На правах рукописи

ЗАГАЙНОВА
Ольга Станиславовна

СТРУКТУРА РАЦИОНА И ТРОФИЧЕСКАЯ НИША АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

03.02.04 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель кандидат биологических наук
Марков Николай Ильич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
старший научный сотрудник
Монахов Владимир Генрихович

доктор биологических наук
старший научный сотрудник
Ширяев Валерий Владимирович

Ведущая организация Учреждение Российской академии наук
Институт биологии Карельского НЦ РАН

Защита состоится «13» декабря 2011 г. в 13:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202;
Факс: (343)260-82-56.
E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «10» ноября 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук Золотарева Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. В основе важнейшего свойства экосистем – биологического круговорота вещества и энергии, – лежат трофические связи организмов (Владышевский, 1980). Необходимость изучения питания животных определяется не только первостепенной биологической ролью этой стороны их жизнедеятельности, но и тем глубоким влиянием, которое оказывают трофические факторы на многие стороны их экологии и поведения (Новиков, 2001). Наиболее сложные пищевые связи характерны для всеядных видов, которым свойственно питание кормами, находящимися на разных трофических уровнях (Пианка, 1981).

Большой интерес представляет анализ рациона полифага, имеющего широкое географическое распространение и приспособленного к жизни в различных местообитаниях. Барсук – удобный модельный объект для таких исследований. Современные систематики рассматривают европейского (*Meles meles* L., 1758), азиатского (*M. leucurus* Hodgson, 1847) и японского (*M. anakuma* Temminck, 1844) барсуков в качестве самостоятельных видов (Распространение двух видов …, 2003). Большинство работ посвящены изучению питания европейского барсука (Горшков, 1997; Goszczyński et al., 2000; Туманов, 2009). Исследования по питанию азиатского барсука проведены только в отдельных районах: Бурятии (Смирнов, Носков, 1977), Красноярском крае и Хакасии (Минаков, 2004, Кудрявцева, Смирнов, 2005), Казахстане (Млекопитающие Казахстана …, 1982), Каракалпакии (Реймов, 1972), Киргизии (Охотничье-промысловые звери …, 1969), Туркмении (Горшков, Хохлов, 1982). Получены предварительные результаты о его рационе на Среднем Урале (Бердышева и др., 2000) и Южном Урале (Чащин, 2002; Смирнов, Чащин, 2005). Данные о питании вида в Западной Сибири (Лаптев, 1958) ограничены лишь общей информацией о наборе кормовых ресурсов.

Цель исследования – проанализировать особенности структуры рациона и трофической ниши барсука (*Meles leucurus* Hodgson,1847) в природных сообществах Урала и Западной Сибири.

Задачи исследования:

1. Выявить состав рациона барсука в различных биоценозах Урала и Западной Сибири. Выяснить особенности потребления кормовых ресурсов и их относительную значимость в питании.
2. Проанализировать сезонные, межгодовые и географические различия в структуре рациона.
3. Оценить трофическую нишу вида и его кормовые стратегии в районах исследований.

Научная новизна. Получены новые данные о питании азиатского барсука в различных биоценозах Урала и Западной Сибири. Впервые осуществлен комплексный анализ структуры рациона вида (качественный состав, оценка встречаемости и обилия кормов) на основе многолетних наблюдений в пределах региона. Впервые проведена оценка трофической ниши вида и проанализированы его кормовые стратегии в районах исследований.

Теоретическое и практическое значение. Результаты, полученные в ходе исследований, важны для изучения закономерностей функционирования трофических связей хищника-полифага и оценки приспособительных особенностей вида. На основе литературных источников и собственных данных проведен сравнительный анализ методов изучения питания барсука, подготовлен ряд публикаций с описанием методических рекомендаций по оценке данных. Результаты исследований использованы при разработке программ лекционных и практических курсов по териологии на биологическом факультете УрГУ. Анализ таксономического состава моллюсков и насекомых, обнаруженных в кормовых остатках барсука, позволил получить первичные фаунистические списки из районов, где ранее не проводили специальных отловов этих групп. Коллекция раковин моллюсков хранится в фондах Музея ИЭРиЖ УрО РАН.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В районах исследований барсук использует относительно постоянный спектр пищевых ресурсов. Варьирует соотношение групп кормов и значимость отдельных кормовых объектов.
2. Максимальная ширина трофической ниши барсука показана в северной лесостепи Среднего Урала и в южной тайге Зауралья. Заметно более низкие значения этого индекса отмечены в горных лесах Южного Урала и в средней тайге Западной Сибири.
3. В районах исследований барсук реализует набор кормовых стратегий, адаптируясь к конкретным условиям среды.

Личный вклад автора. Автором в составе научного коллектива проведен сбор материала по питанию барсука на Среднем Урале, в Зауралье и в Западной Сибири в 2003–2010 гг. Автором выполнена камеральная обработка всех собранных образцов, а также проб, предоставленных Е.В. Бердышевой со Среднего Урала за 2001 г., П.В. Чащиным с Южного Урала за 1998 г., 2006 г. и 2009 г. Определение таксономической принадлежности кормовых объектов проводилось как самостоятельно по эталонным коллекциям, так и специалистами ИЭРиЖ УрО РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, в том числе две статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2004, 2008-2010); Студенческой научной конференции «Исследование биологических систем: перспективы и достижения» (Екатеринбург, 2004); Всероссийской, с международным участием, конференции молодых ученых «Биология будущего: традиции и инновации» (Екатеринбург, 2010); Всероссийской конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (Москва, 2005); XXVII и XXIX Международных Конгрессах биологов-охотоведов (Ганновер, 2005, Москва, 2009); V Европейском Маммалогическом Конгрессе (Сиена, 2007); Международной конференции «Наука, природа и общество» (Миасс, 2010); IX съезде Териологического общества (Москва, 2011).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 197 страницах машинописного текста, содержит 61 таблицу, 51 рисунок. Список литературы включает 202 работы, в том числе 65 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю к.б.н. Н.И. Маркову за оказанную помощь и поддержку на всех этапах исследований, П.В. Чащину (Ильменский государственный заповедник) и Е.В. Бердышевой за предоставленный материал по питанию барсука, к.б.н Е.В. Зиновьеву, к.б.н. Е.А. Марковой, к.б.н. А.В. Гилеву, к.б.н. С.В. Зыкову, к.б.н. А.Е. Некрасову, М.Е. Гребенникову, С.С. Трофимовой, П.В. Рудоискателю (ИЭРиЖ УрО РАН) за определение таксономической принадлежности кормовых объектов, Н.Л. Погодину (ИЭРиЖ УрО РАН) за советы и критические замечания при обсуждении результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА БАРСУКА (*Meles* sp.) И ОСОБЕННОСТИ ЕГО БИОЛОГИИ, СВЯЗАННЫЕ С ПИТАНИЕМ

Приведена информация о систематическом положении и распространении барсука (Carnivora, Mustelidae), описаны его морфологические и физиологические особенности. Изложены сведения о спектре кормов зверя в различных частях ареала, обсуждаются факторы, влияющие на его кормовые предпочтения.

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дана характеристика районов исследований: климат, рельеф, почвенно-гидрологические и лесорастительные условия. Сбор материала проводили на четырех участках (рис. 1):

1. Средний Урал – северная лесостепь (Свердловская область, Каменский район, Маминское охотхозяйство).

2. Зауралье – южная тайга (Свердловская область, Талицкий район, национальный парк «Припышминские боры»)

3. Южный Урал – горные леса южной тайги (Челябинская область, Аргаяшский район, Ильменский государственный заповедник).

4. Западная Сибирь – средняя тайга (Ханты-Мансийский АО, природный парк «Самаровский чугас», остров Большой Чухтинский).

Рисунок 1 – Места сбора материала

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Состав рациона барсука изучали по непереваренным кормовым остаткам в экскрементах с учетом разрешающей способности метода (Загайнова, 2004). На основании литературных источников и собственных результатов (Загайнова, 2010 а) проанализированы способы изучения питания барсука по экскрементам (расчет встречаемости, биомассы, подсчет особей) и их возможности для оценки относительной значимости кормов.

Сбор материала на Урале осуществляли в июне-июле месяце во время максимального разнообразия кормов, в Западной Сибири в два периода: «весна» (май) и «осень» (август-сентябрь). Число проб: Средний Урал – 173 (1999-2001 гг., 2003-2005 гг.); Зауралье – 76 (2004 г., 2009 г., 2010 г.); Южный Урал – 121 (1998 г., 2006 г., 2009 г.); Западная Сибирь – 204 (2006-2009 гг.). Образцы промывали водой через стандартную колонку почвенных сит, далее разбирали на фракции по группам кормов. Наличие в пробах щетинок дождевых червей проверяли по стандартной методике (Kruuk, Parish, 1981), но без окрашивания пикриновой кислотой. Определение таксономической принадлежности кормовых объектов осуществлялось как самостоятельно по эталонным коллекциям, так и специалистами ИЭРиЖ.

Для каждого кормового ресурса оценивали *встречаемость* (процент проб с данным кормом от общего числа проб), *средний показатель встречаемости* за сезон или за весь период исследований (среднее арифметическое показателей за отдельные периоды). При оценке обилия ресурсов в пробе определяли массу остатков скорлупы кедрового ореха, семян ягод (на электронных весах с точностью до 0.1 г), подсчитывали минимальное число особей для насекомых - по хитиновым остаткам, для амфибий, рептилий и млекопитающих - по костным остаткам, зубам (только для млекопитающих). Рассчитывали индексы: *доля особей* (процент особей данного таксона от общего числа особей в выборке); *среднее число особей в пробе* (среднее арифметическое числа особей во всех пробах с остатками ресурса). Обилие

дождевых червей оценивали по среднему числу щетинок в исследуемом образце. Трофическую нишу оценивали по следующим показателям: число групп кормов в пробе, индекс перекрывания ниш Пианки, стандартизированный индекс Левинса (Fischer, 2005). В двух последних случаях расчет проводили на основании данных о встречаемости ресурсов. При статистической обработке результатов (метод главных компонент, кластерный, дисперсионный и регрессионный анализы) использованы пакеты прикладных программ Statistica v.6.0. для Windows и SPSS 14.0.

Глава 4. СТРУКТУРА РАЦИОНА БАРСУКА В РАЙОНАХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В каждом районе исследований барсук использовал в питании растительные корма, беспозвоночных и позвоночных животных (табл. 1).

Таблица 1 – Встречаемость кормов в питании барсука, % (среднее ± ошибка; min / max)

Группа кормов	Район исследований (количество лет наблюдений)			
	Средний Урал (6)	Зауралье (3)	Южный Урал (3)	Западная Сибирь (4)
Растительные корма	64.0 ± 11.6; 31.3 / 100.0	65.3 ± 20.5; 29.2 / 100.0	52.2 ± 10.8; 33.3 / 70.6	99.4 ± 0.6; 97.6 / 100.0
Дождевые черви	25.0*	45.5 ± 16.3; 29.2 / 61.8	100.0 ± 0.0; 100.0 / 100.0	67.4 ± 13.9; 28.6 / 93.7
Насекомые	96.0 ± 1.7; 89.7 / 100.0	100.0 ± 0.0; 100.0 / 100.0	100.0 ± 0.0; 100.0 / 100.0	83.3 ± 3.8; 76.0 / 90.5
Моллюски	32.5 ± 11; 2.9 / 78.9	52.1 ± 9.4; 41.2 / 70.8	10.7 ± 0.6; 9.8 / 11.8	0.0
Рыбы	0.0	0.0	11.1 ± 11.1 0.0 / 33.3	7.4 ± 4.1 0.0 / 18.0
Амфибии	84.4 ± 7.6; 51.7 / 100.0	96.3 ± 3.7; 88.9 / 100.0	29.5 ± 13.7; 15.7 / 56.9	17.6 ± 4.1; 9.5 / 28.6
Рептилии	65.8 ± 12.9; 20.0 / 100.0	56.5 ± 10.9; 38.9 / 76.5	11.6 ± 7; 3.9 / 25.5	1.0 ± 0.6; 0.0 / 2.0
Птицы	41.3 ± 5.7; 24.1 / 57.9	15.0 ± 6.4; 8.3 / 27.8	20.3 ± 7.7; 9.8 / 35.3	14.3 ± 4; 6.1 / 24.0
Млекопитающие	89.4 ± 3.3; 75.0 / 98.0	51.0 ± 21.7; 29.4 / 94.4	10.5 ± 7.7; 0.0 / 25.5	33.7 ± 10.8; 4.8 / 57.1

Примечание – * – встречаемость дождевых червей в 2005 г.

Растительные корма. Во всех районах исследований барсук питался земляникой (*Fragaria* sp.), черникой (*Vaccinium myrtillus*) и малиной (*Rubus idaeus)*. В северной лесостепи Среднего Урала использовал в рационе овес (*Avena sativa*) и пшеницу (*Triticum aestivum*), в средней тайге Западной Сибири кедровый орех (*Pinus sibirica*).

Беспозвоночные животные. Дождевые черви (Lumbricidae sp.) практически полностью перевариваются в желудке барсука (Kruuk, Parish, 1981). Присутствие их остатков (хитиновых щетинок) в экскрементах устанавливается только при помощи микроскопического анализа, который проводили для Среднего Урала в 2005 г., для

Зауралья в 2009 г. и 2010 г., для Южного Урала в 2006 г. и 2009 г., для Западной Сибири в 2006-2009 гг. Барсук питался червями во всех районах исследований.

Разнообразие насекомых в рационе барсука высокое. На Среднем Урале за весь период исследований в пробах обнаружено не менее 317 таксонов, в Зауралье – не менее 283, на Южном Урале – не менее 90, в Западной Сибири – не менее 95 таксонов (до вида определено около 70% жертв). Большинство представителей относятся к отряду жесткокрылые (Coleoptera), их доля во всех районах более 84.3%. На Урале в питании барсука доминировали (по встречаемости и количеству особей) навозник лесной (*Geotrupes stercorosus*), майский хрущ (*Melolontha hippocastani*), мертвоед ребристый (*Silpha carinata)*, жужелицы (различные виды *Carabus*, *Pterostichus*, *Amara* и другие), шмели (*Bombus* sp.) и складчатокрылые осы (Vespidae) (Загайнова, Рудоискатель, 2011), в Западной Сибири – жужелицы (*Pelophila borealis, Carabus aeruginosus*), мертвоед ребристый (*Silpha carinata*), плавунцы (*Rhantus* sp.), шмели (*Bombus* sp.) и складчатокрылые осы (Vespidae).

Позвоночные животные. Рыбы в рационе барсука отмечены на Южном Урале и в Западной Сибири. Во всех районах он питался лягушками (*Rana* sp.) и настоящими ящерицами (Lacertidae sp.). К специфическим кормовым объектам относятся обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris*) на Среднем Урале, серая жаба (*Bufo bufo*) в Зауралье, а также веретеница ломкая (*Anguis fragilis*) и обыкновенный уж (*Natrix natrix*) на Южном Урале. Во всех районах хищник потреблял птиц отряда воробьеобразные (Passeriformes sp.). В пробах они представлены остатками скорлупы, перьями и элементами скелета молодых особей, вероятно, зверь питался яйцами и птенцами. Из млекопитающих барсук использовал в рационе грызунов и насекомоядных, при этом питался взрослыми и ювенильными особями (табл. 2).

Таблица 2 – Соотношение долей таксонов млекопитающих (% особей данного таксона от общего числа особей в пробах за весь период исследований)

Показатель	Район исследований			
	Средний Урал	Зауралье	Южный Урал	Западная Сибирь
Серые полевки: обыкновенная *Microtus arvalis,* узкочерепная *M. gregalis*, пашенная *M. agrestis*, полевка-экономка *M. oeconomus*	86.6	76.2	64.3*	33.8*
Красная полевка *Clethrionomys rutilus*	1.6	4.6	0.0	38.5
Водяная полевка *Arvicola terrestris*	2.4	0.7	0.0	0.0
Ондатра *Ondatra zibethicus*	0.4	0.0	0.0	0.0
Полевочьи Arvicolinae sp.	0.0	0.0	0.0	3.1
Лесные мыши *Apodemus* sp.	1.8	2.0	0.0	0.0
Мышь-малютка *Micromys minutus*	0.0	0.0	0.0	3.1
Лесная мышовка *Sicista betulina*	0.2	0.7	0.0	0.0
Бурозубки *Sorex* sp.	7.0	14.6	14.3	21.5
Ёж *Erinaceus* sp.	0.0	0.7	0.0	0.0
Европейский крот *Talpa europaea*	0.0	0.0	21.4	0.0

Примечание – *– из серых полевок в пробах обнаружены остатки только полевки-экономки

Сезонная динамика питания барсука в средней тайге Западной Сибири. Анализ сезонной динамики структуры рациона (рис. 2) показал, что соотношение основных групп кормов в питании зверя на острове Большой Чухтинский оставалось относительно постоянным «весной» и «осенью», различия между сезонами статистически не значимы (критерий Манна-Уитни, $p > 0.05$) (Загайнова, Марков, 2008; Загайнова, Марков, 2011).

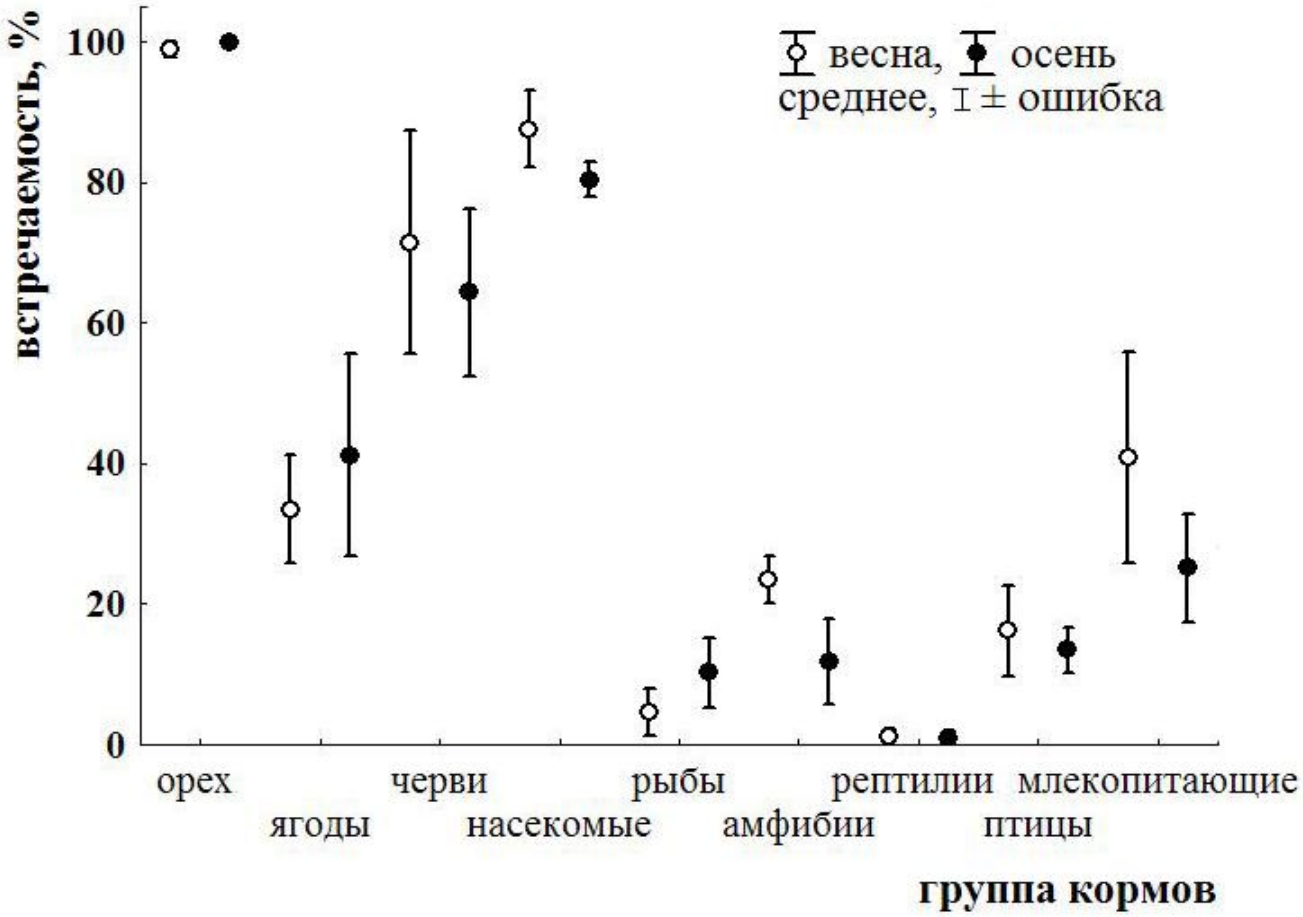

Рисунок 2 – Встречаемость кормов в питании барсука в разные сезоны в средней тайге Западной Сибири (среднее значение за 4 года)

Ежегодно основным растительным кормом барсука был кедровый орех, его остатки встречались практически во всех пробах. Средняя масса скорлупы ореха в пробе составляла 17.7±5.4 г для «весны» и 19.5±5.8 г для «осени», межсезонные различия незначимы (критерий Манна-Уитни, $p > 0.05$). Данный кормовой ресурс доступен для барсука в течение всего периода его активности. Продуктивность кедра на участке сбора материала высокая – до 200 кг/га (Смолоногов, 1990). Осенью барсук питался орехами нового урожая, весной и летом семенами шишек прошлогоднего урожая, возможно, он разорял запасы кедровки или бурундука. Ягоды (в основном чернику) зверь использовал в рационе в небольшом количестве. Мы не обнаружили в пробах остатков брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), хотя она массово плодоносит в осенний период.

Для кормов животного происхождения (насекомых, амфибий и млекопитающих) проведена оценка межгодовой и сезонной динамики обилия в

питании барсука (по числу особей в пробе). В ходе дисперсионного анализа (ANOVA) показано, что значимое влияние на изменение обилия насекомых оказывают эффекты фактора «год» (F (3.196) = 2.7, p = 0.03) и взаимодействие факторов «сезон» и «год» (F (3.196) = 3.5, p = 0.02). Различия между сезонами без учета годовой динамики незначимы (F (1.196) = 0.9, p = 0.35). Влияние на изменение числа особей амфибий в пробе факторов «год» и «сезон» статистически незначимо (критерий Краскела-Уоллиса, H (3.204) = 7.4, p = 0.058 и H (1.204) = 3.6, p = 0.059 соответственно). Влияние на изменение обилия млекопитающих в пробе фактора «год» значимо (критерий Краскела-Уоллиса, H (3.204) = 38.5, $p < 0.001$), «сезон» незначимо (критерий Краскела-Уоллиса, H (1.204) = 2.6, $p > 0.05$). Мы считаем, что основная причина влияния фактора «год» на изменение числа особей этого ресурса в питании связана с циклическим характером динамики популяций мелких млекопитающих (Кшнясев, Давыдова, 2005).

В итоге, анализ встречаемости и обилия кормовых остатков в пробах позволяет выделить основные и второстепенные корма в питании барсука в районах исследований. В северной лесостепи Среднего Урала к основным ресурсам барсука относятся млекопитающие, амфибии и насекомые, значимость остальных кормов изменялась в разные годы. В южной тайге Зауралья к основным ресурсам относятся амфибии и насекомые, в отдельные годы увеличивается степень потребления ягод и млекопитающих, остальные корма можно рассматривать в качестве второстепенных. В горных лесах Южного Урала основу рациона барсука составляли дождевые черви, часто использовались в питании насекомые, степень потребления позвоночных животных низкая. В средней тайге Западной Сибири основу рациона барсука составлял кедровый орех, питание дополняли насекомые и дождевые черви, степень потребления позвоночных животных низкая.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ

Проведено сравнение средних показателей встречаемости и обилия групп кормов за весь период исследований. В питании барсука максимальная встречаемость кормов растительного происхождения выявлена в средней тайге Западной Сибири – 99.4±0.6% (основной ресурс – кедровый орех, второстепенное значение имели ягоды), в остальных районах процент встреч не превышал 86.0% (присутствовали ягоды, на Среднем Урале также культурные злаки). На Урале барсук, в основном, использовал в рационе землянику, тогда как в Западной Сибири – чернику. Мы считаем, что он массово питался ягодами, когда масса семян в пробе была более 0.1 г. За весь период исследований максимальный показатель массового потребления ягод выявлен в Зауралье (71.7% проб). В остальных районах значение ниже в 2-2.2 раза (31.3-36.5%), то есть степень использования в рационе плодов невысока.

Стопроцентная встречаемость дождевых червей в питании зверя показана для Южного Урала, в то время как на Среднем Урале она минимальна (25.0%). Учитывая высокий процент встреч и обилие червей в пробах, мы полагаем, что они составляют основу питания барсука на Южном Урале, тогда как в других лишь дополняют его рацион.

Максимальная встречаемость моллюсков в питании зверя отмечена в Зауралье (52.1±9.4%), минимальная на Южном Урале (10.7±0.6%). Относительно крупные моллюски (размер более 5 мм), в частности, кустарниковая улитка (*Fruticicola fruticum*), встречались в рационе барсука во всех районах исследований, кроме Западной Сибири. Также в пробах обнаружены раковины мелких видов моллюсков (размер не более 5 мм). Мы полагаем, что они попадали в пищеварительный тракт хищника вместе с другими кормами или субстратом (Загайнова, Гребенников, 2009).

Встречаемость насекомых в рационе барсука высокая (более 76.0%) во всех районах исследований, среднее число особей в пробе на Среднем Урале составило 30.7±2.7, в Зауралье – 180.5±19.9, на Южном Урале – 12.5±1.1, в Западной Сибири – 5.8±0.6. В пробах обнаружено большое количество мелких жесткокрылых: листоедов, долгоносиков, божьих коровок, стафилинид и других (размер не более 10 мм). Мы выдвинули гипотезу о том, что когда барсук питается позвоночными-энтомофагами (амфибиями и рептилиями), то после переваривания этих жертв мелкие насекомые из их желудков попадают сначала в желудок зверя, а затем в его экскременты. В результате регрессионного анализа выявлена значимая положительная связь между количеством особей амфибий и рептилий в пробе и числом особей мелких жуков. Максимальная положительная связь показана для Зауралья и Среднего Урала ($R^2 = 0.54$, $F(1,74) = 88.07$ и $R^2 = 0.35$, $F(1,171) = 91.87$ соответственно, $p < 0.001$), минимальная – для Южного Урала и Западной Сибири ($R^2 = 0.10$, $F(1,100) = 12.59$ и $R^2 = 0.12$, $F(1,202) = 27.60$ соответственно, $p < 0.001$). В то же время значения коэффициента детерминации (R^2) не превышают 0.54, то есть около 46 % дисперсии остается не объясненной. Возможно, барсук потреблял мелких жуков попутно или случайно вместе с другими видами корма.

Амфибиями барсук питался чаще всего в Зауралье (96.3±3.7%), а рептилиями на Среднем Урале (65.8±12.9%), тогда как в Западной Сибири данные группы кормов он использовал в питании гораздо реже (17.6±4.1% и 1.0±0.6% соответственно). Максимальный процент встреч птиц (41.3±5.6%) и млекопитающих (89.4±3.3%) отмечен в питании барсука на Среднем Урале, в других районах он ниже в 2-3 раза и в 2-7 раз соответственно. Проведена оценка обилия амфибий, рептилий и млекопитающих по среднему числу особей в пробе за весь период исследований (рис. 3). Среднее число особей амфибий в пробе максимально в Зауралье (около 11), на Среднем Урале этот показатель ниже в 1.7 раза, на Южном Урале и в Западной Сибири ниже в 6 раз. Среднее число особей рептилий в пробе максимально на

Среднем Урале (около 3), в Зауралье этот показатель ниже в 1.5 раза, на Южном Урале и в Западной Сибири ниже в 3 раза. Среднее число особей млекопитающих в пробе максимально на Среднем Урале и в Зауралье и (4-5), в то время как на Южном Урале и в Западной Сибири этот показатель (1-2) заметно ниже. Степень использования в питании барсука птиц оценивали по среднему проценту встреч за весь период исследований. Максимальный показатель отмечен на Среднем Урале (41.3±5.7%), в остальных районах он ниже более чем в 2 раза.

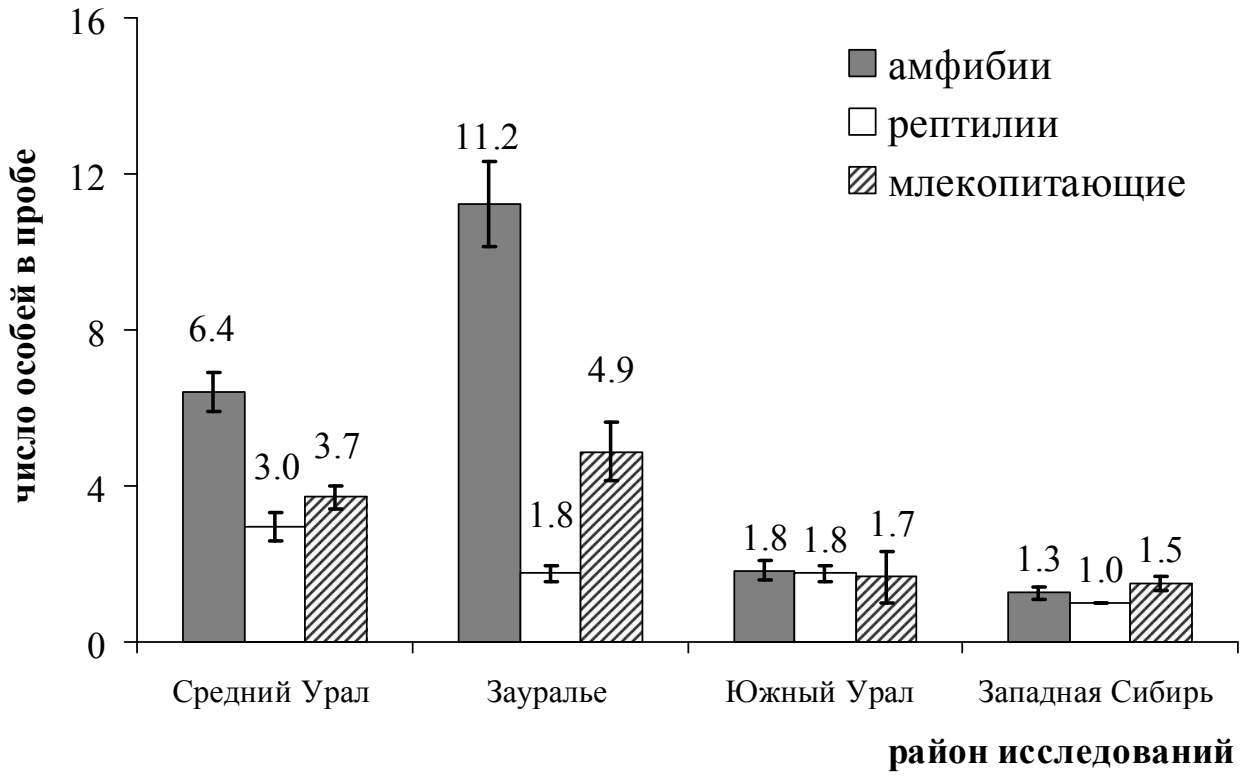

Рисунок 3 – Обилие амфибий, рептилий и млекопитающих в пробе (среднее за весь период исследований, I – ошибка)

В итоге, в питании барсука в северной лесостепи Среднего Урала и в южной тайне Зауралья выявлено преобладание позвоночных животных (главным образом, амфибий и млекопитающих), в горных лесах Южного Урала – дождевых червей, а в средней тайге Западной Сибири – растительных кормов (главным образом, кедрового ореха).

Глава 6. СТРУКТУРА РАЦИОНА БАРСУКА В РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА РОДА *Meles*

На основе литературных данных и собственных результатов проведен сравнительный анализ изменения состава рациона европейского и азиатского барсуков в пределах ареала рода *Meles*. Для каждой группы кормов сравнивали встречаемость в питании зверя в различных районах (в широтном градиенте). Провели оценку вклада в рацион трех обобщенных категорий: позвоночные

животные (рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие), беспозвоночные животные (насекомые, моллюски, исключая дождевых червей, так как для них в большинстве источников нет сведений о встречаемости) и растительные корма. В анализ включили данные из 39 районов: в 58.5% случаев барсук чаще других использовал в питании беспозвоночных животных, в 24.4% – позвоночных животных и в 17.1% – растительные корма. Мы не выявили четких географических закономерностей изменения сравниваемых показателей. Вероятно, основной причиной этого служит возможность локальной специализации барсука на определенном кормовом ресурсе. Так, например, в Шотландии это дождевые черви (Kruuk, Parish, 1981), в Испании – кролики (Fedriani et al., 1998), в Италии – оливки (Kruuk, De Kock, 1981), в средней тайге Западной Сибири – кедровый орех (Загайнова, Марков, 2011).

Глава 7. ТРОФИЧЕСКАЯ НИША И КОРМОВЫЕ СТРАТЕГИИ БАРСУКА

В районах исследований разнообразие рациона барсука в течение одной кормовой сессии различно. Максимальное значение среднего числа групп кормов в пробе выявлено на Среднем Урале, минимальное на Южном Урале и в Западной Сибири (табл. 4). Во всех районах исследований значения межгодового перекрывания ниши и ее ширина варьируют. Наибольшая динамика этих индексов показана для Южного Урала, наименьшая для Зауралья (табл. 4).

Таблица 4 – Динамика показателей, характеризующих трофическую нишу барсука

Показатель	Район исследований (количество проб)			
	Средний Урал (173)	Зауралье (76)	Южный Урал (121)	Западная Сибирь (204)
Число групп кормов в пробе среднее ± ошибка; пределы: min / max	4.7 ± 0.1; 1 / 7	4.4 ± 0.1; 2 / 7	3.6 ± 0.1; 1 / 6	3.6 ± 0.1; 1 / 8
Межгодовое перекрывание ниши (Индекс Пианки, α_{xy}) пределы: min / max	0.87 / 0.99	0.89 / 0.91	0.89 / 0.99	0.86 / 0.99
Ширина ниши (Стандартизированный индекс Левинса, *BS*) пределы: min / max	0.65 / 0.97	0.69 / 0.83	0.36 / 0.66	0.43 / 0.57

По мнению Я. Госджински с соавторами (Goszczyński et al., 2000), трофическая ниша европейского барсука изменяется в широтном градиенте. Проанализировав данные из 17 районов Европы, польские исследователи пришли к выводу, что трофическая ниша была самой широкой в умеренной зоне 45-55°с.ш., сужение ниши происходило в низких и высоких широтах. Мы сравнили средние значение стандартизированного индекса Левинса для районов исследований, расположив их в широтном градиенте (рис. 4). Максимально широкая трофическая ниша барсука выявлена на Среднем Урале и в Зауралье, тогда как для Западной

Сибири и Южного Урала показаны заметно более низкие значения этого индекса. Полученные данные в целом соответствуют тенденции к сужению ширины ниши в более высоких и низких широтах, но в наших районах исследований максимально значение трофической ниши показано на широте 56-57°с.ш. (Средний Урал и Зауралье), тогда как, по мнению, польских исследователей максимальный показатель должен быть на широте 45-55°с.ш. Мы считаем, что это обусловлено особенностями природной зональности в исследуемом регионе, которая отличается от Западной Европы.

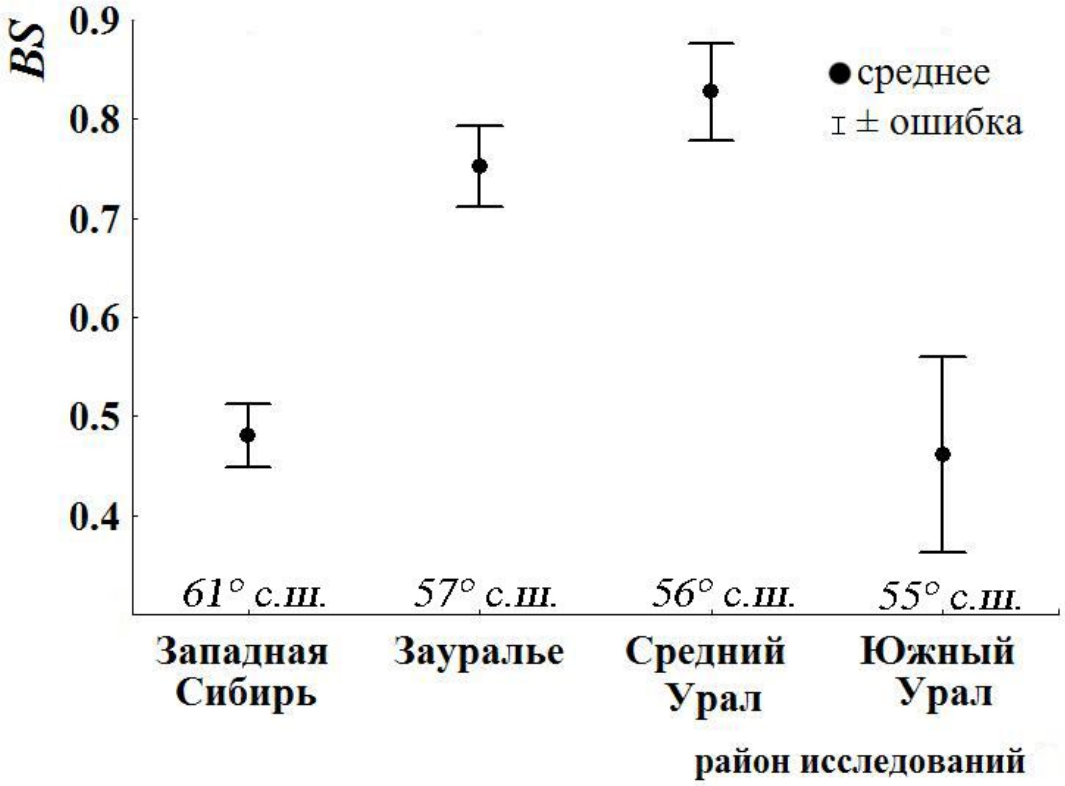

Рисунок 4 – Ширина трофической ниши барсука (средний показатель *BS* за весь период исследований) в районах исследований

Кормовая стратегия – комплекс поведенческих и морфологических особенностей животного, которые лучше всего подходят для получения максимально возможного количества энергии из пищи в конкретных условиях среды при минимальных затратах времени (Schoener, 1971). При оптимальном добывании пищи «хищник должен расходовать время и энергию сначала на поиск своей жертвы, а затем на ее обработку» (MacArthur, Pianka, 1966, цит. по Бигон и др. 1989). Ф. Бартумеус с соавторами (Animal search …, 2005) описывает системный поиск корма (использование среды в соответствии с определенным алгоритмом, при этом животному известна априорная информация о ценности ресурса или о нахождении жертвы в пределах специфического местообитания) и случайный поиск (использование среды в соответствии с вероятностным распределением ресурса).

Согласно нашим данным, барсук питается различными ресурсами и в одном экскременте может присутствовать от 1 до 8 типов корма. Мы выдвинули две

альтернативные гипотезы: с одной стороны существует зависимость обилия одного ресурса в пробе от присутствия в ней других видов пищи, с другой стороны эта зависимость отсутствует, то есть корма потребляются случайным образом.

Для каждого из районов исследований проведена количественная оценка взаимосвязи между обилием кормов в пробе и разнообразием рациона. В качестве переменных выбраны: число групп кормов (как показатель ширины рациона), число особей насекомых, амфибий, рептилий и млекопитающих, число щетинок дождевых червей (только для Западной Сибири, так как для других районов нет данных за весь период исследований), обилие семян ягод и скорлупы кедрового ореха в пробе. При анализе использован метод главных компонент для выборок со Среднего Урала и Зауралья. Для выборок с Южного Урала и Западной Сибири использован непараметрический корреляционный анализ по Спирману (r_s), так как в образцах в большинстве случаев число особей позвоночных животных мало (0 или 1 особь на пробу), что не позволяет корректно провести факторный анализ.

В результате факторного анализа для выборки со ***Среднего Урала*** выделено две главных компоненты (ГК) вариации исследуемых переменных, объясняющих около 61.6% наблюдаемой дисперсии (табл. 5). Ось 1 ГК связывает разнообразие кормов в пробе с обилием насекомых, амфибий, рептилий и ягод. Ось 2 ГК показывает обратную зависимость потребления насекомых и амфибий с одной стороны и млекопитающих с другой стороны.

Таблица 5 – Результаты факторного анализа данных со Среднего Урала и Зауралья (метод главных компонент, ротация Varimax normalized)

Компонента	Переменная						Доля объясненной дисперсии, %
	Число групп кормов	Число особей				Масса семян ягод	
		Насекомые	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие		
Средний Урал							
1ГК	**0.77**	**0.59**	**0.57**	**0.67**	0.26	**0.69**	37.5
2ГК	0.01	**0.62**	**0.61**	0.24	**-0.78**	-0.16	24.1
Зауралье							
1ГК	**0.68**	**0.51**	**0.86**	**0.83**	0.07	-0.02	35.7
2ГК	0.40	-0.59	-0.21	0.07	**0.89**	-0.07	22.4
3ГК	0.41	0.35	-0.12	0.04	0.01	**0.96**	20.4

В результате факторного анализа для выборки с ***Зауралья*** выделено три главных компоненты вариации исследуемых переменных, объясняющих около 77.5% наблюдаемой дисперсии (табл. 5). Вариация вдоль оси 1 ГК связывает число групп кормов с обилием в пробах насекомых, амфибий, рептилий. Вариация вдоль оси 2 ГК связывает разнообразие рациона с числом особей млекопитающих в пробах (при снижении обилия насекомых), а вариация вдоль оси 3 ГК связывает разнообразие рациона с обилием ягод.

Результат корреляционного анализа для выборки с ***Южного Урала*** показал значимую положительную корреляцию обилия всех кормовых объектов (кроме насекомых) с числом групп кормов (табл. 6). Число особей насекомых в пробах не влияет на разнообразие рациона. В большинстве случаев значимой взаимосвязи в потреблении групп кормов не выявлено. Наиболее сильная положительная корреляция наблюдается для амфибий и рептилий ($r_s = 0.28$, $p < 0.01$).

Таблица 6 – Результаты корреляционного анализа данных с Южного Урала (коэффициент корреляции r_s Спирмана)

	Насекомые	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие	Ягоды
Число групп кормов	0.18	**0.61****	**0.47****	**0.23***	**0.42****
Насекомые		0.19	-0.06	-0.07	**0.27****
Амфибии			**0.28****	**0.20***	0.03
Рептилии				0.07	0.05
Млекопитающие					0.07

Примечание – уровень значимости: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

Результат корреляционного анализа для выборки из ***Западной Сибири*** показал значимую положительную корреляцию 1 обилия всех кормовых объектов (кроме кедрового ореха) с числом групп кормов (табл. 7). Обилие кедрового ореха в пробах не влияет на разнообразие рациона. В большинстве случаев значимой взаимосвязи в потреблении групп кормов не выявлено. Наиболее сильная положительная корреляция наблюдается для амфибий и насекомых ($r_s = 0.27$, $p < 0.01$), наиболее сильная отрицательная корреляция – для кедрового ореха и ягод ($r_s = -0.33$, $p < 0.01$).

Таблица 7 – Результаты корреляционного анализа данных с Западной Сибири (коэффициент корреляции r_s Спирмана)

	Насекомые	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие	Орех	Ягоды	Черви
Число групп кормов	**0.53****	**0.51****	**0.17***	**0.30****	0.07	**0.27****	**0.37****
Насекомые		**0.27****	0.14	0.10	-0.09	**0.15***	0.05
Амфибии			0.08	0.01	0.04	0.09	**0.18****
Рептилии				0.04	-0.06	0.12	0.02
Млекопитающие					-0.01	-0.12	**-0.17***
Орех						**-0.33****	**0.20****
Ягоды							0.13

Примечание – уровень значимости: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

Таким образом, оценка взаимосвязи между обилием кормов в пробе не позволяет принять гипотезу о том, что барсук случайным образом использует различные типы ресурсов на Среднем Урале и в Зауралье. На Южном Урале и в Западной Сибири для зверя прослеживается тенденция к независимому потреблению кормов. В разных районах барсук выбирает различные пути оптимизации кормодобывания. Учитывая результаты проделанного анализа, можно выдвинуть ряд предположений о том, какими именно способами он минимизирует затраты при фуражировании.

Во-первых, для барсука выгодно потреблять корма случайным образом когда ресурсы дисперсно и непредсказуемо распределены в пределах его охотничьего участка. В ходе случайного поиска число кормов и время, затраченное на добычу следующего объекта, зависит от энергетической ценности предыдущего (Бигон и др., 1989). В районах исследований такой путь оптимизации подходит для питания дождевыми червями, насекомыми, амфибиями и рептилиями, поскольку эти виды жертв хищник может встретить в различных биотопах.

Во-вторых, барсук посещает «кормовые пятна» (Бигон и др., 1989) в том случае, если ресурс имеет предсказуемое пространственное распределение. Тогда в его рационе преобладает один кормовой объект, на фоне снижения степени потребления остальных. В частности на Среднем Урале и в Зауралье показано, что при увеличении числа особей млекопитающих в пробах снижается обилие амфибий и насекомых. Согласно нашим данным в этих районах исследований, в питании барсука среди млекопитающих доминируют серые полевки (род *Microtus*), которые предпочитают селиться в открытых местообитаниях и ведут колониальный образ жизни. Хищник, охотясь на полевок, тратит время на системный поиск, но, при этом снижает затраты на обработку пищи, так как при раскапывании колонии зверьков он добывает сразу несколько особей. В Зауралье, когда увеличивается обилие ягод в пробах, происходит снижение обилия кормов животного происхождения. Возможно, в этом районе исследований к кластированному корму относится земляника, которая преимущественно растет на открытых травянистых склонах, лугах и опушках леса (Ареалы лекарственных…, 1983). Барсук посещает такие участки и массово потребляет плоды.

В-третьих, барсук специализируется на одном виде корма, если данный ресурс имеет более высокую пищевую ценность. Так, в Западной Сибири степень потребления кедрового ореха не влияет на разнообразие рациона зверя. Учитывая высокую встречаемость этого ресурса в питании и, то, что его калорийность в 1.3-1.8 раз выше, чем этот показатель для ягод, беспозвоночных и позвоночных животных (Дольник, Постников, 1990), можно предположить, что барсук постоянно питается кедровым орехом, а другие корма потребляет случайным образом, то есть лишь тогда, когда он встречает их в процессе фуражирования.

ВЫВОДЫ

1. Состав кормов барсука (на уровне групп) в районах исследований сходен. В каждом из них он потребляет растительные корма (плоды), беспозвоночных (дождевых червей, насекомых) и позвоночных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих) животных.

2. Конкретный набор кормовых объектов барсука специфичен во всех районах исследований и определяется особенностями природных сообществ. Встречаемость насекомых в рационе высокая на всех участках. Средний Урал и Зауралье отличаются высоким обилием в питании позвоночных животных (в основном, амфибий и млекопитающих), Южный Урал – дождевых червей, а Западная Сибирь – растительных кормов (главным образом, кедрового ореха). Эти кормовые ресурсы составляют основу рациона вида. Степень использования в питании остальных групп кормов изменяется в разные годы и их можно рассматривать в качестве второстепенных.

3. Анализ сезонной динамики питания барсука в Западной Сибири показал отсутствие сезонных различий в потреблении основных групп кормов.

4. Межгодовые изменения состава рациона выявлены во всех районах исследований. Они обусловлены, в основном, динамикой потребления второстепенных групп кормов.

5. В изменении встречаемости кормов в питании барсука в различных частях его ареала не выражены четкие тренды. Вероятно, основной причиной этого служит возможность локальной специализации зверя на определенном кормовом ресурсе.

6. Максимально широкая трофическая ниша барсука наблюдается на Среднем Урале и в Зауралье, в то время как для Западной Сибири и Южного Урала показаны заметно более низкие значения этого индекса. Полученные данные в целом соответствуют имеющимся в литературе сведениям о географической динамике трофической ниши зверя.

7. На Среднем Урале и в Зауралье барсук реализует следующие кормовые стратегии: он питается широким спектром ресурсов, случайно встреченных в процессе фуражирования, либо осуществляет направленный поиск определенных кормов. На Южном Урале и в Западной Сибири барсук использует случайный поиск жертв, при этом один или два вида корма он потребляет в большей степени, чем другие.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. **Загайнова О.С.**, Рудоискатель П.В. Жалящие перепончатокрылые (Hymenoptera: Mutillidae, Vespidae, Apidae) в питании азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) на Урале и в Западной Сибири // Аграр. вестн. Урала. 2011. Т. 85, № 6. С. 19-21.

2. **Загайнова О.С.**, Марков Н.И. Питание барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) в природном парке «Самаровский чугас» (Западная Сибирь) // Экология. 2011. №5. С.376-383. (Rus. J. Ecology, 2011. Vol. 42, № 5. P. 376-383).

В других изданиях:

3. **Загайнова О.С.** Анализ разрешающей способности метода анализа экскрементов для характеристики трофической ниши барсука (*Meles meles* L., 1758) // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2004. С. 76-78.

4. **Загайнова О.С.** Млекопитающие в питании барсука в лесостепной зоне Среднего Урала // Исследование биологических систем: перспективы и достижения: тез. студ. науч. конф. / УрГУ. Екатеринбург, 2004. С. 9-10.

5. Марков Н.И., **Загайнова О.С.**, Зиновьев Е.В. Биоценотические связи барсука в лесостепной зоне Среднего Урала // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы науч.-практ. конф. М., 2005. С. 214-217.

6. Markov N.I., **Zagainova O.S.**, Zinovjev E.V. Diet composition and feeding strategy of badger (*Meles meles*) in Middle Urals. // Extended abstracts of the XXVII Congress of the International Union of Game Biologists, Hannover 2005. / Pohlmayer K. (editor).- Hamburg: DSV-Verlag, 2005. P. 408-410.

7. Марков Н.И., **Загайнова О.С.**, Зиновьев Е.В. Предварительные данные о питании барсука в природном парке «Самаровский чугас» // Биологические ресурсы и природопользование: сб. науч. тр. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 247-253.

8. Markov N.I., **Zagainova O.S.**, Zinovjev E.V. Food habits of badger in the Samarovsky Chugas national park, Northwestern Siberia // Hystrix. It. J. Mamm. 2007. Vol.2 Suppl. P. 329.

9. **Загайнова О.С.** Марков Н.И. Сравнительный анализ питания изолированных групп барсука островной популяции природного парка «Самаровский чугас» // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2008. С. 76-78.

10. **Загайнова О.С.**, Марков Н.И. Сезонная динамика питания барсука в коренных лесах природного парка «Самаровский чугас» // Природный парк «Самаровский чугас»: итоги и перспективы исследований: сб. науч. тр. / Урал. гос. лесотехн. ун-т; Природ. парк «Самаровский чугас». Екатеринбург, 2008. Вып. 1. С. 43-52.

11. **Загайнова О.С.,** Марков Н.И. Особенности питания азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) в природном парке «Самаровский чугас» // Материалы XXIX-го Международного конгресса биологов-охотоведов. М., 2009. Ч.1. С. 117.

12. **Загайнова О.С.** Предварительные данные по питанию азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) в национальном парке «Припышминские боры» // Эволюционная и популяционная экология: назад в будущее: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2009. С. 53-57.

13. **Загайнова О.С.**, Гребенников М.Е. Моллюски в питании азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) на Среднем Урале и в Западной Сибири // Эволюционная и популяционная экология: назад в будущее: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2009. С.57-61.

14. **Загайнова О.С.** Марков Н.И., Чащин П.В. Питание барсука (*Meles leucurus*) в лесных биоценозах Урала // Наука, природа и общество: материалы конф. / УрО РАН. Миасс; Екатеринбург, 2010. С. 117-121.

15. **Загайнова О.С.** Проблема выбора методов исследования для оценки относительной значимости кормов в питании барсука // Экология от южных гор до северных морей: материалы конф. молодых ученых / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2010 а. С. 67-72.

16. **Загайнова О.С.** Особенности сбора и камеральной обработки материала по питанию барсука // Биология будущего: традиции и инновации: материалы конф. молодых ученых / УрГУ. Екатеринбург, 2010 б. С. 23-25.

17. **Загайнова О.С.**, Марков Н.И., Чащин П.В. Питание азиатского барсука в градиенте природных условий Урала и Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териол. о-ва): материалы Междунар. совещ. М., 2011. С. 171.

Подписано в печать 24.05.2011. Формат 60x84 1/16
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 1,0
Тираж 100 экз. Заказ № 127

Отпечатано в типографии ИПЦ УрФУ
620000, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4