

УДК 591.5 + 599.742.1

## ПЕСЕЦ ОСТРОВА МЕДНОГО (*ALOPEX LAGOPUS SEMENOV*). ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ОСТРОВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2003 г. М. Е. Гольцман, Е. П. Крученкова, С. Н. Сергеев, И. А. Володин  
Московский государственный университет, Биологический факультет. Москва 119899  
e-mail: m\_goltsman@hotmail.com  
Поступила в редакцию 31.10.2002 г.

Дано описание современного состояния популяции песца (*Alopex lagopus semenovi* Ognev 1931) на о-ве Медном (Командорские о-ва), одной из древнейших изолированных популяций псовых. Небольшой остров расположен в свободной ото льдов части Тихого океана. Маленькая популяция изолирована на краю видового ареала, в необычных экологических условиях. На острове богатые и стабильно распределенные кормовые ресурсы и нет других наземных хищников. Анализ данных наблюдений с 1994 по 2000 г. за песцами, большая часть которых были индивидуально мечены, показал, что размеры семей в островной популяции больше, чем в материковых, а плодовитость значительно ниже. Размеры выводков меньше, и самки начинают размножаться, за редким исключением, с двух лет, а не с года. Самцы покидают нательные участки, а самки остаются и размножаются на нательных или соседних участках. Эти характеристики островной популяции значительно отличаются от материковых и, видимо, не изменились после падения численности. Можно предположить, что долговременная изоляция в островных условиях привела к эволюционно стабильным изменениям в биологии песца.

На обширном циркумполярном ареале песца обычно выделяют 10 подвидов (Гептнер, 1967). Ареалы шести из них велики, и их границы не имеют непреодолимых физических преград, так как даже островные популяции зимой утрачивают свою изоляцию. Четыре тихоокеанских подвида (*A. l. semenovi* Ognev 1931, *A. l. beringensis* Merriam 1902, *A. l. pribilofensis* Merriam 1902, *A. l. hallensis* Merriam 1900) изолированы на небольших островах между двумя материками. Два наиболее южных из них, обитающих на Командорских о-вах, круглый год изолированы незамерзающими водами Берингового моря. Острова находятся южнее границы плавающих льдов, они на 175 км удалены от ближайшего побережья Камчатки и разделены 49-километровым проливом. Условия изоляции отвечают известным требованиям для активизации видообразования (Gould, Eldredge, 1977): популяции изолированы в течение эволюционно значимого периода времени на небольшой территории на периферии ареала (приблизительно на 10° южнее южных границ остальной части ареала песца) в необычных для песца экологических условиях. Видообразующие процессы в таких случаях должны проходить с особенно высокой скоростью (Gould, Eldredge, 1977), и краниологический анализ показывает, что эти популяции, особенно самая маленькая и изолированная популяция о-ва Медного, наиболее далеко дивергировали от остальных (Огнев, 1931; Цалкин, 1944).

Четыре важнейших фактора определяют необычность экологических условий на Командорских о-вах, и в первую очередь на о-ве Медном, где мы проводили наше исследование. **Первый фактор - невозможность миграций** и предельное ограничение подвижности в стабильно "насыщенной среде". Островная изоляция создает не только практически непреодолимое препятствие для эмиграции и иммиграции, но и резко ограничивает возможности расселения. Если на материке расселяющиеся песцы могут преодолевать десятки и сотни километров, то на острове шириной от 0.3 до 7.5 км и длиной около 53 км выбор местобитаний предельно ограничен, а передвижения жестко контролируются резидентными песцами. **Второй фактор - очень богатые кормовые ресурсы с высоко предсказуемым распределением** во времени и пространстве. На о-ве Медном вообще нет грызунов, и кормовой ресурс популяции песцов - не флюктуирующие по численности и распределению в пространстве лемминги и полевки, а богатые выбросы моря — ресурс, доступный во все сезоны. В репродуктивный сезон появляются богатые высокопредсказуемые дополнительные источники корма - колонии морских птиц и крупные лежбища морских млекопитающих, пространственное распределение которых очень консервативно. **Третий фактор - пониженные требования к расположению и обустройству репродуктивных нор** из-за небольшого перепада температур. Это резко контрастирует с условиями на большей части ареала песца, где он обитает

в зоне экстремально низких зимних температур, а так как роды происходят весной, это определяет повышенные требования к норам. **Четвертый фактор - отсутствие других наземных млекопитающих**, т.е. отсутствие хищничества и межвидовой конкуренции. Эти внешние экологические факторы обусловили появление зависимых от них, но не менее значимых для существования популяции, дополнительных, производных факторов: (1) исключительно высокой и стабильной плотности популяции и (2) повышенно тесных родственных связей внутри популяции.

Со времен открытия Командорских о-вов в 1741 г. и до 70-х гг. XX в. численность псаца на о-ве Медном была исключительно высокой. Можно предположить, что если высокая плотность популяции сохранялась на острове на протяжении эволюционных времен, то островная популяция адаптирована к условиям предельно насыщенной среды. В этом отношении современная экологическая ситуация интересна для анализа из-за необычного снижения плотности популяции. В конце 70-х гг. численность популяции резко упала из-за эпизоотии ушной чесотки, при этом в течение, по-крайней мере, нескольких лет смертность щенков достигала 90% (Goltsman et al., 1996; Гольцман, Крученкова, 2001). После катастрофического снижения численности и прохождения через "бутылочное горлышко" популяция стабилизировалась, но полного восстановления не произошло. Таким образом, в последние десятилетия псацы - обитатели Медного, адаптированные к условиям перенаселения, оказались в необычных условиях разреженной плотности. На той же площади острова и без видимого снижения богатых кормовых ресурсов численность псацов едва достигает десятой части прежних значений.

Этот уникальный природный эксперимент дает возможность разделить дистальные и проксимальные факторы в формировании поведенческой специфики, увидеть, какие поведенческие и популяционные черты эволюционно присущи древней изолированной популяции, а какие - связаны с современной экологической ситуацией. Островная изоляция (Stamps, Buechner, 1985), обилие, пространственно-временная неравномерность и предсказуемость распределения кормовых ресурсов (Carr, Macdonald, 1986; Frafjord, 1993) способствуют повышению социальности, кроме того, островная изоляция ведет к ослаблению тенденции к расселению (Adler, Levins, 1994; Roemer et al., 2001) и снижению плодовитости (Adler, Levins, 1994).

Все эти черты могут быть как эволюционной адаптацией к стабильным условиям длительной островной изоляции, так и ответом на актуальную "сиюминутную" экологическую ситуацию. Например, снижение плодовитости может быть

непосредственным социальным ответом на повышенную плотность (Creel, Macdonald, 1994), а размеры репродуктивных групп и тенденции к расселению могут зависеть от заполненности местобитаний и распределения кормовых ресурсов. В пользу последнего предположения говорят и данные обследования популяции псацов Медного (Рязанов, 2002), проведенного в 1993 г. после спада численности и за год до начала нашей работы. При этом обследовании сложные семьи обнаружены не были, по контрасту с наблюдениями 1976-1978 гг. в самом начале спада численности (Наумов и др., 1981), и Д.А. Рязанов высказал предположение, что сложные семьи исчезли в ответ на понижение плотности популяции.

Цель данной работы состоит в том, чтобы (1) определить, проявляются ли в популяции псацов о-ва Медного признаки, ожидаемые в длительно изолированной островной популяции, - увеличение социальных групп, пониженная тенденция к дисперсии и сниженная плодовитость, и если эти признаки проявляются, то (2) закрепить они эволюционно или возникают как временный ответ на проксимальные, экологические факторы.

## МАТЕРИАЛ, МЕСТО И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на о-ве Медном (Командорские о-ва, Берингово море). Командорские о-ва - западная оконечность Алеутской островной дуги, о-в Медный расположен между 54°53' и 54°30' с.ш. и 167°25' и 168°06' в.д. Площадь острова около 220 км<sup>2</sup>, это хребет, поднимающийся на высоту от 30 до 650 м над ур. м.

Климат типично океанический с мягкой зимой и холодным летом. Средняя температура с января по март -4°C, в августе температура может подниматься до +11°C (Пономарева, Исаченкова, 1991). На острове нет леса, и большая часть территории покрыта горной тундрой (Пономарева, Яницкая, 1991).

Песец - единственное наземное млекопитающее на о-ве Медном, но фауна острова довольна богата. Вдоль берегов тянутся многочисленные колонии морских птиц: глупыша (*Fulmarus glacialis*), кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*), моевок (*Rissa tridactyla*) и многих других видов, на юго-востоке и на западном побережье острова расположены большие репродуктивные лежбища северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) и репродуктивное лежбище сивуча (*Eumetopias jubatus*). В прибрежных водах многочисленны каланы (*Enhydra lutris*) и обыкновенные тюлени (*Phoca vitulina kurilensis*).

Основным кормовым ресурсом для песка служат колонии морских птиц (где песец добывает яйца, птенцов и взрослых птиц), выбросы моря, трупы морских млекопитающих, морские беспозвоночные, рыба и пр. Так как все эти ресурсы распределены вдоль берега, то здесь же сконцентрированы и норы песцов.

Исследования поведения и популяционной структуры песцов на о-ве Медном начаты в 1976-1978 гг. (Наумов и др., 1981). С 1994 г. и до настоящего времени эти исследования проводятся ежегодно. В данной статье представлены материалы, собранные с 1994 по 2000 г. Наши стационары были расположены в южной части острова, где находилась большая часть репродуктивных нор песка. Исследуемый район охватывал всю южную часть острова (от мыса Корабельный и мыса Водопадский), на которой располагаются оба лежбища северного морского котика и лежбище сивучей. Общая протяженность береговой полосы, где в основном проводились учеты песцов, около 71 км.

На исследуемой части острова мы ежегодно описывали и картировали все репродуктивные норы и убежища, а также отмечали все встречи песцов. Кроме того, каждый год отлавливали немеченных взрослых песцов и щенков в возрасте от 5 до 8 недель с помощью ловушек-живоловок (0.4 x 0.4 x 1.0 м). После взвешивания и осмотра их метили цветными ушными метками (3.5 x 1.0 см, фирмы Horn, Horn-Tierzuchtgeräte, Germany).

В целом с 1994 по 2000 г. помечены 67 взрослых песцов и 191 щенок из 86 семей. Таким образом, в последние годы на исследуемой части территории до 60% песцов были индивидуально распознаваемы. Во время ежедневных маршрутных учетов наблюдатели отмечали местонахождение встреченных песцов. Наблюдатель с помощью бинокля мог идентифицировать номер, цвет и расположение (левое или правое ухо) метки песка. Процедура распознавания песцов облегчалась тем, что животные на острове терпимо относятся к присутствию наблюдателя и часто подпускают его вплотную.

Для определения состава обнаруженной семьи песцов за ней несколько дней наблюдали, затем наблюдения повторяли на протяжении сезона исследования. Устанавливали число взрослых, репродуктивный статус самок и размеры выводков. Даже когда в семье были не меченные ушными метками взрослые песцы, наблюдения позволяли определить пол этих животных по внешним признакам. Пол щенков определяли только при осмотре во время мечения. Лактирующих самок выявляли по набухшим увеличенным соскам. Однако лактация не всегда является достаточным признаком, по которому можно определить мать щенков. Если несколько лактирующих самок в одной семье совместно выкармливают выводок,

не всегда очевидно, что все они являются матерями. Вполне возможна индуцированная лактация или полная потеря щенков одной из самок. Однако в ряде случаев, в семьях с двумя лактирующими самками, выводки были явно объединенные, судя по разному возрасту щенков. В семье с тремя лактирующими самками мы обнаружили в объединенном выводке щенков трех возрастных групп. Дистанции дисперсии песцов оценивали по расстоянию между натальной норой и норой на новом участке, на который песец переселился; в тех случаях, когда нора не использовалась, т.е. переселившийся песец не размножился, измеряли расстояние между натальной норой и центром участка, на котором животное держалось в 2-летнем возрасте. С 1994 по 1999 г. мы измерили протяженность 17 участков песцов вдоль береговой полосы. Измеряли расстояние между наиболее удаленными точками территориальных демонстраций. Этот метод применим на Медном, так как береговая полоса - это магистраль для передвижения песцов по острову и наиболее активно используемая часть большинства участков. Поэтому охрана от вторженцев и территориальные демонстрации также сосредоточены на береговой полосе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Численность

В табл. 1 даны результаты оценки численности песка в южной части о-ва Медного с 1994 по 2000 г. В северной части острова проводились лишь однократные маршрутные учеты, показавшие, что не менее 70-75% популяции находилось в южной части.

### Распределение и использование выводковых нор

С 1994 по 2000 г. в южной части о-ва Медного мы обнаружили 36 нор<sup>1</sup>, которые хотя бы в течение одного сезона (из 7 возможных) были использованы песцами для размножения. Из 32 нор, которые мы проверяли в течение 5 и более лет, 78% (n = 25) использовались более одного сезона и 44% использовались от 3 до 6 лет. Однако в каждый данный год от 37 до 58% из этих нор и соответствующие им семейные участки были не заняты или использовались неразмножающимися песцами.

<sup>1</sup> В данном случае под "норой" мы подразумеваем то, что в англоязычной литературе называется den site, т.е. место норения, участок с системой укрытий, используемый семьей для выхаживания щенков. Конкретные используемые укрытия могут меняться как в разные годы, так и на протяжении одного сезона, но основные структуры участка сохраняются из года в год, даже в тех случаях, когда его после многолетнего перерыва использует другая семья (Наумов и др., 1981).

**Таблица 1.** Численность и соотношение полов среди песцов в 1994–2000 гг. в южной части о-ва Медного

Категория животных	Год	Общее число песцов	Число*		Соотношение полов
			самцов	самок	
Все взрослые животные	1994	55	21	29	1 : 1.38
	1995	52	19	26	1 : 1.37
	1996	45	16	28	1 : 1.75
	1997	65	28	33	1 : 1.18
	1998	77	31	36	1 : 1.16
	1999	71	30	36	1 : 1.20
	2000	55	22	27	1 : 1.23
Размножающиеся взрослые (самцы и лактирующие самки)	1994	32	14	18	1 : 1.29
	1995	30	14	16	1 : 1.14
	1996	27	11	16	1 : 1.45
	1997	25	11	14	1 : 1.27
	1998	29	12	17	1 : 1.46
	1999	29	12	17	1 : 1.46
	2000	17	8	9	1 : 1.13
Взрослые, не входящие в состав репродуктивных групп	1994	10	6	4	1 : 0.66
	1995	10	5	5	1 : 1.00
	1996	13	4	9	1 : 2.25
	1997	28	12	14	1 : 1.16
	1998	32	18	14	1 : 0.77
	1999	34	18	17	1 : 0.94
	2000	29	13	16	1 : 1.23
Щенки	1994	28	8	20	1 : 2.50
	1995	30	8	12	1 : 1.50
	1996	17	9	8	1 : 0.89
	1997	30	14	16	1 : 1.14
	1998	42	21	21	1 : 1.00
	1999	43	24	19	1 : 0.79
	2000	18	4	14	1 : 3.50

\* Данные по животным, пол которых был точно определен.

### Демографический состав популяции

Соотношение полов среди различных возрастных и репродуктивных групп приводится в табл. 1. Соотношение полов в репродуктивной части популяции, как правило, очень стабильно, в нерепродуктивной оно довольно вариабельно и еще более изменчиво среди щенков. Число репродуктивных групп было довольно стабильным, по крайней мере, до 1999 г. (табл. 2).

### Структура репродуктивных групп

Репродуктивная группа - семья, которая, кроме самца и одной-двух (в одном случае трех) лактирующих самок, может включать некармлиющую самку-помощницу (в одном случае был и второй

помощник - самец), а также несколько самок, не ухаживающих за щенками, использующих только периферию участка и не приближающихся к выводку. В большинстве случаев сложные семейные группы включали трех взрослых песцов. При этом даже в больших группах в уходе за щенками принимали участие, как правило, не больше трех-четырёх взрослых. Всего исследован состав 68 семейных групп (табл. 2).

Семьи, где за выводком ухаживала только пара - самец и самка, составляли в разные годы от 33 до 70% всех исследованных семей на Медном. Семей не менее чем с двумя кормящими самками ежегодно было от 20 до 50%. Семей, включавших некармлиющих самок, было от 15 до 43%. Среднее число взрослых, принимающих участие в уходе за

**Таблица 2.** Число и состав репродуктивных групп

Год	Общее число групп	Группы, в которых число взрослых животных точно установлено	
		Число групп с 2 взрослыми, $N(\%)$	Число групп, включающих более чем двух взрослых, $N(\%)$
1994	14	4(33)	8(67)
1995	14	6(50)	6(50)
1996	11	3(43)	4(57)
1997	12	6(60)	4(40)
1998	13	6(50)	6(50)
1999	13	7(70)	3(30)
2000	8	3(60)	2(40)

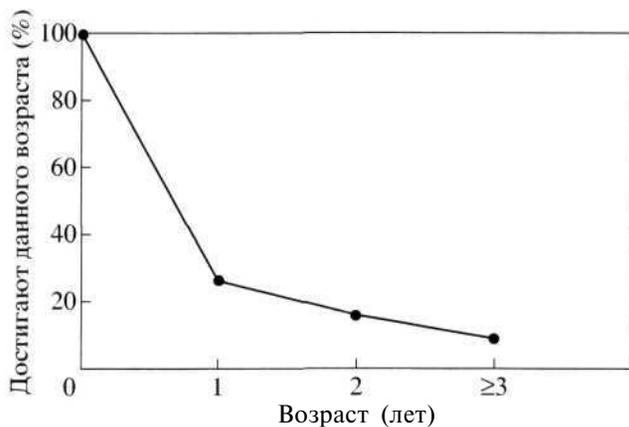
щенками, в семьях песцов Медного - 2.75 (range 2-4, std.dev. = 0.75). Доля семей, состоящих более чем из двух взрослых, менялась по годам в относительно небольших пределах (табл. 2).

### Плодовитость и выживаемость

Среднее число щенков в семье 4.4 (range 1-10, std.dev. = 1.8,  $N = 60$ ), среднее число щенков на лакирующую самку - 3.7 (range 3-8, std.dev. = 1.4,  $N = 53$ ). Среднее число щенков на лакирующую самку в группах более чем с двумя взрослыми - 3.4 (range 2-7, std.dev. = 1.7,  $N = 24$ ), в группах с двумя взрослыми - 4.1 (range 1-8, std.dev. = 1.6).

Данные по выживаемости щенков приведены на рисунке. Различий в выживаемости самцов и самок мы не обнаружили.

Из 14 самок, возраст первого размножения которых нам известен, две начали размножаться в годовалом возрасте, 11 - в 2-годовалом и одна - в три года. Из 10 самцов, возраст первого размножения которых нам известен, один начал размно-



Выживаемость щенков.

жаться в годовалом возрасте, восемь - в 2-годовалом и один - в 3-годовалом возрасте.

### Расселение

Небольшие размеры острова ограничивают дальность переходов, так что все меченные щенками и дожившие до годовалого возраста животные обнаруживались в радиусе до 14 км от natalного участка. При этом из 25 самок, доживших до годовалого возраста, 15 были обнаружены на natalных участках. Из 22 самцов только 2 остались на natalных участках. Таким образом, по тенденции покинуть natalный участок обнаружены достоверные различия между самцами и самками (Chi-square = 13.14,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ).

К 2-годовалому возрасту, т.е. к возрасту размножения, эти различия в филопатрии сохраняются. Из 20 меченных с детства и доживших до двух лет самок семь держались на natalных участках и 9 на смежных (средняя дистанция дисперсии 1.7 км, std.dev. = 2.4,  $N = 20$ ). Из 8 меченных с детства и доживших до 2-годовалого возраста самцов только один остался на natalном участке и один на смежном (средняя дистанция дисперсии 4.7 км, std.dev. = 3.7,  $N = 8$ ) (T-test  $t = -2.52$ ,  $df = 26$ ,  $p < 0.018$ ).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованию биологии песца посвящены сотни работ, многие из которых концентрируют внимание на популяционной структуре, демографии и экологии, тем не менее, к сожалению, сравнительных данных для количественного анализа оказывается поразительно мало. Это, конечно, делает наши ответы на поставленные во Введении вопросы менее определенными, так как они могут быть обоснованы только межпопуляционным сравнением. Тем не менее мы надеемся, что необходимые для сравнения характеристики других популяций в общих чертах можно представить даже по имеющимся фрагментарным сведениям.

### Тенденция к социальности

Согласно нашим данным, доля сложных семей на Медном ежегодно высокая (от 30 до 67%). Интересно, что в период начинающегося спада численности (1976 и 1978 г.), когда популяция была примерно в 2-3 раза больше, чем сейчас, доля сложных семей была примерно такой же (в 58% семей за щенками ухаживали более 2 взрослых (Наумов и др., 1981; наши собственные данные). Примерно такую же долю сложных семей при работе на о-ве Беринга обнаружили Крученкова в 1993 г., а также Володин с другими исследователями в 1995 г. Таким образом, хотя тенденция к формированию сложных семей на Медном, воз-

можно, и усиливается при высокой плотности популяции, она тем не менее сохраняется и при низкой плотности. Видимо, эта тенденция у песцов о-ва Медного выражена значительно сильнее, чем у неостровных форм, хотя данные, пригодные для количественного сравнения, очень скудны. Традиционно предполагалось, что песцы в брачный период объединяются лишь в пары (например, Чиркова, 1967; Waser, Jones, 1983; Garot et al., 1984). Распространению этой точки зрения способствовало и то, что лишь очень редко можно увидеть в окрестностях норы одновременно более двух животных, даже в тех случаях, когда в состав семьи входят три и более взрослых (Frafjord, 1991; Крученкова, Гольцман, 1994). Таким образом, даже при проведении наблюдений у выводковых нор, где концентрируется активность членов семьи, определить состав семьи очень трудно, если животные индивидуально не идентифицированы. Именно этой методической сложностью мы объясняем то, что в 1993 г. (за год до начала данного нашего исследования) Рязанов (2000) не обнаружил на Медном сложных семей. Рязанов объяснил это как следствие снижения плотности популяции, но, по нашему мнению, причина — в методе учета<sup>2</sup>. Отсутствие меченых зверей и кратковременность наблюдений на норах не позволили даже очень опытному полевому исследователю, прекрасно знавшему и биологию песца, и местные условия, сделать правильный вывод о структуре семей.

Исследования, основанные на индивидуальном распознавании животных, показывают, что сложные семьи есть и в других популяциях, в Исландии (Hersteinsson, Macdonald, 1982), Норвегии (Frafjord, 1991; Strand et al., 2000), на о-ве Врангеля (Овсяников, 1993). Однако возникают сложные семьи в этих популяциях реже, чем на Командорских о-вах, и, как правило, состоят только из пары размножающихся взрослых и нерепродуктивной самки-помощницы. Даже на о-ве Святого Павла (о-ва Прибылова), в другой эндемичной тихоокеанской островной популяции, но обитающей севернее и не столь жестко изолированной, как популяция Медного, где тоже высока доля сложных семей (33% в 1990 и 37% в 1991 г), двух лактирующих самок в одной группе находили как исключение (White, 1992), на Медном же такие семьи - явление обычное.

Наиболее крупные семейные группы на Медном включали двух (иногда трех) лактирующих самок, взрослого самца, самку-помощницу (в редких случаях помощника самца) и одну-двух нерепродуктивных самок, использующих периферию участка. Последние самки не участвовали в вы-

кармливании выводка, но свободно использовали периферию территории семейной группы, не приближаясь к щенкам.

### Расселение

Несмотря на некрупные размеры, песец обладает исключительной подвижностью, и перемещения его на сотни километров зарегистрированы в Европе, Азии (Чиркова, 1967) и Северной Америке (Garott, Eberhardt, 1987). Мечение радиошейниками, проведенное в нескольких популяциях, показало, что расселение в основном происходит в радиусе нескольких десятков километров (Hersteinsson, Macdonald, 1982; Tannerfeldt, Angerbjorn, 1996; Strand et al., 2000). Однако дистанции расселения в локальных популяциях сильно различаются, а имеющаяся информация предельно скудна и непригодна для количественного статистического сравнения. Тем не менее очевидно, что полученные нами результаты резко отличаются как от данных по материковым (Tannerfeldt, Angerbjorn, 1996; Strand et al., 2000), так и по островным песцам (Hersteinsson, Macdonald, 1982; White, 1992) не только предельно маленькой дистанцией дисперсии, но и наличием выраженного полового диморфизма в филопатрии<sup>3</sup> (за все годы исследования мы обнаружили только два случая, когда самки размножались на участках, удаленных от нательного, в остальных известных случаях самки размножались или на нательном участке, или на смежном с ним). На о-ве Святого Павла, где прослежено расселение к годовалому возрасту 5 самок и 2 самцов, нательные участки покинули три самки (одна, возможно, погибла) и оба самца (White, 1992). Вполне возможно, что сильно выраженная филопатрия самок резко отличает биологию песцов о-ва Медного от других исследованных популяций.

### Плодовитость

Традиционно плодовитость песца считается самой высокой среди хищных млекопитающих (см. например, Чиркова, 1967; Tannerfeldt, Angerbjorn, 1998). Судя количеству плацентарных пятен, выводки могут содержать более 20 щенков: в Карской тундре максимальное количество пятен - 21 (Чиркова, 1967), у песца на о-ве Белом - 26 (Тюлин, 1938), на Колыме - 24 (Ча, 1953). Число новорожденных щенков иногда достигает 20 и более (см. например, Рахманин, 1959), хотя обычно

<sup>3</sup> У большинства видов млекопитающих самки относительно филопатричны, а у самцов выражена тенденция к дисперсии - они значительно чаще покидают места своего рождения и удаляются на большие расстояния (Greenwood, 1980; Wolff, 1993, 1999). Однако многие псовые (песец, обыкновенная *Vulpes vulpes*, и серая, *Urocyon cinereoargenteus*, лисицы, койот. *Canis latrans*, и волк, *C. lupus*, показывают исключения из этого правила (Wolff, 1999).

<sup>2</sup> Рязанов провел учет, обследуя в течение трех недель весь остров вдоль береговой полосы и проплывая непроходимые места на каяке.

Таблица 3. Размеры выводков, состоящих из 3-6-недельных щенков

Место исследования, год	Размер выводка		SD	N	Автор
	max	средний			
Неизолированные популяции					
Исландия	10	4.2	1.5	309	Hersteinson, 1984*
Швеция	16	6.3	3.3	164	Angerbjörn et al., 1995
Норвегия	13	11.2		5	Frafjord, 1992
Финляндия					
1964-1974	12	6.6		10	Kaikusalo, 1991*
1985-1991	5	2.4		28	Kaikusalo, 1991*
О-в Шпицберген	8	5.3	1.7	35	Prestrud, 1992a*
	8	5.8	1.6	5	Frafjord, 1992
О-в Врангеля	15	9.6		19	Овсяников и др., 1991, Овсяников, 1993
О-в Кильдин	13	6.5	2.2	48	Лавров, 1932
Карская тундра	22	7.1			Чиркова, 1967
Ямал		9			Насимович, Исаков, 1985
Якутия	15	4.0-4.8		>13	Насимович, Исаков, 1985
Аляска	10	5.5	3.1	4	Underwood, 1971*
Северо-западные территории, Канада	14	6.7	3.3	27	Macpherson, 1969
	14	6.1		11	Speller, 1972*
	12	7.6	3.5	9	Hall, 1989*
Изолированные тихоокеанские островные популяции					
Крысий о-в (Алеутские о-ва)	5	2.8		16	Berns, 1969
О-в Святого Павла (о-ва Прибылова)					
1990		4.3		21	White, 1992
1991		2.3		38	White, 1992
О-в Беринга (Командорские о-ва)		4.0	1.8	359	Отчет по Командорскому зверосовхозу за 1937
О-в Медный (Командорские о-ва)	10	4.4	1.8	60	Наши данные

\* Работы, цитируемые по: Tannerfeldt, Angerbjörn (1998).

значительно меньше. Средние размеры выводков изменчивы в широком диапазоне от 2.8 на Крысьем о-ве (Алеутские о-ва, Berns, 1969) до 9.6 на о-ве Врангеля (Овсяников с соавт., 1991; Овсяников, 1993) и 11.2 - в Норвегии (Frafjord, 1992) (табл. 3).

Фрафьёрд (Frafjord, 1993), анализируя опубликованные данные, приходит к выводу, что размеры выводков в районах с полевками и леммингами (Северная Америка и Сибирь) в среднем 9.2 щенка (если судить по плацентарным пятнам). Эти размеры выводков, видимо, значительно больше, чем в районах, где мелкие млекопитающие не являются значительной частью рациона песца (в Исландии и на Шпицбергене). Средняя

величина выводка в последних - 5.9. Позже эта идея о связи размеров выводка и кормовых ресурсов была развита в работе Таннерфельда и Андерберна (Tannerfeldt, Angerbjörn, 1998). Проанализировав большое число опубликованных данных и сравнив гипотезы о причинах изменения размеров выводков, авторы пришли к выводу, что размер выводка определяется совокупным действием двух факторов - непосредственным уровнем кормовых ресурсов и степенью их предсказуемости. Чиркова (1967) на основе опубликованных отечественных материалов по песцу отмечает зависимость размеров выводка от фазы динамики численности и от обилия корма - увеличение выводков до 8-12 щенков в годы подь-

ема численности и изобилия корма и снижение до 3-5 щенков в годы депрессии, особенно заметные во внутренних районах материковой тундры.

Выводки пса на о-ве Медном, по ранее опубликованным данным, включают от 4.1 (1937 г., Ильина, 1950, с. 158) до 6.4 щенка (Barabash-Nikiforov, 1938). Согласно данным зоотехнических отчетов 1933 и 1938 гг., средний размер выводка в 1933 г. - 3.7 (73 выводка), величина отклонений неизвестна. В 1938 г. известно общее число щенков, число выводков и средние размеры выводков для 6 различных участков острова. Средний размер 5.0 (93 выводка); минимальный средний для 6 участков - 4.4 щенка; максимальный - 5.9 щенка, SD = 0.63 (для средних значений 6 участков). Эта величина довольно близко соответствует той, которую мы наблюдаем в последние годы - 4.4 (range 1-10, std. dev. = 1.8, N = 60).

Каковы бы ни были причины высокой изменчивости размеров выводка в разных популяциях пса, ясно, что размеры выводка на тихоокеанских островах находятся в нижней части этого диапазона (табл. 3). При сравнении данных необходимо учесть и то, что на Медном доля семей с объединенными выводками существенно выше, чем в других популяциях. Таким образом, можно ожидать, что различия в числе щенков на лактирующую самку между населением пса о-ва Медного и материковыми популяциями окажутся еще значительнее, чем в размерах выводков.

Плодовитость псов на о-ве Медном ограничена еще одним фактором. Хотя выживаемость псов в медновской популяции сходна с выживаемостью в материковых (см. например, Чиркова, 1967; Macpherson, 1969), репродуктивный возраст, в популяции Медного, по крайней мере в данный период, начинается с двух лет и оканчивается, как правило, в три года. Эти границы, видимо, существенно уже, чем у материковых псов, для популяций которых характерны (особенно в годы высокой численности) интенсивное размножение годовалых псов (Чиркова, 1967; Macpherson, 1969; Новиков, 1983) и существенный вклад в репродукцию особей старше 3 лет (Macpherson, 1969). На Медном мы наблюдали всего 3 случая размножения годовалых псов, т.е. это было исключением из правила.

#### Причины обнаруженных отличий островной популяции

Итак, мы обнаружили, что параллельно с увеличением числа взрослых в группах островных псов наблюдаются снижение размеров выводков и резкое ослабление тенденции к расселению.

Можно предположить, что на Медном необычно большое число взрослых в семье выхаживает и охраняет маленькие выводки. Данные наших наблюдений за поведением псов в период

выкармливания выводков полностью подтверждают это предположение: большая часть взрослых принимает непосредственное участие в снабжении щенков кормом, их охране и уходе за ними (Крученкова, 1991; Крученкова, Гольцман, 1994). Усиление охраны обеспечивается не только родителями и помощниками, которые поочередно дежурят возле щенков (Крученкова, 1991; Крученкова, Гольцман, 1994), но и нерепродуктивными членами семей, которые занимают периферию участков обитания. Таким образом, родительский вклад у медновских псов, видимо, значительно выше, так как число взрослых в семье больше, а размеры выводка, за которым они ухаживают, меньше по сравнению с таковыми у материковых псов.

Есть все основания предположить, что совместно ухаживающие самки являются родственницами и способствует этому натальная филопатрия самок. Генетический анализ родства пока был проведен только для одной семьи (Е.Л. Джикья, неопубликованные данные) и подтвердил это предположение. Кроме того, мы располагаем значительным материалом по меченым животным: во всех известных нам случаях помощниками на норах были годовалые дочери из прошлогодних выводков или очень редко сыновья, а матерями объединенных выводков - близкие родственницы (наши неопубликованные данные). Можно также предположить, что пространственный консерватизм обеспечивает наследование участков обитания по материнской линии и, возможно, способствует специализации по питанию. Особое значение наследование участков приобретает благодаря пятнистому и стабильному распределению кормовых ресурсов. Крупные колонии морских птиц и лежбища северного морского котика расположены не равномерно вдоль береговой полосы, а лишь на относительно коротких отрезках. Эти кормовые пятна не меняют своей конфигурации в течение периодов времени, сопоставимых с временем существования многих поколений пса.

Являются ли обнаруженные черты островной популяции ее имманентным свойством или временным ответом на экологическую ситуацию? Данные о добыче шкур псов и численности псов на Медном известны, хотя и с пропусками, за последние 150 лет (с 1846 г.) (см., например, Суворов, 1912; Ильина, 1950; неопубликованные отчеты Командорского зверосовхоза 1945-1962) и показывают, что уменьшение популяции до нескольких (возможно, одного-двух) десятков взрослых особей в 80-е гг. XX в. было единственным зарегистрированным катастрофическим спадом за всю известную историю популяции. В остальные годы численность, видимо, не опускалась ниже 300 особей и обычно была 500-1000 особей, достигая иногда 1500. Таким образом, наблюдаемая современная численность - 70-90 взрослых жи-

вотных - составляет не более 10-15% от той, что была обычной для популяции Медного, по крайней мере, в предыдущем веке.

Мы не сумели найти данных о пространственном распределении песцовых нор по острову в прежние годы, однако отрывочные сведения о количестве обитаемых нор на некоторых участках острова приведены в отдельных публикациях (Ильина, 1950; Челноков, 1970), в отчетах зоотехников Командорского зверосовхоза за 1935-1938 гг. и неопубликованных материалах С.В. Маракова. В 1968 г. на юго-восточной оконечности острова в районе лежбища морских котиков на участке протяженностью 4.5 км Челноков (1970) насчитал 30 обитаемых нор. В период с 1994 по 2000 г. на этом же участке было от 0 до 3 нор. В 1938 г. на участке Глинка насчитывали 21 жилую нору (Д. Поляков, неопубликованный отчет); по данным отчета 1952 г., на этом же участке были обнаружены 26 нор (Мараков, неопубликованные данные). В период нашего исследования на этом участке было не более 3-4 семей песцов. Таким образом, данные анализа динамики численности согласуются со сравнительным анализом плотности пространственного распределения обитаемых нор и позволяют предположить, что современная численность песца не насыщает местообитания. Естественно, это только предположение: при падении численности и уменьшении плотности популяции могут увеличиваться размеры участков обитания и, значит, исчезать потенциально вакантные места. Можно также допустить, что резкое уменьшение кормовых ресурсов тоже могло бы привести к увеличению необходимого жизненного пространства.

Однако есть ряд доводов в пользу того, что в настоящее время остается значительное количество вакантных участков. Во-первых, даже использованные с 1994 по 2000 г. участки были заняты не ежегодно, и значительная доля их пустовала. Во-вторых, судя по измерениям 17 участков в период с 1994 по 1999 г., протяженность участка по береговой полосе в среднем составила  $2.0 \pm 1.1$  км ( $M \pm SD$ ) (1.0-5.0 км). Эта величина соизмерима со средним минимальным расстоянием между жилими норами  $2.2 \pm 1.6$ ,  $N = 72$  нор/лет. Максимальные же расстояния между ближайшими используемыми норами были до 8 км, т.е. значительно превышали эти величины.

Таким образом, сохранение высокой доли сложных семей на Медном не является следствием заполненности местообитаний.

Мы предполагаем, что необычный пространственный консерватизм песцов на Медном связан как с ограниченной площадью острова, так и с исключительно стабильным и гетерогенным распределением ресурса. Неравномерность, стабильность и высокая предсказуемость распределения

ресурсов привели к усилению внутривидовой конкуренции за участки. Вследствие этого появилась тенденция к увеличению размеров семей, в которых многочисленные родственники по материнской линии совместно заботятся о маленьких выводках. Репродуктивный потенциал каждой самки количественно невысок: это компенсируется повышенным родительским вкладом родственников и тем, что самки рожают только в период наибольшего репродуктивного расцвета - в 2-3-летнем возрасте. Все перечисленные особенности островной популяции - натальная филопатрия самок, уменьшенная тенденция к расселению у самцов, увеличенная частота формирования сложных групп и пониженная плодовитость - сохраняются при предельно низкой численности и, видимо, являются результатами эволюционных адаптации, а не реакцией на актуальную экологическую ситуацию.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Это исследование не могло бы состояться без организационной поддержки А.С. Аболица, А.И. Болтнева, А.М. Бурдина и В.Н. Бурканова. На разных этапах исследования в сборе данных принимали участие студенты, аспиранты и сотрудники МГУ А.В. Зименко, Е.Г. Мамаев, Д.М. Глазов, Е.С. Воробьева, А.М. Гольцман, Ф.Н. Нагорнев, О.А. Филатова и Е.Л. Джикия, а также сотрудник Берлинского университета др. К.-Х. Фроммольт и студентка Берлинского университета А. Якупи. Мы очень благодарны В.В. Вертянкину, В.В. Фомину, С.В. Загребельному и А. Стегаро и сотрудникам Камчатской инспекции Рыбвода за помощь в проведении полевой работы. Советы и комментарии проф. Д. Макдональда и П. Джонсона (Оксфордский университет) очень помогли при обработке материала. В разные годы это исследование финансировалось Actual Biology Foundation (Россия), РФФИ (96-04-49703 и 01-04-48433а), фондом Макаруров, FFPS (Великобритания) и ИНТАС (INTAS-96-409).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гентнер В.Г., 1967. Песец *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758. Географическая изменчивость // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Часть 1. М.: Высшая школа. С. 205-208.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., 2001. Медновский голубой песец, *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931. Красная книга Российской Федерации (животные). С. 627-629.
- Ильина Е.Д., 1950. Островное звероводство. М.: Международная книга. 302 с.
- Крученкова Е.П., 1991. Развитие поведения в онтогенезе и взаимоотношения между родителями и детенышами у песца // Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 213 с.

- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., 1994. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus semenovi*) на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 5. С. 88-103.
- Лавров Н.П., 1932. Песец. М.: Внешторгиздат. 56 с.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. Социальное поведение песца на о. Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Новиков Б.В., 1983. Песец и лисица Севера Дальнего Востока. М.: МГУ. 206 с.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. II. М.; Л.: Главнаука. 776 с.
- Овсянников Н.Г., 1993. Поведение и социальная организация песца. М.: Изд-во ЦНИЛ. 243 с.
- Овсянников Н.Г., Марюхнич П.В., Менюшина И.Е., Кривецкий Ю.И., 1991. Структура поселений и динамика популяции песца на острове Врангеля // Популяции и сообщества животных острова Врангеля М.: ГК РСФСР по охране природы. С. 5-23.
- Пономарева Е.О., Исаченкова Л.Б., 1991. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ. С. 17-29.
- Пономарева Е.О., Яницкая Т.О., 1991. Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ. С. 59-98.
- Рахманин Г.Е., 1959. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации // Сообщ. 1. Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Вып. 1. Тюмень.
- Рязанов Д.А., 2002. Песец (*Alopex lagopus*) Командорских островов // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 7. С. 878-887.
- Суворов Е.К., 1912. Командорские острова и пушной промысел на них. ГУЗиЗ. С.-Петербург. 325 с.
- Тюлин А.Н., 1938. Промысловая фауна острова Белого // Труды научно-исследовательского института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Вып. 1. Л. С. 5-39.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. Вып. 4. С. 156-169.
- Ча Н.И., 1953. Материалы по биологии и промыслу песца // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Якутии. Вып. 1. Якутск. С. 128-152.
- Челноков Ф.Г., 1970. О взаимоотношениях песцов и детенышей котиков // Вопросы географии Камчатки. Вып. 6. Петропавловск Камчатский: Камчатский отдел Географического общ-ва СССР при АН СССР. С. 151-158.
- Чиркова А.Ф., 1967. Песец *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758. Биология // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Часть 1. М.: Высшая школа. С. 208-259.
- Adler G.H., Levins R., 1994. The island syndrome in rodent populations // Quarterly review of biology. V. 69. P. 473-490.
- Angerbjorn A., Tannefeldt M., Bjarrall A., Ericson M., From J., Noren E., 1995. Dynamics of the Arctic Fox Population in Sweden // Annales Zoologici Fennici. V. 32. № 1. P. 55-68.
- Barabash-Nikiforov I., 1938. Mammals of the Commander Islands and the surrounding sea // J. of Mammalogy. V. 19. P. 423-429.
- Berns V.D., 1969. Notes on the blue fox of Rat Island, Alaska // Canadian Field Naturalist. V. 83. P. 404-405.
- Carr G.M., Macdonald D.W., 1986. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion // Animal Behaviour. V. 34. P. 1540-1549.
- Creel S., Macdonald D.W., 1994. Sociality, group size, and reproductive suppression among carnivores // Advances in the Study of Behavior. V. 24. P. 203-257.
- Fraffjord K., 1991. Adult arctic foxes *Alopex lagopus* L. in the denning area: numbers and behaviour // Fauna norv. Ser. A 12. P. 41-48. - 1992. Denning behaviour and activity of arctic fox *Alopex lagopus* pups: Implications of food availability // Polar Biology. V. 12. N.8. P. 707-712. - 1993. Reproductive effort in the arctic fox *Alopex lagopus*: A review // Norwegian Journal of Agricultural Sciences. V. 7. N. 3-4. P. 301-309.
- Garrott R.A., Eberhardt L.E., 1987. Arctic fox // Wild Fur-bearer Management and Conservation in North America. Ontario: Ministry of Natural Resources. P. 395-405.
- Garrott R.A., Eberhardt L.E., Hanson W.C., 1984. Arctic fox denning behavior in northern Alaska // Canadian J. Zool. V. 62. P. 1636-1640.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Macdonald D.W., 1996. The Mednyi Arctic Foxes: treating a population imperiled by disease // Oryx. V. 30. N 4. P. 251-258.
- Gould S.J., Eldredge N., 1977. Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. V.3. P. 115-151.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // Animal Behaviour. V. 28. P. 1140-1162.
- Hersteinsson P., 1984. The behavioural ecology of the arctic fox (*Alopex lagopus*) in Island // PhD. Thesis. Oxford: University Oxford.
- Hersteinsson P., Macdonald D.W., 1982. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking // Symposia of the Zoological Society of London. V. 49. P. 259-289.
- Macpherson A.M., 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations // Canadian Wildlife Service Report Series. N.8. Ottawa. 52 p.
- Roemer G.W., Smith D.A., Garcelon D.K., Wayne R.K., 2001. The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*) // J. Zool., Lond. V. 255. P. 1-14
- Stamps J.A., Buechner M., 1985. The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates // Quarterly review of biology. V. 60. P. 155-182.
- Strand O., Landa A., Linnell J.D.C., Zimmermann B., Skogland T., 2000. Social organization and parental behavior in the arctic fox // J. of Mammalogy. V. 81. N. 1. P. 223-233.

- Tannerfeldt M., Angerbjorn A.*, 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox // *Ecography*. V. 19. N.3. P. 209-220. - 1998. Resource fluctuations and the evolution of litter size in the arctic fox // *Oikos*. V. 83. P. 545-559.
- Waser P.M., Jones W.T.*, 1983. Natal philopatry among solitary mammals // *Quarterly review of biology*. V. 58. P. 355-390.
- White P.A.*, 1992. Social organization and activity patterns of the arctic fox (*Alopex lagopus pribilofensis*) on St. Paul Island, Alaska // M.S. Thesis. Berkeley: the University of California at Berkeley. 139 p.
- Wolff J.O.*, 1993. What is the role of adults in mammalian juvenile dispersal // *Oikos*. V. 68. P. 173-176. - 1999. Behavioral model systems // *Landscape ecology of small mammals*. N.Y.: Springer-Verlag. P. 11-40.

## THE ARCTIC FOX *ALOPEX LAGOPUS SEMENOVII* FROM MEDNYI ISLAND. ECOLOGY OF INSULAR POPULATION

M. E. Gol'tsman, E. P. Kruchenkova, S. N. Sergeev, I. A. Volodin

*Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow 119899, Russia*

*e-mail: m\_goltsman@hotmail.com*

The population of Arctic foxes on Mednyi Island (Commander Islands) has been isolated since the Pleistocene on a small island in the ice-free area of the North Pacific. Therefore, this population is protected both against predators and immigrating arctic foxes. The data on the structure of groups, dispersal, and survival of the island arctic fox are presented. About 35% of the families are combined into large groups, including 3-6 adult animals: a male, 1-3 lactating females, and a helper (usually a yearling female from the same family). However, the foxes of Mednyi Island occupy small home ranges. The mobility of the Arctic fox is restricted both by the area of this island (187 km<sup>2</sup>) and social constraints. The majority of females always live within their natal range or in adjacent one.