

УДК 599.735.3

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ РЕПРОДУКТИВНЫМИ СЕМЬЯМИ ПЕСЦОВ (*ALOPEX LAGOPUS SEMENOV*) НА ОСТРОВЕ МЕДНЫЙ (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА)

© 2010 г. М. Е. Гольцман¹, О. Г. Нанова², С. Н. Сергеев¹, А. Н. Шиенок¹

¹Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119992, Россия
e-mail: migolts@gmail.com

²Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Москва 103009, Россия
e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 04.08.2009 г.
После исправления 20.02.2010 г.

Проведен анализ 1406 экскрементов от песцов из 19 семей и 1755 кормовых остатков, собранных возле нор 32 семей в период выкармливания детенышей. Впервые использование корма в популяции оценивается по осредненным данным большого числа семей. После прохождения популяции через бутылочное горлышко рацион песка существенно изменился. Основными источниками корма для большинства семей стали колонии трубконосых, глупыша (*Fulmarus glacialis rodgersii*) и сизой (*Oceanodroma furcata*) и северной (*O. leucorhoa*) качурок, при этом значительно снизилось использование альтернативных ресурсов — чистиковых, бакланов, морских беспозвоночных и продуктов лежбищ ушастых тюленей. Мы предполагаем, что фуражировочную специализацию песка, т.е. избирательность в добыче корма, определили несколько основных факторов: (1) прохождение популяции через “бутылочное горлышко”, (2) прекращение антропогенного воздействия благодаря ликвидации на острове людских поселений, (3) снижение численности птиц и обилия морских беспозвоночных (морских ежей и мидий), (4) стабильно низкая плотность современной популяции песка. Обсуждается предполагаемый сценарий формирования фуражировочной специализации в островной популяции.

Ключевые слова: песец, *Alopes lagopus*, фуражировочные стратегии, фуражировочная специализация, Командорские о-ва.

Традиционно считается, что фуражировочная стратегия песка оппортунистична, т.е. сводится к использованию любых наиболее доступных в данный момент кормовых источников. Его рацион, исследованный во многих работах, включает широкий спектр кормовых объектов (см. например, сводку Гептнер, Наумов, 1967). В различных частях циркумполярного ареала песец оказывается в различных экологических ситуациях, с разным пространственно-временным распределением кормовых ресурсов. В масштабе многолетней шкалы это распределение может быть флуктуирующим, например, зависящим от популяционных циклов грызунов, или стабильным, предсказуемым во времени и пространстве, как распределение колоний птиц. Первая ситуация обычна во внутренних районах материковой тундры, вторая на морских побережьях (Tannerfeldt, Angerbjorn, 1996, 1998; Goltsman et al., 2005a). Так как песец исключительно подвижен, то на большей части ареала, кроме нескольких тихоокеанских островов, нет изолированных популяций, и соответственно нельзя ожидать глубо-

кой специализации в использовании определенных кормовых источников.

Условия для формирования специализированных фуражировочных стратегий могут возникать на островах, где популяция изолирована, подвижность песцов ограничена, а распределение ресурсов стабильно и предсказуемо. С этой точки зрения интересно проанализировать фуражировочные стратегии песка на тихоокеанском о-ве Медном. Эта популяция изолирована на протяжении нескольких десятков тысяч лет (Джикия, 2008), а характер пространственно-временного распределения кормовых ресурсов не меняется, по крайней мере, на протяжении многих поколений песка (Goltsman et al., 2005a).

Экологические условия на о-ве Медном резко отличаются от условий обитания песцов на материке: (1) небольшое замкнутое доступное пространство ограничивает подвижность песка; (2) популяционная плотность, в десятки раз превышает плотность популяций на материке; (3) кормовые ресурсы стабильны, богаты и их распределение высоко предсказуемо в простран-

стве и времени. Поскольку на острове нет грызунов, источниками корма для песка служат выбросы океана (трупы морских животных), беспозвоночные приливо-отливной зоны, продукты лежбищ ушастых тюленей и колоний морских птиц. Эти особенности экологии резко изменили поведение и популяционную структуру островных песцов. Песцы на материке могут мигрировать на большие расстояния, и дистанции расселения и миграций сильно варьируют. В противоположность этому песцы на о-ве Медный очень консервативны, самки создают семьи на своих natalных участках, самцы расселяются в пределах нескольких километров. В период репродукции островные песцы используют одни те же норы и участки и, видимо, одни и те же кормовые источники. На материке семьи песцов в основном состоят из репродуктивных пар, использующих большие семейные участки и выкармливающих большие выводки (Гольцман и др., 2003; Goltsman et al., 2005, 2005a). Напротив, на острове, на маленьких участках, передающихся по материнской линии, формируются большие семьи, включающие несколько размножающихся взрослых и помощников, которые жестко охраняют территорию от чужаков и совместно ухаживают за небольшим выводком (Kruchenkova et al., 2009). Источники кормовых ресурсов распределены вдоль побережья пятнами. Высокая предсказуемость их пространственно-временного распределения в сочетании с консерватизмом популяционной структуры песцов возможно повышают вероятность появления специализации в фуражировочных стратегиях.

С другой стороны, у островного песка может поддерживаться и тенденция к всеядности и широкому использованию кормов. Песцы, сборщики морских выбросов, у которых наиболее используемая часть участка обитания — узкая приливо-отливная береговая полоса (“лайда”), видимо должны научиться использовать все выносимые океаном морепродукты. Кроме того, переходы на соседние участки в условиях, когда гетерогенные ресурсы распределены пятнами, могут существенно менять спектр доступных кормов и соответственно рацион песка.

Таким образом, фуражировочную стратегию островного песка потенциально могут определять две противоположные тенденции: (1) к фуражировочной специализации, как следствию пространственного консерватизма песка и высокой предсказуемости кластрированных источников корма; (2) к фуражировочному оппортунизму, как следствию зависимости от малопредсказуемых и разнообразных морских выбросов и различий в доступности корма на соседних участках.

Исследование фуражировочных стратегий песка о-ва Медный особенно интересно в связи с тем, что в истории этой популяции недавно произошел

редкий и драматический перелом. В 70–80-е гг. 20 в. внезапно распространившаяся среди щенков эпизоотия ушной чесотки привела к почти полному исчезновению песка (Goltsman et al., 1996). В островной популяции, до этого насчитывавшей 500–700 особей, а в некоторые годы до 1000 и более (Ильина, 1950), осталось всего несколько животных. Восстановление популяции началось в конце 80-х годов и с 1993 г. до настоящего времени поддерживается низкая, но стабильная численность 60–90 взрослых особей (Goltsman et al., 1996; Гольцман, Крученкова, 2001; Goltsman et al., 2005a). После прохождения через “бутылочное горлышко” популяция Медного сохранила специфику социальной организации, характерную для островов (Гольцман и др., 2003; Goltsman et al., 2005, 2005a; Kruchenkova et al., 2009), однако фуражировочная экология песка изменилась. Загребельный (2000), сравнив летний рацион медновского песка в период с 1990–1998 гг. и описанный в 50-е гг. заметил изменения в нескольких направлениях: увеличилась доля морских птиц, особенно глупыша (*Fulmarus glacialis rogersii* Cass.); снизилась доля беспозвоночных и морских млекопитающих. Этот вывод имеет большое значение, т.к. изменение рациона произошло после прохождения популяции песка через “бутылочное горлышко” и возникновения на острове фактически новой популяции. Однако количественно описать происшедшие изменения довольно трудно. Все авторы собирали материал для исследования ad libitum, не учитывая, собраны ли экскременты от одних и тех же животных и из одних и тех же или из разных мест. Если, например, значительная часть данных собрана около единственной норы возле нерестилища лососевых рыб, то это естественно не будет репрезентативно отражать рацион всей популяции. Учитывая, что объемы материала были очень небольшими, эта специфика методики не дает возможности адекватно количественно оценивать изменения рациона.

Чтобы создать более надежную основу для дальнейших исследований фуражировочной экологии песка о-ва Медный, в данной работе мы дифференцировано опишем летние рационы различных репродуктивных семей, оценим изменчивость рационов отдельных семей и их связь с распределением ресурса и, на основании этого, попробуем определить оппортунистичность выбора кормовых источников. Кроме того, сравним наши данные с данными исследователей, собиравших материалы по питанию песка на острове на протяжении 20 в., мы попытаемся проанализировать основные факторы, которые определили изменения, происшедшие в фуражировочной экологии песка.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на южной половине о-ва Медный (Командорские о-ва). Остров расположен в западной оконечности Алеутской островной дуги в незамерзающей части Северной Пацифики в 175 км от восточного побережья Камчатки. Площадь острова около 187 км², длина около 55 км, а ширина от 0.3 до 7.5 км.

Остров — вершина подводного хребта, поднимающаяся на 30–700 м над ур. м. окаймленная узкой береговой полосой (лайдой). Большую часть острова занимают тундры, а на склонах гор образуются прибрежные луга. Из наземных млекопитающих здесь обитает только голубой песец, но акватория славится большими скоплениями морских млекопитающих. В течение всего года здесь держатся антуры (*Phoca vitulina kurilensis*), каланы (*Enhydra lutris*), на побережье образуют лежбища сивучи (*Eumetopias jubatus*) и северные морские котика (*Callorhinus ursinus*).

Наиболее многочисленные виды птиц — морские колониальные, а самый многочисленный среди них — глупыш, протяженные поселения которого могут включать десятки тысяч птиц (Карташев, 1961; Артюхин, 1991). Первые глупыши прибывают в конце марта, и окончательное формирование колоний происходит в конце мая. Откладка яиц начинается с июня и происходит в течение всего июля, птенцы появляются в августе. Для гнездования глупыши выбирают обрывистые морские побережья. Основная масса птиц занимает задернованные участки в верхней части береговых обрывов, где устраивает гнезда среди кочек злаков. К концу октября глупыш покидает остров.

Колонии кайр (*Uria lomvia* и *U. aalge*), мовки (*Rissa tridactyla*) и красноногий говорушки (*R. brevirostris*) включают от нескольких десятков до нескольких тысяч особей (мыс Черный) (Артюхин, 1991), но их значительно меньше, чем колоний глупыша.

Колонии бакланов (*Phalacrocorax pelagicus* и *Ph. urile*), ипаток (*Fratercula corniculata*), топорков (*Lunda cirrhata*), тихоокеанского чистика (*Cepphus columba*) и малой конюги (*Aethia pygmaea*) значительно меньше по размерам и равномерно распределены по побережью (Сергеев, 1999¹).

Широко распространены по острову колонии сизой (*Oceanodroma furcata*) и северной (*O. leucorhoa*) качурки. Северная качурка встречается реже, чем сизая, которая многочисленна в местах гнездования глупыша и топорков (Карташев, 1961; Артюхин, 1991). Оба вида качурок гнездятся в норах, длиной от 0.5 до 1 м или в расщелинах скал

(Дементьев, Гладков, 1954) и образуют колонии с плотностью нор до 6 на 10 м². Появляются качурки на острове в середине апреля, отлет завершается в конце сентября (Артюхин, 1991).

Мы обследовали южную часть острова — от юго-восточной оконечности до мыса Водопадский по западному и мыса Корабельный по восточному берегу (рис. 1). Площадь обследованной территории около 26.2 км². На обследованной нами территории размещаются два крупных лежбища ушастых тюленей — “Юго-Восточное”, смешанное лежбище северного морского котика и сивуча, а также лежбище северного морского котика — “Урилье”. Вдоль береговой полосы расположены колонии морских птиц.

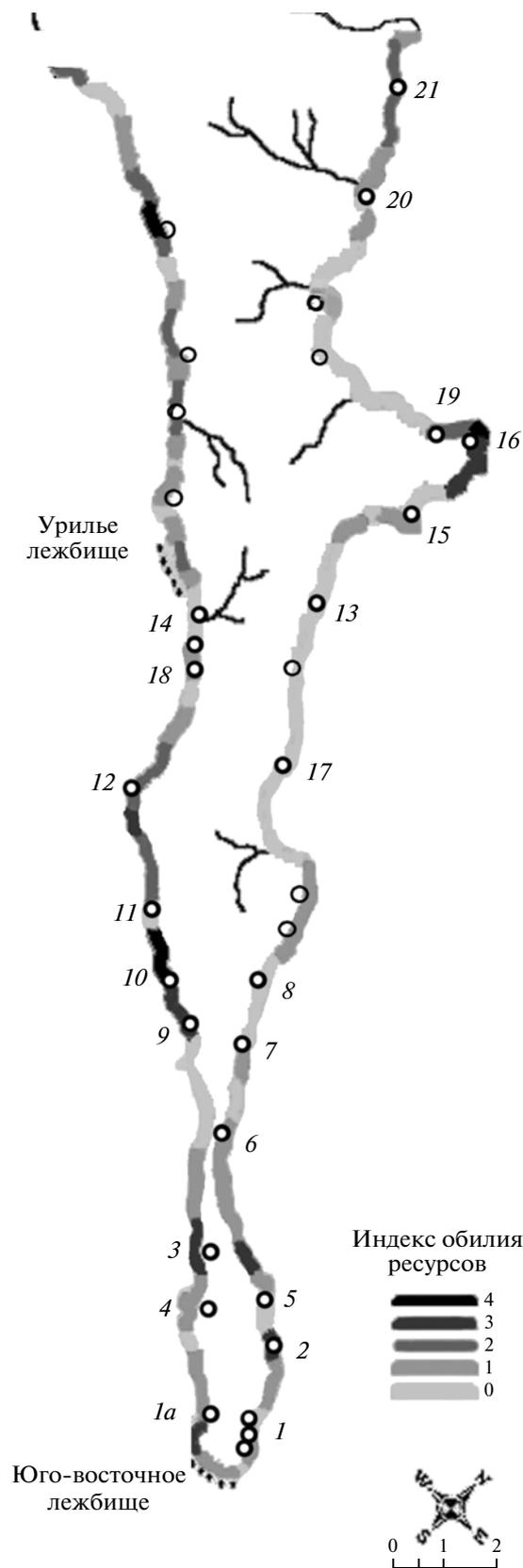
В часть ручьев в августе заходит горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*), основные ее нерестилища находятся в северной части (бухты Глинка, Старая Одиночка, Водопад, мыс Горелый и Урилье). В большинство из них (кроме бухты Водопад) горбуша заходит только в устье и не каждый год. Тем не менее рацион семей песцов, живущих около таких ручьев, в этот период может резко меняться, и песцы могут переходить на питание рыбой, иногда таская ее на расстояние километра и более.

Сбор материала

Сбор материала был организован так, чтобы дифференцировано оценить летние рационы отдельных семей. Были проведены анализ экскрементов, собранных в 1997, 2002, 2003 и 2005 гг. от животных из 19 семей, и описания кормовых остатков 32 семей с выводками в южной части острова в 1997, 2002, 2003, 2005, 2006 и 2008 гг. Сбор экскрементов и кормовых остатков производили с конца мая (или в некоторые годы с конца июня) до конца августа (табл. 1).

Экскременты собирали около нор с выводками песка (выводковых нор). Координаты мест сбора и расстояние от места сбора до ближайшей норы с выводком определяли по GPS (eTrex Garmin), с точностью до 5 м. Экскременты, собранные в радиусе 200 м от норы с выводком, мы считали принадлежащими животным данной семьи, так как в репродуктивный сезон песцы на Медном жестко территориальны, пространство около норы с выводком непрерывно охраняется, и чужие песцы сразу же изгоняются хозяевами территории (Наумов и др., 1981; Крученкова, Гольцман, 1994; Гольцман и др., 2003; Goltzman et al., 2005a; Kruchenkova et al., 2009). При сборе экскременты делили на летние и зимние, на принадлежащие взрослым животным или щенкам. Разделение экскрементов на летние и зимние проводили по их цвету, степени высушенности, консистенции и запаху. Оставленные в зимний период экскременты беловатого цвета, ломкие,

¹ Сергеев С.Н., 1999. Питание и пространственная структура популяции медновского песца (*Alopex lagopus semenovi*). Дипломная работа. М.: МГУ. С. 58.



не имеют запаха даже на разломе. В данный анализ были включены только летние экскременты. Для большинства семей сбор проводился на протяжении всего лета с интервалом от нескольких дней до 2–3 недель. В остальных случаях экскременты были собраны в течение нескольких дней с конца июля по середину августа.

Поскольку на протяжении лета песцы не обменивались норами и в каждой данной норе в один сезон обитала одна и та же семья, мы при анализе объединяли все собранные у данной норы экскременты в единую выборку, и считали, что эта выборка характеризует питание семьи, которая использовала эту нору, в данный сезон. Описание общего для всей семьи рациона оправдано тем, что члены семьи используют ресурсы одного и того же участка обитания, и хотя видимо редко непосредственно взаимодействуют при охоте, но делятся добычей друг с другом. На протяжении всего летнего периода взрослые песцы приносят к норе пищу, кормя лактирующих самок и щенков. Хотя индивидуальные рационы членов семьи могут различаться (наши неопубликованные данные), но они несомненно взаимозависимы и находятся под контролем одних и тех же внешних факторов.

В радиусе 10–20 м от выводковых нор остаются несъеденные остатки, иногда образуя большие скопления. При разборе кормовых остатков для оценки количества добытых птиц мы подсчитывали число правых и левых крыльев каждого вида птиц. Затем определяли минимально возможное количество добытых птиц (например, при нахождении 4 левых крыльев и 5 правых считалось, что к убежищу было принесено 5 птиц).

Летних экскрементов, собранных в 200-метровой зоне вокруг нор с выводками, было проанализировано 1406 от 19 семей, кормовых остатков 1755 от 32 семей. Таким образом, выводы о летнем

Рис. 1. Распределение вдоль берегов Юго-Восточной части о-ва Медный 500-метровых участков с разными индексами обилия глупыша: 0 – нет колоний; 1–4 – колонии глупыша (1 – небольшие колонии, менее 100 гнезд, 2 – 100–400 гнезд, 3 – колонии 400–1000 гнезд, 4 – >1000 гнезд). Цепочкой точек обозначено расположение лежбищ морских млекопитающих. Отмечены ручьи, в устья которых заходит на нерест горбуша. Кружками обозначены места выводковых нор песца: 1 – Юго-Восточные норы, 2 – нора на Дровяных столбах, 3 – Третья нора, 4 – Четвертая нора, 5 – нора на мысе Ивановский, 6 – нора на Перешейке, 7 – нора у Алеутской ловушки, 8 – нора перед мысом Пестрякова, 9 – нора перед мысом Длинный, 10 – нора у мыса Длинный, 11 – нора на мысе Каламак, 12 – нора на мысе Палата, 13 – нора у мыса Венедикт упал, 14 – норы на Урилье, 15 – нора в бухте Кухнинская, 16 – нора на мысе Черный, 17 – нора в бухте Глинка, 18 – нора в бухте Собачья Дыра, 19 – нора в бухте Хлебная, 20 – нора в бухте Водопад, 21 – нора в бухте Орловая.

Таблица 1. Время, объем и характер материала, собранного около нор песцов

№ на рис. 1	Название норы	Год	Даты сбора (число, число.месяц)	Число экскрементов	Число кормовых остатков
1	Мыс Юго-Восточный	1997	29.06; 2–27.07; 2–4, 8, 20–21.08	58	12
		1997	22.08		71
		2003	27–30.06; 1–15.07; 2–17.08	89	
		2005	25–28.05; 1–17, 20–28.06; 8–16, 26.07; 2–19.08	105	45
		2006	7.06–1.08		82
2	Мыс Дровяные столбы	1997	19.08	156	27
		2005	29.05–17.06		108
			18.06–14.07		45
			5–19.08	79	
		2006	16.06	80	
			22.07	51	
			2008	10.07	86
15.08	103				
3	3-я нора	2002	3–4.07; 5–8.08	60	
		2003	8–14, 28.07	141	72
		2008	7, 12, 18, 19.07; 14.08		51
4	4-я нора	2002	4.07	28	
5	Мыс Ивановский	2003	4–9, 21.07; 5.08	84	29
		2005	7–30.06; 5–16.07; 10–18.08	174	91
6	Перешеек	2003	5–8, 24–30.07; 4–6.08	53	23
		2005	27.07		8
7	Алеутская ловушка	2003	14.07; 5, 6, 12.08	62	
8	Мыс Пестряков	1997	20–29.07	28	9
		2003	14.07; 5, 6, 12.08	32	
		2005	27.07	47	97
9	Нора Перед мысом Длинным	1997	29.07		11
		2005	30.07		65
10	Мыс Длинный	1997	29.07		45
11	Мыс Каламак	1997	14.08		6
12	Мыс Палата	2005	6.07		17
13	Мыс Венедикт Упал	2003	11–16.06; 11.07	127	26
		2005	27–29.07	44	
		2008	21, 27.06		26
14	Урилье	1997	9, 17.07; 10, 11, 18.08	42	17
		2006	24.07; 5.08		18
15	Бухта Кухнинская	2003	17–23.07	20	40
16	Мыс Черный	2003	17.23.07	56	64
17	Бухта Глинка	2008	23.07–6.08		39
			11.08		38
18	Бухта Собачья дыра	2008	20, 25.07; 1, 2.08		69
19	Бухта Хлебная	2008	12.08		33
20	Бухта Водопад	2008	7, 8.08		41
21	Бухта Орловая	2008	10.08		29

рационе семьи были основаны на анализе в среднем 74 экскрементов ($N = 19$) и 55 кормовых остатков ($N = 32$).

Анализ экскрементов

Каждый образец высушивали, взвешивали, промывали на мелком сите, снова высушивали и разбирали на фракции по видовому составу. Каждую фракцию взвешивали, глазомерно определяли объем каждой фракции в процентах относительно объема всего экскремента (Соколов, 1949; Загребельный, 2000а).

Птиц определяли до вида по окраске и макроструктуре пера, сравнивая их с образцами из собственной коллекции (С.Н. Сергеев и О.Г. Нанова), а также пользуясь коллекцией тушек птиц на кафедре зоологии позвоночных МГУ. Бакланов, моевок и кайр определяли до рода. В случаях, когда в экскрементах были только птичьи кости или перья были сильно повреждены, остатки рассматривали как неопределенные.

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. Видовую принадлежность фрагментов скорлупы и пленок яиц точно определить мы не могли, но предполагаем, что в большинстве случаев они принадлежали глупышам. Основанием для этого служит то, что (1) цвет и внешние признаки фрагментов скорлупы были сходны со скорлупой яиц глупыша; (2) у нор мы часто находили разбитые яйца глупышей; (3) мы часто встречали песцов, несущих в зобах яйца глупышей.

Млекопитающих определяли по шерсти, сравнивая ее с образцами из собранной нами (С.Н. Сергеевым и О.Г. Нановой) коллекции.

Экскременты, не содержавшие определенных остатков, считали следствием питания мясом. Такие экскременты, найденные около нор в окрестностях лежбищ котика, рассматривали как содержащие мясо котика. В экскрементах встречались позвонки рыб. Остатки рыбы, обнаруженные в экскрементах рядом с лежищем, наиболее вероятно относятся к отрыжке котика, хотя песцы находят рыбу и в морских выбросах. Отрыжка котика состоит из рыбы, и мы неоднократно видели (наблюдения С.Н. Сергеева), что взрослые песцы и щенки поедают ее.

В экскрементах сохраняются панцири бокоплавов (Amphipoda), жуки (Carabidae, Coleoptera), мухи (Muscomorpha, Diptera) и их куколки (пупарии), туники асцидий (Ascidiae), клювы кальмара. Кальмар — основной кормовой объект глупыша (Деметьев, Гладков, 1954) попадает в пищеварительный тракт песка в основном видимо из желудков глупыша. В экскрементах песцов мы неоднократно находили желудки глупышей, которые прохо-

дят через желудочно-кишечный тракт песка целиком, набитые клювами кальмаров. Из восьми желудков глупышей, найденных около нор, все содержали клювы кальмара (2–5 штук). Иногда бывают также массовые выбросы кальмаров на лайду, и песок, предположительно, может собирать их. Кальмары, выброшенные на лайду, были определены (О.Г. Нановой, на базе кафедры зоологии беспозвоночных МГУ) как *Gonatopsis octopedatus* Sasaki 1920.

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 $F(\%)$:

$$F = (n/N) \times 100\%,$$

где n — число встреч данной фракции; N — общее число экскрементов.

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

При расчете относительной встречаемости мы делим число встреч данной фракции на сумму встреч всех фракций.

$$F_{\text{отн}} = (n/M) \times 100\%,$$

где n — число встреч данной фракции; M — общее число встреч всех фракций.

Таким образом, сумма относительных частот встреч всех фракций равна 100%.

3. Относительный объем данного компонента $V_{\text{отн}}$ (%) рассчитывается подобно расчету относительной встречаемости.

$$V_{\text{отн}} = \frac{\sum V_{\text{данного компонента}}}{\sum V_{\text{всех компонентов}}} \times 100\%$$

Сумма относительных объемов всех фракций равна 100%.

Сбор данных по распределению нор с выводками песка и колоний глупыша

Все норы, в которых в период исследования появлялись выводки, мы регистрировали, определяли их координаты и наносили на карту. Большинство нор и убежищ в камнях, в которых появлялись выводки, использовались многократно, хотя и не каждый год. Участки обитания песка на острове тянутся вдоль береговой полосы, где концентрируются кормовые ресурсы. Это дает возможность оценивать кормность участка обитания по источникам ресурса, вытянутым вдоль линии берега. Все побережье исследуемой части острова было условно разбито, с помощью GPS и реперов, поставленных через каждый километр береговой линии, на 500-метровые участки (С.Н. Сергеев). Выводковые норы, т.е. убежища, где хотя бы в один летний сезон за все годы исследования оби-

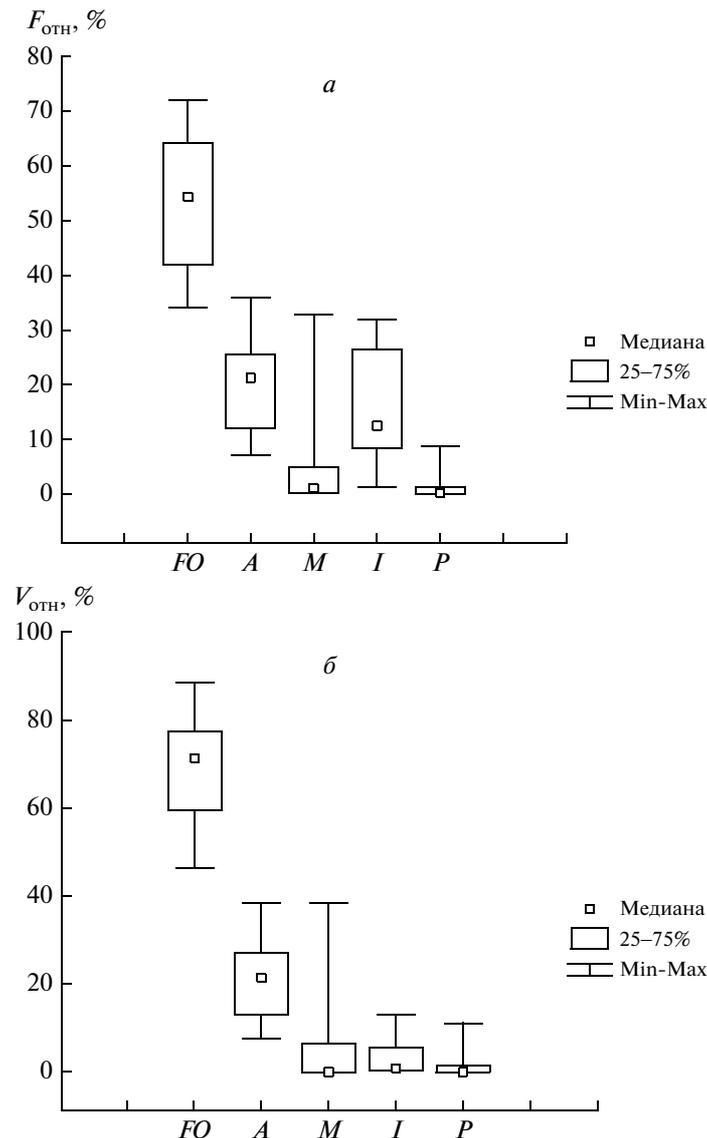


Рис. 2. Соотношение кормовых объектов в рационах семей песца, использовавших разные участки обитания: *а* – относительная встречаемость компонентов ($F_{\text{отн}}$); *б* – относительный объем компонентов ($V_{\text{отн}}$) (всего 1027 экскрементов от 12 семей); *FO* – трубконосые (глухыш, северная и сизая качурка); *A* – остальные птицы, кроме трубконосых; *M* – млекопитающие (северный морской котик, калан); *I* – беспозвоночные; *P* – рыба.

тал выводок песца, были нанесены на карту и привязаны к 500-метровым участкам (рис. 1).

Оценку плотности гнездования глухышей провели в 1997–1998 годах. Подсчет гнезд велся на всех 500-метровых участках береговой полосы общей протяженностью 70.5 км. Оценка давалась в баллах (0 – нет колоний, 1 – менее 50 гнезд, 2 – колонии из 100–400 гнезд, 3 – колонии из 400–1000 гнезд; 4 – >1000 гнезд) для каждого участка (Goltsman et al., 2005). Мы исходим из допущения, что если абсолютная численность колоний птиц менялась на протяжении периода нашего исследования, то относительные размеры при-

мерно сохранялись и происходящие изменения не внесли существенной ошибки в наши расчеты.

Данные по индексу обилия ресурсов представлены на рис. 1.

Статистическая обработка данных

Информацию о расположении найденных нами экскрементов относительно нор обрабатывали с помощью компьютерной программы OziExplorer v. 3.90.3a. Для статистических расчетов использовали пакет программ Statistica 6.0 (StatSoft Inc.).

По анализу экскрементов мы описали рационы 19 семей песца (табл. 2, 3 и 4). Семьи, обитав-

Таблица 2. Рационы 19 семей, оцененные по встречаемости F , %

Объекты питания	Номер норы																M	SD		
	1a	1	2	3	4	5	6	7	8	13	14	15	16							
	Год сбора данных, в скобках N																			
Птицы	1997 (58)	2003 (89)	2005 (105)	2002 (60)	2003 (141)	2002 (28)	2003 (84)	2005 (174)	2003 (53)	2003 (62)	1997 (28)	2003 (32)	2005 (47)	2003 (127)	2005 (44)	1997 (42)	2003 (20)	2003 (56)	93.1	9.2
<i>Fulmarus glacialis</i>	44.8	33.7	8.9	38.8	85.5	60.7	48.9	69.3	83.0	46.8	60.7	93.8	68.1	33.9	43.2	28.6	15.0	10.7	48.9	24.6
<i>Oceanodroma</i> sp.	8.6	18.0	38.4	35.1	12.7	32.1	10.2	13.1	5.7	14.5	3.6	0.0	27.7	36.2	50.0	9.5	65.0	57.1	23.7	19.0
Alcidae, Phalacrocoracidae	15.5	1.1	12.5	7.7	5.5	3.6	10.2	6.3	0.0	0.0	7.1	6.3	4.3	1.6	0.0	4.8	0.0	19.6	5.6	5.6
<i>Rissa</i> sp.	1.7	3.4	0.0	0.1	0.0	0.0	10.2	0.0	0.0	6.5	7.1	3.1	0.0	0.8	0.0	9.5	5.0	1.8	2.7	3.4
Неопределенные виды	13.8	28.1	32.1	22.7	5.5	28.4	7.1	10.2	9.4	27.4	14.3	3.1	23.4	27.6	6.8	11.9	30.0	14.3	18.0	9.7
Яйца птиц	6.9	9.0	1.8	3.9	10.9	10.7	14.8	9.1	7.5	8.0	0.0	6.3	21.3	7.9	0.0	0.0	5.0	5.4	7.4	5.4
Млекопитающие	44.8	24.7	3.6	1.2	0.0	3.6	1.1	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	28.6	0.0	3.6	6.1	12.4
<i>Callorhinus ursinus</i>	44.8	24.7	3.6	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	28.6	0.0	0.0	5.5	12.6
<i>Ethydra lutris</i>	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	3.6	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	0.0	0.0	1.8	0.5	1.0
Беспозвоночные	1.7	20.2	2.7	19.3	7.3	12.8	10.7	27.8	34.0	40.3	46.4	34.4	53.2	52.0	59.1	31.0	15.0	5.4	25.5	18.3
Amphipoda	1.7	4.5	0.0	8.3	3.6	0.0	0.0	21.6	9.4	20.2	35.7	21.9	31.9	38.6	56.8	23.8	5.0	3.6	15.1	16.4
Insecta	0.0	1.1	1.8	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	11.3	8.1	25.0	0.0	29.8	11.8	0.0	4.8	5.0	0.0	5.4	8.7
Teuthida	0.0	1.1	0.9	9.9	3.6	10.7	10.2	5.7	15.1	8.1	3.6	15.6	8.5	0.0	2.3	0.0	0.0	1.0	5.1	5.3
Рыбы	0.0	3.3	0.0	1.1	0.0	0.0	2.3	0.0	1.9	0.0	7.1	0.0	2.1	0.8	0.0	42.9	0.0	0.0	3.2	9.8

Примечание. $F = (n/N) \times 100\%$, где n — число встреч данной фракции, N — общее число экскрементов. Расположение нор см. на рис. 1. M — среднее значение, SD — стандартное отклонение.

Таблица 3. Рационы 19 семей, оцененные по $F_{\text{отн}}$, %

Объекты питания	Номер норы																		
	1a	1	2	3	4	5	6	7	8	13	14	15	16						
	Год сбора данных, в скобках N																		
Птицы	1997 (58)	2003 (89)	2005 (105)	2005 (156)	2002 (60)	2003 (141)	2002 (28)	2003 (84)	2005 (174)	2003 (53)	2003 (62)	1997 (28)	2003 (32)	2005 (47)	2003 (127)	2005 (44)	1997 (42)	2003 (20)	2003 (56)
<i>Fulmarus glacialis</i>	60.8	57.7	92.2	77.5	83.3	78.6	80.0	78.3	75.0	69.3	55.7	63.4	71.1	55.6	61.9	59.4	38.6	83.3	87.3
<i>Oceanodroma</i> sp.	32.5	25.9	9.9	31.7	66.2	47.9	47.2	39.5	52.8	62.8	26.1	37.0	69.7	31.1	21.3	26.4	17.1	11.5	9.0
Alcidae, Phalacrocoracidae	6.3	13.8	36.0	21.1	9.1	10.4	25.0	8.6	11.6	4.3	8.1	2.2	0.0	12.6	22.8	30.6	5.7	50.0	47.8
<i>Rissa</i> sp.	11.4	0.9	13.5	1.2	3.9	0.6	2.8	8.6	4.3	0.0	0.0	4.3	4.7	1.9	1.0	0.0	2.8	0.0	16.5
Неопределенные виды	1.3	2.6	0.0	0.4	0.0	1.2	0.0	8.7	0.0	0.0	3.6	4.3	2.3	0.0	0.5	0.0	5.7	3.8	1.5
Яйца птиц	10.0	21.6	33.3	24.3	5.2	24.5	5.6	22.2	6.9	7.1	16.2	8.7	2.3	5.8	16.3	4.2	7.1	19.2	12.0
Млекопитающие	5.0	6.9	0.9	2.6	7.8	11.0	8.3	11.5	7.7	5.7	9.9	0.0	4.7	9.7	5.0	0.0	0.0	3.8	4.5
<i>Callorhinus ursinus</i>	32.9	17.9	3.9	1.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	2.9	17.1	0.0	3.2
<i>Enhydra lutris</i>	32.5	17.9	3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4	17.1	0.0	0.0
Беспозвоночные	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.8	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.4	0.0	0.0	1.5
Amphipoda	1.3	14.6	2.0	17.0	8.3	10.4	8.6	9.4	15.5	24.0	32.1	31.7	24.4	30.9	32.7	37.7	18.6	12.5	4.8
Insecta	1.3	3.4	0.0	6.2	3.9	0.6	0.0	0.0	9.9	7.1	24.3	22.5	16.3	14.6	24.3	34.7	14.3	3.8	3.0
Tenuthida	0.0	0.9	0.9	1.8	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0	8.6	2.7	15.2	0.0	13.6	7.4	0.0	2.8	3.8	0.0
Рыбы	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.4	0.0	4.3	0.0	1.0	0.5	0.0	25.7	0.0	0.0

Примечание. Обозначения как в табл. 2.

Таблица 4. Рационы 19 семей, $V_{отн}$, %

Объекты питания	Номер норы																									
	1a		1		2		3		4		5		6		7		8		13		14		15		16	
	1997 (58)	2003 (89)	2005 (105)	2005 (156)	2002 (60)	2003 (141)	2002 (28)	2003 (84)	2005 (174)	2003 (53)	2003 (62)	1997 (28)	2003 (32)	2005 (47)	2003 (27)	2005 (44)	1997 (42)	2003 (20)	2003 (56)							
Птицы	61.6	74.0	95.4	98.9	98.4	99.1	99.4	99.7	97.0	94.4	85.0	74.5	99.2	96.9	91.5	91.7	33.0	99.6	94.7							
<i>Fulmarus glacialis</i>	40.8	31.3	9.1	45.0	79.7	56.5	60.0	47.5	69.7	81.4	45.9	51.3	92.8	63.4	33.4	38.9	19.3	13.9	9.2							
<i>Oceanodroma</i> sp.	7.4	13.8	38.2	30.3	9.7	12.4	28.7	9.1	12.8	5.4	13.7	3.8	0.0	17.3	34.7	46.1	5.2	59.7	55							
Alcidae, Phalacrocoracidae	5.7	1.1	12.6	2.1	2.3	0.7	3.6	6.4	5.3	0.0	0.0	6.8	0.3	2.4	1.6	0.0	5.0	0.0	17.8							
<i>Rissa</i> sp.	0.0	3.3	0.0	0.9	0.0	0.8	0.0	10.2	0.0	0.0	5.3	0.0	3.1	0.0	0.8	0.0	0.0	1.0	1.8							
Неопределенные виды	7.7	24.5	35.5	20.6	6.7	28.7	7.1	26.5	9.2	7.6	20.1	12.5	3.0	12.8	20.9	6.7	3.5	24.8	10.9							
Яйца птиц	0.0	0.1	0.0	0.1	0.3	0.2	0.3	0.2	0.8	0.1	0.3	0.0	0.2	0.8	0.2	0.0	0.0	0.1	1.8							
Млекопитающие	38.2	23.7	3.6	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	26.7	0.0	2.6							
<i>Callorhinus ursinus</i>	38.2	23.7	3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	26.7	0.0	0.0							
<i>Enhydra lutris</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.2	0.2	0.0	0.0	1.8							
Беспозвоночные	0.2	0.4	0.0	0.8	1.2	0.6	0.3	0.2	2.1	3.8	13.1	21.3	0.6	2.3	8.2	5.8	7.0	0.4	0.8							
Amphipoda	0.0	0.1	0.0	0.1	1.0	0.0	0.0	0.0	1.7	1.1	11.7	12.0	0.3	0.9	6.7	5.8	4.4	0.3	0.8							
Insecta	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2	1.1	8.2	0.0	1.0	1.3	0.0	2.5	0.1	0.0							
Teuthida	0.0	0.1	0.0	0.7	0.2	0.5	0.3	0.2	0.3	0.4	0.1	1.1	0.2	0.4	0.2	0.0	0.0	0.1	0.0							
Рыбы	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0	4.2	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	0.0							

Примечание. Обозначения как в табл. 2.

шие в одном и том же месте в разные годы, рассматривались как отдельные, т.е. описание рациона семьи (точнее семьи/год) представляет осредненные данные по питанию одной семьи в один летний сезон. При сравнении степени использования песцами пищевых объектов разных видов (например, птиц, млекопитающих и беспозвоночных, рис. 2) выборка семей для анализа была уменьшена. Чтобы избежать влияния “пространственной” псевдорепликации (см. например, Hulbert, 1984), мы формировали выборку так, чтобы каждый пространственный участок был представлен в ней только один раз. Если на определенном участке за период исследования экскременты собирали, например, три года, т.е. от трех семей, то в анализе данные от этих трех семей были осреднены. В результате число семей/лет, использованных для этого анализа, сократилось от 19 до 12. Следует отметить, что эта поправка практически на результатах не отразилась.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основная стратегия использования кормовых ресурсов

Главным кормовым ресурсом для всех исследованных семей песца служили морские птицы (рис. 2а и 2б).

Доли млекопитающих, беспозвоночных и рыбы в питании были существенно меньше.

Ластоногих систематически использовали только те семьи песцов, норы которых были в радиусе 1 км от лежбища². Это относительно небольшая часть репродуктивных семей. Если в летние сезоны с 1994 по 2005 гг. на исследуемой территории острова было зарегистрировано 150 семей песца с выводками, то в пределах километра от лежбища обитали только 18. Участки обитания остальных 88% семей находились на значительном расстоянии от лежбища, и члены этих семей, если даже временно посещали лежбище³, не могли использовать его как регулярный кормовой источник.

Исследование рационов 4 семей, обитавших в районе лежбища, показало, что они использовали его кормовой ресурс значительно менее интенсивно, чем колонии птиц ($F_{\text{отн млекопитающих}} = 17.9 \pm 11.8\%$; $F_{\text{отн птиц}} = 62.3 \pm 22.2\%$, $n = 4$).

С другой стороны, выброшенные на семейном участке трупы морских млекопитающих (обычно

северных морских котиков, сивучей, антуров, каланов, и иногда китов) не только привлекали песцов, но и заставляли переводить выводок щенков в укрытия, ближайшие к трупам. Мы многократно отмечали в разные годы и на разных участках, что появление такого выброса резко меняло активность всей семьи, и труп использовался в течение длительного периода времени. Однако на количественных оценках рационов семей, исследуемых в данной работе, такие выбросы почти не отразились.

Беспозвоночные, которых песцы собирали на приливно-отливной полосе, дополняли рационы всех семей, хотя и в разной степени (табл. 2, 3). Чаще всего в фекалиях встречались амфиподы. Однако общая доля беспозвоночных в питании была намного меньше, чем птиц (рис. 2), причем если по относительной частоте встреч она была $15.8 \pm 10.5\%$ ($M \pm SD$, с медианой 12.5), то по объему съеденного она была всего лишь $3.1 \pm 4.2\%$ (медиана 0.9).

Во второй половине августа на участках с ручьями, в которые заходит на нерест горбуша, семьи песца могут полностью или частично переключаться на добычу рыбы. Среди исследованных в данной работе семей это отразилось на рационе только трех, так как на участках остальных таких ручьев не было или в годы исследования горбуша не шла в них на нерест.

Птицы как кормовой ресурс песца

Охотясь на береговых обрывах, песцы ловят открыто гнездящихся птиц на скалах, стаскивают еще бьющуюся птицу вниз и уже внизу разделяют. Песец либо поедает добычу сразу под скалой, либо относит к норе, иногда предварительно удалив ей голову. На дальнюю транспортировку крупных птиц, таких как глупыш, масса которого около 900 г, песец затрачивает много энергии — в случаях, когда нам удавалось непосредственно наблюдать такую транспортировку, песец несколько раз останавливался для отдыха, садился и клал рядом добычу.

Как происходит добыча качурок — раскапывают ли песцы их норы или ловят на вылете — неизвестно. Нам не удалось наблюдать это самим, и мы не нашли описаний в литературе. Мы не раз наблюдали, как песец приносил к норе по две качурки сразу. Птенцов пуночек (*Plectrophenax nivalis*) и американских вьюрков (*Leucosticte tephrocotis maxima*) песец иногда приносит к норе целым выводком (наблюдения О.Г. Нановой).

Всего при анализе экскрементов песца мы обнаружили остатки не менее 15 видов птиц. Однако главными кормовыми объектами были трубконосые (глупыш, сизая и северная качурки, рис. 2), при этом глупыш был основным (рис. 3). Некоторые семьи часто добывали и крупных чистиковых

² Это расстояние примерно соответствует размерам участков песцов на Медном: участки вытянуты вдоль береговой полосы, и средняя протяженность участка вдоль береговой полосы в 1994–1999 гг. была 2 км (от 1.0 до 5.0 км, $SD = 1.1$, Goltsman et al., 2005a).

³ Иногда неразмножающиеся члены семьи временно, обычно на один или несколько дней, покидали семейный участок. В эти периоды некоторых из них регистрировали на лежбище.



Рис. 3. Доля трубконосых среди остатков птиц ($N = 1675$) у нор песка (по анализу 1755 кормовых остатков 32 семей). *Fg* – глупыш, *Of* – сизая качурка, *Ol* – северная качурка.

птиц (кайр, ипаток, топорков и тихоокеанского чистика; табл. 2, 3 и 4, например, семьи 1 и 1а). Бакланы, чайки, конюги, мелкие воробьиные птицы и тундряные куропатки (*Lagopus mutus*) использовались песцом как второстепенный или случайный корм. Их доля в питании семей никогда не превышала 5%, а обычно была менее 0.2%.

Связь пространственного распределения семей песка с распределением колоний глупыша

Колонии глупыша расположены вдоль побережья пятнами и неравномерно (рис. 1). Только на 11% побережья есть крупные стабильные источники корма (индекс обилия колоний – 3 и 4). На 64.5% побережья большие колонии отсутствуют (индекс обилия – 0 или 1).

Около 30% участков используемых семьями песцов с выводками ($N = 37$), были расположены вблизи крупных колоний птиц (индексы 3 и 4), а около 43% – на значительном удалении от них, на местах, где гнезд глупыша не было или было мало.

На участках побережья, где хотя бы в один сезон за период исследования обитала семья песка с выводком (репродуктивные участки), гнезд было достоверно больше, чем на участках, где выводков не было (рис. 4).

На репродуктивных участках частота появления выводков была положительно связана с индексом обилия птиц (Spearman $R = 0.55$, $t(N-2) = 3.594$, $p = 0.001$; рис. 5).

Морские птицы составляют основную часть рациона даже тех семей, на участках которых нет или мало птичьих колоний, т.е. участков с индексами обилия птиц 0 или 1, хотя доля птиц в раци-

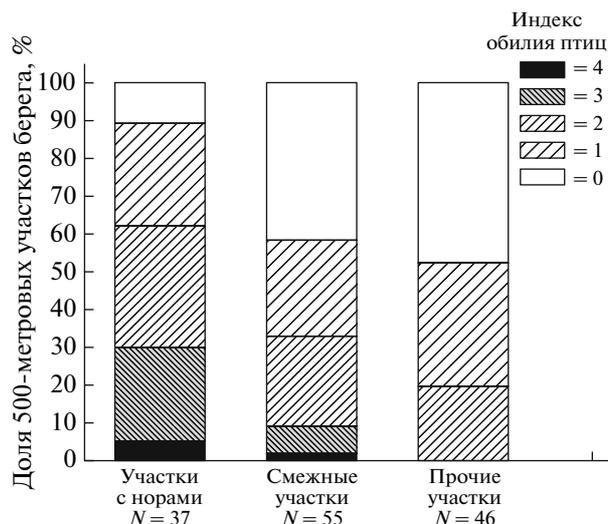


Рис. 4. Соотношение 500-метровых участков берега с разными индексами обилия гнезд глупыша среди тех, на которых хотя бы один раз за период исследования были найдены выводки песка.

оне на таких участках достоверно ниже (Mann-Whitney U Test, $U = 9$, $Z = 2.89$, $N_1 = 8$, $N_2 = 11$, $p = 0.0038$), чем на участках с колониями (индексы 2–4) (рис. 6). В то же время использование беспозвоночных достоверно (Mann-Whitney U Test $U = 0$, $Z = 3.63$, $N_1 = 8$, $N_2 = 11$, $p = 0.0003$) выше на участках бедных морскими птицами (рис. 7). Видимо, именно нехватка птиц приводит к увеличенному использованию беспозвоночных.

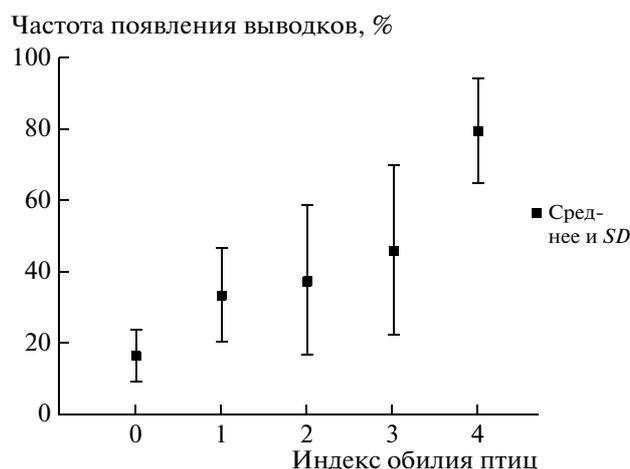


Рис. 5. Относительная частота появления выводков песка на участках с разными индексами обилия глупыша. Рассмотрены только репродуктивные участки, т.е. те, на которых за период исследования хотя бы один раз была семья с выводком. Для каждого участка вычисляли процентное отношение суммарного числа выводков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

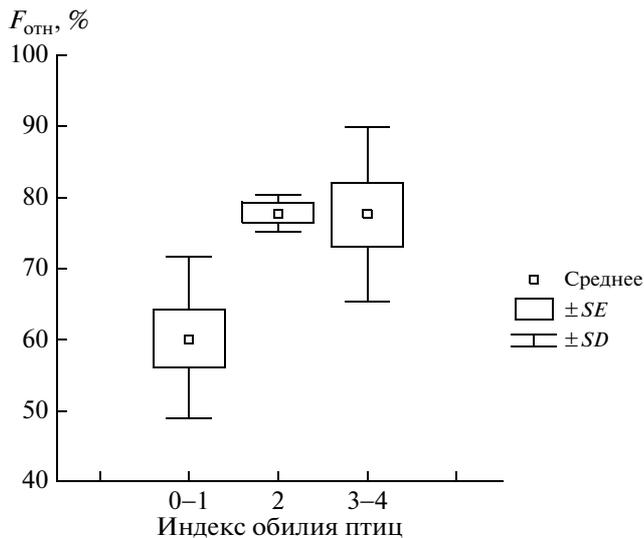


Рис. 6. Доля птиц в рационе семьи в зависимости от обилия птиц на участке берега, на котором находилась нора с выводком. По горизонтали – репродуктивные участки с разными индексами обилия глупыша (см. текст) – 0–1, низкими (колонии отсутствуют) ($n = 8$), 2 – средними ($n = 3$), 3–4 высокими, большие колонии ($n = 8$). По вертикали относительная встречаемость птиц в экскрементах.

Использование лежбищ ластоногих

Даже для семей песца, живших возле лежбищ, они были дополнительным, а не основным источником корма, тогда как основным служили колонии морских птиц. Детальный анализ питания мы провели для четырех семей, использовавших лежбища: одной семьи, жившей около лежбища Урилье в 1997 г., и трех семей (1997, 2003 и 2005 гг.) около Юго-Восточного лежбища.

В рационах всех четырех преобладали птицы ($F_{\text{отн птиц}} = 62.3 \pm 22.2\%$; $V_{\text{птиц}} = 66.0 \pm 26.0\%$ vs $F_{\text{отн млекопитающих}} = 17.9 \pm 11.8\%$; $V_{\text{отн млекопитающих}} = 23.0 \pm 14.4\%$). При этом семьи, жившие возле одного и того же лежбища, использовали его в разной степени. Например, в 1997 г. около норы семьи Юго-Восточного лежбища было найдено 24 остатка морского котика (33.8% кормовых остатков), а в экскрементах относительная частота встреч млекопитающих $F_{\text{отн млекопитающих}} = 32.9\%$. В 2003 г. в семье, жившей недалеко от этого места $F_{\text{отн млекопитающих}} = 17.9\%$, а в 2005 г. – $F_{\text{отн млекопитающих}} = 3.6\%$ (среди 45 кормовых остатков – 4.4%). В 2006 г. у семьи тех же песцов, обитавшей на том же участке, среди 82 кормовых остатков было только 2.4% морского котика.

Семья, обитавшая около лежбища Урилье (1997 г.), где ближайшие колонии птиц относительно невелики и труднодоступны, в меньшей степени использовала птиц, чем семьи с Юго-Восточного лежбища (табл. 2, 3 и 4, семья 14). Тем не

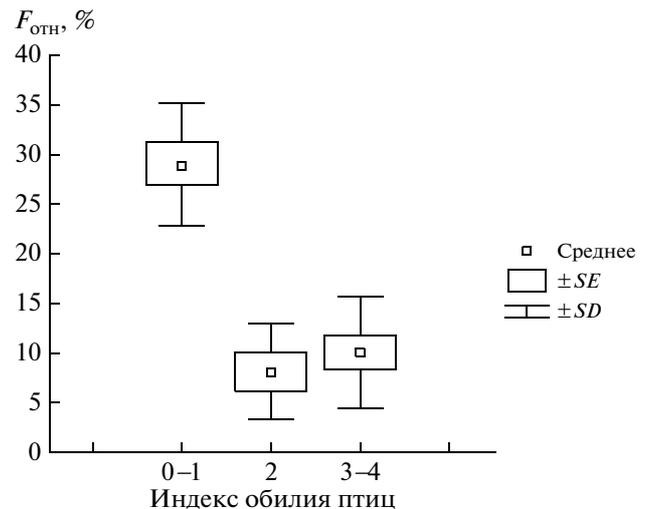


Рис. 7. Доля беспозвоночных в рационе семьи в зависимости от обилия птиц на участке. По горизонтали – репродуктивные участки с разными индексами обилия глупыша (см. текст) – 0–1, низкими, колонии отсутствуют ($n = 8$), 2 – средними ($n = 3$), 3–4 – высокими, большие колонии ($n = 8$). По вертикали относительная встречаемость беспозвоночных в экскрементах.

менее птицы и здесь были наиболее используемым кормом, хотя взрослые в августе перевели щенков к самой границе территории лежбища и одновременно к ручью, в который на нерест пошла горбуша. Число кормовых остатков ($n = 17$) у этой норы было значительно меньше, чем у нор семей около Юго-Восточного лежбища и 17.6% из них были остатки котиков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменения стратегии использования кормовых ресурсов

Семьи песцов на юго-восточной половине о-ва Медный, выкармливая щенков, используют широкий спектр кормовых объектов, однако как показывают наши данные, составляющие этого спектра не равноценны. Основным источником корма служат колонии трубконосых, альтернативные ресурсы – выбросы моря, беспозвоночные, рыба и продукты лежбищ ластоногих и даже колонии других морских птиц – имеют сейчас второстепенное значение. Резкая асимметрия в современном использовании песцом кормовых ресурсов на наш взгляд интересный феномен, который может быть проанализирован благодаря хорошо известной истории этой популяции песца.

Исследования питания песца на Медном в течение 20 в. проводились многократно (Черский, 1920; Фрейберг, 1929; Барабаш-Никифоров, 1939; Ильина, 1950; Марakov, 1964; Загребельный, 2000, 2000а). Эти исследования выполнялись в разные годы, но все они, кроме работ Загребель-

ного были выполнены в период, когда численность песка во много раз превышала современную, а цель работ ограничивалась общим описанием рациона. К сожалению, количественно сравнить наши и опубликованные списки кормов по методическим причинам довольно трудно. К тому же, в большинстве случаев материал (обычно содержимое желудков) для этих работ был собран в зимний период – во время промысла, а места сбора не были указаны. Тем не менее, эти исследования, охватывающие период с 20-х по 90-е гг., дают возможность проследить основные тенденции в изменении рациона песка, которые произошли после прохождения популяции через “бутылочное горлышко” и понять факторы, определяющие эти изменения.

Усиление зависимости от колоний морских птиц. Во всех исследованиях, начиная с самых ранних, отмечалось, что песец летом зависит от колоний морских птиц (см., например, сводку Ильиной, 1950). Сейчас эта тенденция стала еще более выраженной. Если по данным Барабаш-Никифорова (Ильина, 1950, с. 93) в апреле-августе птицы встречались в 30–50% желудков и экскрементов песка, беспозвоночные в 70–72%, а рыба в 28–40%, то по нашим данным встречаемость птиц увеличилась до $93.1 \pm 9.2\%$ (медиана 96.5%, нижняя квартиль 92.9%, верхняя 98.4%), встречаемость беспозвоночных снизилась до $25.5 \pm 18.3\%$ (медиана 20.2, нижняя квартиль 10.7%, верхняя 40.3%), а рыба до $3.2 \pm 9.8\%$ (медиана 0, нижняя квартиль 0, верхняя 2.1%).

Таким образом, наше исследование подтверждает выводы Загребельного (2000) об увеличении в рационе песка доли морских птиц и уменьшении использования альтернативных кормов. Особенно интересно, что фактически произошло увеличение использования только трубконосых птиц. Доля всех остальных видов, в том числе и морских птиц, не только не увеличилась, но даже существенно снизилась.

Дифференцированная оценка рационов отдельных семей дает возможность увидеть, что почти для всех семей доминирующими кормовыми объектами стали трубконосые, для большинства семей – глупыши. Значительное включение в рацион основных альтернативных кормов (чистиковых птиц, беспозвоночных и продуктов лежбищ северного морского котика) было обнаружено только в небольшом числе семей. Эти семьи обитали на участках, на которых не было колоний трубконосых и были обильные альтернативные источники.

Уменьшение использования выбросов моря и беспозвоночных. Выбросы моря и беспозвоночные береговой полосы в летнее время по-прежнему являются для песка важным дополнительным источником корма. В зимнее время, после отлета птиц, этот источник, видимо, становится основ-

ным (Загребельный, 2000, 2000а; наши данные) и в рационе песка возрастает значение выброшенных трупов морских млекопитающих (Ильина, 1950; Мараков, 1964; наши данные). На протяжении 20 в., количество и состав морских выбросов очевидно постепенно менялся, отражая состояние океана. Раньше в зимних кормах встречалась морских ежей (род *Strongylocentrotus*⁴) была около 30%, а мидий (род *Mytilus*) около 11% (Барабаш-Никифоров, 1939). Сейчас и те, и другие практически исчезли из рациона песка как летом, так и зимой (Сергеев, 1999⁵; Загребельный, 2000, 2000а; Нанова, 2006⁶). Это явно связано с резким уменьшением этих ресурсов, одна из основных причин которого – рост численности калана в акватории острова, от нескольких десятков в 20-е годы до 2.5–3 тысяч в 60-е гг. 20 в. (Барабаш-Никифоров и др., 1968).

Однако изменения в использовании песцом беспозвоночных видимо связаны не только с изменением их обилия. По каким-то причинам снизилось и использование амфипод. Если в работе Барабаш-Никифорова (Ильина, 1950), встречаемость в экскрементах песка ракообразных (видимо амфипод) была от 39% в апреле–мае до 70% в июле–августе, то у нас встречаемость амфипод в среднем для 19 семей песка была $15.1 \pm 16.4\%$ (медиана 8.3, нижняя квартиль 1.7, верхняя 23.8), хотя это трудно объяснить уменьшением доступности этого ресурса.

Снижение использования лежбищ. Лежбища северного морского котика на Медном расположены только в южной части острова, но там они потенциально могут служить песцу обильным источником корма. По доступности и предсказуемости во времени и пространстве этот ресурс не уступает колониям птиц. Во время репродуктивного сезона на лежбищах появляется множество щенков котика и в местах родов скапливаются плаценты. Число щенков северного морского котика на Юго-Восточном лежбище Медного составляет около 17–20 тысяч (Челноков, 1970; Стус, Нестеров, 2002; Стус, 2004). Число щенков на расположенном там же лежбище сивучей обычно около 200 (Мамаев, Бурканов, 2006). В 60–70 годы возле лежбищ концентрировались десятки семей песка

⁴ Барабаш-Никифоров (1939) находит в желудках и экскрементах ($N = 89$) песка зеленого морского ежа (*S. droebachiensis*), Загребельный (2000) – многоиглого (*S. polyacanthus*). Следствие ли это ошибки в определении или следствие изменений состава морских выбросов мы пока сказать не можем. Сейчас на Медном многоиглый еж – наиболее распространенный вид (Ж.Г. Антипушина, личное сообщение).

⁵ См. сноску на с. 5.

⁶ Нанова О.Г., 2006. Использование песцом (*Aloplex lagopus setenovii* Ognev 1931) кормовых ресурсов на о-ве Медный (Командорские острова). Дипломная работа. М.: МГУ. С. 56.

(Челноков, 1970). Сейчас, концентрации семейных групп песка в окрестностях лежбищ нет и продукты лежбищ ежегодно используются не более чем 1–2 семьями песцов, причем только как дополнительный корм. Рассмотрение причин этого (см. Крученкова, Шиенок и др., готовится к печати) выходит за рамки настоящей статьи, но здесь мы хотели бы подчеркнуть, что основное изменение, которое произошло в фуражировочной экологии песка, это снижение использования альтернативных колониям птиц источников кормовых ресурсов.

Формирование специализации в добыче трубконосых. Колонии глупыша на острове многочисленны, но распределены по острову резко очерченными пятнами. Поэтому семейные участки песцов сильно различаются по обилию этого ресурса. Тем не менее, все семьи, вне зависимости от обилия колоний птиц и дистанции до них, специализируются на добыче морских птиц, и в подавляющем большинстве глупыша и качурок. Об этом говорят три показателя. Во первых, наибольшая встречаемость остатков этих видов птиц в экскрементах песцов и в кормовых остатках у нор, во вторых, привязанность местоположений нор с выводками к колониям глупыша. Наконец, достоверная положительная связь между числом выводков, появившихся на участке за период исследования, и индексом обилия глупышей. Кроме того, включение в рацион семьи морских беспозвоночных достоверно негативно зависит от обилия на участке глупышей, и их использование снижается на участках с доступными колониями морских птиц.

В первой половине 20 в., по свидетельству Барабаш-Никифорова (1939) и Ильиной (1950) использование песцом глупыша, было не выше, чем бакланов, кайр и даже уток, в 60-е гг., судя по сообщению Мараква (1964), роль глупыша в питании песка была велика, хотя остальные виды птиц в этой работе не были дифференцированы. О добыче песцами качурок, до исследования Загребельного (2000а) мы не нашли никаких упоминаний ни в одной из опубликованных работ, хотя Мараква (1972), отмечал, что плотность качурок на Медном очень высока.

Таким образом, сравнение наших данных с опубликованными показывает, что когда в начале 20 в. популяция песка на острове была в 7–10 раз больше современной (см., например, Гольцман с соавт., 2003), рацион песка был значительно разнообразней. Сейчас в летнем рационе стали доминировать морские птицы, а использование всех альтернативных видов добычи резко снизилось. При этом резко сузился спектр добываемых видов морских птиц и основная нагрузка сместилась на колонии трубконосых.

Уменьшение числа используемых кормовых объектов нельзя объяснить только изменением их

доступности, хотя это могло быть одной из основных исходных причин с целым каскадом следствий. Наблюдаемое сейчас преимущественное использование трубконосых явно выходит за пределы оппортунистической стратегии добычи корма и говорит о появлении фуражировочной специализации.

Основные факторы формирования фуражировочной специализации

Мы предполагаем, что четыре фактора сыграли основную роль в возникновении современной фуражировочной специализации песка.

1) *Происхождение современной популяции песка от нескольких основателей, выживших после катастрофического падения численности.* В период минимальной численности в 80-е гг. 20 в. на острове осталось лишь несколько репродуктивных семей, ставших основателями современной небольшой популяции. Вспышка ушной чесотки в течение нескольких лет приводила к практически поголовной гибели щенков (Гольцман, Крученкова, 2001; Goltzman et al., 1996). Выводки вымирали полностью, например, в 1978 г. из семи выводков в шести все щенки погибли в течение августа (Овсяников, 1981). Таким образом, последующее восстановление популяции происходило от очень немногих выживших семей основателей.

2) *Ликвидация на острове поселений людей.* Разнообразные прямые антропогенные воздействия на популяцию песка на Медном продолжались с середины 18 в. до конца 60-х гг. 20 в., когда население с острова было вывезено. Для популяции песка, важнейшими следствиями было (1) снятие пресса охоты, которая систематически уничтожала около половины популяции и разрушала ее пространственную, демографическую и социальную структуры, и (2) прекращение направленной и ненаправленной искусственной подкормки, которая глубоко меняла фуражировочную экологию популяции песка. Прекращение действия этих факторов могло способствовать быстрому формированию фуражировочной традиции.

3) *Изменения в распределении кормовых источников.* В период прохождения популяции песка через “бутылочное горлышко” происходят многие существенные для песка изменения в островной экосистеме, связанные и не связанные с прямыми антропогенными влияниями. Например, изменение состава морских выбросов и беспозвоночных в приливно-отливной зоне и сокращение численности и уменьшение размеров колоний морских птиц. Колонии глупыша наиболее распространены по острову, они самые протяженные и многочисленные. Общее сокращение численности птиц привело и к исчезновению небольших колоний (в основном, бакланов, чистиков и глупышей) (Е.П. Крученкова, М.Е. Гольцман, не-

опубликованные данные), и, вероятно, к значительному уменьшению огромных колоний глупыша. При этом полное исчезновение небольших источников ресурса могло больше сказаться на доступности добычи для песцов и на кормности их участков обитания, чем значительное сокращение самых крупных колоний птиц.

4) *Снижение плотности популяции песца.* Одно из наиболее очевидных и сильных изменений в экологии песца на Медном, произошедшее после прохождения популяции через бутылочное горлышко, это изменение популяционной плотности. На протяжении всей известной истории плотность популяции Медного была исключительно высокой. Многие черты поведенческой экологии показывают, что эта особенность сохранялась на эволюционных временах (Goltsman et al., 2005a). Стабильное сохранение низкой плотности несомненно должно отражаться и на пространственном распределении семей песцов и в нагрузке на концентрированные источники корма.

Предполагаемый сценарий появления фуражировочной специализации

Несколько семей, сохранившихся после эпизодии, фактически основали новую популяцию песца на острове. Эта популяция формировалась без антропогенного влияния разрушающего ее структуру, и в условиях способствующих передаче фуражировочных традиций. Есть основания предполагать, что в период прохождения популяции через бутылочное горлышко семьи с выжившими выводками находились в местах с большими колониями глупыша. Так, в 1976 г. единственный полностью выживший выводок песцов в юго-восточной части острова располагался около мыса Палата (на карте участок № 12), а в 1978 в районе 3-й норы (участок № 3, М.Е. Гольцман и Е.П. Крученкова, неопубликованные данные). Можно предположить, что доступность колоний трубконосых на участках семей, ставших основателями восстанавливающейся популяции, канализировала выработку фуражировочной специализации. Это согласуется и с наблюдениями, что именно в этот период резко уменьшилось использование лежбищ ластоногих (Крученкова, Гольцман, 1999).

Сокращение численности морских птиц (Е.П. Крученкова, М.Е. Гольцман, неопубликованные данные), происходящее в эти же годы, превратило колонии глупыша в наиболее распространенный и высоко предсказуемый источник ресурса. А доступность, постоянное использование и высокие пищевые качества этих видов жертв могли сформировать у песца устойчивые фуражировочные предпочтения. Мы не можем подтвердить количественными данными, но по нашему опыту, привлекательность остатков глупыша в качестве приманки в ловушке значительно выше, чем чаек, моевок или остатков котика.

То, что наиболее распространенный кормовой ресурс может стать и самым предпочитаемым, на наш взгляд вполне закономерно. Специализацию песца на добыче наиболее распространенных и многочисленных жертв отмечали и в материковых популяциях. Например, в шведской Лапландии, в исследовании, проведенном в 80–90-е гг. (Elmhagen et al., 2000) было показано, что песец специализируется летом на добыче норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) даже в годы низкой численности лемминга. Встречаемость остатков лемминга в экскрементах летом достигала 85%. Репродуктивный успех песца зависел от обилия именно этого флуктуирующего ресурса. В то же время альтернативные типы добычи — птицы, остатки падали копытных и полевки — добывались оппортунистически. В зависимости от локальной доступности они дополняли рацион песца. К сходным выводам привело исследование питания песца на о-ве Святого Лаврентия (Fay, Stephenson, 1989), где обитают копытный лемминг (*Dicrostonyx exsul*), полевка-экономка (*Microtus oeconomicus*), красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) и арктический суслик (*Spermophilus parryi*). Песцы интенсивно добывали полевки-экономки (52% встреч), красная полевка была найдена в одном из 1218 исследованных желудков песца, а остатки лемминга находили лишь дважды. Таким образом, фуражировочная специализация в добыче наиболее распространенного корма вырабатывается у песца даже тогда, когда доступность этого корма периодически сильно флуктуирует.

На Медном предсказуемость наиболее обильных источников корма песца сочетается с консерватизмом песца в пространственных и социальных связях (т. е. небольшие участки обитания, которые сохраняются на протяжении жизни и которые используются многими поколениями, многолетняя прочность семейных уз, короткие дистанции расселения от natalной норы), и это благоприятствует фуражировочной специализации.

Специализация на добыче морских птиц по видимому имеет древние корни и является продолжением тех фуражировочных стратегий, которые были в популяции до антропогенного вмешательства. Эти традиции облегчали сохранение за потомками участков с доступными и стабильными пятнами специфических кормовых ресурсов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Командорского заповедника Н.Н. Павлову, С.В. Загребельному, А.М. Мироновой за поддержку на всех этапах проведения экспедиций. Разбор состава экскрементов на начальных этапах работы прово-

дился под руководством и совместно с С.В. Загребельным. Студенты биологического факультета МГУ Н.А. Бочарова, Л.О. Доронина, А.А. Распопова и А.А. Чагаева внесли большой вклад в сбор и первичную обработку материала. Мы очень благодарны Е.П. Крученковой за огромную помощь в проведении полевых работ, определении размеров колоний птиц и советы при написании статьи. При доработке окончательного варианта рукописи нам очень помогли советы и критические замечания А.В. Чабовского и Н.А. Формозова, которые провели детальный анализ текста.

Заброска на о-в Медный и организация этих работ были бы неосуществимы без помощи В.Н. Бурканова и А.М. Бурдина. Мы очень благодарны Е.Г. Мамаеву и его команде, ежегодно работающим на о-ве Медный и всемерно помогавшим нам как в сборе материалов, так и в экспедиционной жизни.

Работа финансировалась РФФИ (96-04-49703, 01-04-48433 и 04-04-49303, 07-04-00745).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюхин Ю.Б., 1991. Гнездовая авифауна Командорских островов (современное состояние и динамика, охрана и перспективы использования). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 163 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., 1939. Материалы по питанию медновского песца *Alopex beringensis semenovi* Ogn // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. Т. XLVIII. С. 74–80.
- Барабаш-Никифоров И.И., Мараков С.В., Николаев А.М., 1968. Калан (Морская выдра). Л.: Наука. С. 34–50.
- Гентнер В. Г., Наумов Н.П., 1967. Песец *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758 // Млекопитающие СССР. Т. 2 Ч. 1. М.: Высшая школа. С. 194–208.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., 2001. Медновский голубой песец, *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931 // Красная Книга Российской Федерации (животные). М.: Астрель. С. 621–629.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Сергеев С.Н., Володин И.А., 2003. Песец острова Медного (*Alopex lagopus semenovi*). Особенности экологии островной популяции // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 514–524.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., 1954. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. Т. 2. С. 310–337.
- Джикия Е.Л., 2008. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev 1931, *A. l. beringensis* Merriam 1902). Дис. ... канд. биол. наук. МГУ 122 с.
- Загребельный С.В., 2000. Экология питания двух подвигов песцов Командорских островов: о. Беринга (*Alopex lagopus beringensis* Merriam 1902) и о. Медного (*A.l. semenovi* Ognev 1931; Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. № 5. С. 595–697. — 2000а. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931): особенности островных популяций. Дис. ... канд. биол. наук. МГУ. 148 с.
- Ильина Е.Д., 1950. Островное звероводство. М.: Международная книга. 302 с.
- Карташев Н.Н., 1961. Птицы Командорских островов и некоторые предложения по рациональному их использованию // Зоол. журн. Т. 10. № 9. С. 1395–1409.
- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., 1994. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus semenovi*) на о. Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. Т. 73. № 5. С. 88–103. — 1999. “Культурные” традиции фуражирования в островной популяции песца // Тезисы докл. 6-го Териол. съезда РАН 13–16 апреля 1999. М.: РАН. С. 139.
- Мамаев Е.Г., Бурканов В.Н., 2006. Состояние репродуктивной группировки сивучей (*Eumetopias jubatus*) на Юго-Восточном лежбище о. Медный в 2005 г. // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник науч. трудов. СПб.: РОО “Совет по морским млекопитающим”. С. 342–347.
- Мараков С.В., 1964. Млекопитающие и птицы Командорских островов. Дис. ... канд. биол. наук. Киров-М.: ВНИИ Животного сырья и пушнины Центрсоюза. 321 с. — 1972. Природа и животный мир Командор. М.: Наука. 185 с.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31–75
- Овсяников Н.Г., 1981. Песец острова Медного может исчезнуть // Природа. № 9. С. 59–61.
- Соколов Е.А., 1949. Корма и питание промысловых зверей и птиц // Охотничьи животные. Вып. 1. С. 155.
- Стус А.И., 2004. Состояние и рациональное использование ресурсов командорских котиков (*Callorhinus ursinus*) // Морские млекопитающие Голарктики: Сборник научных трудов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 526–531.
- Стус А.И., Нестеров Г.А., 2002. Современное состояние популяции северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) Командорских островов и перспективы её рационального использования // Морские млекопитающие Голарктики. Тезисы докл. конф. М.: РОО “Совет по морским млекопитающим”. С. 246–248.
- Фрейберг Е.Н., 1929. Голубой песец на Командорских островах // Охотник. № 9.
- Челноков Ф.Г., 1970. О взаимоотношениях песцов и детенышей котиков // Вопросы географии Камчатки. Вып. 6. Петропавловск-Камчатский. С. 151–158.
- Черский А.И., 1920. Командорский песец // Материалы по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. Токио. Вып. 1. С. 60–107.
- Elmhagen B., Tannerfeldt M., Verucci P., Angerbjorn A., 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist // J. of Zoology. V. 251. № 2. P. 705–714.
- Fay F.H., Stephenson, R.O., 1989. Annual, seasonal, and habitat-related variation in feeding habits of the arctic fox (*Alopex lagopus*) on St. Lawrence Island, Bering Sea // Canadian J. of Zoology. V. 67. № 8. P. 1986–1994.

- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Macdonald D.W.*, 1996. The Mednyi Arctic foxes: treating a population imperilled by disease // *Oryx*. V. 30. № 4. P. 251–258.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S.N., Johnson P.J., Macdonald D.W.*, 2005. Effects of food availability on dispersal and cub sex ratios in the Mednyi Arctic Fox, *Alopex lagopus semenovi* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 59. P. 198–206.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S.N., Volodin I.A., Macdonald D.W.*, 2005a. “Island syndrom” in a population of Arctic fox (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // *J. of Zoology Lond.* V. 267. P. 1–14.
- Hurlbert S.H.*, 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments // *Ecological Monographs*. V. 54. P. 187–211.
- Kruchenkova E.P., Goltsman M.E., Sergeev S.H., Macdonald D.W.*, 2009. Is alloparenting helpful for Mednyi Island arctic foxes, *Alopex lagopus semenovi*? // *Naturwissenschaften*. V. 96. № 4. P. 457–466.
- Tannerfeldt M., Angerbjorn A.*, 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox // *Ecography*. V. 19. P. 209–220.
- Tannerfeldt M., Angerbjorn A.*, 1998. Resource fluctuations and the evolution of litter size in the Arctic fox // *Oikos*. V. 83. P. 545–559.

FOOD HABITS OF THE ARCTIC FOX (*ALOPEX LAGOPUS SEMENOV*) ON MEDNYI ISLAND (NORTH PACIFIC, COMMANDER ISLANDS)

M. E. Goltsman¹, O. N. Nanova², S. N. Sergeev¹, A. N. Shienok¹

¹ Faculty of Biology,

Moscow State University, Moscow 119992, Russia

e-mail: migolts@gmail.com

² Zoological Museum, Moscow State University, Moscow 125009, Russia

e-mail: nanova@mail.ru

This paper presents the analysis of 1406 scats of 19 Arctic fox families and of 1755 prey remains collected near the dens of 32 families during the cub rearing period. This is the first attempt to evaluate the use of food by population based on the data obtained for representatives of a large number of families. After the population had passed through a bottleneck, the Arctic fox diet went through major changes. Petrel colonies (northern fulmar, *Fulmarus glacialis rogersii* and storm-petrels, *Oceanodroma furcata*, *O. leucorhoa*) became the main food sources for most families. At the same time, the use of alternative resources (alcids, cormorants, marine invertebrates and otarid rookery products) declined significantly. Several factors that determined the foraging strategy of Arctic fox are suggested: (1) the passing of the population through a bottleneck; (2) the termination of anthropogenic influence due to the liquidation of human settlements on the island; (3) the decline in bird numbers and in the abundance of marine invertebrates; (4) the stable low density of the current Arctic fox population. A hypothetical scenario of how the foraging specialization took shape in the population is discussed.