и консерватизма кормового поведения песка в различных местообитаниях. Условно выделены два основных экотипа песцов – «материковый», специализирующийся на добыче грызунов, и «береговой», использующий колонии морских птиц и выбросы моря. Экотипы различаются рядом характеристик – например, динамикой численности (Angerbjörn et al., 2004). Ряд авторов, рассматривая специализацию «материкового» песка в отношении леммингов, указывает на 2 момента: лемминг поедается песцом непропорционально его обилию – преобладает в питании даже в бедные леммингом годы; репродуктивный успех песка определяется численностью лемминга (напр. Elmhagen et al., 2000). Как правило, такая специализация объясняется недостатком альтернативных кормов в материковой тундре, что, впрочем, верно не всегда. Не высказывается сомнений в пластичности «берегового» песка (Frafjord, 1993; Hersteinson and Macdonald, 1996). Тем не менее, и здесь найдены случаи игнорирования песцом обычных для него в других местностях кормов (Frafjord, 2002).

1.2. Во второй части обзора описана специфика биологии медновского подвида песка.

Биология медновского песка изучена достаточно подробно. Показано, что популяция песка острова Медного обладает рядом особенностей – морфологических, генетических, экологических и поведенческих (Ильина, 1950; Гептнер, Наумов, 1967; Goltsman et al., 2005a; Нанова и др., 2010, 2012; Ploshnitsa et al., 2013). Неплохо документирована история популяции (Ильина, 1950; Загребельный, 2002). С момента открытия островов в 18 веке песец активно промышлялся. В 1920-60-е гг. проводились, помимо промысла, различные зоотехнические мероприятия, такие как круглогодичная подкормка, учёт, выбраковка и отпуск на племя (Ильина, 1950). Спустя десятилетие после прекращения зоотехнических мероприятий и промысла численность резко падает (середина 1970-х гг.). Предполагаемая причина – эпизоотия ушной чесотки (Овсяников, 1981; Goltsman et al., 1996). В настоящее время популяция стабилизировалась на низком уровне численности (90-100 особей) и не восстанавливается до прежнего уровня (500-1000 особей). Помимо высокой заражённости ушным клещом, наблюдаются различные патологии и болезненные состояния. Показан низкий иммунный статус медновских песцов (Бочарова и др., 2008, 2011), предположительно связанный с потерей разнообразия в главном комплексе гистосовместимости (Ploshnitsa et al., 2013). Повышенное содержание ртути в тканях песцов, связанное с особенностями питания, тоже может оказывать негативное влияние на состояние животных (Bocharova et al., 2013). Так или иначе, причины угнетенного состояния медновского песка ещё далеко не ясны.

Вопросу питания медновского песка до падения численности был посвящён ряд работ (Черский, 1920; Барабаш-Никифоров, 1939; Ильина, 1950; Мараков, 1964), из которых следует, что песец использовал широкий спектр доступных кормов. Эти исследования во многом не полны. Питание песка после падения численности рассмотрено только в одной работе (Загребельный, 2000), где найдены изменения в питании песка по сравнению с описанным ранее. Автор сделал общий вывод, что медновский песец стал более специализированным в использовании источников корма, прежде всего глупыша (*Fulmarus glacialis*). Однако не была учтена межсемейная изменчивость и биотопическая гетерогенность, не были рассмотрены

вопросы изменчивости питания в зависимости от пространственно-временных флуктуаций кормовых ресурсов.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследования

2.1. Физико-географическая характеристика района, сроки исследования.

Место работ – остров Медный (Командорские о-ва, Берингово море). Площадь острова около 187 км², длина около 55 км, а ширина от 0,3 до 7,5 км. Остров характеризуется гористым рельефом и отсутствием древесной растительности, прохладным летом с сильными ветрами и туманами. Потенциальные кормовые ресурсы песка приурочены к прибрежной полосе. Это колонии морских птиц (прежде всего *Procellariiformes*, *Pelecaniformes*, *Charadriiformes*), лежбища морских млекопитающих, прежде всего ушастых тюленей *Otariidae* (северной морской котик – *Callorhinus ursinus*, и сивуч – *Eumetopias jubatus*). Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) заходит на нерест в некоторые ручьи острова. Различные беспозвоночные и рыбы могут быть встречены в штормовых выбросах и приливно-отливной зоне. Песец – единственное наземное млекопитающее на острове.

Исследования проводили в южной части острова – от мыса Корабельного по восточной стороне и мыса Водопадского по западной стороне, с протяжённостью береговой полосы 70,5 км и площадью приблизительно 26,2 км². В этой части острова представлены все условия, характерные в целом для о-ва Медного, и обитает примерно 60 % всей популяции песка (Goltsman et al., 2005a), поэтому выводы, полученные на основании собранных здесь данных, можно смело распространять на популяцию в целом.

Автор собирал материал для данной работы в летний период 2005, 2006, 2008, 2009 и 2011 гг. Поскольку исследования медновской популяции песка проводились каждое лето с 1994 по 2011 год, для решения ряда задач были привлечены, помимо собственных, данные, собранные другими исследователями за указанный период. Основные характеристики собранного материала приведены в табл.1.

2.2. Сбор данных по питанию песка.

Для оценки роли различных кормовых ресурсов в летнем питании песка мы собирали экскременты (фекалии) и описывали недоеденные остатки пищи (пищевые остатки, или поеди) около нор и убежищ с выводками. Сбор осуществляли в радиусе не более 200 м от выводковой норы, что позволяло достоверно отнести собранные образцы к данной конкретной семье (размножающаяся пара, их потомство, дополнительные взрослые члены семейной группы). Т.о., сбор материала был организован так, чтобы дифференцированно оценить летние рационы отдельных семей. Всего было проанализировано 1756 экскрементов от 22 семей (в среднем 80 экскрементов на семью, min = 20, max = 302) и 3271 пищевых остатков от 65 семей (в среднем 50 пищевых остатков на семью, min = 10, max = 235). Сбор образцов проводили многократно, чтобы проследить динамику использования песцом кормовых ресурсов в течение лета.

Экскременты промывали на сите с диаметром ячеек 1 мм, высушивали и разбирали на фракции по видовому составу. Птиц определяли до вида по окраске и макроструктуре пера. Бакланов (*Phalacrocorax spp.*) определяли до рода, чайковых (*Laridae*) и чистиковых (*Alcidae*) до семейства. В случаях, когда в экскрементах были только птичьи кости или перья были сильно повреждены, остатки определяли до

класса (*Aves*). Из птенцов до вида определяли только подросших птенцов глупыша. В остальных случаях птенцов по видам не дифференцировали и выделяли в отдельную, общую для всех видов, группу «птенцы». Остатки яиц из экскрементов по видовой принадлежности также не дифференцировали. Млекопитающих определяли до вида по окраске и макроструктуре шерсти. Таксономическую принадлежность рыб далее класса не определяли. Непищевые объекты (камни, щепки и т.п.) вычитались при анализе из состава образца.

Состав экскрементов оценивали по следующим показателям:

1. Частота встречаемости данной фракции в разобранных пробах F (%):

$F = (n/N) \cdot 100\%$, где n – число встреч данной фракции, N – общее число экскрементов.

2. Относительная встречаемость фракции $F_{\text{отн}}$ (%) среди всех фракций:

$F_{\text{отн}} = (n/M) \cdot 100\%$, где n – число встреч данной фракции; M – общее число встреч всех фракций. Т.о., сумма относительных частот встреч всех фракций равна 100%.

При разборе пищевых остатков мы подсчитывали число отдельных частей тела съеденных животных и затем определяли минимально возможное количество особей. Т.о., объём выборки 3271 означает не число разрозненных частей, а минимальное возможное число особей, которым могли принадлежать эти части. Жертв песца по поедям определяли до вида. В большинстве случаев остатки кайр (*Uria spp.*), бакланов и говорушек (*Rissa spp.*) можно было определить только до рода.

Чтобы оценить межсемейную изменчивость, в анализе использовали средние значения от отдельных семей. Для оценки влияния псевдорепликации сравнили 3 выборки: выборка из средних значений по семьям (семья/год); выборка из средних значений по участкам обитания семей; недифференцированная выборка.

2.3. Характеристика песцового населения.

В исследуемой части острова мы ежегодно (1994-2011) описывали и картировали все репродуктивные норы и убежища. Каждый год отлавливали немеченых взрослых песцов и щенков в возрасте от 5 до 8 недель с помощью живоловок. После взвешивания и осмотра песцов метили ушными метками (3.5 x 1.0 см, фирмы Horn, Horn-Tierzuchtgerate, Germany) с уникальной комбинацией цветов и номера. Во время ежедневных маршрутных учетов наблюдатели отмечали всех встреченных песцов, их местонахождение и метку. Немногих встреченных животных без меток возможно было отличать друг от друга по естественным приметам, прежде всего по характеру шерстного покрова, или иным признакам. Для определения состава обнаруженной семьи песцов несколько дней проводили наблюдения за норой или убежищем, затем периодически навещали на протяжении сезона исследования. Устанавливали число взрослых, репродуктивный статус самок и размеры выводков.

2.4. Исследование распределения потенциальных кормовых ресурсов и связи с ним распределения песца.

В ходе ежедневных маршрутных учетов песцового населения попутно описывали распределение основных кормовых ресурсов, приуроченных к береговой линии: отмечали ручьи, в которые идёт на нерест (или хотя бы заходит в устье) горбуша, уточняли границы лежбищ ушастых тюленей и колоний морских птиц. Точные учёты беспозвоночных не проводили, ограничившись наблюдением, что они более-менее равномерно распределены вдоль побережья.

Первая оценка плотности гнездования глупыша была проведена М.Е.Гольцманом с коллегами в 1997-1998 гг. (Goltsman et al., 2005b). Все побережье

исследуемой части острова (70,5 км), начиная от самой южной точки, было разбито с помощью GPS на 500-метровые участки. Подсчет гнезд велся в пределах каждого 500-метрового участка. По результатам учёта каждому участку присваивалось собственное значение индекса обилия пищевых ресурсов (рис. 1, 2), выраженное в баллах (0 – нет колоний, 1 – менее 50 гнезд, 2 – колонии из 100–400 гнезд, 3 – колонии из 400–1000 гнезд; 4 – >1000 гнезд). Повторные учёты были проведены автором на выборочных участках в 2009 и 2011 гг.; они показали, что колонии в целом сохранили как характер распределения, так и относительные размеры. Поэтому было принято допустимым экстраполировать полученную оценку плотности гнездования глупыша на весь период исследования.

Также отмечали расположение крупных колоний (более 300 пар) других морских птиц, «клубов» (регулярных скоплений птиц на берегу) серокрылых чаек (*Larus glaucescens*) и говорушек.

Для каждого 500-метрового участка определили частоту появления выводков песка в пределах этого участка, т.е. число лет, когда в пределах участка обнаруживался выводок, делённое на число лет, в которые этот участок посещался исследователями. Сравнивали этот показатель с индексом обилия пищевых ресурсов участка.

Лежбища занимают очень небольшой процент береговой линии острова. Для оценки их влияния на характер распределения песка мы применили иную схему, нежели в случае оценки влияния колоний глупыша. Мы выделили 5 участков острова, протяжённостью 5 км береговой линии каждый. Один из участков заключал в себе Юго-Восточное лежбище (рис. 1, участок А), прочие же участки были без лежбищ. Т.к. протяжённость лежбища 4,5 км, то длина участка А была выбрана 5 км, а остальные участки приравнены к этой величине. Кроме того, отобранные участки побережья были наиболее посещаемыми исследователями. Пищевые ресурсы участка с лежбищем (А) потенциально богаты прежде всего за счёт лежбища ластоногих, но также здесь есть птичьи колонии. Участки В и D бедны ресурсами – здесь нет крупных колоний глупыша. На участках С и Е расположены крупные колонии глупыша (индекс обилия 3-4). Т.о., сравнивали распределение песка на двух бедных кормами участках (В и D), двух богатых (С и Е) и схожих между собой и одним богатым, но с другим соотношением кормовых ресурсов (А - участок с лежбищем).

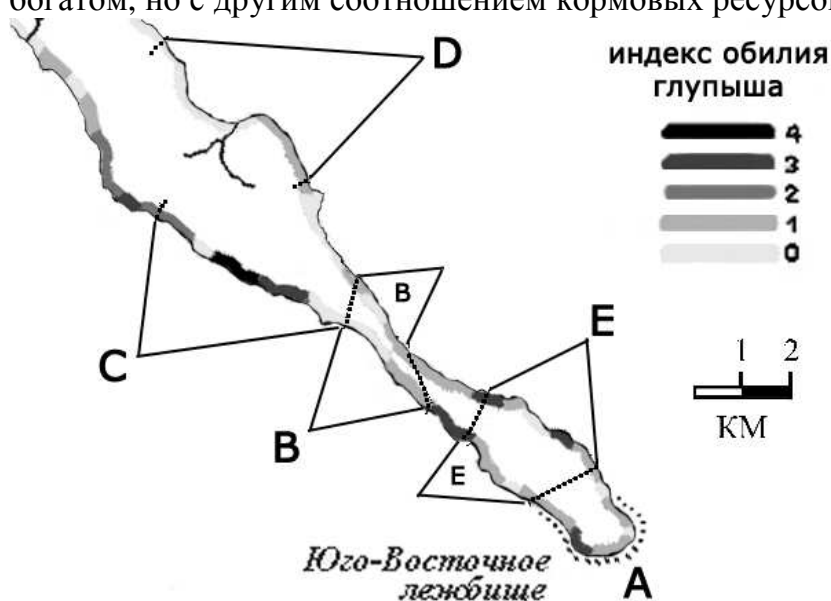


Рис. 1. Расположение 5-и модельных участков с 5-км протяжённостью береговой полосы для сравнения демографических параметров. А – участок с лежбищем и колониями птиц; С и Е – участки с крупными колониями глупыша; В и D – бедные кормами участки.

Сравнению подлежали такие параметры, как число выводков, наблюдаемых на участке в год, за период 1994-2011, а также общее число взрослых животных, из них число участвующих и не участвующих в размножении.

2.5. Использование песцами лежбищ ластоногих.

Сбор данных проводили на одном из двух лежбищ острова – Юго-Восточном. Это лежбище является смешанным, т.е. здесь совместно размножаются два вида: сивуч и северный морской котик. На Юго-Восточном лежбище ежегодно рождается около 19 тысяч щенков морского котика (Корнев и др., 2008) и около 200 щенков сивуча (Мамаев, Бурканов, 2006). Рождение щенков у сивучей происходит в течение июня, а у котиков позднее, в июле.

Песцовое население в окрестностях лежбища описывали также, как в целом в исследуемом районе (см. 2.4). Для интенсивных наблюдений за деятельностью песцов непосредственно на лежбище (пляж с залегающими на нём ластоногими) был выбран модельный участок. В качестве модельного выбрали т.н. Главный Маточный участок (Мамаев, 1999), далее ГМУ. Этот участок является единственным местом размножения сивуча и основным местом размножения северного морского котика на лежбище. Длина участка – 200 м. Стационарные наблюдения за песцами на ГМУ проводили в 1997, 1998, 1999, 2005, 2006 и 2009 гг. В 1997 и 1998 гг. наблюдали по возможности ежедневно, не придерживаясь жёстких временных интервалов. В 2005, 2006 и 2009 гг. наблюдали каждый день по неизменному графику. При наблюдении использовали оптические приборы: бинокли (8x30; 8x40) и зрительную трубу ЗРТ с переменной кратностью 30-60.

На ГМУ ежегодно с мая по август работала группа исследователей морских млекопитающих под руководством Е.Г. Мамаева, и мы также привлекли их данные о встреченных песцах за 1996, 1998, 1999, 2001-2004, 2007, 2008 и 2010 гг. Кроме того, нам были любезно предоставлены результаты учётов северного морского котика, сделанных в 2005 и 2006 гг.

Интенсивность использования песцами ГМУ оценивали по следующим критериям: число животных, отмеченных на лежбище в течение дня (1996, 1998, 1999, 2001-2010); суммарное для всех песцов время, проведенное животными на лежбище за данный день наблюдений (2005 и 2006 гг.).

Для оценки посещаемости песцами лежбища за пределами ГМУ мы раз в 3 дня просматривали все основные гаремные скопления котиков на лежбище в 2006 г., а также опирались на сообщения специалистов по морским млекопитающим, которые проводили свои учёты на этих участках также раз в 3 дня во все указанные выше годы. Трупы ластоногих, как возможные индикаторы присутствия песцов, осматривали на предмет наличия следов поедания этими животными.

На лежбище песцы потребляют четыре вида пищи – последы и трупы сивучей, последы и трупы северных морских котиков. Трупы, как правило – щенки, погибшие от болезней или нечаянно задавленные взрослыми особями. Оценка пищевого ресурса лежбища была сделана в 2005 и 2006 гг. Число последов сивучей считали два раза в день, затем результаты усредняли. Прямой визуальный подсчёт последов котиков затруднителен, поэтому число последов за день определялось как разность в количестве щенков котика на участке в предыдущий и в данный день. Трупы сивучей и котиков считали раз в день. Общее количество потенциального ресурса в кг рассчитывали на основании литературных сведений о весе новорождённых щенков и последов.

В качестве независимой оценки качества пищевого ресурса лежбища мы оценивали активность серокрылых чаек – других потребителей этого ресурса. Каждый день наблюдений с шагом в 30 минут на ГМУ регистрировали общее число чаек, а также число чаек, питающихся тем или иным видом пищи. Результаты за данный день усреднялись.

С целью выяснения значимости лежбища как источника корма для посещавших его песцов фиксировали их поведение в 1997, 1998, 2005, 2006 гг. методом временных срезов с шагом 1 мин. Выделяли кормовое поведение (добывание, поедание и транспортировка пищи) и прочее. Вычислили долю кормового поведения для каждого песца, от всего времени, что песец наблюдался на лежбище.

Мы посчитали необходимым оценить такой фактор, как возможное влияние агрессивной среды лежбища на песцов. На Юго-Восточном лежбище, где в июне размножаются сивучи, а морские котики позднее, в основном в июле, обстановка на лежбище для песца в течение лета должна изменяться. Более того, за счёт прибывающих самок морских котиков общая численность ластоногих на Главном Маточном участке существенно увеличивается в июле по сравнению с июнем. Не исключено, что неуклонное увеличение плотности залегания агрессивных ластоногих может существенно усложнять обстановку для песца.

Как негативные для песца факторы мы рассматривали агрессию по отношению к нему со стороны тюленей и сложность поддержания дистанции с потенциально опасными ластоногими из-за их скученности. Чтобы проанализировать эти факторы, во время наблюдений на ГМУ вели видеозапись с помощью различных аналоговых камер в 1997, 1998 и 2006 гг., и цифровой видеокамеры Canon HV30 в 2009 г. На видео снимали активных песцов - перемещающихся по лежбищу, добывающих пищу. Полученные видеозаписи (590 мин.) обработали в программе Observer XT (Noldus). В обработку было включено 9 песцов, (2 - 1998 г.; 3 – 2006 г.; 4- 2009 г.), в среднем по 65 минут от каждого песца. Сравнили между собой два периода (1-25 июня, сезон родов у сивучей, и 26 июня - 7 августа, сезон родов у морских котиков).

Были выделены следующие типы реакций тюленей на песцов: «выпад», «преследование (атака)» и «интерес». Сравнили среднее число реакций тюленей на песца в минуту (частота реакций в минуту).

Для оценки влияния скученности ластоногих при обработке видео отмечали расстояние от песца до тюленей. Рассчитывали процент времени, которое песец находился на расстоянии от ближайшего к нему тюленя меньшем, чем длина его собственного корпуса, то есть на потенциально опасной дистанции.

Значение для каждого песца получено усреднением значений, полученных за каждый отдельный день наблюдений за ним.

Отмечали все случаи нападения песцов на щенков ластоногих за все годы наблюдений, подразделяя их на успешные (закончились смертью щенка) и неуспешные (песец не смог нанести вреда щенку).

2.6. Обработка данных.

Для статистических расчетов использовали пакет программ Statistica 6.0 (StatSoft Inc.). Во всех случаях применены непараметрические критерии: Манна-Уитни, Вилкоксона для сопряжённых пар, корреляция Спирмена. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$. На графиках в виде «усатых ящичков» (рис. 2-4, 6, 8) отображена медиана, верхняя и нижняя квартиль, минимум и максимум. Значения величин в тексте представлены как среднее \pm стандартное отклонение.

Табл. 1. Объём собранных данных.

год	число нор, где собраны экскременты	число нор, где посчитаны пищевые остатки	данные по распределению птиц	данные по динамике использования лежбища	стационарные наблюдения на лежбище, сроки	стационарные наблюдения на лежбище, объём	данные по бюджетам песцов на лежбище	данные по взаимодействию песцов с ластоногими	обработано видеозаписей, полученных на лежбище	число чаек на лежбище	оценка пищевого ресурса лежбища	демографические данные
1994												да
1995												да
1996				да								да
1997	3	8	да		18.07-23.08	232 ч	да					да
1998		5	да	да	1.07-9.08	297 ч	да	да	126 мин (2,1 ч)			да
1999			да	да								да
2000												да
3001				да								да
2002	2			да								да
2003	9	6		да								да
2004				да								да
2005	5	6		да	28.05-13.07	302 ч	да					да
2006	1	5		да	1.06-15.07	240,5 ч	да	да	189 мин (3,2 ч)	да	да	да
2007				да								да
2008		8	да	да								да
2009	2	7	да	да	3.06-13.07	265 ч		да	274 мин (4,6 ч)			да
2010		9		да								да
2011		11	да									да

ГЛАВА 3. Результаты.

3.1. Спектр питания и значение различных кормовых объектов в питании песца.

Сравнение частот встречаемости кормовых объектов, полученных нами при группировании собранных данных тремя разными способами (среднее для отдельных семей/годов, среднее для отдельных участков обитания, для недифференцированной выборки в целом) не выявило различий между ними (Хи-квадрат тест). Все значения частот, приводимые в тексте результатов, получены первым способом.

Анализ экскрементов и пищевых остатков показал, что медновский песец использует очень широкий спектр кормов в летнее время: 27 видов птиц, т.е. свыше 90% из гнездящихся на острове; 4 вида млекопитающих; не менее 8 групп беспозвоночных; не менее 3 видов рыб.

Вышеперечисленные кормовые объекты использовались песцом далеко не в равной степени. Доминирующим кормовым объектом во всех семьях были птицы ($F = 93,8 \pm 9,9\%$, не ниже 64,3%; $F_{отн.} = 70,9 \pm 13,8\%$, не ниже 38,6%). Все прочие группы кормов можно считать второстепенными (рис. 2).

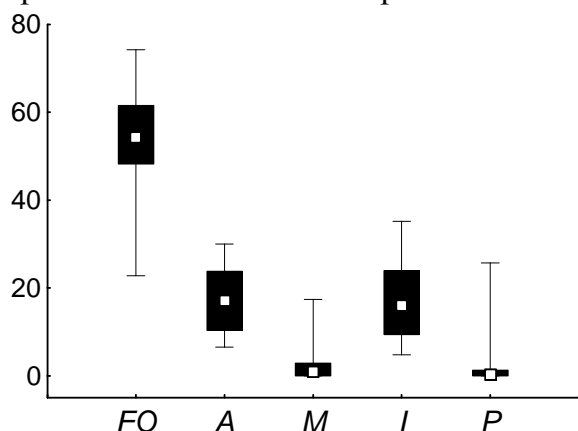


Рис. 2. Соотношение кормовых объектов в рационах семей песца ($F_{отн.}$, %) – по 22 семьям; *FO* – трубконосые (глупыш, северная и сизая качурка); *A* – остальные птицы, кроме трубконосых; *M* – млекопитающие; *I* – беспозвоночные; *P* – рыба.

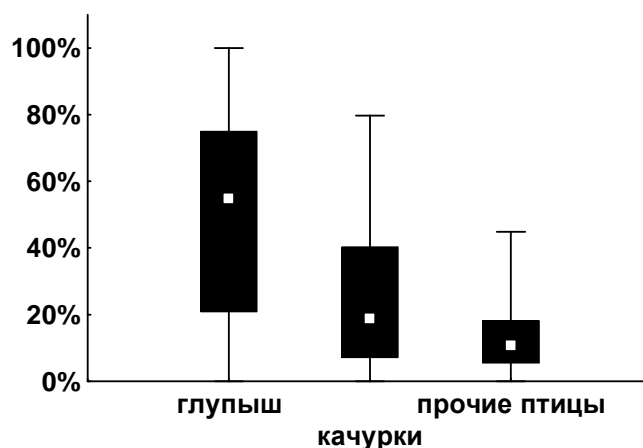


Рис. 3. Средняя доля глупыша, качурок и прочих птиц среди птичьих остатков, найденных на норах песца ($N = 65$).

Значение различных видов птиц в питании песца далеко не одинаково. Главными кормовыми объектами были трубконосые – глупыш, сизая (*Oceanodroma furcata*) и северная (*O. leucorhoa*) качурки: $F = 73,7 \pm 17,7\%$; $F_{отн.} = 51,6 \pm 13,5\%$; доля среди птичьих остатков – $82,7 \pm 14,1\%$ (рис. 2, 3). Доля трубконосых среди птичьих остатков была меньше половины лишь в 2 семьях из 65. Число глупышей, определённое по остаткам, может достигать на отдельно взятой норе до 112, качурок – до 171. Глупыш в среднем занимает в питании более важное место ($F_{отн.} = 33,6 \pm 16,9\%$; доля среди птичьих остатков – $53,3 \pm 29,6\%$; остатки найдены у 96,9% нор), чем качурки ($F_{отн.} = 18,1 \pm 14,5\%$; доля среди птичьих остатков – $29,4 \pm 27,0\%$; остатки найдены у 81,5% нор), особенно с учётом того обстоятельства, что качурки заметно мельче глупыша. Лишь у 2 семей из 65 не было найдено остатков глупыша, причём обе они были отдалены от ближайших колоний этого вида не менее чем на 3 км; тем не менее, в питании других 2 семей, столь же удалённых от колоний глупыша, он присутствовал.

Роль глупыша в питании песцов, на участках которых не было или было мало колоний этого вида (индекс обилия 0-1), не была снижена по сравнению с песцами, на участках которых были крупные колонии глупыша (индекс обилия 2-4). Это справедливо как для относительной встречаемости глупыша в экскрементах (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 13$; $N_2 = 9$; $p = 0,66$), так и для доли глупыша среди поедой (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 14$; $N_2 = 9$; $p = 0,57$; в качестве выборки для данного анализа использованы не отдельные семьи, а усредненные данные по участкам обитания). В среднем у семей песцов, занимавших участки, бедные глупышем, $F_{\text{отн.}}$ глупыша в экскрементах составляла $35,0 \pm 15,5\%$ ($N = 9$), а доля его среди птичьих остатков – $55,6 \pm 28,1\%$ ($N = 9$) или $51,4 \pm 31,5\%$ ($N = 21$).

Хотя доля трубконосых в питании в целом, как правило, была высока, однако соотношение глупыша и качурок у разных семей могло варьировать в широких пределах: $F_{\text{отн.}}$ глупыша от 9,1 до 66,2%; $F_{\text{отн.}}$ качурок от 0 до 48,5%; доля среди птичьих остатков от 0 до 100% для глупыша и от 0 до 89,2% для качурок.

Следующими по значению в питании после трубконосых оказались различные чистиковые птицы: топорик *Lunda cirrhata*, ипатка *Fratercula corniculata*, кайры *Uria lomvia* и *Uria aagle*, тихоокеанский чистик *Cephus columba*, малая конюга *Aethia rugmaea*, большая конюга *Aethia cristatella*, белобрюшка *Cyclorhynchus psittacula* и старик *Synthliboramphus antiquus*. Однако они играли заметно меньшую роль: $F = 5,5 \pm 5,7\%$; $F_{\text{отн.}} = 4,2 \pm 4,8\%$; $10,8 \pm 10,9\%$ среди птичьих остатков. Наибольшая доля чистиковых наблюдалась в питании семей, обитавших в районе Юго-Восточного лежбища ($F_{\text{отн.}} = 9,1 \pm 6,2\%$, $N = 4$; доля среди птичьих остатков $23,3 \pm 14,9\%$, $N = 8$) и на мысе Чёрном ($F_{\text{отн.}} = 16,7\%$, $N = 1$; доля среди птичьих остатков $22,3 \pm 2,9\%$, $N = 4$) – т.е. в местах, где сконцентрированы крупные многовидовые поселения этих птиц. Однако даже и здесь доля трубконосых оказывалась в два раза выше: $F_{\text{отн.}} = 43,3 \pm 7,2\%$ и $57,6\%$, соответственно.

Чайковые, бакланы и все прочие птицы (*Galliformes*, *Anseriformes*, *Passeriformes*) играли крайне незначительную роль в питании песцов.

Из млекопитающих в экскрементах и остатках у нор песца мы обнаружили 4 вида: северный морской котик, сивуч, калан (*Enhydra lutris*) и песец. Калан и песец могут быть отнесены к случайным кормам в летнем рационе ($F_{\text{отн.}} = 0,4 \pm 0,7\%$ и $0,2 \pm 0,7\%$ соответственно).

Использование ушастых тюленей в среднем в популяции незначительно ($F_{\text{отн.}} = 2,7 \pm 6,2\%$). Ластоногие использовались в пищу всеми семьями, обитавшими непосредственно в районе лежбищ ($N = 11$), однако даже и во всех этих случаях это был дополнительный, а не основной источник корма. Так, разбор экскрементов показал, что их основным кормовым объектом были птицы (F и $F_{\text{отн.}}$ ластоногих = $23,4 \pm 15,3\%$ и $16,5 \pm 10,5\%$; F и $F_{\text{отн.}}$ птиц = $80,2 \pm 9,6\%$ и $64,9 \pm 20,1\%$; $N = 5$). Осмотр пищевых остатков дал схожую картину: $17,2 \pm 13,2\%$ остатков морского котика и $80,5 \pm 14,2\%$ – птиц, $N = 10$. Птицы преобладали в экскрементах и пищевых остатках над ластоногими как на Юго-Восточном лежбище, где расположены довольно крупные колонии морских птиц, так и на Урильем лежбище, где колонии птиц относительно невелики и труднодоступны. Сравнение между этими двумя лежбищами не показало статистически значимых различий как по доле птиц в пищевых остатках (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 8$; $N_2 = 3$; $p = 0,19$), так и по доле морских котиков (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 8$; $N_2 = 3$; $p = 0,19$).

Из беспозвоночных часто использовались песцами в пищу только бокоплавы (*Talitridae spp.*): $F = 16,5 \pm 19,3$; $F_{\text{отн.}} = 10,2 \pm 11,5$; встречены у 77,3% семей. Прочие

беспозвоночные – береговые мухи и их куколки (*Scatophagidae*), асцидии (*Ascidacea*), морские ежи (*Strongylocentrotus* sp.), крабы (*Brachyura*) и двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) – могут быть отнесены к случайным кормам.

Рыба отмечена в экскрементах 40,9% семей (N = 22) и в поедях 23,1% семей (N = 65). Её доля в питании составляла: $F_{отн.} = 1,7 \pm 5,5\%$; среди пищевых остатков – $3,9 \pm 12,0\%$. Источники рыбы в питании песца следующие: рыба, выброшенная на берег прибоем; добытая песцом в приливно-отливной зоне (например, рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus*); отрыжка морского котика – в районе лежбища; проходная рыба (горбуша), идущая на нерест. Если в первых 3-х случаях потребление рыбы можно считать случайным, то во время хода горбуши семьи, обитавшие поблизости от нерестовых ручьёв, интенсивно эксплуатировали этот ресурс. Из таких семей только у одной был исследован состав экскрементов, и здесь горбуша играла заметную роль в питании: $F = 42,9\%$ и $F_{отн.} = 25,7\%$. У 9-ти других семей, использовавших горбушу, доля её среди пищевых остатков составляла $25,6 \pm 22,7\%$ (max = 61%). Впрочем, и у этих семей птицы в поедях чаще всего преобладали – $72,5 \pm 21,7\%$ (max = 97,2%). Птиц среди поедей у этих семей было достоверно больше, чем рыбы (критерий Вилкоксона; N = 9; p = 0,03). Кроме того, песцы у принесённых на нору рыб часто съедали только голову.

3.2. Изменения значения кормовых объектов в течение лета.

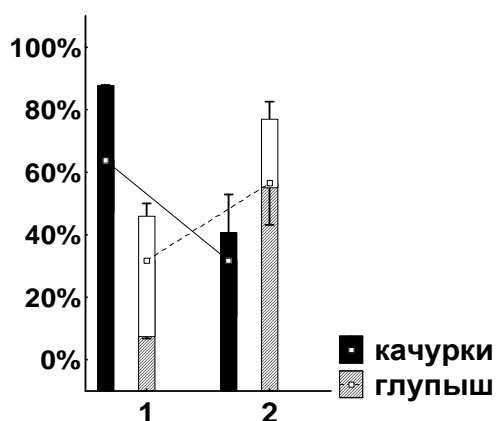


Рис. 4. Изменение доли глупыша и качурок среди поедей, находимых на норах песцов (N = 13).

1 – поеди, собранные в июне,

2 – поеди, собранные в июле-августе.

Если глупыш и качурки поедаются песцами, по крайней мере, с конца мая (наиболее ранняя регистрация в поедях совпадает с самой ранней датой осмотра – 28 мая), то крупные чистиковые появляются в питании песца примерно на полмесяца позже: чистик – 16 июня, топорик – 18 июня, ипатка – 1 июля, кайры – 3 июля. В конечном счёте, доля трубконосых в питании песца в течение лета несколько снижается за счёт других видов птиц (критерий Вилкоксона; N = 13; p = 0,007), прежде всего чистиковых, хотя и незначительно. Самая ранняя регистрация мелких чистиковых – малой конюги и старика – 5 июня. Первые регистрации воробьиных – 8 (сибирский конёк - *Anthus gustavi*), 10 (американский выюрок – *Leucosticte tephrocotis*) и 15 (пуночка – *Plectrophenax nivalis*) июня.

Хотя уже в самом начале лета песец поедает и качурок и глупыша, в первой половине июня в поедях встречаются почти только качурки, и лишь начиная с середины месяца потребление глупыша опережает потребление качурок, в результате чего доля глупыша растёт, а доля качурок – падает (критерий Вилкоксона; N = 13; p = 0,001). Это правило соблюдалась для всех осмотренных с июня нор (рис. 4).

Изменения в потреблении ластоногих прослежены для одной семьи, обитавшей в районе Юго-Восточного лежбища в 2005 и 2006 гг. Доля ластоногих в экскрементах в июле-августе уменьшилась по сравнению с июнем в оба года ($F_{отн.} = 14,3\%$ и $3,9\%$ в 2005; $F_{отн.} = 37,0\%$ и $1,9\%$ в 2006). Это довольно неожиданно, поскольку лежбище становится заметно продуктивнее в июле по сравнению с июнем за счёт

прибывающих морских котиков. Подробнее несоответствие интенсивности использования песком лежбища и продуктивности лежбища рассмотрено в разделе 3.4.

Горбуша идёт на нерест только в августе, и поэтому в первые 2 летних месяца в питании песка совершенно отсутствует. Первое достоверное появление горбуши среди пищевых остатков – 5 августа.

3.3. Влияние кормовой базы на демографические характеристики песка.

На рис. 5 показана относительная частота появления выводков песка на 500-м участках с разными индексами обилия глупыша (0-4). Из рисунка видно, что выводки песка достоверно чаще (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 15$; $N_2 = 16$; $p = 0,02$) появлялись на тех участках, где располагаются большие колонии глупыша (индекс обилия 2-4), чем на участках, где нет или мало колоний (индекс обилия 0-1). Частота появления выводков песцов положительно коррелирует с индексом обилия глупыша на участке ($N = 31$, Spearman $R = 0,52$; $p = 0,003$).

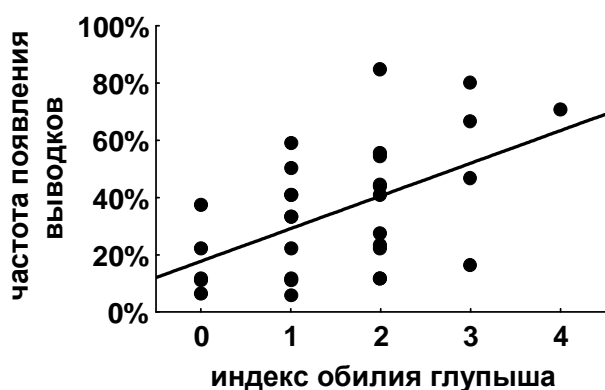


Рис. 5. Относительная частота появления выводков песка на 500-м участках с разными индексами обилия глупыша (0-4). Рассмотрены только репродуктивные участки, то есть те, на которых за период исследования хотя бы один раз обитала семья с выводком. Для каждого участка вычисляли процентное отношение суммарного числа выводков за период исследования к числу лет исследования данного участка (некоторые участки проверялись не во все годы).

В то же время наличие или отсутствие крупных колоний других морских птиц на распределение выводков влияния не оказало (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 21$; $N_2 = 10$; $p = 0,33$), равно как и наличие либо отсутствие «клубов» чаек и говорушек на участке (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 19$; $N_2 = 12$; $p = 0,19$).

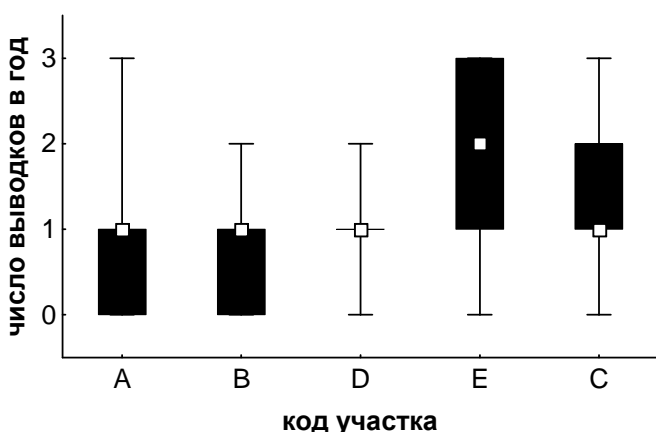


Рис. 6. Число выводков, наблюдавшихся на модельных участках в течение одного сезона. Участок А – участок с лежбищем ластоногих ($N = 18$); участки В, D – бедные кормами участки ($N_1 = 17$, $N_2 = 15$); участки Е, С – участки с крупными колониями глупыша, индекс обилия 3-4 ($N_1 = 16$, $N_2 = 15$).

На двух 5-км участках с крупными колониями глупыша (индекс обилия 3-4) выводков в год было в среднем больше, чем на бедных участках той же протяжённости (рис. 6), а также больше, чем на участке, заключавшем в себе Юго-Восточное лежбище, последний не отличался по числу выводков от бедных участков. Однако на участке лежбища было больше, чем на всех остальных участках, песцов, не принимающих участие в размножении (Манн-Уитни тест, $p < 0,001$ во всех случаях).

3.4. Использование песцами лежбища ластоногих.

Обилие пригодного песцам пищевого ресурса лежбища – трупов и последов сивучей и северных морских котиков – на ГМУ (Главном Маточном участке) растёт с конца мая до середины июля, как в килограммах, так и в количестве дискретных единиц (рис. 7). Причём в конце июня происходит изменение в качественном составе – на смену последам и трупам сивуча приходят последы и трупы котиков. Существенных различий в динамике ресурса между 2005 и 2006 гг. не обнаружено. Так, достоверных межгодовых различий не найдено (критерий Вилкоксона): в количестве последов котика – $p = 0,39$; трупов сивучей – $p = 0,57$; трупов котиков – $p = 0,06$. Число последов сивуча в 2005 году было больше, чем в 2006 ($p = 0,0003$), однако динамика изменения их числа сходна. Поскольку сроки размножения у сивуча и морского котика из года в год постоянны (Владимиров, 1998; Мамаев, 1999), то полученную картину можно экстраполировать на все прочие годы.

Из числа наблюдавшихся в окрестностях лежбища песцов непосредственно на лежбище выходили $61,8 \pm 17,3\%$ ($\min = 28,6\%$, $\max = 87,5\%$). Большая часть песцов, зарегистрированных на лежбище, посещала ГМУ ($84,9 \pm 21,0\%$). Из 46 индивидуально опознанных песцов, посещавших ГМУ, только 34,8% особей наблюдали на участке большую часть лета (июнь-июль или июль-август). Большинство же песцов (56,5%) посещали ГМУ только в июне (период родов у сивучей), а затем совершенно покидали его. По результатам маршрутных учётов установлено, что эти песцы не переходили на другие участки лежбища. Небольшое число песцов (8,7%) приходило на лежбище уже в период родов у морских котиков, т.е. в июле или в августе. В 2003-2008 и 2010 гг., песцы в июле-августе ГМУ практически не посещали. В целом, посещаемость песцами ГМУ, выраженная в числе животных в день, в течение большинства лет наблюдений (8 из 13) достоверно падала со временем (корреляция Спирмена), не менялась в 3 случаях, а в 1 случае (1999 г.) росла.

И число песцов в день, и суммарное время пребывания на лежбище в 2005 и 2006 гг. отрицательно соотносились как с суммарным весом пищевого ресурса, так и с количеством отдельных видов ресурса. Т.е., посещаемость песцами лежбища в течение лета падала, не смотря на то, что потенциальный пищевой ресурс лежбища в это же время рос (рис. 7). В противовес этому, в период 2 июня – 15 июля 2006 г. среднее число серокрылых чаек на ГМУ возрастало ($N = 23$; Spearman $R = 0,490$; $p = 0,018$). Число питавшихся последами чаек положительно коррелировало с числом последов сивуча ($N = 17$; Spearman $R = 0,636$; $p = 0,006$) и в ещё большей степени – с числом щенков морского котика ($N = 14$; Spearman $R = 0,906$; $p = 0,000$). Число чаек, питавшихся трупами котика, показало сильную положительную корреляцию с числом этих трупов ($N = 11$; Spearman $R = 0,931$; $p = 0,000$).

Доля кормового поведения во временном бюджете песцов, посещавших ГМУ ($N = 20$), в среднем составила 32,2 % ($N = 20$; $\min = 1,7$; $\max = 67,3$; $SD = 17,1$). Следовательно, добывание пищи можно рассматривать как одну из основных причин посещения песцами лежбища.

При сравнении числа песцов, наблюдавшихся за день на ГМУ в 2006 году, с числом лежавших на нём котиков, выявилась отрицательная корреляция ($N = 5$; Spearman $R = -0,949$; $p = 0,014$). Отрицательная корреляция наблюдалась между числом котиков и суммарным временем, проводимым песцами на ГМУ ($N = 5$; Spearman $R = -0,975$; $p = 0,005$).

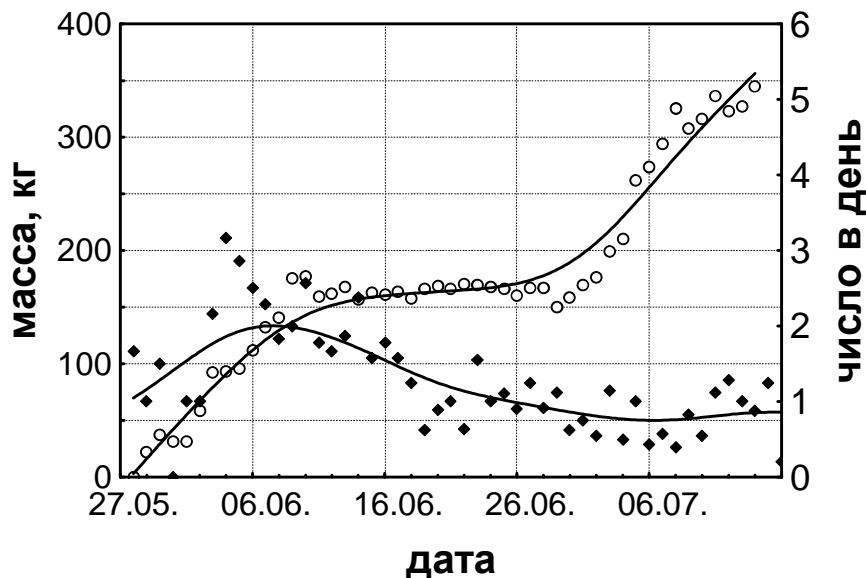


Рис 7. Соотнесение числа песцов с количеством предоставляемого лежбищем ресурса.

○ — суммарный ресурс 2005-2006 на ГМУ, кг (левая ось ординат)
 ◆ — среднее число песцов в день за все годы (правая ось ординат)

Песцам, посещавшим лежбище, приходилось довольно тесно взаимодействовать с залежавшими там ластоногими. Так, во время перемещений по лежбищу песцы оказывались на дистанции до ближайшего тюленя меньше собственного корпуса $69 \pm 11\%$ времени в период 1-25 июня (7 песцов) и $60 \pm 21\%$ после 25 июня (5 песцов).

При этом ластоногие интенсивно реагировали на песцов – частота угроз, атак и подходов, когда песец находился в непосредственной близости от тюленей, составила $0,89 \pm 0,48$ реакций/мин в период 1-25 июня и $1,86 \pm 1,53$ реакций/мин после 25 июня. За счёт прибывающих самок морского котика общая численность ластоногих на Главном Маточном участке лежбища в июле-августе существенно увеличивается по сравнению с июнем. Несмотря на это обстоятельство, песцы не стали чаще оказываться в непосредственной близости от тюленей (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 7$; $N_2 = 5$; $p = 0,34$). Небольшое увеличение частоты агрессивных реакций тюленей на песцов в июле-августе по сравнению с июнем также не является статистически значимым (критерий Манна-Уитни; $N_1 = 7$; $N_2 = 5$; $p = 0,43$)

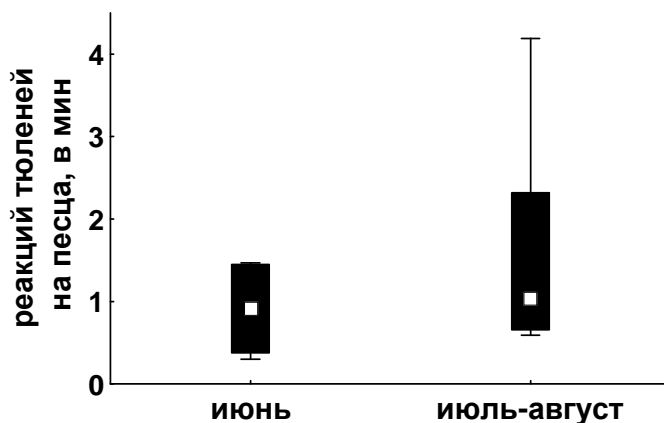


Рис. 8. Частота агрессивных реакций сивучей и морских котиков (в мин), направленных на песцов, в разные периоды времени.

За период исследований (1994-2011) наблюдали 7 нападений песцов на щенков морского котика и 2 – на щенков сивуча. Только одно из нападений на щенка морского котика завершилось его умерщвлением, прочие были безрезультатными. Результативное нападение (23 июня 2011 г.) начал один песец, но позже к нему присоединился другой, и щенок котика был убит их совместными усилиями. От начала атаки до прекращения сопротивления щенка прошло 44 минуты. Нападения на щенков морского котика совершались в период 21 июня – 15 июля, из них 5 (71,4%) в период 23-30 июня. Нападения на щенков сивуча происходили 26 и 29 мая.

ГЛАВА 4. Обсуждение результатов исследования.

4.1. Питание песца и его изменения в течение лета.

Мы проанализировали питание большого числа семей песца, встреченных нами на протяжении нескольких лет и обитавших на участках с различными кормовыми условиями. С одной стороны, мы нашли, что спектр летнего питания медновского песца отличался большим разнообразием – почти всё, что могло быть использовано в пищу, песец использовал. Поэтому мы можем утверждать, что потенциал пластичности в отношении пищевых ресурсов не был им утерян после прохождения стадии «бутылочного горлышка».

С другой стороны, питание всех семей оказалось очень сходно. У всех исследованных семей птицы были главным кормовым объектом, а млекопитающие, рыба и беспозвоночные – второстепенными. Почти все семьи песца из птиц предпочитали трубконосых. Главным кормовым объектом для большинства семей являлся глупыш. Таким образом, наши данные убедительно показывают, что глупыш является главным летним кормовым объектом репродуктивной части популяции медновского песца. Однако наблюдаемое преобладание глупыша в питании песца может быть простым следствием того факта, что глупыш – наиболее многочисленный и, по-видимому, один из наиболее легко доступных для хищника видов морских птиц на о-ве Медном. Но доля глупыша в питании песца на бедных его колониями участках была столь же высока, как на участках богатых. Песцы, обитавшие на бедных участках, совершали длительные кормовые рейды на богатые глупышем участки, вместо того, чтобы переключиться на другие более доступные ресурсы. Прочие виды кормов песцы использовали факультативно, в зависимости от их доступности и доступности предпочитаемого корма – глупыша. Но даже в местах своей концентрации альтернативные виды кормов оставались в питании песца лишь дополнительными.

Лежбище ушастых тюленей, хотя и является очень богатым источником пищи в летний период, остаётся второстепенным кормовым источником. Особенно это было выражено у песцов, обитавших в районе Урильего лежбища морских котиков, в окрестностях которого нет птичьих базаров. В 3-х из тех 4-х выводков песца, что были зарегистрированы на Урильем лежбище за всю историю наших наблюдений, мы наблюдали признаки недоедания у щенков (1997, 2006 и 2008 гг.). Это может указывать на возможную трудность освоения ресурса лежбища песцами, а также инертность и консервативность медновского песца. Нельзя сказать, что ловля птиц легче, поскольку мы нередко наблюдали песцов, ставших хромыми после неудачного падения со скал, где они искали гнёзда; но мы ни разу не видели, чтобы песец получил травму на лежбище.

Сравнивать современное питание медновского песца с тем, что наблюдалось до падения его численности, можно лишь ограниченно, т.к. работы прошлых лет не имеют необходимой степени подробности. Тем не менее, можно утверждать, что наблюдаемая специализация летнего питания проявилась именно после прохождения популяции через демографическое «бутылочное горлышко», а до этого момента специализации не наблюдали. Т.о. мы подтверждаем предположение Загребельного (2000), уточняя, что наблюдаемая специализация характерна для всей репродуктивной части популяции. Численность глупыша за последние сто лет не выросла (Stejeneger, 1885; Артюхин, 1991). Следовательно, причина усиления специализации в изменении характера использования пищевых ресурсов песцом.

Интересно отметить, что хотя свидетельства о заметной роли глупыша в питании медновского песка появлялись и раньше (Загребельный, 2000), качурки до нашего исследования не упоминались как важный пищевой объект. Качурки вовсе не упоминаются в работах, описывающих питание песка до падения численности, а в работе Загребельного (2000) отнесены к второстепенным кормам. Это может означать, что освоение качурок песком произошло совсем недавно. Кроме того, мы впервые показали, что в течение лета происходит переход с преимущественного использования качурок на преимущественное использование глупыша. Это может быть связано с особенностями гнездования указанных видов, что обуславливает изменение их относительной доступности для песка в течение лета. Мы предполагаем, что основным кормом в этой «диаде» является глупыш, поскольку он поедается в период перехода щенков на мясной корм и в заметно большем по биомассе количестве, чем качурки. Качурки оказываются основным замещающим глупыша кормом, чему может способствовать: многочисленность и повсеместная распространённость; общая биотопическая приуроченность этих видов; схожий с глупышем специфический запах, который мог бы привлекать песка. Следовательно, если качурка была освоена песком недавно, это могло произойти как генерализация предпочтения глупыша, возможно как следствие падения численности глупыша.

Таким образом, у медновского песка в настоящее время существует фуражировочная специализация в отношении трубконосых – глупыша и 2 видов качурок, северной и сизой.

4.2. Влияние кормности участка на репродуктивные характеристики песка.

Во многих работах (напр. Ballard, 2000) показано, что плотность поселений песцов в данной местности, процент заселяемых для выведения потомства нор напрямую зависят от обеспеченности кормами. Повышенная концентрация песцовых семей с выводками наблюдается как около птичьих базаров, так и около лежбищ северных морских котиков на острове Беринга (Рязанов, 2000; Володин и др., 2012), а также на островах Прибылова (White, 1992). На о-ве Медном до падения численности в районе Юго-Восточного лежбища была очень высокая концентрация жилых нор песка (Челноков, 1970).

В настоящее время медновский песец предпочитает занимать норы вблизи колоний глупыша. Другие виды кормовых ресурсов, в т.ч. лежбище, на распределение репродуктивной части популяции никакого влияния не оказывают. Это является ещё одним свидетельством в пользу фуражировочной специализации медновского песка в отношении глупыша. До падения численности лежбище также способствовало концентрации репродуктивной части популяции, чего сейчас не наблюдается. Т.е. у семей песка существовала ещё по крайней мере одна стратегия, кроме использования глупыша. Снижение использования лежбища – ещё одно свидетельство усиления специализации медновского песка.

Значительное число привлечённых лежбищем не участвующих в размножении песцов показывает, что нерепродуктивная часть популяции менее разборчива в выборе кормовых источников, и этот сверхизобильный ресурс способствует их концентрации. Аналогичная ситуация наблюдалась на колонии белого гуся *Anser caerulescens* на острове Врангеля (Овсяников, 1993), где плотность репродуктивной части популяции была такая же, как за пределами колонии, но не участвующих в размножении животных на колонии было заметно больше.

4.3. Использование песцами лежбища ластоногих.

Наиболее примечательным в полученных нами результатах является явное несоответствие между интенсивностью использования песцами Юго-Восточного лежбища и обилием пищи на нём. В июле, когда на лежбище начинают рождаться щенки котика и пищи здесь становится заметно больше, чем в предшествующий июньский период родов у сивуча, большинство песцов лежбище покидали. То, что такое соответствие должно иметь место, показывают наблюдения за серокрылыми чайками, где прямая зависимость соблюдается. Наблюдаемая картина указывает на слабую связь медновского песка с лежбищем в настоящее время. Продукты лежбища могут рассматриваться лишь как вспомогательный пищевой ресурс, который используется даже не всеми песцами, живущими рядом с лежбищем, а из тех, которые его используют, многие впоследствии отказываются от него.

Возможны две причины преждевременного ухода большинства песцов с лежбища. Во-первых, необходимость посещать лежбище в первой половине июня может быть вызвана относительной труднодоступностью основного корма – морских колониальных птиц и прежде всего глупыша. Птицы наиболее уязвимы для песка в период насиживания кладки, т.к. их легче всего добывать, снимая с гнёзд. Поэтому в тот период, когда большинство птиц приступает к насиживанию, успех песка в добыче птиц может существенно возрасти. Массовое гнездование многих видов морских колониальных птиц приходится как раз на середину июня (Артюхин, 1991).

Во-вторых, причина ухода с лежбища может заключаться в перестройке его структуры. Мы показали, что как сивучи, так и морские котики на лежбище совершают агрессивные выпады и атаки в отношении песцов, и частота этих потенциальных угроз для находящегося на лежбище песка довольно высока. Во второй половине июня лежбище заполняется массово прибывающими самками северного морского котика. Именно их высокая плотность и агрессивность могла бы отпугивать песцов и вынуждать их покидать лежбище. Интересно, что оставшиеся на лежбище песцы поддерживали примерно такую же степень пространственной близости с ластоногими, несмотря на то, что количество тюленей на лежбище на порядок возросло. Таким образом, можно предположить, что остающиеся на лежбище песцы активно поддерживают с плотным скоплением морских котиков ту же степень взаимодействия, которая была у них с разреженным скоплением сивучей, т.е. попросту избегают чрезмерного уровня нежелательных контактов. Несомненно, что с увеличением числа ластоногих задача сохранения прежней степени взаимодействия с тюленями существенно усложняется. Возможно, те песцы, которые не умели этого делать, ушли с лежбища в июле.

4.4. Нападения песцов на щенков морских котиков и сивучей.

Лишь отдельные особи песцов совершали нападения на детёнышей ластоногих, и у ещё меньшего числа эти нападения были успешными. Редкость этого поведения этого поведения позволяет предположить, что в его формировании важен индивидуальный опыт. До падения численности хищничество также было присуще отдельным песцам (Смирин и др., 1979), но случалось гораздо чаще - могли отмечать 3-4 успешных нападения каждое лето (Челноков, 1970; Смирин и др., 1979). В то же время за последние 20 лет было зарегистрировано всего одно успешное нападение. Разумеется, частота наблюдаемых случаев хищничества должна была упасть просто потому, что нынешняя численность медновской популяции заметно меньше прежней. Но если численность песка в районе лежбища упала в 15 раз, то частота успешных

нападений снизилась, по крайней мере, в 60 раз. Т.о., это ещё один аспект снижения интенсивности использования лежбищ медновским песцом после падения численности.

Необходимо отметить, что сивучи стали размножаться на Юго-Восточном лежбище только начиная с 1960-х гг. Сроки нападений, как наблюдаемые нами, так и описанные для о-ва Медного до падения численности (Челноков, 1970) и для о-ва Беринга (Михневич и др., 2011), говорят о том, что песцы совершают нападения только в периоды, когда на лежбище ощущается недостаток трупов и последов, а именно во время рождения первых щенков у морских котиков (конец июня – начало июля) или сивучей (конец мая). Поскольку сивучи заканчивают размножаться тогда, когда начинают морские котики, период между этими двумя богатыми пищей этапами жизни лежбища оказывается очень кратким. Следовательно, стремление совершать нападения на живых детёнышей котика у песцов ослабляется. В условиях избытка трупов и последов попытки нападений исчезают, поскольку добывание щенков котика является для песца чрезвычайно сложным (Челноков, 1970; Смирин и др., 1979; Михневич и др., 2011; Михневич и др., 2012).

4.5. Итоговое обсуждение.

В настоящее время для популяции песца острова Медного, прежде всего её репродуктивной части, при высокой потенциальной пластичности, характерна специализация в использовании кормовых ресурсов, выражающаяся в предпочтении трубконосых и слабом использовании не менее богатого источника ресурса – лежбища. Такая ситуация нехарактерна для других популяций песца, обитающих в схожих экологических условиях – на острове Беринга и на островах Прибылова (White, 1992; Загребельный, 2000; Володин и др., 2012).

Нынешнее положение вещей является, судя по всему, следствием падения численности, которое произошло в результате эпизоотии, поскольку до эпизоотии использование кормовых ресурсов медновским песцом было менее специализированным. Возможные сценарии усиления специализации:

1. До падения численности большинство особей были скорее генералистами. После падения численности большинство особей стали более специализированными. Неясен механизм подобного перехода, кроме того, другие черты поведения медновского песца, несмотря на потерю их адаптивного значения в условиях низкой численности, изменений не претерпели (Kruchenkova et al, 2009).

2. Большинство особей ещё до падения численности имели предпочтение в отношении трубконосых, но многие из них в силу высокой плотности населения и строгой территориальности не могли реализовать это предпочтение, т.к. не имели доступа к предпочитаемому ресурсу.

3. Изначально существовало несколько направлений специализации, или фуражировочных стратегий, в зависимости от доступных кормовых источников. В отсутствии дифференцированного подхода к изучению питания эту неоднородность в популяции нельзя было обнаружить. При падении численности медновского песца сохранилась только одна наиболее устойчивая (и распространённая) фуражировочная стратегия, прочие были утеряны. В настоящее время для очень многих видов-генералистов, в т.ч. млекопитающих, показано, что особи используют лишь часть ниши вида, т.е. специализируются, причём в разных направлениях (Bolnick et al, 2003; Araujo, Bolnick, 2011). Кроме того, показана зависимость степени выраженности подобной межиндивидуальной изменчивости от плотности популяции. Так, особи в

маленькой популяции каланов с низкой плотностью населения специализировались в одном направлении, в то время как в большой популяции с высокой численностью населения использование кормов на популяционном уровне не было специализированным. Однако отдельные особи в большой популяции были в среднем даже более специализированными, чем в маленькой, только специализировались не в одном направлении, а в нескольких (Tinker et al., 2008).

Медновский песец существовал очень длительное время в условиях стабильной социальной организации и предсказуемой кормовой базы. Для него характерны небольшие территории, строгая территориальность, филопатрия самок и, как следствие, преемственность участков по матрилиниям (Goltsman et al., 2005a). Поскольку ресурсы участка стабильны и неизменны в течение длительного времени, должна наблюдаться специализация семейных групп в отношении локального ресурса. У молодых животных могли формироваться предпочтения к пище, получаемой от родителей, что могло впоследствии стимулировать их выкармливать своё собственное потомство тем же видом пищи. Отсюда возникла преемственность фуражировочных стратегий. Такой сценарий подразумевает, что в популяции медновского песца до падения численности существовало не одно предпочтение, а несколько, которые возникли очень давно и с тех пор поддерживались. Этот сценарий лучше согласуется с наблюдаемым консерватизмом медновского песца. Специализация имеет преимущество над эврифагией в тех случаях, когда у особи существуют ограничения в способности эффективно освоить большое число стратегий кормодобывания – например, ограничения, накладываемые когнитивными способностями и продолжительностью жизни. Предпочтительнее осваивать один ресурс и добывать его эффективно, чем несколько ресурсов, но малоэффективно (Volnik et al., 2003). Это особенно важно для репродуктивной части популяции, поскольку необходимость снабжать растущее потомство кормом требует добывать пищу с максимальной эффективностью.

Если наш сценарий верен, то те же механизмы преемственности и консерватизм медновского песца будут препятствовать расширению спектра фуражировочных стратегий, пока численность популяции стабильно низкая. При нынешней численности предпочитаемый корм в избытке, и нет необходимости осваивать альтернативные кормовые источники.

Такая инертность делает медновского песца уязвимым к непредсказуемым изменениям среды, способным повлечь за собой резкое одномоментное снижение доступности предпочитаемого корма. С другой стороны, и в стабильных условиях консерватизм в использовании кормовых источников может быть инадаптивным. Так, содержание ртути в тканях глупыша довольно высоко, поэтому преимущественное поедание этого вида ведёт к накоплению в тканях песца повышенных концентраций ртути, что, в свою очередь, может приводить к угнетению состояния особей и популяции в целом (Vocharova et al., 2013).

ВЫВОДЫ

1. Песец острова Медного может использовать любые доступные источники пищи, его потенциальная пищевая пластичность высока.
2. Почти все репродуктивные группировки песца специализируются на трубконосых птицах (глупыш и два вида качурок).

3. Использование лежбищ ушастых тюленей как источника пищи факультативно, и заметно меньше, чем было до падения численности.
4. Характерен переход в течение лета с преимущественного использования качурок на преимущественное использование глупыша. Качурка в данном случае может выступать как временная замена глупышу.
5. Наблюдаемая специализация песца о-ва Медного проявилась после падения численности в 1970-х гг. В результате этого предположительно исчезли иные направления специализации, в т.ч. в использовании лежбища. Современное соотношение плотности этой популяции песца и обилия доступных источников корма может быть оптимальным для специализации популяции в одном направлении.
6. При сохранении нынешней низкой численности в медновской популяции ситуация нехватки или недоступности предпочитаемого корма наблюдается редко, следовательно нет предпосылок для расширения или изменения спектра предпочитаемых кормов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была выполнена в рамках многолетнего проекта по изучению популяции медновского песца. Выражаю сердечную признательность моему научному руководителю Е.П. Крученковой и руководителю проекта М.Е. Гольцману. За неоценимую помощь на подготовительном этапе экспедиционных работ благодарен дальневосточным коллегам: В.Н. Бурканову, А.М. Бурдину, В.В. Вертянкину; С.М. Сепику и всей команде судна «Тайфун» и судна «Георг Стеллер»; всем сотрудникам Государственного природного заповедника «Командорский», в особенности бывшему директору заповедника Н.Н. Павлову, а также бывшему директору А.Л. Стрельникову и нынешнему директору А.В. Кузнецовой, бывшему зам. по науке С.В. Загребельному, нынешнему зам. по науке Е.Г. Мамаеву, А.М. Мироновой, В.Г. Лозинскому, Э.И. Чекальскому. За важнейший вклад и неоценимую помощь в изучении питания медновского песца - С.В. Загребельному, С.Н. Сергееву, О.Г. Нановой. За помощь в экспедиционной работе и сборе данных на острове Медном хочу поблагодарить прежде всего Л.О. Доронину, а также Ж.А. Антипушину, Н.А. Бочарову, Е. Герке, М.В. Зимина, А.В. Клёнову, Ю.И. Михневич, А.Ю. Олейникова, А.И. Плошницу, Л.В. Покровскую, А.А. Распопову, С.Б. Розенфельд, О.А. Хорошутину, А.Н. Чижова, А.А. Шангараева. За предоставленные данные признателен прежде всего Е.Г. Мамаеву и И.А. Володину, а также С.М. Артемьевой, А.Ю. Баянову, М.В. Бородавкиной, Д.Н. Гаеву, Д.Н. Захаровой, Н.П. Зименко, Т.О. Козинцу, И. Крупину, Е.Г. Крупиной, Н.Б. Ласкиной, Н.А. Лихачёвой, М.А. Ватагиной, А.Д. Мухину, С.Д. Рязанову, О.В. Титовой, О.А. Белонович, С.В. Фомину, А.В. Четвергову, И.Н. Шевченко, Т.С. Шулежко., В.Н. Яковлеву. В камеральной обработке материала помогли Ю.И. Михневич, А.А. Чагаева, Н.С. Ковылов. Признателен В.М. Гаврилову за предоставление места на ЗБС на этапе подготовки текста. Благодарю своих родителей Н.Н. Шиенка и О.А. Шиенок за поддержку. Наконец, я благодарен всем коллегам, которые высказали ценные замечания при обсуждении этой работы, среди них П.П. Дмитриев, А.Ю. Родникова, Н.А. Формозов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

Гольцман, М.Е. Использование кормовых ресурсов репродуктивными семьями песцов (*Alopex lagopus semenovi*) на острове Медный (Командорские острова) / М.Е. Гольцман, С.Н. Сергеев, О.Г. Нанова, **А.Н. Шиенок** // Зоол. журнал. – 2010. - Т. 89. – Вып. 10. – С. 1246-1263.

Goltsman M.E. The food habits of arctic fox (*Alopex lagopus semenovi*) reproductive families on Mednyi island (Commander Islands) / M.E. Goltsman, O.G. Nanova, S.N. Sergeev, **A.N. Shienok** // Biology Bulletin. - 2011. - Vol. 38. - Ussue 7. - P. 709-725.

Материалы конференций:

Шиенок А.Н. Динамика использования песцами (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) Юго-восточного лежбища острова Медный / **А.Н. Шиенок** // Материалы докладов XIV Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2007», секция «Биология» — 2007.

Шиенок А.Н. Влияние Юго-восточного лежбища на репродуктивные группировки песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) острова Медный / **А.Н. Шиенок** // Материалы докладов XV Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2008» », секция «Биология». – 2008 – Стр. 119.

Шиенок А.Н. Комменсалы Юго-Восточного лежбища острова Медный: различные стратегии / **А.Н. Шиенок**, Е.П. Крученкова, М.Е. Гольцман // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам Пятой Международной конференции, Одесса, Украина. – 2008 – С. 486-491.

Шиенок А.Н. Новые данные о роли секачей северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) в охране потомства от хищников / **А.Н. Шиенок** // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам Пятой Международной конференции, Одесса, Украина. – 2008 – С. 491-492.

Shienok A.N. The use of a seal rookery by Mednyi Arctic fox (*Alopex lagopus semenovi*) / **A.N. Shienok**, E.P. Kruchenkova, M.E. Goltsman // International conference on arctic fox biology, Valadalen Mountain Station, Sweden. NINA Special Report – 2008 – P. 46.

Шиенок А.Н. Медновский песец: пищевое поведение и использование кормовых ресурсов / **А.Н. Шиенок** // Материалы научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих», Черноголовка, Россия. – 2009 – С. 115.

Михневич Ю.И. Реакции сивучей (*Eumetopias jubatus*) и северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) на песцов (*Alopex lagopus*) на Юго-Восточном лежбище о. Медный / Ю.И. Михневич, **А.Н. Шиенок**, Е.П. Крученкова // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам Шестой Международной конференции, Россия, Калининград. – 2009 – С. 403-406.

Михневич Ю.И. Поведение песцов (*Alopex lagopus beringensis*) на Северо-Западном лежбище о. Беринга / Ю.И. Михневич, **А.Н. Шиенок**, Е.П. Крученкова // Материалы съезда «Териофауна России и сопредельных территорий», Москва, Россия. – 2011 – С. 316.

Шиенок А.Н. Использование лежбищ ластоногих песцом на острове Медном / **А.Н. Шиенок**, Ю.И. Михневич, Е.П. Крученкова // Материалы съезда «Териофауна России и сопредельных территорий», Москва, Россия. – 2011 – С. 527.

Mikhnevich Y.I. Mutual reactions of polar foxes and northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on Commander Islands rookeries (North Pacific) / Y.I. Mikhnevich, **A.N. Shienok**, E.P. Kruchenkova // 8th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Germany, Berlin. Abstracts. – 2011 – P. 115.

Шиенок А.Н. Орнитологические находки на норах песцов на острове Медном (Командорские острова) / **А.Н. Шиенок** // Материалы XII международной научной конференции "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". – 2011 – С. 272-274.

Клёнова А.В. Встречи редких видов чистиковых птиц на о-ве Медном (Командорские острова) летом 2012 г / А.В. Клёнова, **А.Н. Шиенок** // Материалы XIII международной научной конференции «Сохранение разнообразия Камчатки и прилегающих морей». – 2012 – С. 238-242.

Михневич Ю.И. Охота песцов на детенышей северного морского котика на Командорских островах / Ю.И. Михневич, Е.П. Крученкова, **А.Н. Шиенок**, М.Е. Гольцман // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. – 2012 – С. 128.

Shienok A.N. Dietary specialization of Mednyi Island arctic fox (*Vulpes lagopus semenovi*) / **A.N. Shienok**, O.G. Nanova, S.N. Sergeev, M.E. Goltsman // 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Germany, Berlin. Abstracts. – 2013 – P. 179.

Shienok A.N. Dietary specialization of Mednyi Island arctic fox (*Vulpes lagopus semenovi*) / **A.N. Shienok** // International conference in arctic fox biology, Hotel Nupur, Westfjords, Iceland. Abstracts. – 2013 – P. 36.