

На правах рукописи



САВОНИН АЛЕКСЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ

**АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ
(*NEOVISON VISON SCHREBER, 1777*) В РАЗНОТИПНЫХ БИОТОПАХ
СЕВЕРА НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Тольятти – 2017

Работа выполнена на кафедре морфологии и экологии животных Саратовского национального исследовательского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского

Научный руководитель: **Шляхтин Геннадий Викторович**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой морфологии и экологии животных, декан биологического факультета Саратовского национального исследовательского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского, заслуженный деятель науки РФ (г. Саратов)

Официальные оппоненты: **Емельянов Алексей Валерьевич**, доктор биологических наук, профессор, директор института математики, естествознания и информационных технологий Тамбовского государственного университета им. Г.Р. Державина (г. Тамбов);

Кораблёв Николай Павлович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоотехнии и технологии переработки продукции животноводства Великолукской государственной сельскохозяйственной академии (г. Великие Луки)

Ведущая организация: **Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. профессора Б.М. Житкова** (г. Киров)

Защита диссертации состоится **7 апреля 2017 г. в 12³⁰** часов на заседании диссертационного совета Д 002.251.02 при Институте экологии Волжского бассейна РАН по адресу: 445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10.

Тел. 8 (8482) 489-958; факс: 8 (8482) 489-504; E-mail: dissovetievb@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на официальном сайте ИЭВБ РАН www.ievbras.ru и на официальном сайте ВАК www.vak.ed.gov.ru.

Автореферат разослан « _____ » _____ 2017 года

Учёный секретарь
диссертационного совета



Маленёв А.Л.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Инвазивные виды в настоящее время рассматриваются в качестве одной из основных причин антропогенных изменений среды обитания и трансформации биоразнообразия региональных экосистем (Дгебуадзе, 2002; Туманов, 2003; Данилов, 2009; Macdonald, Harrington, 2003 и др.). Особую роль в этом процессе играют хищники-интродуценты, которые способны оказывать существенное воздействие не только на аборигенные виды, но и на их добычу (Sidorovich, 2001; Delibes et al., 2004). Американская норка (*Neovison vison* Schreber, 1777) является одним из наиболее многочисленных инвазивных хищников Европы и Азии (Nentwig et al., 2010), также считается приоритетным объектом при исследовании и контроле инвазивных видов (Dergunova et al., 2012). Изучению экологии этого вида в СССР и РФ посвящено много работ (Попов, 1941; Данилов, Туманов, 1976; Соколов, Рожнов, 1979; Терновский, Терновская, 1994; Данилов, 2009; Киселёва, Сорокин, 2013 и др.). На территории севера Нижнего Поволжья экология хищных млекопитающих, в том числе американской норки, изучалась периодически (Филипьев, Беляченко, 2005; Филипьев, 2006, 2012; Чашухин, 2009). В проведённых исследованиях было показано, что экологические особенности американской норки имеют определённые региональные отличия. На севере Нижнего Поволжья до настоящего времени многие вопросы адаптивных особенностей хищника – стратегия формирования и динамики индивидуальных участков, суточная и сезонная активность, характер добывания пищи в биотопах с различным уровнем доступности ресурсов остаются недостаточно исследованными и актуальными. Особого внимания заслуживает оценка компонентов рациона, исходя из их энергетической значимости.

Цель исследования: изучить адаптивные экологические особенности американской норки в разнотипных биотопах севера Нижнего Поволжья. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Выявить биотопическую приуроченность американской норки на севере Нижнего Поволжья и провести её ранжирование.
2. Оценить плотность популяции американской норки в модельных биотопах.
3. Выявить особенности организации и динамики размеров индивидуальных участков американской норки; изучить её экологические особенности в условиях антропогенного средового стресса.
4. Изучить динамику суточной и сезонной активности американской норки в оптимальных, субоптимальных и неблагоприятных биотопах.

Научная новизна. Впервые на севере Нижнего Поволжья были выявлены и проанализированы экологические особенности адаптации хищника в зависимости от ресурсного потенциала биотопа. Изучены тенденции организации и динамики индивидуальных участков, ширины пространственной и трофической ниш. Проведена оценка суточной и сезонной активности хищника, плотности его популяции в различных биотопах. Выявлена динамика состава рациона и предпочтений питания американской норки в типичных местообитаниях; проведена оценка относительной энергетической ценности пищевых объектов.

Теоретическое и практическое значение. Результаты, полученные в ходе исследования, важны для изучения основных закономерностей функционирования трофических связей околоводных хищников, а также подтверждения высокого уровня адаптации интродуцента. Данные по структуре индивидуальных участков, активности хищника и плотности его популяции имеют важные фундаментальное и прикладное значения для организации и планирования промысла и норм изъятия особей. Частично полученные трофические особенности норки могут быть использованы в процессе организации работы звероферм и охотхозяйств. Проведенный сравнительный анализ методов изучения питания позволил отобрать оптимальный набор критериев оценки рациона, который наиболее глубоко отражает особенности трофической стратегии американской норки. Опыт использования дистанционно-технических средств может быть методологической основой изучения экологии не только мелких хищников, но и других групп животных, ведущих скрытый образ жизни.

Многолетнее изучение адаптивных особенностей американской норки способствует определению основ инвазивного процесса других животных, что позволит избежать ликвидации аборигенных и чужеродных видов (Дгебуадзе, 2014). Полученные данные используются при чтении теоретических курсов экологии мелких хищных и применения современных технических средств полевых исследований на биологическом факультете ФГБОУ ВО «СГУ им. Н. Г. Чернышевского».

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Предложена классификация местообитаний американской норки в зависимости от трофических и топических ресурсов местообитания. Плотность популяции хищника указывает на предпочтительность выбора конкретного биотопа.

2. Индивидуальные участки американской норки изменяются в зависимости от местообитания и его ресурсного потенциала. Расширения участков происходят вдоль водоёмов или со значительным отдалением от них. Наименьшие изменения участков обитания характерны для биотопов с сильной антропогенной нагрузкой.

3. Общий уровень суточной и сезонной активности хищника увеличивается с ухудшением доступности ресурсов. Установлена гетерехронность активности самцов и самок в некоторых типах местообитаний.

4. Американская норка использует относительно постоянный качественный состав основных и замещающих кормов, соотношение которых имеет закономерную сезонную динамику. Отдельные компоненты питания имеют небольшую относительную энергетическую ценность.

Личный вклад автора. Автором в период 2008-2016 гг. проанализированы доступные местообитания американской норки, проведена их бонитировка. Исследована динамика размеров индивидуальных участков, описание и GPS-локация элементов их структуры. Осуществлена фотосъемка активности хищника с использованием фотоловушек, проанализированы полученные фотографии. Оценена плотность популяции американской норки. Собран материал по питанию и проведена его камеральная обработка, отобраны наиболее оптимальные индексы

биомассы для компонентов рациона. Доля личного участия автора в совместных публикациях составляет 60-85%.

Достоверность результатов и *обоснованность* выводов обеспечивается применением современных методов экологических исследований, большим объёмом фактического материала и применением различных статистических критериев с помощью обширного набора прикладных компьютерных программ.

Объём и структура работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и выводов. Список цитируемой литературы включает 176 источников, из которых 81 на иностранных языках. Текст изложен на 151 странице, содержит 33 рисунка и 17 таблиц.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Апробация работы. Результаты работы были доложены и представлены на международных конференциях: «Экологические проблемы бассейнов крупных рек» (Тольятти, 2013); «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Самара, 2014); VI, VII международных научных конференциях «Чтения памяти профессора И. И. Барабаш-Никифорова» (Воронеж, 2014, 2015); «Ареалы, миграции и другие перемещения животных» (Владивосток, 2014); V Молодежной научной школе-конференции с международным участием «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2015); 6-ой международной научно-практической конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничьих хозяйств России» (Москва, 2015); конференциях студентов и молодых учёных СГУ имени Н. Г. Чернышевского – «Исследования молодых учёных в экологии и биологии» (Саратов, 2011-2014 гг.).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении раскрывается актуальность исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы. Приведены цель и задачи исследования, положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOVISON VISON SCHREBER, 1777*) (обзор литературы)

В главе рассмотрены особенности экологии и биологии американской норки: современное систематическое положение, морфология, ареал, включая вопросы акклиматизации на территории РФ и севера Нижнего Поволжья (Новиков, 1956; Гептнер, Слудский, 1972; Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2009; Чашухин, 2009).

Проанализированы региональные особенности организации индивидуальных участков (Сидорович, 1997; Sidorovich, 2000; Macdonald, Harrington, 2003; Brzeziński, Marzec, 2003 и др.); суточной и сезонной активности (Данилов, Туманов, 1976; Киселёва, Сорокин, 2013; Gerell, 1969; Richardson et al., 1987; Zuberogoitia et al., 2006; Zschille et al., 2010 и др.). Рассмотрен рацион норки в различных

региональных биотопах (Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, Лаужель 1995; Сидорович, 1997; Sidorovich et al., 2001; Macdonald, Harrington, 2003 и др.).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал собирался с 2008 по 2016 гг. на территории Саратовской области (Ивантеевский, Красноармейский, Лысогорский, Марковский, Ртищевский, Саратовский, Энгельский районы) и сопредельных территориях (Волгоградской, Пензенской и Самарской областей). Характеристика и объём исследованного материала показаны в таблице 1.

Таблица 1

Характеристика и объём исследованного материала

Раздел исследования	Период исследования, гг.	Методы исследования	Объём материала
Рекогносцировочные исследования по выявлению местообитаний американской норки	2008-2016	Маршрутный учёт	Около 6000 км
Оценка плотности популяции	2012-2016	Применение фотоловушек и информационных меток по индивидуальным участкам	Около 3000 фотографий и 25 индивидуальных участков
Индивидуальные участки, динамика их размеров	2010-2016	Картирование местообитаний; выделение информационных меток	25 индивидуальных участков
Суточная и сезонная активность хищника	2011-2016	Методы визуального и дистанционного наблюдения с помощью фотоловушек	65000 фотографий, из них свыше 5000 информативных
Состав рациона, его сезонная динамика	2008-2016	Копрологический метод	4664 образцов экскрементов

Изучение структуры индивидуального участка осуществлялось по методикам, разработанным П. И. Даниловым и И. Л. Тумановым (1976), В. Е. Соколовым и В. В. Рожновым (1979, 1980). Для изучения пространственного размещения норок и структуры их индивидуальных участков применялся маршрутный учёт по следам (Новиков, 1953). Фиксировалось время обновления меток, картировалось их местоположение при помощи GPS-навигатора («GPSMap 62s» (Garmin Ltd., USA)).

Суточная и сезонная активность изучалась дистанционным методом с применением фотоловушек «LTL-5210A» (LTL Acorn Outdoors, USA). В зимний период активность исследовалась по следам (Новиков, 1953). Подсчёт особей проводился по индивидуальным участкам с применением фотоловушек (Otis et al.,

1978; Fuller et al., 2016), а также по классическим методам оценки плотности популяции хищных млекопитающих (Новиков, 1953).

Рацион хищника изучался копрологическим методом (Новиков, 1953). Для каждого компонента рациона рассчитывали критерии встречаемости (*RFO*) и биомассы (*BIO*). Для подсчёта последнего использовались поправочные коэффициенты (Brzeziński, Marzec, 2003).

Ширина трофической ниши характеризовалась с помощью индекса Левинса (Brzeziński et al., 2010) и его стандартизованной формы (Fisher et al., 2005); оценка ширины пространственной ниши производилась при помощи индекса Колвелла-Футума (*Index Colwell-Futuyma*) (Colwell, Futuyma, 1971).

При статистической обработке данных применялись методы кластерного анализа, непараметрические аналоги дисперсионного анализа и ранговой корреляции (Лакин, 1990).

Для математической и графической обработки данных использовались: «R-version 2.7.1» (R Development Core Team), «STATISTICA 8.0» (StatSoft), «CAPTURE» (PWRC Software), «OriginPro 8.1» (OriginLab) и пакет «Microsoft Office 2016» (Microsoft Corporation).

ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

На территории Поволжья американская норка появилась в 1950-х гг. Это время сопряжено не только с периодом массовой акклиматизации хищника на территории всего государства, но и с сильным кризисом численности популяции европейской норки, ввиду перепромысла. С этого момента хищник успешно расселился и занял наиболее пригодные для своего существования местообитания.

В модельных биотопах была определена плотность популяции хищника, которая составила: на рр. Медведица – 4.5-5 особей/10 км, Б. Иргиз – 3.5-4 особей/10 км и Волга (окр. с. Зоркино) – 3-3.5 особей/10 км. Меньшее значение плотности было установлено на рр. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое) – 2-2.5 особей/10 км, Даниловка – 1.8-2 особей/10 км и Ольшанка – 1.5-2 особей/10 км. В биотопах пос. Лесной (окр. г. Энгельс) и прудах окр. г. Ртищево установлено наименьшее значение плотности популяции норки – 1.6-2 особей/1 км².

На основании данных по численности американской норки и подтверждения разработанной бонитировки местообитаний была проведена статистическая обработка с помощью кластерного анализа и были выделены следующие типы биотопов (рисунок 1):

1. *Оптимальные (предпочтительные);*
2. *Субоптимальные (пригодные);*
3. *Неблагоприятные (биотопы антропогенного ландшафта).*

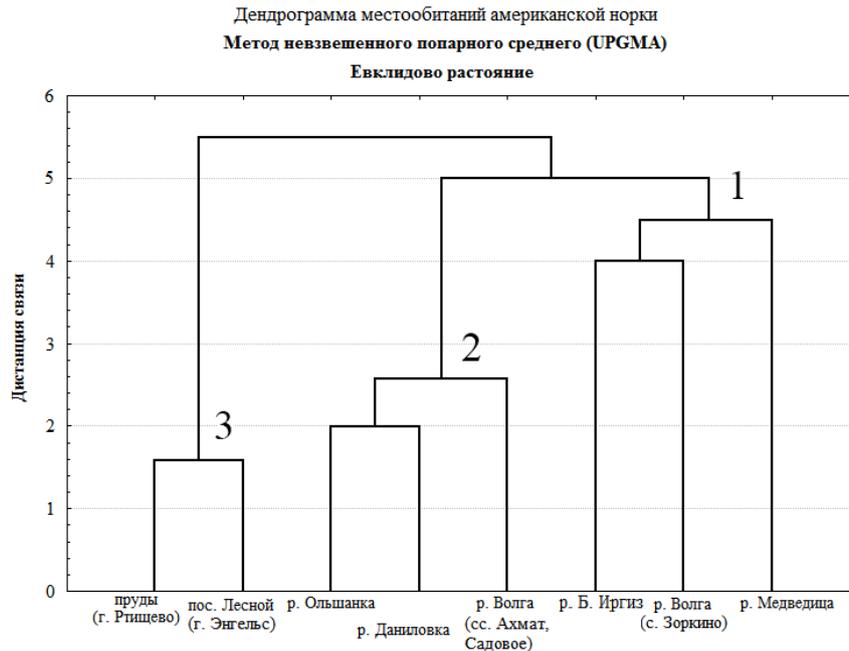


Рисунок 1 – Результаты кластерного анализа при сравнении исследуемых местообитаний американской норки (по плотности популяции) (1 – оптимальные, 2 – субоптимальные и 3 – неблагоприятные биотопы)

В качестве *оптимальных* местообитаний были выделены поймы рр. Медведица, Б. Иргиз, Волга (окр. с. Зоркино), обладающие хорошо развитой пойменной растительностью, способствующей существованию крупной популяции основных жертв хищника и наличие большого количества доступных мест для организации индивидуальных участков.

В качестве *субоптимальных* биотопов исследовались долины рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое). Эти биотопы не обладают хорошо развитой пойменной растительностью или вообще её не имеют; запас трофических и территориальных ресурсов в них гораздо ниже, чем в *оптимальных*. Условия данных местообитаний способствуют перестройке формы поведения американской норки, поэтому они представляют наибольший интерес для изучения уровня адаптации и экологической пластичности хищника.

Относительно *неблагоприятных* биотопов были выделены на прудах в окр. г. Ртищево и пос. Лесной (окр. г. Энгельс). Они подвержены негативному влиянию деятельности человека (обширные застройки, высокая рекреационная нагрузка). Наличие многочисленных врагов (особенно бродячих собак) приводит к существенной перестройке модели поведения хищника.

В главе также приводится ландшафтно-географическая характеристика выделенных модельных водоёмов.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

Размер индивидуального участка американской норки в изученных биотопах, как показали проведенные исследования, составляет от 30.6 ± 3.1 до 50.7 ± 2.9 га (в

зависимости от сезона). Вдоль береговой линии участок может составлять от 500 м до 5 км, а продолжительность ежедневного хода достигает 5-7 км, в отдельных случаях до 10 км (таблица 2).

В зависимости от сезона года было установлено направление изменения территории индивидуальных участков. В снежный сезон в *оптимальных* биотопах (рр. Медведица, Б. Иргиз, Волга (окр. с. Зоркино)) участок расширялся разнонаправленно ($\chi^2=193.2$, $p<0.001$), а в *субоптимальных* (рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)) преимущественно вдоль русла ($\chi^2=215.5$, $p<0.001$). Причина данного явления связана с уровнем доступности пищевых ресурсов среды: хищник обследует участки в долине реки, либо значительно отдален от водоёма. В *неблагоприятных* биотопах удаление хищника происходило преимущественно к поселениям человека ($\chi^2=143.2$, $p<0.001$).

Таблица 2

Размеры индивидуальных участков самцов и самок американской норки в
бесснежный и снежный сезоны

Местообитания	Точки сбора материала	Среднее значение размера индивидуального участка, га; значение индекса Краскела-Уоллиса (F); ширина пространственной ниши (H), %.					
		Бесснежный сезон (май-октябрь)			Снежный сезон (ноябрь-апрель)		
		Самцы (F)	Самки (F)	H	Самцы (F)	Самки (F)	H
Оптимальные биотопы	р. Медведица	24.3±2.4 (48.1)	22.4±2.9 (39.1)	86.7	48.3±2.5 (45.4)	47.6±2.8 (32.9)	92.7
	р. Б. Иргиз	25.2±2.9 (45.8)	21.1±2.8 (40.3)	79.8	49.0±2.5 (48.2)	46.5±2.4 (43.9)	89.5
	р. Волга (окр. с. Зоркино)	24.7±3.1 (41.1)	23.4±2.6 (38.8)	74.2	47.0±2.2 (39.2)	45.0±1.9 (29.2)	88.3
	Среднее	24.8±2.8	22.3±2.7	90.1	48.1±2.4	46.4±2.4	80.1
Субоптимальные биотопы	р. Даниловка	35.6±3.6 (41.3)	33.8±3.5 (46.2)	74.4	53.7±3.6 (37.4)	51.4±3.8 (42.9)	59.2
	р. Ольшанка	31.1±3.6 (37.5)	29.3±3.9 (33.7)	81.6	52.0±3.2 (39.4)	49.1±3.2 (35.2)	51.3
	р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)	34.8±3.4 (55.3)	32.5±3.7 (51.2)	79.4	60.5±3.5 (51.4)	59.2±3.4 (49.9)	57.6
	Среднее	33.8±3.5	31.8±3.7	65.5	55.4±3.4	53.2±3.5	56.1
Неблагоприятные биотопы	пруды окр. г. Ртищево, пос. Лесной (окр. г. Энгельс)	17.2±1.5 (36.6)	15.3±1.3 (30.5)	43.4	19.8±1.1 (33.9)	18.3±0.9 (27.9)	22.4

*во всех случаях значение доверительного интервала составило – $p<0.001$

Средние показатели размеров индивидуальных участков американской норки в *оптимальных* и *субоптимальных* биотопах статистически достоверно различаются у обоих полов в бесснежные ($\chi^2=354.2$, $p<0.001$) и снежные ($\chi^2=294.9$, $p<0.001$) сезоны. В *неблагоприятных* биотопах таких значимых различий с предыдущими местообитаниями установлено не было ($\chi^2=102.4$, $p=0.54$) (таблица 2).

В *оптимальных* биотопах размер индивидуального участка составляет от 23.6 ± 2.8 до 47.3 ± 2.4 га. В бесснежный период территория уменьшается в 1.5 раза; самки занимают немного меньшие по размеру участки. Кроме того, было установлено отдаление особей от русла реки: у самцов на 280 ± 7.3 м ($F=94.2$, $p<0.001$); у самок на 400 ± 7.2 м ($F=76.9$, $p<0.001$) (таблица 2). Самки отходили от убежища дальше самцов; вероятно, женские особи больше приспособлены к охоте на мышевидных грызунов, поэтому чаще удаляются от берега для их поиска. Мужские особи более успешны в ловле водной добычи, вследствие чего концентрируются вдоль русла водоёма.

Участок хищника в *субоптимальных* биотопах значительно больше, чем в предыдущей группе – от 32.8 ± 3.6 до 54.3 ± 3.5 (таблица 2). Это связано с меньшей доступностью пищевых ресурсов, предоставляемых водоёмом, поэтому хищнику приходится закономерно увеличивать участок, значительно отдаляясь от него. Самки дальше отдаляются от русла реки – 1280 ± 6.4 м ($F=81.2$, $p<0.001$), чем самцы – 525 ± 3.2 м ($F=63.7$, $p<0.001$). Здесь хорошо прослеживается стратегия хищника адаптироваться под изменяющиеся условия среды обитания. Естественное изменение уровня ресурсов на протяжении всего водоёма способствует перестройке стратегии использования индивидуального участка. При увеличении занимаемой площади лимитируется недостаток основных кормовых ресурсов, вследствие чего происходит замена качественной составляющей пищи на количественную.

В *неблагоприятных* биотопах участки хищника значительно меньше (от 16.3 ± 1.4 до 19.1 ± 1.1 га) (таблица 2). Это связано с ограниченностью территории и небольшим количеством доступных кормов. Удаление от водоёмов не отличается у разных полов и составляло 700 ± 5.1 м ($F=91.7$, $p<0.001$).

В *оптимальных* биотопах хищник, в основном, концентрируется на своём участке. В *субоптимальных* местообитаниях прослеживается тенденция уменьшения использования индивидуального участка, ввиду недостатка территориальных и трофических ресурсов (потенциал реализованной экологической ниши), поэтому для восполнения дефицита рациона хищник намного чаще отдаляется в более богатые участки поймы. В *неблагоприятных* биотопах норка использует территорию ограниченно. Это особенно заметно в снежный сезон при недостатке кормов, что частично лимитируется охотой на синантропные виды птиц и млекопитающих вблизи жилищ человека. В бесснежный период количество доступных ресурсов участка частично повышается.

ГЛАВА 5. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

В основу анализа суточной и сезонной активности были положены фактические данные, полученные с помощью фотоловушек (таблица 3).

Таблица 3

Сводная таблица результатов использования фотоловушек в модельных биотопах

Местообитания	Точки сбора материала	Общие число полученных фотографий, шт	Количество информативных фотографий, шт
Оптимальные биотопы	р. Медведица	11858	1136
	р. Б. Иргиз	9452	775
	р. Волга (окр. с. Зоркино)	10984	695
Субоптимальные биотопы	р. Даниловка	10876	1023
	р. Ольшанка	7963	553
	р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)	9436	698
Неблагоприятные биотопы	пруды окр.г. Ртищево, пос. Лесной (окр. г. Энгельс)	6123	145

В автореферате по одному примеру указываются данные об особенностях суточной и сезонной активности американской норки в *оптимальных*, *субоптимальных* и *неблагоприятных* биотопах, полученных с помощью фотоловушек (рисунок 2).



Рисунок 2 – Примеры фотографий, полученные при помощи фотоловушек

В качестве примера суточной и сезонной активности хищника в *оптимальных* биотопах приводятся данные, полученные в долине р. Медведица (рисунок 3), которая обладает достаточно высоким уровнем развития поймы, которая способствует расширению потенциальных кормовых ресурсов. Здесь доминирует полифазный тип активности; в зимний сезон у самок наблюдается дифазный тип. Во всех сезонах наблюдается гетерохронность активности самцов и самок.

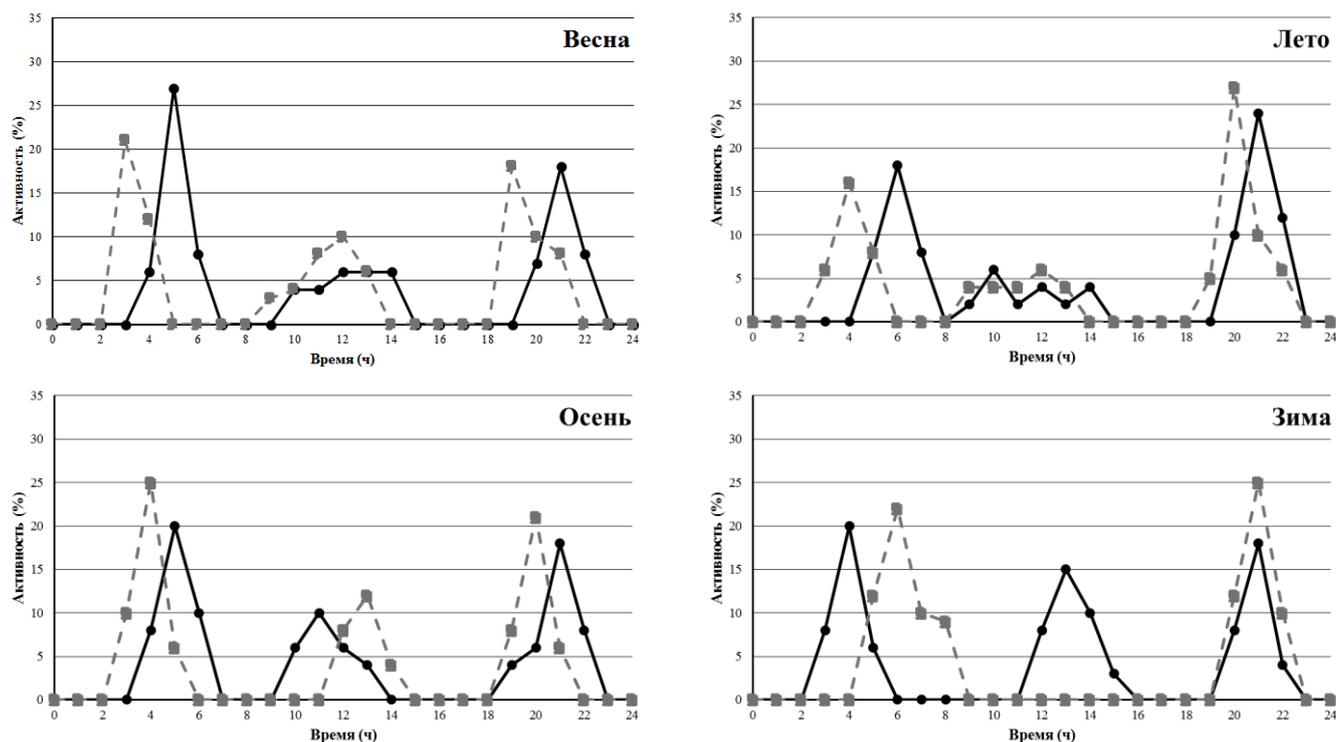


Рисунок 3 – Сезонная динамика активности американской норки в пойме р. Медведица (—●— — самцы; - -■- - самки)

В *весенний* период активность хищника повышенная, связано это с периодом гона и спаривания. Самцы активно охотятся в 05:00 ч (27%; $\chi^2=52.2$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (18%; $\chi^2=29.5$, $p<0.001$). Самки менее подвижны и более скрытны; выходят на охоту, как правило в 03:00 ч (21%; $\chi^2=52.1$, $p<0.001$) и в 19:00 ч (18%; $\chi^2=36.8$, $p<0.001$). Днём пики совпадают: 10:00-14:00 ч ($\chi^2=22.3$, $p<0.001$). Такое разделение времени охоты самцов и самок может быть связано с избеганием прямой конкуренции и контактов, за исключением времени спаривания. Объяснение данного явления связано с физиологическими особенностями особей: самки более успешно охотятся на мышевидных грызунов (в том числе в снегу), чем самцы, которые, наоборот, больше времени могут проводить в воде (Sidorovich, 2000; Jedrzejewska et al., 2001; Bagniewska, 2015).

Летом для обоих полов можно выделить три пика: утренний, дневной и вечерний. Наибольшая подвижность у самцов наблюдается в 06:00 ч (18%; $\chi^2=48.5$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (24%; $\chi^2=55.2$, $p<0.001$). Самки, как правило, выходят на охоту раньше: в 04:00 ч (16%; $\chi^2=53.2$, $p<0.001$) и в 20:00 ч (27%; $\chi^2=62.1$, $p<0.001$). Вследствие увеличения летом численности потенциальных жертв, хищник реже появляется в дневное время (10:00-14:00 ч; активность не более 6%; $\chi^2=33.1$, $p<0.001$). С наступлением вечера подвижность основных жертв норки увеличивается, и она покидает своё убежище для охоты. Самки проявляют большую активность в дневное время, видимо для восполнения энергетических затрат при выкармливании детёнышей.

В *осенний* период подвижность норки возрастает, причём по типу и степени активности данный сезон повторяет весенний. Самцы выходят на охоту в 05:00 ч

(20%; $\chi^2=49.4$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (18%; $\chi^2=31.1$, $p<0.001$). Самки предпочитают охотиться раньше: в 04:00 ч (25%; $\chi^2=52.9$, $p<0.001$) и в 20:00 ч (21%; $\chi^2=49.4$, $p<0.001$). Часто хищник встречается в дневное время (10:00-14:00 ч; $\chi^2=22.1$, $p<0.001$). Это связано с активным периодом нагула, который проходит, как правило, в сумерках, когда жертвы (мышевидные грызуны) наиболее активны.

В зимний период самцы встречаются в 04:00 ч (20%; $\chi^2=49.5$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (18%; $\chi^2=29.6$, $p<0.001$); днём они часто выходят из постоянного или временного убежищ в 13:00 ч (15%; $\chi^2=21.3$, $p<0.001$). Самки встречаются только в 06:00 ч (22%; $\chi^2=51.2$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (25%; $\chi^2=56.3$, $p<0.001$), в последнем случае пики полов совпадают, что связано, вероятно, с недостатком кормов. Норка покидает убежище только на несколько часов и уходит от водоёма на незначительные расстояния.

В качестве примера субоптимальных биотопов приводятся данные по суточной и сезонной активности хищника, полученные на р. Даниловка (рисунок 4). На протяжении всех сезонов наблюдается гетерохронность активности самцов и самок; повышение общего уровня подвижности связано с частыми вылазками, длительность которых может быть продолжительной. Доминирующей формой активности является полифазный тип; у самок в зимний сезон наблюдается монофазный тип.

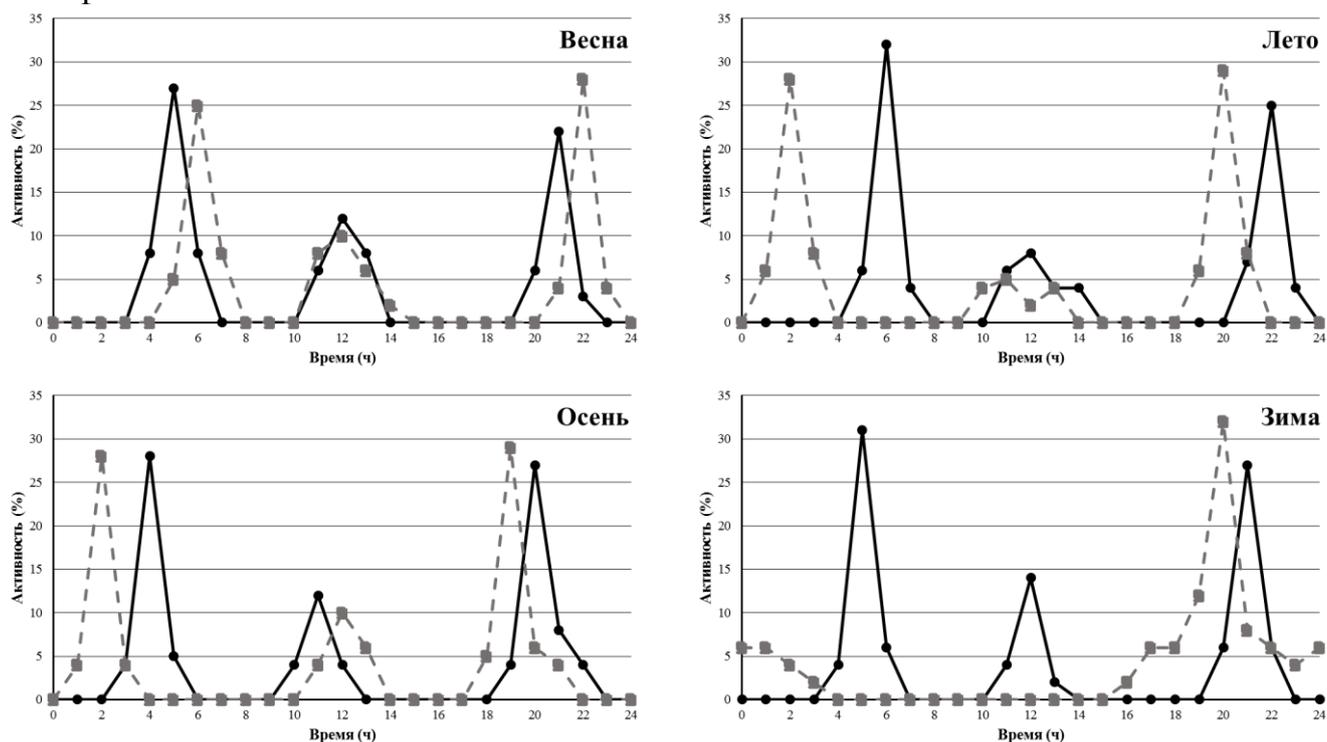


Рисунок 4 – Сезонная динамика активности американской на р. Даниловка
(—●— — самцы; - -■- - самки)

В весеннее время самцы наиболее активны в 05:00 ч (27%; $\chi^2=65.2$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (22%; $\chi^2=45.6$, $p<0.001$). Самки предпочитают выходить на охоту позже – в 06:00 ч (25%; $\chi^2=54.6$, $p<0.001$) и в 22:00 ч (27%; $\chi^2=61.3$, $p<0.001$). Оба пола часто встречаются в дневное время (10:00-14:00 ч; $\chi^2=27.4$, $p<0.001$). Ближе к концу сезона

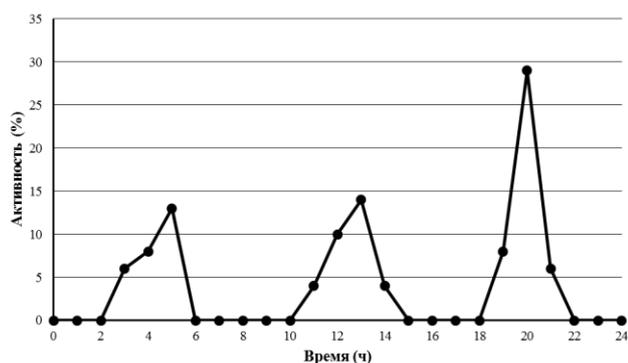
активность в дневное время для поиска подходящего партнера повышается у обоих полов.

Циркадный ритм в *летний* сезон немного снижается по уровню активности. Самцы подвижны в 06:00 ч (32%; $\chi^2=69.2$, $p<0.001$) и в 22:00 ч (25%; $\chi^2=46.3$, $p<0.001$). Самки покидают убежище раньше: в 02:00 ч (28%; $\chi^2=49.2$, $p<0.001$) и в 20:00 ч (29%; $\chi^2=51.3$, $p<0.001$). Оба пола активно встречаются в дневное время (10:00-15:00 ч; $\chi^2=25$, $p<0.001$). Объяснение такого отклонения может быть связано с частичным пересыханием водоёма в жаркий сезон.

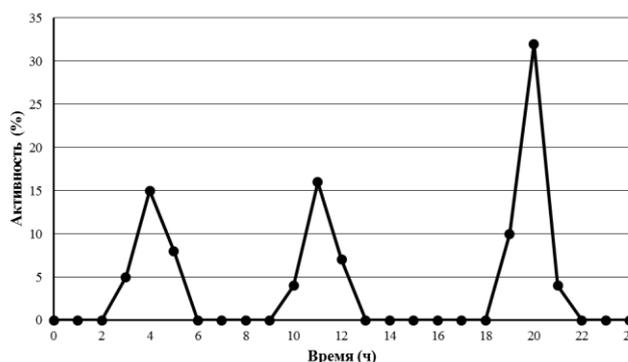
Осенью активность норок существенно возрастает. Самцы встречаются в 04:00 ч (28%; $\chi^2=62.6$, $p<0.001$) и в 20:00 ч (27%; $\chi^2=60.4$, $p<0.001$). Самки несколько раньше: в 02:00 ч (28%; $\chi^2=53.9$, $p<0.001$) и в 19:00 ч (29%; $\chi^2=58.9$, $p<0.001$). В этот сезон начинается активный период расселения и нагула животных. Дневное время активно используется обоими полами для нагула массы перед зимним сезоном (10:00-13:00 ч; $\chi^2=22.9$, $p<0.001$).

В последующий *зимний* сезон активность норки заметно падает. Самцы охотятся в 05:00 ч (31%; $\chi^2=72.3$, $p<0.001$), в 12:00 ч (14%; $\chi^2=28.7$, $p<0.001$) и в 21:00 ч (27%; $\chi^2=68.9$, $p<0.001$). Самки активны только вечером в 20:00 ч (32%; $\chi^2=96.8$, $p<0.001$). Самцы в основном концентрируются около водоёма, при этом максимально используют дневное время. Самки чаще удаляются в отдалённые лесные массивы для охоты на мышевидных грызунов, поэтому активность линейно возрастает к сумеркам.

Оценка активности в *неблагоприятных* биотопах проводилась не только с использованием фотоловушек, но и методом визуального наблюдения. Смещение пиков подвижности незначительное и изменяется не более чем на 0.5-1 час (рисунок 5).



А



Б

Рисунок 5 – Суточная активность американской норки в неблагоприятных биотопах в бесснежный (А) и снежный (Б) сезоны

В данных биотопах самцы и самки встречались одновременно, при этом доминировал полифазный тип активности. В бесснежный сезон: в 05:00 ч (13%; $\chi^2=53.2$, $p<0.001$), в 13:00 ч (14%; $\chi^2=59.9$, $p<0.001$) и в 20:00 ч (29%; $\chi^2=119.7$, $p<0.001$), а в снежный сезон особи наиболее подвижны в 04:00 ч (15%; $\chi^2=69.6$, $p<0.001$), в 12:00 ч (16%; $\chi^2=72.2$, $p<0.001$) и в 20:00 ч (32%; $\chi^2=122.9$, $p<0.001$).

Независимо от пола самцы и самки встречались в сумерки и днём, когда наиболее активны их основные объекты питания – мышевидные грызуны и птицы, в том числе синантропные виды. Тенденция повышения активности в весеннее и осеннее время также сохраняется, но её уровень значительно ниже, чем в предыдущих биотопах.

ГЛАВА 6. СОСТАВ КОРМОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ И ЕГО СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА

Рацион американской норки в модельных биотопах включает как основные компоненты (амфибии, рыбы и млекопитающие (мышевидные грызуны)), так и замещающие (рептилии, птицы, растительные корма, насекомые).

В качестве примера состава кормов и его сезонной динамики у американской норки приводятся обобщённые данные по выделенным типам биотопов.

В *оптимальных* биотопах (рр. Медведица, Б. Иргиз, Волга (окр. с. Зоркино), ввиду наличия богатых запасов потенциальных кормов, рацион американской норки состоит преимущественно из типичных компонентов: амфибий (28.5% *BIO*; 20.8% *RFO*), рыб (24.6% *BIO*; 21.6% *RFO*) и млекопитающих (мышевидных грызунов) (22.9% *BIO*; 29.4% *RFO*). В отдельные неблагоприятные сезоны может происходить уменьшение количества этих кормов, что способствует увеличению питания замещающими типами пищи (птицами, насекомыми, моллюсками и растительными кормами). Разнообразие рациона в снежный сезон уменьшается ввиду снижения доступности и численности основных объектов питания. В отдельных местообитаниях (р. Медведица) норка почти полностью переходит на питание амфибиями (до 80% рациона), так как они являются наиболее многочисленной группой животных, особенно в весенний и осенний сезоны.

В *субоптимальных* (рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое) биотопах основу питания норки составляют амфибии, рыбы и млекопитающие. Ввиду отсутствия поймы рацион претерпевает сильные изменения, например, увеличивается доля употребления амфибий (32.8% *BIO*; 28.2% *RFO*) и рыбы (29.6% *BIO*; 25.9% *RFO*). Мышевидных грызунов (17.6% *BIO*; 20.7% *RFO*) норка способна добывать только сильно отдаляясь от русла реки. Закономерно повышается доля питания замещающими кормами (птицами, рептилиями, насекомыми и растениями).

В *неблагоприятных* биотопах (пос. Лесной (окр. г. Энгельс), пруды (окр. г. Ртищево)) основными кормовыми объектами являются птицы (21.7% *BIO*; 17.6% *RFO*) и синантропные виды млекопитающих (17.7% *BIO*; 23.8% *RFO*). Важное значение имеют домашние птицы (25.6% *BIO*; 21.7% *RFO*) и кролики (19.1% *BIO*; 11.3% *RFO*), которых норка отлавливает на участках человека.

В питании самцов и самок американской норки также существуют определённые отличия. В рационе самцов преобладают рыбы (36.5% *BIO*; 30.6% *RFO*; $\chi^2=162.5$, $df=2$, $p<0.001$) и амфибии (26.1% *BIO*; 18.5% *RFO*; $\chi^2=174.3$, $df=3$, $p<0.001$). Большая часть суточного хода самцов проходит вдоль русла реки, зимой они активно обследуют промоины и пустоледицу, часто заходят в воду (Савонин, Филипьев, 2015б). Добыча мелких млекопитающих самцами происходит попутно.

В рационе самок наблюдается заметное преобладание мышевидных грызунов (39.2% *BIO*; 47.5% *RFO*; $\chi^2=172.3$, $df=2$, $p<0.001$). Расширение индивидуальных участков у данных особей происходит за счёт более глубокого проникновения в пойму. Они меньше, чем самцы, привязаны к водоёму и большую часть времени охотятся на грызунов в пойменных зарослях.

Пищевая специализация особей подтверждается и различием в ширине трофической ниши (B_A). У самок, специализирующихся на грызунах, она составляет – $B_A=0.39$, а у самцов, питающихся более разнообразной пищей – $B_A=0.51$ (Савонин, Филипьев, 2015б). Подобное распределение, вероятно, связано с физическими особенностями особей. Самцы крупнее и могут дольше находиться в воде, а значит более успешно охотиться на рыб и амфибий. Самки меньше по размерам, они хуже приспособлены к длительному пребыванию в воде, но более успешно охотятся на мышевидных грызунов (в том числе в толще снега).

На протяжении всех сезонов исследования наиболее ценными объектами по показателю биомассы являются амфибии, рыба и млекопитающие (таблица 4).

Таблица 4

Суммарная сезонная динамика кормов американской норки в модельных биотопах по индексу встречаемости (*RFO*) и биомассы (*BIO*) (с 2008 по 2016 гг.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=1172)		Лето (n=1190)		Осень (n=1287)		Зима (n=1015)	
	<i>RFO</i>	<i>BIO</i>	<i>RFO</i>	<i>BIO</i>	<i>RFO</i>	<i>BIO</i>	<i>RFO</i>	<i>BIO</i>
Растительные остатки	4.1	0.9	5.7	1.8	4.6	3.5	-	-
Насекомые	3.4	1.9	5.9	2.5	6.8	2.6	-	-
Моллюски	5.9	3.5	4.4	2.3	5.5	1.9	-	-
Рыбы	16.3	21.7	19.5	28.3	17.8	22.6	34.8	43.8
Амфибии	20.9	34.9	21.4	34.7	25.6	37.2	13.3	16.8
Рептилии	6.4	3.9	5.5	3.4	6.7	5.9	-	-
Птицы	15.3	11.4	9.6	4.6	8.6	6.4	-	-
Млекопитающие	26.1	21.3	25.9	22	22.7	19.7	50.5	38.8
Неопределённые	1.6	0.5	2.1	0.4	1.7	0.2	1.4	0.6

Из таблицы 4 видно, что наиболее основными и ценными кормовыми объектами американской норки в *весенний* сезон являются амфибии (34.9% *BIO*; 20.9% *RFO*), рыбы (21.7% *BIO*; 16.3% *RFO*) и млекопитающие (21.3% *BIO*; 26.1% *RFO*). Иногда к ним присоединяются птицы (11.4% *BIO*; 15.3% *RFO*). Остальные корма являются замещающими и появляются в рационе при недостатке вышеуказанных. *Летом* норка употребляет более разнообразные корма. Основными являются также амфибии (34.7% *BIO*; 21.4% *RFO*), рыбы (28.3% *BIO*; 19.5% *RFO*) и млекопитающие (22% *BIO*; 25.9% *RFO*). Часто хищник употребляет замещающие корма: плоды и ягоды, насекомых и птиц, так как в данный сезон они становятся одной из массовых и распространённых групп. *Осенью* рацион хищника состоит из

основных кормов: амфибий (37.2% *BIO*; 25.6% *RFO*), рыб (22.6% *BIO*; 17.8% *RFO*) и млекопитающих (19.7% *BIO*; 22.7% *RFO*). По сравнению с предыдущим сезоном увеличивается доля замещающих кормов. Зимой хищник питается преимущественно рыбой (43.8.8% *BIO*; 34.8% *RFO*) и млекопитающими (38.8% *BIO*; 50.5% *RFO*). Доля амфибий заметно снижается (16.8% *BIO*; 13.3% *RFO*). Среди данных кормов в некоторых биотопах встречаются синантропные виды.

Таким образом, доминирование того или иного типа пищи зависит от их численности в конкретном биотопе. При снижении доступности отдельных компонентов происходит их замена на другие, часто менее энергетически ценные.

ВЫВОДЫ

1. На территории севера Нижнего Поволжья для американской норки выявлено 3 группы биотопов: *оптимальные*, *субоптимальные* и *неблагоприятные*. *Оптимальными* для хищника являются местообитания, которые обладают богатой пойменной растительностью и необходимым уровнем топических и трофических ресурсов; плотность популяции здесь наиболее высокая (пр. Медведица – 4.5-5 особей/10 км, Б. Иргиз – 3.5-4 особей/10 км, Волга (окр. с. Зоркино) – 3-3.5 особей/10 км). *Субоптимальные* биотопы, где слабо развита или отсутствует пойма, норка заселяет значительно реже (пр. Даниловка – 1.8-2 особей/10 км, Ольшанка – 1.5-2 особей/10 км, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое) – 2-2.5 особей/10 км). В *неблагоприятных* биотопах (пруды окр. г. Ртищево, пос. Лесной (окр. г. Энгельс)) она селится ограниченно (1.6-2 особей/1 км²), но проявляет высокий уровень экологической пластичности.

2. Выявлены различия в размерах и динамике индивидуальных участков американской норки в *оптимальных* (от 23.6±2.8 до 47.3±2.4 га; сезонные изменения происходят разнонаправлено), *субоптимальных* (от 32.8±3.6 до 54.3±3.5; увеличение происходит вдоль русла и на значительном удалении от водоёма) и *неблагоприятных* (от 16.3±1.4 до 19.1±1.1 га; не подвергаются увеличению ввиду ограниченности занимаемой территории) биотопах. Во всех модельных местообитаниях самки во время охоты дальше отдаляются от водоёма, чем самцы.

3. В суточной и сезонной активности доминирует полифазный тип; в зимний сезон иногда он становится дифазным и монофазным (в основном у самок). У самцов и самок происходит разделение пиков активности (гетерохронность поведения), связанное с особенностями охоты и стремлением избежать прямых контактов, за исключением весеннего сезона, когда происходит поиск полового партнера. В *оптимальных* биотопах общий уровень активности составляет 25%; в *субоптимальных* он сравнительно выше (35%), хищник часто появляется в дневное время, что связано с увеличением времени на насыщение, с выходом за пределы биотопа и более тщательным обследованием территории. В *неблагоприятных* биотопах его активность в сумеречное и дневное время составляет 30%; гетерохронность поведения самцов и самок не выявлена.

4. Рацион американской норки во всех биотопах включает основные (амфибий, рыб и мышевидных грызунов) и замещающие (рептилий, птиц,

насекомых, растительную пищу и др.) компоненты питания. Амфибии и рыбы обладают значительно большим показателем относительной энергетической ценности, чем мышевидные грызуны. Для поддержания оптимального уровня жизнедеятельности норка способна переключаться между разными видами кормов, иногда выбирая более многочисленные, но менее питательные компоненты. Рацион самцов и самок совпадает по основным компонентам питания, но самцы используют более широкий спектр основных и замещающих кормов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ

1. Савонин, А. А. Особенности питания, основные и замещающие корма в рационе американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Приволжских венцов [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. — 2012. — Т. 12, № 4. — С. 81-85.

2. Беляченко, А. В. Многолетняя динамика амфибионтных позвоночных в питании американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) как показатель влияния Волгоградского водохранилища на прибрежные экосистемы [Текст] / А. В. Беляченко, А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Современная герпетология. — 2014. — Т. 14, № 3-4. — С. 87-91.

3. Савонин, А. А. Сезонная динамика размеров индивидуального участка самцов и самок американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Саратовской области [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. — 2015. — Т. 15, № 1. — С. 106-111.

4. Савонин, А. А. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в прибрежной зоне р. Б. Иргиз [Текст] / А. А. Савонин, Г. В. Шляхтин, А. О. Филипьев // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. — 2015. — Т. 15, № 3. — С. 95-102.

5. Беляченко, А. В. Американская норка (*Neovison vison* Schreber, 1777) в пойменных и прибрежных экосистемах Волгоградского водохранилища: сезонные изменения пространственной структуры, питания и временной активности [Текст] / А. В. Беляченко, А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Поволжский экологический журнал. — 2015. — № 3. — С. 338-351.

Публикации в сборниках материалов научных конференций и других научных изданиях

6. Савонин, А. А. Особенность питания и стратегия выбора кормовых объектов американской норкой (*Neovison vison* Schreber, 1777) в Красноармейском районе Саратовской области [Текст] / А. А. Савонин // Исследования молодых

учёных в биологии и экологии: сб. науч. тр. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2011. — С. 107-110.

7. Савонин, А. А. Отличительная особенность питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в Красноармейском районе Саратовской области [Текст] / А. А. Савонин // Приволжский научный вестник. — 2012. — Т. 3, № 7. — С. 3-6.

8. Савонин, А. А. Особенность питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в Красноармейском районе г. Саратова [Текст] / А. А. Савонин // Исследования молодых учёных в биологии и экологии: сб. науч. тр. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та., 2012. — С. 97-100.

9. Савонин, А. А. Особенности летнего питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на водоёмах различного типа [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Экологический сборник 4: Труды молодых учёных Поволжья. — Тольятти: Кассандра, 2013. — С. 156-160.

10. Савонин, А. А. Сезонная динамика питания американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Волгоградского водохранилища [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Самарская Лука: проблемы глобальной и региональной экологии. — 2014. — Т. 23, № 2. — С. 201-208.

11. Савонин, А. А. Сравнительная характеристика сезонного изменения индивидуальных участков американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на малых реках Саратовской области [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Ареалы, миграции и др. перемещения животных. Материалы междунар. науч.-практ. конф. — Владивосток: Из-во Рея, 2014. — С. 288-291.

12. Савонин, А. А. Суточная активность американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в пойме реки Медведица. Традиционные и новые методы исследования [Текст] / А. А. Савонин // Исследования молодых учёных в биологии и экологии: сб. науч. тр. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2014. — С. 92-96.

13. Савонин, А. А. Суточная активность американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в пойме р. Медведица [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Экологический сборник 5: Труды молодых учёных Поволжья. — Тольятти: Кассандра, 2015. — С. 322-325.

14. Савонин, А. А. Особенности зимнего питания самцов и самок американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) в пойме р. Медведица [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Современные проблемы зоологии и паразитологии. Материалы VII междунар. науч. конф. «Чтения памяти проф. И. И. Барабаш-Никифорова». — ВГУ: Воронеж, 2015. — С. 224-228.

15. Савонин, А. А. Различия индивидуальных участков самцов и самок американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) на территории Саратовской области [Текст] / А. А. Савонин, А. О. Филипьев // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Материалы 6-ой междунар. науч. конф. — Реутов: Из-во Эра, 2015. — С. 291-294.