

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского»

На правах рукописи



Савонин Алексей Александрович

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

03.02.08 – экология (биологические науки)

Диссертация
на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., профессор Г. В. Шляхтин

Саратов – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (<i>NEOVISON VISON</i> SCHREBER, 1777) (обзор литературы).....	9
1.1 Систематическое положение, морфология, ареал и акклиматизация, особенности размножения	9
1.2 Особенности структуры индивидуальных участков американской норки, форма и размеры, основные элементы	13
1.3 Суточная и сезонная активность американской норки.....	17
1.4 Состав рациона и кормовые предпочтения американской норки.....	21
1.5 Практическое значение, враги и болезни	25
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	28
2.1 Объём исследованного материала.....	28
2.2 Методы идентификации, изучения структуры индивидуальных участков, сезонной и суточной активности и плотности популяции американской норки.....	29
2.3 Изучение рациона питания американской норки (сбор и камеральная обработка материала)	33
2.4 Методы анализа ширины пространственной и трофической ниш, индексы встречаемости и биомассы.....	37
ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ.....	41
3.1 Типология местообитаний, учёт плотности популяции американской норкой.....	41
3.2 Ландшафтно-географическая характеристика районов исследования	45
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ	57

4.1 Структура индивидуальных участков американской норки в модельных биотопах	57
4.2 Сезонная динамика размеров индивидуальных участков американской норки.....	61
ГЛАВА 5. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ.....	71
5.1 Применение метода дистанционного наблюдения при изучении экологии американской норки.....	71
5.2 Суточная и сезонная активность американской норки	76
ГЛАВА 6. СОСТАВ КОРМОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ И ЕГО СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА.....	98
6.1 Основные компоненты рациона и его сезонная динамика в модельных биотопах	98
6.1.1 Состав кормов в оптимальных биотопах	99
6.1.2 Состав кормов в субоптимальных биотопах.....	109
6.1.3 Состав кормов в неблагоприятных биотопах	118
6.2 Гендерные отличия состава кормов американской норки.....	121
6.3 Значимость компонентов рациона американской норки в модельных биотопах	124
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	128
ВЫВОДЫ	130
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	132

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Инвазивные виды в настоящее время рассматриваются в качестве одной из основных причин антропогенных изменений среды обитания и трансформации биоразнообразия региональных экосистем (Терновский, 1958; Дгебуадзе, 2002; Туманов 2003; Данилов, 2009; Macdonald, Harrington, 2003; Jędrzejewska et al., 2004; Clout, Williams, 2009; Valenzuela et al., 2013 и др.). Биологические инвазии могут представлять определенную угрозу естественным процессам развития природных сообществ. Особую роль в этом процессе играют хищники-интродуценты, которые способны оказывать существенное воздействие не только на аборигенные виды, но и на их добычу. Такое влияние может привести к локальному снижению численности или исчезновению некоторых видов (Sidorovich, 2001; Courchamp et al., 2003; Delibes et al., 2004 и др.).

Важным компонентом фаунистических комплексов и биоиндикаторами состояния природной среды являются мелкие хищники, в частности, куньи. Они представляют особый интерес как одна из наиболее широко распространенных групп животных. Американская норка (*Neovison vison* Schreber, 1777) является одним из многочисленных инвазивных хищников Европы и Азии (Bonesi, Palazon, 2007; Nentwig et al., 2010). На территории бывшего СССР её акклиматизация началась в 1933 г. После локального высвобождения из отдельных зверопитомников она начала успешно осваивать аборигенные экосистемы СССР и РФ. Трудность изучения её экологии связана со скрытым образом жизни, что в свою очередь обуславливает использование специальных методов сбора и обработки первичных данных (Туманов, Зверев, 1986; Сидорович, 1995, 1997). Изучению экологии американской норки в СССР и РФ посвящено много работ (Попов, 1941; Данилов, Туманов, 1976; Соколов, Рожнов, 1979; Сеницын, 1992; Терновский, Терновская, 1994; Дубинин, 1995; Данилов, 2009; Киселёва, Сорокин, 2013 и др.). На территории севера Нижнего Поволжья исследования

экологии хищных млекопитающих (в том числе американской норки) проводились периодически (Филипьев, Беляченко, 2005; Филипьев, 2006, 2012; Чашухин, 2009).

В проведённых исследованиях было показано, что экологические особенности американской норки имеют определённые региональные отличия. До настоящего времени на севере Нижнего Поволжья многие вопросы адаптивных особенностей хищника такие как стратегии формирования и динамики индивидуальных участков, суточной и сезонной активности, 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 для американской норки. Полученные данные позволят глубже понять стратегию поведения инвазивного амфибионтного хищника, выявить его преимущества в конкурентной борьбе с аборигенными видами, которые позволяют ему эффективно использовать доступные ресурсы местообитаний.

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 изменения суточной и сезонной активности американской норки в оптимальных, субоптимальных и неблагоприятных биотопах.

5. Установить состав основных и замещающих объектов питания хищника и их сезонную динамику; выявить относительную энергетическую ценность элементов рациона.

Научная новизна. Впервые адаптивные особенности американской норки на севере Нижнего Поволжья исследовались дистанционно-техническими средствами при помощи фотоловушек и GPS-навигации. Выявлены экологические 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 различных 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 околородных 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 ввиду возрождения охотничьих хозяйств и звероферм. 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.

Американская норка считается одним из приоритетных объектов при исследовании и контроле инвазивных видов (в рамках научно-исследовательской программы МСОП «Биологические последствия глобальных изменений») (Dergunova et al., 2012). Многолетнее изучение её адаптивных особенностей

способствует определению основ инвазивного процесса других животных, что позволит избежать ликвидации аборигенных и чужеродных видов (Дгебуадзе, 2014). Полученные данные также используются при подготовке теоретических курсов экологии мелких хищных и применения современных технических средств полевых исследований на биологическом факультете СГУ имени Н. Г. Чернышевского.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. По типу биотопической приуроченности у американской норки выделяются оптимальные, субоптимальные и неблагоприятные места её обитания. Наибольшая плотность популяции хищника характерна для оптимальных биотопов. В неблагоприятных местообитаниях норка имеет невысокую плотность и селится ограниченно.

2. Индивидуальные участки американской норки изменяются в зависимости от трофических и территориальных ресурсов биотопов. Расширения участков в оптимальных местообитаниях разнонаправлены, а в субоптимальных идут вдоль русла водоёмов и с сильным 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. В оптимальных и субоптимальных биотопах проявляется гетерохронность активности самцов и самок американской норки.

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 174 источника, из которых 79 на иностранных языках. Текст изложен на 151 странице, содержит 33 рисунка и 16 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.).

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

(обзор литературы)

Американская норка является одним из самых известных и распространённых инвазивных видов на территории нашей страны. Первоначально необходимо указать на отличия в использовании понятий чужеродный и инвазивный виды. *Чужеродные виды* (alien species) – это виды, натурализовавшиеся за пределами своего естественного (исторического) ареала. *Инвазивные виды* (invasive species) – это натурализовавшиеся виды, которые нанесли существенный ущерб аборигенным видам и экосистемам (Дгебуадзе, 2011, 2014). В данной работе используется термин *инвазивный вид*, ввиду того, что он наиболее полноценно описывает ситуацию с изучаемым хищником, указывая на его негативное воздействие.

Обладая высоким уровнем экологической пластичности, эвритрофностью и физическим преимуществом по отношению к другим околотовным хищникам американская норка существенно изменила эволюционно сложившийся стереотип взаимоотношений и структуру гильдии кунных в большинстве околотовных экосистемах.

1.1 Систематическое положение, морфология, ареал и акклиматизация, особенности размножения

Систематическое положение. Систематика объекта исследования представлена по А. А. Аристову и Г. Ф. Барышникову (2001):

Класс – Mammalia L., 1758 (Млекопитающие)

Подкласс – Theria Parker et Haswell, 1879 (Настоящие звери)

Инфракласс – Placentalia Gill, 1872 (Плацентарные)

Отряд – Carnivora Bowdich, 1821 (Хищные)

Подотряд – Fissipedia Blumenbach, 1791 (Настоящие хищные)

Семейство – Mustelidae Fischer, 1817 (Куньи)

Род – *Neovison* Baryshnikov et Abramov, 1997 (Американские норки)

Вид – *Neovison vison* Schreber, 1777 (Американская норка)

До недавнего времени отечественные зоологи придерживались общепринятой классификации и относили американскую норку к роду *Mustela*, отряду Хищные (Carnivora), семейству Куньи (Mustelidae) (Гептнер, 1972). Довольно долго хищника объединяли даже в один подрод и вид с европейской норкой (*Mustela lutreola novikovi* L., 1761). Но установленные отличия строения черепа и зубной системы, а также данные биохимических, цитогенетических и молекулярных исследований указывают на их давнюю филогенетическую разобщенность (Аристов, Барышников, 2001).

Современные исследования полиморфизма ДНК американской норки установили макроморфологические особенности гибридизации в некоторых частях естественного ареала вида (Kidd, 2008; Tamlin et al., 2009; Zalewski et al., 2011). На основании морфометрических и генетических методов в настоящее время выделяют род норки американские (*Neovison* Baryshnikov et Abramov, 1997) и вид норка американская (*Neovison vison* Schreber, 1777). Также было установлено, что изменчивость вида связана с гибридизацией вольно живущих и разводимых зверей (Кораблёв, 2012). Большинство современных особей хищника довольно сильно отличаются от родственников из Северной Америки ввиду смешанного происхождения и возможного спаривания с селекционными породами (Аристов, Барышников, 2001).

Морфология. Внешний облик американской норки сходен с европейской, но она немного крупнее (длина тела до 50 см, масса до 2 кг). Хвост длиннее, до 25 см, т.е. составляет половину длины туловища. Плохо развита плавательная перепонка (рисунок 1.1). Тон зимнего меха коричневый, разной интенсивности – от чёрного до светло-коричневого. Окраска неравномерная, нижняя сторона несколько светлее верхней. Ость блестящая, от тёмно-коричневого до чёрного

цвета, прямая и упругая, но не грубая. Пуховые волосы волнистые, серо-коричневые с голубоватым оттенком. Хвост иногда почти чёрный. Подбородок и нижняя губа всегда белые (Новиков, 1956).



Рисунок 1.1 – Внешний вид американской норки (по Новикову, 1956)

Череп американской норки вытянутый и уплощённый, с расширенной мозговой коробкой. Заглазничное сужение хорошо выражено: наименьшая ширина черепа позади заглазничных отростков заметно меньше ширины межглазничного пространства. Скуловые дуги широкие, но значительно тоньше в средней части. Сосцевидные отростки хорошо развиты и сливаются с нижним отделом сильно развитого затылочного гребня. Стреловидный гребень слабо развит. Барабанные камеры уплощённые: отношение ширины к длине в среднем 1:1.5. Отношение основной длины черепа к длине барабанной камеры значительно колеблется – от 3.5 до 4.1 (в среднем 3.7) (Круик, 1989).

Os penis значительно крупнее, чем у европейской норки; для него характерна боковая уплощенность основания. Основная треть кости также уплощена с боков. Посредине имеется короткий желобок. Конец резко изогнут вверх в виде ложечки. Наибольшая длина у взрослых самцов 44.6 мм (39.9-49.7 мм), молодых – 41.7 мм (37.9-45.2 мм), ширина основания *os penis* 4.4 мм (2.9-5.4 мм), высота – 5.8 мм (4.4-6.8 мм) (Попов, 1941; Новиков, 1956).

Ареал обитания, акклиматизация. Естественный ареал норки занимает большую часть Северной Америки. Северная граница идёт по северному побережью материка; западная – по Тихоокеанскому побережью на юг до Сан-Франциско; восточная – по Атлантическому побережью; южная граница – по побережью Мексиканского залива. Встречается также в Европе: Австрии, Франции, Германии, Польше, Испании, Чехии, Швеции, Швейцарии. Широко распространена в Западной Белоруссии, Украине и Казахстане (Bonesi, Palazon, 2007).

Начиная с 1933 г. американские норки активно выпускались практически на всей территории нашей страны: в европейской части России, Сибири, Дальнем Востоке и на Кавказе. К началу 60-х гг. прошлого столетия на этих территориях образовались довольно крупные популяции интродуцированного хищника, что стало причиной снижения численности некоторых аборигенных видов (европейской норки, обыкновенного хоря). Основные места выпуска на территории РФ: Архангельская, Волгоградская, Воронежская, Иркутская, Кемеровская, Новосибирская, Мурманская, Омская, Саратовская, Свердловская, Тюменская, Челябинская области, Башкортостан, Карелия и Татарстан. Крупные популяции образовались на Камчатке и Амуре в результате намеренного выпуска. На Кавказе выпускали в Северной Осетии и Грузии. Наиболее северные места – Кольский полуостров, низовье Северной Двины, устье Оби, верховье Колымы и Анадыря. В Западной Сибири ареал доходит почти до степной зоны. Довольно крупная и сплошная популяция хищника имеется на Дальнем Востоке, где для неё самые оптимальные условия местообитания. Здесь в результате локальной конкуренции численность европейской норки сократилась до критического уровня, вследствие чего местные популяции данного вида остались только на европейской части России (Гептнер, Слудский, 1972).

Размножение американской норки изучено довольно хорошо, ввиду разведения её на зверофермах. Половая зрелость наступает на первом году жизни. В это время (начало марта) увеличивается подвижность особей с целью поиска

партнера. К этому моменту семенники увеличены, а в их канальцах идёт активный сперматогенез. Развитие зародышей происходит с кратковременной диапаузой, которая зависит от времени спаривания. Согласно данным М. Д. Абрамова (1961), у особей спаривание которых произошло 16-28 февраля, беременность может продолжаться 65-70 дней, а после 8 марта – 50-60 дней. Щенение в конце апреля.

Важная особенность размножения норки – это задержка имплантации зародышей. Благодаря этому вид наиболее адаптирован для освоения северных территорий. Ввиду того, что период между спариванием и последующей имплантацией оплодотворённой яйцеклетки удлиняется с увеличением светового дня, диапауза в высоких широтах становится больше и вследствие чего происходит задержка появления детёнышей до более позднего и благоприятного времени (Murphy, Sames, 1974).

1.2 Особенности структуры индивидуальных участков американской норки, форма и размеры, основные элементы

Большинство животных сосредотачивают свою деятельность по сбору пищи, спариванию и уходу за потомством в более или менее ограниченной территории, называемой индивидуальным участком (Наумов, 1963). Эффективное потребление ресурсов этой территории возможно только в том случае, когда преимущества, получаемые при их использовании, превышают затраты, связанные с поиском (Davies, 1978; Macdonald, 1983; Powell, 2000; Begon et al., 2006).

Американская норка, как в Северной Америке, так и в России, является характерным обитателем небольших лесных водоёмов с подмытыми обрывистыми берегами, сильно захламлёнными буреломами и поросшими кустарниками, с отдельными омутами и незамерзающими на зиму быстринами.

Согласно классификации местообитаний американской норки, которая была разработана Д. В. Терновским (1958), выделяются:

1. Хорошие угодья – это берега хорошо защищённые, обрывистые, покрытые лесом с большим количеством валежника, хорошим подлеском и обилием мышевидных грызунов.

2. Удовлетворительные угодья – отличаются мало благоприятными гнездовыми и защитными условиями; берега слабо облесены и мало захламлены.

3. Плохие угодья, как правило, бедны мышевидными грызунами и рыбой, а на водоёмах нет подлёдных пустот и мало полыней.

Угодья первого и второго типов преобладают в нижнем и среднем течении рек, третьего – в верховьях рек.

Современные данные по экологии американской норки в различных биотопах носят эпизодический характер и не несут сравнительной характеристики, в результате чего нет объективной оценки предпочтения того или иного местообитания хищника в зависимости от типа водоёма. Единственная работа по этому вопросу была проведена В. Е. Сидоровичем (1997) в Белоруссии.

В его работе приведена следующая классификация местообитаний американской норки:

- крупные реки с широкими сильно заболоченными поймами; крупные реки со сравнительно узкими и менее заболоченными поймами;
- средние реки с широкими сильно заболоченными поймами; средние реки со среднеобводнёнными поймами, а также средние реки с узкими поймами;
- малые реки с узкими поймами или без поймы;
- осушительные каналы сельскохозяйственной мелиорации; каналы различного назначения (судоходные, водопроводящие) и карьеры;
- водохранилища; искусственные озёра и пруды;
- урбанизированные биотопы.

Американская норка в ходе акклиматизации и экспансии занимает водоёмы с учётом их экологической ёмкости. Высокий уровень плотности вида зависит от

обилия пойменных водоёмов и лесистости. Именно в широкой и заболоченной пойме, открытой или поросшей лесом, популяции норки наиболее многочисленны. В менее заболоченных районах плотность хищника будет зависеть от численности основных объектов питания (амфибий, рыб, мышевидных грызунов). Немаловажное значение имеют гидрологический режим, сезонность, обилие снежного покрова и уровня воды.

Интерференция со стороны конкурирующих видов, таких как выдра, не характерна для большинства водоёмов, а встречается только на медленнотекущих реках, где популяции норки невелики (McDonald et al., 2007). Существует ещё и некоторая зависимость выбора местообитания и его размера от наличия/отсутствия бобра. Хотя данный факт отмечен только для территории Западной Белоруссии (Сидорович, 1997).

Размер индивидуальных участков американской норки описан во многих отечественных и зарубежных работах. В. Г. Гептнер и А. А. Слудский (1972) считают, что участок обитания американской норки составляет около 16 га, с сезонным колебанием от 10 до 30 га. В северо-западном регионе России размеры участка норки не превышают 10-15 га (в отдельных случаях до 20 га). Кроме этого отмечено, что в снежные и неблагоприятные сезоны участки могут закономерно увеличиваться (Туманов, Смелов, 1980). В Белоруссии в результате многолетних исследований местообитаний хищника было выявлено, что размер участка может составлять от 5 до 35 га для разных типов водоёмов (Сидорович, 1997; Sidorovich, 2000; Polozov et al., 2010). J. Zabala с соавторами (2007) проводили исследования участков норки с помощью GPS-трекинга в Испании. По их результатам размеры варьируют от 7 до 28 га в зависимости от сезонов года и половой принадлежности. Подобные данные приводят в своих работах D. W. MacDonald и L. A. Harrington (2003) для США, Новой Зеландии; M. Brzeziński с соавторами (2010) для Европы. В Татарстане участок составляет не более 25 га (Попов, 1949). Всеми авторами отмечается значительная сезонная динамика размеров участка, а также их вариация у животных разного пола и возраста. Некоторые особенности

индивидуальных участков американской норки на территории севера Нижнего Поволжья были рассмотрены А. О. Филипьевым (2012). Он указывает, что размер участка варьируется от 8 до 60 га, в среднем 25 га. Высказывается предположение возможного увеличения участка в снежный сезон.

На малых реках и ручьях хищник занимает 1.5-2 км участки вдоль русла. На крупных и средних реках длина занимаемого самцами русла в среднем составляет 1.8-2.6 км, самками – 0.7-1.5 км. Самцы, как правило, занимают площадь в 2-2.5 раза больше, чем самки. На размеры индивидуальных участков существенное влияние оказывает наличие заболоченных участков и стариц. В бесснежные сезоны происходит закономерное уменьшение площади участка. Самцы обычно занимают участки вдоль берега, а в пределах этой территории могут располагаться меньше по размерам участки самок; границы участков особей одного пола перекрываются очень редко, а перекрытие территории самцов и самок встречается чаще и варьируется в широких пределах (Mitchell, 1961; Gerell, 1968). Иногда при ухудшении условий обитания в снежный период происходят сезонные перекочевки норок. Зимой хищник обитает на непромерзающих водотоках, а летом занимает все доступные водоёмы (Попов, 1949; Данилов, Туманов, 1976).

В результате активной деятельности человека, выраженной в вырубке лесов под сельскохозяйственные угодья и поселения, осушительная мелиорация и химическое загрязнение приводят к серьёзным изменениям естественной среды обитания. При этом доступность территории пригодной для большинства животных резко сокращается. В этом отношении американская норка оказалась успешным хищником. Благодаря широкой экологической пластичности она активно приспосабливается к изменяющимся условиям среды. Известны случаи обитания норки в границах застроек, вблизи жилищ человека, около освоенных земельных участков (Новиков, 1956; Туманов, Смелов, 1980; Терновский, Терновская, 1994).

Норка устраивают норы, как правило, в полостях между корнями, среди упавших деревьев, в зарослях кустарника; редко занимает норы других видов (лисиц, барсуков). Для нор характерно извилистость ходов и большое количество входных отверстий (6-8). Норы расположены вблизи водоёмов на расстоянии не более 50-100 м. На участке обитания зверька, обычно, имеется 1-3 регулярно посещаемые норы, в которых он остаётся и на днёвку. Более того, норка не бросает их даже будучи потревоженной. Помимо основных нор, которые, по всей вероятности, являются гнездовыми, хищник имеет еще несколько дополнительных укрытий. Гнездовая камера имеет форму полусферы. Она выстлана сухой травой, листьями, перьями птиц, шерстью и обрывками шкурок мышевидных грызунов. Внутренний диаметр гнезда составляет 20-35 см, а толщина стенки достигает 7-10 см. Важно отметить, что при повторном заселении участков хищник занимает те же убежища (Данилов, Туманов, 1976).

На сегодняшний момент единой общепринятой типологии структуры индивидуального участка хищных млекопитающих не существует. В нескольких работах приводится технология выделения зон индивидуального участка, но в основном для разных представителей семейства Псовые (Canidae) (Эрнандес-Бланко и др., 2005; Daniels, Bekoff, 1989; Zabala et al., 2007; Brzeziński et al., 2010). Как правило, используется стандартное трехзонное дробление индивидуального участка, отличающееся только терминологией отдельных его элементов.

1.3 Суточная и сезонная активность американской норки

Особенности активности животных в течении суток, включая изменения этой переменной по сезонам и годам, является одной из самых важных и сложных проблем этологии животных.

При изучении суточной и сезонной активности важно выяснить не только типичную картину поведения животных, особенности времени сна и бодрствования, способы и время охоты, выделения границ индивидуального

участка и др., но также определить модель поведения, используя её для оценки разделения экологической ниши, межвидовой и внутривидовой конкуренции между симпатрическими видами. Выявление закономерностей суточной активности является не только фундаментальным вопросом экологии, но имеет и важное прикладное значение. Обладая этой информацией, можно лимитировать негативное воздействие человека на животных путём синхронизации поведения особей и его модифицирующей деятельности.

Типичная активность животного характерна в период отсутствия внешних раздражающих факторов. В это время особь охотится, маркирует участок или выполняет другие важные для гомеостаза популяции действия. Стереотип поведения для определённого вида, обусловленный циркадным ритмом, позволяет ему приспособливаться к условиям среды обитания. Однако при расселении и интродукции происходит изменение географических условий, меняется состав рациона, ритмика дня и ночи, в результате чего стереотип поведения, выработанный за длительное время, может стать ограниченным или даже опасным. В последствии происходит медленная десинхронизация физиологического ритма с местным астрономическим временем, вследствие чего расширение ареала некоторых видов может оказаться ограниченным. В данном аспекте изучаемый хищник показывает высокий уровень пластичности и адаптации, ввиду успешного расселения и освоения чужеродных для него биотопов (Gerell, 1969; Dunstone, Birks, 1985; Harrington, Macdonald, 2008).

Циркадные ритмы американской норки, как и большинства куньих, коррелируют с длиной светового дня (Ewer, 1968), которая является основным фактором, влияющим на модель поведения мелких хищников (Aschoff, 1966). Другими абиотическими и биотическими причинами изменения поведения являются: температура (Ewer, 1968; Richardson et al., 1987; Buskirk et al., 1988; Jedrzejewski et al., 2000; Zalewski, 2006), физиологическая активность хищника (Powell, 1973; Richardson et al., 1987), численность добычи (Gerell, 1969; Zielinski et al., 1983), а также пол и возраст животного (Zalewski, 2006).

Большинство авторов отмечают для этого хищника сумеречную или ночную активность: R. Gerell (1969) в Швеции; S. Halle и N. C. Stenseth (2000) в США; J. D. S. Birks и I. J. Linn (1982) и N. Yamaguchi с соавторами (2003) в Великобритании. Но имеется ряд работ, описывающих активное поведение норки в светлое время суток: J. Niemimaa (1995) в Финляндии; I. Zuberogitia с соавторами (2006) и P. García с соавторами (2009) в Испании; J. Zschille с соавторами (2010) в Германии.

На территории нашей страны данный аспект экологии хищника изучался в северо-западном регионе П. И. Даниловым и И. Л. Тумановым (1976), на территории Сибири Д. В. Терновским и Ю. Г. Терновской (1994), а также Н. В. Киселевой (2013) на Южном Урале. На юго-востоке России исследования подобного рода проводились А. О. Филипьевым (2012), который отмечает в основном сумеречную активность хищника, а дневное время он проводит в убежище. В снежный период выделяется только утренняя и вечерняя фаза активности. Гендерные отличия в поведении не отмечаются.

В большинстве литературных источниках для большинства хищных (в том числе куньих) описывается полифазный тип активности, т.е. неоднократное чередование фаз деятельности и покоя (Соколов, Кузнецов, 1978). Между тем, в переходные сезоны можно выделить дифазный (две фазы активности, две фазы покоя) и монофазный (одна фаза активности, одна фаза покоя) типы. Например, в южной части Англии норка активна с 8 до 16 ч, а ночью и в сумерки активность резко снижается (Harrington, Macdonald, 2008). В прибрежной зоне той же Великобритании активность в основном ночная, которая описана как для самцов, так и для самок (Dunstone, Birks, 1983; Dunstone, 1993). В Финляндии для хищника характерна преимущественно ночная активность и сразу после заката, но в отдельных случаях, временные рамки изменяются, например, при понижении температуры (Gerell, 1969; Dunstone, 1993; Niemimaa, 1995; Larivière, 1999). В принципе большинство учёных все же отмечают типичную сумеречную активность хищника (Данилов, Туманов, 1976; Терновский, Терновская, 1994;

Dunstone, 1993; Dunstone, Birks, 1985; Niemimaa, 1995; Palazón, Ruiz-Olmo, 1995; Zuberogoitia et al., 2006; Harrington, Macdonald, 2008; Harrington et al., 2009; Киселёва, 2011).

В исследовании, проведенном R. Gerell (1969) в Швеции, показано, что активность норки в основном связана с жизнедеятельностью их потенциальных жертв. Например, сумеречная активность полёвок и мышей способствовали увеличению встреч хищника в тёмное время суток. При снижении популяции данных видов смещалась и картина активности, ввиду чего норка часто встречалась в светлое время суток. Так, N. Dunstone (1993) указывал на заметное снижение активности норки при частых контактах с другими особями и видами, и влияния межвидовой конкуренции. При увеличении контактов с выдрой циркадный ритм может сместиться на несколько часов. В одном из исследований S. Wellman и J. Haynes (2009), проведенном в естественном ареале американской норки (в Северной Америке), было показано, что 60% времени хищник был активен в тёмное время суток, а всё остальное время было разделено на период «покоя» и отдельные случайные «действия» в дневное время. Такая модель поведения хищника была характерна практически для всех биотопов и связана с повышением активности мышевидных грызунов в сумеречное время.

Влияние половой принадлежности животного при определении суточной активности животных неоднозначно. В большинстве случаев таких отличий нет. Однако в период гона и дальнейшего размножения самки с детёнышами меньше времени проводят вне убежища, выходя из него только ночью на непродолжительный промежуток времени (Halle, Stenseth, 2000). В то время как самцы сохраняют свою типичную активность нередко встречаясь в дневные часы.

Снижение активности также, вероятно, может быть связано с сезонностью. При понижении температуры и наступления зимы активность хищника довольно сильно изменяется. Независимо от пола норка часто наиболее активна в светлое время суток, так как требуется больше времени для нахождения пищи и

насыщения. В сумерках и ночью, при резком снижении температуры, большую часть времени животное проводит в убежище (Niemimaa, 1995).

Используя классическую трактовку экологической ниши, циркадные ритмы животного выходят на главную позицию при совместном использовании территории разными видами или же имеющие сходный состав рациона, что в свою очередь приводит к повышению риска межвидовой конкуренции. В случае внутривидовой конкуренции происходит деление ниши по переменной времени, благодаря чему особи испытывают меньшее количество контактов между собой и, следовательно, снижают её уровень.

1.4 Состав рациона и кормовые предпочтения американской норки

Рацион американской норки подвержен значительной изменчивости. В основном норка селится в биотопах с многочисленными водоёмами, на заболоченных участках. Наиболее благоприятна неровная пойма с понижениями и поросшими лесом возвышениями, не полностью затапливаемая в паводок (Сидорович, Лаужель, 1995). В результате в дополнение к основным объектам питания (рыбы, амфибии, речные раки и др.) появляются разнообразные потенциальные наземные жертвы, такие как мелкие грызуны и насекомоядные, птицы (Опарин, 2005). Часто весной американская норка выселяется на низинные болота, где проводит весь бесснежный сезон и питается мелкими гидрофильными видами грызунов: водяной полёвкой (*Arvicola terrestris* L., 1758), полёвкой-экономкой (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776) и тёмной полёвкой (*Microtus agrestis* L., 1761) (Birks, Dunstone, 1985; Jedrzejewska et al., 2001).

На территории севера Нижнего Поволжья оценка рациона хищника проведена А. О. Филипьевым (2012), но в работе приводится только встречаемость основных компонентов рациона, без привлечения современных методик оценки относительной энергетической ценности кормов.

В большинстве случаев, рацион норки состоит преимущественно из рыбы, амфибий, мелких и средних млекопитающих. Остальные группы, такие как рептилии, птицы, ракообразные и другие беспозвоночные, а также растительные корма, составляют лишь часть их рациона (Birks, Dunstone, 1985; Ferreras, Macdonald, 1999; Macdonald, Harrington, 2003). При возможном снижении численности одной из основных групп жертв восполнение рациона происходит за счёт большего потребления второстепенных групп кормов. Главной особенностью в питании американской норки является круглогодичная относительно большая численность и биомасса основных кормовых объектов (особенно мышевидных грызунов), а также, что важнее, их круглогодичная доступность для хищника. Заметным компонентом и не менее значимым в питании американской норки являются насекомые и растительные корма, которые норка употребляет в бесснежное время года (Чащухин, 2009; Киселёва, Сорокин, 2013).

Видовой состав рациона хищника довольно разнообразен. Кроме большого разнообразия мышевидных грызунов довольно важное значение в питании имеют насекомые – жёсткокрылые (Coleoptera L., 1758), прямокрылые (Orthoptera Latreille, 1793), пластинчатоусые (Scarabaeidae Latreille, 1802) и др. Зимой добывают мелких лесных птиц, а летом водоплавающих и болотных. Норки, поселившиеся около жилья человека, охотятся на синантропные виды птиц и млекопитающих, а также нападают на домашнюю птицу (Туманов, Смелов, 1980). В рационе американской норки при её обитании около различных прудов и крупных водохранилищ часто встречаются чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768), лягушки остромордая (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и озёрная (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) (Никифоров и др., 1991; Bonesi et al., 2004; Jedrzejewska et al., 2004; Valenzuela et al., 2013).

Видовой состав рыб в рационе американской норки довольно разнообразный – более 14 видов, среди них доминируют окунь (*Perca sp.* L., 1758), плотва (*Rutilus sp.* Rafinesque, 1820), ёрш (*Gymnocephalus cernuus* L., 1758);

каrp (*Cyprinus carpio* L., 1758); судак (*Sander sp.* Oken, 1817) и сельдь (*Clupea sp.* L., 1758). Однако эти сведения являются обобщёнными ввиду того, что на конкретных биотопах в питании американской норки обычно встречаются всего лишь несколько (1-6) видов рыбы. Широкая диета норки также позволяет использовать различные места для питания, но это зависит в большей степени от конкуренции и обилия, чем от доступности ресурсов, поэтому хищник часто оказывается привязанным к воде (Bonesi, Palazon, 2007).

Необходимо отметить, что американская норка при активном внедрении в различные среды обитания активно способствовала уменьшению численности местной фауны (Barreto et al., 1998; Previtali et al., 1998; Ferreras, Macdonald, 1999; Manchester, Bullock, 2000). Наиболее заметной из них является полёвка, для которых норка считается второй по значимости причиной снижения численности после сельскохозяйственной деятельности человека (Rushton et al., 2000; Mcdonald et al., 2007).

Рацион хищника подвержен значительным сезонным изменениям. Летом почти в 2 раза реже встречаются грызуны, чем зимой – 32.3% и 64.9%, соответственно, а амфибии более чем в два раза чаще – 40.8% и 16.2%, соответственно. Рыбы в рационе также снижаются в летний период (14.6%), по сравнению с зимним (23%); часто норка переключается на питание ракообразными (Данилов, Туманов, 1976). Во время сильных заморозков рацион норки состоит в основном из рыбы, птиц и млекопитающих, а во время оттепелей – амфибий и реже млекопитающих (Skierczynski, Wisniewska, 2010).

Следует отметить ещё одну существенную особенность питания американской норки – значительно большее потребление хищником млекопитающих в зимний период, особенно мышевидных грызунов. Из-за ледостава, низкой температуры воздуха и воды сильно осложнена добыча корма в водной среде. В сильные морозы при обитании у медленнотекущих рек или озёр, доля мелких млекопитающих в рационе американской норки может достигать 92-100%. Это характерная черта полуводного хищника, способствующая увеличению

шансов в конкурентной борьбе не только с европейской норкой, но и другими хищниками, заселяющими берега водоёмов (Sidorovich et al., 2010).

Возможная специализация американской норки на мелких млекопитающих в основном наблюдается в низинных болотах в бесснежное время года или в период сильных морозов. Потребление мелких млекопитающих, с учётом экологической пластичности хищника, расширяет доступную трофическую нишу и вследствие чего обеспечивает возможность использования большего количества различных биотопов (Сидорович, 1997). С другой стороны, D. Fischer с соавторами (2009) указывают на специализацию норки на каменных раках (*Austropotamobius torrentium* Schrank, 1803) в Чехии на крупных и средних реках. Ракообразные были наиболее частым источником питания для норки, а затем идут млекопитающие, амфибии и рыбы. Эти четыре категории пищи вместе сформировали около 92% всей диеты хищника, а птицы, насекомые и растения имели второстепенное значение. Ракообразные были представлены в 82% всех собранных помётов норки. На основании собранных материалов каменные раки представлены от 55 до 60% от общей биомассы добычи норки. Среди рыб, наиболее распространенной добычей был обыкновенный подкаменщик (*Cottus gobio* L., 1758), представленный в 41% образцов. Среди других добыч рыбы были виды, характерные для водохранилищ и прудов – речной окунь (*Perca fluviatilis* L., 1758), густера (*Blicca bjoerkna* L., 1758), щука (*Esox lucius* L., 1758). Другое исследование, проведенное в северо-восточной Белоруссии, напротив, говорит о том, что три из десяти радио-отслеженных норок исключительно употребляли только грызунов (Sidorovich et al., 2000).

В периоды сильных морозов доступ к водной среде ограничивается и, следовательно, значительно уменьшается доступная биомасса водных кормов. При этом важнейшее значение имеют зимовочные скопления земноводных (Пикулик, Сидорович, 1991; Сидорович, Лаужель, 1995; Сидорович, 1995). Например, в малых реках и ручьях в верховьях Ловати ежегодно зимует около 31 тыс. лягушек травяных на 1 км русла, что составляет около 395 кг общей

биомассы (Никифоров и др., 1991). Наиболее влиятельным фактором в период зимы является чередование сильных заморозков, которые могут длиться до месяца и более. В это время охотники часто находят истощенных норок рядом с водоёмами. По мнению В. Г. Гептнера и А. А. Слудского (1972), в период ледостава в гильдии куньих, обитающих по берегам водоёмов, наблюдается экологическая ситуация с лимитированным кормовым ресурсом, являющимся непременным атрибутом трофической конкуренции.

Существует мнение, что преимуществом при кормодобывании в водной среде у американской норки является более густой, водонепроницаемый волосяной покров, способствующей её успешной акклиматизации. При сравнении американской и европейской норки обнаруживается, что по всем половозрастным группам акклиматизированный вид сильнее и способен добывать больше пищи. Однако, по густоте волосяного покрова эти виды отличаются незначительно: зимой среднее число волос у американской норки составляет около 22 тыс. на 1 см² (самцы имеют более грубый и непроницаемый мех, чем самки) (Гептнер, Слудский, 1972), а у европейской норки – около 20 тыс. на 1 см². Опубликованные исследования свидетельствуют о том, что американская норка достаточно хорошо адаптирована не только к добыче корма в водной среде, но и в наземных экосистемах (Dunstone, 1993). Кроме этого, американские норки способны значительно дольше находиться в воде (даже в зимний период, особенно самцы), по сравнению с европейской норкой (Bagniewska et al., 2015).

1.5 Практическое значение, враги и болезни

Американская норка как объект пушного промысла даёт более крупную и лучшего качества шкуру, чем норка европейская, а заселение ею водоёмов, главным образом горных районов Южной Сибири и Дальнего Востока, может увеличить товарный выход ценной «цветной» пушнины. В последние годы интенсивное разведение американской норки на зверофермах как за рубежом, так

и в России, оттеснило добычу дикой норки на второй план. На данный момент норка является основным объектом клеточного звероводства, селекционного отбора и любительской охоты. Выведены породы с уникальной окраской меха (платиновые, серебристые и т.д.) (Данилов, 2009).

В Северной Америке норка местами уничтожает в довольно значительном количестве ондатру, особенно молодняк. Нападение со стороны других хищников – редкое явление, могут пострадать только особи, попавшие в капканы (поедаются лисами, волками и т.д.). Серьезными врагами норки являются бродячие собаки, которые разрушают гнездовые жилища и убивают молодых животных. Близкие трофоценотические связи у американской норки существуют с европейской норкой, обыкновенным хорьком и лесной куницей. Однако острого конкурентного отношения антагонистического характера не наблюдается, о чём свидетельствуют факты отлова в одни ловушки попеременно то норки, то хорька (Sidorovich et al., 2000). На Алтае она явилась серьезным конкурентом выдры, истребляя мелкую рыбу в небольших горных ручьях и вынуждая её переселяться на более крупные реки (Конюхович, 1953).

Хищник довольно сильно подвержен заражению паразитами (миксоматозы, гельминтозы). Отмечено около 46 видов паразитов хищника в естественном ареале Северной Америки и 17 видов на территории РФ. Причина этому в том, что интродукция происходила главным образом за счёт животных, выращенных на зверофермах и, как правило, дегельминтизированных (Сидорович, 1997).

**

Исходя из анализа отечественной и зарубежной литературы можно сделать заключение, что экологические особенности хищника в различных регионах изучены довольно хорошо и полноценно. Однако в настоящее время комплексные работы по адаптивным экологическим особенностям американской норки на севере Нижнего Поволжья отсутствуют. Изучение пространственной детерминации вида не учитывает особенности конкретного биотопа, его

расположения, уровня доступности территориальных и трофических ресурсов. Суточная и сезонная активность определяется преимущественно методом непосредственного наблюдения, что приводит к субъективности исследования и определённому искажению полученных данных. Рацион оценивается только по встречаемости отдельных компонентов, не учитывая их относительную энергетическую ценность или предпочтительность для хищника. В результате затрудняется оценка значимости элементов рациона, вносится беспорядок в определение наиболее ценных кормов американской норки.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объём исследованного материала

Материал собирался с 2008 по 2016 гг. на территории Саратовской области (Ивантеевский, Красноармейский, Лысогорский, Марксовский, Ртищевский, Саратовский, Энгельский районы) и сопредельных территориях (Волгоградская, Пензенская и Самарская области). Характеристика и объём исследованного материала показаны в таблице 2.1.

Таблица 2.1

Характеристика и объём исследованного материала

Раздел исследования	Сроки работ, гг.	Метод 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

Основные исследования были проведены на разнотипных водоёмах и антропогенных ландшафтах, указанных на карте (рисунок 2.1).

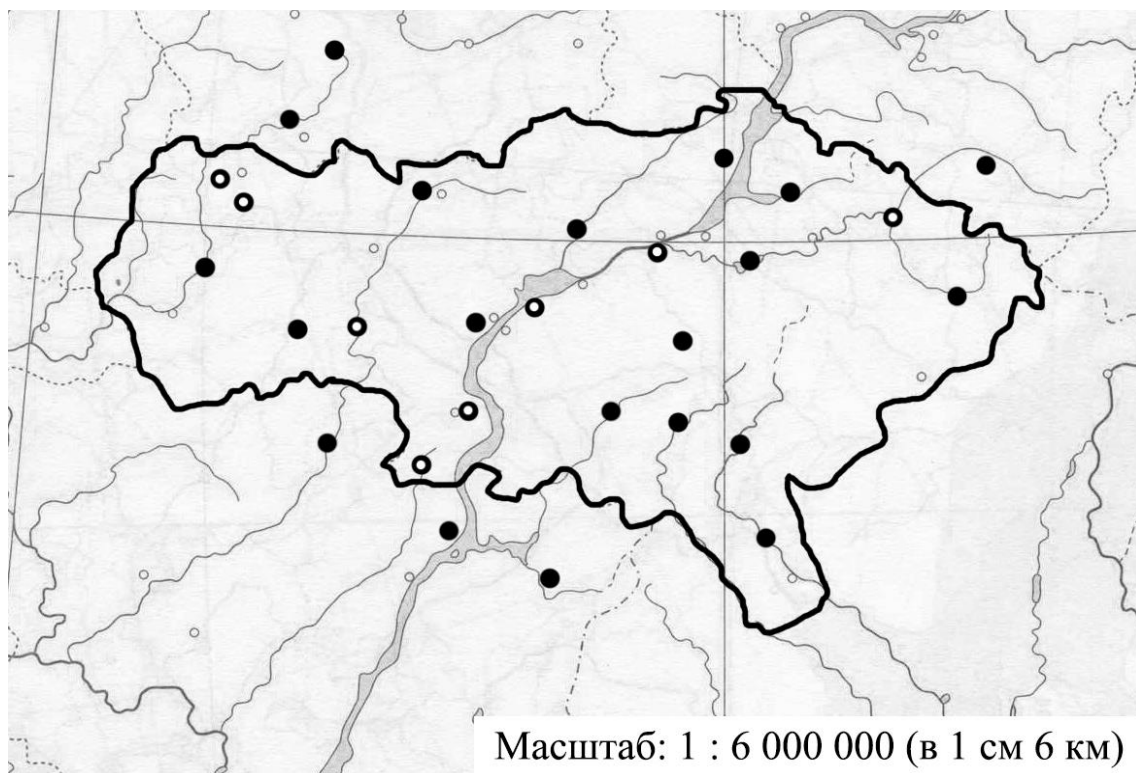


Рисунок 2.1 – Установленные местообитания американской норки на севере Нижнего Поволжья

Обозначения: ● – точки обнаружения хищника; ○ – модельные биотопы.

2.2 Методы идентификации, изучения структуры индивидуальных участков, сезонной и суточной активности и плотности популяции американской норки

Идентификация хищника. Обнаружить присутствие норки в естественных условиях можно различными способами. Наиболее информативным и доступным является метод обнаружения и исследования экскрементов животного. У норки они имеют вытянутую форму размером 0.4-0.7 см, редко бывают жидкой консистенции. Найти их можно на упавших деревьях, камнях, возвышенностях – любых контрастных объектах. Часто хищник устраивает уборные, имеющие также маркировочное значение. Важную идентификационную функцию несут тропы хищника. Обычно они располагаются вдоль водоёма или ведут к нему от убежища; их ширина составляет 6-10 см. Присутствие норки также возможно определить по наличию «сушилок», часто это сухая труха гнилых пней, стволы

упавших деревьев. В весенний и осенний сезоны волосяной покров у животного изношен или уже находится в стадии линьки, поэтому таких мест сушки становится больше (Сидорович, 1995).

Определить следы американской норки не всегда легко. На снегу большей частью они представляют собой группы из 3-4 отпечатков лап. Реже наблюдаются парные следы, образующие цепочку. Длина прыжка составляет 55-60 см. Следы лап самца всегда крупнее, чем самок; у самца они в среднем равны 4 x 3.5 см, у самки – 3.5 x 3 см. В состоянии покоя длина прыжка самки всегда меньше, чем у самца. Пол может быть определен по характеру выделения мочи. Выделения самца всегда имеют более выраженный запах. У самцов в месте испражнения след от выделений мочи располагается между отпечатками задних лап впереди кучки экскрементов, тогда как у самок – на кучке экскрементов или позади неё относительно отпечатков задних лап (Терновский, 1958).

Индивидуальные участки. Изучение структуры индивидуального участка проводилось по методикам, разработанным П. И. Даниловым и И. Л. Тумановым (1976), также учитывались рекомендации, описанные в работах В. Е. Соколова и В. В. Рожнова (Соколов, Рожнов, 1979; Рожнов, Петрин, 1998).

В процессе исследования на территории выделялись «информационные метки». Под ними понимают любое заметное место, которое периодически посещает особь. Это могут быть объекты естественного ландшафта (пни, коряги, муравейники) и искусственные предметы (кирпичи, резиновые шины, детали сельскохозяйственной техники и т.д.). Для изучения пространственного размещения норок и структуры их индивидуальных участков также применяли маршрутные учёты по следам (Новиков, 1953; Терновский, 1958). Фиксировалось время обновления меток, описывалось их местоположение при помощи GPS-навигатора (Garmin «GPSMap 62s» (Garmin Ltd., USA)).

Суточная активность. Исследование циркадных ритмов активности животных является одной из актуальных проблем экологии, но сильно затруднено ввиду скрытного образа жизни изучаемого вида.

Самым распространенным методом изучения суточной активности является непосредственное наблюдение за особью (Новиков, 1953; Соколов, Кузнецов, 1978; Gerell, 1969; Ashoff, 1996; Harrington, Macdonald, 2008). При этом следует использовать эффективную маскировку, чтобы присутствие исследователя не потревожило животного и не исказило результаты. Объективность таких данных неоднозначна, поэтому нами использовался современный дистанционный метод с применением фотоловушек (Efford et al., 2004; Zschille et al., 2010; Ancrenaz et al., 2012). Развитие современной цифровой техники даёт множество преимуществ для проведения исследований такого плана, так как фотокамеры с датчиками движения, инфракрасными вспышками и долгим временем автономной работы позволяют быстро и качественно получить достоверную и объективную информацию. Применялись фотоловушки «LTL-5210A» (LTL Acorn Outdoors, USA), оснащенные 12 мегапиксельной камерой с широким углом обзора (более 120°). Данные камеры делают качественные снимки или записывают видеоролики, в том числе и ночью благодаря встроенной ИК-подсветке (рисунок 2.2).



Рисунок 2.2 – Фотоловушка «LTL-5210A» (LTL Acorn Outdoors, USA)

Фотоловушки устанавливались по периметру индивидуального участка американской норки, который определялся по её физиологическим меткам, а также рядом с «кормовыми столиками», «сушилками», «уборными» и постоянным, и временным убежищами. Период экспозиции устройств составлял от 2 недель до 1 месяца. Использовалась единая схема установки камер, отличия которой связано с геоморфологическим положением водоёма, формой и размером индивидуального участка американской норки (рисунок 2.3).

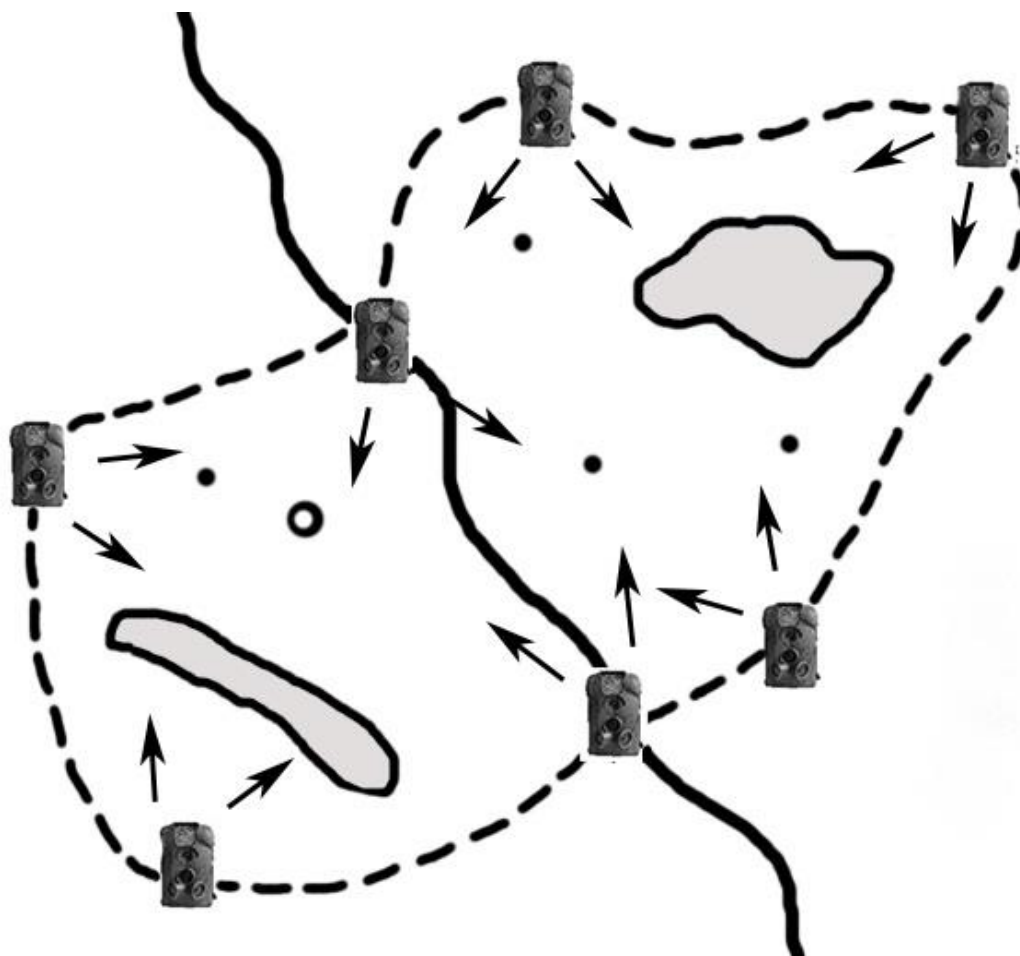


Рисунок 2.3 – Схема расположения фотоловушек при исследовании экологических особенностей американской норки

Обозначения: **-----** – граница участка; **○** – постоянное убежище;
● – временное убежище; **~~~~~** – русло реки. **↖ ↗** – поле обзора камеры.

Оценка плотности популяции хищника. Для определения плотности популяции использовалось программное обеспечение «CAPTURE». Массив данных в программе представляет собой бинарную матрицу, в которой отмечается количество встреч особи, а также количество повторных данных и примерные размеры участков животного. Данная методика основана на подсчёте особей по индивидуальным участкам с применением фотоловушек (Otis et al., 1978; Fuller et al., 2016), а также на классических методах оценки плотности популяции хищных млекопитающих (Новиков, 1953). Для этого использовались фотоловушки при установлении присутствия американской норки на протяжении 10 км русла реки или 100 га территории. Первоначально рассчитывался «относительный показатель обилия» (*relative abundance indices (RAI)*): общее число фотографий / [(число фотографий с объектом исследования) x 100]. Чем меньше это значение, тем выше эффективность работы камеры. Данный критерий довольно часто используется для оценки успеха установки фотоловушек в том или ином биотопе (Ancorenaz et al., 2012).

Камеры устанавливались на расстоянии около 1 км и всегда напротив друг друга с целью более эффективного детектирования хищника во всех направлениях. Кроме того, фотоловушки размещались по периметру участков норки, а также в буферных зонах. Используя полученные фотографии и размеры участков определялась плотность популяции с применением вышеописанного программного обеспечения.

2.3 Изучение рациона питания американской норки (сбор и камеральная обработка материала)

Изучение питания хищных млекопитающих, в основном, основывается на анализе их экскрементов (копрологический метод) (Новиков, 1953). Данный метод не только даёт удовлетворительные результаты, но и является наиболее гуманным, так как не требует умерщвления особей. Это самый массовый приём

изучения питания без отлова животного. Зимой также имеет широкое применение. Использование копрологического метода позволяет не только изучить спектр кормов, но установить и другие экологические особенности животных. Например, размер и форма индивидуальных участков, суточная активность, поскольку многие животные имеют привычку испражняться на определённых местах. Эти места часто являются границами их участка, а также физиологическими метками для коммуникации (Рожнов, Петрин, 1998).

Анализ литературы (см. глава 1) показал, что в нашей стране чаще всего используется метод оценки встречаемости (*relative frequency of occurrence, RFO*) того или иного вида корма. Но встречаемость указывает лишь на спектр излюбленных кормов и, как правило, на основании этого критерия очень часто переоценивается значимость того или иного типа пищи (Jedrzejewska, Jedrzejewski, 1998). Большинство зарубежных авторов не ограничиваются только этим приёмом. В последнее время наиболее информативным методом является расчёт биомассы (*percentage biomass, BIO*), который уже стал классическим при оценке значимости элементов рациона хищных млекопитающих. Индекс биомассы отражает реальное потребление пищи, так как учитывает различные размеры и усвояемость добычи, показывает их относительную энергетическую ценность.

Сбор образцов. Анализ питания основывался на исследовании остатков пищи в экскрементах. С помощью маршрутного метода находились образцы, которые можно обнаружить около нор, «кормовых столиков», «уборных» и «сушилок». Экскременты складывались в индивидуальные пакеты, нумеровались, фиксировалась дата и место их сбора.

Камеральная обработка. Все образцы были описаны и сохранены в условиях глубокого замораживания (минус 30 °С). Затем были разморожены для анализа. Каждый образец отдельно замачивался в воде, промывался через сито (0.3-0.5 мм) и сушился при плюс 55-60 °С в течение 24 ч (Новиков, 1953; Fairley, 1967; Scoog, 1970; Keij, Kruizinga, 1972). Для более точного установления видовой

принадлежности некоторые образцы изучались с помощью бинокулярного микроскопа.

При камеральной обработке было выделено 9 категорий пищи: растительные корма, моллюски, насекомые, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие и неопределённые. Идентификация проводилась до уровня вида, и, если это было невозможно, то до следующего более высокого таксономического ранга. В зависимости от типа пищи использовались различные остатки для определения видовой принадлежности компонентов рациона, которые приводятся ниже.

- *Растительные корма (плоды и ягоды).* В экскрементах норки присутствовали остатки плодов и некоторые части вегетативных частей растений. Все растительные объекты можно разделить на две категории: специально поедаемые (к ним относятся плоды шиповника, яблони, смородины, вишни, тёрна и т.д.) и случайно попадающие в пищеварительный тракт вместе с другими видами пищи (семена, части корней и стеблей).

- *Моллюски.* Остатки моллюсков, обнаруженные в экскрементах, относились к водной группе. Степень повреждения раковин моллюсков говорит об их намеренном употреблении в пищу. Остатки наземных видов моллюсков встречались очень редко и имели более выраженную сохранность раковин.

- *Насекомые.* В основном остатки были представлены хитиновыми частями. От жёсткокрылых чаще всего сохранялись надкрылья, крылья, конечности. Остатки прямокрылых представлены отдельными сегментами брюшка и крыльями. Данный вид пищи не является постоянной частью рациона норки, а появляется только в период дефицита основных кормов (Савонин, Филипьевичев, 2012).

- *Рыбы.* Определялись преимущественно по форме и размерам чешуй, костным элементам (фрагменты черепа, глоточные зубы, позвонки). В основном определение происходило не только по остаткам их в экскрементах, но также и по местам их поедания на «кормовых столиках» и «сушилках».

- *Амфибии*. Пробы содержали части краниального и посткраниального скелета. Среди них можно выделить костные элементы, которые чаще встречаются в экскрементах. Для таксономической диагностики использовались только крестцовые позвонки, которые отличаются от других типов позвонков у лягушек и жаб, так как имеют расширенные поперечные отростки.

- *Рептилии*. Представлены остатками чешуй или костями. Остатки ящериц определялись по чешуям и очень редко по костям конечностей или остатками позвонков. В качестве ключа для определения видовой принадлежности использовали плечевую и тазовые кости.

- *Птицы*. Птицы определялись по перьям и частям костей на кормовых столиках. В пробах сохранялись как контурные, так и пуховые перья. Из элементов скелета чаще всего встречались кости конечностей и позвонки.

- *Млекопитающие (преимущественно мышевидные грызуны)*. Определение проводилось по зубам, элементам скелета и шерсти. В некоторых пробах сохранялись хвосты и практически неразрушенные конечности. Для определения использовались: лопатка, предплечье, голень, бедро, плечевая и тазовые кости.

- *Неопределённые*. Присутствовали обломки костей и раковин, а также элементы упаковки, камней или корней растений. Данные элементы, ввиду несущественного присутствия в каждой пробе, не идентифицировались.

Вышеописанные элементы рациона норки были определены с использованием справочных остеологических коллекций Зоологического музея ФГБОУ ВО «СГУ имени Н. Г. Чернышевского», личной коллекции автора, а также по определителям растений Б. М. Мамаева и др. (1976), Б. С. Виноградова и И. М. Громова (1984), Н. Н. Плавильщикова (1994) и П. Ф. Маевского (2014). Для животных использовались различные определители (Новиков, 1956; Галкин, 1958; Гладков и др., 1964; Бобринский и др., 1965; Раков, 1969; Горностаев, 1970; Банников и др., 1971; Кузнецов, 1975; Жуков, 1988; Чернова, Целикова, 2004).

2.4 Методы анализа ширины пространственной и трофической ниш, индексы встречаемости и биомассы

Оценка ширины трофической и пространственной ниши. Ширина трофической ниши характеризовалась с помощью индекса Левинса (2.1) (Lockie, 1961; Brzeziński et al., 2010) и его стандартизованной формы (2.2) (Fischer et al., 2005):

$$B = \frac{1}{\sum_i p_i^2}, \quad (2.1)$$

где p_i – доля корма; значение индекса Левинса (B) варьирует от 1 (самая узкая ниша) до n , т.е. до максимального количества категорий жертв (максимально возможная ширина трофической ниши).

$$B_A = \frac{(B-1)}{(n-1)}, \quad (2.2)$$

где B – значение индекса Левинса, n – количество видов корма.

В работе приводится только стандартизованная форма, так как данный критерий позволяет сравнивать состав кормов в разных районах исследований при различном количестве выделенных видов корма. Значение индекса B_A варьирует от значения, стремящегося к 0 (наиболее узкая трофическая ниша) до 1 (наиболее широкая трофическая ниша).

Ширина пространственной ниши (H) рассчитывалась следующим образом: участок хищника делился на равные части (матрицу из отдельных элементов), затем устанавливалась доля присутствия норки на каждом таком участке с помощью фотоловушек. После чего рассчитывался общий процент использования участка. Данный критерий основан на расчёте индекса Колвелла-Футума (*Index Colwell-Futuyma*) (Colwell, Futuyma, 1971; Loreau, 1990) с использованием в качестве исходной матрицы индекс Шеннона. Данный метод позволяет объективно оценить эффективность использования участка животного.

Расчёт индекса встречаемости (RFO). Индекс встречаемости рассчитывается следующим образом: общее количество образцов принимается за 100%, затем считается доля присутствия конкретного компонента пищи в каждом образце. В итоге рассчитывалась общая встречаемость группы кормов в выборке за весь период исследования (пробы с данным типом корма от суммарного числа проб за весь период, выраженных в процентах) (Новиков, 1953; Сидорович, 1995; Macdonald, Harrington, 2003).

Расчёт индекса биомассы (BIO). Коэффициент рассчитывается из отношения массы свежего компонента пищи хищника, найденного в экскрементах, к его сухой массе, затем выражается в процентах. Для подсчёта критерия биомассы использовались следующие поправочные коэффициенты, разработанные М. Brzeziński и М. Marzec (2003): для млекопитающих – 17.3, мелких птиц – 17.2, рыб – 30.8, амфибий – 61.3, моллюсков – 14.8, домашних птиц и млекопитающих – 41.3. Кроме того, для насекомых использовалось значение коэффициента – 5. Для рептилий – 28.6, плодов и ягод – 14, прочего – 5, разработанные для барсука, но широко применяемые многими авторами для оценки рациона американской норки (Fairley et al., 1987; Jędrzejewska et al., 2004; Skierczynski, Wisniewska, 2010; Valenzuela et al., 2013).

2.5 Методы статистической обработки данных

Полученные при исследовании первичные данные являются разнокачественными по своей структуре и обрабатывались с помощью различных статистических методов. Между выявляемыми частотами признаков и экологическими факторами устанавливалось наличие или отсутствие взаимосвязи.

Перед проведением статистического анализа была проведена оценка нормальности распределения установленных закономерностей при помощи критерия Шапиро-Уилка (W) (Кобзарь, 2006). В случае статистической

достоверности критерия ($p \leq 0.05$) гипотеза о нормальном распределении отвергается. Ввиду того, что нормальное распределение установлено не было, то применялись непараметрические методы статистики.

Использовался многомерный статистический метод кластерного анализа для установления взаимосвязи между особенностями использования ресурсов местообитаний. Суть данного метода состоит в разбиении совокупности объектов на однородные группы (кластеры) с выделением некой степени взаимосвязи (Лакин, 1990).

При изучении отличий в динамике индивидуальных участков американской норки использовался критерий Краскела-Уоллиса (F) (Лакин, 1990; Кобзарь, 2006). Известно, что при увеличенном объёме выборки (более 50 измерений) критерий (F) статистики быстро сводится к нормальному распределению Гаусса (Siegel, Castellan, 1988).

Установление взаимосвязи в суточной и сезонной активности, достоверности выделения пиков применялся критерий χ^2 Фридмана (непараметрический аналог рангового дисперсионного анализа). При изучении рациона использовался тот же критерий χ^2 , но с учётом поправки Йейтса (ввиду увеличенной выборки). Подсчитанное по эмпирическим данным значение критерия сравнивалось со стандартным (критическим) значением для имеющегося в таблице числа степеней свободы. Во всех случаях учитывался доверительный интервал ($p \leq 0.05$).

С целью сопоставимости данных перед проведением анализа проведены ранговые корреляции Спирмена между категориями пищевых объектов по индексу RFO и BIO для каждого сезона и выделенным пикам активности. Это непараметрический метод, который используется с целью статистического изучения связи между явлениями. В этом случае определяется фактическая степень параллелизма между двумя количественными рядами изучаемых признаков и даётся оценка тесноты установленной связи с помощью количественно выраженного коэффициента.

Вся математическая обработка данных проводилась с использованием программ: «R-version 2.7.1» (R Development Core Team), «STATISTICA 8.0» (StatSoft) и «CAPTURE» (PWRC Software). Графические построения создавались при помощи программного обеспечения «OriginPro 8.1» (OriginLab) и пакета «Microsoft Office 2016» (Microsoft Corporation).

ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

Наличие физических (размер, жёсткий волосяной покров, эффективность передвижения в воде) и физиологических (диапауза в развитии зародышей) преимуществ, а также экологической пластичности позволило американской норке заселить всю пригодную для неё территорию РФ от западных границ до Дальнего Востока.

3.1 Типология местообитаний, учёт плотности популяции американской норкой

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 биотопы (см. рисунок 2.1). Крупные популяции отмечены на р. Волга; в Правобережье на рр. Хопёр, Медведица, Терешка и Терса. Отдельные поселения имеются по их притокам – Баланда, Иловля, Карамыш, Идолга, Мокрый Карай, Алай и Сердоба. В Заволжье норка встречается по рр. Б. и М. Иргиз, Б. и М. Узень, где сплошного распространения не наблюдается, и она приурочена к отдельным участкам пойменных лесов и зарослям кустарников. В пойме Волгоградского водохранилища численность американской норки одна из самых высоких; снижается по направлению к югу. На границе с Волгоградской областью плотность хищника в последнее время снова начала возрастать (Ильин и др., 1996; Шляхтин и др., 2009; Беляченко и др., 2015).

Типичное местообитание американской норки, как правило, включает в себя водоёмы, обладающие преимущественно обрывистыми берегами. Очень важным критерием является наличие лесных массивов, где хищник может добывать

мышевидных грызунов и птиц. По мнению В. Е. Сидоровича (1997), плотность заселения американской норки зависит от многих факторов: обилия пойменных водоемов, ширины поймы, лесистости и закустаренности, а также заболоченности. Определяющим фактором при этом является ширина поймы. Наиболее часто хищник селится на крупных и средних реках, медленнотекущих и хорошо поросших кустарником. В таких биотопах концентрация может достигать 8-10 особей/10 км русла; на крупных реках около 4-6 особей/10 км. На малых реках норка селится значительно реже и плотность здесь достигает не более 1-3 особей/10 км.

Оценка показателя плотности популяции была произведена по указанной методике (см. глава 2); фотоловушки устанавливались с периодом экспозиции не более 1 месяца. Успешность установки камер, следовательно, оценки плотности популяции в каждом модельном биотопе подтверждается «относительным показателем обилия» (*relative abundance indices (RAI)*). В результате показатель RAI составил от 0.2 до 0.9. Максимальное значение установлено в биотопах пос. Лесной (окр. г. Энгельс) и прудах окр. г. Ртищево; в остальных местообитаниях данный критерий имеет средние показатели (0.5-0.9).

Наибольшее значение плотности популяции выявлено на следующих модельных биотопах: в поймах 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. Условия данных биотопов способствуют увеличению разнообразия потенциальных компонентов рациона хищника и более эффективному использованию территории. Заметно меньшее значение плотности было установлено в долинах 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. Отсутствие развитой пойменной растительности способствует снижению численности основных жертв, следовательно, плотности популяции самого хищника.

В биотопах пос. Лесной (окр. г. Энгельс) и прудах окр. г. Ртищево установлено наименьшее значение плотности популяции норки – 1.6-2 особей/1

км². Сильное влияние антропогенных факторов и врагов в этих местообитаниях приводит к разряжению популяции американской норки.

На основании рекогносцировочных исследований по выявлению местообитаний американской норки и анализе плотности её популяции были выделены следующие типы биотопов:

- *Оптимальные (предпочтительные);*
- *Субоптимальные (пригодные);*
- *Неблагоприятные (биотопы антропогенного ландшафта).*

Предложенную бонитировку местообитаний американской норки подтверждают результаты кластерного анализа (рисунок 3.1).

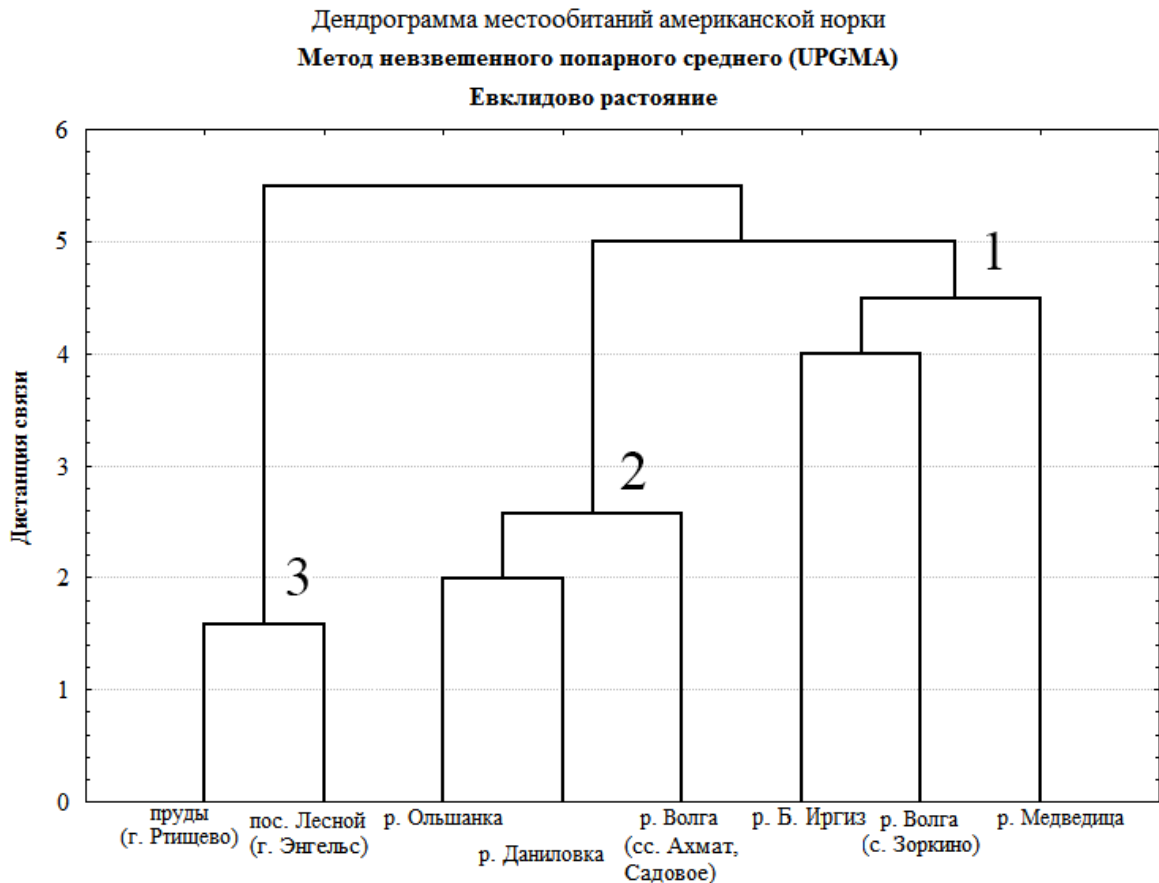


Рисунок 3.1 – Результаты кластерного анализа при сравнении исследуемых местообитаний американской норки (по плотности популяции)

Описание экологических особенностей американской норки происходило в сравнительном аспекте 3-х выделенных группировок: *оптимальные* (1-й кластер), *субоптимальные* (2-й кластер) и *неблагоприятные* (3-й кластер) биотопы. В каждом кластере наиболее близко прослеживается стратегия поведения американской норки, эффективности использования трофических и территориальных ресурсов среды обитания.

Наиболее *оптимальные (предпочтительные)* биотопы должны обладать развитой пойменной растительностью, способствующей существованию крупной популяции основных жертв хищника и наличием большого количества доступных мест для организации индивидуальных участков и скрытных убежищ. В качестве *оптимальных* местообитаний были выделены поймы рр. Медведица, Б. Иргиз, а также р. Волга (окр. с. Зоркино), так как они отвечают вышеописанным требованиям.

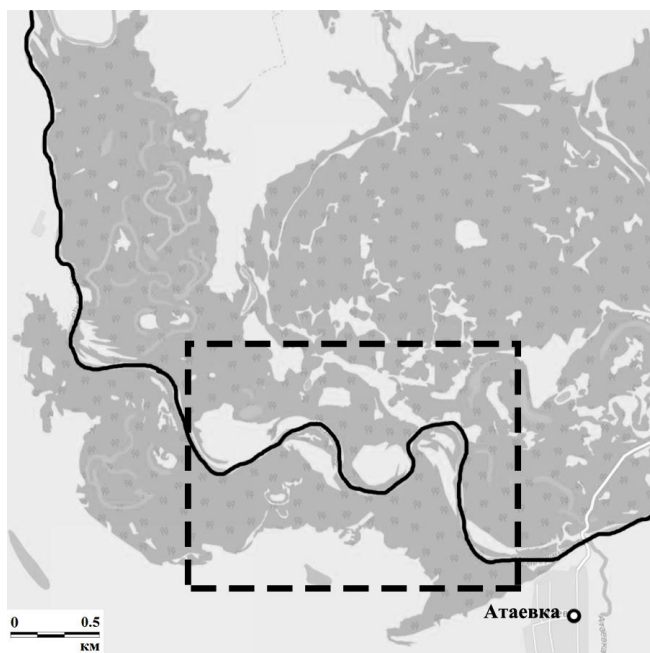
Биотопы, которые не обладают хорошо развитой пойменной растительностью или вообще её не имеют, а запас трофических и территориальных ресурсов в них гораздо ниже, чем в *оптимальных* были выделены в группу *субоптимальных* местообитаний. Условия данных биотопов способствуют перестройке модели поведения, что в свою очередь влияет на активность хищника, поэтому они представляют наибольший интерес для изучения уровня адаптации и экологической пластичности норки. В качестве *субоптимальных* биотопов исследовались долины рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое), которые не обладают сбалансированным и достаточным количеством ресурсов.

Отдельного внимания заслуживает группа биотопов, которая подвергается деятельности человека и его модифицирующей силе (обширные застройки, высокая рекреационная нагрузка), наличия множества врагов, особенно бродячих собак и т.д., что приводит к существенной перестройке модели поведения хищника, выработки особой формы стратегии питания и организации

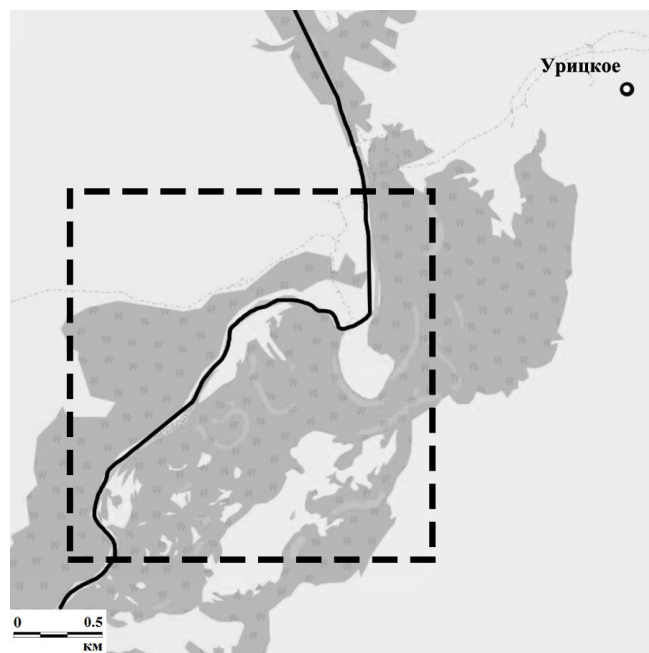
индивидуальных участков. Такие относительно *неблагоприятные* биотопы были выявлены на прудах в окр. г. Ртищево и пос. Лесной (окр. г. Энгельс).

3.2 Ландшафтно-географическая характеристика районов исследования

Район исследования на р. Медведица. Исследования проводились в окрестностях сс. Атаевка (рисунок 3.2-А) и Урицкое (рисунок 3.2-Б) Лысогорского района. Р. Медведица – это левый приток р. Дон; общая длина составляет 745 км (в пределах области – 355 км). Площадь бассейна равна 34.9 тыс. км² (в границах области – 18.5 тыс. км²) (Коробков, Михеев, 1977; Демин, 2011).



А



Б

Рисунок 3.2. Район исследования на р. Медведица (Лысогорский р-н)
(А – окр. с. Атаевка; Б – окр. с. Урицкое)

Река начинается на Волго-Донском водоразделе Приволжской возвышенности. Русло извилистое, глубиной от 1.5 до 10 м. Долина реки находится на границе лесостепной и степной зон; здесь распространены в

основном лесные почвы, а также обыкновенные и южные чернозёмы. В районе исследования река представлена сегментно-гивистым типом с ограниченным меандрированием (Вильямс, 1955; Маккавеев, 1971). Хорошо прослеживается несимметричность склонов: правый, более высокий и крутой (образован коренными породами мелового возраста), чем левый (образован покровными четвертичными осадками). Такие склоны, мягкие очертания и множества меандр, излучин являются характерными признаками р. Медведица в среднем её течении, где отчётливо прослеживаются прирусловая и центральная части поймы (Неганов, 1964).

Питание в основном снеговое. Длительность половодья и высота подъёма воды достигает максимума в среднем течении, именно с этим связана степень облесённости пойм степных рек Нижнего Поволжья. Подъём реки может начинаться за 5-10 дней до полного схода льда. С середины марта начинается половодье, а ближе к середине апреля оно достигает максимума. Спад обычно начинается в конце апреля. В летние месяцы, как правило, достигается равномерно низкий уровень воды. Период ледостава сохраняется около 120 дней; в отдельные годы до 180 дней. Имеет около 20 притоков (Аникин, 2013).

В долине реки значительно развита пойменная растительность. Неравномерность в размещении растений определяется различными сочетаниями абиотических факторов и характером взаимодействия между видами и их функциональными связями. На всём протяжении реки развита древесно-кустарниковая растительность (Рогова и др., 1985). Начиная со среднего течения преобладают преимущественно осокоревые дубравы, хотя встречаются разнотравные и осокоревые ивняки. Верхний ярус представлен дубом, тополем; нижний ярус – вязом. Подлесок состоит в основном из клёна. Травяной покров представлен крапивой (проективное покрытие которой может достигать 90%), снытью, ландышем, различными видами злаков (Пискунов, 2011; Болдырев, 2011). Повышенные участки заняты ландышевыми дубравами, верхний ярус которых сложен дубом и клёном. Второй ярус состоит из подростка дуба и вяза.

Травяной ярус занят ландышем и крапивой (проективное покрытие до 40%). Довольно часто встречаются клёновые дубравы, с доминированием в верхнем ярусе клёна. Иногда к таким дубравам примешивается осокорь. Во втором ярусе доминирует клён; в травяном – ландыш, кирказон (Соколов, Связева, 1965).

Среднегодовая температура: зимой – от минус 11 до минус 13°C; летом – от плюс 20 до плюс 24 °C; среднегодовая сумма осадков около 450-500 мм. Толщина снежного покрова составляет в среднем 22-25 см.

Район исследования на р. Б. Ирғиз. Исследования проводились в окрестностях с. Канаевка Ивантеевского района. Река протекает по Заволжской ландшафтной провинции степной зоны Русской равнины. Протяженность составляет около 375 км, площадь 23.9 км². Исток реки расположен примерно на границе Самарской и Оренбургской областей, а устье в районе впадения реки в Волгу, на территории Саратовской области (Чибилев, 1998; Папченков и др., 2003) (рисунок 3.3).

Питание реки снеговое, доля которого составляет около 90%. Водосбор обладает бедностью грунтовых и поверхностных вод, что влияет на сухость климата, образование лесостепного ландшафта. Берег глинистый, течение слабое, ширина реки достигает не более 15 м. Песчаные отмели отсутствуют, поэтому в формировании берега участвуют весенние паводки. От их высоты и длительности зависит линия прирусловья, которая постоянно меняется и не даёт закрепиться растительности. В годы с максимальным подъёмом воды изменения наиболее значительны, так как скорость течения здесь невелика (Маккавеев, Чалов, 1986; Аникин, 2013).

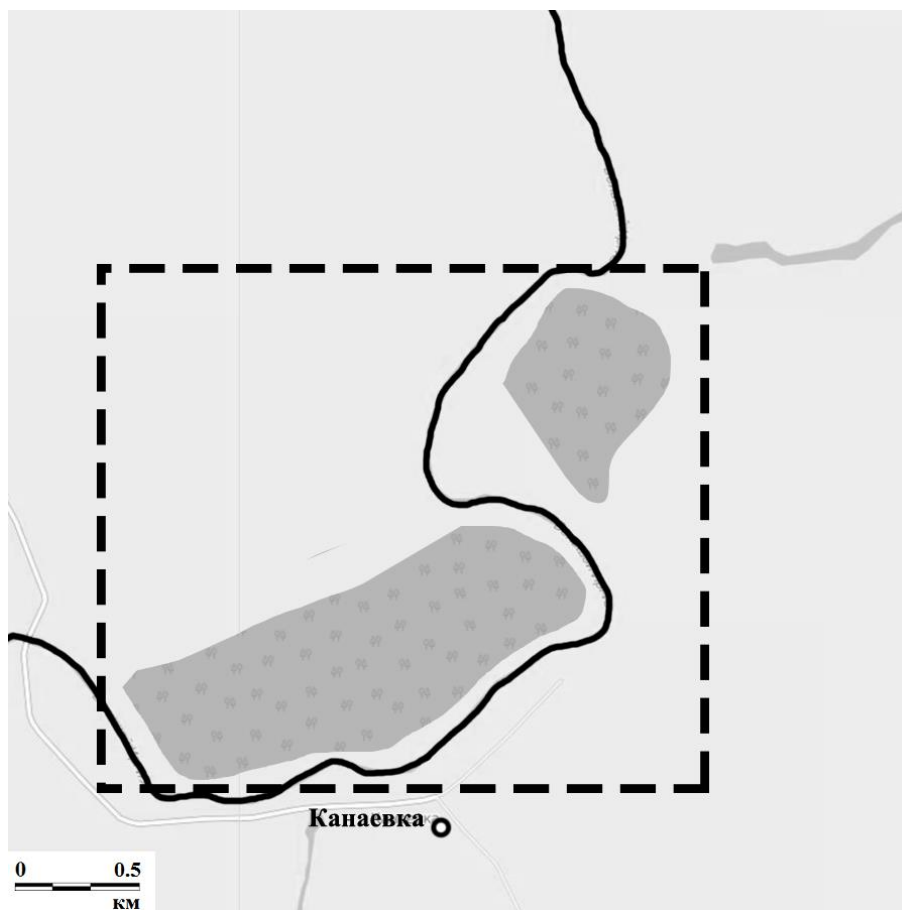


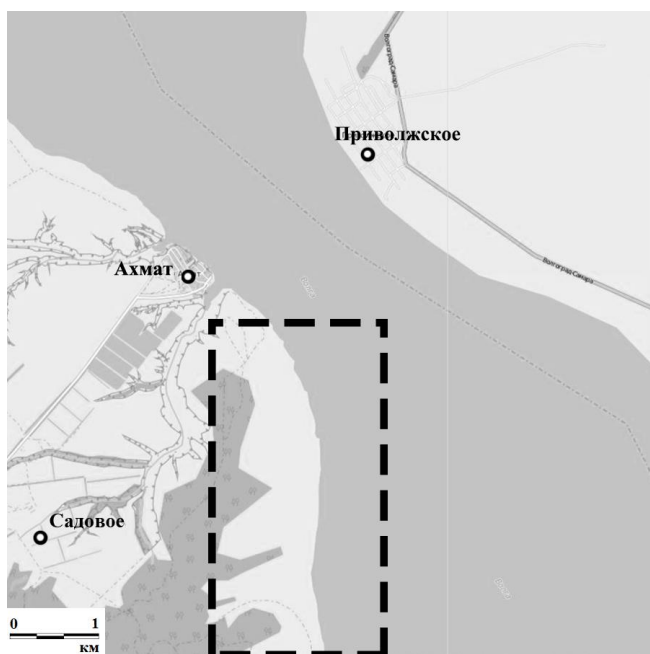
Рисунок 3.3. Район исследования на р. Б. Иртыш (Ивантеевский р-н)
(окр. с. Канаевка)

Растительный покров довольно однообразен. Данный район расположен в лесостепной зоне. Здесь в основном представлена степная растительность, покрывающая почти всю территорию района. Лесная растительность занимает не более 40%. В пойме р. Б. Иртыш встречаются небольшие ассоциации осокоря и вяза. Такие вязовые осокорники слагаются из осокоря и вяза в верхнем ярусе; во втором ярусе преобладают подрост вяза и черёмухи. Среди травянистых растений доминируют пырей, крапива, чистец. Осокорники (вязово-клёновые) в верхнем ярусе слагаются из тополя, вяза, клёна. Следующий за ним кустарниковый ярус представлен бересклетом. В травяном ярусе доминируют пырей, чистец, крапива, кирказон. Встречаются вязово-осокоревые дубравы, в которых кроме вяза и дуба иногда встречаются тёрн и бересклет; травяной ярус здесь представлен снытью,

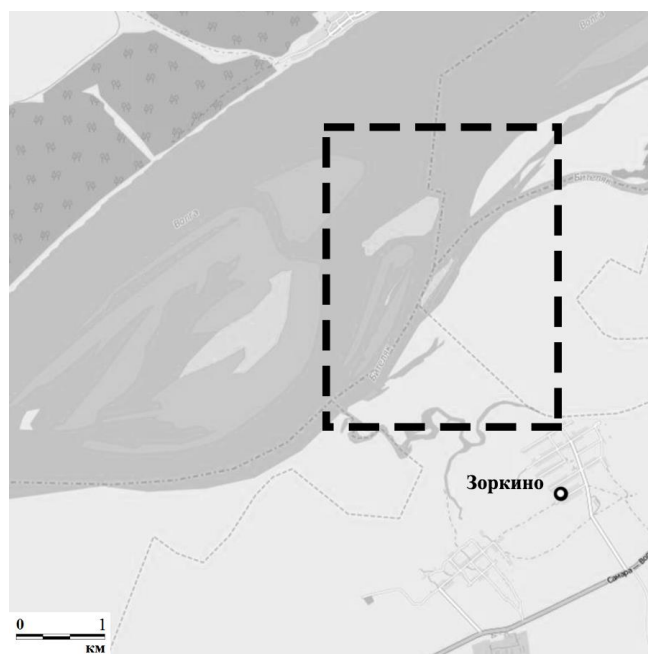
ландышем, мятликом, крапивой (Белавская, 1994; Болдырев, 1997; Березуцкий, Кашин, 2008).

Среднегодовая температура: зимой – от минус 7 до минус 9 °С; летом – от плюс 22 до плюс 24 °С; среднегодовая сумма осадков около 344 мм. Толщина снежного покрова составляет в среднем 25-27 см.

Район исследования на р. Волга. Исследования проводились на участках в окрестностях сс. Ахмат, Садовое Красноармейского район (рисунок 3.4-А) и окр. с. Зоркино Марковского района (рисунок 3.4-Б).



А



Б

Рисунок 3.4. Район исследования на р. Волга
(Красноармейский и Марковский р-ны)
(А – окр. сс. Ахмат, Садовое; Б – окр. с. Зоркино)

Длина реки составляет около 3531 км, площадь бассейна – 1360 тыс. км². Физико-географические условия бассейна р. Волги разнообразны: с севера на юг сменяются тайга и смешанные леса, лесостепь и степь, пустыни и полупустыни. Поэтому режим самой реки, её притоков, которые значительно удалены друг от друга, сильно отличаются. Питание реки главным образом снеговое и составляет

около 65%. Колебание уровня воды может достигать до 17 м, особенно в устье (Перепелкина, 2004). Вскрытие начинается обычно в марте, а в середине апреля вскрывается окончательно (Неганов, 1964).

С конца 50-х гг. XX века, после окончания строительства каскада водохранилищ, гидрологический режим подвергся сильному изменению. Работа системы гидроузлов привела к снижению водного стока с 60% до 35-40%. Зарегулирование стока уменьшило глубину и продолжительность весенних затоплений, что привело к частичному снижению уровня грунтовых вод, который частично компенсируется зимними затоплениями (Михайлов, Добровольский, 1991). В результате проективное покрытие растительных ассоциаций в районе сс. Ахмат, Садовое сильно уменьшился, где пойма полностью исчезла. Позже сток в бассейн Каспийского моря стал заметно возрастать, но несмотря на это заливаемость дельты существенно уменьшилась, отчего ухудшились лесорастительные свойства почв. Последующие поднятие уровня грунтовых вод привело к усилению паводков и, следовательно, к гидроморфизму почвенного профиля (Михайлов, Повалишникова, 1998). Зоны перекрывания между соседствующими биогеоценозами также нет, однако в направлении водной поверхности постоянно происходит перемещение абиогенного (смываемая почва и подстилающая порода) и биогенного (некоторые виды растений и животных) вещества (Беляченко и др., 1998). Район исследования в окр. с. Зоркино благодаря работе водохранилища образовал множество пойменных водоёмов, что способствовало увеличению лесорастительных свойств почвы и развитию широкой поймы.

Разнообразие ландшафтов исследуемой территории благоприятно для существования многочисленных устойчивых трофических сетей на достаточно небольшой территории, приуроченной к различным местообитаниям. Лесные ассоциации представлены дубравами с примесями осины, березы, клёна и липы. На склонах балок северной экспозиции сверху вниз располагаются ландышевая, крючковато-осоковая и снытевая дубравы. На южных склонах распространены

более ксерофитные ассоциации: дубравы остепнённые (вейниковые и раннеосоковые). Осинники и березняки представляют собой вторичные производные от дубрав и дают сходные экологические ряды ассоциаций. Эти заросли задернованы и местами имеют густую кустарниковую и древесную поросль. Подлесок представлен клёном; травяной ярус – жимолостью, жостером. Довольно часто встречаются яблоня, боярышник, рябина (Тарасов, 1977; Лапиров и др., 2003).

Среднегодовая температура: зимой – от минус 12 до минус 14°C; летом – от плюс 21 до плюс 26°C; среднегодовая сумма осадков около 450 мм. Толщина снежного покрова составляет в среднем 25 см.

Район исследования на р. Ольшанка. Исследования проводилась в окрестностях пос. Бакунинский Ртищевского района (рисунок 3.5).

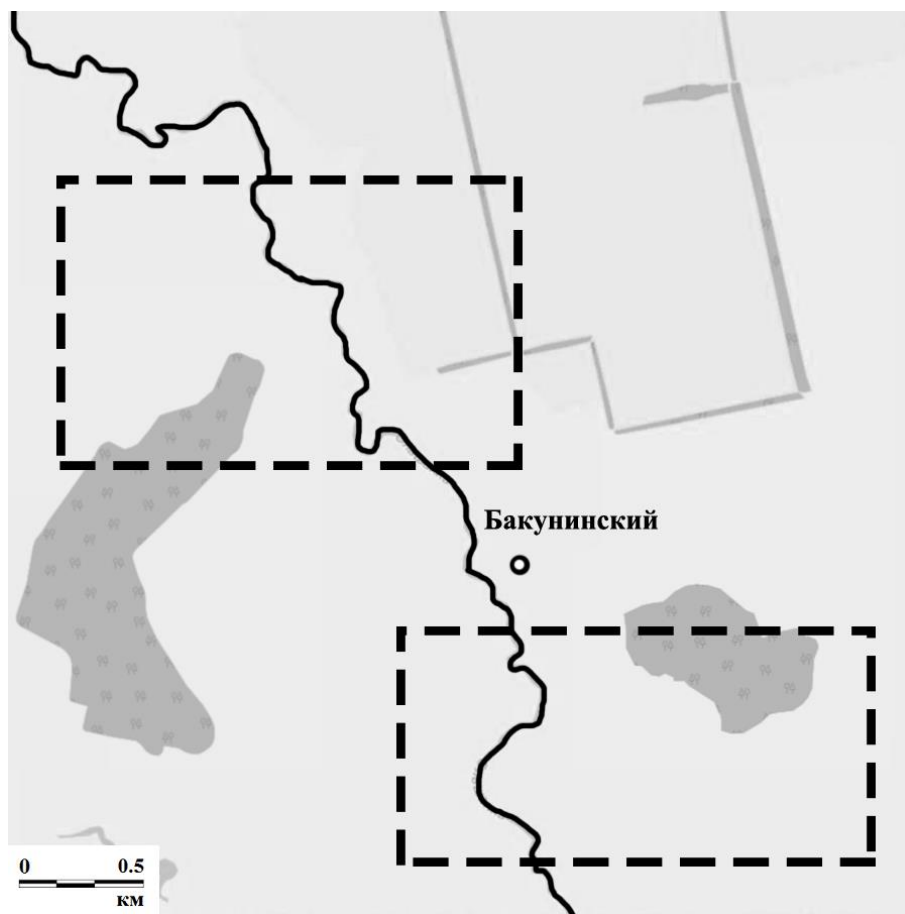


Рисунок 3.5. Район исследования на р. Ольшанка (Ртищевского р-н)
(окр. пос. Бакунинский)

Площадь бассейна реки равна 300 км², а протяженность реки около 24 км, пойма отсутствует. Данный водоём является левым притоком р. Хопёр. Относится к малым равнинным рекам с явно выраженным меандром и пологими берегами. Река на всём своём протяжении обладает извилистым руслом и перекатами. Скорость течения зависит от сезонности и достигает максимума весной, когда река становится полноводной. Дно песчаное, реже глинистое. Режим питания реки снеговой, в меньшем отношении грунтовый и дождевой. Во время весеннего половодья сток реки составляет в среднем 80-85% (Еленевский, 1936).

Растительность на р. Ольшанка относится к подзоне южной лесостепи Донской равнины. Доминируют луговые степи и богато-разнотравно-ковыльные (редко злаковые) степи на типичных и выщелоченных чернозёмах, которые в настоящее время распаханы. Леса очень редки, иногда встречаются разнотипные дубравы и ивняки. Травостой разрежен и однообразен, состоит из крапивы, ежевики, сабельника, ландыша и др. (Узун, 1978; Золотухин, Овчаренко, 2007).

Среднегодовая температура: зимой – от минус 15 до минус 20°С; летом – от плюс 20 до плюс 25 °С; среднегодовая сумма осадков около 490-500 мм. Толщина снежного покрова составляет в среднем 25-28 см.

Район исследования на р. Даниловка. Исследования проводились в Даниловской балке (окрестности с. Белогорское, Красноармейский район). В верхней части овраг имеет V-образную форму и глубину около 15 м, берега крутые. Постепенно овраг переходит в балку. Реку питают многочисленные подземные воды, вытекающие из отрогов. Ширина реки не превышает 10 м, а протяженность около 15 км; пойма полностью отсутствует. Площадь бассейна менее 1.5 тыс. км² (рисунок 3.6).

Особенности климата и рельефа способствовали формированию в долине р. Даниловка разнообразной растительности. На северных склонах произрастают липово-дубовые и берёзовые леса, где встречаются ракитник и шиповник. Редки одичавшие яблони и вишни, сливы и крыжовник. Здесь довольно богатое разнотравье: на северных склонах встречаются прострел, серпуха, рябчик; на

южных склонах – хохлатка, ландыш, фиалки, купена (Брылёв, 2004). Вдоль русла часто встречаются дубравы, ольшаники и ивняки, частично смешанные, хотя наблюдаются чистые насаждения. Травяной ярус представлен поручейником, чистецом. Довольно редко по берегам располагаются луга, где встречаются осока, ситник, девясил и др. (Болдырев, 1997; Бобров и др., 2013).

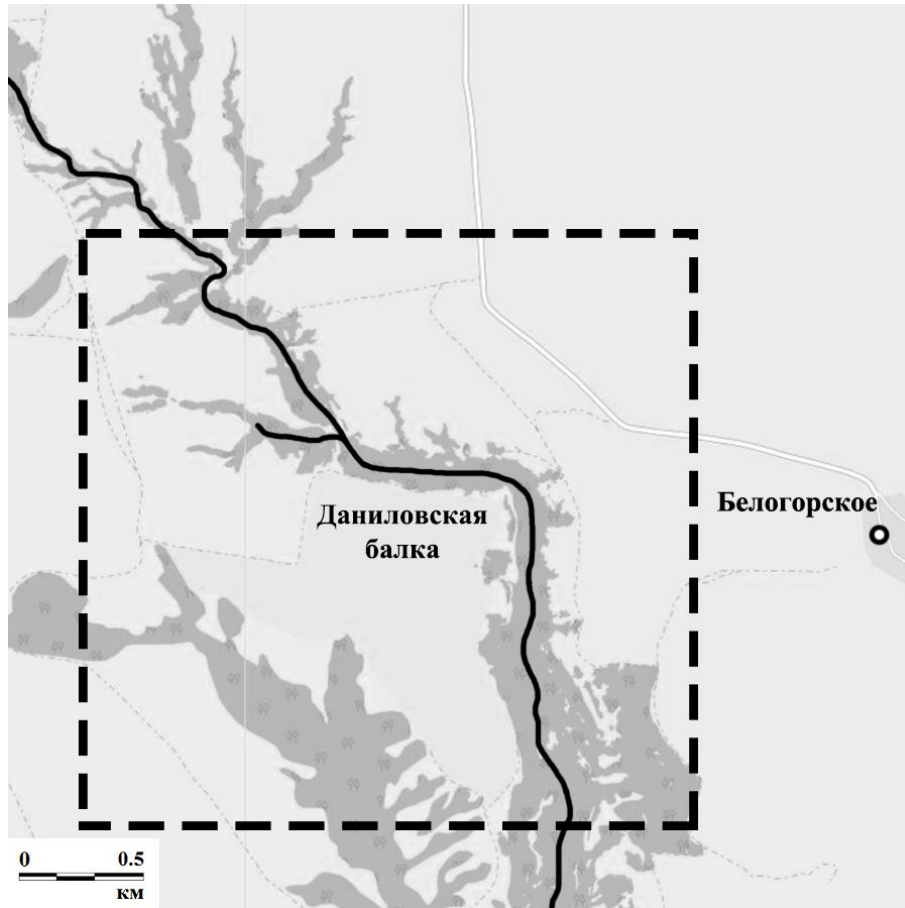
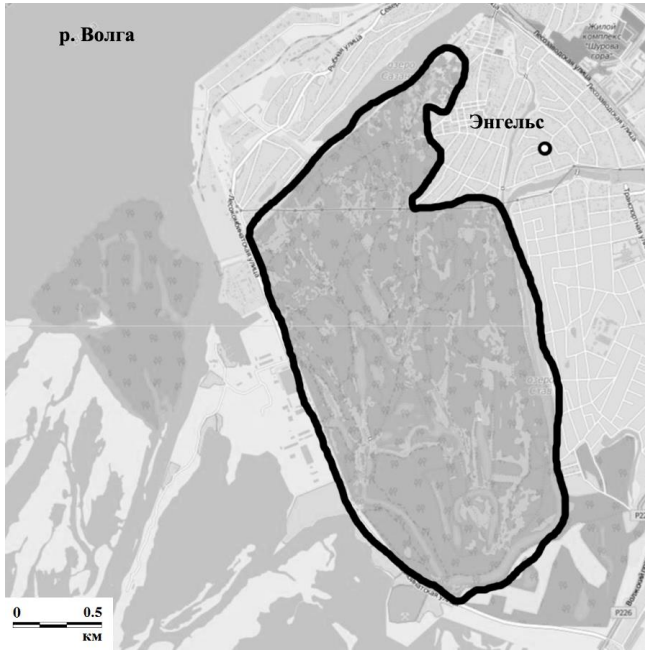


Рисунок 3.6. Район исследования на р. Даниловка (Красноармейского р-н)
(Даниловская Балка, окр. с. Белогорское)

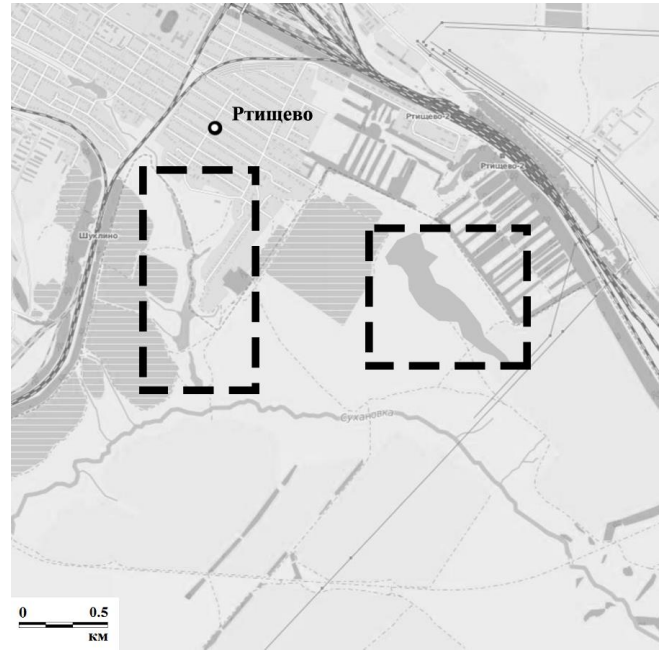
Среднегодовая температура: зимой – от минус 11 до минус 13°C; летом – от плюс 20 до плюс 25°C; среднегодовая сумма осадков около 350 мм. Высота снежного покрова не превышает 20-25 см, однако на открытых участках он сдувается ветром на дно оврага, а с южных склонов стекает при таянии на солнце.

Район исследования в биотопах с антропогенной нагрузкой (пруды в окрестностях г. Ртищево и пос. Лесной (окрестности г. Энгельс)).

Зелёная зона пос. Лесной расположена южнее г. Энгельс на левом берегу р. Волга. Это участок типичной поймы, площадь которого составляет 6.1 км². После подтопления, вызванного строительством Волгоградского водохранилища, пойма была сильно изменена (рисунок 3.7-А).



А



Б

Рисунок 3.7. Район исследования в биотопах с антропогенной нагрузкой (А – пос. Лесной (окр. г. Энгельс); Б – пруды в окр. г. Ртищево)

На западе и северо-западе сильно ограничена застройками индивидуальной и промышленной зон. Расположены они вдоль р. Волга с юга и востока, где находятся оз. Став и Сазанка. Здесь имеется около 20 пойменных озёр, площадь которых составляет 0.6 км². Территория посёлка является частью участка центральной поймы. На низменных участках произрастают ивняки, осокорники, белотопольники; на высоких гривах расположены дубравы. На нижних участках встречаются вяз и тополь. Значительная площадь зелёной зоны покрыта искусственными моновидовыми насаждениями, которые занимают места вырубленных дубрав. Наиболее типичны среди них – клён и берёза (Пискунов, 2002).

Среднегодовая температура: зимой – от минус 10 до минус 15°C; летом – от плюс 21 до плюс 25 °C; среднегодовая сумма осадков около 430-470 мм. Толщина снежного покрова составляет в среднем 25-29 см.

Исследования также проводились на прудах в окрестностях г. Ртищево. Питание смешанное, в основном за счёт грунтовых вод и снега. Размер водоёмов от 1-3 км, средняя глубина достигает 2-5 м. Дно илистое, берега пологие. В летний сезон очень хорошо прогреваются, часто высыхают (рисунок 3.7-Б).

Растительность прибрежной зоны представляет собой преимущественно сухолюбивые дерновинные злаки (ковыль, овсец, типчак). Очень хорошо развиты культурные ландшафты. Среди травостоя часто встречаются эфемеры и эфемероиды, доминируют рогоз и осоковые. Леса около прудов занимают небольшие площади, среди которых встречаются в основном дубравы (Золотухин, Овчаренко, 2007).

Среднегодовая температура: зимой – от минус 12 до минус 15°C; летом – от плюс 19 до плюс 22 °C; среднегодовая сумма осадков около 460-490 мм. Толщина снежного покрова составляет в среднем 23-27 см.

**

Американская норка в ходе акклиматизации и экспансии осваивает биотопы в зависимости от их экологической ёмкости. Обычно плотность популяции зависит от ресурсов среды обитания, ширины поймы, наличия лесистой территории. Поэтому в широкой пойме, открытой или поросшей лесом, популяции норки наиболее многочисленны. Таким образом, плотность её популяции будет зависеть от численности и доступности основных объектов питания.

Наибольшая плотность популяции американской норки установлена в *оптимальных* биотопах – рр. Медведица, Б. Ирғиз и Волга (окр. с. Зоркино). Данные модельные участки обладают большим запасом основных кормовых

ресурсов, следовательно, концентрация особей здесь максимальная. Другая картина складывается в *субоптимальных* (рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое) и *неблагоприятных* (пруды окр. г. Ртищево и пос. Лесной (окр. г. Энгельс)) биотопах, где доступность кормов значительно ниже, а уровень антропогенной нагрузки выше. В результате происходит увеличение площади участка и разряжение популяции норки.

Изучение избирательности и экологических особенностей выбора доступного биотопа, использование его ресурсов представляет большой интерес для выявления стратегий поддержания гомеостаза популяции американской норки. Наличие или отсутствие поймы, а также различный уровень доступности пищевых и территориальных ресурсов приводит к изменению поведения хищника. Выбранные и изученные биотопы представляют наибольший интерес для выявления уровня экологической пластичности и адаптации хищника.

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

Одним из основных направлений изучения адаптивной экологии хищных млекопитающих является исследование пространственной детерминации особей (т.е. индивидуализация участков) в разных частях ареала, имеющих разнообразные природные условия. Выявление особенностей выбора биотопа, определение размера и структуры участка являются основой для изучения взаимодействия между особями одного или нескольких видов.

4.1 Структура индивидуальных участков американской норки в модельных биотопах

В настоящее время, как было отмечено ранее, не существует общепринятой модели организации индивидуальных участков американской норки. Хотя в работе Х. А. Эрнандес-Бланко с соавторами (2005) имеется описание участков волков, где авторы указывают на возможность применения их модели к другим хищным млекопитающим. Поэтому было принято решение в качестве структурной основы использовать данные рекомендации. Индивидуальный участок (рисунок 4.1) изучаемого хищника практически на всех исследованных биотопах состоит из следующих элементов: в центре находится *ядро (очаг участка)*, где располагаются постоянные (1-3) и временные (6-8) убежища. Вокруг ядра находится *кормовая зона (жизненное пространство)*, где норка активно охотится или собирает пищу. Её размеры могут сильно варьировать в зависимости от уровня доступности ресурсов среды. На границе участков имеется *буферная зона (пространственная оболочка)* – это нейтральная территория с равной вероятностью захода любой особи из близлежащих участков. Во всех случаях эта зона всегда располагается вдоль русла реки или стоячего водоёма (Савонин, Филипьев, 2015а).

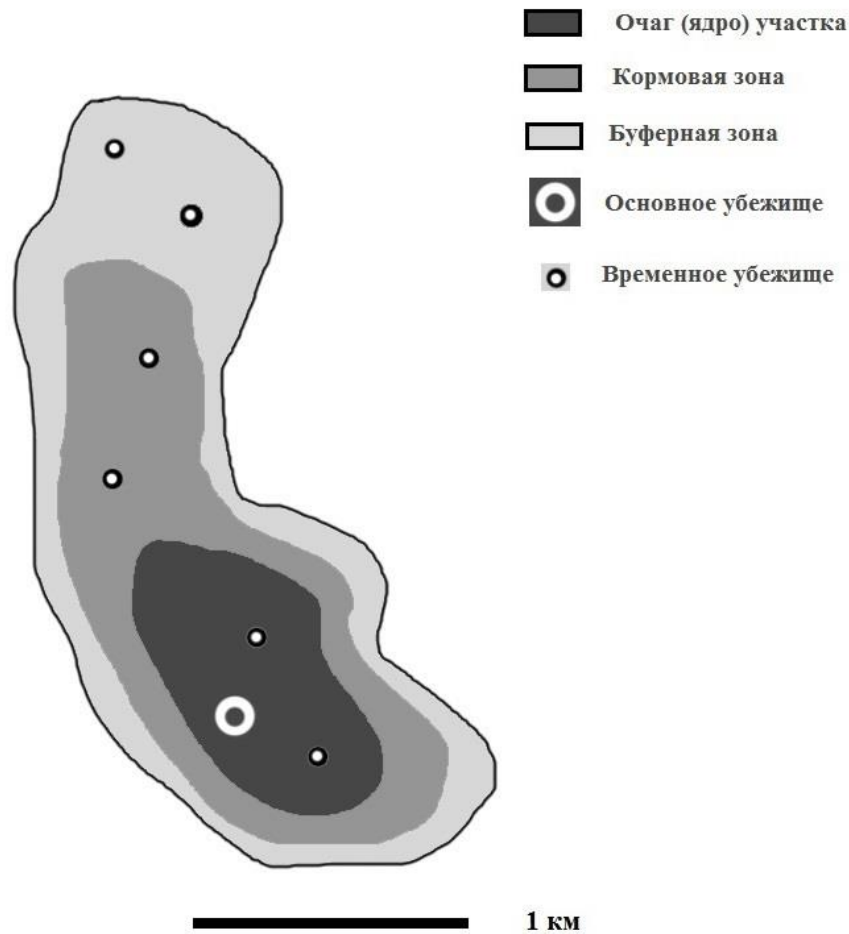


Рисунок 4.1 – Общая схема индивидуального участка американской норки

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 ($\chi^2=193.2$, $p<0.001$) (рисунок 4.2-А), а в *субоптимальных* (рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое) преимущественно вдоль русла ($\chi^2=215.5$, $p<0.001$) (рисунок 4.2-Б). Причина данного явления связана с уровнем доступности пищевых ресурсов среды: хищник обследует участки в долине реки, либо значительно отдаляется от водоёма и добывает пищу в лесных массивах. В *неблагоприятных* биотопах значительное удаление хищника происходило преимущественно к поселениям человека ($\chi^2=143.2$, $p<0.001$).

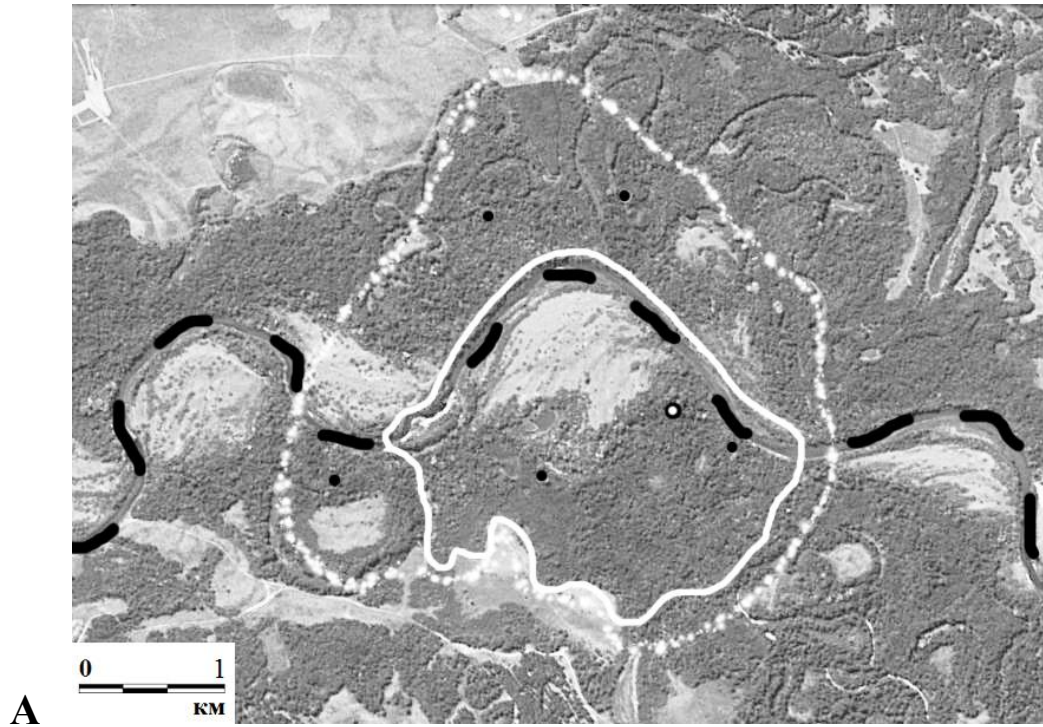


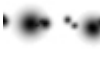





Рисунок 4.2 – Динамика индивидуальных участков в *оптимальном* (р. Медведица) (А) и *субоптимальном* (р. Волга (окр. Ахмат, Садовое)) (Б) биотопах

Обозначения:  и  – граница участка в бесснежный сезон;

 и  – границы участка в снежный сезон;

 – основное убежище;  – временное убежище.

Размер индивидуального участка американской норки, как показали проведенные исследования, в изученных биотопах составляет в среднем от 30.6 ± 3.1 до 50.7 ± 2.9 га (с учётом сезона). Использование территории зависит от времени года: в бесснежные сезоны оно составляет около 20%, а в снежные – более 85% (за 100% принимается общая площадь участка). 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. Наибольшее расстояние проходится в переходные периоды: весна-лето и осень-зима. Летом и зимой передвижения, как правило, непродолжительные, не больше 0.5-1 км. В случае сильных заморозков это расстояние уменьшается до 100-150 м. Протяженность водного перемещения небольшая и составляет не более 20-30 м. Причём самцы преодолевают расстояние водного пути больше, чем самки. В снежные зимы зона активности часто связана с пустотами подо льдом, по которым хищник перемещается до 70-90 м, не выходя на поверхность. В условиях высокого уровня антропогенной нагрузки хищник сохраняет стратегию поведения и организации укрытий, вследствие чего фактор беспокойства лимитируется (Савонин, Филипьев, 2014).

Все участки норки содержали только одно постоянное убежище, причём рядом с ним всегда находилось временное. Логова самцов часто (86%; $\chi^2=231.9$, $p<0.001$) устраивались в пустотах корней деревьев, а самок (69%; $\chi^2=191.2$, $p<0.001$) в норах. Самки активно использовали только основное и 1-2 временных убежищ, в отличие от самцов, которые задерживались не более чем на сутки в одном месте.

В *неблагоприятных* биотопах норка подвержена антропогенному воздействию и использует практически любые укрытия, в том числе постройки, разрушенные лодки, погреба и т.д. Следует отметить, что в данных биотопах не было обнаружено гендерных отличий в предпочтении выбора убежищ ($\chi^2=44.1$, $p=0.27$).

4.2 Сезонная динамика размеров индивидуальных участков американской норки

Отечественная и зарубежная литература по динамике индивидуальных участков американской норки довольно обширна (см. глава 1). Между тем, некоторые вопросы до настоящего времени остаются неизученными. Размеры участка, особенности его использования могут сильно варьировать между особями в том числе и разного пола, что, в основном, определяется особенностью биотопа.

Одно из важных характеристик того или иного биотопа является доступность пищевых и территориальных ресурсов. Наличие развитой пойменной растительности позволяет не только расширять состав рациона, но и выбирать оптимальные места для организации убежищ.

На протяжении всего периода исследования размер индивидуального участка в *оптимальных* биотопах (рр. Медведица, Б. Иргиз, Волга (окр. с. Зоркино)) составил (таблица 4.1): в снежный период у самцов – 48.1 ± 2.4 га, у самок – 48.1 ± 2.4 га. Полученные данные обладают высоким уровнем достоверности: р. Медведица: самцы – $F=45.4$, $p<0.001$; самки – $F=32.9$, $p<0.001$; р. Б. Иргиз: самцы – $F=48.2$, $p<0.001$; самки – $F=43.9$, $p<0.001$; р. Волга (окр. с. Зоркино): самцы – $F=39.2$, $p<0.001$; самки – $F=29.2$, $p<0.001$.

В бесснежный период размер участка составил у самцов – 24.8 ± 2.8 га, у самок – 22.3 ± 2.7 га; данные также статистически достоверны: р. Медведица: самцы – $F=48.1$, $p<0.001$; самки – $F=39.1$, $p<0.001$; р. Б. Иргиз: самцы – $F=45.8$, $p<0.001$; самки – $F=40.3$, $p<0.001$; р. Волга (окр. с. Зоркино): самцы – $F=41.1$, $p<0.001$; самки – $F=32.8$, $p<0.001$. Оба пола занимают примерно одинаковые участки в снежный сезон, вероятно это связано с недостатком пищевых компонентов среды. В бесснежный период территория уменьшается в 1.5 раза; самки занимают немного меньшие по размеру участки. Кроме того, было установлено расстояние отдаления особей от русла реки: у самцов – 280 ± 7.3 м ($F=94.2$, $p<0.001$); у самок – 400 ± 7.2 м ($F=76.9$, $p<0.001$). Это связано с

эффективным обследованием всей доступной территории вокруг водоёма, причём самки отходили от убежища дальше самцов, что, вероятно, связано с избирательностью и предпочтением в кормах.

Таблица 4.1

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

Местообитания	Точки сбора материала	Среднее значение размера индивидуального участка, га и ширина пространственной ниши (H), %					
		Бесснежный сезон (май-октябрь)			Снежный сезон (ноябрь-апрель)		
		самцы	самки	H	самцы	самки	H
Оптимальные биотопы	р. Медведица	24.3±2.4	22.4±2.9	86.7	48.3±2.5	47.6±2.8	92.7
	р. Б. Иргиз	25.2±2.9	21.1±2.8	79.8	49±2.5	46.5±2.4	89.5
	р. Волга (окр. с. Зоркино)	24.7±3.1	23.4±2.6	74.2	47±2.2	45±1.9	88.3
	Среднее	24.8±2.8	22.3±2.7	90.2	48.1±2.4	46.4±2.4	80.1
Субоптимальные биотопы	р. Даниловка	35.6±3.6	33.8±3.5	74.4	53.7±3.6	51.4±3.8	59.2
	р. Ольшанка	31.1±3.6	29.3±3.9	81.6	52±3.2	49.1±3.2	51.3
	р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)	34.8±3.4	32.5±3.7	79.4	60.5±3.5	59.2±3.4	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	15.3±1.3	43.4	19.8±1.1	18.3±0.9	22.4

Участок хищника в субоптимальных биотопах (рр. Даниловка, Ольшанка, Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)), составил (таблица 4.1): в снежный период у самцов – 55.4±3.4 га, у самок – 53.2±3.5 га. Полученные данные статистически

достоверны: р. Даниловка – самцы $F=37.4$, $p<0.001$; самки – $F=42.9$, $p<0.001$; р. Ольшанка: самцы – $F=39.4$, $p<0.001$; самки – $F=35.2$, $p<0.001$.

В бесснежный период территория, занимаемая хищником, составила у самцов – 33.8 ± 3.5 га, у самок – 31.8 ± 3.7 га. Полученные числовые данные отличаются высоким уровнем статистической значимости: р. Даниловка: самцы – $F=41.3$, $p<0.001$; самки – $F=46.2$, $p<0.001$; р. Ольшанка: самцы – $F=37.5$, $p<0.001$; самки – $F=33.7$, $p<0.001$.

В другом *субоптимальном* биотопе ситуация немного отличается (таблица 4.1). На р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое) территория, занимаемая норкой, увеличивается: в снежный сезон у самцов – 60.5 ± 3.5 га, у самок – 59.2 ± 3.4 га; в бесснежный сезон у самцов – 34.8 ± 3.4 га, у самок – 32.5 ± 3.7 га. Полученные данные статистически достоверны: снежный период: самцы – $F=51.4$, $p<0.001$, самки – $F=49.9$, $p<0.001$; бесснежный период: самцы – $F=55.3$, $p<0.001$, самки – $F=51.2$, $p<0.001$. Связано это, в первую очередь, с меньшей доступностью пищевых ресурсов, предоставляемых водоёмом, следовательно, хищнику приходится закономерно увеличивать участок, охотясь не только вдоль русла реки, но и значительно отдаляясь от него. Самки (957 ± 1.4 м; $F=72.2$, $p<0.001$) дальше отдаляются от русла реки, чем самцы (565 ± 1.9 м; $F=63.2$, $p<0.001$).

В отдельных случаях, ввиду геоморфологических условий, территория может увеличиваться. Например, норка активно покидает Даниловскую балку, где протекает р. Даниловка и посещает близлежащие лесные массивы. Здесь самки дальше отдаляются от русла реки (1280 ± 6.4 м; $F=81.2$, $p<0.001$) в отличие от самцов (525 ± 3.2 м; $F=63.7$, $p<0.001$). На р. Ольшанка норка активно перемещается вдоль водоёма, но в неблагоприятные сезоны может сильно отдаляться от него (самцы – 435 ± 1.4 м ($F=81.9$, $p<0.001$); самки – 850 ± 2.1 м ($F=91.2$, $p<0.001$)). Женские особи лучше приспособлены к охоте на мышевидных грызунов (в том числе в толще снега), поэтому чаще удаляются от берега для их поиска. Мужские особи успешны в ловле водной добычи, поэтому концентрируются вдоль русла (Sidorovich, 2000; Jedrzejewska et al., 2001; Bagniewska, 2015).

Наблюдаемый половой диморфизм соответствует индивидуальным предпочтениям кунных, заключающихся в разных энергетических потребностях и особенностях поведения полов. Причина сильного отдаления самок от рек, вероятно, также связана с возможной конкуренцией между ними. Во время неблагоприятных периодов года самки не заходят в буферные зоны или соседние участки, которые сосредоточены вдоль береговой линии ввиду возможной агрессии со стороны других особей.

В *субоптимальных* биотопах хорошо прослеживается стратегия хищника адаптироваться под изменяющиеся условия среды обитания. Естественное изменение уровня ресурсов на протяжении всего водоёма способствует перестройке стратегии использования индивидуального участка. Закономерно увеличивая занимаемую площадь, лимитируется недостаток основных кормовых ресурсов, вследствие чего происходит замена качественной составляющей пищи на количественную. Хищник, обследуя большую по площади территорию, оказывается в разных условиях, где уровень доступности ресурсов различен.

В *неблагоприятных* биотопах участки хищника значительно меньше (таблица 4.1): в снежный период у самцов – 19.8 ± 2.1 га, у самок – 18.3 ± 0.9 га. Полученные данные статистически достоверны: пруды в окр. г. Ртищево: самцы – $F=29.4, p<0.001$; самки – $F=22.9, p<0.001$; пос. Лесной (окр. г. Энгельс): самцы – $F=38.4, p<0.001$; самки – $F=32.9, p<0.001$.

В бесснежный период размер участка самцов составляет 17.2 ± 1.5 га, у самок – 15.3 ± 1.3 га; результаты обладают высоким уровнем значимости: пруды в окр. г. Ртищево: самцы – $F=32.1, p<0.001$; самки – $F=25.7, p<0.001$; пос. Лесной (окр. г. Энгельс): самцы – $F=41.2, p<0.001$; самки – $F=35.4, p<0.001$.

Вероятно, это связано с ограниченностью доступной территории, но благодаря выработанной синантропности норка использует множество типов кормов. Удаление от водоёмов не отличалось у разных полов и составляло 700 ± 5.1 м ($F=91.7, p<0.001$).

Показатель ширины пространственной ниши (H) указывает на степень использования хищником доступной территории (таблица 4.1). 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, из-за недостатка основных типов кормов, норка использует территорию ограниченно. Это особенно заметно в снежный сезон и частично лимитируется охотой на синантропные виды птиц и млекопитающих вблизи жилищ человека. В бесснежный период количество доступных ресурсов участка частично повышается.

Расстояние суточного хода зависит также от сезона (таблица 4.2). Весной и осенью норка проходит больше для поиска партнера и расселении, а в летний и зимний сезоны этот показатель ниже. Наименьшее расстояние норка проходит в *оптимальных* биотопах. Полученные данные характеризуются высоким уровнем статистической достоверности: р. Медведица: самцы – $F=78.3$, $p<0.001$; самки – $F=77.2$, $p<0.001$; р. Б. Иргиз: самцы – $F=61.3$, $p<0.001$; самки – $F=68.2$, $p<0.001$; р. Волга (окр. с. Зоркино): самцы – $F=59.4$, $p<0.001$; самки – $F=62.3$, $p<0.001$.

Большее расстояния норка проходит в *субоптимальных* биотопах. Из-за ограниченности доступной территории животному приходится дальше отдаляться от водоёма, в отдельных случаях выходить из овражно-балочной системы или посещать близлежащие лесные массивы, поля. Данные статистически достоверны: р. Даниловка: самцы – $F=95.1$, $p<0.001$; самки – $F=89.1$, $p<0.001$; р. Ольшанка: самцы – $F=65.8$, $p<0.001$; самки – $F=52.3$, $p<0.001$; р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое): самцы – $F=55.2$, $p<0.001$; самки – $F=58.4$, $p<0.001$.

В *неблагоприятных* биотопах расстояние, проходимое норкой довольно большое, что связано с недостатком доступности кормов, которое восполняется употреблением синантропных видов млекопитающих и птиц. Ввиду постоянства

потенциальных кормовых ресурсов отличия по сезонам незначительны. Полученные результаты статистически достоверны: самцы – $F=55.3$, $p<0.001$; самки – $F=49.8$, $p<0.001$.

Таблица 4.2

Размеры суточного хода американской норки в различные сезоны года

Местообитания	Точки сбора материала	Среднее значение суточного хода, км			
		Весна и осень		Зима и лето	
		самцы	самки	самцы	самки
Оптимальные биотопы	р. Медведица	2.1±0.2	3±0.6	1.1±0.3	1.2±0.5
	р. Б. Иргиз	1.9±0.5	2.5±0.9	2.2±0.5	2±0.6
	р. Волга (окр. с. Зоркино)	2.8±0.3	2.9±0.9	2.1±0.7	2.5±0.9
Субоптимальные биотопы	р. Даниловка	5.1±0.2	5.6±0.6	4.1±0.2	4.9±0.3
	р. Ольшанка	5.3±0.5	5.8±0.8	4.2±0.3	4.9±0.7
	р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)	7.1±1.1	7.7±1.5	4.1±0.5	4.9±0.3
Неблагоприятные биотопы	пруды окр. г. Ртищево, пос. Лесной (окр. г. Энгельс)	4.5±0.4	4.8±0.6	3.2±0.2	3.9±0.3

Подобная картина пространственной организации и гендерные различия в перемещениях по индивидуальному участку наблюдаются и у других видов: Н. Kruuk (1996), работая в Шотландии, отмечал, что самки барсука (*Meles meles* L., 1758) встречались на значительном удалении от центра своего участка, в то время как самцы придерживались только кормовой зоны; аналогичные данные получены D. Reid с соавторами (1994) в Канаде для североамериканской речной выдры (*Lutra canadensis* Schreber, 1777) и американской норки.

Информационные метки, как показали наши исследования, могут располагаться на поваленных деревьях (45%), тропинках (29%), камнях (17%), антропогенных объектах (шины, кирпичи и т.д.) (9%), но преимущественно вблизи водоёмов и лишь иногда на значительном удалении от него. В обоих случаях расположение их не бывает дальше кормовой зоны. В период расселения молодняка могут использоваться временные информационные метки. Рядом с основным убежищем, как правило, имеется только одна постоянная ольфакторная информационная метка. В зимний период для норки характерна организация «маркировочных дорожек» с помощью втирания мочи в снег брюхом. Вследствие чего с помощью брюшных желез закрепляется конкретный запах. Чаще всего метки обновляются в местах, где они чаще подвергаются разрушению – в основном вдоль береговой линии.

Частота обновления информационных меток отличается по сезонам года. Обычно она возрастает в весеннее время при поиске полового партнера и во время паводков или сильных дождей. В осеннее время происходит расселение, которое вновь приводит к увеличению маркировочной активности. Самыми малоактивными сезонами являются лето и зима, когда переходы непродолжительные и обновление меток происходит при резком изменении погодных условий: сильных снегопадах, оттепелей в зимний период, после сильных дождей и засухи летом.

Разработанная ранее классификация биотопов подтверждается результатом кластерного анализа по размерам индивидуальных участков американской норки. Модельные биотопы образуют идентичные кластеры, выделенные нами в предыдущей главе. Размер участка определяется доступностью территориальных ресурсов, от которого зависят такие показатели, как избирательность и состав рациона, активность и плотность заселения (рисунок 4.3).

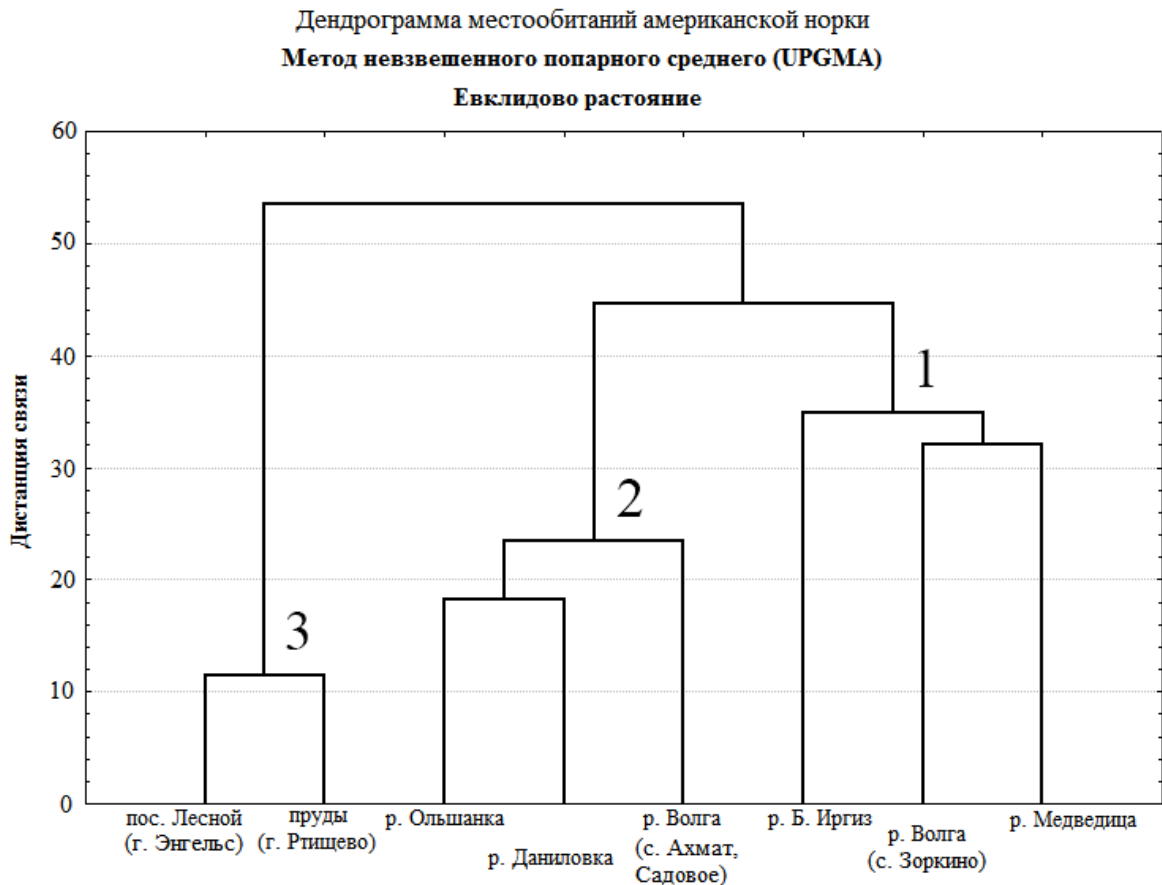


Рисунок 4.3 – Результаты кластерного анализа при сравнении исследуемых местообитаний американской норки (по индивидуальным участкам)

Таким образом, участок обитания изучаемого хищника обладает рядом важных характеристик. Прежде всего необходимо наличие достаточного количества пищевых ресурсов во все сезоны, а их доступность должна быть хотя бы удовлетворительной. При этом именно кормовая зона определяет размер индивидуального участка. Для американской норки важным критерием выбора местообитания является наличие водоёма и подходящего укрытия. В качестве их могут использоваться не только собственные, но и чужие норы (лисиц, барсуков), расщелины в земле, пустоты в корнях поваленных деревьев и др. Особенное значение имеет выводковое убежище, к которому привязана в основном самка и держится поблизости от него с конца зимы до осени.

В структуру индивидуального участка американской норки входит часть побережья реки, пруда, озёра и др. Каждая особь занимает изолированный

участок. Нарушение границ участков возможно осенью во время расселения молодых и весной во время гона. В отдельные особенно суровые зимы норка откочёвывает в более богатые участки поймы, отдаляясь от русла реки на значительное расстояние. Это также происходит после продолжительной летней засухи, когда уровень воды в водоёмах сильно падает. Размер элементов участка может сильно отличаться в зависимости от геоморфологических условий водоёма, степени развития его поймы, сезона года и уровня доступности пищевых ресурсов. Например, на водоёмах, обладающих слабым развитием поймы или её отсутствием, кормовая зона будет закономерно увеличиваться, а буферная зона сокращаться. В биотопах с хорошо развитой пойменной растительностью такие изменения могут проявляться только в неблагоприятные или снежные сезоны, а в остальное время изменения границ участка незначительны.

*
**

В изученных *оптимальных* биотопах, обладающих хорошо развитой пойменной растительностью, изменения участка происходят разнонаправленно. Ввиду большой плотности основных кормов (амфибий, рыб, мышевидных грызунов), в том числе при неблагоприятных условиях, использование данной территории наиболее эффективно. В *субоптимальных* биотопах увеличение охотничьей территории происходит вдоль береговой линии со значительным заходом в буферную зону, что приводит к более частым контактам между особями. Отсутствие достаточного количества основных компонентов питания способствует изменению стратегии поведения хищника: он обследует большую территорию для восполнения энергетических затрат. Наибольшее расстояние во время охоты норки проходят весной и осенью, заметно меньше в летний и зимний сезоны. Причём самки значительно чаще удаляются от ядра участка и охотятся в глубине поймы; расстояние, проходимое ими во время охоты, также больше. Это связано не только с доступностью кормов, но также с особенностями

индивидуального поведения, избеганием внутривидовой конкуренции и различными трофическими предпочтениями. В *неблагоприятных* биотопах индивидуальные участки занимают всю доступную территорию, но хищник часто удаляется от водоёмов в сторону поселений человека.

ГЛАВА 5. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ

Использование современных цифровых средств и методов сбора информации позволяет одновременно получать данные по нескольким основным вопросам аутоэкологии. Один из таких вопросов – это изучение циркадных ритмов, который представляет наибольший интерес при определении уровня пластичности и адаптивности животных, в том числе мелких хищных млекопитающих. В данной области применение неинвазивных дистанционных методов (фотоловушек) наиболее оправдано и объективно, так как исключает субъективность конечных результатов.

5.1 Применение метода дистанционного наблюдения при изучении экологии американской норки

В данном разделе считаем целесообразным описать личный опыт автора при выборе и эксплуатации фотоловушек, используемых при изучении экологии американской норки в представленной работе.

Развитие цифровой фототехники и использование дистанционно-автономных устройств способствовало не только уменьшению затрат времени исследователя, но и повысили эффективность самих исследований. Важным преимуществом данных методов является исключение присутствия и субъективного влияния наблюдателя, которое искажает естественную картину поведения хищников, особенно скрытных, таких как американская норка (Савонин, 2014). Многие другие виды животных (кабаны, лисицы, лоси и т.д.) могут быть также сфотографированы во время дистанционной фотосъёмки мелких хищников, что позволяет исследователям изучать одновременно варианты активности нескольких видов, используя единый алгоритм действий. В свою

очередь это даёт возможность изучать случаи внутри- и межвидового взаимодействия.

На данный момент времени существует множество вариантов камер для различных целей и экологических условий. Важное значение при их выборе имеют следующие технические характеристики:

1. *Разрешение.* Здесь определяющей характеристикой является разрешающая способность камеры – количество пикселей на дюйм (dpi), так как в основном полиграфическая печать осуществляется с разрешением 200-300 dpi, а мониторы отображают не более 100 dpi, то выбирать камеры стоит исходя из этих показателей. С увеличением количества пикселей их размер также уменьшается, а вместе с этим падает светочувствительность и появляются «шумы».

2. *Процессор и объектив.* В большинстве представленных на рынке фотоловушек имеются одинаковые процессоры (чаще ARM или Cortex), а объективы обладают схожим фокусным расстоянием. Хотя отсутствие полноценной технической информации не позволяет оценить данную характеристику в полном объёме.

3. *Светочувствительность (ISO).* При повышении ISO меньше требуется света для съёмки и способность камеры снимать в условиях с низкой освещённостью резко повышается. Чем выше значение ISO, тем сильнее будет усиливаться поступающий сигнал, однако вместе с этим будут появляться «артефакты». Поэтому стоит выбирать оборудование с широким диапазоном светочувствительности.

4. *Датчики движения.* Угол обзора датчика должен быть не менее 120°, при этом его направления нужно сориентировать по вертикальной и горизонтальной осям. Ввиду высокой подвижности мелких хищников чувствительность должна быть очень высокая.

5. *Инфракрасная вспышка,* без которой исследования сумеречных животных практически невозможны. Важно наличие светофильтров (особенно день/ночь), для того чтобы не было избытка света или бликов на матрице.

6. *Носитель информации.* Объём флеш-накопителя будет зависеть от целей и условий применения камеры; единственная важная характеристика при его выборе – скорость записи/чтения и класс (лучше выбирать 10-й).

7. *Время автономной работы.* Чем выше это значение, тем лучше. Здесь многое зависит не только от элементов питания, работы процессора и датчиков, но также от температуры и влажности среды. Существует много различных дополнительных источников энергии, в том числе солнечные, для поддержания долговременной работы устройства.

8. *Защитная окраска и прочность камеры.* Камуфлированные камеры с высоким уровнем защиты (IP) позволяют сохранять устройство не только от агрессивной среды эксплуатации, но также и от возможности её уничтожения животными или людьми. При желании камеру можно маскировать среди ветвей или в отверстиях стволов деревьев.

9. *Цена.* На момент написания работы стоимость камер варьировалась от 40 до 1000 долларов США. Но с учётом разнообразия технических характеристик камер и изменяющегося курса валют этот показатель изменяется в широких диапазонах. Цена применяемых в данной работе фотоловушек составила около 100 долларов США за единицу.

В большинстве случаев вероятность получить качественную фотографию с резкой картиной и без бликов зависит от верного расположения камеры и знания этологии исследуемого животного. При выборе места установки камеры ориентироваться надо не только на экологические особенности исследуемого животного, но и на место экспозиции (рисунок 5.1).



Рисунок 5.1 – Примеры фотографий хищника, полученные при помощи фотоловушки

Любые посторонние предметы в поле зрения камеры (ветви, трава и т.д.) приведут к тому, что датчик будет реагировать именно на этот объект. Поэтому следует очищать место установки камеры от отвлекающих элементов. При малом расстоянии до цели лучше увеличить чувствительность камеры, а при съёмке общего плана – целесообразно её уменьшить. Очень важно устанавливать камеры только на возвышенные объекты (деревья, столбы), так как на земле или штативе есть большой риск порчи устройства: оно может упасть от ветра или её повредит животное. Опора для камеры должна быть без контрастного фона. Лучше выбирать деревья с неповреждённой корой и маскировать устройство травой или

ветвями. При использовании фотоловушек нужно учитывать период срабатывания затвора (работы триггера): для американской норки стоит устанавливать это значение на минимальный уровень, при этом желательно чтобы съёмка происходила каждые 1-3 секунды. Месторасположение также важно: если камера установлена не рядом с логовом, то лучше увеличивать время фотографирования, иначе память и энергия батареи быстро закончатся. Следует контролировать количество фотографий, которое будет делаться при обнаружении животного. Если это число большое, то, с одной стороны, можно получить набор снимков одного ракурса и затем выбрать наилучшее, а с другой стороны, существует риск быстро использовать всю память и заряд батареи.

Время экспозиции зависит от объекта исследования: в случае с американской норкой и довольно высокой её подвижностью следует проверять и заменять карты памяти каждые 2-3 недели, максимум каждый месяц. При установке камеры рядом с убежищем следует проводить эту операцию значительно чаще. В снежные сезоны оставлять камеру больше чем на неделю бесполезно, так как ёмкость батареи при понижении температуры быстро падает. В данном случае полезными будут солнечные элементы или дополнительные источники питания.

Из личного опыта автора следует добавить, что использование камер со встроенным GSM-модулем и возможностью отправки фотографий через мобильную сеть интернет совершенно не практично. Расход энергии их запредельно велик, к тому же повышаются затраты на оплату интернет-трафика. Фотосенсоры таких камер не отличаются высокой чувствительностью в условиях недостатка света (в сумерках и ночью). Это может быть полезным только в случае труднодоступности места установки камеры, когда частое её обслуживание не представляется возможным.

В отдельных случаях очень эффективным является использование приманки. Например, для околотовных хищников можно использовать рыбные

консервы, устанавливая их в поле зрения объектива. Но при этом есть риск привлечь внимание других животных, а не изучаемый объект.

В современной научной литературе всё чаще встречается использование новых цифровых средств сбора и обработки информации. Появляются новые разновидности камер с различным набором технических характеристик, круг использования которых чрезвычайно велик. Но всё же применимость некоторых статистических, математических методов обработки фотографий не является решением всех вопросов изучения экологии хищных млекопитающих, но, безусловно, повышает научную ценность конечных результатов.

5.2 Суточная и сезонная активность американской норки

В основу анализа суточной и сезонной активности были положены фактические данные, полученные с помощью фотоловушек (таблица 5.1)

Таблица 5.1

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

Особенности суточной активности американской норки, как показали результаты проведённого исследования, напрямую зависят от её местообитания. Размеры индивидуальных участков, уровень доступности и обилия кормов обуславливают продолжительность активных действий хищника.

Ввиду схожести данных полученных в *оптимальных* (рр. Медведица, Б. Иргиз, Волга (окр. с. Зоркино)) и в *субоптимальных* (рр. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое), Даниловка, Ольшанка) биотопах дальнейшему подробному описанию подверглись только пойма р. Медведица и долина р. Даниловка, так как они обладают низкой антропогенной нагрузкой (рисунок 5.2).



Рисунок 5.2 – Фотографии, полученные при помощи фотоловушек на р. Медведица (верхний ряд) и р. Даниловка (нижний ряд)

В *неблагоприятных* биотопах исследования проводились комплексно – с помощью камер и визуального наблюдения, так как существует риск порчи оборудования.

В качестве примера приводится объём исследованных фотографий для установления суточной активности норки в весенний сезон в пойме р. Медведица (таблица 5.2). Аналогичный массив исходных данных, полученных с помощью фотоловушек, использовался при анализе суточной и сезонной активности хищника во всех модельных биотопах.

Таблица 5.2

Число фотографий, использованных для анализа суточной активности американской норки в весенний сезон на р. Медведица
(N – общее количество фотографий)

Время получения фотографий, ч	Количество успешных фотографий, шт	
	Самцы ($N=153$)	Самки ($N=123$)
0-2	0	0
2-4	0	21
4-6	27	11
6-8	17	0
8-10	12	10
10-12	18	15
12-14	16	10
14-16	9	0
16-18	0	0
18-20	0	12
20-22	36	36
22-24	18	8

В пойме *оптимального* биотопа – р. Медведица, в *весеннее* время подвижность норки достаточно высокая. У самцов можно выделить следующие пики: утренний (04:00-06:00 ч), с максимальной подвижностью в 27% ($\chi^2=52.2$, $p<0.001$), дневной (10:00-14:00 ч) – 6% ($\chi^2=22.2$, $p<0.001$) и вечерний (20:00-22:00 ч), когда подвижность ниже – 18% ($\chi^2=39.5$, $p<0.001$) (рисунок 5.3-А).

Самки ведут себя более активно; у них можно также выделить 3 пика активности – утренний (02:00-04:00 ч), дневной (10:00-13:00 ч), вечерний (19:00-21:00 ч). Максимальная активность для выделенных пиков составила – 21% ($\chi^2=52.1$, $p<0.001$), 10% ($\chi^2=28.4$, $p<0.001$) и 18% ($\chi^2=46.8$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.3-Б).

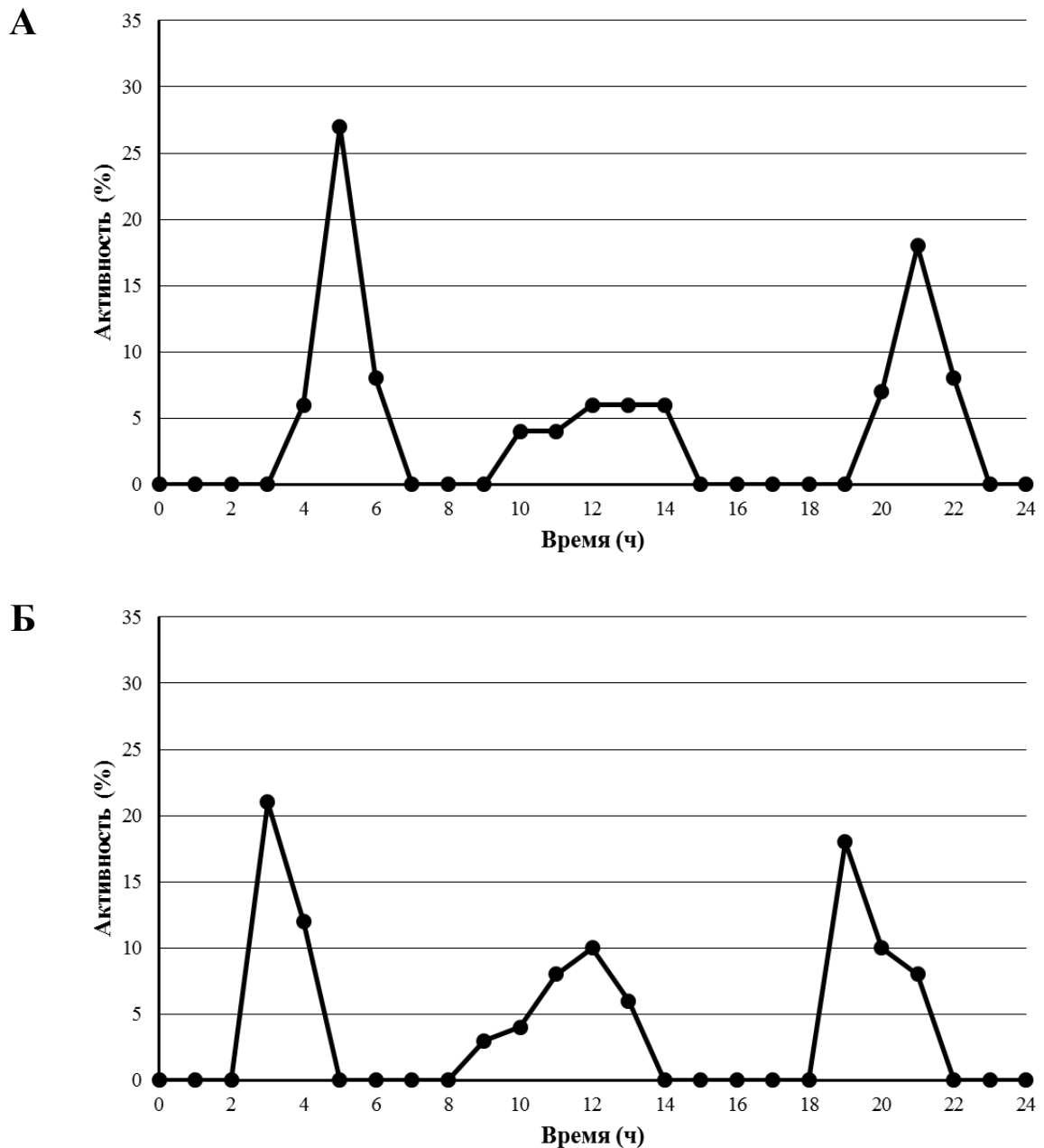


Рисунок 5.3 – Суточная активность американской норки в весенний сезон на р. Медведица (А – самцы, Б – самки)

Утром и вечером хищник активно охотится и обходит свой индивидуальный участок, обновляет информационные метки. Пики активности самцов и самок по времени не совпадают. Самки, как правило, выходят на охоту раньше самцов, за исключением дневного времени, когда хищник тратит время на поиск полового партнера (самки более активны, чем самцы), попутно употребляя животных, которые наиболее активны в светлое время суток (амфибий, птиц и рыб).

Любые хищники синхронизируют модель своего поведения с алгоритмом активности потенциальных жертв (Halle, Stenseth, 2000). Мелкие млекопитающие активны в сумеречное время и поэтому они наиболее уязвимы для норки. Но в дневное время проще добывать многих водных и околоводных животных, таких как рыбы, амфибии, птицы. Отсюда возможным объяснение появления норки в дневное время является разделение потенциальных кормов: в сумеречное время, когда мышевидные грызуны активны, хищник охотится преимущественно на них, а днём – на водных (рыб) и амфибионтных (амфибий) животных, популяции которых (особенно чесночниц) в данном местообитании довольно высокие.

Расстояние, которое проходит норка в поисках пищи, относительно невелико, так как пойма довольно широкая и близлежащие лесные участки имеют высокую численность основных жертв. Насыщение животного происходит достаточно быстро и необходимость долго задерживаться вне убежища отпадает.

На территории юго-западной Европы I. Garin с соавторами (2002) указывали, что весенние встречи норки приходятся исключительно в ночное время. В качестве пояснения такого поведения была выдвинута гипотеза о сильной межвидовой конкуренции. Эти данные также подтверждаются работами J. Zschille с соавторами (2010) для территории Германии. В нашем регионе активность хищника в ночное время невысока, что, вероятно, связано со слабой межвидовой конкуренцией или её отсутствием.

В *летний* период активность американской норки снижается. Для самцов характерен утренний (05:00-07:00 ч), дневной (10:00-14:00 ч) и вечерний (20:00-22:00 ч) пики активности. Именно на это время приходится наибольшая

подвижность хищника – 18% ($\chi^2=48.5$, $p<0.001$), 6% ($\chi^2=33.8$, $p<0.001$) и 24% ($\chi^2=55.2$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.4-А).

Для самок аналогично выделяются утренний (03:00-05:00 ч), дневной (09:00-13:00 ч) и вечерний (19:00-22:00 ч) пики; для них характерно 16% ($\chi^2=53.2$, $p<0.001$), 6% ($\chi^2=32.4$, $p<0.001$) и 27% ($\chi^2=62.1$, $p<0.001$) активности, соответственно (рисунок 5.4-Б).

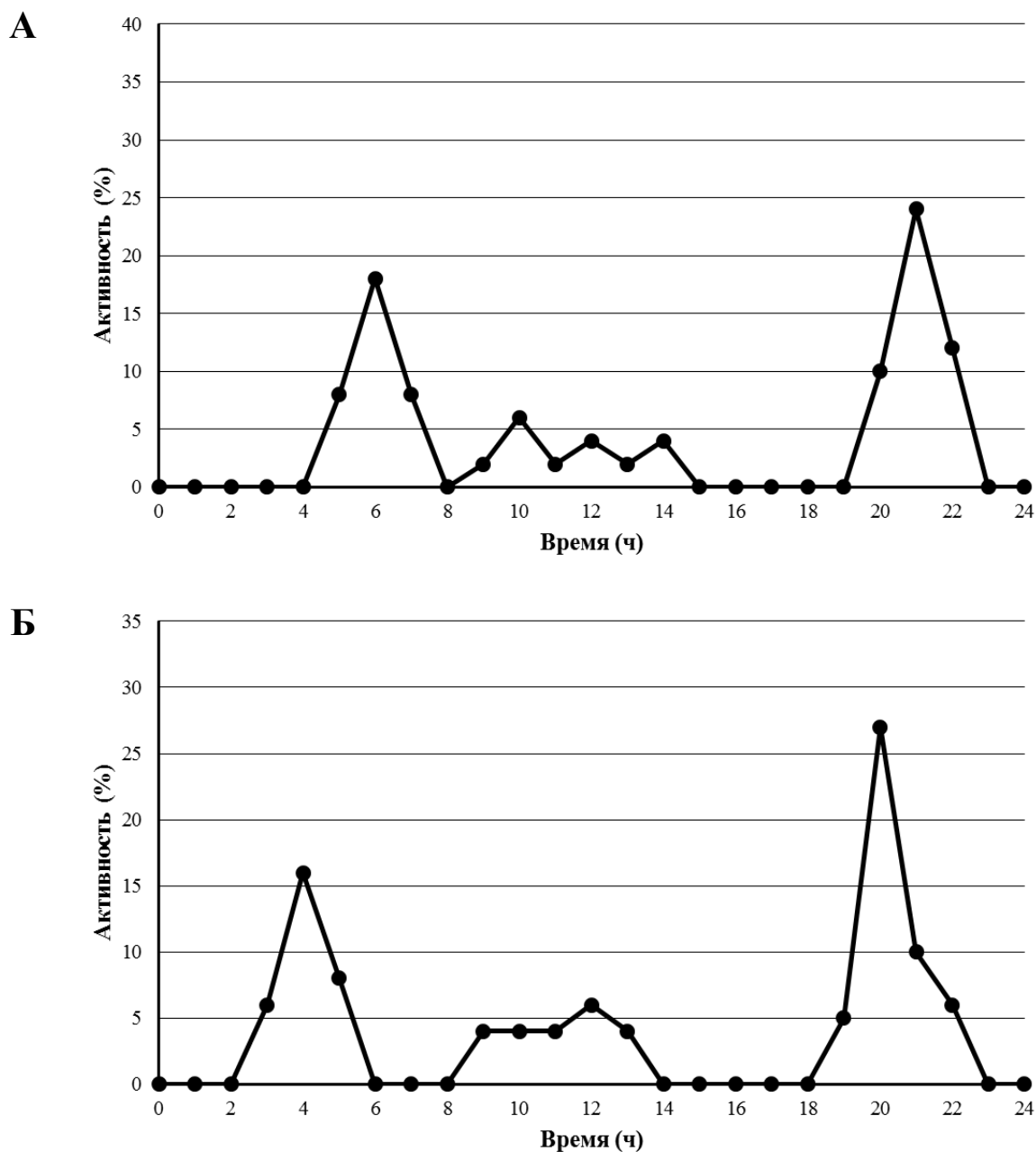


Рисунок 5.4 – Суточная активность американской норки в летний сезон на р. Медведица (А – самцы, Б – самки)

Вследствие увеличения летом численности потенциальных жертв хищник реже появляется в дневное время. С наступлением вечера, когда летняя жара спадает, а активность основных жертв норки увеличивается, норка покидает своё убежище для охоты. При высокой численности популяции потенциальных жертв для полного насыщения достаточно нескольких часов, после чего хищник быстро возвращается в убежище.

Днём самцы тратят время на обход своего участка с остановками во временных убежищах. Заход в буферные зоны происходит довольно редко. Самки проявляют большую активность в дневное время, видимо для восполнения энергетических затрат при выкармливании детёнышей.

Иногда начало утренней и вечерней активности может смещаться, хищник проводит вне убежища на 2-3 ч больше. В редких случаях хищник полностью переходит на активность в дневное время. Такое увеличение времени обуславливается использованием в период летней засухи замещающих кормов (насекомых, рептилий, растений). После продолжительной летней засухи, когда уровень воды в водоёмах сильно падает – активность норок резко сокращается. Так, P. Garcia с соавторами (2009) для территории Испании указывают, что циркадный ритм хищника смещается в зависимости от обилия местных грызунов. Если их популяция низкая, то норка чаще отклоняется от типичной картины поведения и летом нередко встречается в дневное время. Подобную ситуацию описывал L. A. Harrington с соавторами (2008) на р. Темзе в Великобритании.

В *осенний* период активность норки возрастает. Молодые и взрослые животные часто встречались в любое время суток, за исключением ночи.

У самцов выделяются утренний (04:00-07:00 ч), дневной (10:00-13:00 ч) и вечерний (19:00-22:00 ч) пики. Максимальная активность в эти пики составила: 20% ($\chi^2=49.4$, $p<0.001$), 10% ($\chi^2=22.1$, $p<0.001$) и 18% ($\chi^2=31.1$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.5-А).

У самок картина аналогичная, единственное отличие связано со смещением времени активности: наблюдается утренний (03:00-05:00 ч), дневной (12:00-14:00

ч) и вечерний (19:00-21:00 ч) пики. Максимальная активность составила: 25% ($\chi^2=52.9$, $p<0.001$), 12% ($\chi^2=25.1$, $p<0.001$) и 21% ($\chi^2=49.4$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.5-Б).

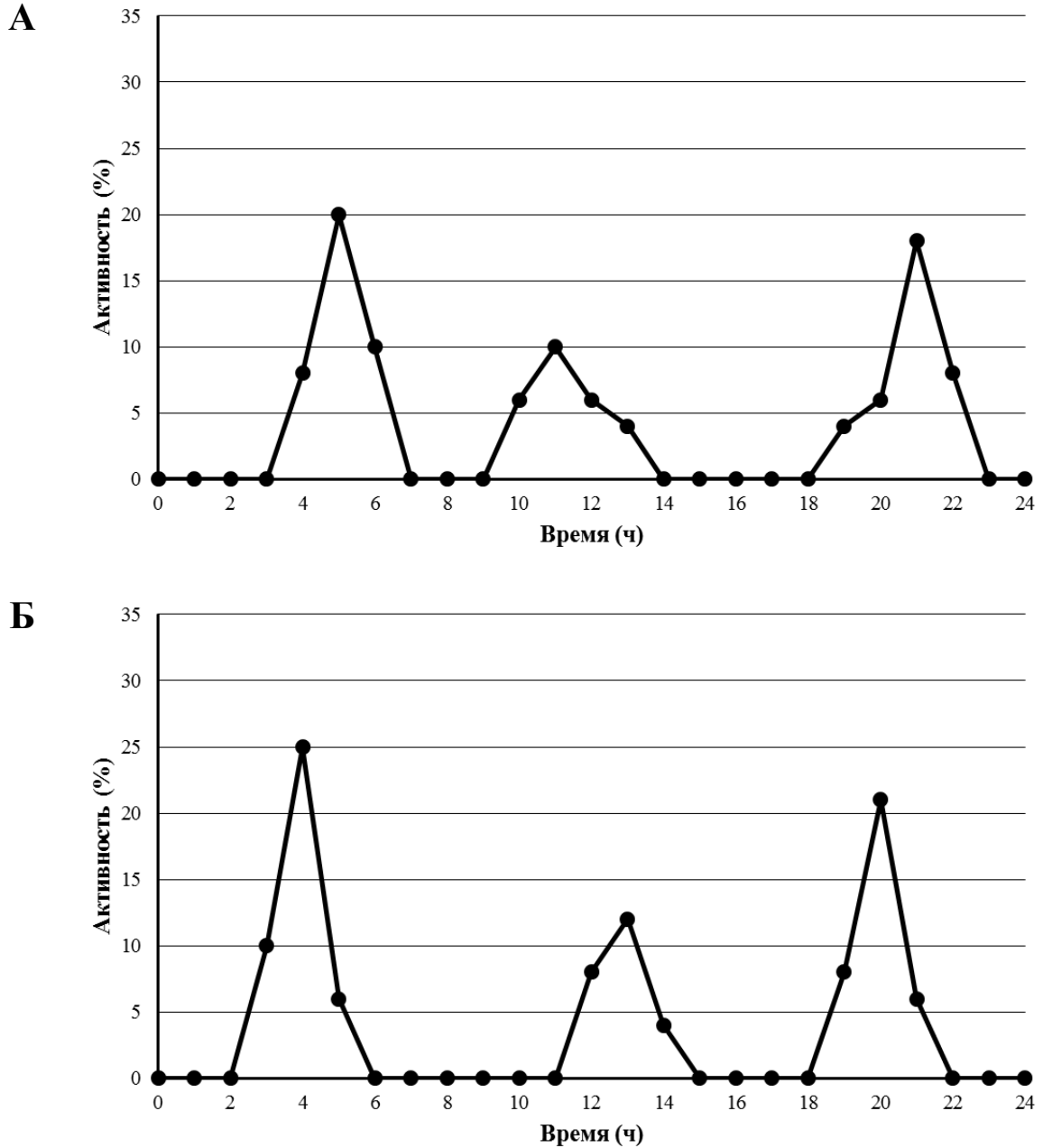


Рисунок 5.5 – Суточная активность американской норки в осенний сезон на р. Медведица (А – самцы, Б – самки)

Норка в данный сезон может встречаться в различное время суток. Это связано с активным периодом нагула, который проходит, как правило, в сумерках, когда жертвы (мышевидные грызуны) наиболее активны. Днём взрослые особи в

основном только обходят границы своих участков с целью обновления меток и охоты на потенциальных жертв, которые наиболее активны в дневное время (птицы, амфибии и т.д.).

В последующий *зимний* период у самцов выделяются короткий утренний (03:00-05:00 ч), длинный дневной (12:00-15:00 ч) и вечерний (20:00-22:00 ч) пики, с максимальной подвижностью: 20% ($\chi^2=49.5$, $p<0.001$), 15% ($\chi^2=21.3$, $p<0.001$) и 18% ($\chi^2=29.6$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.6-А).

Самки встречаются только в утренние (05:00-08:00 ч) и вечерние (20:00-22:00 ч) часы, с активностью – 22% ($\chi^2=56.3$, $p<0.001$) и 25% ($\chi^2=51.2$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.6-Б).

Норка покидает убежище только на несколько часов и уходит от водоёма на незначительные расстояния. Вероятно, это связано с температурным режимом, так как с наступлением ночи температура окружающей среды резко падает (на 10-15°C), что заставляет хищника больше времени проводить в убежище. Основная стратегия данного сезона – поддержать энергию для выживания, которая тратится во время частых передвижений, поэтому поведение хищника сопряжено с частыми остановками во временных убежищах, где он восстанавливает силы около 0.5-1 ч, а затем снова выходит на охоту. Происходит разделение добычи: самцы днём активно питаются амфибиями, рыбой и птицами, а в вечернее время охотятся на мышевидных грызунов.

Самки отлавливают преимущественно только мышевидных грызунов в сумерках. Это связано, вероятно, с физиологическими особенностями особей: самки более успешно охотятся на мышевидных грызунов, чем самцы, которые больше времени могут проводить в воде (Sidorovich, 2000; Jedrzejewska et al., 2001; Bonesi, Palazon, 2007; Bagniewska, 2015).

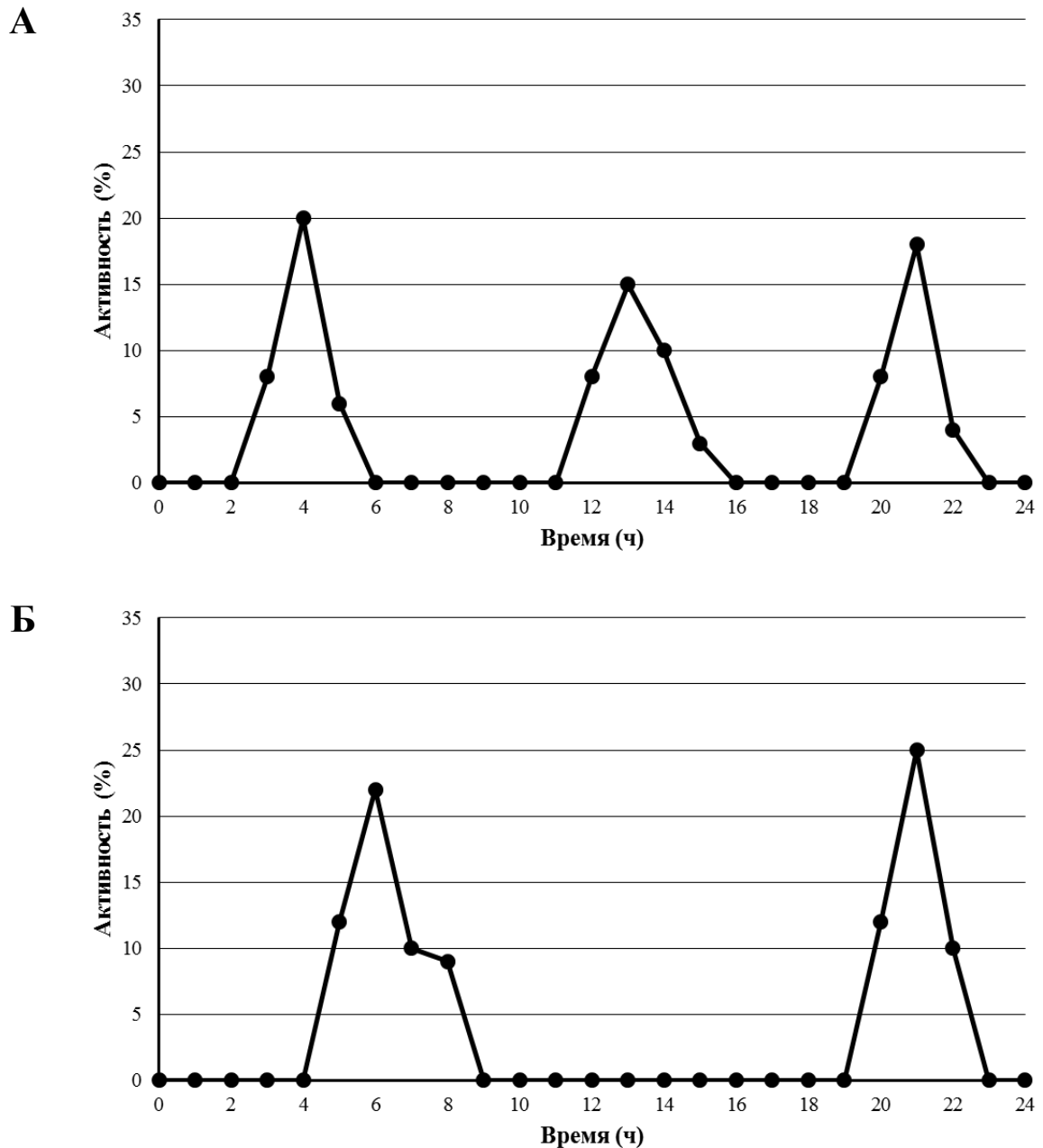


Рисунок 5.6 – Суточная активность американской норки в зимний сезон на р. Медведица (А – самцы, Б – самки)

Следует отметить, что активность потенциальных жертв норки довольно высока в светлое время суток, когда проще визуально находить места зимовок амфибий, отлавливать рыб, охотиться на птиц. Подобное явление наблюдал J. Niemimaa (1995) в Финляндии, где самцы покидали норы только днём, а также довольно часто посещали другие свои убежища и задерживались в них на

непродолжительное время. Аналогичные исследования проводил J. Zschille со соавторами (2010) в Германии, когда наиболее доступной пищей в зимний сезон являлась рыба, и активность самцов норки была в основном дневная для более успешной ловли её подо льдом.

Долина р. Медведица обладает достаточно высоким уровнем развития поймы: наличие близлежащих лесов и закустаренности способствует расширению потенциальных кормовых ресурсов, поэтому американская норка основное время при добывании корма проводит вблизи водоёма. Суточная активность хищника меняется в различные сезоны в зависимости от количества пищи, способов её добывания, погодных условий и др. В данном биотопе для норки преимущественно характерен полифазный тип циркадных ритмов (у самок зимой встречается дифазный тип). У самцов и самок происходит разделение пиков активности с целью уменьшения конфликтов, за исключением весеннего сезона, когда происходит поиск полового партнера. Выявленная гетерохронность поведения может быть связана с физиологическими особенностями полов при выборе кормовых объектов. Низкая активность наблюдается летом у самцов, когда особи пережидают дневную жару в убежищах, а охотятся в сумеречные часы, самки в это время покидают убежище чаще. Меньше всего норки придерживаются определенного суточного ритма в осеннее время, ввиду расселения молодых животных.

Проведенная ранговая корреляция Спирмена между выделенными пиками наибольшей активности самцов и самок показывает низкую силу связи: весной – $r_s=0.09-0.1$, $p<0.001$; летом – $r_s=0.11-0.15$, $p<0.001$; осенью – $r_s=0.08-0.11$, $p<0.001$; зимой – $r_s=0.05-0.07$, $p<0.001$. Вследствие чего можно утверждать о наличии достоверной гетерохронности активности хищника в данном биотопе.

В другом *субоптимальном* биотопе – р. Даниловка, циркадный ритм в *весенний* сезон у самцов американской норки состоит из: утреннего (04:00-06:00 ч), дневного (11:00-13:00 ч) и вечернего (20:00-22:00 ч) пиков. Максимальная

подвижность: 27% ($\chi^2=65.2$, $p<0.001$), 12% ($\chi^2=25.6$, $p<0.001$) и 22% ($\chi^2=45.6$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.7-А).

У самок аналогично выделяются такие же пики – утренний (05:00-08:00 ч), дневной (11:00-14:00 ч) и вечерний (21:00-23:00 ч). Максимальная подвижность: 25% ($\chi^2=54.6$, $p<0.001$), 10% ($\chi^2=29.1$, $p<0.001$) и 27% ($\chi^2=61.3$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.7-Б).

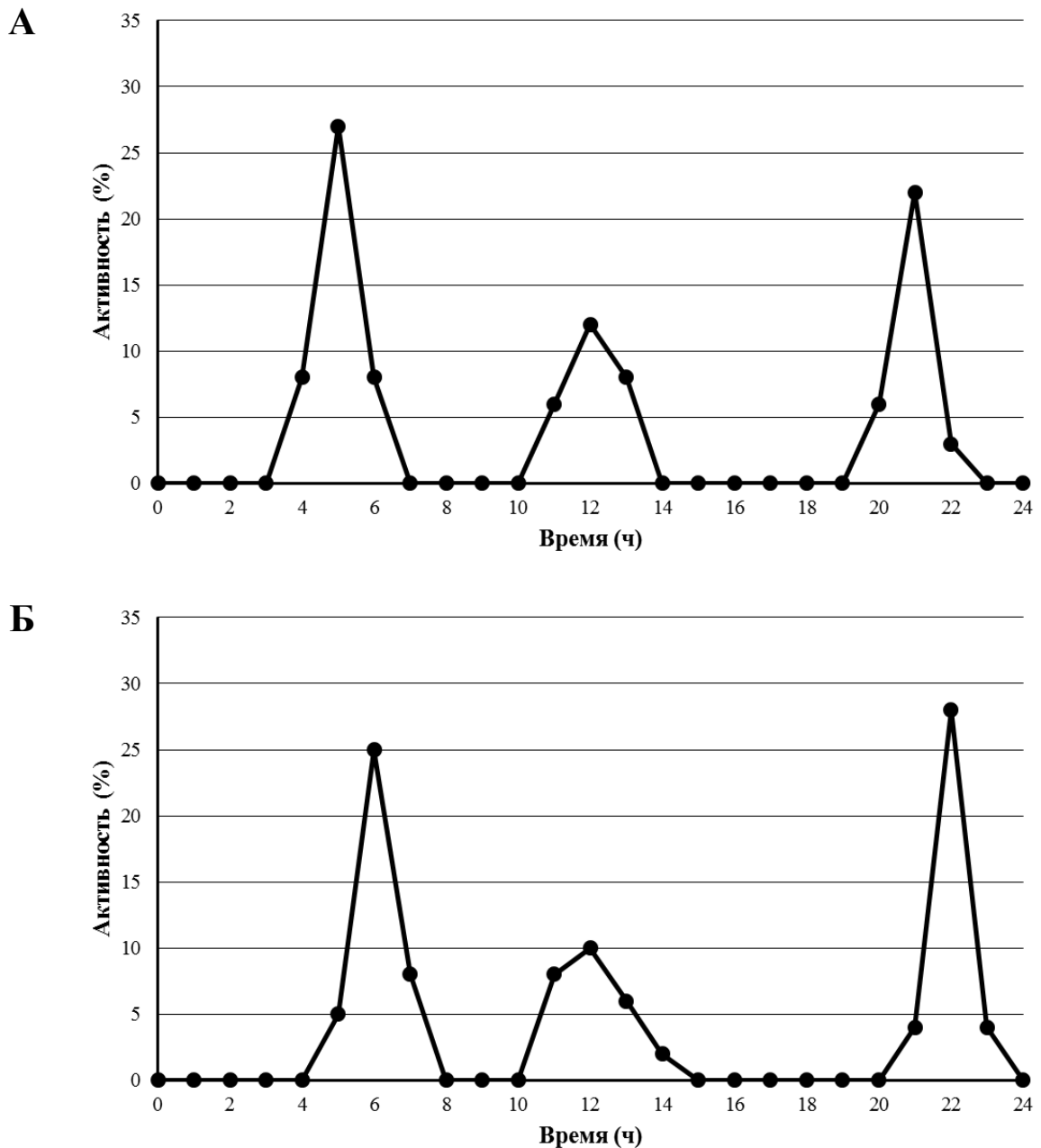


Рисунок 5.7 – Суточная активность американской норки в весенний сезон на р. Даниловка (А – самцы, Б – самки)

Такое разделение поведения связано с особенностями организации индивидуальных участков, а именно сокращением буферных зон, поэтому самки предпочитают охотиться в ночное время, для того чтобы избежать лишних контактов. Ближе к концу сезона активность в дневное время повышается у обоих полов для поиска подходящего партнера. Подобные данные были получены I. Zuberogoitia со соавторами (2006) в Северной Испании на малой р. Батрон, где норка является доминирующим видом среди околородных хищников и часто встречалась в светлое время суток. С другой стороны, индивидуальный участок самцов всегда больше, чем у самок, и поэтому ему надо физически больше времени чтобы полностью обойти его.

Суточная активность в *летний* сезон у самцов состоит из 3-х пиков: утреннего (05:00-07:00 ч), дневного (11:00-14:00 ч) и вечернего (21:00-23:00 ч), на которые приходится максимальная активность: 32% ($\chi^2=69.2$, $p<0.001$), 8% ($\chi^2=24.1$, $p<0.001$) и 25% ($\chi^2=46.3$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.8-А).

Циркадный ритм самок состоит из утреннего (01:00-03:00 ч), дневного (10:00-13:00 ч) и вечернего (19:00-21:00 ч) пиков, максимальная активность составляет: 28% ($\chi^2=49.2$, $p<0.001$), 5% ($\chi^2=25.9$, $p<0.001$) и 29% ($\chi^2=51.3$, $p<0.001$), соответственно (рисунок 5.8-Б).

Самки надолго не покидают убежище, в котором находятся детёныши и поэтому их активность связана с частыми вылазками, ввиду недостаточного количества потенциальных жертв вблизи водоёма. В данном случае ситуация аналогична выявленной на р. Медведица, где самки также совершают периодические вылазки в дневное время. С другой стороны, Т. Arnold и Е. Fritzell (1987), проводя исследования в Северной Америке, утверждали, что дневная деятельность для самок норки характера при высокой численности амфибий в районе исследования. На р. Даниловка, как показали проведенные исследования, ситуация аналогичная. Активность самцов в дневное время, вероятно, связана с теми же причинами. Ещё одно объяснение такого отклонения от типичной картины поведения может быть частичное пересыхание водоёма в жаркий сезон, в

результате чего норке нужно тратить намного больше времени для насыщения и использования всего светового времени.

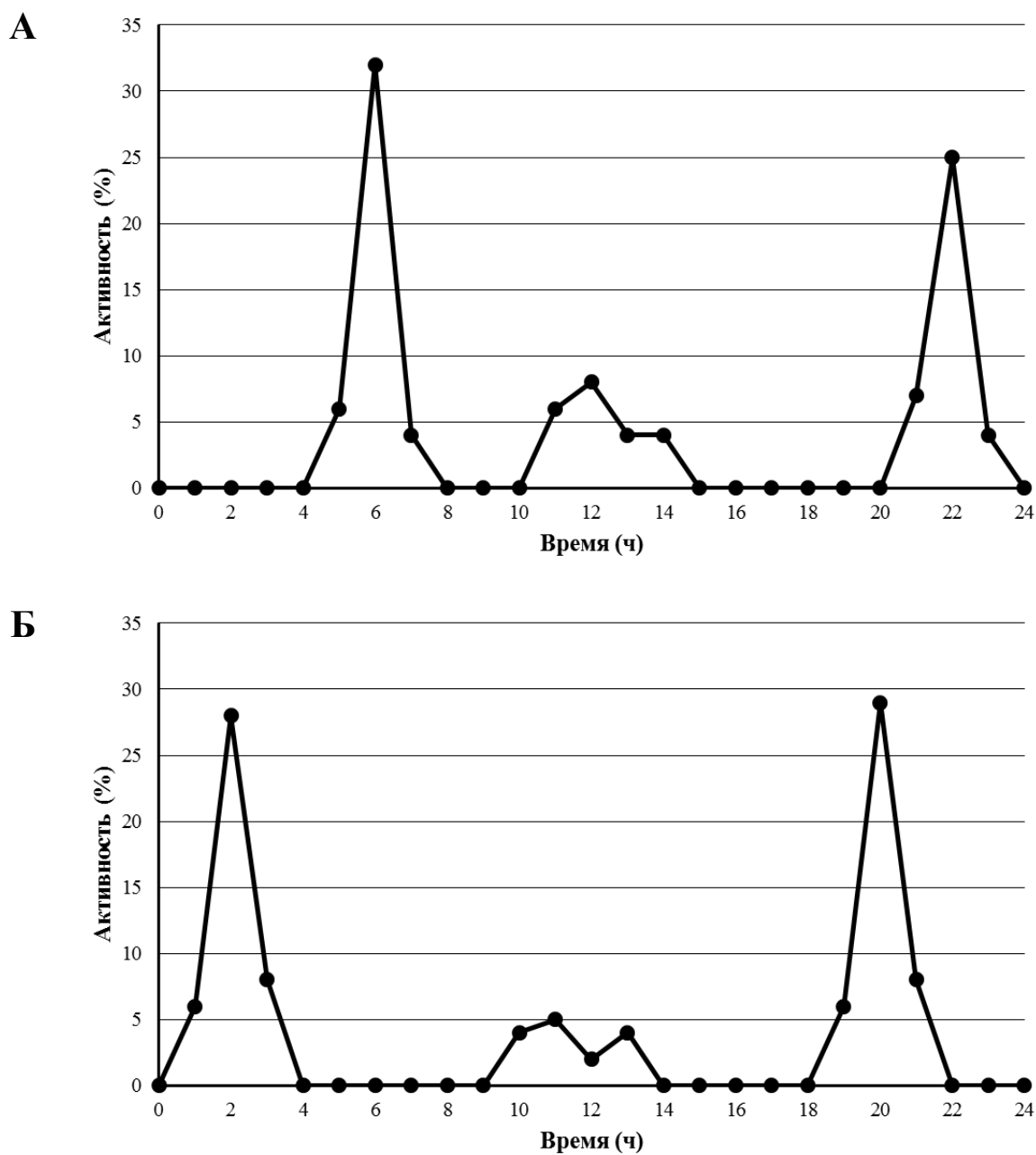


Рисунок 5.8 – Суточная активность американской норки в летний сезон на р. Даниловка (А – самцы, Б – самки)

Осенью активность норок существенно возрастает. Светлое время суток используется максимально. У самцов можно выделить следующие пики: утренний (03:00-05:00 ч), дневной (10:00-12:00 ч) и вечерний (19:00-22:00 ч). Максимальная

подвижность: утром – 28% ($\chi^2=62.6$, $p<0.001$), днём – 12% ($\chi^2=21.6$, $p<0.001$) и вечером – 27% ($\chi^2=60.4$, $p<0.001$) (рисунок 5.9-А).

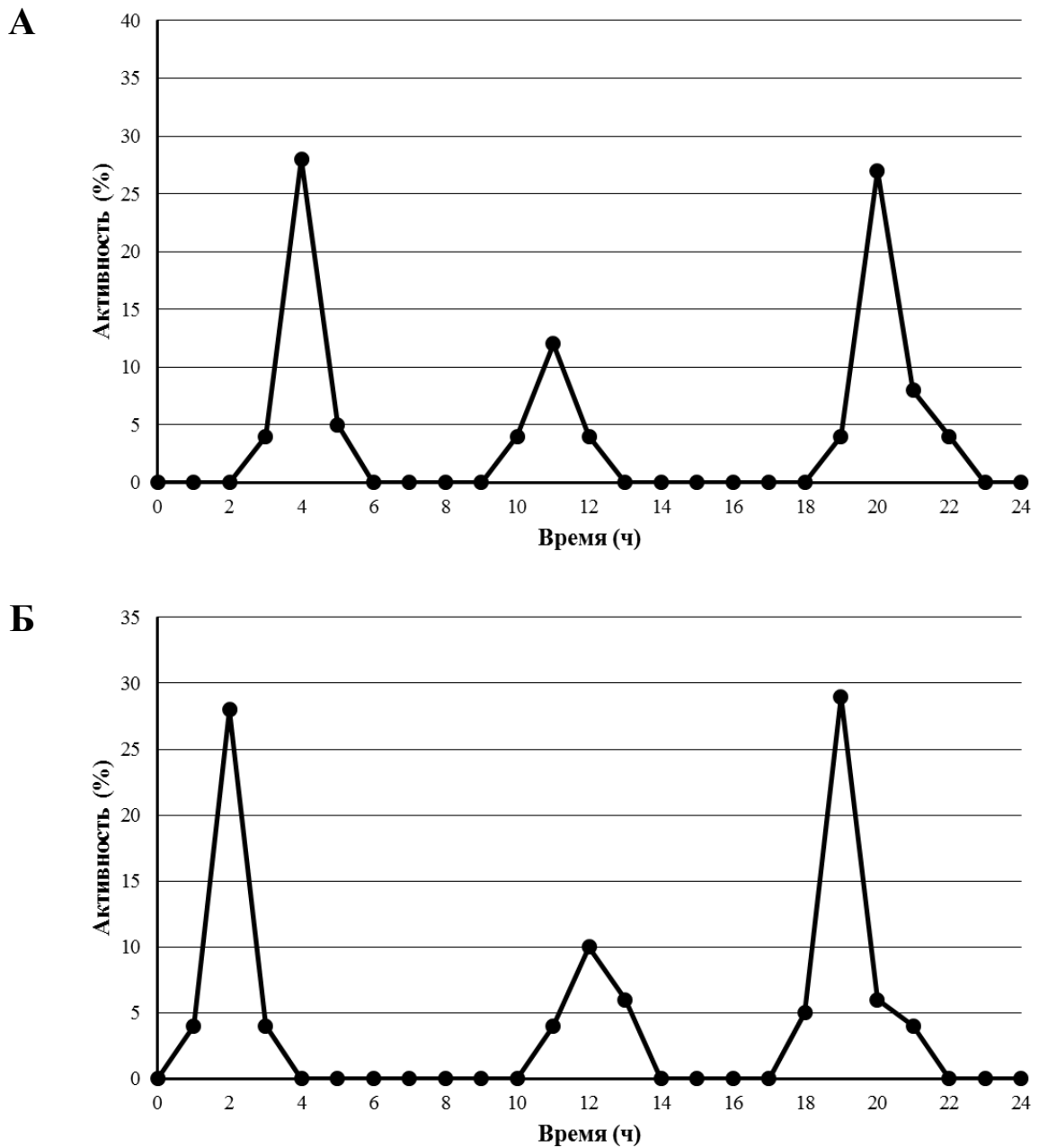


Рисунок 5.9 – Суточная активность американской норки в осенний сезон на р. Даниловка (А – самцы, Б – самки)

У самок выделяется утренне-ночной (01:00-03:00 ч), дневной (11:00-13:00 ч) и вечерний (18:00-21:00 ч) пики, на которые приходится максимальная подвижность: 28% ($\chi^2=53.9$, $p<0.001$), 10% ($\chi^2=24.3$, $p<0.001$) и 29% ($\chi^2=58.9$,

$p < 0.001$), соответственно (рисунок 5.9-Б). В этот сезон начинается активный период расселения и нагула животных. Самцы и самки активны в любое время, но последние чаще встречаются в ночное время для избегания прямых контактов. К тому же сами пики активности также несколько смещены у самок и самцов. Дневное время активно используется обоими полами для питания.

Ещё одним объяснением дневной активности норки может быть связано с риском хищничества из-за других сумеречных хищников, которые также нагуливают массу перед зимним сезоном. Отсутствие хорошо развитой поймы обуславливает меньшее количество потенциальных мест для убежищ с густой растительностью. В совокупности это может приводить к изменению стратегии поведения американской норки.

В последующий *зимний* сезон активность норки заметно падает. У самцов можно выделить 3 пика активности: утренний (04:00-06:00 ч), дневной (11:00-13:00 ч) и вечерний (20:00-22:00 ч). Максимальная активность: 31% ($\chi^2=72.3$, $p < 0.001$), 14% ($\chi^2=28.7$, $p < 0.001$) и 27% ($\chi^2=68.9$, $p < 0.001$), соответственно (рисунок 5.10-А).

У самок выделяется только вечерне-ночной (16:00-23:00 ч) пик активности, с максимальной подвижностью – 32% ($\chi^2=115.8$, $p < 0.001$) (рисунок 5.10-Б).

Ввиду плохого развития поймы самцам американской норки приходится проводить намного больше времени вне убежища для насыщения. При этом используется дневное время, благодаря чему можно охватить большой спектр кормовых ресурсов. В отличие от них, самки больше времени проводят дальше от водоёма.

Территория для обследования вдоль береговой линии, ввиду недостатка кормов, довольно велика и за светлое время суток, когда температура окружающей среды повышается, норка не успевает полностью удовлетворить потребности в пище. В результате перемещения кратковременны и сопряжены с продолжительными остановками во временных убежищах (до 1.5-2 ч).

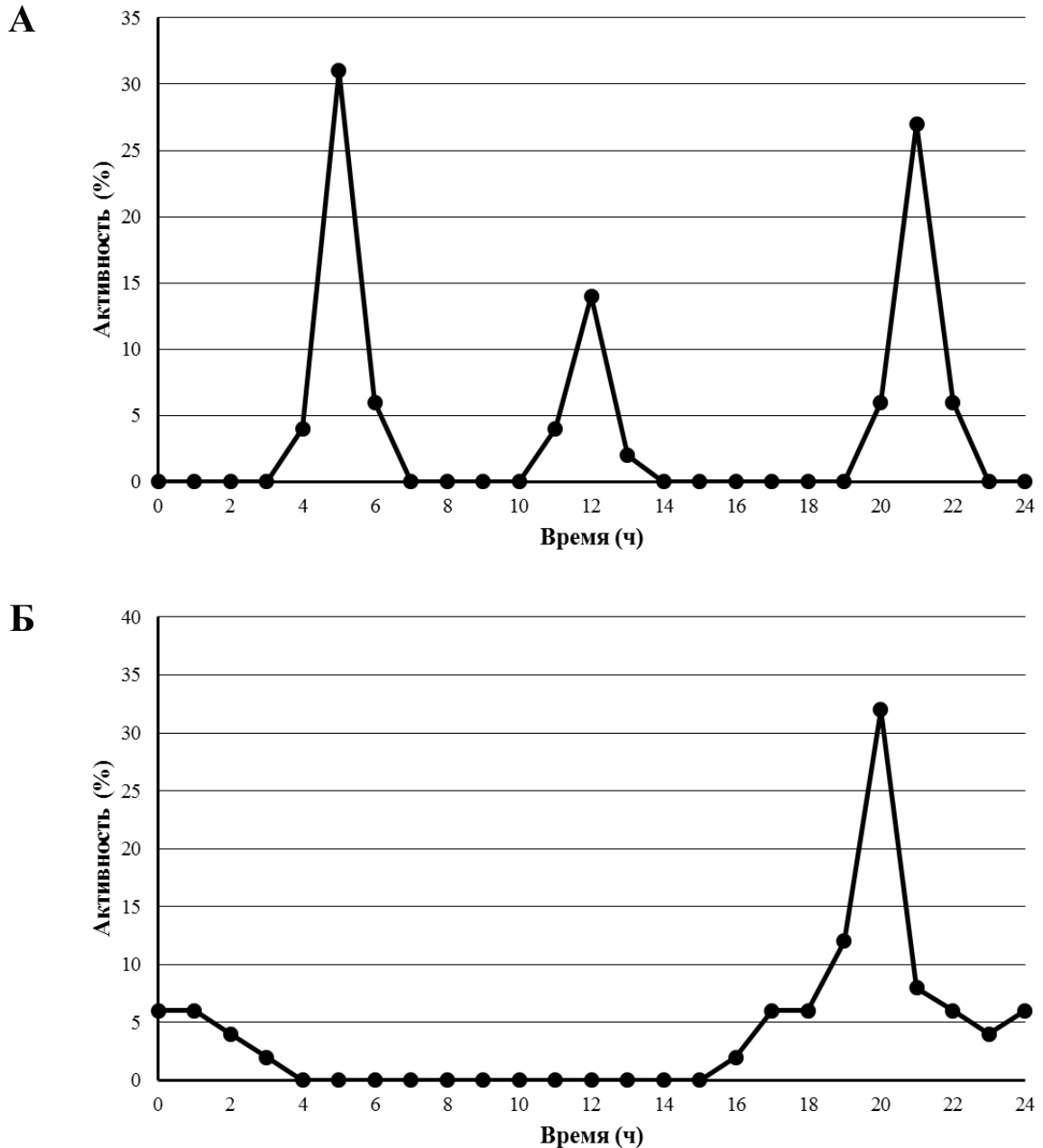


Рисунок 5.10 – Суточная активность американской норки в зимний сезон на р. Даниловка (А – самцы, Б – самки)

На данном водоёме самки намного дальше отдалялись от русла реки, чем самцы. Так как данный биотоп находится в овражно-балочной системе, то особям приходилось подниматься в близлежащие лесные массивы, именно поэтому активность линейно возрастает к сумеркам. В это время хищник успевает прийти до мест большой локализации мышевидных грызунов, где успешно охотится на

них. Затем активность снижается, норка возвращается к водоёму и проводит весь день в убежище.

Проведенная ранговая корреляция Спирмена между выделенными пиками наибольшей активности самцов и самок показывает низкую силу связи: весной – $r_s=0.1-0.12$, $p<0.001$; летом – $r_s=0.1-0.12$, $p<0.001$; осенью – $r_s=0.09-0.11$, $p<0.001$; зимой – $r_s=0.04-0.05$, $p<0.001$. Вследствие чего можно утверждать о наличии достоверной гетерохронности активности хищника в данном биотопе.

В отличие от р. Медведица р. Даниловка не обладает развитой поймой, поэтому при кормодобывании большую часть времени норка проводит вдоль береговой линии. Определяющее значения имеет сезон года, так как в бесснежные сезоны возможно пересыхание водоёма, в результате чего хищнику приходится проводить намного больше времени вне убежища. На р. Даниловка доминирует полифазный тип активности (у самок зимой встречается монофазный тип); гетерохронность поведения самцов и самок сохраняется. Средний уровень активности в таких биотопах выше, чем в других описанных. Хищник часто появляется в дневное время, что связано с увеличением времени на насыщение и с выходом за пределы биотопа (особенно самок). Отклонения поведения встречаются весной при размножении и осенью во время расселения молодых особей. Летом норка также активна в светлое время суток.

Оценка суточной и сезонной активности в *неблагоприятных* биотопах проводилась комплексно. Дополнительно использовался метод визуального наблюдения, так как присутствовал риск порчи оборудования. Данные биотопы не обладают большим запасом вариантов рациона, но ввиду непосредственной близости к жилищам человека имеется возможность использовать одомашненные и синантропные виды. Так как смещение пиков активности незначительное и изменяется не более чем на 0.5-1 час, было принято решение представить сводный график циркадных ритмов хищника по снежным и бесснежным сезонам (рисунок 5.11).

В бесснежный сезон (рисунок 5.11-А) выделяется также 3 пика активности – утренний (03:00-05:00 ч), дневной (11:00-14:00 ч) и вечерний (19:00-21:00 ч), на которые приходится следующие показатели активности – 13% ($\chi^2=53.2, p<0.001$), 14% ($\chi^2=59.9, p<0.001$) и 29% ($\chi^2=119.7, p<0.001$), соответственно.

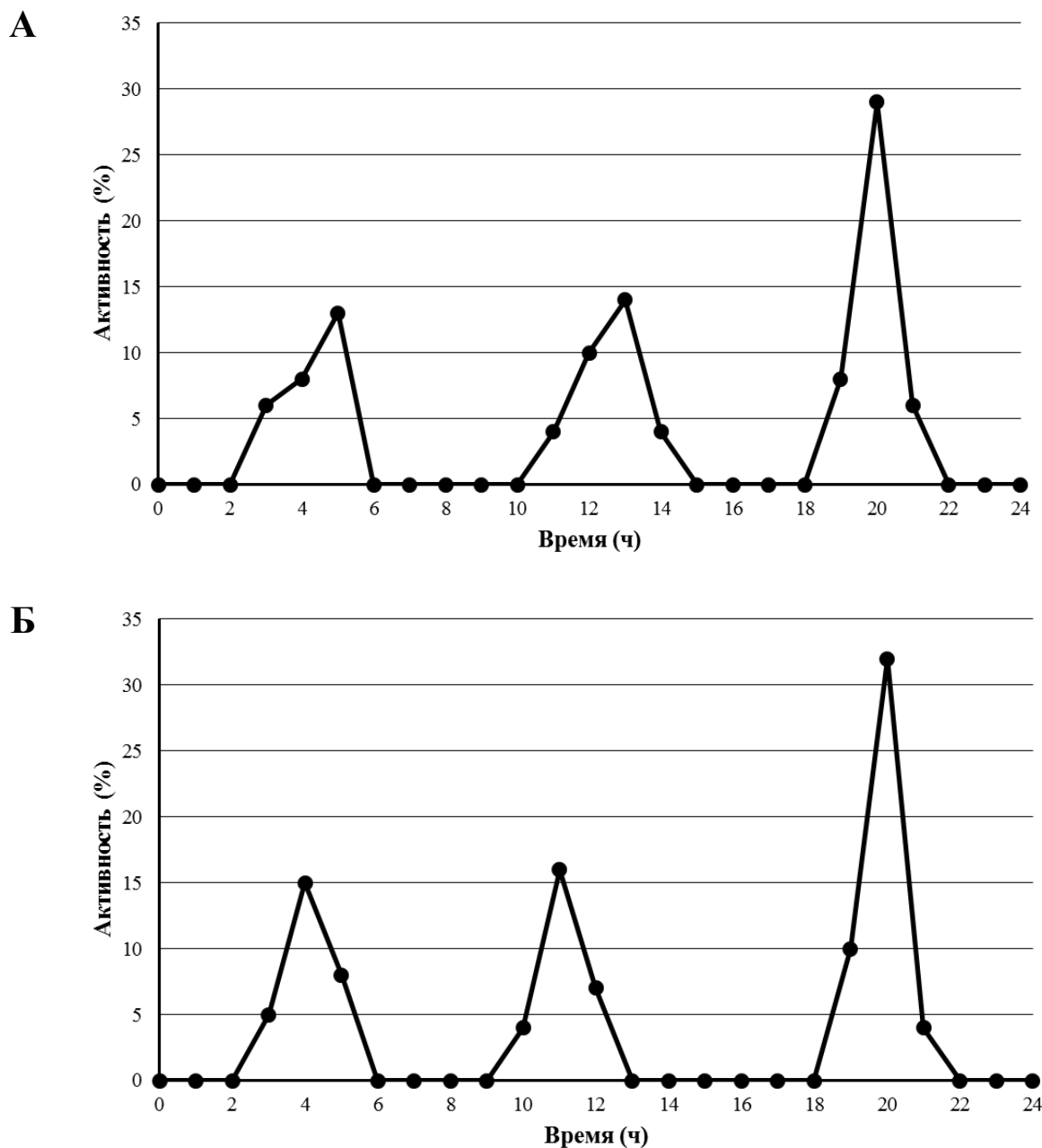


Рисунок 5.11 – Суточная активность американской норки в неблагоприятных биотопах в бесснежный (А) и снежный (Б) сезоны

В снежный сезон (рисунок 5.11-Б) характерно выделяются 3 пика активности – утренний (03:00-05:00 ч), дневной (11:00-13:00 ч) и вечерний (20:00-22:00 ч), на которые приходится наивысшая активность хищника – 15% ($\chi^2=69.6$, $p<0.001$), 16% ($\chi^2=72.2$, $p<0.001$) и 32% ($\chi^2=122.9$, $p<0.001$), соответственно.

Проведенная ранговая корреляция Спирмена между выделенными пиками наибольшей активности самцов и самок показывает высокую силу связи: весной – $r_s=0.88-0.91$, $p<0.001$; летом – $r_s=0.91-0.95$, $p<0.001$; осенью – $r_s=0.92-0.94$, $p<0.001$; зимой – $r_s=0.88-0.91$, $p<0.001$. Поэтому можно утверждать об достоверном отсутствии гетерохронности активности хищника в данном биотопе.

Такой выраженный ритм активности американской норки достигается за счёт невысокой доступности кормовых ресурсов. Независимо от пола самцы и самки встречались в сумерки и днём в бесснежные сезоны, когда наиболее активны их основные объекты питания – мышевидные грызуны, птицы, в том числе синантропные виды. Норка также посещала человеческие застройки, где охотилась на одомашненные виды. В снежный сезон общая активность хищника повышается, и норка чаще появляется в дневное время для восполнения недостатка компонентов рациона. Тенденция повышения активности в весеннее и осеннее время также сохраняется, но её уровень значительно ниже, чем в предыдущих биотопах, из-за ограниченности территории и доступа к ресурсам.

На протяжении всех сезонов исследования время наибольшей активности хищника в различных биотопах практически совпадает. Подвижность самцов ($\chi^2=472.3$, $p<0.001$) и самок ($\chi^2=341.7$, $p<0.001$) в *оптимальных* и *субоптимальных* биотопах по доминирующим пикам значительно не отличается, что свидетельствует о поддержании диапазона биологических ритмов хищника (таблица 5.3).

Таблица 5.3

Начало времени наибольшей подвижности американской норки в модельных биотопах

Местообитания	Начало времени наибольшей активности, ч							
	Самцы				Самки			
	Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень	Зима
Оптимальные	05:00 21:00	06:00 21:00	05:00 21:00	04:00 13:00 21:00	03:00 19:00	04:00 20:00	04:00 20:00	04:00 20:00
Субоптимальные	05:00 21:00	06:00 22:00	04:00 20:00	05:00 12:00 21:00	06:00 22:00	02:00 20:00	02:00 19:00	20:00
Неблагоприятные	Снежный сезон (оба пола)				Бесснежный сезон (оба пола)			
	04:00 12:00 20:00				05:00 13:00 20:00			

Смещение времени на несколько часов и повышение общего уровня активности связано с недостатком основных компонентов рациона, увеличением времени на насыщение и поиском замещающих кормов. В *неблагоприятных* биотопах пики активности схожи с предыдущими местообитаниями ($\chi^2=252.4$, $p<0.001$), но ввиду ограниченности территории хищнику приходится подстраиваться под изменяющиеся условия среды, что ещё раз подтверждает высокий уровень экологической пластичности и адаптации американской норки.

**

В исследованных биотопах доминирующей формой циркадного ритма норки является полифазный тип, в отдельные сезоны у самок можно наблюдать монофазный и дифазный типы. Как правило, наблюдается повышение общего уровня активности в *субоптимальных* (35%) биотопах, в отличие от *оптимальных* (25%), где уровень доступности кормов выше, а значит нужно тратить меньше

времени для поддержания гомеостаза. Кроме того, установлены отличия в поведении самок и самцов хищника. Особи, как правило, имеют смещённые пики активности для избегания прямых контактов, за исключением весеннего и осеннего периода, когда происходит гон и расселение. Имеются различия связанные со стратегией питания: самцы более активны днём, охотясь на амфибий и рыб, а самки предпочитают охотиться преимущественно на мышевидных грызунов в сумерках.

В *неблагоприятных* (30%) биотопах активность норки представляет собой полифазный тип, причём не было выявлено гендерных отличий. Активность норки в таких биотопах высокая в любое время суток, что связано с ограниченностью доступа к кормам и использования территории.

Главное отличие активности животных связано со стратегией пищевого и территориального поведения. На водоёмах, характеризующихся слабо развитой поймой или её отсутствием, больше времени тратится для охоты, в результате происходит перестройка модели поведения; на водоёмах с развитой поймой уровень доступности кормов выше и хищник придерживается типичной сумеречной активности. Всё это достигается благодаря экологической пластичности американской норки, её способности быстро подстраиваться под изменяющиеся условия среды обитания.

ГЛАВА 6. СОСТАВ КОРМОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ И ЕГО СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА

Разнообразие биотопов, занимаемых американской норкой, наносит значительный отпечаток на состав её рациона. Частота встречаемости различных кормов зависит не только от экологии питания вида, но также от их доступности, конкретных предпочтений особей и т.д. Исходя из этого, изучение состава рациона хищника проводилось в разнообразных биотопах, отличающихся различным уровнем доступности трофических ресурсов.

6.1 Основные компоненты рациона и его сезонная динамика в модельных биотопах

Важным аспектом в изучении рациона является анализ относительной энергетической значимости кормов, заключающийся в расчёте биомассы (*BIO*) отдельных компонентов питания. До настоящего времени подобные работы проводились на территории некоторых западно-европейских стран, Америки и СНГ. Кроме того, выяснение особенностей трофической ниши американской норки, а также выбора и перераспределения трофических ресурсов является важным вопросом экологии изучаемого хищника. Индекс *BIO* наиболее объективно показывает спектр избирательности питания американской норки, поэтому в данной работе он использовался в качестве основного критерия. Индекс встречаемости *RFO* в большинстве случаев менее объективен и приводится только в сравнительном аспекте.

Рацион американской норки в модельных биотопах по качественному составу практически идентичен и включает как основные компоненты: амфибий, рыб и млекопитающих (в частности, мышевидных грызунов), так и замещающие: рептилий, птиц, растительные корма, насекомых. Отличия преимущественно связаны с количественным соотношением объектов питания хищника, которые

зависят от конкретного местообитания. Следует отметить, что состав рациона будет зависеть от условий того или иного биотопа. Например, водоёмы с широкой поймой обладают хорошо развитыми лесными участками вдоль русла, вследствие чего увеличивается разнообразие элементов рациона, таких как мышевидные грызуны, птицы и др. (Савонин, Филипьев, 2013).

С другой стороны, часто молодые особи американской норки полностью не обладают достаточными навыками охоты. Поэтому в случае неудачной попытки вынуждены довольствоваться собиранием малоактивной добычи: насекомых – в основном жёсткокрылых (сем. Carabidae, Vuprestidae, Tenebrionidae, Cerambycidae) и прямокрылых (сем. Tettigoniidae, Gryllotalpidae), а также растительных кормов, среди которых преобладают ягоды – земляники лесной (*Fragaria vesca* L., 1753), смородины золотистой (*Ribes aureum* Pursh, 1753), шиповника морщинистого (*Rosa rugosa* Thunb, 1756), плодов дикой яблони (*Malus sylvestris* Mill., 1768) и т.д. Безусловно, в большинстве случаев данный вид корма может употребляться случайно, но полностью исключить целенаправленное поедание данного вида пищи, при ограниченности основных кормов, невозможно.

6.1.1 Состав кормов в оптимальных биотопах

Крупные и средние реки наиболее типичны и предпочтительны для американской норки. Наличие оптимального соотношения территориальных и трофических ресурсов, крупных лесных массивов способствуют использованию большого количества основных и замещающих кормов.

Состав рациона в пойме р. Медведица (окрестности сс. Урицкое, Атаевка, Лысогорского района). Общее число проб составило 811 единиц (таблица 6.1).

Таблица 6.1

Сезонная динамика кормов американской норки в пойме р. Медведица
(окр. сс. Урицкое, Атаевка) (с 2008 по 2016 гг.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=198)		Лето (n=212)		Осень (n=226)		Зима (n=175)	
	<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	4.7	0.3	7.8	6.1	9.1	6.7	-	-
Насекомые	4.6	0.8	5.8	5.7	1.8	0.5	-	-
Моллюски	7.2	1.6	-	-	7.2	2.4	-	-
Рыбы	19.2	29	23.4	28.3	19.1	24.3	41.9	45.8
Амфибии	35.3	48.1	19.3	29.2	32.2	40.8	4.7	12.1
Рептилии	-	-	7.8	4.1	4.2	2.8	-	-
Птицы	6.6	5.8	9	5.9	6.9	5.9	-	-
Млекопитающие	19.9	14.2	24.8	19.6	18.4	16.2	52.5	41.5
Неопределённые	2.5	0.2	2.1	0.8	1.1	0.4	0.9	0.6

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Весной рацион хищника довольно разнообразен. Присутствуют амфибии ($\chi^2=150.6$, $df=3$, $p<0.001$), рыбы ($\chi^2=145.3$, $df=1$, $p<0.001$) и мышевидные грызуны ($\chi^2=139.7$, $df=2$, $p<0.001$). Хищник активно охотится на озёрных лягушек (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) и чесночниц (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768), которые составляют почти половину рациона. В это время амфибии активно мигрируют из водоёмов и поэтому становятся лёгкой добычей. Остальные корма становятся менее значимыми. Среди млекопитающих встречаются малая лесная (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и полевая (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) мыши, рыжая полёвка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Среди рыб определены голавль обыкновенный (*Squalius cephalus* L., 1758), окунь речной (*Perca fluviatilis* L., 1758), плотва обыкновенная (*Rutilus rutilus* Rafinesque, 1820). Спектр кормов

увеличивается за счёт употребления моллюсков (двустворчатые – перловицы (*Unio sp.* Philipsson, 1788) и беззубки (*Anodonta cygnea* Lamarck, 1799)), насекомых и птиц (галка (*Corvus monedula* L., 1758), трясогузка жёлтая (*Motacilla flava* L., 1758), кряква (*Anas platyrhynchos* L., 1758)) (рисунок 6.1).

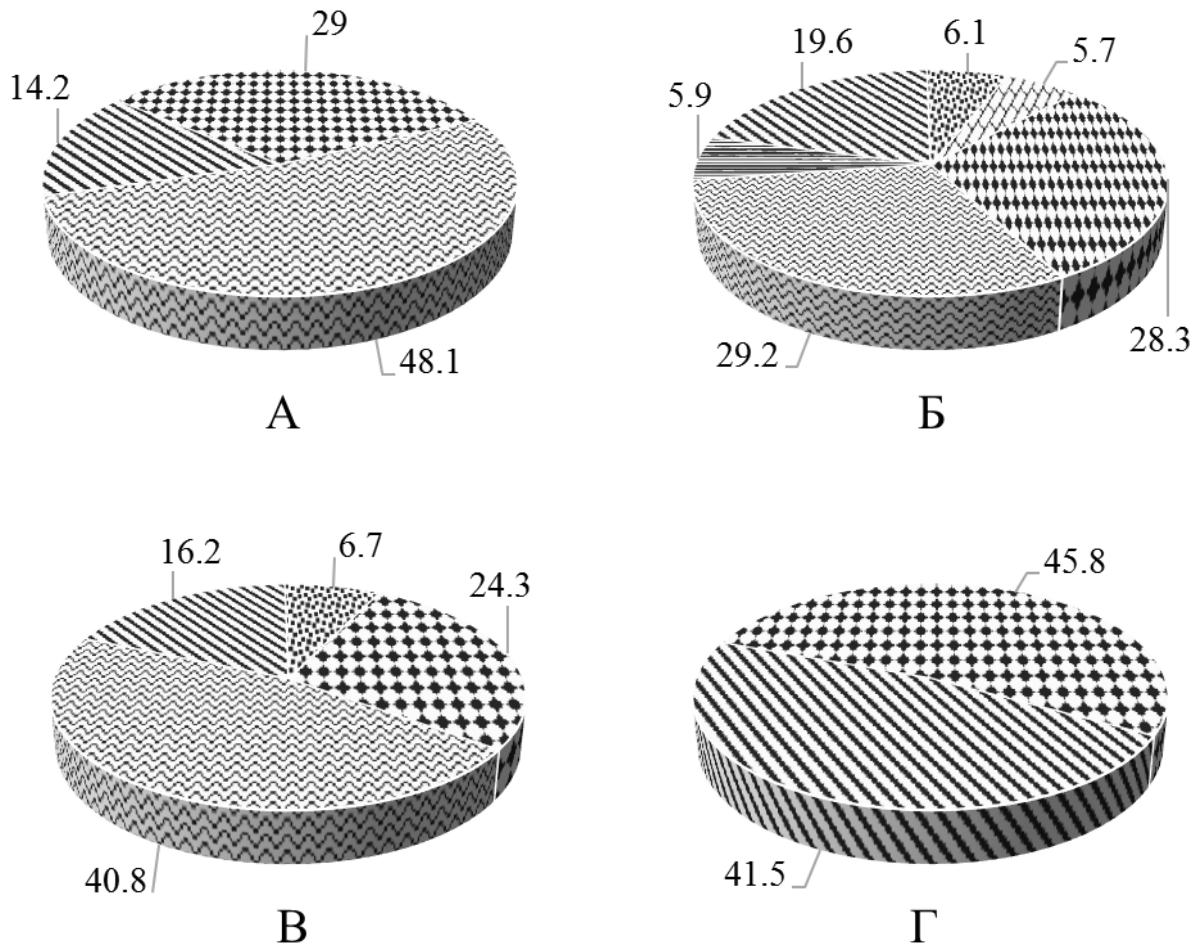


Рисунок 6.1 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов) в пойме р. Медведица (окр. сс. Урицкое, Атаевка)

(А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения: – растительные корма; – насекомые; – рыбы; – амфибии; – птицы; – млекопитающие.

Летний сезон характеризуется расширением спектра кормов и частичным переключением на другие объекты питания. В питании норки чаще встречаются насекомые ($\chi^2=20.6$, $df=3$, $p=0.01$) и растительные корма ($\chi^2=36.8$, $df=2$, $p=0.02$) из-

за их широкого распространения. Значение амфибий в питании незначительно снижается ($\chi^2=75.1$, $df=2$, $p<0.001$), но они, по-прежнему, составляют значительную часть рациона. Млекопитающие и рыбы являются основным летним кормом норки ($\chi^2=163.1$, $df=1$, $p<0.001$); наибольшее значение имеют мышевидные грызуны, среди которых преобладают уже описанные виды. Рыбу ($\chi^2=162.3$, $df=3$, $p<0.001$) норка ловит значительно чаще, чем в весеннее время; видовой состав не изменяется. В рационе появляются рептилии (прыткая ящерица (*Lacerta agilis* L., 1758) и уж обыкновенный (*Natrix natrix* L., 1758)), которые выступают в качестве замещающего корма в случае дефицита основных, особенно это проявляется в засушливые сезоны.

Осенний спектр питания норки преимущественно состоит из амфибий ($\chi^2=169.1$, $df=2$, $p<0.001$), рыбы ($\chi^2=111.4$, $df=2$, $p<0.001$) и млекопитающих ($\chi^2=149.1$, $df=2$, $p<0.001$). Птицы и рептилии сохраняют роль важных замещающих компонентов рациона, видовой состав их прежний. Наблюдается повышение доли растительных кормов (плодов и ягод, $\chi^2=39.7$, $df=2$, $p=0.01$) и снижения насекомых по причине уменьшения их численности.

Основным элементом рациона американской норки в зимний сезон являются рыбы ($\chi^2=158.7$, $df=3$, $p<0.001$), их видовой состав не изменяется. Значимым кормом выступают мышевидные грызуны ($\chi^2=140.3$, $df=1$, $p<0.001$), составляющие около 2/3 рациона. Довольно редко встречаются амфибии, вероятно, норка может добывать их на отмелях при потеплении; рыбу ловит на промоинах. Среди млекопитающих дополнительно встречается жёлтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834).

Преобладание амфибий в рационе может указывать на трофическую «специализацию», что вполне объяснимо с точки зрения экологии американской норки, как околководного хищника, в рацион которой входят амфибионтные позвоночные. С другой стороны, в данном биотопе довольно высокая популяция амфибий, что способствует концентрации именно на этой группе (Беляченко и др., 2014, 2015). Наибольшее значение ширины трофической ниши отмечается в

весенний и осенний сезоны ($B_A=0.41$ и $B_A=0.55$, соответственно). В зимний и летний сезоны эти показатели значительно ниже и составляют $B_A=0.23$ и $B_A=0.36$, соответственно. Объяснение этому служит невысокое разнообразие используемых кормов.

Состав рациона в пойме р. Б. Ирғиз (окрестности с. Канаевка, Ивантеевского района). Общее количество проб составило 958 образцов (таблица 6.2).

Таблица 6.2

Сезонная динамика кормов американской норки в пойме р. Б. Ирғиз
(окр. с. Канаевка) (с 2012 по 2016 г.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=242)		Лето (n=290)		Осень (n=236)		Зима (n=190)	
	<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	3.1	0.4	2.5	3.1	8.5	3.2	-	-
Насекомые	6.2	2.1	4.3	4.2	8.2	3.4	-	-
Рыбы	19.3	25.6	16.3	20.9	15.9	23.3	43.1	51.9
Амфибии	23.6	35.6	24.5	32.8	21.6	32.6	4.2	7.9
Рептилии	2.3	4.5	7.6	9.1	4.4	5.3	-	-
Птицы	10.2	4.4	11.3	4.5	10.9	5.8	11	4.3
Млекопитающие	33.6	27.1	31.9	24.9	29.3	25.8	41.3	35.8
Неопределённые	1.7	0.3	1.6	0.5	1.2	0.6	0.4	0.1

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Весенний рацион хищника состоит преимущественно из рыбы ($\chi^2=179.1$, $df=1$, $p<0.001$), амфибий ($\chi^2=171.6$, $df=2$, $p<0.001$) и млекопитающих ($\chi^2=181.8$, $df=1$, $p<0.001$). Видовой состав довольно разнообразный: среди рыбы встречаются плотва обыкновенная, окунь речной, колюшка (*Gasterosteidae sp.* Bonaparte, 1831);

амфибии представлены только озёрной лягушкой; млекопитающие – мышевидными грызунами (малой лесной мышью и рыжей полёвкой). Довольно редко встречается ондатра (*Ondatra zibethicus* L., 1766). Иногда в рационе присутствуют птицы (конёк лесной (*Anthus trivialis* L., 1758), полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L., 1758), трясогузка белая (*Motacilla alba* L., 1758) и краквя) (рисунок 6.2).

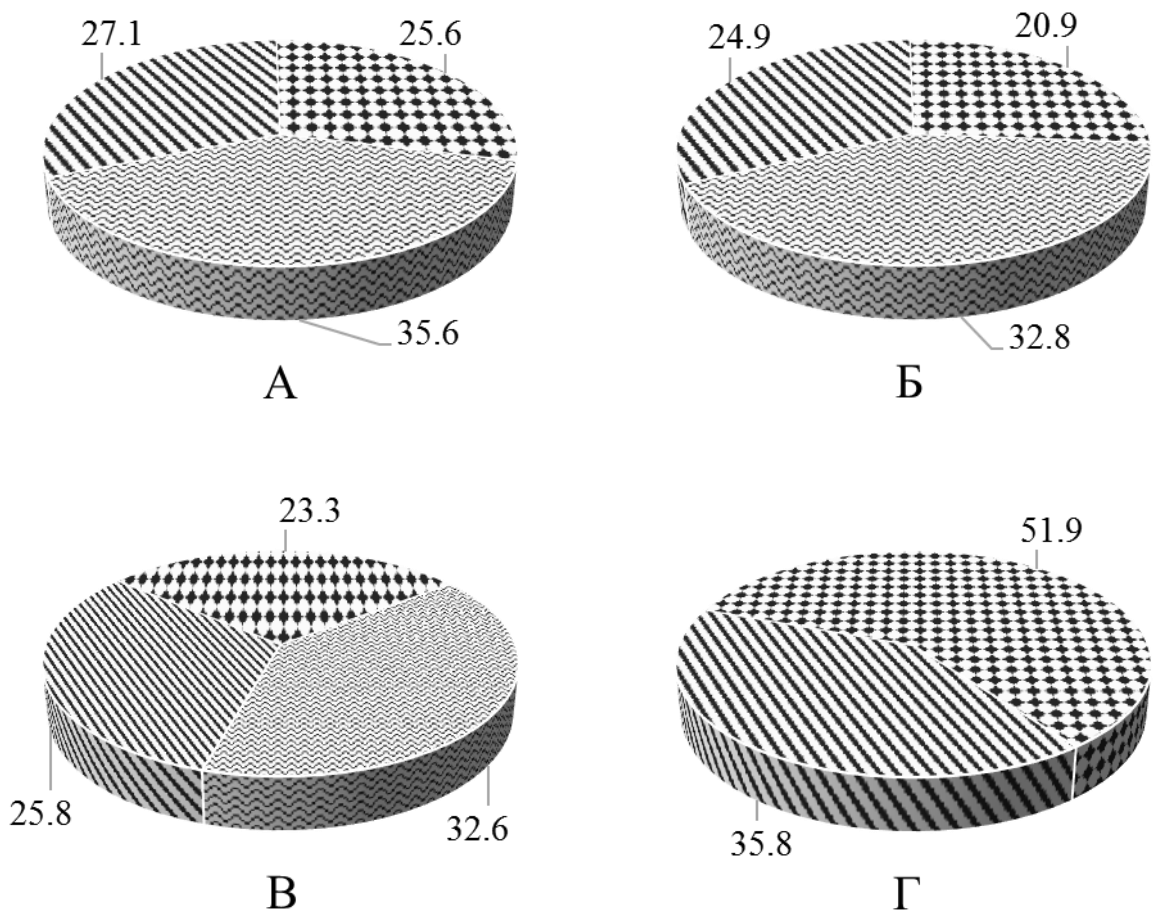





Рисунок 6.2 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов) в пойме р. Б. Иртыш (окр. с. Канаевка)

(А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения:  – рыбы;  – амфибии;  – млекопитающие.

Летом структура рациона повторяет весеннюю. В питании хищника также доминируют амфибии ($\chi^2=157.3$, $df=3$, $p<0.001$), рыбы ($\chi^2=156.3$, $df=2$, $p<0.001$) и

млекопитающие ($\chi^2=177.6$, $df=1$, $p<0.001$). Видовой состав млекопитающих не изменяется. Редко встречаются рептилии и птицы, которые не несут значимой относительной энергетической ценности. Снижается доля присутствия в рационе насекомых и растительных кормов, значение *BIO* для них остаётся на низком уровне. Причины данного явления уже были описаны ранее.

Осенний рацион также повторяет предыдущие. Наиболее востребованными кормами остаются амфибии ($\chi^2=169.1$, $df=2$, $p<0.001$), рыбы ($\chi^2=159.6$, $df=2$, $p<0.001$) и млекопитающие ($\chi^2=179.1$, $df=1$, $p<0.001$). Видовой состав не изменяется. Снижается доля питания замещающими кормами (рептилиями, птицами, насекомыми) ввиду уменьшения их численности.

Рацион в *зимний* сезон характеризуется переключением на питание преимущественно мышевидными грызунами ($\chi^2=192.8$, $df=1$, $p<0.001$) и рыбу ($\chi^2=171.5$, $df=2$, $p<0.001$). Довольно часто норка отлавливает птиц.

Ширина ниши в данном районе исследования наиболее широкая в летний и весенний сезоны и составляет $B_A=0.81$ и $B_A=0.72$, соответственно; в осенний сезон значение немного ниже – $B_A=0.65$. Зимний сезон обладает по этому показателю самым низким значением – $B_A=0.29$. Данный факт объясняется разнообразием рациона американской норки, который в бесснежные месяцы шире, чем в снежные.

Состав рациона в пойме р. Волга (окрестности с. Зоркино, Марковского района). Общее количество проб составило 472 образца (таблица 6.3).

В *весеннее* время в прибрежной зоне амфибии ($\chi^2=157.6$, $df=3$, $p<0.001$) и млекопитающие ($\chi^2=140.1$, $df=2$, $p<0.001$) составляют основу питания хищника. Среди млекопитающих встречаются мышевидные грызуны: рыжая полёвка, малая лесная мышь. Амфибии представлены озёрной лягушкой – фоновым видом данных биотопов (Шляхтин и др., 2005). Доля рыбы ($\chi^2=121.9$, $df=3$, $p<0.001$) (берш (*Sander volgensis* Gmelin, 1789), сельдь Волжская (*Alosa kessleri volgensis* Grimm, 1887)) в этот сезон довольно низкая. В рационе появляются насекомые и

растительные корма, но последние, скорее всего, являются случайными включениями и попадают вместе с другими типами пищи.

Таблица 6.3

Сезонная динамика кормов американской норки в пойме р. Волга
(окр. с. Зоркино) (с 2011 по 2016 гг.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=118)		Лето (n=131)		Осень (n=125)		Зима (n=98)	
	<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	5.3	4.4	4.4	2.2	8.9	4.9	-	-
Насекомые	6.4	3.3	5.5	2.6	6.1	2.5	-	-
Моллюски	-	-	4.3	4.3	5.5	3.5	-	-
Рыбы	18.5	20.3	20.8	24.3	18.1	23.2	37.9	44.4
Амфибии	27.3	38.4	16.4	21.5	16.7	26.2	13.6	14.5
Рептилии	10.8	3.6	11.4	10.3	2.5	4.9	-	-
Птицы	-	-	11.3	5.5	9.9	10.8	-	-
Млекопитающие	31.2	29.6	24.3	28.4	29.9	23.6	47.3	40.8
Неопределённые	0.5	0.4	1.6	0.9	2.4	0.4	1.2	0.3

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Летний сезон характеризуется расширением спектра кормов и частичным переключением на другие объекты питания. В питании хищника встречаются насекомые и растительные корма (плоды и ягоды) ввиду их широкого распространения (рисунок 6.3). Следует отметить, что показатели *BIO* для данных объектов находятся на довольно низком уровне, что свидетельствует об их малой относительной энергетической ценности. Подобные данные показаны в работах Д. В. Терновского (1958) и Н. В. Киселёвой (2010). Возможно, это связано с тем, что данные исследователи для сравнения рациона использовали только показатель встречаемости кормов, а биомассу не рассчитывали.

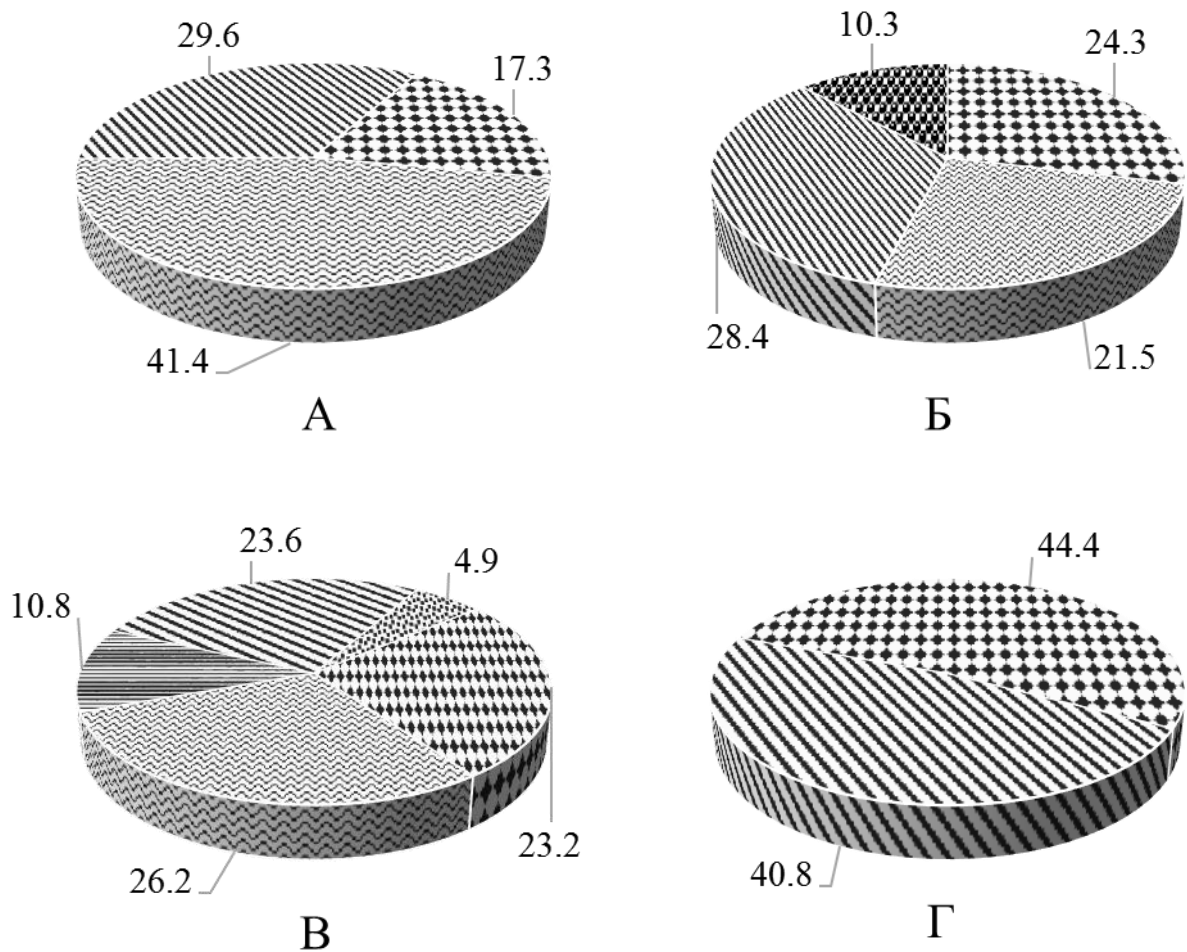


Рисунок 6.3 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов) в пойме р. Волга (окр. с. Зоркино) (А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения: – растительные корма; – рыбы; – амфибии; – рептилии; – птицы; – млекопитающие.

Млекопитающие являются основным летним кормом норки ($\chi^2=137.1$, $df=1$, $p<0.001$); наибольшее значение имеют мышевидные грызуны, среди которых преобладают вышеупомянутые виды. Рыбу норка ловит значительно чаще, чем в весеннее время: видовой состав дополняется карасём серебряным (*Carassius gibelio* Bloch, 1782) ($\chi^2=125.1$, $df=2$, $p<0.001$). Редко встречаются моллюски (перловицы и беззубки). Заметно возрастает доля рептилий (прыткая ящерица, $\chi^2=97.8$, $df=4$, $p<0.001$), которые могут выступать в качестве замещающего корма в

случае дефицита основных. Значение амфибий в питании снижается ($\chi^2=134.1$, $df=1$, $p<0.001$), хотя они по-прежнему составляют значительную часть рациона.

В *осенний* период хищник снова переключается на питание амфибиями ($\chi^2=91.3$, $df=3$, $p<0.001$), рыбой ($\chi^2=89.3$, $df=3$, $p<0.001$) и млекопитающими ($\chi^2=113.4$, $df=3$, $p<0.001$). Видовой состав данных кормов не изменяется. Птицы (трясогузка белая и жёлтая) и рептилии (прыткая ящерица) остаются важными замещающими компонентами рациона. Закономерно происходит уменьшение значимости растительных кормов и насекомых ($\chi^2=41.3$, $df=3$, $p=0.01$) ввиду снижения их численности. Остальные корма содержатся в образцах в небольших количествах.

В *зимний* сезон в прибрежной зоне основными объектами питания хищника являются рыбы и мышевидные грызуны. Самым важным компонентом питания норки в зимний сезон служат рыбы ($\chi^2=149.1$, $df=2$, $p<0.001$). Подобные данные приводятся в работах V. E. Sidorovich с соавторами (2000, 2010). Благодаря наличию близлежащих мелких озёр и водоёмов норка добывает не только рыбу, которую ловит на промоинах и в рыбацких прорубях, но также способна находить зимующих амфибий, особенно во время оттепелей. Мышевидные грызуны являются вторым по важности зимним компонентом питания норки ($\chi^2=163.2$, $df=2$, $p<0.001$). Видовой состав кормов не претерпевает изменений.

На протяжении всего бесснежного сезона года трофическая ниша американской норки в прибрежной зоне широкая. Значение индекса Левинса достигает своего максимума в осенний ($B_A=0.69$) и летний ($B_A=0.65$) сезоны. Зимой доля отдельных компонентов в питании норки заметно возрастает, что приводит к уменьшению трофической ниши ($B_A=0.49$). Подобная ситуация наблюдается для весеннего сезона ($B_A=0.56$).

Ранговая корреляция Спирмена между категориями пищевых объектов составила: весной – $r_s=0.89-0.91$, $p<0.001$; летом – $r_s=0.94-0.98$, $p<0.001$; осенью – $r_s=0.87-0.89$, $p<0.001$; зимой – $r_s=0.86-0.88$, $p<0.001$. Вследствие чего имеется достоверная корреляция между показателями встречаемости и биомассы.

Таким образом, в *оптимальных* биотопах, ввиду наличия богатых запасов потенциальных кормов, рацион американской норки состоит преимущественно из типичных компонентов: амфибий, рыбы и млекопитающих (мышевидных грызунов). Описанные выше трофические предпочтения норки отражают классические представления об экологии околородных хищников. В отдельные неблагоприятные сезоны может происходить уменьшение количества этих кормов, что способствует увеличению питания замещающими типами пищи. Разнообразие рациона может уменьшаться преимущественно в снежный сезон, ввиду снижения доступности и численности основных объектов питания. В отдельных местообитаниях (р. Медведица) норка часто полностью переходит на питание амфибиями (до 80-90% рациона), так как они являются наиболее многочисленной группой животных, особенно в весенний и осенний сезоны.

6.1.2 Состав кормов в субоптимальных биотопах

Данные биотопы обладают более низким запасом доступных пищевых и территориальных ресурсов по сравнению с предыдущими. Отсутствие богатой пойменной растительности обуславливает перестройку модели поведения хищника. Плотность популяции американской норки в данных местообитаниях несколько ниже, поэтому актуально выявить адаптивные особенности экологии изучаемого вида.

Рацион в долине р. Даниловка (окрестности с. Белогорское, Красноармейского района). Было отобрано и проанализировано 578 образцов (таблица 6.4).

Весной рацион американской норки состоит преимущественно из рыбы ($\chi^2=193.3$, $df=2$; $p<0.001$) и амфибий ($\chi^2=187.1$, $df=1$, $p<0.001$). Реже встречаются мышевидные грызуны ($\chi^2=96.5$, $df=2$, $p<0.01$) и замещающие корма – насекомые ($\chi^2=44.5$, $df=2$, $p=0.01$). Видовой состав рыб преимущественно состоит из колюшки и гольца (*Salvelinus sp.* Richardson, 1836); амфибий из озёрной лягушки.

Млекопитающие представлены малой лесной и жёлтогорлой мышами, рыжей полёвкой. Кроме того, норка активно охотится на птиц (горлица (*Streptopelia turtur* L., 1758), трясогузка жёлтая; $\chi^2=99.5$, $df=2$, $p<0.001$) и рептилий, но последние имеют не высокий показатель индекса биомассы.

Таблица 6.4

Сезонная динамика кормов американской норки на р. Даниловка
(Даниловская Балка) (с 2009 по 2016 г.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=164)		Лето (n=112)		Осень (n=201)		Зима (n=101)	
	<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	5.9	3.2	2.4	2.1	9.8	6.7	-	-
Насекомые	14.1	8.8	18.3	9.4	7.5	6.9	-	-
Рыбы	21.4	28.9	19.7	28.1	21.8	29.1	43.3	48.7
Амфибии	23.9	29.4	29.1	38.4	30.4	33.6	10.6	11.9
Рептилии	7	6.1	4.1	1.8	4.4	4	-	-
Птицы	10.3	9.5	10.2	6.3	8.7	6.3	-	-
Млекопитающие	15.5	13.9	15.1	13.3	4.8	12.5	46.1	39.4
Неопределённые	1.9	0.2	1.1	0.6	1.5	0.9	-	-

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Летом рацион хищника сильно не изменяется. Снижается доля питания рыбой ($\chi^2=165.3$, $df=2$, $p<0.001$), но увеличивается питание амфибиями ($\chi^2=179.2$, $df=2$, $p<0.001$). Видовой состав данных кормов не изменяется. Рацион также состоит из мышевидных грызунов ($\chi^2=95.8$, $df=2$, $p<0.001$), а также большого количества замещающих кормов, таких как насекомые ($\chi^2=45.8$, $df=2$, $p=0.02$) и птицы ($\chi^2=75.8$, $df=2$, $p<0.001$), но уровень их относительной энергической ценности довольно низкий (рисунок 6.4).

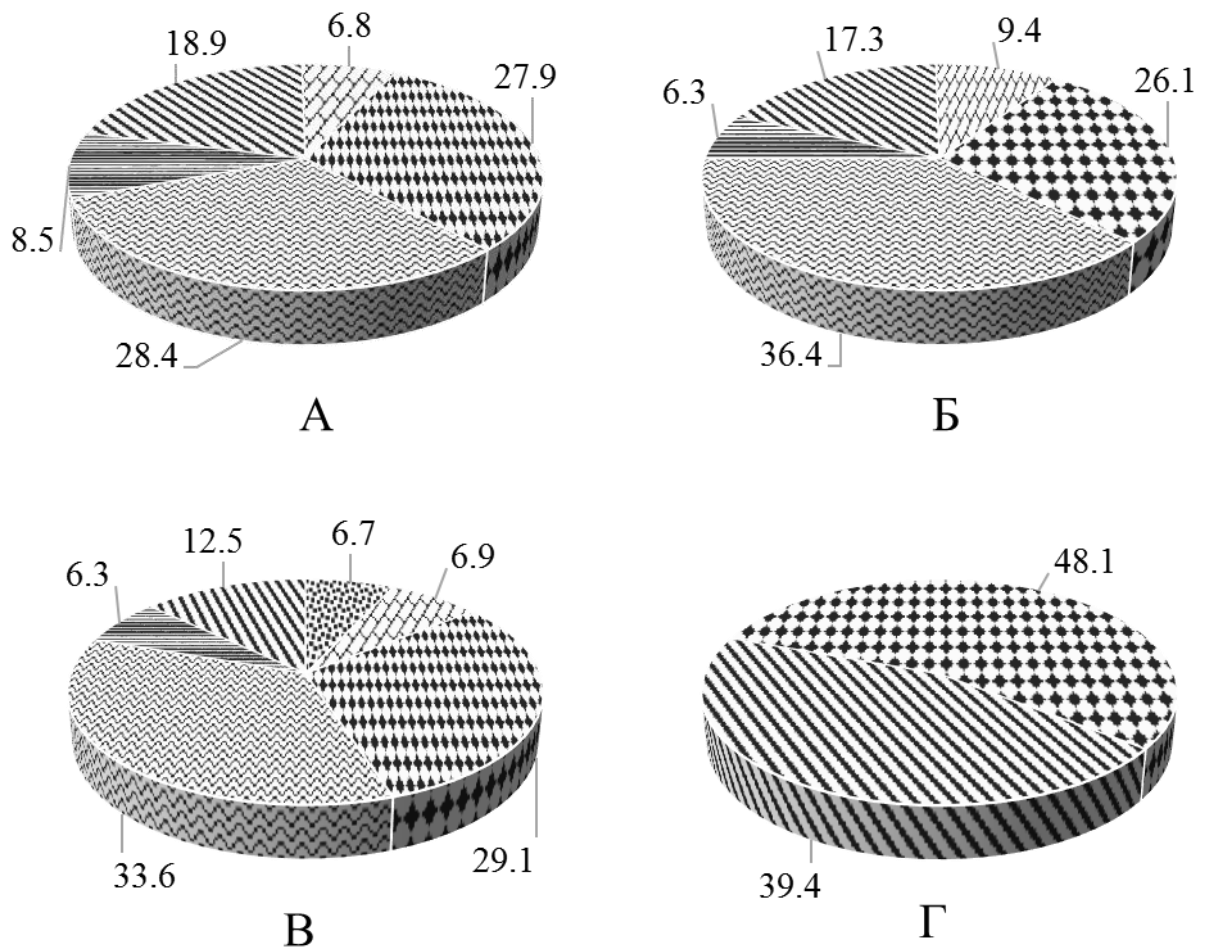


Рисунок 6.4 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов) на р. Даниловка (Даниловская Балка)
(А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения: – растительные корма; – насекомые; – рыбы; – амфибии; – птицы; – млекопитающие.

В *осенний* сезон в рационе доля амфибий ($\chi^2=161.9$, $df=2$, $p<0.001$) и рыбы ($\chi^2=158.3$, $df=3$, $p<0.001$) немного повышается. Заметно снижается доля употребления замещающих кормов: плодов и ягод ($\chi^2=30.1$, $df=3$, $p=0.01$), насекомых ($\chi^2=61.3$, $df=2$, $p=0.02$). Часто встречаются мышевидные грызуны ($\chi^2=104.1$, $df=2$, $p<0.001$). Видовой состав по-прежнему не изменяется. Расширение количества замещающих кормов связано с началом расселения молодняка. Доля птиц ($\chi^2=69.2$, $df=3$, $p<0.001$) в рационе хищника снижается.

Зимний рацион в основном состоит из мышевидных грызунов ($\chi^2=160.3$, $df=2$; $p<0.001$) и рыбы ($\chi^2=115.8$, $df=2$, $p<0.001$). В условиях сильных морозов особи для насыщения могут перемещаться не только вдоль водоёма, но и отходить от него на значительные расстояния. Именно в это время самки часто сильно удаляются от балки и охотятся в удалённых лесных массивах; самцы в это время чаще сконцентрированы вдоль русла.

Максимальное значение ширины трофической ниши отмечается в весенний и осенний сезоны ($B_A=0.63$ и $B_A=0.76$, соответственно). Обратная картина наблюдается в летний и зимний сезоны ($B_A=0.45$ и $B_A=0.37$, соответственно).

Состав рациона в долине р. Ольшанка (окрестности пос. Бакунинский, Ртищевского района). В данном биотопе было собрано 549 образцов (таблица 6.5).

Таблица 6.5

Сезонная динамика кормов американской норки на р. Ольшанка
(окр. пос. Бакунинский) (с 2012 по 2016 г.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=147)		Лето (n=125)		Осень (n=176)		Зима (n=101)	
	<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	7.5	3.5	7.9	4	10.1	6.1	-	-
Насекомые	9.3	3.7	10.8	9.5	7	3.6	-	-
Рыбы	20.4	26.5	20.2	24.6	23.4	29.5	40.5	41.5
Амфибии	24.5	28.7	18.6	26.6	20.9	27.9	9.5	10.9
Рептилии	2	1.2	7.5	3.1	-	-	-	-
Птицы	10.6	13.7	11.4	9.3	13.1	10.9	-	-
Млекопитающие	24.8	22.6	23.6	22.9	25.1	21.8	49.2	47.2
Неопределённые	0.9	0.1	-	-	0.4	0.2	0.8	0.4

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Весенний рацион хищника состоит из мышевидных грызунов, рыбы, амфибий и птиц. Значимыми являются млекопитающие ($\chi^2=155.3$, $df=2$, $p<0.001$), которые в основном представлены типичными для данного биотопа видами – мышью полевой и полёвкой обыкновенной (*Microtus arvalis* Pallas, 1778); рыбы ($\chi^2=181.8$, $df=3$, $p<0.01$), среди которых встречаются карась серебряный (*Carassius gibelio* Bloch, 1782) и краснопёрка (*Scardinius erythrophthalmus* L., 1758) (рисунок 6.5).

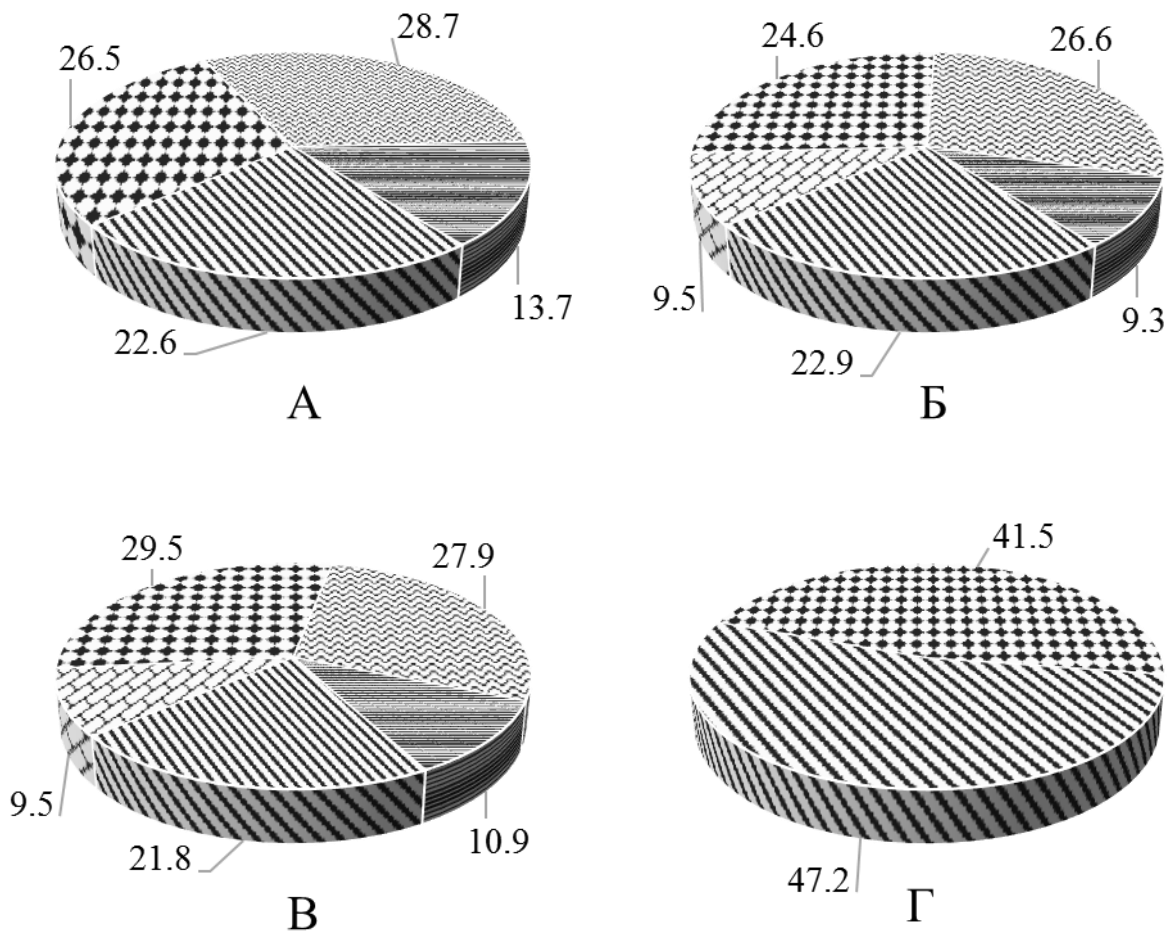


Рисунок 6.5 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов) на р. Ольшанка (окр. пос. Бакунинский) (А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения: – растительные корма; – насекомые; – рыбы; – амфибии; – птицы; – млекопитающие.

Амфибии ($\chi^2=179.2$, $df=2$, $p<0.001$), представлены только озёрной лягушкой. Часто в рационе встречаются птицы (трясогузка белая). В питании появляются насекомые и растительные корма, но последние, скорее всего, являются случайными включениями.

В *летний* сезон хищник питается теми же кормами, но с некоторыми отличиями. Значимыми кормами остаются млекопитающие ($\chi^2=151.5$, $df=3$, $p<0.001$). В летние месяцы норка активно ловит рыбу (видовой состав прежний) и амфибий с той же долей, что и в весеннее время ($\chi^2=179.1$, $df=3$, $p<0.001$ и $\chi^2=182.7$, $df=3$, $p<0.001$, соответственно), а также птиц ($\chi^2=65.3$, $df=4$, $p=0.02$), видовой состав которых не изменяется. Закономерно возрастает доля насекомых ($\chi^2=79.5$, $df=3$, $p=0.01$), причём значение их биомассы повышается – это одна из самых массовых групп в бесснежные сезоны, поэтому норка активно собирает их при недостатке основных кормов.

Осенний рацион характеризуется увеличением питания растительными кормами (плодами и ягодами) ($\chi^2=51.2$, $df=4$, $p=0.02$) и снижением доли насекомых. Основные корма, такие как млекопитающие ($\chi^2=148.9$, $df=3$, $p<0.001$), рыбы ($\chi^2=184.2$, $df=3$, $p<0.001$) и амфибии ($\chi^2=181.6$, $df=1$, $p<0.001$) сохраняют тот же уровень значимости, что и в предыдущие сезоны. Птицы ($\chi^2=78.8$, $df=3$, $p<0.001$) также остаются значимым элементом питания хищника (видовой состав не изменяется).

Зимний рацион состоит в основном из мышевидных грызунов ($\chi^2=175.8$, $df=1$, $p<0.001$), видовой состав которых прежний. Не менее значимыми остаются рыбы ($\chi^2=181.2$, $df=1$, $p<0.001$). Аналогично предыдущему биотопу, в данное время норка активно удаляется от водоёма для восполнения недостатка пищевых ресурсов.

Ширина ниши в данном биотопе во все исследуемые сезоны и года наиболее широка в весенний, летний и осенний сезоны ($B_A=0.65$, $B_A=0.78$, $B_A=0.69$, соответственно). В зимний сезон, ввиду уменьшения разнообразия кормовых объектов, ширина ниши снижается, хотя незначительно ($B_A=0.46$).

Состав рациона в долине р. Волга (окрестности сс. Ахмат, Садовое, Красноармейского района). Общее количество образцов составило 945 единиц (таблица 6.6).

Таблица 6.6

Сезонная динамика кормов американской норки на р. Волга
(окр. сс. Ахмат, Садовое) (с 2009 по 2016 г.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=216)		Лето (n=225)		Осень (n=222)		Зима (n=282)	
	<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	5.6	1.4	4.3	2	10	7.1	-	-
Насекомые	9.3	1.3	10.8	5.5	6.8	2.6	-	-
Моллюски	7.7	8.5	3.9	1.2	3.7	1.8	-	-
Рыбы	21.4	25.5	27.2	36.6	26.4	30.5	34.3	38.6
Амфибии	24.5	33.4	20.6	35.6	26.9	32.6	-	-
Рептилии	3.2	1.1	8.5	3.1	4.8	4.7	-	-
Птицы	10.6	15.7	7.4	3.1	3.2	4.6	24.1	29.1
Млекопитающие	15.8	12.6	14.6	11.9	17.1	15.8	41.6	32.3
Неопределённые	1.9	0.5	2.7	1	1.1	0.3	-	-

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Весенний рацион хищника состоит из амфибий, рыбы и мышевидных грызунов, редко встречаются птицы и моллюски. Наиболее значимыми являются млекопитающие ($\chi^2=155.3$, $df=2$, $p<0.001$), которые в основном представлены типичными для данного биотопа видами – рыжей полёвкой, малой лесной и жёлтогорлой мышами. Среди рыб ($\chi^2=171.8$, $df=3$, $p<0.001$) встречается карась серебряный, сельдь Волжская, плотва обыкновенная. Из амфибий ($\chi^2=189.2$, $df=2$, $p<0.001$) поедается только озёрная лягушка. В рационе появляются насекомые, растительные корма, но последние, скорее всего, являются случайными

включениями. Часто норка отлавливает птиц (трясогузка белая, $\chi^2=74.8$, $df=2$, $p<0.001$) (рисунок 6.6).

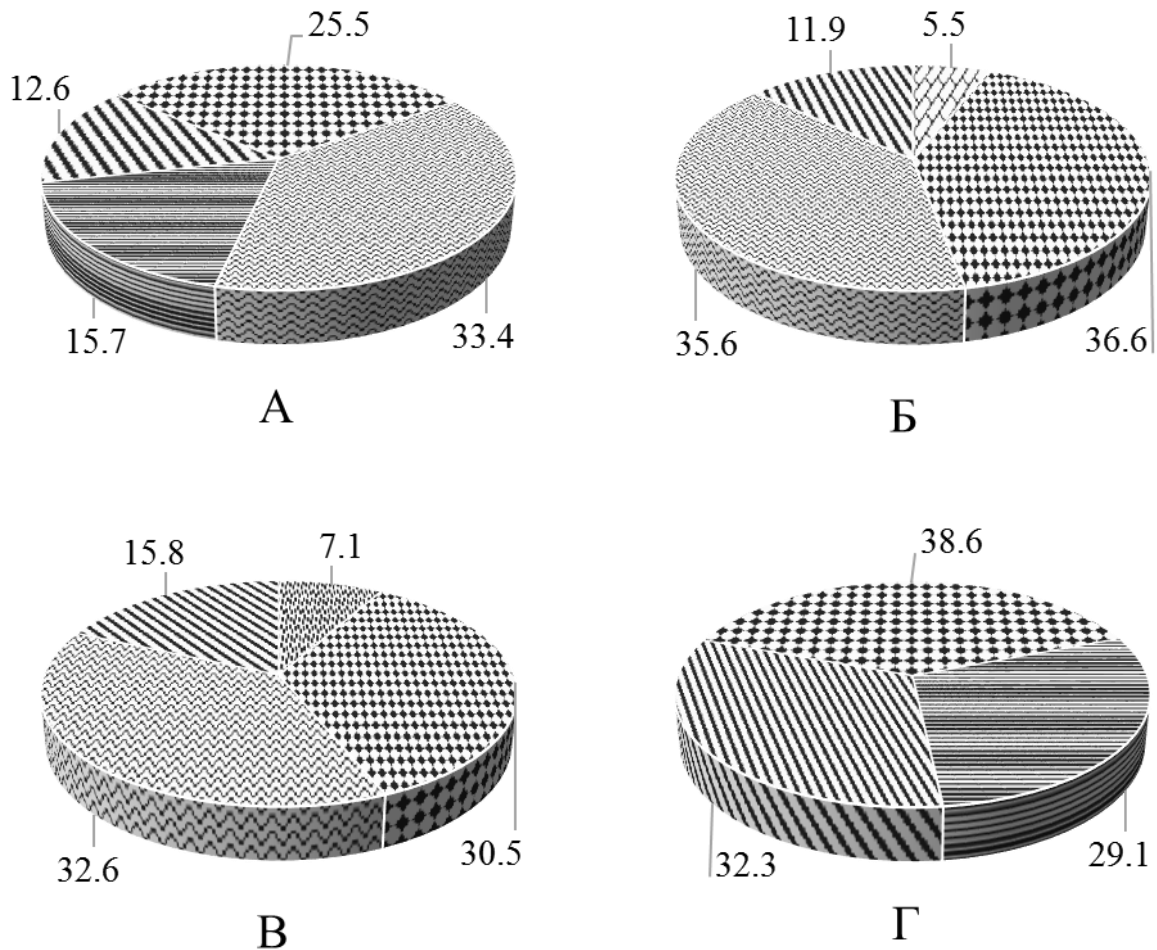


Рисунок 6.6 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов)

на р. Волга (окр. сс. Ахмат, Садовое)

(А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения: – растительные корма; – насекомые; – рыбы;
 – амфибии; – птицы; – млекопитающие.

В *летний* сезон хищник питается теми же кормами, но с некоторыми отличиями. Вновь значимым кормом являются млекопитающие ($\chi^2=151.5$, $df=3$, $p<0.001$), видовой состав которых не претерпел изменений. В летние месяцы норка ловит рыбу и амфибий значительно чаще, чем в весеннее время ($\chi^2=189.1$, $df=3$, $p<0.001$ и $\chi^2=182.7$, $df=3$, $p<0.001$, соответственно), видовой состав которых

прежний. Птицы перестают быть значимым кормом, их доля снижается. Уменьшается употребление растительных кормов, а насекомых наоборот возрастает ($\chi^2=48.2$, $df=3$, $p=0.02$).

Осенний рацион характеризуется увеличением потребления растительных кормов (плодов и ягод; $\chi^2=37.5$, $df=4$, $p=0.03$) и снижением доли насекомых. Основные корма, такие как млекопитающие ($\chi^2=148.9$, $df=3$, $p<0.001$), рыбы ($\chi^2=184.2$, $df=3$, $p<0.001$) и амфибии ($\chi^2=181.6$, $df=1$, $p<0.001$) сохраняют тот же уровень значимости, что и в предыдущие сезоны. Однако доля этих кормов в питании немного снижается. Видовой состав основных кормов не претерпевает изменений.

Зимний рацион состоит в основном из млекопитающих (мышевидных грызунов, $\chi^2=175.8$, $df=1$, $p<0.001$), видовой состав которых прежний, но дополняется ондатрой. Норка отлавливает млекопитающих, сильно отдаляясь от долины реки. Не менее значимыми остаются рыбы ($\chi^2=171.2$, $df=1$, $p<0.001$) и птицы ($\chi^2=151.2$, $df=1$, $p<0.001$).

Ширина ниши в данном биотопе во все исследуемые сезоны и года наиболее широка в весенний, летний и осенний сезоны ($B_A=0.65$, $B_A=0.79$, $B_A=0.75$, соответственно). В зимний сезон, ввиду уменьшения разнообразия кормовых объектов, ширина ниши снижается ($B_A=0.37$). Подобные результаты также были получены практически на всей территории Волгоградского водохранилища (Савонин, 2011; Савонин, Филипьев, 2012).

Проведена ранговая корреляция Спирмена между индексами *RFO* и *BIO*. Для каждого сезона она составила: весной – $r_s=0.92-0.95$, $p<0.001$; летом – $r_s=0.96-0.98$, $p<0.001$; осенью – $r_s=0.89-0.91$, $p<0.001$; зимой – $r_s=0.84-0.88$, $p<0.001$. Следовательно, имеется достоверная корреляция между показателями встречаемости и биомассы.

Таким образом, основу рациона норки в *субоптимальных* биотопах составляют амфибии, рыбы и млекопитающие. Ввиду отсутствия поймы рацион претерпевает сильные изменения, именно поэтому увеличивается доля

потребления амфибий, рыбы и птиц, которые становятся наиболее доступным типом пищи. Норка способна добывать мышевидных грызунов только сильно отдаляясь от русла реки (особенно это хорошо наблюдается в снежные сезоны). Ввиду недостатка основных кормов хищнику приходится переходить на замещающие (рептилии, насекомые и растения), вследствие чего их доля в рационе повышается.

6.1.3 Состав кормов в неблагоприятных биотопах

Условия данных биотопов, подверженных антропогенному воздействию накладывают значимый отпечаток на рацион норки. Присутствие в данных местообитаниях большого количества врагов (особенно бродячих собак), возможной конкуренции и влияние деятельности человека (рекреационная нагрузка и др.) приводят к перестройке модели трофического поведения. Всего собрано 348 образцов (таблица 6.7).

Весенний рацион состоит преимущественно из амфибий ($\chi^2=145.3$, $df=3$, $p<0.001$) и домашней птицы (кур (*Gallus gallus* L., 1758) и уток (*Anas platyrhynchos* L., 1758)) ($\chi^2=131.8$, $df=2$, $p<0.001$), в качестве замещающих кормов выступают мышевидные грызуны ($\chi^2=91.9$, $df=2$, $p<0.001$) и домашний кролик (исх. кролик дикий (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758)) ($\chi^2=98.7$, $df=3$, $p<0.001$). Видовой состав амфибий включает только один вид – озёрную лягушку; млекопитающие в рационе представлены обыкновенной полёвкой и малой лесной мышью. Иногда встречается домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758). Птицы в рационе встречаются часто, в основном это воробей домовый (*Passer domesticus* L., 1758).

По мнению некоторых авторов, такое проявление синантропного поведения и употребление нехарактерных типов пищи является частым явлением в урбанизированных и антропогенных биотопах (Previtali et al., 1998; Clode, Macdonald, 2002; Krawczyk et al., 2013; Valenzuela, 2013).

Сезонная динамика кормов американской норки в *неблагоприятных* биотопах
(пруды в окр. Ртищево; пос. Лесной (окр. г. Энгельс))
(с 2012 по 2016 г.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %							
	Весна (n=87)		Лето (n=95)		Осень (n=101)		Зима (n=65)	
	<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	4.3	1.3	3.3	1.1	5.5	3.1	-	-
Насекомые	4.1	2.3	2.8	2.1	7.7	3.4	-	-
Рыбы	-	-	-	-	-	-	-	-
Амфибии	18.5	19.7	25.2	29.4	20.7	25.7		
Рептилии	-	-	4.9	3.1	3.1	2.1	-	-
Птицы	19.2	18.6	10.2	9.9	12.5	10.3	15.6	14
Домашняя птица	14.6	20.2	12.2	15.7	15.3	20.5	26.9	32.8
Млекопитающие	23.9	17.7	27.2	18.5	21.7	17.8	29.3	20.1
Домашний кролик	10.3	19.7	10.5	19.5	8.9	16.2	25.6	32.9
Неопределённые	2.7	0.5	3.7	0.7	4.6	0.9	2.6	0.2

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

Летний рацион повторяет установленные тенденции предыдущего сезона. Немного возрастает доля употребления амфибий ($\chi^2=146.9$, $df=1$, $p<0.001$), а доля домашней птицы ($\chi^2=82.9$, $df=2$, $p<0.001$) снижается. Закономерно повышается питание мышевидными грызунами ($\chi^2=102.8$, $df=1$, $p<0.001$) ввиду увеличения их численности, видовой состав которых прежний. Таким же значимым кормом остаются кролики ($\chi^2=88.7$, $df=2$, $p<0.001$) (рисунок 6.7).

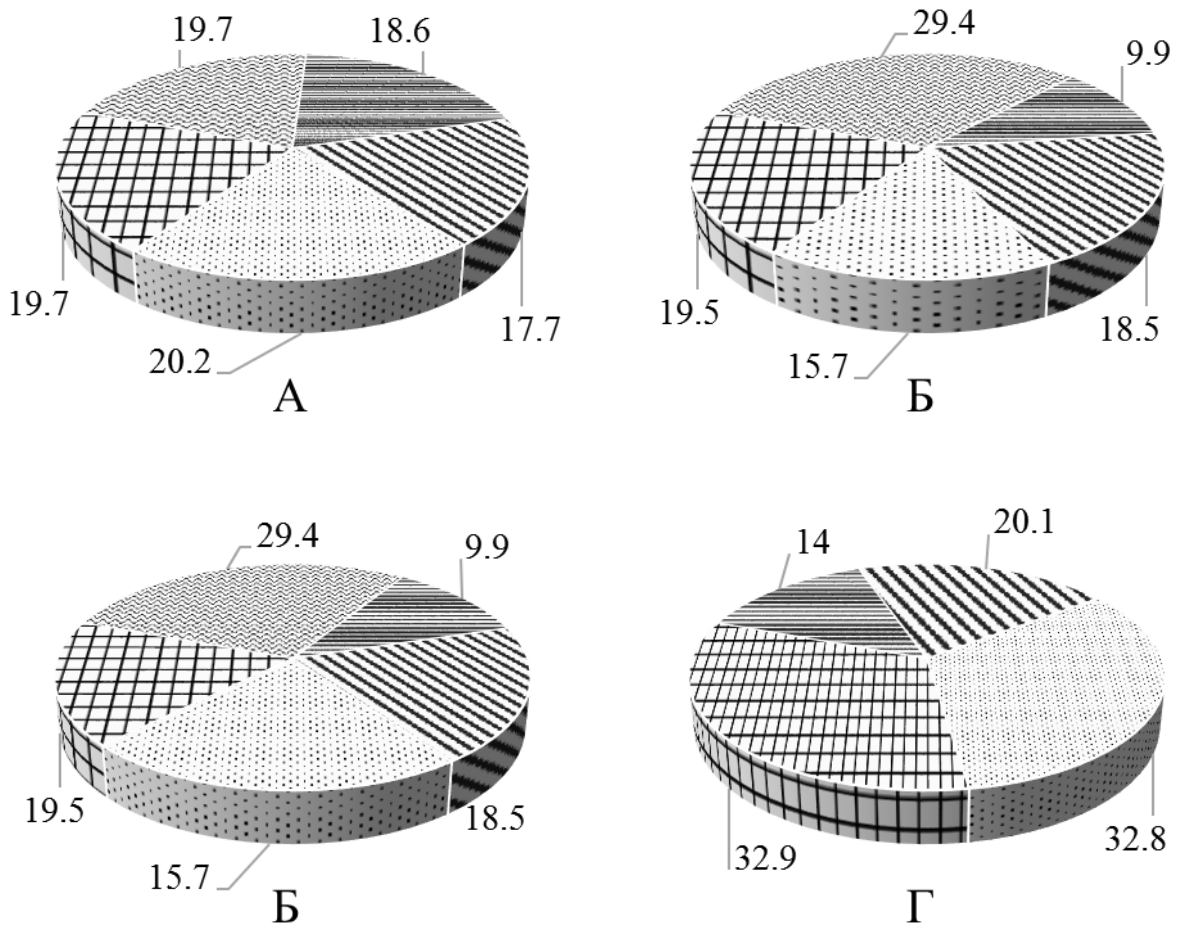


Рисунок 6.7 – Сезонное изменение индекса *BIO* (статистически значимых кормов) на прудах окр. г. Ртищево и в пос. Лесной (окр. г. Энгельс)
(А – весна, Б – лето, В – осень, Г – зима)

Обозначения: – амфибии; – птицы; – домашняя птица;
 – млекопитающие; – кролик.

Осенью снижается доля питания амфибиями ($\chi^2=139.3$, $df=1$, $p<0.001$) и млекопитающими ($\chi^2=91.2$, $df=2$, $p<0.001$). Видовой состав не изменяется. Снова возрастает употребление домашней птицы ($\chi^2=92.7$, $df=2$, $p<0.001$), которую норка добывает в близлежащих жилищах человека, а доля кролика снижается ($\chi^2=41.2$, $df=3$, $p=0.02$).

Зимой норка питается в основном мышевидными грызунами ($\chi^2=183.9$, $df=1$, $p<0.001$), домашней птицей ($\chi^2=101.7$, $df=2$, $p<0.001$) и кроликом ($\chi^2=78.7$, $df=2$,

$p < 0.001$). Заметно возрастает доля употребления синантропных видов птиц ($\chi^2 = 68.7$, $df = 2$, $p < 0.001$). Все эти корма норка активно может отлавливать вблизи построек человека, так как численность и доступность синантропных видов незначительно изменяется по сезонам.

Наиболее широкая ниша отмечена в бесснежные сезоны и колеблется в пределах – $B_A = 0.49-0.51$ (весна, лето, осень). Зимой, вследствие снижения разнообразия кормов, трофическая ниша наиболее узкая и составляет $B_A = 0.39$.

Проведена также ранговая корреляция Спирмена между индексами *RFO* и *BIO*. Для каждого сезона она составила: весной – $r_s = 0.91-0.96$, $p < 0.001$; летом – $r_s = 0.94-0.97$, $p < 0.001$; осенью – $r_s = 0.88-0.92$, $p < 0.001$; зимой – $r_s = 0.82-0.86$, $p < 0.001$. Следовательно, имеется достоверная корреляция между показателями встречаемости и биомассы.

Таким образом, в *неблагоприятных* биотопах основными кормовыми объектами являются амфибии, млекопитающие, а также их синантропные виды. Важное значение имеют домашние птицы и кролики, которых норка отлавливает на участках человека. Проявление синантропности в условиях модифицированной поймы способствует поддержанию достаточного уровня гомеостаза популяции хищника в данной районе исследования. Данный факт доказывает высокий уровень возможностей американской норки подстраиваться под изменяющиеся условия среды, что способствует её успешной интродукции.

6.2 Гендерные отличия состава кормов американской норки

В питании самцов и самок американской норки установлены определённые отличия. В качестве модельного биотопа для выявления гендерных различий в питании была выбрана пойма р. Медведица, так как она является оптимальным местообитанием хищника (таблица 6.8).

Состав рациона самок и самцов американской норки
в пойме р. Медведица (2011-2016 гг.)

Тип корма	Значение индексов оценки рациона, %			
	Самцы (n=156)		Самки (n=169)	
	<i>RFO</i>	<i>BIO</i>	<i>RFO</i>	<i>BIO</i>
Растительные остатки	3.2	1.5	4.1	1.9
Насекомые	5.5	5.2	7.1	6.3
Моллюски	7.2	2	-	-
Рыбы	30.6	36.5	15.7	20.1
Амфибии	18.5	26.1	11.6	19.1
Рептилии	1.4	3.8	2.7	4.9
Птицы	9.5	4.1	10.2	8.2
Млекопитающие	22.7	20.2	47.5	39.2
Неопределённые	1.4	0.6	1.1	0.3

*жирным шрифтом выделены статистически значимые корма по критерию χ^2 , с учётом доверительного интервала ($p \leq 0.05$)

В рационе самцов в данном биотопе 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*; $\chi^2=174.3$, $df=3$, $p<0.001$) (рисунок 6.8). Большая часть суточного хода самцов проходит вдоль русла реки, зимой они активно обследуют промоины и пустоледицу, часто заходят в воду (Савонин, Филипьев, 2015б). Норка также может обходить рыбацкие проруби, «подбирая» остатки улова. Как ранее упоминалось самцы более приспособлены для охоты в воде, чем самки. Добыча мелких млекопитающих самцами происходит попутно, и в их рационе встречаются те виды, которые наиболее обычны в пойменных биотопах (Шляхтин и др., 2009).

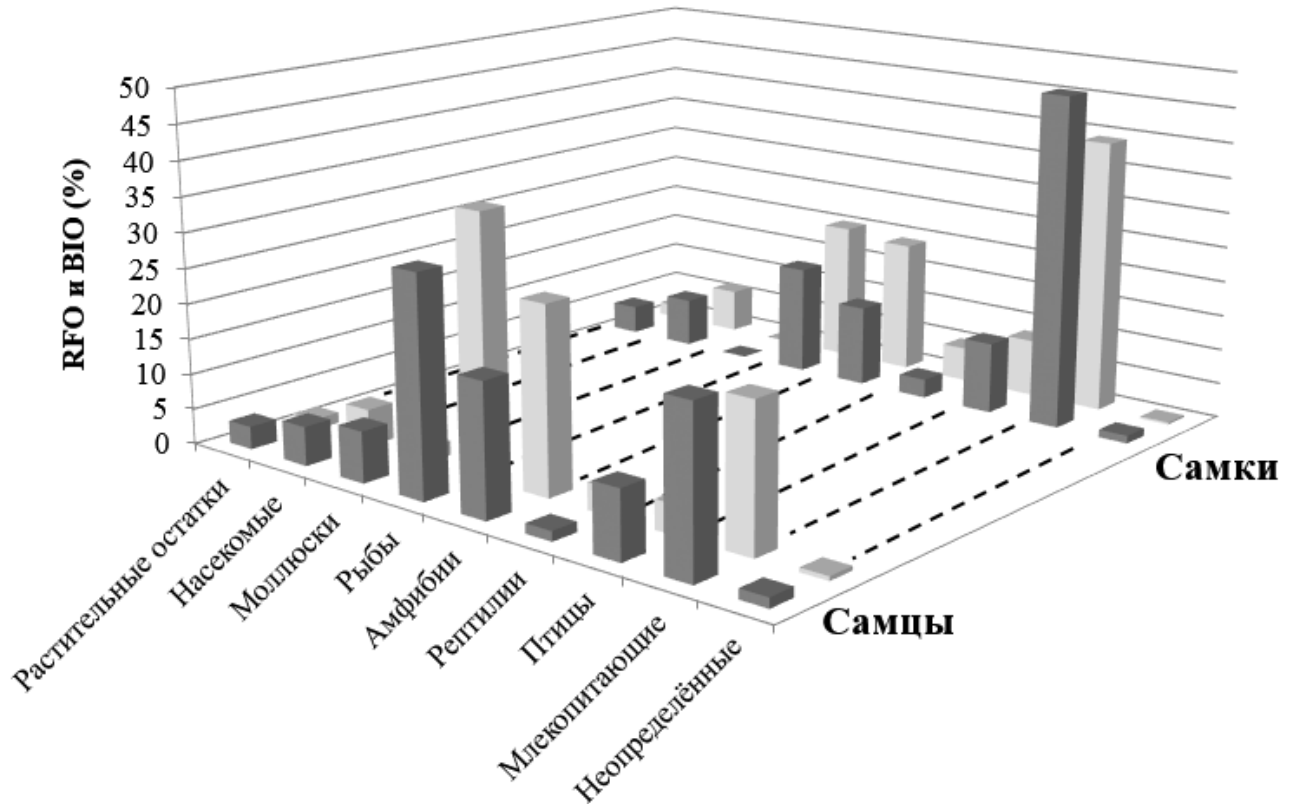


Рисунок 6.8 – Сравнение рациона самок и самцов американской норки в пойме р. Медведица

Обозначения: ■ – *RFO*; ■ – *BIO*.

В рационе самок наблюдается заметное преобладание мышевидных грызунов (39.2% *BIO*; 47.5% *RFO*; $\chi^2=172.3$, $df=2$, $p<0.001$) (рисунок 6.8). 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. Спектр добываемых грызунов у самок выше, чем у самцов. Возможная специализация на добыче млекопитающих для ряда особей американской норки была отмечена и другими исследователями (Maran et al., 1998; Skierczynski, Wisniewska, 2010)

Вероятно, что подобное распределение связано с физическими особенностями особей. 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, Филипъчев, 2015б)

Рацион самцов и самок американской норки в пойме р. Медведица практически совпадает по ключевым компонентам питания, но заметно отличается по их количественным показателям. При рассмотрении собранных данных, полученных с других модельных водоёмов, наблюдается схожая картина распределения кормовых ресурсов между особями разного пола.

6.3 Значимость компонентов рациона американской норки в модельных биотопах

Состав рациона во всех исследуемых биотопах довольно разнообразен. Он включает как основные объекты питания, обладающие высоким показателем относительной энергетической ценности, так и замещающие корма (таблица 6.9).

Таблица 6.9

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

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, как правило, в случае снижения численности популяции основных объектов. *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, насекомые и птицы, 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, используемых во время неблагоприятных периодов. *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, на протяжении всех сезонов года приоритет в питании американской норки не претерпевает сильных изменений, доминирование того или иного типа пищи зависит от их численности в конкретном биотопе. При снижении доступности отдельных компонентов происходит их замена на другие, более многочисленные и часто менее энергетически ценные. Высокий уровень экологической пластичности и адаптации изучаемого хищника способствуют успешному использованию всех имеющихся ресурсов местообитания и активному расширению ареала на севере Нижнего Поволжья и сопредельных территориях.

Частая переоценка значений встречаемости вносит определённый беспорядок в соотношение основных компонентов рациона и выявления наиболее ценных компонентов. Необходимо отметить, что на протяжении всех сезонов

исследования наиболее ценными объектами по показателю биомассы являются амфибии, затем млекопитающие и рыба. Во многих отечественных работах мышевидные грызуны являются основным компонентом рациона и критерием заселения водоёма (Терновский, 1958; Данилов, Туманов, 1976; Терновский, Терновская, 1994; Туманов 2003; Данилов, 2009). Но встречаемость данного компонента рациона не всегда соответствует его относительной энергетической ценности. Похожая ситуация наблюдается у замещающих кормов (птиц, насекомых, плодов и ягод), показатель *RFO* которых иногда довольно большой, а *BIO* – значительно ниже. Такие корма, как амфибии и рыбы обладают значительно большим показателем *BIO*, даже при условиях более низких значений *RFO*. Вследствие чего их можно считать наиболее выгодными для хищника.

*
**

Во всех изученных биотопах структура рациона американской норки примерно схожа: она включает амфибий, рыб и млекопитающих (мышевидных грызунов). В отдельные сезоны к ним добавляются рептилии, птицы, насекомые и растительная пища. При исследовании относительной энергетической значимости компонентов рациона наиболее важными являются амфибии, затем рыба и мышевидные грызуны. Частая переоценка некоторых замещающих кормов (растений, насекомых, птиц и моллюсков) вносит значимый беспорядок в объективное представление об относительной энергетической значимости и трофической стратегии рациона американской норки.

В *оптимальных* биотопах, обладающих широкой поймой, вполне закономерно увеличение питания грызунами, численность которых в этих местообитаниях выше ввиду наличия массивных лесных участков. В *субоптимальных* биотопах поедание этого вида корма значительно меньше, поэтому повышается потребление амфибий и рыб, а также замещающими кормов

– птиц, насекомых, плодов и ягод. Появление данных кормов также связано с особенностями конкретного сезона: наличие засухи, снижение численности потенциальных жертв, температурного режим и др. В *неблагоприятных* биотопах проявляется особая форма поведения, выраженная в синантропности, поэтому основными компонентами питания становятся синантропные виды птиц и млекопитающих; норка часто также отлавливает домашнюю птицу и кроликов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Со времени успешной интродукции (с 1933 г.) американская норка является наиболее пластичным околородным хищником, способным эффективно использовать все доступные пространственные и трофические ресурсы среды обитания. Это позволило ей освоить всю доступную территорию севера Нижнего Поволжья, при этом она оказалась опаснейшим конкурентом аборигенным видам (европейской норке, обыкновенному хорю), что привело к угнетению их популяции.

Особенности занимаемых хищником биотопов накладывают значительный отпечаток на модель его поведения, что способствует переопределению приоритетов при организации индивидуальных участков, суточной и сезонной активности и соотношения основных и замещающих кормов (см. таблица).

Таблица

Экологические особенности американской норки в модельных биотопах

Тип биотопа (ширина пространственной ниши)	Плотность	Размер индивидуального участка, га беснежный/ снежный сезоны	Активность (суммарные пики по сезонам)	Рацион (по индексу <i>BIO</i> ; статистически значимые корма)
Оптимальные (85.2%)	4.5-5 особей/10 км	23.5/47.3	Гетерохронность самцов и самок Общая активность около 25%	Амфибии (23.1%); Рыбы (22.3%); Млекопитающие (32.2%)
Субоптимальные (67.3%)	3.5-4 особей/10 км	32.8/54.3	Гетерохронность самцов и самок Общая активность около 35%	Амфибии (24.3%); Рыбы (24.8%); Млекопитающие (19.7%)
Неблагоприятные (29.8%)	1.5-2 особей/100 га	16.3/19.1	Отсутствует гетерохронность самцов и самок Общая активность около 30%	Птицы (18.3%); Домашняя птица (21.7%); Млекопитающие (23.8%) Кролик (11.3%)

На основании проведённых исследований были выявлены 3 группы биотопов: *оптимальные, субоптимальные, неблагоприятные*. *Оптимальные* биотопы обладают самым большим ресурсным потенциалом и значит более привлекательны для хищника. Наиболее показательным и очевидным фактором предпочтительности биотопов является плотность популяции, которая снижается в направлении *оптимальные→субоптимальные→неблагоприятные* местообитания.

Использование участка в *оптимальных* биотопах составляет 85.2%, при относительно малых размерах индивидуальных участков. При этом общая активность не превышает 25%. В отличии от них в *субоптимальных* местообитаниях участок значительно больше; его использование составляет около 67.3%, а активность повышается до 35%. Увеличение занимаемой территории и активности при снижении доли использования участка свидетельствует о том, что ресурсы, предоставляемые биотопом, полностью не удовлетворяют потребностям американской норки. В результате ей приходится чаще удаляться от водоёмов и восполнять недостаток пищевых ресурсов.

Обратная картина наблюдается в *неблагоприятных* биотопах, где размер участка наименьший; его использование не превышает 29.8% при повышенной активности в 30%. Это связано не только с ограниченностью территории, меньшим количеством мест для организации убежищ и множеством врагов (особенно бродячих собак), но и с меньшим запасом основных кормов. В этих биотопах хищнику приходится всё чаще переходить на синантропные виды птиц и млекопитающих.

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 (рр. 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 (рр. 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 ограничено (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 23.5±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 (30%) хищник активен в сумеречное и дневное время, пики активности самцов и самок совпадают.

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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов, М. Д. Разведение норок [Текст] / М. Д. Абрамов. — М.: Сельхозгиз, 1961. — 176 с.
2. Аникин, В. В. Учебно-краеведческий атлас Саратовской области [Изоматериал] / В. В. Аникин, Е. В. Акифьева, А. Н. Афанасьева [и др.], гл. ред. А. Н. Чумаченко, отв. ред. В. З. Макаров. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2013. — 144 с.
3. Аристов, А. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие [Текст] / А. А. Аристов, Г. Ф. Барышников. — СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 2001. — 560 с.
4. Банников, А. Г. Земноводные и пресмыкающиеся СССР [Текст] / А. Г. Банников, И. С. Дарьевский, А. И. Рустамов. — М.: Мысль, 1971. — 303 с.
5. Белавская, А. П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР) [Текст] / А. П. Белавская. — СПб.: Изд-во Российской Академии Наук, 1994. — 64 с.
6. Беляченко, А. В. Структура сообществ позвоночных животных в биогеоценозах и их экотонных зонах на Приволжских венцах юга Саратовской области [Текст] / А. В. Беляченко, В. В. Пискунов, К. А. Сонин [и др.] // Вопросы биоценологии. Сб. науч. тр. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. — С. 3-14.
7. 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.
8. 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.

9. Березуцкий, М. А. Антропогенная трансформация флоры и растительности. Учебное пособие [Текст] / М. А. Березуцкий, А. С. Кашин. — Саратов: ИЦ «Наука», 2008. — 100 с.

10. Бобринский, Н. А. Определитель млекопитающих СССР [Текст] / Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов, А. П. Кузякин. — 2 изд., исправ. и доп. — М.: Просвещение, 1965. — 360 с.

11. Бобров, А. А. Материалы к флоре Вологодской области [Текст] / А. А. Бобров, Е. В. Чемерис, Д. А. Филиппов // Тр. Карельского науч. центра РАН. — 2013. — № 2. — С. 39-45.

12. Болдырев, В. А. Основные закономерности почвенного покрова Саратовской области: учеб. пособие для студентов геогр. и биол. фак. [Текст] / В. А. Болдырев. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1997. — 16 с.

13. Болдырев, В. А. Почвенный покров [Текст] / В. А. Болдырев // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). — изд. 2-е, перераб. — Саратов: Приволжское Изд-во, 2011. — С. 27-28.

14. Брылёв, В. А. Природный парк Щербаковский [Текст] / В. А. Брылёв // Здоровье и экология. — 2004. — № 6. — С. 24-26.

15. Виноградов, Б. С. Краткий определитель грызунов фауны СССР [Текст] / Б. С. Виноградов, И. М. Громов. — Л.: Наука, 1984. — 140 с.

16. Вильямс, В. Р. Избранные сочинения. Том 3. Научные основы луговодства (1922-1933) [Текст] / В. Р. Вильямс. — пер. с англ. — Из-во АН СССР, 1955. — 985 с.

17. Галкин, Г. Г. Атлас чешуи пресноводных костистых рыб [Изоматериал] / Г. Г. Галкин // Известия ВНИИ озёрного и речного хозяйства. — 1958. — Т. 46. — 106 с.

18. Гептнер, В. Г. Млекопитающие Советского Союза. В трех томах. Том второй. (Часть вторая). Хищные. Гиены и кошки [Текст] / В. Г. Гептнер, А. А. Слудский. — М.: «Высшая школа», 1972. — 552 с.
19. Гладков, Н. А. Определитель птиц СССР [Текст] / Н. А. Гладков, Г. П. Дементьев, Е. С. Птушенко. — М.: Высшая школа, 1964. — 536 с.
20. Горностаев, Г. Н. Насекомые СССР [Текст] / Г. Н. Горностаев. — М.: Мысль, 1970. — 372 с.
21. Данилов, П. И. Куньи Северо-Запада СССР [Текст] / П. И. Данилов, И. Л. Туманов. — Л.: Наука, 1976. — 256 с.
22. Данилов, П. И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России [Текст] / П. И. Данилов. — Петрозаводск: КАРнц РАН, 2009 — 308 с.
23. Дгебуадзе, Ю. Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов [Текст] / Ю. Ю. Дгебуадзе // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России. — М.: ИПЭЭ им. А. Н. Северцева, 2002. — С. 11-14.
24. Дгебуадзе, Ю. Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике [Текст] / Ю. Ю. Дгебуадзе // Российский журнал биологических инвазий. — 2011. — № 1. — С. 1-6.
25. Дгебуадзе, Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований [Текст] / Ю. Ю. Дгебуадзе // Российский журнал биологических инвазий. — 2014. — № 1. — С. 2-8.
26. Демин, А. М. Реки и водохранилища Саратовской области [Текст] / А. М. Демин // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). — Саратов: Приволжское Изд-во, 2011. — С. 16-23.
27. Дубинин, Е. А. Питание американской норки (*Mustela vison*) в Магаданской области [Текст] / Е. А. Дубинин // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. Северо-Восточный науч. центр ДВО РАН. — Магадан, 1995. — С. 22-32.

28. Еленевский, Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм [Текст] / Р. А. Еленевский. — М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1936. — 167 с.
29. Жуков, П. И. Справочник по экологии пресноводных рыб [Текст] / П. И. Жуков. — Минск: Наука и техника, 1988. — 310 с.
30. Золотухин, А. И. Пойменные леса Прихоперья: состояние, эколого-ценотическая структура, биоразнообразие: монография [Текст] / А. И. Золотухин, А. А. Овчаренко. — Балашов: Николаев, 2007. — 152 с.
31. Ильин, В. Ю. Новые данные по распространению млекопитающих в Поволжье и Волго-Уральском Междуречье [Текст] / В. Ю. Ильин, О. А. Ермаков, С. Б. Лукьянов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 1996. — Т. 101, № 2. — С. 30-37.
32. Киселёва, Н. В. Трофические и пространственные взаимоотношения лесной куницы (*Martes martes*) и американской норки (*Neovison vison*) на горных реках Южного Урала [Текст] / Н. В. Киселёва // Зоологический Журнал. — 2011. — Т. 90, № 12. — С. 1502-1509.
33. Киселёва, Н. В. Изучение распространения куньих на Южном Урале с помощью неинвазивных методов [Текст] / Н. В. Киселёва, П. А. Сорокин // Сибирский экологический журнал. — 2013. — Т. 20, № 3. — С. 383-390.
34. Кобзарь, А. И. Прикладная математическая статистика. Для инженеров и научных работников [Текст] / А. И. Кобзарь. — М.: ФИЗМАТЛИТ, 2006. — 816 с.
35. Конюхович, А. А. Фауна охотничье-промысловых животных Закарпатской области [Текст] / А. А. Конюхович. В кн.: Тр. Московского пушно-мехового института. — М.: изд. МЗХ и заготовок СССР, 1958. — С. 43-64.
36. Кораблёв, М. П. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела [Текст] / М. П. Кораблёв, Н. П. Кораблёв, П. Н. Кораблёв // Российский журнал биологических инвазий. — 2012. — № 4. — С. 36-56.

37. Коробков, А. И. По рекам Южной и Юго-Восточной России [Текст] / А. И. Коробков, Ю. З. Михеев. — М.: Физкультура и спорт, 1977. — 112 с.
38. Кузнецов, Б. А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. В 3-х томах. Том 3 [Текст] / Б. А. Кузнецов. — М.: Просвещение, 1975. — 208 с.
39. Лакин, Г. Ф. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов [Текст] / Г. Ф. Лакин. — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.
40. Лапиров, А. Г. Гидрботаника: методология, методы [Текст] / А. Г. Лапиров, В. Г. Папченков, В. Г. Щербаков. — Проект. Рязань: Сервис, 2003. — 20 с.
41. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР [Текст] / П. Ф. Маевский. — 11-е изд. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — 363 с.
42. Маккавеев, Н. Н. Сток и русловые процессы [Текст] / Н. Н. Маккавеев. — М.: Изд-во МГУ, 1971. — 115 с.
43. Маккавеев, Н. Н. Русловые процессы [Текст] / Н. Н. Маккавеев, Р. С. Чалов. — М.: Изд-во МГУ, 1986. — 260 с.
44. Мамаев, Б. М. Определитель насекомых европейской части СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов [Текст] / Б. М. Мамаев, Л. Н. Медведев, Ф. И. Правдин. — М.: Просвещение, 1976. — 304 с.
45. Михайлов, В. Н. Общая гидрология [Текст] / В. Н. Михайлов, А. Д. Добровольский. — М.: Высшая школа, 1991. — 368 с.
46. Михайлов, В. Н. Ещё раз о причинах изменения уровня Каспийского моря в XX веке [Текст] / В. Н. Михайлов, Е. С. Повалишникова // Вестник МГУ. Сер. 5. География. — 1998. — № 3. — С. 35-38.
47. Наумов, Н. П. Экология животных [Текст] / Н. П. Наумов — 2-е изд. перераб. и доп. — М.: Высшая школа, 1963. — 619 с.
48. Неганов, А. Ф. Почвенные районы Саратовской области [Текст] / А. Ф. Неганов. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1964. — 20 с.

49. Никифоров, М. Е. Охотничьи звери и птицы Белоруссии [Текст] / М. Е. Никифоров, А. В. Козулин, В. Е. Сидорович. — Минск: Ураджай, 1991. — 240 с.
50. Новиков, Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных: учеб. пособие для гос. ун-тов [Текст] / Г. А. Новиков. — 2-е изд., испр. и доп. — М.: Советская наука, 1953. — 503 с.
51. Новиков, Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР [Текст] / Г. А. Новиков. — М.: Изд-во Академии Наук СССР, 1956. — 396 с.
52. Опарин, М. Л. Многолетняя динамика населения млекопитающих степного Заволжья в условиях изменения антропогенных нагрузок и цикличности климата [Текст] / М. Л. Опарин, О. С. Опарина, И. А. Кондратенков [и др.] // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 2005. — Т. 110, № 4. — С. 40-50.
53. Папченков, В. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины [Текст] / В. Г. Папченков, А. В. Щербаков, А. Г. Лапиров. — Рязань: Сервис, 2003. — 20 с.
54. Перепелкина, Е. Б. Изучение минеральных и органических компонентов водопрочных агрегатов гумусово-аккумулятивных горизонтов серых лесных почв Среднего Поволжья [Текст] / Е. Б. Перепелкина. — Казань: Издательство КГУ, 2004. — 125 с.
55. Пикулик, М. М. Оценка структурно-функциональных отношений популяций полуводных хищников и амфибии в Белоруссии [Текст] / М. М. Пикулик, В. Е. Сидорович // Экология. — 1991. — Т. 28, № 6. — С. 28-36.
56. Пискунов В. В. Растительность пойменно-островных экосистем Волгоградского водохранилища [Текст] / В. В. Пискунов // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. — Саратов: Изд-во «Слово», 2002. — № 1. — С. 23-31.

57. Пискунов, В. В. Растительность степей [Текст] / В. В. Пискунов // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). — изд. 2-е, перераб. — Саратов: Приволжское изд-во, 2011. — С. 123-125.
58. Плавильщиков, Н. Н. Краткий определитель наиболее распространённых насекомых европейской части России [Текст] / Н. Н. Плавильщиков. — М.: Топикал, 1994. — 544 с.
59. Попов, В. А. Американская норка в Татарии [Текст] / В. А. Попов. — Тр. ВНИИОП, 1941. — № 5. — С. 185-207.
60. Попов, В. А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison*) и результаты акклиматизации её в Татарской АССР [Текст] / В. А. Попов // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук. — 1949. — № 2. — 142 с.
61. Раков, В. А. Определительные таблицы круглоротых и рыб фауны СССР. Руководство к практикуму для биол. фак. гос. ун-тов [Текст] / В. А. Раков. — М.: Изд-во МГУ, 1969. — 191 с.
62. Рогова, Т. В. О мозаичности напочвенного покрова лесных биогеоценозов [Текст] / Т. В. Рогова, Л. А. Орловская, Г. И. Короткова // Взаимодействие между компонентами экологических систем. — Казань: изд-во КГУ, 1985. — С. 115-123.
63. Рожнов, В. В. Материалы по межвидовым отношениям европейской норки (*Mustela lutreola*) с близкородственными видами в период покоя половой системы животных [Текст] / В. В. Рожнов, А. А. Петрин // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Сб. научных работ. — Москва: ИПЭЭРАП, 1998. — С. 67-105.
64. 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. — Саратов, Изд-во Сарат. ун-та., 2011. — С. 107-110.

65. 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.

66. 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: тр. молодых учёных Поволжья. — Тольятти: Кассандра, 2013. — С. 156-160.

67. 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 // Материалы международной научно-практической конференции «Ареалы, миграции и др. перемещения животных». — Владивосток: ООО «Рея», 2014. — С. 288-291.

68. 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.

69. 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(a). — Т. 15, № 1. — С. 106-111.

70. 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 // Материалы VII Международной научной

конференции «Чтения памяти проф. И. И. Барабаш-Никифорова», Современные проблемы зоологии и паразитологии. — ВГУ: Воронеж, 2015(б). — С. 224-228.

71. Сидорович, В. Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи [Текст] / В. Е. Сидорович. — Минск: Ураджай, 1995. — 256 с.

72. Сидорович, В. Е. Пространственная структура и динамика численности популяции американской норки (*Mustela vison*) в Беларуси [Текст] / В. Е. Сидорович, Г. О. Лаужель // *Ekologiya*. — 1995. — № 2. — С. 23-27.

73. Сидорович, В. Е. Куньи в Беларуси [Текст] / В. Е. Сидорович. — Минск: Золотой улей, 1997. — 279 с.

74. Сидорович, В. Е. Сравнительный анализ гельминтоценозов в популяциях полуводных хищников [Текст] / В. Е. Сидорович, Е. И. Анисимова, Е. И. Бычкова // Куньи в Беларуси. — Минск: Золотой улей, 1997. — С. 194-199.

75. Синицын, А. А. Особенности питания американской норки (*Mustela vison*), акклиматизированной в равнинной части Западной Сибири [Текст] / А. А. Синицын // *Экология*. — 1992. — № 5. — С. 55-60.

76. Соколов, С. Я. География древесной растительности СССР [Текст] / С. Я. Соколов, О. А. Связева. — Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1965. — 265 с.

77. Соколов, В. Е. Суточные ритмы активности млекопитающих. Цитологические и экологические аспекты [Текст] / В. Е. Соколов, Г. В. Кузнецов. — М.: Наука, 1978. — 263 с.

78. Соколов, В. Е. Территориальность, агрессивность и маркировка у куньих (Mustelidae) [Текст] / В. Е. Соколов, В. В. Рожнов // Млекопитающие (Исследования по фауне Советского Союза). Сб. тр. Зоологического музея МГУ — М.: Изд-во МГУ, 1979. — № 18. — С. 163-214.

79. Тарасов, А. О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области [Текст] / А. О. Тарасов. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. — 24 с.

80. Терновский, Д. В. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае [Текст] / Д. В. Терновский. — Новосибирск: Наука, 1958. — 138 с.

81. Терновский, Д. В. Экология куницеобразных [Текст] / Д. В. Терновский, Ю. Г. Терновская; отв. ред. В. И. Евсиков. — Новосибирск: Наука, 1994. — 221 с.
82. Туманов, И. Л. Кормовые связи куных на северо-западе РСФСР [Текст] / И. Л. Туманов, В. А. Смелов // Зоологический журнал. — 1980. — Т. 59, № 10. — С. 1536-1544.
83. Туманов, И. Л. Современное распространение и численность европейской норки (*Mustela lutreola*) в СССР [Текст] / И. Л. Туманов, Е. Л. Зверев // Зоологический журнал. — 1986. — Т. 65, № 3. — С. 426-435.
84. Туманов, И. Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России [Текст] / И. Л. Туманов. — СПб.: Наука, 2003. — 448 с.
85. Узун, В. Ф. Черноземы степного Поволжья [Текст] / В. Ф. Узун // Черноземы СССР. — М.: Наука, 1978. — С. 171-183.
86. Филипьев, А. О. Эколого-фаунистическая характеристика хищных млекопитающих семейства Куньи (Carnivora, Mustelidae) севера Нижнего Поволжья [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / А. О. Филипьев. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. — 18 с.
87. Филипьев, А. О. Особенности пространственного размещения и структура индивидуальных участков американской и европейской норки в пойме реки Медведица [Текст] / А. О. Филипьев, А. В. Беляченко // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Материалы международного совещания. — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. — С. 197-199.
88. Филипьев, А. О. Размеры индивидуальных участков и особенности используемых убежищ некоторых видов куных (Carnivora, Mustelidae) на севере нижнего Поволжья [Текст] / А. О. Филипьев // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. — 2012. — Т. 12, № 4. — С. 39-44.
89. Чашухин, В. А. Норка американская [Текст] / В. А. Чашухин. — М.: Наука, 2009. — 103 с.

90. Чернова, О. Ф. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе [Изоматериал] / О. Ф. Чернова, Т. Н. Целикова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 432 с.
91. Чибилев, А. А. Степи Северной Евразии (эколого-географический очерк и библиография) [Текст] / А. А. Чибилев. — Екатеринбург: УрО РАН, 1998. — 192 с.
92. Шляхтин, Г. В. Животный мир Саратовской области. Книга 4. Амфибии и рептилии: Учебное пособие [Текст] / Г. В. Шляхтин, В. Г. Табачишин, Е. В. Завьялов [и др.] — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та., 2005. — 112 с.
93. Шляхтин, Г. В. Млекопитающие севера Нижнего Поволжья: В 3 кн. Кн. 1. Состав териофауны / Г. В. Шляхтин, В. Ю. Ильин, М. Л. Опарин [и др.]. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2009. — 244 с.
94. Эрнандес-Бланко, Х. А. Организация семейной группы волков (*Canis lupus lupus*) в Воронежском биосферном заповеднике [Текст] / Х. А. Эрнандес-Бланко, А. Д. Поярков, В. И. Крутова // Зоологический журнал. — 2005. — Т. 85, № 1. — С. 80-93.
95. Ancrenaz, M. Handbook for wildlife monitoring using camera-traps [Text] / M. Ancrenaz, A. J. Hearn, J. Ross [et al.] // BBEC II Secretariat. JC Printer. — 2012. — Vol. 6. — P. 1-83.
96. Arnold, T. W. Activity patterns, movements and home ranges of Prairie mink [Text] / T. W. Arnold, E. K. Fritzell // Prairie Naturalist. — 1987. — Vol. 19, № 1. — P. 25-32.
97. Aschoff, J. Circadian activity within two peaks [Text] / J. Ashoff // Ecology. — 1966. — Vol. 47, № 4. — P. 657-662.
98. Bagniewska, J. M. Persistence in diving American mink [Text] / J. M. Bagniewska, L. A. Harrington, T. Hart [et al.] // Animal Biotelemetry. — 2015 — Vol. 3, № 18. — P. 1-10.

99. Begon, M. Ecology. From individuals to ecosystems [Text] / M. Begon, C. R. Townsend, J. L. Harper. — Oxford: Blackwell Publishing, 2006. — 752 p.
100. Birks, J. D. S. Sex-related differences in the diet of the mink (*Mustela vison*) [Text] / J. D. S. Birks, N. Dunstone // Ecology. — 1985. — Vol. 8, № 4. — P. 245-252.
101. Birks, J. D. S. Studies of the home range of the feral mink [Text] / J. D. S. Birks, I. J. Linn // Symposium of the Zoological Society of London. — 1982. — № 49. — P. 231-257.
102. Bonesi, L. Competition between Eurasian otter (*Lutra lutra*) and American mink (*Mustela vison*) probed by niche shift [Text] / L. Bonesi, P. Chanin, D. W. Macdonald // Oikos. — 2004. — Vol. 106, № 1. — P. 19-26.
103. Bonesi, L. The American mink in Europe: status, impacts and control [Text] / L. Bonesi, S. Palazon // Biological Conservation. — 2007. — Vol. 134, № 4. — P. 470-483.
104. Murphy, B. D. The effects of light and sympathetic innervation to the head on nidation in mink [Text] / B. D. Murphy, D. A. Sames // Journal of Experimental Zoology. — 1974. — Vol. 187, № 2. — P. 267-276.
105. Brzeziński, M. Spatial distribution, activity, habitat selection of American mink (*Neovison vison*) and polecats (*Mustela putorius*) inhabiting the vicinity of eutrophic lakes in NE Poland [Text] / M. Brzeziński, M. Marzec, M. Żmihorski // Folia Zoologica. — 2010. — Vol. 59, № 3. — P. 183-191.
106. Brzeziński, M. Spring diet of the American mink (*Mustela vison*) in the Mazurian and Brodnica Lakelands, northern Poland [Text] / M. Brzeziński, W. Zurowski // Acta Theriologica. — 1992. — Vol. 37, № 1-2. — P. 193-198.
107. Brzeziński, M. Correction factors used for estimating prey biomass in the diet of American mink [Text] / M. Brzeziński, M. Marzec // Acta theriologica. — 2003. — Vol. 48, № 2. — P. 247-254.

108. Buskirk, S. W. Temperature regulation in American marten in winter [Text] / S. W. Buskirk, H. J. Harlow, S. C. Forrest // National Geographic Research. — 1988. — № 4. — P. 208-218.

109. Clode, D. Invasive predators and the conservation of island birds: the case of American mink (*Mustela vison*) and terns (*Sterna spp.*) in the Western Isles, Scotland: Colonies were larger and breeding success lower in mink-inhabited areas [Text] / D. Clode, D. W. Macdonald // Bird Study. — 2002. — Vol. 49, № 2. — P. 118-123.

110. Clout, M. N. Invasive species management. A handbook of principles and techniques [Text] / M. N. Clout, P. A. Williams. — Oxford: Oxford University Press, 2009. — 308 p.

111. Courchamp, F. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact [Text] / F. Courchamp, J. L. Chapuis, M. Pascal // Biological Reviews. — 2003. — Vol. 78, № 3. — P. 347-383.

112. Colwell, R. K. On the measurement of niche breadth and overlap [Text] / R. K. Colwell, D. J. Futuyma // Ecology. — 1971. — № 52. — P. 567-576.

113. Daniels, T. J. Population and social biology of free-ranging dogs *Canis familiaris* [Text] / T. J. Daniels, M. Bekoff // Journal of Mammalogy. — 1989. — Vol. 70, № 4. — P. 754-762.

114. Davies, N. Ecological questions about territorial behavior [Text] / N. Davies // Behavioural ecology, an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1978. — № 10. — P. 317-350.

115. Delibes, M. Potential impact of an exotic mammal on rocky intertidal communities of northwestern Spain [Text] / M. Delibes, M. Clavero, J. Prenda [et al.] // Biological Invasions. — 2004. — Vol. 6, № 2. — P. 213-219.

116. Dergunova, N. N. Priority targets for alien species control in Russia [Text] / N. N. Dergunova, V. G. Petrosyan, Yu. Yu. Dgebuadze // Journal Ecology and safety. — 2012. — № 6. — P. 372-389.

117. Dunstone, N. Activity budget and habitat usage by coast-living mink (*Mustela vison*) [Text] / N. Dunstone, J. D. S. Birks // *Annales Zoologici Fennici*. — 1983. — № 174. — P. 189-191.
118. Dunstone, N. The Mink [Text] / N. Dunstone. — London: Poyser Ltd., 1993. — 232 p.
119. Efford, M. G. Software for analysing capture-recapture data from passive detector arrays [Text] / M. G. Efford, D. K. Dawson, C. S. Robbins // *Animal Biodiversity and Conservation*. — 2004. — Vol. 27, № 1. — P. 217-228.
120. Ewer, R. F. Ethology of mammals [Text] / R. F. Ewer. — London: Logos Press. 1968. — 418 p.
121. Fairley, J. S. An indication of the barger in North-East Ireland [Text] / J. S. Fairley // *The Irish Naturalists Journal*. — 1967. — Vol. 15, № 9. — P. 267-269.
122. Fairley, J. S. Correction Factors Mink Faeces [Text] / J. S. Fairley, D. P. Ward, C. M. Smal // *The Irish Naturalists Journal*. — 1987. — Vol. 22, № 8. — P. 334-336.
123. Ferreras, P. The impact of American mink (*Mustela vison*) on water birds in the upper Thames [Text] / P. Ferreras, D. W. Macdonald // *Journal of Applied Ecology*. — 1999. — Vol. 36, № 5. — P. 701-708.
124. Fischer, C. Exploitation of food resource in the Swiss Jura Montain [Text] / C. Fischer, N. Ferrari, J. M. Weber // *Journal of Zoology*. — 2005. — Vol. 266, № 2. — P. 121-131.
125. Fischer, D. Predation of the alien American mink (*Mustela vison*) on native crayfish in middle-sized streams in central and western Bohemia [Text] / D. Fischer, P. Pavlucík, F. Sedláček [et al.] // *Folia Zoologica*. — 2009. — Vol. 58, № 1. — P. 45-56.
126. Fuller, A. K. Estimating population density and connectivity of American mink using spatial capture-recapture [Text] / A. K Fuller, C. S. Sutherland, J. A. Royle [et al.] // *Ecological Applications*. — 2016. — Vol. 26, № 4. — P. 1125-1135.

127. García, P. Diurnal activity of the American mink (*Neovison vison*) in Central Spain [Text] / P. García, I. Mateos, V. Arévalo // *Hystrix. The Italian Journal of Mammalogy*. — 2009. — Vol. 20, № 1. — P. 61-68.
128. Gerell, R. Food habits of the mink (*Mustela vison*) in Sweden [Text] / R. Gerell // *Viltrevy*. — 1968. — Vol. 5, № 5. — P. 119-211.
129. Gerell, R. Activity patterns of the mink (*Mustela vison*) in southern Sweden [Text] / R. Gerell // *Oikos*. — 1969. — Vol. 20, № 2. — P. 451-460.
130. Halle, S. Activity patterns in small mammals: an ecological approach [Text] / S. Halle, N. C. Stenseth. — Berlin, Heidelberg: Springer, 2000. — 322 p.
131. Harrington, L. A. Spatial and temporal relationships between invasive American mink and native European polecats in the southern United Kingdom [Text] / L. A. Harrington, D. W. Macdonald // *Journal of Mammalogy*. — 2008. — Vol. 89, № 4. — P. 991-1000.
132. Jedrzejewska, B. Predation in vertebrate communities the Białowieża primeval forest as a case study [Text] / B., Jedrzejewska, W. Jedrzejewski. — Poland: Springer, 1998. — 452 p.
133. Jedrzejewski, W. Activity pattern of radio-tracked weasels in Białowieża National Park (Poland) [Text] / W. Jedrzejewski, B. Jedrzejewska, K. Zub [et al.] // *Annales Zoologici Fennici*. — 2000. — Vol. 37, № 3. — P. 161-168.
134. Jedrzejewska, B. Feeding habits of the otter and the American mink in the Białowieża Primeval Forest (Poland) compared to other Eurasian populations [Text] / B. Jedrzejewski, V. E. Sidorovich, M. M. Pikulik [et al.] // *Ecography*. — 2001. — Vol. 24, № 2. — P. 165-180.
135. Keij, P. D. Pesticides and badgers [Text] / P. D. Keij, D. H. Kruizinga // *TNO Nieuws Toegepast Natuurwetensch Onderz*. — 1972. — Vol. 27, № 10. — P. 584-588.
136. Kidd, A. G. Mink gone wild: hybridization between escaped farm and wild American mink (*Neovison vison*) in a natural context [Text] / A. G. Kidd // Thesis in the

Masters of Science in Biology. — Canada: Laurentian University Sudbury, 2008. — 68 p.

137. Krawczyki, A. J. Diet of the American mink *Neovison vison* in an agricultural landscape in western Poland [Text] / A. J. Krawczyki, M. Bogdziewicz, M. J. Czyż // *Folia Zoologica*. — 2013. — Vol. 62, № 4. — P. 303-309.

138. Kruuk, H. The Social Mink [Text] / H. Kruuk. — Oxford: Oxford University Press, 1989. — 155 p.

139. Kruuk, H. Wild otters. Predation and populations [Text] / H. Kruuk. — Oxford: Oxford University Press, 1996. — 304 p.

140. Larivière, S. *Mustela vison* [Text] / S. Larivière // *Mammalian Species*. — 1999. — № 608. — P. 1-9.

141. Lockie, J. The food of the pine marten (*Martes martes*) in west Ross-Shire Scotland [Text] / J. Lockie // *Journal of zoological society of London*. — 1961. — Vol. 136, № 2. — P. 187-195.

142. Loreau, M. The Colwell-Futuyma Method for Measuring Niche Breadth and Overlap: A Critique [Text] / M. Loreau. // *Nordic Society Oikos*. — 1990. — Vol. 58, № 2. — P. 251-253.

143. Macdonald, D. W. The ecology of carnivore social behavior [Text] / D. W. Macdonald // *Nature*. — 1983. — № 301. — P. 379-384.

144. Macdonald, D. W. The American mink: the triumph and tragedy of adaptation out of context [Text] / D. W. Macdonald, L. A. Harrington // *New Zealand Journal of Zoology*. — 2003. — Vol. 30, № 4. — P. 421-441.

145. Maran, T. Diet of two species of mink in Estonia: displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison* [Text] / T. Maran, H. Kruuk, D. W. Macdonald [et al.] // *Journal of Zoology*. — 1998. — Vol. 245, № 2. — P. 218-222.

146. Mcdonald, R. A. Decline of invasive alien mink (*Mustela vison*) is concurrent with recovery of native otters (*Lutra lutra*) [Text] / R. A. Mcdonald, K. O'Hara, D. J. Morrish // *Diversity and Distributions*. — 2007. — Vol. 13, № 1. — P. 92-98.

147. Manchester, S. J. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control [Text] / S. J. Manchester, J. M. Bullock // *Journal of Applied Ecology*. — 2000. — Vol. 37, № 5. — P. 845-864.

148. Mitchell, J. L. Mink movements and populations on a Montana river [Text] / J. L. Mitchell // *Journal of Wildlife Management*. — 1961. — Vol. 25, № 1. — P. 48-54.

149. Niemimaa, J. Activity patterns and home range of the American mink in the Finnish outer archipelago [Text] / J. Niemimaa // *Annales Zoologici Fennici*. — 1995. — Vol. 32, № 1. — P. 117-121.

150. Otis, D. L. Statistical inference from capture data on closed animal populations [Text] / D. L. Otis, K. P. Burnham, G. C. White [et al.] // *Wildlife monographs*. — 1978. — № 62. — P. 3-135.

151. Palazón, S. Tracking of a female American mink (*Mustela vison*, Schreber, 1777) in NE Spain [Text] / S. Palazón, J. Ruiz-Olmo // *Doñana, Acta Vertebrata*. — 1995. — Vol. 22, № 1-2. — P. 97-102.

152. Powell, R. A. A model for raptor predation on weasels [Text] / R. A. Powell // *Journal of Mammalogy*. — 1973. — Vol. 54, № 1. — P. 259-263.

153. Powell, R. A. Animal home ranges and territories, and home range estimators [Text] / R. A. Powell // *Research techniques in animal ecology. Controversies and consequences*. New York: Columbia University Press, 2000. — № 15. — P. 64-110.

154. Previtali, A. Habitat use and diet of the American mink (*Mustela vison*) in Argentinian Patagonia [Text] / A. Previtali, M. H. Cassini, D. W. Macdonald // *Journal of Zoology*. — 1998. — Vol. 246, № 4. — P. 482-486.

155. Reid, D. G. Spacing, movements and habitat selection of the river otter in boreal Alberta [Text] / D. G. Reid, T. E. Code, A. C. H. Reid [et al.] // *Canadian Journal of Zoology*. — 1994. — Vol. 72, № 7. — P. 1314-1324.

156. Richardson, L. Winter ecology of the black-footed ferret [Text] / L. Richardson, S. C. Forrest, T. W. Clark [et al.] // American Midland Naturalist. — 1987. — Vol. 117, № 2. — P. 225-239.

157. Rushton, S. P. Modelling the effects of mink and habitat fragmentation on the water vole [Text] / S. P. Rushton, G.W. Barreto, R.M. Cormack [et al.] // Journal of Applied Ecology. — 2000. — Vol. 37, № 3. — P. 475-490.

158. Scoog, P. The food of the Swedish badger (*Meles meles*) [Text] / P. Scoog. — Viltrevy: Svenska jagareförbundet, 1970. — 120 p.

159. Sidorovich, V. E. Behavioural interactions between the naturalized American mink (*Mustela vison*) and the native riparian Mustelids with implications for population changes [Text] / V. E. Sidorovich, D. W. Macdonald, H. Kruuk [et al.] // Small Carnivore Conservation. — 2000. — № 22. — P. 1-5.

160. Sidorovich, V. E. Seasonal variation in the feeding habits of riparian mustelids in river valleys of NE Belarus [Text] / V. E. Sidorovich // Acta Theriologica. — 2000. — Vol. 45, № 2. — P. 233-242.

161. Sidorovich, V. E. Study on the decline in the European mink (*Mustela lutreola*) population in connection with the American mink expansion in Belarus: story of the study, review of the results and research priorities [Text] / V. E. Sidorovich // Säugetierkundliche Informationen. — 2001. — Vol. 5, № 25. — P. 133-154.

162. Sidorovich, V. E. Food niche variation of European and American mink during the American mink invasion in north-eastern Belarus [Text] / V. E. Sidorovich, A. G. Polozov, A. Zalewski // Biological Invasions. — 2010. — Vol. 12, № 7. — P. 2207-2217.

163. Siegel, S. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences [Text] / S. Siegel, N. J. Castellan. — UK: McGraw-Hill Humanities, 1988. — 399 p.

164. Skierczynski, M. Trophic niche comparison of American mink and Eurasian otter under different winter conditions [Text] / M. Skierczynski, A. Wisniewska // Mammalian Biology. — 2010. — Vol. 74, № 4. — P. 433-437.

165. Tamlin, A. L. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics [Text] / A. L. Tamlin, J. Bowman, D. F. Hackett // *Wildlife Biology*. — 2009. — V. 15, № 3. — P. 266-277.
166. Valenzuela, A E. J. Trophic ecology of a top predator colonizing the southern extreme of South America: Feeding habits of invasive American mink (*Neovison vison*) in Tierra del Fuego [Text] / A. E. J. Valenzuela, A. R. Rey, L. Fasola [et al.] // *Mammalian Biology*. — 2013. — Vol. 78, № 2. — P. 104-110.
167. Wellman, S. T. Diel Activity Patterns of Mink (*Neovison vison*) change with Habitat [Text] / S. T. Wellman, J. M. Haynes // *The Canadian Field-Naturalist*. — 2009. — Vol. 123, № 4. — P. 368-370.
168. Yamaguchi, N. Habitat preferences of feral American mink in the Upper Thames [Text] / N. Yamaguchi, S. P. Rushton, D. W. Macdonald // *Journal of Mammalogy*. — 2003. — Vol. 84, № 4. — P. 1356-1373.
169. Zabala, J. Spacing pattern, intersexual competition and niche segregation in American mink [Text] / J. Zabala, I. Zuberogoitia, J. A. Martinez-Climent // *Annales Zoologici Fennici*. — 2007. — Vol. 44, № 4. — P. 249-258.
170. Zalewski, A. Factors affecting the duration of activity by pine martens (*Martes martes*) in the Białowieża National Park [Text] / A. Zalewski // *Journal of Zoology*. — 2006. — Vol. 251, № 4. — P. 439-447.
171. Zalewski, A. High mitochondrial DNA diversity of an introduced alien carnivore: comparison of feral and ranch American mink (*Neovison vison*) in Poland [Text] / A. Zalewski, A. Michalska-Parda, M. Ratkiewicz [et al.] // *Diversity and Distributions. A Journal of Conservation Biogeography*. — 2011. — Vol. 17, № 4. — P. 757-768.
172. Zielinski, W. J. Relationship between food habits and activity pattern of pine marten [Text] / W. J. Zielinski, W. D. Spencer, R. H. Barrett // *Journal of Mammalogy*. — 1983. — Vol. 64, № 3. — P. 387-396.

173. Zschille, J. Gender differences in activity patterns of American mink in Germany [Text] / J. Zschille, N. Stier, M. Roth // *European Journal of Wildlife Research*. — 2010. — Vol. 56, № 2. — P. 187-194.

174. Zuberogoitia, J. Diurnal activity and observations of the hunting and ranging behaviour of the American mink (*Mustela vison*) [Text] / J. Zuberogoitia, J. Zabala, J. A. Martínez // *Mammalia*. — 2006. — Vol. 70, № 3-4. — P. 310-312.