

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Ковинька Татьяна Сергеевна

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПТИЦ-МИОФАГОВ И ИХ ЗАВИСИМОСТЬ
ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ
(НА ПРИМЕРЕ СЕВЕРА ПОДМОСКОВЬЯ)**

1.5.15. – Экология (биологические науки)

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент

Шариков Александр Викторович

Москва – 2024

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1. Анализ и сравнение спектров питания модельных видов птиц	11
1.2. Ширина и степень перекрывания трофических ниш модельных видов птиц-миофагов	17
2. Влияние сезонных изменений на характер трофических взаимосвязей хищных птиц	20
3. Изменение спектров питания модельных видов хищных птиц в зависимости от динамики численности основных видов жертв	24
4. Изменение спектров питания модельных видов в связи с особенностями их местообитания	25
5. Воздействие хищных птиц на половую структуру основных видов жертв	28
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	36
2.1. Место и сроки проведения исследования	36
2.2. Погодно-климатические условия в месте проведения исследований	38
2.3. Методы сбора и обработки материала	39
2.4. Методы математической обработки данных	47
ГЛАВА 3. СПЕКТРЫ ПИТАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ХИЩНЫХ ПТИЦ	50
ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ШИРИНУ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ	64
ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ ОХОТНИЧЬИХ МЕСТООБИТАНИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ	71
ГЛАВА 6. СЕЗОННЫЕ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ-МИОФАГОВ	79
6.1. Сезонные изменения спектров питания модельных видов	79
6.2. Индивидуальная изменчивость спектров питания разных пар ушастой совы и обыкновенной пустельги в пределах гнездового сезона	84

ГЛАВА 7. ПОЛОВАЯ И РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРЫ ОСНОВНЫХ ВИДОВ ЖЕРТВ В ПИТАНИИ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ	89
7.1. Половая структура основных видов жертв ушастой совы, отловленных на модельной территории	89
7.2. Половая структура основных видов жертв в питании модельных видов	92 92
7.3. Сравнение половой структуры основных видов жертв в питании и в отловах	96 96
7.3. Сравнение размерной структуры основных видов жертв ушастой совы в питании и в отловах	97
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	103
ВЫВОДЫ	105
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	106

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования.

Изучение потоков вещества и энергии в экосистемах – одно из приоритетных направлений современной экологии (Grande et al., 2018; Anderson et al., 2021; Gutiérrez-Cánovas, 2021). При этом важнейшим элементом этих исследований является рассмотрение механизмов передачи вещества и энергии, а именно трофических связей, обеспечивающих непрерывный круговорот веществ (Taylor, 1984; Schmitz et al., 2017). Во многих работах трофические связи рассматриваются на примере системы «хищник – жертва» (Taylor, 1984; Lima, 1998; Schmitz, 2017; Schmitz et al., 2017). Традиционным объектом исследования служат дневные хищные птицы и совы, которые, находясь на вершине трофической пирамиды, взаимодействуют как со своими жертвами, так и с другими видами, потребляющими тот же ресурс (Екимов, 2003; Birrer, 2009; Галушин, 2016; Ivanovsky, 2019).

Несмотря на длительную историю изучения взаимоотношений в системе «хищник-жертва» на примере хищных птиц, многие работы посвящены раскрытию лишь одного аспекта. Так, большинство работ посвящено изучению спектров питания хищных птиц и сов, где приводятся видовой список жертв и их соотношение (Птушенко, Иноземцев, 1968; Glue, 1977a; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Korpimäki, 1986; Приклонский, Иванчев, 1993; Holt, 1993; Meinig, Kuhn, 2002; Cullen, Smiddy, 2004; Geng et al., 2009; Ермолаев, 2015; Orihuela-Torres et al., 2017; Дупал, Чернышов, 2018). В других исследованиях внимание уделяется в основном зависимости численности модельных видов от численности их основных кормовых объектов (Village, 1981; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Norrdahl, Korpimäki, 1995; Tome, 2003; Окулова, Катаев, 2007; Tome, 2009; Екимов, 2010; Галушин, 2016; Sharikov et al., 2019; Korpimäki E. et al., 2020).

Одним из актуальных направлений, набирающих популярность, стало изучение трофической ниши вида и ее параметров (Riegert et al., 2009; Tulis et

al., 2017; Charter et al. 2018). Формирование трофической ниши происходит под влиянием множества факторов, как биотических, так и абиотических. Большинство работ в этой области также связаны с анализом влияния численности основных видов на ширину трофической ниши хищных птиц (Korpimäki, 1985; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1992; Birrer, 2009; Tome, 2009). Значительно меньше внимания уделено изучению влияния особенностей пространственной структуры местообитаний на формирование спектров питания хищных птиц. Несмотря на то, что некоторые авторы связывают изменения трофической ниши и спектров питания с пространственной изменчивостью биотопов, этот вопрос требует более детального изучения (Romanowski, Zmihorski, 2008; Milchev, 2015; Szép et al., 2017, 2018; Kodzhabashev et al., 2020).

Рассмотрение воздействия абиотических факторов, влияющих на состав питания и ширину трофической ниши дневных хищных птиц и сов, в основном, сконцентрировано на изучении изменений, происходящих в зимний период. В зимний период особенно отчетливо проявляются изменения спектров в связи с метеорологическими факторами, влияющими на доступность основного вида жертвы (Canova, 1989; Tome, 1994; Martínez et al., 1998; Rubolini et al., 2003; Tome, 2003; Žmihorski, Rejt, 2007; Romanowski, Žmihorski, 2008; Cullen, Smiddy, 2012; Sharikov, Makarova, 2014; Selçuk et al., 2017). Напротив, изменения спектров питания на протяжении гнездового периода и факторы, влияющие на них, затронуты лишь в немногих работах (Goszczyński, 1981; Korpimäki, 1985; Tome, 1994; Romanowski, Žmihorski, 2008).

Как правило, работы по изучению трофических связей в системе «хищник-жертва» в большинстве случаев показывают одностороннюю картину с позиции хищника. Значительно меньше внимания уделяется исследованию изменений популяционной структуры жертв под прессом хищничества. (Lagerström, Häkkinen, 1978; Korpimäki, 1981; Holt, Williams, 1995; Koivunen et al., 1996; Halle, 1988; Karell et al., 2010; Kovinka, Sharikov,

2020). Несмотря на несомненную ценность приведенных выше исследований, в настоящий момент не хватает комплексных работ, объединяющих все эти направления.

Обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*), ушастая (*Asio otus*) и болотная (*A. flammeus*) совы, – симпатрически обитающие и гнездящиеся виды открытых и зарастающих пространств на территориях центральной и северной Европы, а также в средней полосе Центральной части России (Mikkola, 1983; Korpiimäki, 1985a; Шариков и др., 2019). Данные виды демонстрируют высокую степень перекрытия трофических ниш, так как в большинстве регионов основу их рациона составляют представители рода серых полевок р. *Microtus* (Cramp, 1985; Birrer, 2009). В качестве основного модельного объекта была выбрана ушастая сова, так как собранные материалы по ее питанию позволили решить все поставленные задачи. Болотная сова и обыкновенная пустельга стали дополнительными объектами исследования.

Цель и задачи. **Цель работы** – выявить особенности трофических связей птиц-миофагов в зависимости от факторов среды.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) определить и сравнить спектры питания наиболее массовых видов птиц-миофагов;
- 2) установить влияние численности основных видов жертв и метеорологических параметров на ширину трофических ниш модельных видов;
- 3) установить влияние пространственной структуры охотничьих местообитаний на спектры питания модельных видов;
- 4) выявить сезонные и индивидуальные различия спектров питания птиц-миофагов;
- 5) установить половую и размерную структуры основных видов жертв в питании модельных видов.

Научная новизна: в настоящей работе описаны и проанализированы трофические ниши трех наиболее распространенных видов птиц-миофагов на севере Московской области за 12-летний период. Показаны межгодовая, межсезонная и индивидуальная изменчивость ширины трофических ниш и спектров питания модельных видов. Проведен комплексный анализ влияния экологических факторов на формирование спектров питания наиболее массовых видов птиц-миофагов. Показано, что при формировании спектров питания пространственная структура охотничьих территорий является более значимым параметром, чем численность основных видов жертв. Определена половая и размерная структура основных видов жертв в питании ушастой совы. Показана значимая роль ушастой совы в регуляции численности основных видов жертв посредством избирательного добывания.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая значимость работы состоит в расширении знаний о формировании трофических ниш птиц-миофагов под влиянием различных биотических и абиотических факторов. Данное исследование вносит вклад в изучение спектров питания хищных птиц на синэкологическом уровне. Выявление значимости пространственной структуры охотничьих территорий для формирования трофических ниш хищных птиц и сов способствует расширению представлений в рамках оптимальной теории фуражирования. Материалы работы могут быть использованы в рамках преподавания курсов экологии и зоологии позвоночных в высшей и средней школах для естественно-научных профилей. Результаты работы могут быть взяты за основу при разработке природоохранных программ по сохранению местообитаний модельных видов.

Положения, выносимые на защиту:

1) ширина трофической ниши модельных видов связана со степенью выраженности миофагии: наиболее ярко выраженным миофагом является болотная сова, в меньшей степени – ушастая сова, наименее – обыкновенная пустельга;

2) спектрам питания и ширине трофических ниш модельных видов присуща не только межгодовая, но также сезонная и индивидуальная изменчивость видового состава жертв, а также доли основных кормовых объектов;

3) согласно классическим представлениям, ширину трофических ниш птиц-миофагов определяет численность основных видов жертв. Однако не менее значимым фактором является определенное соотношение элементов пространственной структуры охотничьих территорий, а метеорологические факторы оказывают косвенное воздействие.

4) в питании птиц-миофагов среди основных видов жертв чаще отмечаются сеголетки – более мелкие особи, преимущественно самки ввиду их неопытности избегания хищника.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018); результаты данной работы также были освещены на ежегодном Круглом столе МПГУ (2018); на 6 Всемирной конференции по совам (Пуна, Индия, 2019); на VIII Международной конференции РГХП, посвященной памяти А.И. Шепеля: Хищные птицы в ландшафтах Северной Евразии: Современные вызовы и тренды (Воронежский Государственный биосферный заповедник, 2021); на Втором Всероссийском орнитологическом конгрессе (Санкт-Петербург, 2022), на комиссии биогеографии московского городского отделения Русского географического общества (Москва, 2023); на орнитологическом семинаре Научно-исследовательского Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, московского общества испытателей природы и Мензбирова орнитологического общества

(Москва, 2023). По теме диссертации опубликовано 13 печатных работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Благодарности

В первую очередь я выражаю огромную благодарность и признательность своему научному руководителю А.В. Шарикову за всестороннюю помощь и поддержку на всех этапах проведения исследования. Огромную благодарность выражаю О.С. Гринченко за предоставление возможности проведения работ на территории сети заказников «Журавлиная родина». Я благодарна Т.С. Массальской за разработку методики и помощь в проведении анализа по пространственной структуре местообитаний. Отдельную благодарность выражаю В.В. Буслакову за предоставление части материалов по питанию пустельги. Я благодарна и признательна К.В. Макарову за помощь в идентификации беспозвоночных животных из питания птиц. Выражаю благодарность и признательность А.А. Лисовскому и Т.Н. Кармановой за помощь в идентификации видов-двойников обыкновенной полевки. Также благодарю С.В. Волкова за ценные замечания и советы при подготовке рукописи. Огромную признательность и благодарность выражаю всем участникам Московской рабочей группы по изучению хищных птиц и, в частности, Е.М. Шишкиной за помощь в сборе и анализе материалов по питанию модельных видов. Я также очень признательна сотрудникам кафедры зоологии и экологии, особенно заведующему кафедрой И.А. Жигареву, а также А.И. Боковой за ценные советы и моральную поддержку во время написания рукописи. Большое спасибо студентам и аспирантам МПГУ за помощь в сборе полевых материалов. И, конечно, я благодарна своим друзьям и родным, которые поддерживали меня на всех этапах подготовки работы.

ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Изучение трофических связей различных организмов на протяжении долго времени является одним из наиболее популярных направлений экологических исследований. Вопросы, посвященные трофике, затрагиваются в различных разделах экологии, начиная с экологии организмов и заканчивая синэкологическими исследованиями (Чернова, Былова, 1988; Grande et al., 2018; Anderson et al., 2021; Gutiérrez–Cánovas, 2021). Это обусловлено, прежде всего, тем, что трофические взаимосвязи и состояние кормовой базы определяют большинство важнейших аспектов существования организмов (Екимов, 2003; Demi et al., 2021; Zhang et al., 2021). Так, количество и распределение пищевых ресурсов связано с демографическими характеристиками популяций, репродуктивной способностью особей, их пространственным и биотопическим распределением, возникновением внутривидовой и межвидовой конкуренции. Кроме того, трофические взаимосвязи организмов являются основным механизмом передачи вещества и энергии в экосистемах. Одним из актуальных направлений этого вопроса является изучение взаимоотношений в системе «хищник – жертва» (Хиревич, 2002; Екимов, 2003).

Хищные птицы и совы являются удобными модельными объектами для изучения системы «хищник – жертва», так как, занимая высшее положение в трофических цепях, они вступают в разнообразные взаимоотношения с потенциальными видами жертв и с трофическими конкурентами (Хиревич, 2002; Екимов, 2003; Галушин, 2016; Ивановский и др., 2018; DeLong, 2021). Большинство работ в этой области посвящено изучению спектра питания хищных птиц и сов, в которых авторы в основном анализируют видовой состав жертв, их процентное соотношение по численности или биомассе (Птушенко, Иноземцев, 1968; Glue, 1977a; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Korpmaki, 1986; Приклонский, Иванчев, 1993; Holt, 1993; Ермолаев, 2015; Orihuela-Torres et al., 2017). Ряд работ характеризует изменчивость спектра

питания в зависимости от различных абиотических факторов, прежде всего, в зимний период (Sonerud, 1986; Newton, 1998; Birrer, 2009; Макарова, 2014; Szép et al., 2018). В других работах оценивается роль хищных птиц и сов как регуляторов численности их основных видов жертв (Окулова, Катаев, 2007; Екимов, 2010; Жигальский, 2013; Галушин, 2016). Безусловно, под прессом хищничества изменяется численность популяции жертвы, но, кроме этого, происходит изменение ее структуры. Изменение структуры популяции жертвы происходит в результате избирательного элиминирования наиболее активной части популяции (Жигальский, 2002, 2013). Поэтому, изучение селективности добывания хищными птицами и совами жертв является еще одним направлением в данной области. Однако количество работ по этой теме в значительной мере уступает приведенным выше направлениям, а их результаты зачастую противоречивы (Екимов, 2010; Karell, 2010).

1. Анализ и сравнение спектров питания модельных видов птиц

Обыкновенная пустельга, ушастая и болотная совы, – симпатрически обитающие и гнездящиеся виды открытых и частично зарастающих пространств на территориях центральной и северной Европы, а также в средней полосе центральной части России (Mikkola, 1983; Korpinaki, 1985a; Шариков и др., 2019). Данные виды демонстрируют высокую степень перекрывания трофических ниш, так как в большинстве регионов основу их рациона составляют мышевидные грызуны, преимущественно представителя рода серых полевок. Несмотря на это, спектры питания этих видов птиц на протяжении их ареалов имеют существенные различия (Mikkola, 1983; Cramp, 1985).

К настоящему моменту спектр питания ушастой совы является наиболее изученным среди представителей отряда Собообразные (Birrer, 2009). Ушастая сова – типичный миофаг, на протяжении всего ареала мелкие млекопитающие составляют 80–99% ее рациона (Mikkola, 1983; Приклонский, Иванчев, 1993; Cramp, 1995; Birrer, 2009). Кроме того, спектр

питания ушастой совы более узкий, чем у других Сорообразных: в нем практически не встречаются насекомоядные млекопитающие, земноводные и рыбы (Пукинский, 1977; Шариков и др., 2009). Являясь приверженцем полуоткрытых ландшафтов, ушастая сова ориентирована на отлов наиболее многочисленного вида жертвы (Калякин, 2009). Обычно в спектре питания ушастой совы доминирует один, реже два вида жертв (Екимов, 2003; Шариков, 2006). Доминирующий вид жертвы может варьировать в спектре питания в зависимости от его распространенности и численности в биотопах, где сова охотится, а также от особенностей его биологии и суточной активности (Приклонский, Иванчев, 1993). Обычно доминантами в рационе ушастой совы выступают представители рода серых полевок. Так, в пределах евроазиатской части ареала чаще всего доминирующие виды жертв ушастой совы – обыкновенная (*Microtus arvalis*) или восточно-европейская полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*), которые являются видами-двойниками. Так как виды-двойники не различаются морфологически, большинство авторов объединяет их под видовым названием «обыкновенная полевка», подразумевая оба вида. Согласно исследованиям, проведенным немецкими учеными в Центральной Европе, в большинстве районов главным объектом в диете ушастой совы также являются виды-двойники обыкновенной полевки (Schmidt, 1975; Schnurre, 1971-1974). На территории Московского региона виды-двойники обыкновенной полевки также являются основой рациона ушастых сов, их доля в диете в среднем составляет около 70% (Шариков и др., 2009).

В регионах, где численность видов-двойников обыкновенной полевки незначительна, в спектре питания ушастой совы преобладают другие виды грызунов. В Англии в питании ушастой совы доминирует лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*), а в Финляндии и на большей части Скандинавии – темная полевка (*Microtus agrestis*) (Soikkeli, 1964; South, 1966). Интересны работы, проведенные в Германии и Швеции, в которых приводятся данные о том, что основой питания ушастых сов во время гнездового периода была

водяная полевка (*Arvicola terrestris*), более крупная по массе и величине, чем виды-двойники обыкновенной полевки и темная полевка (Schmidt, 1975; Nilsson, 1981). При низкой численности видов-двойников обыкновенной полевки в рационе ушастых сов пропорционально увеличиваются доли лесной и домовых мышей (Зубков, 1981; Реуцкий, Мошонкин, 1984; Smettan, 1987, цит. по Демянчик, 2009).

В Центральной Сибири и Предбайкалье виды-двойники обыкновенной полевки замещается узкочерепной полевкой (*Microtus gregalis*) (Екимов, 2003). На территории Верхнего Приамурья узкочерепная полевка также является доминирующим видом в рационе ушастой совы, ее доля в среднем составляет 48% от общей численности других жертв (Дымин, Панькин, 1974, цит. по Приклонский, Иванчев, 1993). На юге европейской части России, в Воронежской области, доминирующим видом в питании ушастой совы в отдельные периоды может быть рыжая полевка (*Myodes glareolus*) (Нумеров, Мирошникова, 2009).

Пищевой спектр ушастой совы включает не только мелких млекопитающих, но и птиц, доля которых также может варьировать. Так, С. Биррер (2009) в масштабном обзоре состава питания ушастой совы приводит данные о том, что птицы занимают второе место в рационе сов. На территории Европейской части России птицы не играют большой роли в питании ушастой совы. По данным, приведенным А.В. Шариковым и соавторами (2009), на территории Московского региона доля птиц в рационе ушастой совы не превышает 12%.

Особое внимание стоит уделить обзору спектра питания ушастой совы на территории Московской области, где проводились наши исследования. Наиболее подробную характеристику спектра питания ушастой совы в Московской области приводит А.В. Шариков и соавторы (2016), за период исследования с 1999 по 2016 гг. Авторы отмечают, что основу рациона ушастой совы составляют мелкие млекопитающие, при этом более 96% приходится на мышевидных грызунов, что соответствует вышеприведенным

литературным источникам. На территории заказника «Журавлиная родина» на севере Подмосковья в спектре питания ушастой совы выявлено 13 видов млекопитающих. Основу рациона составляли виды-двойники обыкновенной полевки – 60%. В качестве субдоминанта отмечена полевка-экономка – 28,9%. На долю других мышевидных грызунов приходилось от 0,1 до 2,2%. Помимо мышевидных грызунов авторы отмечают насекомоядных, однако их доля в рационе сов не превышает 0,4%. Птицы в питании сов на данной территории встречались крайне редко (0,5%). Примечательно, что в спектре питания ушастой совы выявлены представители других классов позвоночных животных. Так, в анализируемом материале авторы отметили останки ящериц (*Lacerta sp.*) и представителей класса Амфибии. Кроме того, были отмечены беспозвоночные животные – насекомые (1,1%) и моллюски (0,2%).

Таким образом, спектр питания ушастой совы на территории Подмосковья обладает типичными чертами, характерными для данного вида в пределах европейской части его ареала.

Болотная сова, так же, как и ушастая, является ярко выраженным миофагом, питающимся наиболее массовыми видами мелких млекопитающих (Mikkola, 1983; Cramp, 1995; Дупал, Чернышов, 2018). Доля мелких млекопитающих в рационе болотной совы в некоторых регионах может достигать 95% (Holt, 1993). Среди млекопитающих значительную роль в ее спектре питания играют представители рода серых полевок. На территории Западной Палеарктики доля серых полевок в рационе сов варьирует от 47,7 до 99,8% (Glue, 1977a; Cramp, 1995). Например, на территории Великобритании и Ирландии доля темных полевок в питании болотной совы составляет 64,5% (Glue, 1997). В Германии основным кормовым объектом болотных сов является обыкновенная полевка, доля которой варьировала от 73 до 94% (Meinig, Kuhn, 2002).

На территории Северной Америки доминирующим кормовым объектом в питании болотной совы также является представитель рода серых

полевок - пенсильванская полевка (*Microtus pennsylvanicus*), доля которой может составлять до 90% (Clark, 1975).

На территориях, где серые полевки не встречаются или имеют низкую численность, они замещаются другими видами. Например, в Норвегии 63% рациона болотных сов приходится на норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) (Cullen, Smiddy, 2004).

Среди других позвоночных животных в рационе болотной совы отмечены птицы, амфибии и рептилии (Cramp, 1995). Однако роль этих кормовых объектов в рационе сов не значительна. Так, доля птиц обычно не превышает 10%, а находки рептилий и амфибий в питании – единичны (Glue, 1977; Cramp, 1995). В питании болотной совы встречаются беспозвоночные животные – среди насекомых преимущественно жесткокрылые (Coleoptera), а также моллюски (Mollusca) (Cramp, 1995).

На территории Московской области от 80 до 90% рациона болотных сов составляют мышевидные грызуны, среди которых отмечены обыкновенная и темная полевки, полевка-экономка, полевая и домовая мыши, а также водяная полевка (Птушенко, Иноземцев, 1968). На долю птиц и насекомых в питании болотной совы на территории Московской области приходится от 5 до 10% (Птушенко, Иноземцев, 1968).

На севере Московской области на территории сети заказников «Журавлиная родина» основой рациона болотной совы также являются млекопитающие (99,3%) (Шариков и др., 2016). Всего в питании болотной совы на данной территории отмечено три вида млекопитающих: обыкновенная полевка, полевка-экономка и темная полевка, среди которых абсолютным доминантом является обыкновенная полевка (84,3%). Представители других классов позвоночных животных не были отмечены. Кроме того, в питании отмечены насекомые: певчий кузнечик (*Tettigonia cantas*) – 0,5% и майский хрущ (*Melolontha sp.*) – 0,3% от общей численности жертв (Шариков и др., 2016).

Обыкновенная пустельга на протяжении ее ареала проявляет широкую трофическую пластичность: от ярко выраженной специализации на мелких млекопитающих в Северной Европе до полифагии в средиземноморских районах, где основой рациона являются воробьиные птицы, насекомые, рептилии, амфибии и даже летучие мыши (Ермолаев, 2015; Orihuela-Torres et al., 2017).

В различных частях ареала обыкновенной пустельги можно выделить группы жертв, преобладающие в питании этих птиц (Ермолаев, 2015; Ермолаев и др., 2018). Так, А. И. Ермолаев (2015) выделяет четыре основные группы доминирующих жертв: мелкие млекопитающие, птицы, насекомые и пресмыкающиеся. Наибольшая доля мелких млекопитающих отмечена в питании птиц в северо-восточном Китае – 93,9% (Geng et al., 2009), наименьшая – в Венгрии – 7,2% (Blotzheim et al., 1971). В Центральной и Северной Европе доминирующим кормовым объектом в питании обыкновенной пустельги являются серые полевки (Korpimäki, 1986). На втором месте среди доминирующих жертв в питании пустельги – птицы, их доля в питании варьирует от 46 до 0,2% (Данилов, 1976; Ермолаев, 2015). Третье место среди доминирующих групп жертв занимают насекомые – их можно найти в спектре питания пустельги на протяжении всего ареала (Ермолаев, 2015). Доля насекомых также варьирует в широком диапазоне – в Венгрии, например, они составляют основу рациона – 84% (Zmihorski, Rejt, 2007), однако в некоторых регионах (например, в Северной Ирландии, Северо-восточном Китае) насекомые в питании пустельги не отмечены (Fairley, MacLean, 1965; Geng et al., 2009). На четвертом месте в питании пустельги стоят рептилии, доля которых также варьирует в пределах ареала и может достигать практически половины всего рациона (Ермолаев, 2015).

На севере Московской области спектр питания обыкновенной пустельги включает 76 видов жертв, среди которых основу рациона составляют позвоночные животные – $74,5 \pm 9,5\%$ (26 видов), а $25,5 \pm 9,5\%$ (50 видов) приходится на беспозвоночных животных (Буслаков, Шариков, 2018).

Доминирующими видами в питании пустельги являются два вида серых полевок – полевка-экономка (34,5%) и обыкновенная полевка (30,3%). Среди немногочисленных кормовых объектов отмечены обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), полевая (*Apodemus agrarius*) и малая лесная (*Sylvaemus uralensis*) мыши. Среди беспозвоночных животных доминирующими видами жертв были два вида - серый кузнечик (*Decticus verrucivorus*) (64% от общего числа насекомых) и майский хрущ (*Melolontha melolontha*) (27%) (Буслаков, Шарилов, 2018). Наименее разнообразными и малочисленными в питании пустельги на севере Московской области были рептилии (3 вида), амфибии (1 вид) и брюхоногие моллюски (1 вид).

1.2. Ширина и степень перекрытия трофических ниш модельных видов птиц-миофагов

Пищевые ресурсы и биотопические предпочтения – важнейшие компоненты экологической ниши хищников (Skierczyński, 2006). Перекрытие экологических ниш по тем или иным параметрам широко использовалось в качестве индикатора конкуренции, хотя сейчас в качестве показателя, характеризующего межвидовые взаимоотношения, чаще используют изменения в степени перекрытия ниш (MacArthur, Levins, 1967; Korpiimäki, 1987; Skierczyński, 2006).

Считается, что межвидовая конкуренция имеет больше значение на высших трофических уровнях (Hairston et al., 1960; Menge and Sutherland, 1976; Schoener, 1982, 1983). Поэтому предполагается, что конкуренция за пищевые ресурсы особенно важна для хищных птиц, так как ведет к расхождению ниш в местах их совместного обитания (Hairston et al., 1960; Korpiimäki, 1987). Тем не менее, ушастая и болотная совы, а также обыкновенная пустельга, симпатрично распространенные на большей части Центральной и Северной Европы, демонстрируют широкую степень перекрытия трофических ниш, как в гнездовой период, так и во внегнездовой (Mikkola, 1983; Korpiimäki, 1987; Cramp, 1995).

Например, на территории Западной Финляндии основу рациона обыкновенной пустельги и ушастой совы составляют серые полевки (53% и 78,9% в пик численности соответственно) (Korpimäki, 1987). Однако ширина трофической ниши пустельги значительно больше (Индекс Левинса $B = 2,85$), чем у ушастой совы ($B = 1,74$), так как в ее спектре питания отмечены такие кормовые объекты, как птицы, насекомые, ящерицы и лягушки. Примечательно, что ширина трофической ниши у обоих видов птиц статистически достоверно увеличивалась в годы с низкой численностью серых полевок и составляла 3,75 – у пустельги и 2,52 – у ушастой совы. Несмотря на то, что в обоих случаях ширина ниши значительно больше у пустельги, степень перекрывания ниш в годы высокой и низкой численности серых полевок составляла 85% и 80% соответственно (Korpimäki, 1987). Кроме того, соседние пары пустельги и ушастой совы характеризуются меньшей степенью перекрытия ниш, чем пары с удаленных территорий. Аналогичные результаты показаны в работе по питанию ушастой совы и обыкновенной пустельги в местах совместного обитания в городской среде (Riegert et al., 2009). Изменчивость степени перекрывания ниш может быть связана не только с динамикой численности основного кормового объекта, но и с динамикой численности потенциального конкурента. М. Чартер и соавторы (2018) показали, что степень перекрывания трофических ниш ушастой совы и обыкновенной сипухи (*Tyto alba*) положительно связан с численностью сипух в гнездовой период. В действительности – это косвенная связь, обусловленная динамикой численности основного вида жертвы – полевки Гюнтера (*Microtus guentheri*). В годы высокой численности полевок Гюнтера численность сипухи также высока и степень перекрывание трофических ниш двух видов сов составляет 80%. В годы снижения численности полевок численность сипух на модельной территории также снижается и, вместе с тем, степень перекрывания трофических ниш, так как ушастые совы переходят на добывания альтернативных видов жертв, например, птиц (Charter et al., 2018).

Меньшая ширина трофической ниши ушастой совы показана в работах по сравнению с другими видами сов. Например, на территории Южной Швеции ширина трофической ниши ушастой совы в три раза меньше, чем ширина трофической ниши серой неясыти (*Strix aluco*) (Nilsson, 1984). Перекрывание трофических ниш у соседних пар ушастой совы и серой неясыти статистически достоверно меньше, чем у удаленных, что соответствует результатам выше приведенных исследований (Korpimäki, 1987; Riebert et al., 2009). В одном из крупных метанализов, посвященных трофическим взаимосвязям совообразных в пределах Скандинавии, Центральной Европы и Средиземноморья, также приведены данные о ширине трофических ниш и их перекрывании (Herrera, Heraldo, 1976). Наибольшая ширина трофической ниши ушастой совы отмечена в странах Скандинавии (Финляндия, Норвегия и Швеция) – 4,32. В Центральной Европе ширина трофической ниши ушастой совы значительно меньше – 2,73. Ширина трофической ниши болотной совы в Центральной Европе меньше, чем у ушастой совы – 1,45. Перекрывание трофических ниш у этих двух видов сов на территории центральной Европы составило 88,6% (Herrera, Heraldo, 1976).

Различные параметры трофической ниши обыкновенной пустельги изучены, прежде всего, по сравнению с другими представителями соколообразных (Falconiformes). Например, в работе по питанию совместно обитающих пустельги и кобчика (*Falco vespertinus*) показана изменчивость степени перекрывания трофических ниш в зависимости от динамики численности основных видов жертв (Tulis et al., 2017). В годы высокой численности обыкновенной полевки перекрывание трофических ниш этих видов было минимальным (32%), так как основу рациона пустельги составляла обыкновенная полевка, а в питании кобчика доминировали беспозвоночные животные, особенно насекомые. В годы низкой численности обыкновенной полевки пустельга переходила на альтернативные корма, в

частности, на насекомых, и степень перекрытия трофических ниш соколов увеличивалась (67%) (Tulis et al., 2017).

2. Влияние сезонных изменений на характер трофических взаимосвязей хищных птиц

Экология питания хищных птиц и млекопитающих, населяющих умеренный пояс, может сильно варьировать в зависимости от различных абиотических факторов, включая сезонность и пространственную структуру среды обитания. Из-за изменчивых погодных условий хищные позвоночные животные сталкиваются с временным сезонным истощением трофических ресурсов и изменением доступности жертв (Romanowski, Żmihorski, 2008). Например, в холодный период многие виды жертв становятся неактивны (беспозвоночные животные, амфибии, рептилии) или совершают миграции (птицы), что в значительной степени обедняет локальные сообщества (Village, 1983). Под воздействием различных метеорологических факторов (сильные осадки, низкая температура) в популяциях основных видов жертв может наблюдаться депрессия численности. Кроме того, неблагоприятные погодные условия могут быть преградой для успешной охоты: жертва может становиться труднодоступной для захвата или требовать большей затраты энергии (North et al., 2000).

Большинство работ по изучению влияния погодных условий на изменение состава питания хищных птиц посвящено зимнему аспекту, так как глубокий снежный покров и низкие температуры могут снизить доступность какого-либо вида жертвы (Canova, 1989; Tome, 1994; Martínez et al., 1998; Rubolini et al., 2003; Tome, 2003; Żmihorski, Rejt, 2007; Romanowski, Żmihorski, 2008; Cullen, Smiddy, 2012; Sharikov, Makarova, 2014; Selçuk et al., 2017). Тем не менее, имеется ряд работ по изменению спектра питания в другие сезоны.

Например, в Центральной Польше проводили анализ изменений спектра питания ушастой совы в осенне-зимний (октябрь-апрель) и в весенне-летний (апрель-сентябрь) периоды (Romanowski, Żmihorski, 2008).

Авторы выявили значительные различия в спектрах питания ушастых сов в эти периоды. В весенне-летний период доля серых полевок, в том числе и обыкновенной полевки, была достоверно выше, чем в осенне-зимний период. Однако в осенне-зимний период значительно увеличивалась доля альтернативной добычи (мышей и птиц). Ширина трофической ниши ушастых сов в осенне-зимний период была больше (Индекс Левинса $B = 1,59$), чем в весенне-летний период (Индекс Левинса $B = 1,25$), что связано с включением в рацион альтернативных видов жертв (Romanowski, Żmihorski, 2008). Переход от потребления полевок к мышам был положительно связан с количеством месячных осадков. Ширина трофической ниши ушастых сов, напротив, отрицательно коррелировала с количеством месячных осадков. Аналогичные результаты относительно сезонного изменения состава питания и ширины трофической ниши ушастых сов показано и в более ранних работах (Tome, 1994).

И. Нильссон (1981) также отмечает значительные отличия в летнем и зимнем спектрах питания ушастых сов. Однако зимнее питание ушастых сов, напротив, включает высокую долю основного кормового объекта – темной полевки, в то время как в летнем питании отмечена высокая доля водяной полевки, лесной мыши и птиц (Nilsson, 1981). Интересно, что автор, несмотря на высокую численность темной полевки, отмечает увеличение ширины трофической ниши именно в летний период, аргументируя это высокой плотностью растительного покрова, снижающей успешность охоты сов. Сходные данные получены при изучении питания ушастой совы в Северо-западной Италии (Bertolino et al., 2001). Ширина трофической ниши в осенний и зимний периоды значительно уже, чем в весенне-летний, что связано с высокой осенней численностью основных видов жертв (Bertolino et al., 2001).

Количество исследований, посвященных сезонным изменениям спектра питания болотной совы, значительно меньше. Однако имеющиеся работы также посвящены сравнению питания в весенне-летний (апрель-август) и

осенне-зимний (сентябрь-март) периоды (Glue, 1977). Так, более 80% весенне-летнего рациона болотных сов на территории Великобритании и Ирландии составляли серые полевки, в то время как в осенне-зимний совы переходили на альтернативные корма, такие как птицы и серая крыса (*Rattus norvegicus*) (Glue, 1977).

Сезонные изменения спектров питания также отмечены на примере других видов. В работе по изучению сезонных изменений спектра питания мохноного сыча (*Aegolius funereus*) приводится не только межсезонная вариабельность питания, но и внутрисезонная (Korpimäki, 1986). Интересно, что в летний период в годы пика численности серых полевок они составляют основу рациона сычей в период с конца марта по вторую половину апреля. Со второй половины апреля доминирующим видом жертвы мохноногих сычей становилась рыжая полевка. Автор предполагает, что такое переключение происходит за счет того, что в начале периода размножения сычи охотятся на открытых территориях, где численность серых полевок высока. Далее в середине периода гнездования сычи в наибольшей степени охотятся в лесах, где основным кормовым объектом становится рыжая полевка (Korpimäki, 1986). Кроме того, отмечено, что ширина трофической ниши мохноногих сычей значительно больше в зимний период, так как птицы переходят на альтернативные корма. Похожая работа проводилась на примере серой неясыти в национальном парке «Гомильшанский лес» на территории Украины (Yatsiuk, Filatova, 2017). Авторы связывают сезонные изменения в питании сов с условиями охоты: численность мелких грызунов в лесах умеренного пояса максимальна зимой и ранней весной, однако в конце весны и летом их численность снижается, что ведет к росту потребления альтернативных видов жертв и, соответственно, увеличению ширины трофической ниши.

Несколько работ по изучению сезонных изменений спектров питания выполнены на примере некоторых соколообразных. Так на территории Западной Финляндии обыкновенная пустельга проявляет себя как миофаг –

более 60% ее рациона представлено мелкими млекопитающими (Korpimäki, 1985). Однако доля тех или иных кормовых объектов может в значительной степени варьировать в разные месяцы в пределах гнездового периода. Так, автор разделяет период гнездования на три временных отрезка: с мая по середину июня – период откладки яиц и инкубации; с середины по конец июня – период вылупления птенцов и первая часть гнездового периода; июль – конец гнездового периода. К концу гнездового периода доля основных кормовых объектов (серых полевок) достоверно снижалась, в то время как доля альтернативных видов жертв (птицы, бурозубки) увеличивалась (Korpimäki, 1985). Относительно сезонной изменчивости спектра питания соколообразных стоит упомянуть работу по питанию степной пустельги (*Falco naumanni*) (Korij, 2007). Согласно результатам, приведенным автором, основу рациона птиц составляют беспозвоночные как в гнездовой, так и во внегнездовой периоды. Доля позвоночных животных в рационе степной пустельги невелика, однако она имеет сезонную изменчивость. Так, доля позвоночных животных в зимний период ниже, чем в период гнездования. Это, вероятно, связано с тем, что позвоночные животные имеют более высокую энергетическую ценность и легче усваиваются птенцами, чем беспозвоночные (Korij, 2007).

Интересно, что сезонные отличия в спектре питания могут отсутствовать при условии высокой численности основного вида жертвы как в летний, так и в зимний период, что было показано на ушастой сове и обыкновенной сипухе (Goszczyński, 1981).

Таким образом, вариативность спектров питания хищных птиц может зависеть от многих биотических и абиотических факторов. Зачастую большинство исследований подтверждают одно из положений оптимальной теории фуражирования (Рукс, 1977, 1984) о том, что хищник расширяет свою трофическую нишу, когда предпочтительных видов пищи становится мало, и сокращает ее, когда их становится много.

3. Изменение спектров питания модельных видов хищных птиц в зависимости от динамики численности основных видов жертв

Обыкновенная пустельга, ушастая и болотные совы – хищники, которые демонстрируют циклические колебания численности, связанные с ежегодными изменениями обилия основных видов жертв – прежде всего, серых полевок (Cramp, 1985). Широко известно, что численность серых полевок подвержена резким колебаниям, вследствие чего спектры питания этих птиц могут значительно варьировать (Village, 1981; Korpimäki, 1991; Tome, 2003). Кроме того, численность полевок может меняться по сезонам, достигая пика численности весной или осенью, или не достигать его вообще (Tome, 2009). Таким образом, причиной сезонных изменений спектров, описанных в предыдущем разделе, могут быть сезонные и годовые флуктуации основных видов жертв.

Например, спектр питания ушастых сов на территории Центральной Словении, действительно, менялся по годам в зависимости от численности обыкновенной полевки (Tome, 2009). В годы низкой численности обыкновенной полевки ее доля в питании сов была минимальной, а доля альтернативных жертв возрастала, тем самым увеличивая ширину трофической ниши. Такие же результаты получены для ушастой совы в более ранних работах (Korpimäki, 1992).

Похожие работы сделаны на примере других хищных птиц, в том числе и пустельге. Так, доля обыкновенной полевки в питании пустельги положительно коррелирует с численностью полевок на модельной территории, однако доля остальных видов жертв в рационе птиц не связана с их численностью в природе (Korpimäki, 1985). Также особый интерес представляет исследование межгодовых изменений спектров питания ушастой и болотной сов, а также пустельги Э. Корпимаки и К. Норрдала (1991). У каждого вида птиц основу рациона составляли серые полевки. Относительная численность серых полевок в разные годы исследования положительно коррелировала с долей полевок в питании каждого вида птиц.

Кроме того, отмечена достоверная тенденция к увеличению долей обыкновенной бурозубки и мелких воробьинообразных птиц в питании пустельги, мышей и птиц в рационе ушастой совы в годы, когда наблюдались спады численности серых полевков.

Исследования, характеризующие взаимосвязь численности основных видов жертв с разнообразием спектров питания хищных птиц, проводились в России на севере Московской области (Шариков и др., 2019). Модельными видами в этих исследованиях также были обыкновенная пустельга, ушастая и болотная совы. На территории Московской области наиболее широкую трофическую нишу имеет обыкновенная пустельга, наименее широкую – болотная сова. В зависимости от этого, численность мышевидных грызунов в наибольшей степени влияла на изменение спектра питания болотной совы (Шариков и др., 2019).

Таким образом, для пустельги, ушастой и болотной совы, динамика численности основных видов жертв является важным фактором, оказывающим влияние на изменение различных параметров трофической ниши. В наибольшей степени изменение численности основных видов жертв оказывает воздействие на виды с наиболее узкой трофической нишей.

4. Изменение спектров питания модельных видов в связи с особенностями их местообитания

Хищники в процессе охоты должны сосредотачивать свои поисковые усилия на тех участках, которые дают наибольший чистый прирост энергии (Tinbergen, 1981; Pyke, 1984). В простейшем случае они избирают для охоты места, где плотность их основного вида жертвы наиболее высокая (Sonerud, 1986). Однако в природе наиболее выгодными в плане кормодобывания не обязательно являются местообитания с высокой плотностью жертв, поскольку доступность добычи в тех или иных местообитаниях может регулироваться различными факторами: биотическими, абиотическими, а также антропогенными (Sonerud, 1986). Например, обилие млекопитающих не является определяющим фактором для выбора ушастой совы той или

иной территории на севере Московской области (Шариков и др., 2019). Однако этот фактор в совокупности с высоким видовым разнообразием жертв является значимым для болотной совы, расширяющей ширину трофической ниши за счет наличия альтернативных видов жертв (Шариков и др., 2009).

Для хищных птиц, питающихся мелкими млекопитающими, такими как полевки, мыши и бурозубки, значимую роль играют микроклиматические характеристики охотничьей территории, непосредственно влияющие на численность и демографические показатели популяции жертв (Sonerud, 1986). Пространственная изменчивость среды обитания также влияет на состав сообществ жертв и доступность отдельных видов (Goszczyński, 1977; Kodzhabashev et al., 2020). Стоит подчеркнуть, что в каждом местообитании с определенным типом растительности, хищники применяют различные оптимальные методы охоты (Wuczyński, 2005). Кроме того, спектры питания хищных птиц относительно пластичны и локальные сдвиги в структуре среды обитания, влияющие на доступность ресурсов, могут привести к изменениям трофических взаимодействий между хищником и жертвой (Hobart, 2019).

Так, в исследовании по влиянию пространственной структуры местообитаний на изменение спектров питания ушастой совы в Центральной Польше авторы анализируют состав питания сов на различных территориях (Romanowski, Zmihorski, 2008). Поскольку ушастые совы охотятся в основном на открытых территориях с низкой растительностью, была рассчитана доля двух основных типов мест обитания: постоянные пастбища (в основном луга) и другие открытые местообитания (заброшенные и пахотные земли) для каждой охотничьей территории. Кроме того, было оценено потенциальное влияние лесных мест обитания на рацион ушастых сов. По результатам исследования, доля лугов с низкой растительностью на охотничьей территории была связана с изменением спектров питания сов. Доля серых полевок в рационе была положительно связана с увеличением

доли лугов с низкой растительностью, в то время как доля мышей в рационе, имела отрицательную связь с этим местообитанием. Доля других открытых территорий не оказала значимого влияния на изменение рациона.

Результаты исследования питания обыкновенной сипухи в Центральной Южной Болгарии показали, что структура среды обитания на отдельных территориях может определять состав питания сов (Milchev, 2015). В то же время, богато структурированный агроландшафт определяет существенные различия в спектрах питания птиц из соседних гнезд. Доля водно-болотных угодий на отдельных территориях положительно коррелирует с шириной трофической ниши и присутствием обитателей водно-болотных угодий в рационе сов. Открытые местообитания оказывали положительное влияние на добычу совами серых полевок, но не значительно влияли на разнообразие состава рационов. Сходные результаты были показаны венгерскими учеными в работе по изучению рациона обыкновенной сипухи в зависимости от структуры ландшафта охотничьих территорий (Szép et al., 2017). Авторы показали положительную корреляцию между разнообразием фауны мелких млекопитающих в питании сов и сложностью ландшафта территорий, на которых охотились птицы. Кроме того, была показана различная взаимосвязь между относительной численностью основных видов жертв и структурой ландшафта охотничьих территорий. Так, относительная численность лесной мыши положительно коррелировала с высокой мозаичностью ландшафта, тогда как численность малой белозубки (*Crocidura suaveolens*), малой куторы (*Neomys anomalus*), полевой мыши и мыши-малютки (*Micromys minutus*) были выше в охотничьих угодьях с более однородным ландшафтом.

Интересно, что на изменения в спектре питания может влиять не только пространственная структура территории. Например, в работе, посвященной анализу охотничьих территорий ушастой совы и пустельги в Швейцарии, показано, что на формирование их спектров питания большое влияние оказывает характер растительности (Aschwanden et al., 2005). Для

охоты птицы предпочитали сенокосные луга, где численность жертв была ниже, чем на прилегающих территориях с более плотной и высокой растительностью. Кроме того, важную роль может играть площадь охотничьей территории (Korimaki, 1985). Так, доля серых полевок в рационе обыкновенной пустельги была значительно ниже у птиц, охотившихся на небольших территориях ($<10 \text{ км}^2$). Доля рыжей полевки в питании была выше у птиц, которые охотились на больших территориях ($>50 \text{ км}^2$). На полях с небольшой площадью обыкновенная пустельга охотилась на птиц значительно чаще, чем на больших территориях, в то время как с насекомыми наблюдалась обратная ситуация. Ширина трофической ниши птиц, охотившихся на небольших территориях, была значительно больше, чем у тех, кто предпочитал для охоты большие пространства (Korimaki, 1985).

Таким образом, пространственная структура, площадь и характер растительности являются значимыми параметрами, определяющими спектр питания хищных птиц и

5. Воздействие хищных птиц на половую структуру основных видов жертв

Традиционно считается, что хищники в основном отлавливают наиболее уязвимых особей в популяции: больных, раненых, неопытных, субдоминантных, а также неполовозрелых или старых (Errington, 1946). К тому же избирательное хищничество возникает, вероятно, из-за совпадения поведенческих особенностей хищника и жертвы (Dickman et al, 1991). Например, хищники могут охотиться в те периоды времени или в тех местах, где встреча с жертвой наиболее вероятна. Более того, считается, что хищник нацелен на отлов наиболее выгодной (profitable) жертвы, то есть той, которую можно поймать с наименьшей затратой энергии, или же с наибольшей энергетической ценностью (Pruke et al, 1977). Интересно мнение о том, что хищники, охотящиеся в засаде, склонны отлавливать крупных и

старых особей. Активно перемещающиеся хищники отлавливают более мелких и молодых жертв (Greene, 1985, 1986). Исследование двух видов сов с разными тактиками охоты на территории Юго-Восточной Бразилии подтверждает данное мнение. Сипуха – активно перемещающийся хищник, отлавливала более мелких и молодых представителей семейства Хомяковые (Cricetidae), чем кроличий сыч (*Athene cunicularia*), использующий стратегию засадной охоты (Bueno, Motta-Junior, 2008). Похожие результаты получены для японской совки (*Otus semitorques*) и длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*), обитающих в лесах Северо-Восточного Китая. Активно перемещающаяся японская совка отлавливала более мелких и молодых грызунов, чем длиннохвостая неясыть, которая использует стратегию засадного хищника (Liang et al., 2016).

Помимо вышеперечисленного, жертва может иметь различную степень уязвимости. У некоторых видов жертв один пол (чаще всего самцы) в большей степени подвержен хищничеству ввиду морфологических и поведенческих особенностей, привлекающих внимание хищника (Tuttle, Ryan 1981, Gwynne 1987). Особи разных возрастов также имеют различную уязвимость для хищника. Например, неполовозрелые особи более уязвимы из-за отсутствия опыта избегания хищника (Lay, 1974). Такое ассортативное хищничество приводит к изменению численности популяции жертвы и ее популяционной структуры (Жигальский, 2002; Жигальский, 2013; Karell et al., 2010).

В настоящее время проблема ассортативного хищничества является весьма актуальной (Balčiauskas, Balčiauskiene, 2014). Большинство исследований сфокусировано на изучении ассортативного отлова хищными птицами, в частности совами, мелких млекопитающих. В основном, при изучении данного вопроса упор делается на исследование полового и размерного состава жертв, отловленных хищными птицами. Реже исследуется возрастной состав жертв и их поведенческие особенности, определяющие риск их гибели.

Определение пола животных, обнаруженных в погадках хищных птиц, ведется на основе полового диморфизма тазовых костей жертв (Dunmire, 1954; Brown, Twigg, 1969; Маяков, Шепель, 1987). В качестве определительных признаков используются следующие параметры: форма лобковой кости, угол, образованной лобковой костью и телом седалищной кости, а также форма наружного края седалищной кости. Кроме того, пол жертвы можно установить по степени развития клювовидного отростка, образованного срастанием лобковой и седалищной костей (Маяков, Шепель, 1987).

Уязвимость того или иного пола объясняется различным поведением самцов и самок в разные периоды. Например, преобладание самцов полевков в питании мохноного сыча (*Aegolius funereus*) во время периода размножения объясняется их высокой активностью и подвижностью в весенний период (Lagerström, Häkkinen, 1978; Korpimäki, 1981; Koivunen et al., 1996). Похожие результаты были получены при изучении элиминации ушастой совой и длиннохвостой неясытью особей узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) (Екимов, 2010). Так, в конце весны и в начале лета в питании сов преобладали самцы. В исследованиях влияния других хищных птиц (обыкновенной пустельги и обыкновенного канюка (*Buteo buteo*)) на смешанное сообщество обыкновенной полевки и малой лесной мыши были получены аналогичные результаты (Halle, 1988). К тому же автор не просто приводит данные о половой структуре жертв, а проводит ее сравнение со структурой особей, отловленных ловушками. В результате работы установлено, что соотношение полов в популяции и в погадках птиц приблизительно одинаковое как для обыкновенной полевки, так и для малой лесной мыши. Также установлено, что доля самцов, как в природной популяции, так и в питании сов превышала долю самок на протяжении как летнего, так и зимнего периодов. Преобладание самцов среди темных полевков, отловленных ловушками и обнаруженных в питании длиннохвостой неясыти, отмечают финские исследователи. Ими же получены такие же

результаты и для рыжей полевки (Karell et al., 2010). В своей работе В.П. Шохрин (2008) указывает на то, хищные птицы отлавливают большую долю самцов лесных мышей, чем самок. Однако среди грызунов других видов, в том числе и полевок преобладающими жертвами являются особи женского пола.

С другой стороны, имеется ряд исследований, по результатам которых в питании сов преобладают самки. Так, К.Н. Ровесмитт (1991) объясняет это тем, что самки более активны в ночное время, и поэтому в большей степени подвержены нападению сов. Особый интерес представляет работа К.Р. Дикмана и соавторов (1991) об ассортиментном добывании сипухой домовых мышей по полу и размерному классу. Авторами установлено, что совы добывают преимущественно неполовозрелых самок. Кроме того, на основании эксперимента авторы объясняют причину такой избирательности отлова по полу и возрасту. Взрослые половозрелые особи вытесняют неполовозрелых животных на территории с редким растительным покровом, где они наиболее подвержены нападению сов. К тому же самки домовых мышей используют открытые пространства чаще, чем самцы, что обуславливает их большую доступность для отлова совами. Также по результатам исследования половой структуры серых полевок в питании болотной совы установлено, что совы отлавливали достоверно больше самок (3,7:1) (Holt, Williams, 1995). Авторы приводят сравнение половой структуры серых полевок в питании болотной совы и в отловах. Так, достоверных отличий при сравнении половой структуры в питании сов и в природной популяции не установлено - среди отловленных зверьков также преобладают самки (3,3:1). Данные о преобладании самок обыкновенной полевки в питании ушастой совы приводит А.И. Шепель (1995). В работе приведен сравнительный анализ половозрастной структуры обыкновенной полевки, идентифицированных в погадках и поедях сов, с половозрастной структурой зверьков, отловленных на линиях во время специальных учетов.

Соотношение полов в учетах примерно 1:1, а среди отловленных совами особей обыкновенной полевки большую часть составляют самки.

Исследование половой структуры узкочерепной полевки в питании ушастой совы в г. Красноярске также показало сезонные различия (Екимов, 2010). В начале весны в питании сов преобладали самки, а поздней весной и в начале лета преобладали самцы. В зимний период отмечалось практически одинаковое соотношение полов. Различия в пропорциях самцов и самок в разные сезоны отмечены в питании сипухи на территории Аргентины (Bellocq, 1998). Так, в зимний период (внегнездовой), совы отлавливали достоверно больше самок грызунов. Однако в весенне-летний период соотношение полов в питании изменилось – совы стали добывать самцов в большей пропорции. Автор объясняет это тем, что в весенне-летний период самки более территориальны, чем самцы, так как проводят почти все время у гнезда с потомством. Самцы, напротив, более подвижны. Однако в зимний период самцы проявляют меньшую двигательную активность, чем самки. В работе И.Р. Тейлора (2009), проведенной на юге Шотландии, в весеннем питании сипухи отмечено значительное преобладание самцов темной полевки. Интересно, что анализ половой структуры жертв проводился не только по результатам разбора погадок, но и на основе материала, собранного из гнезд птиц. И в том, и в другом случае, доля самцов среди жертв была значительно выше доли самок. К тому же соотношение полов у темных полевок в питании сипух в весенний период статистически отличалось от соотношения полов у особей из отловов. В весенний период в отловах доля самок темной полевки была несколько выше доли самцов. Однако в зимний период статистических различий между соотношением полов в питании сов не было установлено.

Кроме ассортиментного отлова жертв по половому признаку, хищные птицы ориентированы на отлов особей определенного размера (Karell et al, 2010). Массу и размер съеденных грызунов устанавливают по промерам длины некоторых скелетных элементов (Потапов, 1989). В основе

реконструкции массы жертв лежит зависимость между длиной костей и массы тела грызуна. Расчеты массы осуществляются по специальным регрессионным уравнениям. При этом используются промеры черепа и нижней челюсти, а также крупных костей поясов конечностей, к примеру, тазовых костей (Потапов, 1989; Dickman et al., 1991; Canova et al., 1999).

К настоящему моменту существует ряд работ по реконструкции массы тела жертв из погадок хищных птиц, в частности сов. Однако имеющиеся данные весьма противоречивы – в одних работах показано, что совы нацелены на отлов мелких особей, в других – более крупных. В обзоре селективной добычи жертв ушастыми совами К. Д. Марти (1976) приводит средние размеры жертв, обнаруженных в погадках сов. Так, в Северной Америке средний размер одной жертвы ушастой совы составил $37,0 \pm 0,13$ г., а в Европе $32,2 \pm 0,12$ г. Говоря об избирательном отлове грызунов хищными птицами интересно отметить работу Е.А. Хиревич (2002). В этой работе автор делает акцент на изучение поведенческих особенностей особей обыкновенной полевки, отлавливаемых ушастой совой. При этом автор приводит обоснование поведенческих реакций зверьков с морфофизиологической точки зрения. Автор подчеркивает, что ушастые совы с большей вероятностью отлавливают особей мелкого размера, характеризующихся низкой плодовитостью и асимметрией неметрических признаков черепа. Эти зверьки выделяются поведенческими реакциями: отсутствием стремления покинуть поле при предъявлении модели совы, низкой активностью, склонностью к совершению спонтанных прыжков и замиранию в вертикальной стойке. Такое поведение привлекает внимание хищных птиц, поэтому вероятность их отлова совами значительно повышается. В работе по изучению избирательной элиминации ушастой совой и длиннохвостой неясытью особей узкочерепной полевки Е.В. Екимов (2010) показал, что совы добывали особей среднего размерного класса с длиной нижней челюсти 14,8-15,2 мм и массой тела 19,4-22,5 г. Изучение размерных характеристик жертв проводилось на примере других видов сов.

Интересное исследование проведено в Западной Финляндии на примере мохноного сыча (Koivunen et al., 1996). Авторы не только определяли среднюю массу жертв сов, но также сравнивали ее с массой животных, отловленных в природных популяциях с помощью ловушек Геро. Основу рациона мохноногих сычей составляли серые полевки (восточноевропейская и темная), рыжая полевка и обыкновенная бурозубка. Особи всех четырех видов, обнаруженные в погадках, были достоверно легче, чем особи, отловленные ловушками. Похожая работа проводилась в Южной Америке на примере магелланова филина (*Bubo magellanicus*) и его основных видах жертв: хомячке Моргана (*Eligmodontia morgani*), южноамериканских полевых хомячков *Akodon longipilis*, *A. xanthorhinus* (Trejo, Guthmann, 2003). Согласно результатам данной работы, совы отлавливали более мелких особей по сравнению с теми, которые попадались в ловушки. Интересно, что данный результат справедлив для всех вышеприведенных видов жертв.

В данном контексте интересно отметить работу финских ученых, посвященную оценке хищничества длиннохвостой неясыти на темную и рыжую полевок по размерному классу, полу и репродуктивному статусу (Karell et al., 2010). Аналогично предыдущим работам, авторы сравнивают размер и половую структуру зверьков, обнаруженных в питании сов и отловленных в природных популяциях. По их результатам, особи темной и рыжей полевок, отмеченные в питании сов, крупнее, чем зверьки из отловов. Примечательно, что особи и в питании, и в отловах имеют достоверные отличия в размерах в разные годы. Так, в год пика численности данных видов грызунов, полевки, отловленные ловушками и обнаруженные в питании сов, были крупнее, чем в год низкой численности. Похожая работа была проведена И. Р. Тейлором (2009) в южной Шотландии на примере сипухи. Было показано, что особи темной полевки из питания сипух достоверно крупнее, чем животные из отловов (средний вес в питании: $29,7 \pm 0,3$, в отловах: $24,3 \pm 0,8$ г). Сходные результаты приведены в работе по изучению избирательного отлова серой неясытью и ушастой совой обыкновенной

полевки в зимний и весенний периоды в Литве (Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014). Авторы отмечают, что совы отлавливали более крупных полевок, по сравнению с особями, изъятыми из природной популяции. К тому же размер зверьков в питании сов отличался по сезонам. Особи обыкновенной полевки в весеннем питании серой неясыти были крупнее, чем в зимнем питании. Также были установлены отличия в размерах жертв в питании разных видов сов. Так, ушастая сова отлавливала достоверно более крупных особей обыкновенной полевки, чем серая неясыть. Отличия в размерных классах жертв в разные сезоны были отмечены в питании Сипухи в Аргентине (Bellocq, 1998). В гнездовой период (весна-лето) сипуха отлавливала достоверно более крупных грызунов, чем во внегнездовой период. Изъятие более крупных особей обыкновенной полевки, чем в природных популяциях, известно не только для совообразных, но и для других хищных птиц. Более крупные зверьки отмечены в питании обыкновенной пустельги и обыкновенного канюка (Halle, 1988).

Однако имеются работы, согласно которым достоверных отличий между размерным классом зверьков в питании сов и в отловах из природных популяций не обнаружено. Например, литовские исследователи приводят данные об отсутствии достоверных отличий в размерах между особями желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) в питании серой неясыти и животными, отловленными в природе (Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014).

Таким образом, спектры питания ушастой и болотной сов, обыкновенной пустельги варьируют в различных частях ареалов. Тем не менее, в большинстве из них эти птицы проявляют себя в качестве миофагов, специализируясь на добыче мелких грызунов. На территории Москвы и Московской области основу рациона этих птиц составляют серые полевки, а именно обыкновенная полевка и полевка-экономка. При этом наибольшую трофическую пластичность среди модельных видов проявляет обыкновенная пустельга. Изменение спектров питания и ширины трофической ниши происходит под воздействием различных экологических факторов. Согласно

большинству исследований, ведущих фактор, влияющий на эти изменения, выявить довольно непросто – ряд авторов придерживается мнения, что это численность основных видов жертв, другие отмечают метеорологические факторы, пространственную структуру охотничьих территорий, внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Кроме того, при изучении особенностей питания хищных птиц все еще остается актуальным вопрос об ассортиментности добывания жертв. Работ, посвященных выявлению половой структуры жертв и воздействию хищников на структуру их популяций немного, а результаты противоречивы.

Поэтому, несмотря на многогранность исследований в области изучения особенностей питания хищных птиц, существует ряд вопросов, требующих более детального рассмотрения.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Место и сроки проведения исследования

Сбор материалов исследования осуществлялся в 2008 по 2020 гг. (участие автора с 2013 гг.) на территории сети заказников «Журавлиная родина», расположенной на севере Подмосковья (Россия, 56°45` с.ш., 37°45` в.д.). Площадь ежегодно обследуемой территории составила 48 км² (Рис.1). Однако в отдельные годы сбор материалов проводился на участках, граничащих с модельной площадкой.

Заказник «Апсаревское урочище» находится на плакоре между двумя реками – Хотчей и Дубной. Большая часть исследуемой территории представлена сельскохозяйственными угодьями, чередующимися с лесными и кустарниковыми участками. Лесные массивы занимают около 5% территорий, имеются многочисленные колки и лесополосы, представленные разновозрастными древесно-кустарниковыми ассоциациями. Сельскохозяйственные угодья занимают большую часть территории заказника – на долю лугов приходится 60%, а пашни занимают около 16%. Луга, находящиеся на территории «Апсаревского урочища» различаются по

длительности существования, происхождению, гидрорежиму, своей истории и интенсивности использования. Пашни заняты преимущественно зерновыми культурами (Щербаков, 2004; Свиридова, 2008; Гринченко и др., 2020).

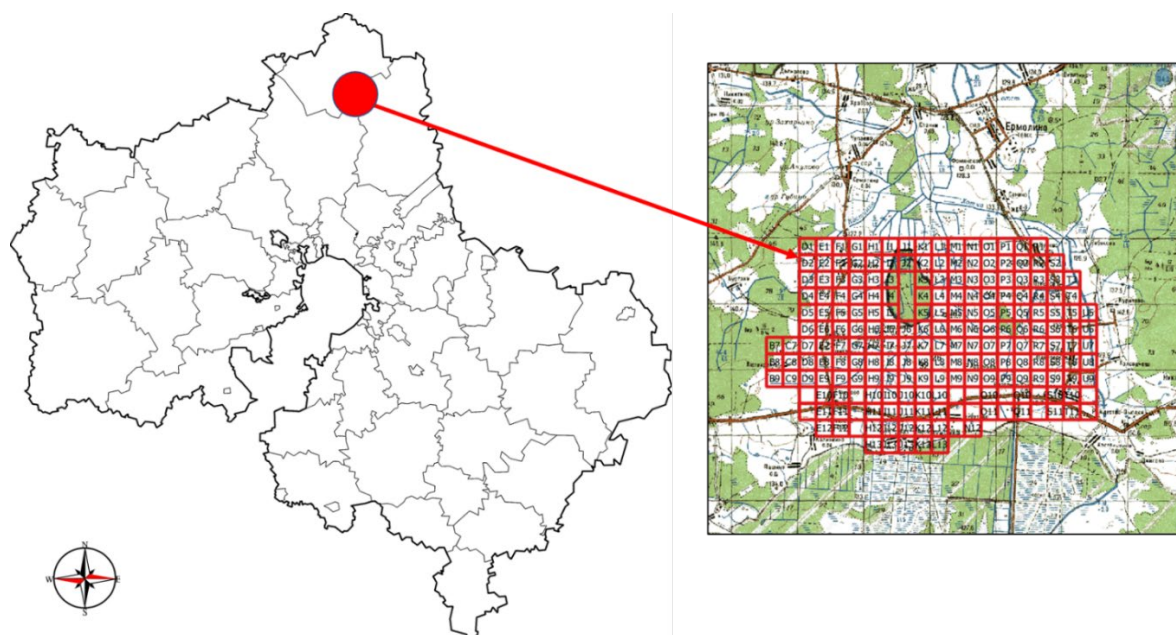


Рисунок 1. Схема модельной территории на Севере Московской области (сторона красного квадрата равна 500 м).

На территории заказника также присутствуют водно-болотные угодья, представленные мелкими озерами, разными типами небольших болот – от верховых и переходных до низовых. Кроме того, вблизи деревень встречаются небольшие болота, искусственные водоемы и сеть мелиоративных каналов.

На характер структуры местообитаний на территории заказника «Апсаревское урочище» значительное влияние оказало природопользование. Активное сельскохозяйственное освоение территорий северного Подмосковья происходило в несколько этапов последние 100-130 лет, в том числе и на территории «Апсаревского урочища» (Гринченко и др., 2020).

Изменения, происходившие на модельной территории в период исследования с 2009 по 2020 гг. можно охарактеризовать следующим образом: сокращение площадей обрабатываемых территорий, рост залесения и заболоченности, изменение структуры сельскохозяйственных земель -

сокращение площади пастбищ и сенокосов (Волков, 2018; Гринченко и др., 2020). Процессы лесообразования и заболачивания участков на территории «Апсаревского урочища» стали значительными факторами, обусловившими рост уникальной мозаичности ландшафта, что, безусловно, имеет большое значение для многих видов животных.

2.2. Погодно-климатические условия в месте проведения исследований

Климат Московской области умеренно континентальный с четко выраженной сезонностью – теплым летом и умеренно холодной зимой. Среднегодовая температура варьирует от 3,5 до 5,8°C. Среднесуточная температура ниже 0°C держится на протяжении 120–135 дней в период с середины ноября по середину-конец марта. Средняя температура самого холодного месяца (январь) -10...-11°C, самого жаркого (июль) +17...+18°C. В самые холодные зимы температура может опускаться до - 54°C. Самая высокая температура в летний период может достигать +39,7 °C. Для зимнего периода (декабрь-февраль) характерны оттепели, возникающие под действием атлантических и средиземноморских (значительно реже) циклонов. Характер летнего периода меняется из года в год также в зависимости от циклональной активности: при ее повышении лето прохладное и влажное, а при действии антициклонов (арктического и тропического) – жаркое и сухое (Расписание погоды, URL: <http://rp5.ru>).

Снежный покров появляется в ноябре, а исчезает в период с середины марта по конец апреля. Постоянный снежный покров устанавливается в конце ноября, его высота варьирует от 25 до 50 см. Среднегодовое количество осадков составляет 500–700 мм, при этом наиболее увлажненными являются северо-западные территории, а наименее увлажненными – юго-восточные.

Материалы по погодным условиям на исследуемой территории были взяты из архива метеостанции № 27402, расположенной в г. Твери, примерно в 110 км от модельной площадки (Расписание погоды, URL: <http://rp5.ru>).

Выбор тверской метеостанции объясняется тем, что в отличие от более близких метеостанций, она расположена, так же, как и наша модельная территория, севернее Клинско-Дмитровской гряды, особенности рельефа которой оказывают воздействие на погодно-климатические факторы на севере Подмосковья.

2.3. Методы сбора и обработки материала

В соответствии с поставленными задачами мы использовали различные методы сбора материала.

2.3.1. Определение численности хищных птиц на модельной территории

Для определения численности и распределения ушастой и болотной сов использовали различные методы регулярных учетов (Шариков, 2016): 1) маршрутный учет с проигрыванием голосов птиц; 2) маршрутные учеты без проигрывания голосов сов, а также 3) точечные учеты.

Протяженность учетных маршрутов с проигрыванием голосов в среднем составляла 5–10 км. Учеты начинались через 1–2 часа после наступления полной темноты и заканчивались в среднем около полуночи. В течение каждого маршрута осуществлялись остановки длительностью от 3 до 5 минут через каждые 300–500 м, на которых производились воспроизведение голосов сов. Проигрывание записей голосов осуществлялось следующим образом: в течение 1 минуты – прослушивание без проигрывания записи, после чего проводится первое проигрывание в течение 1–2 минут; далее – 2 минуты – прослушивание; второе проигрывание (1-2 минуты), 2 минуты прослушивание. В ходе учета регистрировались крики, определялся пол кричащей совы, азимут, расстояние от учетчика до птицы.

Маршрутные учеты без проигрывания голосов птиц отличаются от вышеописанного метода лишь тем, что при их прохождении воспроизведение голосов не проводят. На каждой остановке мы осуществляли только прослушивание криков птиц.

Точечные учеты проводили как с проигрыванием, так и без проигрывания записей голосов птиц. Их основное отличие состояло в том, что учетчики находились на одной точке в течение всего сумеречного времени не перемещаясь.

Для определения численности и пространственного распределения обыкновенной пустельги мы осуществляли регулярные пешие маршруты и автомаршруты на модельной территории, в ходе которых выявляли территории, на которых держались птицы и проводили проверку занятости искусственных гнездовий.

Картирование осуществляли несколько раз за сезон: в период токовой активности (ранней весной), в период насиживания (середина и конец весны), в период выкармливания птенцов и после выхода выводков из гнезда (летом). Для наземногнездящейся болотной совы гнездовыми парами считали те, у которых были обнаружены гнезда, выводки или было отмечено регулярное территориальное поведение на каком-либо участке. Результаты учетов наносили на карты масштабом 1:10 000, расположение гнезд и выводков регистрировали с помощью GPS-приемника. Учеты и стационарные наблюдения были организованы так, что возможность повторного учета одних и тех же пар исключалась.

Всего в работе используются данные по 242 гнездам/выводкам и гнездовым участкам (139 – ушастой совы, 78 – пустельги, 25 – болотной совы), где регулярно осуществлялся сбор материалов по питанию птиц, а также анализ пространственной структуры их охотничьих территорий.

2.3.2. Сбор и обработка материалов по питанию модельных видов

ХИЩНЫХ ПТИЦ

Сбор погадок и остатков жертв ушастой и болотной сов, а также обыкновенной пустельги проводили в гнездовой период с апреля по июль (1–2 раза в месяц) рядом с найденными гнездами сов и жилыми гнездовыми ящиками пустельги. Также мы собирали погадки из самих гнезд и гнездовых

ящиков, а также около обнаруженных присад (радиус каждой обследованной охотничьей территории составлял 500 м). Кроме того, в конце полевого сезона (август – октябрь) из гнезд и гнездовых ящиков мы изымали подстилку с остатками жертв. Собранные материалы по питанию были обработаны в лабораторных условиях по стандартной методике разбора погадок (Галушин, 1982). Погадки и подстилку из гнезд и дуплянок размачивали водой в кювете, отделяя фрагменты костей и перьев позвоночных животных, а также хитиновые фрагменты насекомых от шерсти пинцетами.

Для максимально точного определения видового состава и численности млекопитающих в питании ушастых сов мы использовали две различные методики идентификации – по краниальным и посткраниальным элементам. Для определения жертв по краниальным элементам использовали определители Б.С. Виноградова и И.М. Громова (1952) и Б.С. Громова, М.А. Ербаевой (1995). В качестве посткраниальных элементов для определения видовой принадлежности жертв использовали тазовые кости, которые идентифицировали с помощью специальной статьи-определителя (Маяков, Шепель, 1987). Определение птиц велось по остаткам клюва и перьям с использованием орнитологической коллекции кафедры зоологии и экологии МПГУ. Определение насекомых велось по хитиновым остаткам с привлечением специалистов-энтомологов.

Также проводились попытки точной идентификации видов-двойников обыкновенной полевки методом анализа данных по участку гена цитохром С оксидазы (Лисовский и др., 2010). Однако размера выборки было недостаточно для того, чтобы утверждать о преобладании на модельной территории обыкновенной или же восточно-европейской полевки. Поэтому материалы по видам-двойникам обыкновенной полевки были объединены ввиду сложности их определения.

После того, как все останки жертв по возможности были определены до вида или до более крупного таксона, полученные данные заносились в

таблицы для последующего анализа и сравнения. Всего было определено 8902 жертв в питании трех модельных видов птиц (примерно 2583 погадки ушастой совы (5166 жертв); 1757 погадок пустельги (3514 жертв); 111 погадок болотной совы (222 жертвы).

Ширину трофической ниши рассчитывали с помощью индекса Левинса, где p_i - доля i -того вида в рационе (Levins, 1968):

$$B = \frac{1}{\sum_i p_i^2}$$

Индекс Левинса варьирует от 1 (самая узкая трофическая ниша), до n - максимального количества категорий жертв (максимально возможная ширина трофической ниши).

Для оценки перекрытия трофических ниш модельных видов птиц использовали индекс Пианки (Pianka, 1973), где P_a - доля добычи "а" в рационах видов "i" и "j":

$$Oa = \sum (P_{ia}P_{ja}) / \sqrt{(\sum P_{ia}^2)(\sum P_{ja}^2)}$$

Биомассу млекопитающих, обнаруженных в питании модельных видов, рассчитывали, как произведение количества съеденных особей на среднюю массу зверьков, отловленных на модельной территории. Данные для расчета биомассы птиц были взяты из литературы и открытых источников (URL: <https://erbirds.ru>).

2.3.3. Определение относительной численности, половой и размерной структуры основных видов жертв на модельной территории

Для оценки относительной численности и выявления размерной и половой структуры основных видов жертв ушастой совы на модельной территории мы проводили отловы мелких млекопитающих.

Каждый год осуществляли две серии отловов: весной, в начале периода гнездования сов (апрель), и летом (июнь), в период завершения их гнездования. Отловы грызунов проводили в 8–14 различных местообитаниях вблизи гнезд/гнездовых ящичков модельных видов птиц, где производился сбор погадок. Изъятие грызунов из природной популяции осуществляли по стандартной методике с использованием ловушек Геро (Наумов, 1963). В каждом местообитании ловушки были расположены в линии по 25 штук с интервалом 5 метров. В качестве приманки был использован черный хлеб, смоченный в растительном масле. Лишь в 2017 году в двух ключевых местообитаниях количество ловушек в линиях увеличили до 50 штук с целью увеличения выборки по двум видам-доминантам р. *Microtus*. Расставленные линии проверялись ежедневно в течение трех суток. Всего за период исследования с 2008 по 2020 гг. отработано 25 841 ловушко-суток (л/с).

У отловленных грызунов устанавливали видовую принадлежность, определяли пол, возраст и вес. Всего было отловлено 1882 особи мелких млекопитающих, из которых: 188 особей видов-двойников обыкновенной полевки и 206 особей полевки-экономки.

2.3.4. Определение половой и размерной структуры основных видов жертв в питании ушастой совы

Определение пола видов-двойников обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании модельных видов хищных птиц проводили на основе полового диморфизма костей таза (Dunmire, 1954; Brown, Twigg, 1969). В качестве определительных признаков использовали форму лобковой кости и угла, образованного ею с телом седалищной кости, форму наружного края тела седалищной кости, а также степень развития клювовидного отростка (Маяков, Шепель, 1987). Для более точного определения нами была создана эталонная коллекция тазовых костей разных видов грызунов, встречающихся в питании модельных видов, на основе собственного полевого материала.

Костные элементы в погадках хищных птиц и сов имеют различную сохранность, которая может зависеть от различных факторов: от типа кости,

от возраста и пола съеденной особи, от интенсивности пищеварения того или иного вида (Sharikov et al., 2018). Так, сохранность тазовых костей в питании обыкновенной пустельги и болотной совы была низкой, поэтому половую структуру жертв в питании мы определяли только у ушастой совы.

В качестве критерия оценки размерных характеристик жертв мы использовали массу тела (г). Для реконструкции массы съеденных грызунов мы использовали регрессионное уравнение, описывающее зависимость между длиной тела тазовой кости L (мм) и массой тела зверька W_b (г) (Потапов и др., 1989):

$$W_b = 10^{(0.062L+0,336)}$$

Для проверки достоверности значений, полученных при использовании данной формулы, производился отлов двух основных видов жертв – полевки-экономки и видов-двойников обыкновенной полевки с последующим взвешиванием каждого зверька. После этого из тушек отловленных зверьков изымались тазовые кости, с последующим измерением их длины. Длину таза измеряли штангенциркулем от краниального конца подвздошной кости до каудального конца седалищной кости. Далее полученные значения подставляли в формулу.

Обломки тазовых костей (кости без эпифиза) не использовались в анализе. Всего нами реконструирована масса 1273 особи основных видов жертв в питании ушастой совы.

2.3.5. Методы описания местообитания модельных видов хищных птиц

Для анализа структуры местообитания охотничьей территории каждой пары птиц использовали участок радиусом 500 м от гнезда, где ранее была зафиксировано охотничье поведение птиц (Martínez, Zuberogoitia, 2004). Для описания структуры каждой охотничьей территории мы использовали пространственные данные, полученные с сайта Геологической службы США «USGS» (USGS: U.S. Geological Survey, 2019). Мы использовали многоканальные снимки со спутников Landsat 4–5, 7 и 8. Для каждого года

использовался один снимок, сделанный в весенний период (преимущественно апрель). Если качество снимка за апрель было низкое, использовали снимок за май, затем за июнь и в последнюю очередь за март. Для тех лет, когда качество снимков было низким за весь весенний период, мы использовали снимок соседнего года, так как предполагалось, что за год не происходило существенных изменений растительности. Пространственные данные обрабатывали в программе «QGIS 3.14» (QGIS, 2020) в модуле «Semi-Automatic Classification Plugin» (Semi-automatic-classification-plugin, 2020).

В зависимости от характеристик каждого спутника в указанном модуле мы выбирали определенный набор каналов и длину волны для идентификации программой верного спектра отражения света. Каналы света обрабатывались с помощью функции «Atmospheric correction DOS1» для того, чтобы преобразовать исходные значения яркости (DN) в значения коэффициента отражения (convert/correct DN to reflectance). После этого использовали функцию, повышающую качество снимков «Pansharpening» для Landsat 7 и 8. Далее обрезали каналы космоснимка согласно площади модельной территории и объединяли в единое растровое изображение. Мы выбрали RGB=432 (зеленый, красный и ближний инфракрасный каналы) в качестве цветного композита изображения.

Каждый тип структуры местообитания был определен как отдельный макроклас. Для каждого макрокласа был создан тренировочный полигон, представляющий собой набор обучающих пикселей или ROI, как наиболее типичная площадь растительности с использованием специального вегетационного индекса NDVI. Мы выделили всего 5 макрокласов: первый включает сплошные лесные массивы; второй – поля, зарастающие кустарниками, ивняки и лесополосы; третий – включает травянистую растительность; четвертый – территории, лишенные растительности (пашни и часть дорог); пятый класс включал редкие местообитания, облака, тени и

ошибки космоснимка. Населенные пункты были обрисованы вручную, так как программа не классифицировала их автоматически.

Растительность классифицировали с помощью специального алгоритма «Spectral Angle Mapping» с пороговым значением 0,0. В результате мы получали один растровый слой, который содержал 5 классов растительности. Для оценивания точности классификации использовали функцию «Assurasy». Точность классификации варьировала в пределах от 83 до 100%. Согласно литературным источникам, классификация считается точной при значениях более 80% (Congedo, 2014).

Для того, чтобы исключить маленькие площади классов, полученную растровую классификацию генерализовали с помощью алгоритма «Classification sieve» с объединением пикселей по 4 и пороговым значением 12. После этого генерализованный растр конвертировали в векторную графику. После получения векторных файлов их преобразовывали инструментом QGIS «Исправление геометрии».

Для каждой охотничьей территории птиц мы определили общую площадь каждого типа местообитания (m^2). Кроме того, для каждой охотничьей территории рассчитали коэффициент ландшафтной гетерогенности (K), путем сравнения фактических и средних площадей фрагментов каждого типа растительности (Виноградов, 1998):

$$K = \frac{m}{m - 1} \left[1 - \sum_{i=1}^n \left(\frac{S_i}{S} \right)^2 \right],$$

где S – общая площадь участка, S_i – площадь контуров i -класса растительности, m – количество классов растительности.

На каждой охотничьей территории было идентифицировано наличие/отсутствие дорог (асфальтированных или грунтовых) и воды (мелкие озера, искусственные водоемы, мелиоративные каналы).

2.4. Методы математической обработки данных

2.4.1. Анализ межсезонных и индивидуальных изменений спектров питания модельных видов птиц

Для сравнения доли основных видов жертв в питании модельных видов птиц в весенние и летние месяцы мы использовали метод построения обобщенных линейных моделей (GLM) с logit link функцией и пуассоновским распределением. Для построения модели мы использовали специальный пакет lme4 (Bates et al., 2016) в программе R (версия 3.6.1; R Core Team, 2012). В качестве зависимой переменной была доля основных видов жертв и ширина трофической ниши (В). В качестве независимых переменных мы использовали вид серых полевков (обыкновенная полевка, полевка-экономка), а также месяц (апрель, май, июнь). Для каждого модельного вида строилась отдельная модель по вышеописанному типу. Далее для сравнения доли обыкновенной полевки и полевки-экономки в разные месяцы мы использовали пост-хок тест (РНТ, тест Тьюки). Для выполнения сравнения с помощью пост-хок теста мы использовали специальный пакет lsmeans (Lenth & Lenth, 2018) в программе R (версия 3.6.1; R Core Team, 2012).

Для установления взаимосвязи между степенью перекрытия трофических ниш разных пар модельных видов и расстоянием между гнездами мы использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) в программе STATISTICA 10 (StatSoft, Inc., 2011).

2.4.2. Оценка взаимосвязи численности основных видов жертв и метеорологических факторов с шириной трофической ниши

Для установления взаимосвязи между шириной трофической ниши (В) модельных видов хищных птиц с весенней и летней относительной численностью основных видов жертв, метеорологическими факторами (средняя температура ($^{\circ}\text{C}$) и среднего количества осадков (мм) за весенние и

летние месяцы), также использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмана (r_s) в программе STATISTICA 10 (StatSoft, Inc., 2011).

2.4.3. Оценка влияния пространственной структуры охотничьих местообитаний на спектры питания модельных видов птиц

Для анализа влияния различных факторов на изменение спектров питания модельных видов мы использовали технику машинного обучения, так как она отличается от традиционной подгонки модели, где параметры часто оцениваются на основе предположения о линейных и аддитивных отношениях, например, логистической регрессии. Подход, который мы использовали, предполагает, что отношения между зависимой переменной и предикторами являются сложными, и определяет относительную важность различных предикторов, включая нелинейные и интерактивные связи (Elith et al. 2008).

Для построения моделей мы использовали пакет `gbm` «Generalized Boosted Regression Models» (Version 2.1.3, Ridgeway, 2007) в программе R (version 3.6.1, R Core Team 2012). В окончательных настройках модели использовалась фракция упаковки 0,5 и скорость обучения 0,005 для построения не менее 2000 деревьев (Elith et al. 2008).

В первой модели в качестве зависимой переменной была доля обыкновенной полевки в питании модельных видов хищных птиц. В качестве количественных предикторов использовались процент кустарников, лугов, сельскохозяйственных угодий, лесов, деревень, коэффициент ландшафтной неоднородности (K) на охотничьих территориях, а также численность обыкновенной полевки. Места, не подходящие под данную классификацию, использовались как отдельный предиктор под названием «другие элементы местообитания». В качестве качественных предикторов использовали наличие/отсутствие канав и дорог, а также вид птицы.

Для второй модели в качестве зависимой переменной использовали долю полевки-экономки в питании модельных видов птиц. В качестве

предикторов использовались те же параметры структуры охотничьих территорий, численность полевки-экономки на них, а также вид птицы.

В третьей модели в качестве зависимой переменной выступал индекс Левинса (В), а в качестве предикторов все те же характеристики охотничьих территорий, численность двух основных видов жертв на них и вид птицы.

2.4.4. Анализ половой и размерной структуры жертв

в питании ушастой совы

Проверка достоверности значений массы жертв, реконструированной по формуле (Потапов и др., 1989) проводилась с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney U-Test) в программе STATISTICA 10 (StatSoft, Inc., 2011). При этом массу полевок, полученную при взвешивании животных, сравнивали с их массой, реконструированной по формуле.

Для сравнения размерных и половых характеристик жертв из питания ушастых сов с характеристиками жертв, изъятых из природной популяции, также использовали метод построения обобщенных линейных смешанных моделей General Linear Mixed Model (GLMM) с logit link функцией и пуассоновским распределением. Для построения модели мы использовали специальный пакет lme4 (Bates et al., 2016) в программе R (версия 3.6.1; R Core Team, 2012). В качестве зависимой переменной была масса серых полевок (г). В качестве независимых переменных мы использовали способ отлова (совами или ловушками), вид полевок и их пол. Кроме того, в дополнение к указанным выше независимым переменным год исследования был включен как случайный фактор из-за разного количества линий отлова в период с 2016 по 2020 годы.

Для сравнения парных характеристик основных видов жертв (масса разных видов полевок, масса полевок разного пола в питании и в отловах) мы использовали пост-хок тест (РНТ, тест Тьюки). Для выполнения сравнения с

помощью пост-хок теста мы использовали специальный пакет lsmmeans (Lenth & Lenth, 2018) в программе R (версия 3.6.1; R Core Team, 2012).

ГЛАВА 3. СПЕКТРЫ ПИТАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ХИЩНЫХ ПТИЦ

В период исследования с 2008 по 2020 гг. на модельной территории в питании ушастой совы были отмечены представители всех классов позвоночных животных, а также некоторые беспозвоночные. Основу рациона составляют млекопитающие, на долю которых приходится более 97% (по встречаемости) и 99,5% (по биомассе) (Табл.1).

Таблица 1. Соотношение численности жертв и биомассы позвоночных животных в питании ушастой совы на территории Северного Подмосковья в 2008-2020 гг.

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
MAMMALIA	5049	97,7	4786	161924	99,5
Lipotyphla	28	0,54	26	416	0,25
<i>Talpa europaea</i>	3	0,06	3	249	0,15
<i>Sorex araneus</i>	13	0,25	13	123	0,07
<i>Sorex caecutiens</i>	3	0,06	3	24	0,01
<i>Sorex minutus</i>	3	0,06	3	11	0,01
<i>Sorex minutissimus</i>	4	0,08	4	10	0,01
<i>Sorex sp.</i>	2	0,04	-	-	-
Rodentia	5020	97,2	4759	161393	99,2
<i>Sicista betulina</i>	24	0,46	24	264	0,16
<i>Myodes glareolus</i>	42	0,81	42	862	0,52
<i>Microtus arvalis</i>	1817	35,17	1817	44590	26,90
<i>Microtus agrestis</i>	51	0,99	51	1568	0,95
<i>Microtus oeconomus</i>	2696	52,19	2696	114109	68,84
<i>Microtus sp.</i>	226	4,37	-	-	-
<i>Apodemus agrarius</i>	64	1,24	64	1184	0,71
<i>Sylvaemus uralensis</i>	21	0,41	21	405	0,24
<i>Micromys minutus</i>	38	0,74	38	304	0,18
<i>Mus musculus</i>	2	0,04	2	44	0,03
<i>Rattus norvegicus</i>	4	0,08	4	1060	0,64
Muridae	35	0,68	-	-	-
Carnivora	1	0,02	1	115	0,07
<i>Mustela nivalis</i>	1	0,02	1	115	0,07

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
AVES	39	0,8	11	843	0,5
<i>Columba livia</i>	1	0,02	1	265	0,16
<i>Alauda arvensis</i>	1	0,02	1	38	0,02
<i>Bombycilla garullus</i>	1	0,02	1	62	0,04
<i>Erithacus rubecula</i>	1	0,02	1	19	0,01
<i>Turdus pilaris</i>	4	0,08	4	410	0,25
<i>Parus major</i>	2	0,04	2	35	0,02
<i>Carduelis flammea</i>	1	0,02	1	14	0,01
Passeriformes	28	0,54	-	-	-
SERPENTES	3	0,06	-	-	-
<i>Lacerta sp.</i>	2	0,04	-	-	-
SERPENTES (Indef)	1	0,02	-	-	-
AMPHIBIA	7	0,14	-	-	-
PISCES	40	0,8	-	-	-
INSECTA	27	0,52	-	-	-
Orthoptera	3	0,06	-	-	-
<i>Decticus verrucivorus</i>	1	0,02	-	-	-
<i>Tettigonia cantans</i>	2	0,04	-	-	-
Coleoptera	24	0,46	-	-	-
Melolontha	24	0,46	-	-	-
MOLLUSCA	1	0,02	-	-	-
<i>Nesovitrea hammonis</i>	1	0,02	-	-	-
ВСЕГО	5166			165764	
Индекс Левинса (В)	2,5				

Это подтверждает ранее полученные данные о том, что ушастая сова является типичным миофагом (Mikkola, 1983; Приклонский, Иванчев, 1993; Cramp, 1995; Birrer, 2009). Среди млекопитающих ушастые совы добывали представителей трех отрядов – грызунов (Rodentia), насекомоядных (Lipotyphla) и хищных (Carnivora). Грызуны составляют основу рациона ушастых сов, их доля составляет 97,2% от общего числа жертв и 99,2% от всей биомассы добычи (Табл. 1).

Среди грызунов в питании ушастых сов отмечено 10 видов: виды-двойники обыкновенной полевки, полевка-экономка, темная полевка, рыжая полевка, малая лесная мышь, полевая мышь, домовая мышь (*Mus musculus*), мышь-малютка, серая крыса, лесная мышовка (*Sicista betulina*). Основным

кормовым объектом в питании ушастой совы, как по численности, так и по биомассе была полевка-экономка, доля которой составляет 52,2% и 68,8% соответственно. На втором месте – виды-двойники обыкновенной полевки - 35,2% (по встречаемости) и 26,9% (по биомассе). Приведенные данные в полной мере согласуются с результатами предшествующих работ. Так, в пределах евроазиатской части ареала основу рациона ушастой совы составляют представители рода серых полевок (Mikkola, 1983; Cramp, 1995). В годы благоприятные по кормовым условиям, доля серых полевок в питании ушастой совы может достигать до 100% (Korpimäki, Norrdahl, 1991; Волков и др., 2009; Шариков и др., 2009). Кроме того, на территории Московской области, в частности и на севере Подмосковья, серые полевки также являются основным кормовым объектом ушастой совы (Шариков и др., 2009). Согласно исследованиям, проведенным на территории северного Подмосковья в 1999–2007 гг., обыкновенная полевка являлась доминирующим видом в рационе сов, ее доля доходила до 94,2% (Шариков и др., 2009). Тем не менее, в годы проведения нашего исследования, ее место в рационе заняла более крупная полевка-экономка, а обыкновенная полевка перешла в разряд субдоминанта, хотя их соотношение в питании сов варьировало по годам.

Кроме того, в рационе ушастой совы было отмечено 5 видов представителей отряда насекомоядных: обыкновенный крот (*Talpa europaea*), обыкновенная, средняя (*S. caecutiens*), малая (*S. minutus*) и крошечная (*S. minutissimus*) бурозубки. Однако доля всех насекомоядных составила всего 0,5% от всего рациона по численности и 0,3% по биомассе. Незначительная роль насекомоядных в спектре питания этого вида отмечена в большинстве исследований (Cramp, 1995; Birrer, 2009). Наибольшая роль представителей насекомоядных установлена в питании сов на территории Северной Америки, а наименьшая – на территории Центральной Европы, где их доля составляет менее 0,7% (Birrer, 2009). На территории Москвы и Московской

области доля насекомоядных в рационе ушастой совы также незначительна (Шариков и др., 2009).

Единственным представителем отряда хищные в рационе ушастой совы была обыкновенная ласка (*Mustela nivalis*), которая лишь однажды была найдена в сборах.

Птицы не играют существенной роли в питании ушастой совы, их доля, как по встречаемости, так и по биомассе составляет менее 1% (Табл.1). Согласно литературным источникам, доля птиц в рационе ушастой совы может значительно варьировать. С. Биррер (2009) в масштабном обзоре состава питания ушастой совы приводит данные о том, что птицы занимают второе место в рационе. На территории Московского региона доля птиц не превышает 12%, а в годы предыдущих исследований на нашей модельной территории их доля составила 2,2% (Шариков и др., 2009).

Интересно, что такой же процент по численности, как и птицы, в питании ушастой совы занимают представители класса Лучеперые рыбы (Actinopterygii), доля которых составляет – 0,8%. Костные элементы рыб, относящихся к семейству карповых (Cyprinidae), были обнаружены в 2014 и 2016 годах, причем эти находки не были случайными (Sharikov et al., 2018). Остатки рыб были обнаружены в 4 сборах под двумя гнездами ушастой совы в 2014 году и в 12 сборах у шести гнезд – в 2016 году. Доля рыб в питании ушастой совы в 2014 году составила 3,8 % от всего спектра (7 особей). В 2016 году доля рыб составила 3,5 % (31 особь). Мы предполагаем, что относительно высокая доля рыбы в рационе ушастой совы была связана с ее доступностью для птиц в определенные годы. Так, в годы, когда рыбы были зарегистрированы в питании сов, в середине весны было мало осадков одновременно с высокими весенними температурами воздуха. Такое сочетание погодных условий привело к частичному осушению канав и мелководных прудов вблизи гнезд и, как следствие, рыба стала доступной для ловли ушастыми совами – как непосредственно, так и в виде падали. В 2019 и 2020 годах в питании ушастой совы встречи рыб были единичны.

Согласно литературе, рыбы в питании ушастой совы отмечались крайне редко (Tinbergen, 1933; Uttendbrfer, 1952). Прежде всего, это были единичные регистрации при анализе больших сборов по питанию, в которых также были отмечены представители семейства карповых – сазан (*Cyprinus carpio*) и обыкновенная плотва (*Rutilus rutilus*). Важно отметить, что наша находка рыб среди жертв ушастой совы является первой, показывающей, что такие жертвы могут встречаться в питании достаточно регулярно, одновременно у разных особей и в разные годы.

Вклад представителей классов Амфибии (Amphibia) и Рептилии (Reptilia) также не значителен и составляет 0,1% по численности соответственно. Амфибии и рептилии являются случайными жертвами в рационе ушастой совы, что соответствует большинству известных литературных источников (Mikkola, 1983; Cramp, 1995; Birrer, 2009; Шариков и др., 2009).

Среди беспозвоночных животных отмечены насекомые (Insecta) и моллюски (Mollusca), доли которых в рационе незначительны и составляют 0,5% и 0,02% (по встречаемости) соответственно. Среди насекомых в питании ушастой совы было отмечено всего три вида: серый кузнечик, певчий кузнечик (*Tettigonia cantans*) и майский хрущ (р. Melolontha).

Спектр питания болотной совы на модельной территории включает представителей двух классов позвоночных животных – млекопитающих и рептилий, а также беспозвоночных, представленных насекомыми. Основой рациона болотной совы являются мелкие млекопитающие, среди которых отмечены только представители отряда Грызуны, их доля составляет 98,2% от общей численности жертв и 100% по биомассе (Табл. 2). Болотная сова, так же, как и ушастая, является ярким представителем миофагов, что соответствует большинству литературных источников (Mikkola, 1983; Cramp, 1995; Дупал, Чернышов, 2018). Всего в спектре питания отмечено пять видов грызунов: виды-двойники обыкновенной полевки, полевка-экономка, темная полевка, рыжая полевка и малая лесная мышь. В рационе болотной совы так

же значительную роль играют представители рода серых полевков (Птушенко, Иноземцев, 1968; Glue, 1977a; Cramp, 1995).

Таблица 2. Соотношение численности жертв и биомассы позвоночных животных в питании болотной совы на территории Северного Подмосковья в 2008-2020 гг.

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
MAMMALIA	218	98,2	216	7037	100
Rodentia	218	98,2	216	7037	100
<i>Myodes glareolus</i>	2	0,9	2	41	0,6
<i>Microtus arvalis</i>	112	50,5	112	2749	39,1
<i>Microtus agrestis</i>	2	0,9	2	62	0,9
<i>Microtus oeconomus</i>	98	44,1	98	4148	58,9
<i>Microtus sp.</i>	2	0,9	-	-	-
<i>Sylvaemus uralensis</i>	2	0,9	2	39	0,5
SERPENTES	1	0,5	-	-	-
<i>Lacerta sp.</i>	1	0,5	-	-	-
INSECTA	3	1,4	-	-	-
Orthoptera	2	0,9	-	-	-
<i>Tettigonia cantans</i>	2	0,9	-	-	-
Coleoptera	1	0,5	-	-	-
Melolontha	1	0,5	-	-	-
ВСЕГО	222			7037	
Индекс Левинса (В)	2,2				

Так, виды-двойники обыкновенной полевки составляют основу рациона болотной совы на модельной территории: 50,5% по численности. Полевка-экономка является вторым по значимости видом в питании, ее доля составляет 44,1% от общего количества жертв в рационе. Однако по биомассе в рационе болотной совы первое место, напротив, занимает более крупная полевка-экономка (68,8%) (Табл. 2). Наши результаты соответствуют данным, полученным в предыдущих работах на территории Московской области (Птушенко, Иноземцев, 1968). Кроме того, в ранних работах по изучению спектра питания болотной совы на севере Подмосковья также показана значимая роль видов-двойников обыкновенной полевки, их

доля составляла 84,3% (Шариков и др., 2016). Остальные виды грызунов не вносили значимый вклад в рацион болотной совы, их можно отнести к случайным жертвам, доля которых составила 0,9%.

Помимо млекопитающих в спектре питания болотной совы единично отмечена ящерица рода *Lacerta*. Рептилии не играют значимой роли в рационе этого вида и относятся к категории случайных кормовых объектов, что также соответствует большинству литературных источников (Птушенко, Иноземцев, 1968; Glue, 1977; Cramp, 1995).

Роль беспозвоночных животных в спектре питания болотной совы также не велика, их доля составляет 1,4%. Среди беспозвоночных животных отмечены певчий кузнечик и майский хрущ, что соответствует ранее полученным данным на территории «Журавлиной родины» (Шариков и др., 2016).

Спектр питания обыкновенной пустельги в пределах ее ареала характеризуется широкой пластичностью и может варьировать от специализации на мелких млекопитающих до ярко выраженной полифагии (Ермолаев, 2015; Orihuela-Torres et al., 2017). На территории северного Подмосковья в спектре питания пустельги нами отмечены млекопитающие, птицы, амфибии и рептилии, а также насекомые и моллюски. Мы рассчитали относительную численность всех кормовых объектов в рационе, однако биомасса была рассчитана только для позвоночных животных в связи с невозможностью ее расчета для представителей беспозвоночных (Табл. 3).

Среди млекопитающих отмечены представители отрядов грызунов, насекомоядных и хищных, на долю которых в совокупности приходится 60,7% по численности. Наибольший вклад в рацион пустельги вносят грызуны, их доля составляет 59,4% по численности и 96,9% по биомассе относительно биомассы всех позвоночных животных. Всего в питании пустельги мы отметили 10 видов грызунов: виды-двойники обыкновенной полевки, полевка-экономка, темная полевка, рыжая полевка, малая лесная

мышь, полевая и домовая мыши, мышь-малютка, лесная мышовка, серая крыса.

Таблица 3. Соотношение численности жертв и биомассы позвоночных животных в питании обыкновенной пустельги на территории Северного Подмосковья в 2008-2020 гг.

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
MAMMALIA	2134	60,7	1540	50439	99,1
Lipotyphla	47	1,34	35	833	1,63
<i>Talpa europaea</i>	7	0,20	7	581	1,14
<i>Sorex araneus</i>	25	0,71	25	237	0,46
<i>Sorex caecutiens</i>	1	0,03	1	8	0,02
<i>Sorex minutus</i>	2	0,06	2	7	0,01
<i>Sorex sp.</i>	12	0,34	-	-	-
Rodentia	2086	59,36	1504	49341	96,92
<i>Sicista betulina</i>	4	0,11	4	44	0,09
<i>Myodes glareolus</i>	4	0,11	4	82	0,16
<i>Microtus arvalis</i>	685	19,49	685	16810	32,99
<i>Microtus agrestis</i>	4	0,11	4	123	0,24
<i>Microtus oeconomus</i>	740	21,06	740	31321	61,47
<i>Microtus sp.</i>	549	15,62	-	-	-
<i>Apodemus agrarius</i>	30	0,85	30	555	1,09
<i>Sylvaemus uralensis</i>	11	0,31	11	212	0,42
<i>Micromys minutus</i>	20	0,57	20	160	0,31
<i>Mus musculus</i>	3	0,09	3	12	0,02
<i>Rattus norvegicus</i>	3	0,09	3	66	0,13
Muridae	17	0,48	1		
Rodentia (indef)	16	0,46	-	-	-
Carnivora	1	0,03	1	265	0,52
<i>Mustela nivalis</i>	1	0,03	1	265	0,52
AVES	43	1,22	14	333	0,65
<i>Calidris alpina</i>	1	0,03	1	59	0,12
<i>Alauda arvensis</i>	3	0,09	3	114	0,22
<i>Saxicola rubetra</i>	4	0,11	4	76	0,15
<i>Turdus sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Regulus regulus</i>	1	0,03	1	6	0,01
<i>Parus major</i>	2	0,06	2	35	0,07
<i>Parus caeruleus</i>	1	0,03	1	12	0,02
<i>Carduelis carduelis</i>	1	0,03	1	17	0,03
<i>Spinus spinus</i>	1	0,03	1	14	0,03
Passeriformes	21	0,60	-	-	-

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
AVES (Indef)	6	0,17	-	-	-
SERPENTES	36	1,02	8	120	0,24
<i>Lacerta vivipara</i>	2	0,06	2	30	0,06
<i>Lacerta agilis</i>	6	0,17	6	90	0,18
<i>Lacerta sp.</i>	28	0,80	-	-	-
AMPHIBIA	5	0,14	1	18	0,04
<i>Rana lessonae</i>	1	0,03	1	18	0,03
Ranidae (Indef)	4	0,11	-	-	-
INSECTA	1294	36,82	-	-	-
Orthoptera	780	22,20	-	-	-
<i>Decticus verrucivorus</i>	772	21,97	-	-	-
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Tettigonia cantans</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Tettigonia sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Metrioptera sp.</i>	2	0,06	-	-	-
Coleoptera	495	14,09	-	-	-
<i>Carabus nemoralis</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Carabus granulatus</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Carabus hortensis</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Pterostichus melanarius</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Pterostichus sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Agonum sexpunctatum</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Agonum fuliginosum</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Lebia chlorocephala</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Brosicus cephalotus</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Amara majuscula</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Harpalus sp.</i>	4	0,11	-	-	-
<i>Dytiscus marginalis</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Dytiscus sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Hydroporus sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Dytiscidae sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Colymbetes pectinicornis</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Colymbetes sp.</i>	7	0,20	-	-	-
<i>Nicrophorus sp.</i>	4	0,11	-	-	-
<i>Silpha obscura</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Silpha sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Oiceoptoma thoracica</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Phosphuga atrata</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Oxythyrea funesta</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Cetonia sp.</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Cetonia aurata</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Potosia marmorata</i>	2	0,06	-	-	-

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
<i>Potosia sp.</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Melolontha</i>	352	10,02	-	-	-
<i>Phyllopertha horticola</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Agriotes lineatus</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Agriotes obscurus</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Agrypnus murinus</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Cleridae sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Ctenicera cuprea</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Ctenicera sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Selatosomus aeneus</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Athous sp.</i>	7	0,20	-	-	-
<i>Grathonchus nidorum</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Margarinotus cadaverinus</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Gnathonchus sp.</i>	9	0,26	-	-	-
<i>Tenebrio sp.</i>	15	0,43	-	-	-
<i>Monochamus urussovi</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Monochamus sp.</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Chrysolina hyperici</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Chrysolina sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Phratora sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Cassida vibex</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Cassida sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Phyllobius maculicornis</i>	4	0,11	-	-	-
<i>Otiorhynchus raucus</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Phyllobius sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Polydrosus sp.</i>	6	0,17	-	-	-
<i>Sitona sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Curculionidae sp.</i>	2	0,06	-	-	-
<i>Chlorophanus viridis</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Tanymecus sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Byrrhus pilula</i>	4	0,11	-	-	-
<i>Byrrhus sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Aleocharinae sp.</i>	1	0,03	-	-	-
<i>Philonthus sp.</i>	3	0,09	-	-	-
<i>Liocola sp.</i>	1	0,03	-	-	-
Lepidoptera	1	0,03	-	-	-
<i>Catocala fraxini</i>	1	0,03	-	-	-
Hymenoptera	17	0,48	-	-	-
<i>Hymenoptera sp.</i>	2	0,06	-	-	-
Cimbicidae	1	0,03	-	-	-
Apidae	8	0,23	-	-	-

Вид жертвы	Численность		Биомасса		
	N	%	N	Биомасса (г)	%
Formicidae	3	0,09	-	-	-
<i>Vespa crabro</i>	3	0,09	-	-	-
Diptera	1	0,03	-	-	-
Asilidae	1	0,03	-	-	-
MOLLUSCA	2	0,06	-	-	-
ВСЕГО	3514			50953	
B	7,1				

Из всех перечисленных видов значимую роль по численности в рационе играют полевка-экономка (21,1%) и виды-двойники обыкновенной полевки (19,5%). По биомассе полевка-экономка также занимает первое место (61,5%), а обыкновенная полевка – второе (33%). Ведущая роль серых полевков в питании обыкновенной пустыльки показана в других исследованиях в разных частях ареала, в том числе и на севере Подмосковья (Korpmaki, 1986; Ермолаев, 2015; Буслаков, Шариков, 2018). Остальные виды грызунов можно отнести к дополнительным кормовым объектам (Табл. 3).

Помимо грызунов в спектре питания пустыльки были отмечены насекомоядные: обыкновенный крот, обыкновенная, средняя и крошечная бурозубки. Однако вклад насекомоядных в рацион пустыльки незначителен и составляет 1,3% по численности и 1,6% по биомассе. Насекомоядные в качестве немногочисленных кормовых объектов также были отмечены в предыдущих исследованиях на территории «Журавлиной родины» (Буслаков, Шариков, 2018).

Согласно литературе, птицы являются одной из доминирующих групп в спектре питания пустыльки, их доля может достигать 46% (Данилов, 1976; Ермолаев, 2015). Однако на севере Подмосковья птицы не вносят существенного вклада в рацион пустыльки, их доля составляет 1,2% от общего количества жертв и 0,65% по биомассе.

Амфибии и рептилии отмечаются в рационе пустыльки на протяжении всего ареала, однако на территории северного Подмосковья их можно

отнести к дополнительным кормовым объектам (Табл. 3). Доля амфибий по численности и биомассе составляет менее 1% соответственно. Доля рептилий в питании пустельги несколько выше и составляет 1% по численности и 0,2% по биомассе.

Насекомые занимают второе место по численности в спектре питания пустельги – 36,8% (Табл. 3). В рационе отмечены представители из пяти отрядов: Жесткокрылые (Coleoptera), Прямокрылые (Orthoptera), Перепончатокрылые (Hymenoptera), Чешуекрылые (Lepidoptera) и Двукрылые (Diptera). С точностью были определены 34 вида. Остальные представители были определены до более крупных таксонов. Таким образом, были отмечены представители 31 рода и 3 семейств, большинство из которых являются представителями отряда Жесткокрылые. Однако доминирующим по численности видом в питании птиц является представитель отряда Прямокрылые – серый кузнечик. Его доля от общего числа жертв составляет 22%, что несколько превышает доли полевки-экономки и видов-двойников обыкновенной полевки. Серый кузнечик регулярно отмечается в питании обыкновенной пустельги, а также близкого вида – степной пустельги (*Falco naumanni*) в различных частях их ареала (Ермолаев, 2015; Ермолаев и др., 2018; Ленева, 2019; Ильюх, 2020). Согласно литературе, именно прямокрылые чаще всего являются доминирующими кормовыми объектами в рационе этого вида. Это связано с тем, что кузнечики и саранчовые являются одной из основных групп растительноядных насекомых в травянистых экосистемах (Ермолаев и др., 2018). Кроме того, высокая доля прямокрылых в рационе пустельги может быть связана с крупными размерами представителей этого отряда, а также с их массовостью (Ермолаев и др. 2018; Ленева, 2019; Ильюх, 2020). Вторым по значимости видом насекомых является майский хрущ, доля которого составляет 10%. Серый кузнечик и майский хрущ отмечались в более ранних исследованиях на территории северного Подмосковья (Буслаков, Шариков, 2018).

Примечательно, что в погадках были отмечены насекомые, которые, вероятно, попали в рацион случайно. Это, прежде всего, жуки рода Кожееды (*Dermestes*) – ветчинный кожеед (*Dermestes lardarius*) и серый кожеед (*Dermestes murinus*), *Trox scaber*, *Trox sabulosus* *Carcinops pumilio*, которые являются потребителями кожных и мясных останков жертв пустельги (Табл. 4). Данные виды были отмечены в гнездовых ящиках и естественных гнездах обыкновенной пустельги и в других исследованиях (Kaľavský et al., 2009, Тяпкина, Латынина, 2020). В исследовании видового состава гнездовых обитателей обыкновенной пустельги в Словакии также отмечаются представители рода *Dermestes*, *Carcinops pumilio* и *Trox scaber* (Kaľavský et al., 2009). Поэтому мы не расценивали представителей этих видов в качестве истинных кормовых объектов пустельги, так как точно определить действительно ли птицы добывают их намерено, или же они поселяются в погадках после экскреции не представляется возможным.

Таблица 4. Видовой состав и численность гнездовых обитателей, найденных в питании обыкновенной пустельги.

Вид	N	%
<i>Trox sabulosus</i>	2	1,9
<i>Trox scaber</i>	4	3,7
<i>Trox sp.</i>	1	0,9
<i>Dermestes lardarius</i>	6	5,6
<i>Dermestes murinus</i>	3	2,8
<i>Dermestes sp.</i>	1	0,9
<i>Dermestes sp. (личинки)</i>	19	17,8
<i>Carcinops pumilio</i>	71	66,4
Итого	107	100

Помимо спектров питания трех видов птиц-миофагов мы оценили ширину их трофических ниш, как одной из важнейших характеристик экологической ниши вида (Skierczyński, 2006).

Наименьшая ширина трофической ниши на модельной территории была отмечена у болотной совы (B=2,2). В современной литературе данных по оценке ширины трофической ниши болотной совы немного, в основном,

результаты приведены для птиц из Центральной Европы (Herrera, Heraldo, 1976). Так, на территории Центральной Европы ширина трофической ниши болотной совы составляет 1,5, что ниже приведенного нами показателя. Примечательно, что в Центральной Европе ширина трофической ниши болотной совы меньше, чем ушастой совы, что также подтверждается нашими результатами.

Ширина трофической ниши ушастой совы за весь период исследования составила 2,5. Согласно литературным источником, наибольшая ширина трофической ниши ушастой совы на территории стран Скандинавии ($B=4,3$). Однако наши результаты наиболее близки по значению с результатами из Центральной Европы ($B = 2,7$) (Herrera, Heraldo, 1976). К тому же, показано, что ширина трофической ниши ушастой совы меньше, чем у других видов хищных птиц и сов. Например, в Швейцарии ширина трофической ниши ушастой совы меньше, чем у серой неясыти в три раза (Nilsson, 1984). В отечественных работах так же показано меньшее разнообразие жертв в рационе ушастой совы по сравнению с другими видами сов (Пукинский, 1977; Шариков и др., 2009). Работы по сравнению ширины трофической ниши сов с другими видами хищных птиц приведены, в основном, на примере ушастой совы и обыкновенной пустельги. Трофическая ниша обыкновенной пустельги шире, чем у ушастой совы (Korpimäki, 1987; Riegert et al., 2009). Так, на территории Западной Финляндии ширина трофической ниши пустельги – 2,6, а ушастой совы – 1,7 (Korpimäki, 1987). Сходные данные получены в нашем исследовании. Ширина трофической ниши у обыкновенной пустельги, в период 2008–2020 гг. составила 7,1.

Наибольшая степень перекрытия трофических ниш отмечена между двумя видами сов – $\alpha = 0,97$. Перекрытие ниш у пустельги и ушастой совы, а также у пустельги и болотной совы составило 0,7 и 0,72 соответственно. Меньшая степень перекрытия ниш между пустельгой и двумя видами сов, вероятно, связано с более широким спектром питания пустельги в связи с

добыванием альтернативных видов жертв и большого количества видов насекомых.

Таким образом, для всех трех исследуемых видов характерна миофагия. Наиболее ярко выраженным миофагом является болотная сова. Доля млекопитающих в питании ушастой совы также высока, однако ее спектр питания более разнообразен. Например, в сухие годы с высокой температурой в питании ушастых сов регулярно отмечаются рыбы, чего не было показано в питании этого вида в других частях ареала. Обыкновенная пустельга так же является миофагом, хотя доля млекопитающих в ее рационе значительно ниже, чем в питании сов. Высокое разнообразие питания обыкновенной пустельги достигается за счет добычи птицами большого количества видов жесткокрылых. Тем не менее, существенный вклад в рацион вносят самые массовые виды насекомых - майские хрущи и представители отряда Прямокрылые. Подводя итог, можно говорить о том, что спектры питания модельных видов птиц на севере Московской области обладают как сходными чертами с питанием птиц из других частей ареала, так и специфическими отличиями, характерными только для нашей модельной территории.

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ШИРИНУ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

На изменение ширины трофической ниши хищных птиц могут оказывать влияние различные экологические факторы. Согласно литературе, одним из важнейших факторов является численность основных видов жертв на охотничьих территориях птиц (Korpimäki, 1987).

Как было показано выше, основными видами жертв в питании сов и пустельги являются серые полевки: обыкновенная полевка и полевка-экономка. Относительная численность этих видов на модельной территории менялась по годам (Рис. 6).

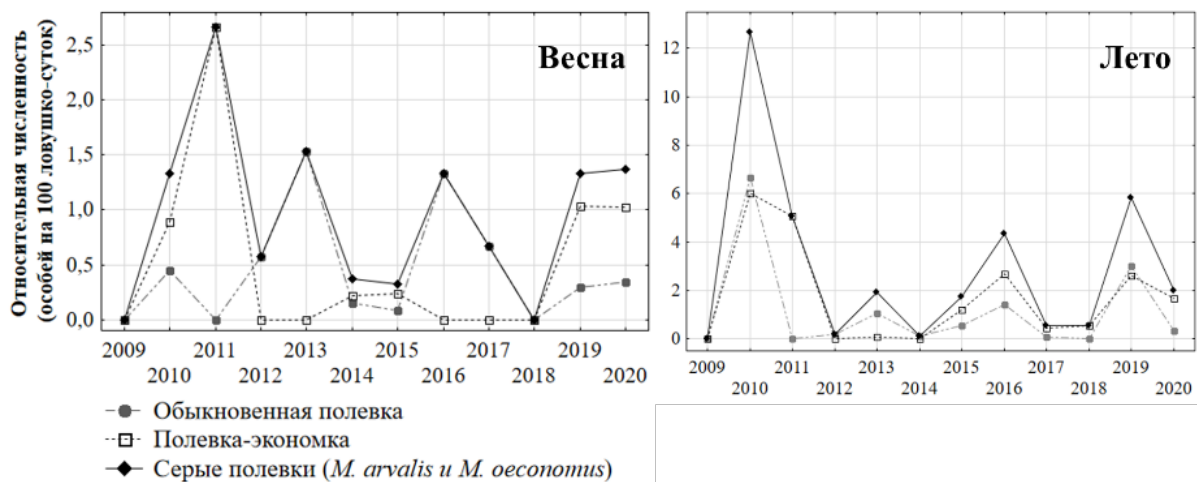


Рисунок 2. Динамика относительной численности основных видов жертв в весенний и летний периоды (2009–2020 гг.).

В целом динамика численности обоих видов имела ярко выраженные пики в весенний период 2011, 2013, 2016 и 2020 годов. Пиковые значения летней численности совпадали с весенней за исключением 2020 года, когда наблюдался резкий спад по сравнению с весной (Рис. 2). Явные пики весенней численности полевки-экономки были отмечены в 2011 и 2019 годах, в остальные годы весенняя численность изменялась плавно (Рис. 2). При этом пики летней численности отмечены в 2010, 2016 и 2019 годах. Такие результаты соответствуют данным о том, что численность грызунов в условиях умеренных широт имеет сезонную изменчивость и может достигать пика в конце зимы–начале весны, а в летний период снижаться (Yatsiuk, Filatova, 2017). Таким образом, численность двух основных видов жертв на модельной территории имеет 3–4-летнюю циклику. Наши результаты отражают тенденции, показанные в более ранних работах, проведенных на территории северного Подмосковья (Волков и др., 2009; Шариков и др., 2019).

Исходя из выше приведенных данных, мы выдвинули гипотезу о том, что в годы пиковой численности серых полевков будет отмечаться наименьшая ширина трофической ниши модельных видов птиц-миофагов. Согласно результатам анализа, так и получилось: ширина трофической ниши

ушастой совы имеет отрицательную корреляцию с весенней численностью серых полевок на модельной площадке (Рис. 3А).

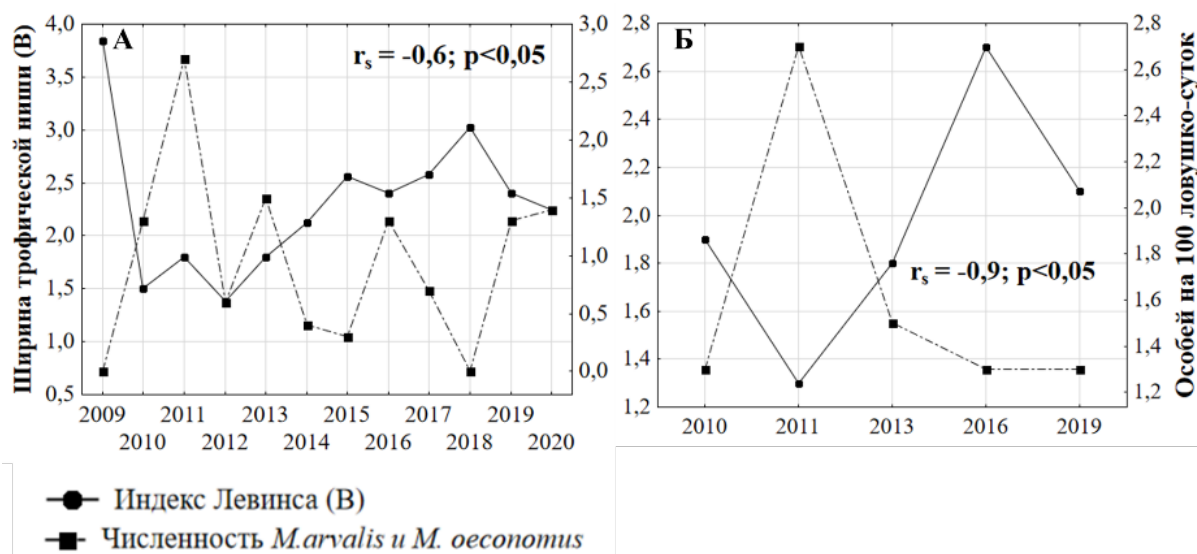


Рисунок 3. Корреляция ширины трофической ниши ушастой (А) и болотной (Б) сов с весенней численность серых полевок на модельной площадке.

Наибольшая ширина трофической ниши ушастой совы ($B = 3,8$) отмечена в 2009 году, когда численность основных видов жертв упала до нуля. Самый низкий индекс Левинса для ушастой совы отмечен в 2010 году ($B = 1,6$), когда наблюдается резкий подъем численности серых полевок. Сходная картина изменения ширины трофической ниши сов выявлена в 2015 и 2019 годах. Такие изменения ширины трофической ниши обусловлены переходом сов на добычу альтернативных видов жертв в связи с низкой численностью их основных кормовых объектов.

Отрицательная корреляция ширины трофической ниши и весенней численности серых полевок также отмечена для болотной совы (Рис. 3Б). Наименьшая ширина трофической ниши болотной совы была отмечена в 2011 году, ($B = 1,3$), что совпадает с максимальной численностью серых полевок на модельной площадке. Действительно, в спектре питания болотной совы в 2011 году нами были отмечены исключительно два вида – обыкновенная полевка и полевка-экономка. Наибольшая величина трофической ниши болотной совы была отмечена в 2016 году ($B = 2,7$), что

соответствует периоду спада относительной численности серых полевок (Рис. 3). Интересно, что взаимосвязь весенней численности серых полевок с шириной трофической ниши болотной совы выражена гораздо сильнее, чем с шириной трофической ниши ушастой совы. Это связано с тем, что болотная сова на модельной территории проявляет себя как более ярко выраженный миофаг. Подтверждение того, что ширина трофической ниши хищных птиц достоверно уменьшается в годы высокой численности основных видов жертв приведено в исследованиях других авторов. Например, ширина трофической ниши обыкновенной пустельги и ушастой совы на территории западной Финляндии также имеет отрицательную связь с численностью серых полевок (Korpimäki, 1987). Сходные результаты показаны и в других работах по питанию хищных птиц (Riegert et al., 2009; Charter et al., 2018).

Ширина трофической ниши обыкновенной пустельги, как и обоих видов сов, варьировала по годам (Рис. 4). Наименьшая ширина трофической ниши была отмечена в 2013 году ($B = 2,9$), а наибольшее значение индекса Левинса было отмечено в 2016 году ($B = 7,7$). Однако ширина трофической ниши обыкновенной пустельги не коррелировала с численностью серых полевок на модельной площадке ($r_s = -0,2$; $p = 0,53$). Мы предполагаем, что это связано с тем, что обыкновенная пустельга проявляет большую трофической пластичность, чем оба вида сов и, следовательно, выбор жертв не определяется численностью серых полевок (Рис. 9). Кроме того, отсутствие корреляции ширины трофической ниши с численностью серых полевок в летний период можно объяснить снижением роли основных видов жертв в питании в период гнездования пустельги. Э. Корпимаки (1985) приводит данные о том, что доля серых полевок в питании обыкновенной пустельги в конце периода гнездования снижается, уступая место альтернативным видам жертв, что приводит к увеличению ширины трофической ниши.

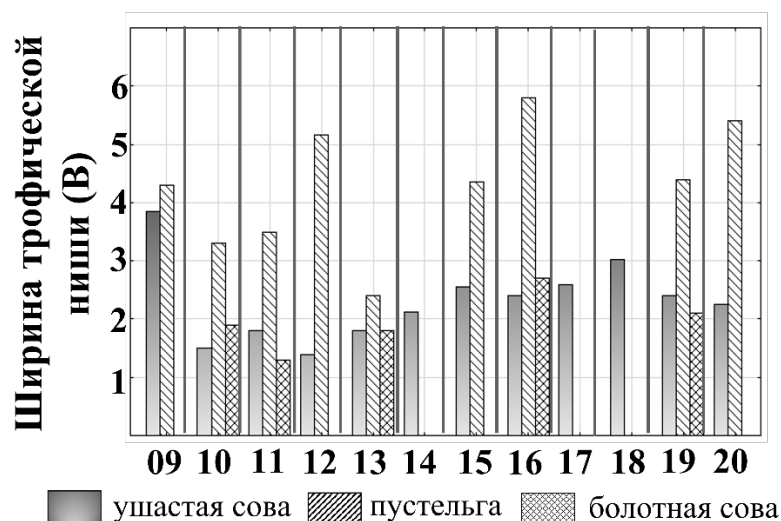


Рисунок 4. Изменение ширины трофической ниши (В) трех видов хищных птиц в 2009–2020 гг.

Помимо биотических факторов, описанных выше, на изменение ширины трофической ниши хищников могут влиять метеорологические факторы. При проведении анализа влияния метеорологических факторов на ширину трофических ниш модельных видов мы рассматривали воздействие средней температуры ($^{\circ}\text{C}$) и среднего количества осадков (мм) за весенние и летние месяцы (Табл. 5).

Таблица 5. Влияние метеорологических факторов на ширину трофических ниш (В) модельных видов.

Зависимая переменная	Независимые переменные	n	r_s	p-уровень
Ушастая сова				
Индекс Левинса (В)	Средняя температура за весну ($^{\circ}\text{C}$)	12	-0,20	0,54
	Средняя температура за лето ($^{\circ}\text{C}$)	12	-0,44	0,15
	Среднее количество осадков за весну (мм)	12	0,51	0,09
	Среднее количество осадков за лето (мм)	12	0,16	0,62
Болотная сова				
Индекс Левинса (В)	Средняя температура за весну ($^{\circ}\text{C}$)	5	0,80	0,10
	Средняя температура за лето ($^{\circ}\text{C}$)	5	-0,30	0,62
	Среднее количество осадков за весну (мм)	5	0,40	0,50
	Среднее количество осадков за лето (мм)	5	0,10	0,87
Пустельга				
Индекс Левинса (В)	Средняя температура за весну ($^{\circ}\text{C}$)	9	0,45	0,22

	Средняя температура за лето ($^{\circ}\text{C}$)	9	-0,18	0,64
	Среднее количество осадков за весну (мм)	9	0,28	0,46
	Среднее количество осадков за лето (мм)	9	0,58	0,10

Согласно нашим результатам, прямой связи между шириной трофических ниш модельных видов и метеорологическими параметрами установлено не было. Однако наиболее значимым параметром, потенциально влияющим на ширину трофической ниши хищных птиц, было среднее количество осадков за весенние месяцы. Между шириной трофической ниши ушастой совы ($r_s = 0,5$; $p = 0,09$) и средним количеством осадков за весенний период установлена положительная связь, значение которой приближается к достоверному (Табл. 5). Выпадение большого количества осадков в весенний период может привести к расширению трофических ниш данных видов. Мы предположили, что это связано с влиянием осадков непосредственно на численность основных видов жертв или же на их доступность. При этом мы установили статистически достоверную отрицательную корреляцию между относительной численностью серых полевок на модельной территории и средним количеством осадков за весенний период (Рис. 5).

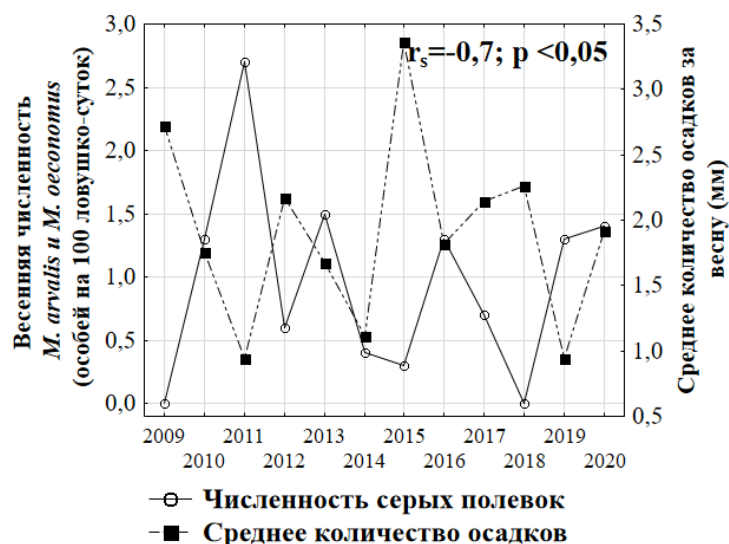


Рисунок 5. Корреляция весенней численности двух видов серых полевок со средним количеством осадков (мм) за весенний период.

Большое количество осадков в весенний период негативно сказывается на жизнедеятельности серых полевок, приводя к затоплению нор, что обуславливает гибель особей (Бабич, 2018; Никанорова, 2018). Полученные нами результаты подтверждаются данными из литературы, согласно которым под воздействием неблагоприятных метеорологических факторов может наблюдаться депрессия численности основных видов жертв. Кроме того, неблагоприятные погодные условия могут значительно осложнить процесс добывания жертвы, влияя на ее доступность и энергозатраты для ее поимки (North et al., 2000). Кроме того, под воздействием большого количества осадков пойкилотермные животные (беспозвоночные, амфибии, рептилии) становятся неактивными, что способствует уменьшению ширины трофической ниши пустельги, в чьем рационе они играют значимую роль (Village, 1983). Примечательно, что среднее количество осадков за весенний период не оказывает влияние на изменение ширины трофической ниши болотной совы. Мы полагаем, что это связано с тем, что болотная сова в большей степени проявляет себя как стенофаг, и вне зависимости от различных факторов она нацелена на добычу серых полевок.

Таким образом, на изменение ширины трофической ниши модельных видов птиц оказывают влияние весенняя численность серых полевок, а также среднее количество осадков за весенний период. Влияние этих факторов на ширину трофической ниши модельных видов неодинаково – ширина трофических ниш обоих видов сов отрицательно коррелирует с численностью серых полевок как наиболее облигатных миофагов, а изменение ширины трофических ниш ушастой совы и пустельги отрицательно коррелирует со средним количеством весенних осадков.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ ОХОТНИЧЬИХ МЕСТООБИТАНИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Согласно теории оптимального фуражирования (Pyke, 1977, 1984), хищники выбирают наиболее благоприятные территории для охоты, чтобы минимизировать затраты энергии. В простейшем случае они избирают для охоты места, где обилие предпочитаемого вида жертвы наиболее высокое (Sonerud, 1986). Традиционно считается, что именно этот фактор является главным и определяет спектр питания хищных птиц (Marti, 1976; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Davorin, 2009). Однако спектр питания хищников может определяться не только обилием основного вида жертвы, но и другими факторами. Большинство работ в этой области связано с изучением влияния на спектр питания хищных птиц метеорологических факторов в зимний период. Например, глубокий снежный покров и отрицательные температуры снижают доступность основного вида жертвы, из-за чего хищники переходят на альтернативные корма (Canova, 1989; Tome, 1994; Martínez et al., 1998; Rubolini et al., 2003; ; Tome, 2003; Źmihorski, Rejt, 2007; Romanowski, Źmihorski, 2008; Cullen, Smiddy, 2012; Sharikov, Makarova, 2014; Selçuk et al., 2017).

Значительно меньше внимания уделено изучению влияния пространственной структурой охотничьих территорий птиц (Aschwanden et al., 2005; Romanowski, Zmihorski, 2008; Milchev, 2015; Szép et al., 2017). Показано, что для хищных птиц, питающихся мелкими млекопитающими, значимую роль играют пространственные характеристики охотничьей территории (Sonerud, 1986), что подтверждается данными нашей работы.

Используя метод построения обобщенных усиленных регрессионных моделей (Generalized Boosted Regression Models), позволяющий установить степень влияния различных предикторов на зависимую переменную, мы выяснили, что наиболее значимыми структурными элементами охотничьих территорий, влияющих на присутствие в питании основных видов жертв,

было наличие кустарников, лугов, пашни и ландшафтной неоднородности (К) (Табл. 6).

Таблица 6. Относительное влияние (%) переменных-предикторов в трех окончательных моделях древа регрессии (GBM), объясняющие изменения доли основной добычи и разнообразия жертв в рационах модельных видов птиц. Жирным шрифтом выделены наиболее значимые предикторы.

Предикторы	Зависимые переменные		
	<i>Обыкновенная полевка</i>	<i>Полевка-экономка</i>	<i>Индекс Левинса (В)</i>
Кустарники	18,8	23,2	26,6
Луга	18,0	17,7	18,3
Коэффициент гетерогенности (К)	15,4	13,5	14,3
Пашни	14,6	16,2	12,4
Деревни	10,5	12,3	5,0
Вид ¹	9,2	3,7	6,0
Леса	5,5	10,1	5,2
Численность обыкновенной полевки	5,3	-	1,4
Численность полевки-экономки	-	1,0	6,9
Вода	2,4	1,7	1,0
Другие местообитания ²	0,1	0,4	2,7
Дороги	0,1	0,1	0,0

¹ – вид птицы – ушастая сова, болотная сова, обыкновенная пустельга.

² – местообитания, не входящие в выделенные макроклассы.

Обыкновенная полевка встречалась в питании птиц, которые охотились на территориях, где кустарники занимали от 5 до 27% (Рис. 6). Наибольшая доля обыкновенной полевки в питании птиц отмечена на территориях, где кустарниковый покров составил 15% (Рис. 6). Полевка-экономка встречалась в питании птиц, которые охотились на территориях с кустарниковым покровом от 2 до 27%. Наибольшая доля полевки-экономки была отмечена на более закустаренных территориях (25%), чем обыкновенная полевка (Рис. 6).

Это можно объяснить биотопическими предпочтениями этих видов. Обыкновенная полевка предпочитает открытые пространства (луга, поля), в то время как полевка-экономка часто встречается в закустаренных местообитаниях (Громов, Ербаева, 1995; Малыгин, Рябов, 2014).

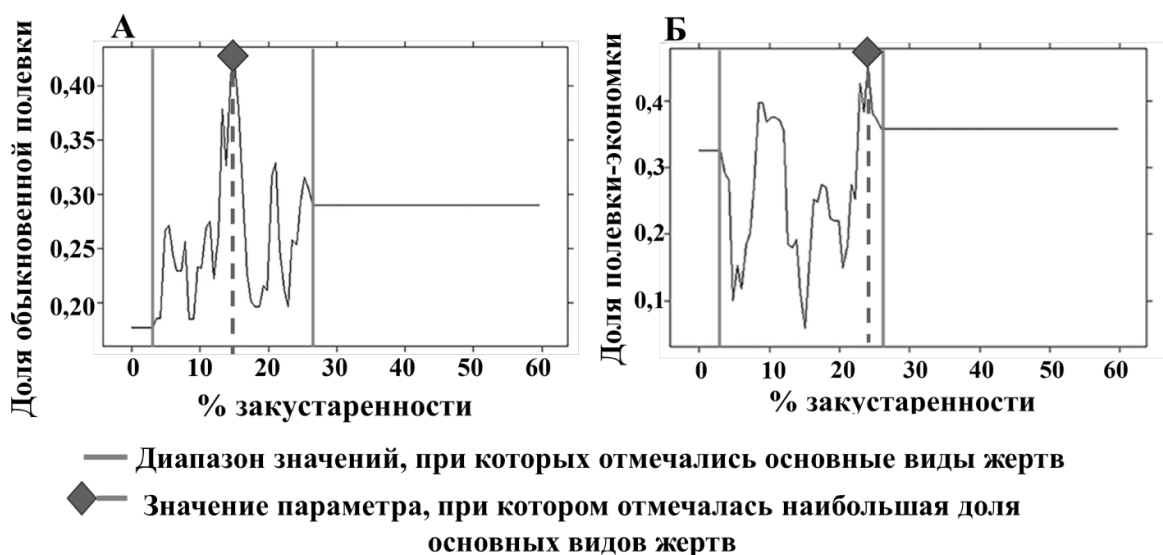


Рисунок 6. Влияние закустаренности (%) на охотничьих территориях на долю обыкновенной полевки (А) и полевки-экономки (Б) в питании модельных видов хищных птиц.

Вторым значимым параметром, влияющим на долю основных видов жертв в питании птиц, был процент лугов на охотничьих территориях (Табл. 6). Обыкновенная полевка встречалась в питании птиц, охотившихся на территориях с площадью лугов от 45 до 82% (Рис. 7). Наибольшая доля обыкновенной полевки в питании отмечена при наличии 75% лугов на охотничьих территориях. Полевка-экономка отмечалась в питании птиц, охотившихся в местах с площадью лугов от 45 до 82%. Наибольшая доля полевки-экономки была отмечена на территориях с 70% лугов (Рис. 7). Положительная связь площади открытых пространств на охотничьих территориях с долей серых полевок в питании хищных птиц показана и в других работах. Например, J.Romanowski и M. Zmihorski (2008) установили, что доля серых полевок в рационе ушастых сов была положительно связана с

увеличением доли лугов с низкой растительностью, в то время как доля мышей имела отрицательную связь с этим местообитанием. Сходные результаты получены при изучении изменений спектров питания других видов сов (Milchev, 2015; Szép et al., 2017).

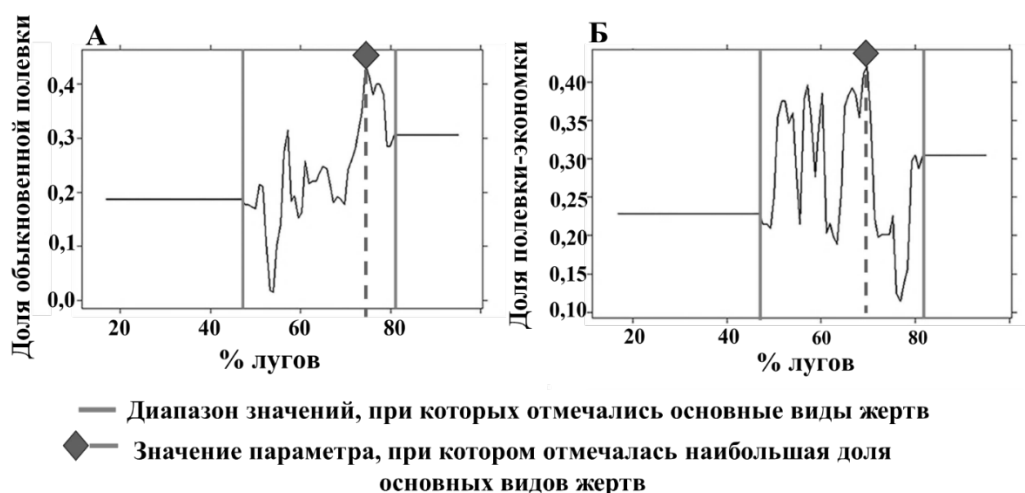


Рисунок 7. Влияние лугов (%) на охотничьих территориях на долю обыкновенной полевки (А) и полевки-экономки (Б) в питании модельных видов хищных птиц.

Третьим значимым параметром, влияющим на долю обыкновенной полевки в питании, была гетерогенность охотничьих территорий (К) (Табл. 6). Обыкновенная полевка была отмечена в питании птиц, которые охотились на территориях с диапазоном гетерогенности от 0,35 до 0,75 (Рис. 8). Наибольшая доля обыкновенной полевки была отмечена в питании при 0,7 гетерогенности охотничьих территорий (Рис. 8). Однако для доли полевки-экономки гетерогенность территории была на четвертом месте (Табл. 6). Полевка-экономка встречалась в питании птиц, охотившихся на территории с гетерогенностью от 0,37 до 0,77. Наибольшая доля полевки-экономки была при более низкой ландшафтной гетерогенности охотничьих территорий (0,45), чем обыкновенная полевка (Рис. 8).

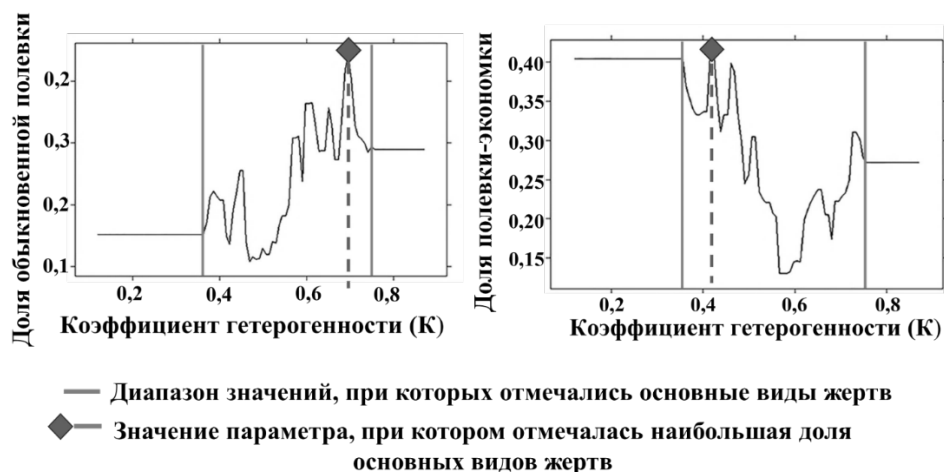


Рисунок 8. Влияние коэффициента ландшафтной гетерогенности (К) на охотничьих территориях на долю обыкновенной полевки (А) и полевки-экономки (Б) в питании модельных видов хищных птиц.

Более значимым параметром, определяющим долю полевки-экономки, было наличие пашни на охотничьих территориях. Полевка-экономка была отмечена в питании птиц, которые отлавливали жертв на территориях с долей пашни от 1 до 15% (Рис. 9). При этом наибольшая доля полевки-экономки в питании птиц отмечалась на территориях с 3% пашни (Рис. 9). На долю обыкновенной полевки в питании птиц процент пашни оказывал меньшее влияние (Табл. 6).

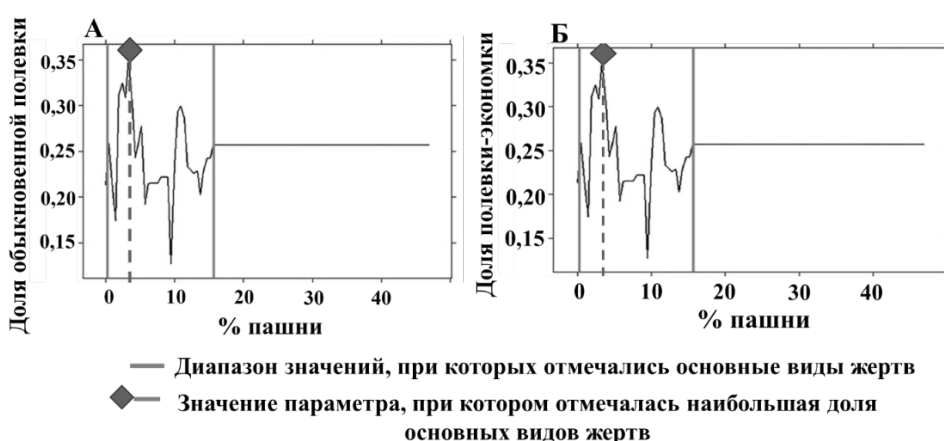


Рисунок 9. Влияние пашни (%) на охотничьих территориях на долю обыкновенной полевки (А) и полевки-экономки (Б) в питании модельных видов хищных птиц.

Остальные характеристики охотничьих территорий не оказывали столь значимого влияния на доли основных видов жертв в питании птиц (Табл. 6).

Вопреки традиционному представлению о том, что относительная численность основных видов жертв является главным фактором, формирующим спектры питания миофагов (Marti, 1976; Village, 1981; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Korpimäki, 1991; Korpimäki, Norrdahl 1991; Tome, 2003; Davorin, 2009), нами установлено, что численность обоих видов серых полевок на охотничьих территориях птиц не оказывала существенного влияния на их присутствие в рационе (Табл. 6). Ее значимость составила 5% для доли обыкновенной полевки и всего лишь 1% для доли полевки-экономки. Таким образом, пустельга, ушастая и болотная совы на модельной территории проявляют себя как хищники-стенофаги. То, что ушастая и болотная совы специализируются на добывании серых полевок отмечено в большинстве исследований (Marti, 1976; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Birrer, 2009; Шариков и др., 2016). Интересно, что пустельга, проявляющая большую трофическую пластичность, чем совы, также нацелена на добывание обыкновенной полевки и полевки-экономки.

На ширину трофической ниши (В) модельных видов наиболее сильно влияли четыре предиктора: процент закустаренности территории, проценты лугов и пашни, а также коэффициент гетерогенности. Наиболее сильное влияние на ширину трофической ниши оказывал процент закустаренности на охотничьей территории (Табл. 6, рис. 10). Наибольшая ширина индекса Левинса отмечена у птиц, охотившихся на территориях с 5% кустарников от общей площади территории. Вторым значимым предиктором был процент лугов на охотничьих территориях. Наибольшая ширина трофической ниши была у птиц, которые охотились на участках с 75% лугов.

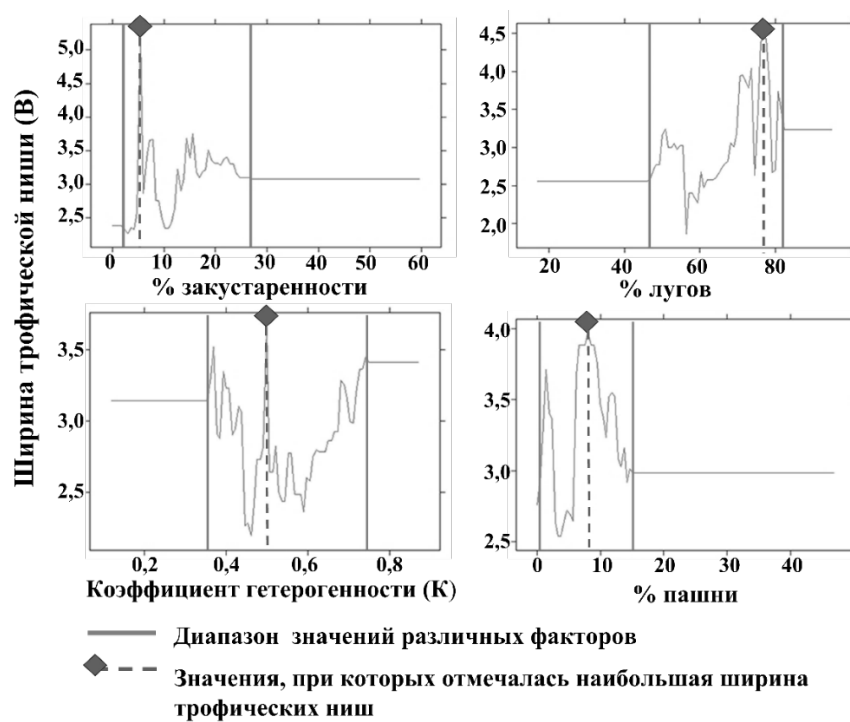


Рисунок 10. Влияние элементов пространственной структуры охотничьих территорий на ширину трофической ниши (B) модельных видов.

Третьим значимым параметром, согласно модели, является коэффициент гетерогенности (Табл. 6, рис. 10). Наибольшее значение индекса Левинса было отмечено у птиц, предпочитающих для охоты территории со значением индекса гетерогенности 0,5. Показано, что ширина трофической ниши и видовое разнообразие в питании хищных птиц связано с гетерогенностью территорий (Szép et al., 2017). Например, была показана положительная корреляция между разнообразием фауны мелких млекопитающих в питании сипух и сложностью ландшафта территорий, на которых охотились птицы (Szép et al., 2017). Кроме того, довольно значимое влияние на ширину трофической ниши модельных видов оказывал доля пашни на охотничьих территориях (Табл. 6, рис. 9). Интересно, что численность серых полевков на охотничьих территориях имела куда более низкое влияние, чем пространственная организация охотничьих территорий (Табл. 6). Наиболее сильное влияние на ширину трофической ниши оказывала численность полевки-экономки (Табл. 6).

Однако по сравнению с пространственными факторами ее влияние не велико (6,9%). Влияние численности обыкновенной полевки еще более низкое и составляет 1,4%.

Несмотря на то, что ширина трофической ниши и доля обыкновенной полевки и полевки-экономки в рационах модельных видов отличалась (Рис. 11), видовые предпочтения птиц не оказывали значительного влияния на представленность полевков в спектрах питания.

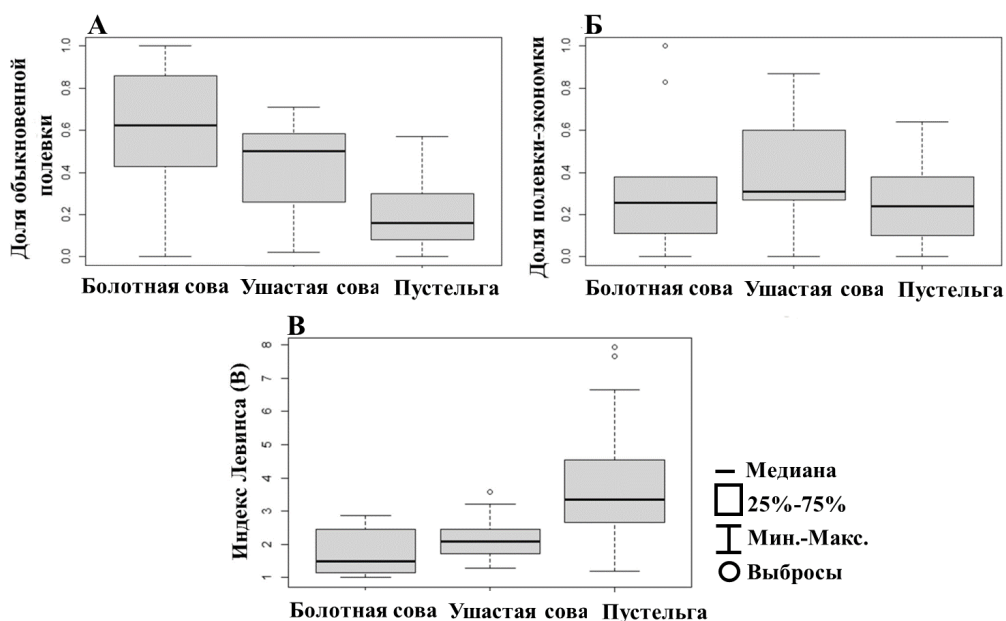


Рисунок 11. Видовые различия на долю основных видов жертв и видовое разнообразие в питании модельных видов хищных птиц (АО – *Asio otus*, AF – *Asio flammeus*, FT – *Falco tinnunculus*).

Таким образом, на долю основных видов жертв в рационе модельных видов, а также на ширину их трофических ниш оказывают влияние особенности пространственной структуры охотничьих территорий. Наиболее значимыми структурными элементами, влияющими на все зависимые переменные, были доли кустарников, лугов, пашни, а также коэффициент гетерогенности на охотничьих территориях. Несмотря на то, что ширина трофических ниш ушастой и болотной сов отрицательно связана с весенней численностью серых полевок, пространственные характеристики охотничьей территории оказывают большее влияние на формирование спектров питания этих видов. Следовательно, трофические ниши модельных видов хищных

птиц формируются под воздействием нескольких факторов, ведущим из которых на нашей модельной территории является пространственная структура охотничьих местообитаний, обуславливающая наиболее эффективное добывание жертв вне зависимости от их численности.

ГЛАВА 6. СЕЗОННЫЕ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ-МИОФАГОВ

6.1. Сезонные изменения спектров питания модельных видов

Формирование спектров питания хищных птиц может происходить под действием разнообразных факторов (Romanowski, Żmihorski, 2008). Так, для птиц, живущих в умеренном климате, важную роль играет сезонность (Romanowski, Żmihorski, 2008). Сезонные изменения, прежде всего, метеорологических условий, могут привести к истощению трофической базы и, как следствие, вызывать изменения в спектрах питания хищных птиц (Village, 1983; North et al., 2000). Большинство литературных источников освещает изменчивость спектров питания хищных птиц в зимний период, так как именно зимой эти изменения наиболее отчетливо заметны (Canova, 1989; Tome, 1994; Martínez et al., 1998; Rubolini et al., 2003; Tome, 2003; Żmihorski, Rejt, 2007; Romanowski, Żmihorski, 2008; Cullen, Smiddy, 2012; Sharikov, Makarova, 2014; Selçuk et al., 2017). Рассмотрению изменчивости питания в весенне-летний период посвящено гораздо меньше работ (Glue, 1977; Korpimäki, 1985; Romanowski, Żmihorski, 2008; Yatsiuk, Filatova, 2017). Тем не менее, мы постарались выявить эти изменения на примере наших модельных видов.

Мы установили, что сезонные изменения в спектрах питания ушастой и болотной сов, а также обыкновенной пустельги проявляются, прежде всего, в смене ролей двух основных видов жертв – обыкновенной полевки и полевки-экономки. Анализ, проведенный с помощью пост-хок теста показал, что в апреле доля двух видов полевок в питании ушастой совы не имеет достоверных отличий (Рис.12).

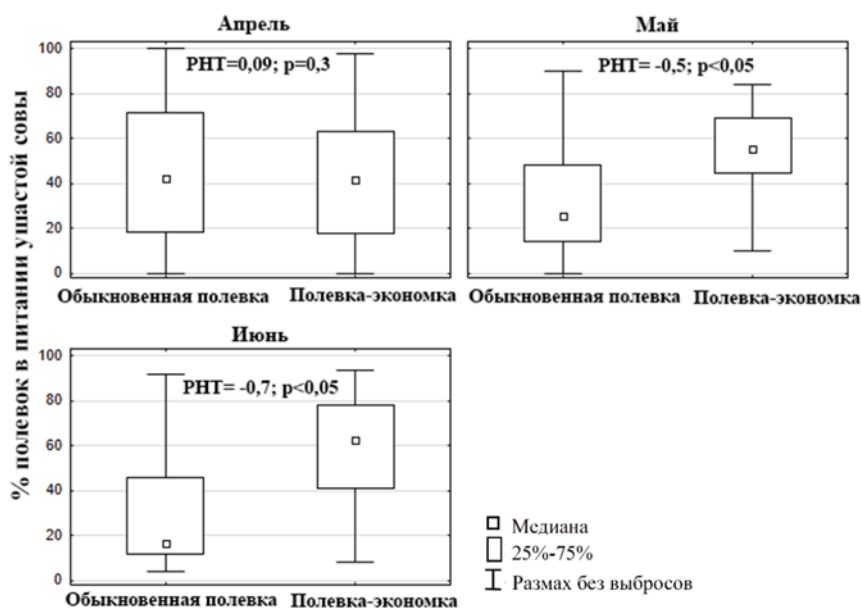


Рисунок 12. Доля обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании ушастой совы в разные месяцы гнездового периода (по данным за весь период исследования).

Однако в мае в питании ушастой совы доля полевки-экономки становится достоверно больше – на нее приходится более половины от всего рациона. В июне полевка-экономка становится доминирующим видом жертв в питании ушастой совы, а роль обыкновенной полевки еще более заметно снижается. Несмотря на то, что значимость основных видов жертв в питании ушастой совы изменяется в течение весенне-летнего периода, они остаются основой рациона птиц – на их долю приходится в среднем приходится около 80%. И если весной эта основа поддерживается равнозначным потреблением двух видов серых полевков, то в летний период это достигается наибольшим потреблением полевки-экономки, а обыкновенная полевка начинает выступать в роли субдоминанта.

При анализе питания болотной совы установлена похожая закономерность в смене ролей основных видов жертв, однако имеются некоторые различия. Весной болотная сова отлавливает обыкновенную полевку и полевку-экономку в равных пропорциях (Рис.12). Несмотря на это, в начале лета основой рациона болотной совы становится обыкновенная

полевка – ее доля в питании составляет около 70%, в то время как роль полевки-экономки существенно снижается (Рис. 13). В середине лета эта картина снова меняется, и болотная сова возвращается к практически равному потреблению обоих видов. Кроме того, к середине лета болотная сова переходит на потребление исключительно двух видов серых полевок – в рационе птиц в этот период не отмечено ни одного альтернативного вида жертвы. Таким образом, в течение весенне-летнего периода роль серых полевок в питании болотной совы растет.



Рисунок 13. Доля обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании болотной совы в разные месяцы гнездового периода (по данным за весь период исследования).

Изменения доли основных видов жертв в течение весны и лета также отмечены в питании пустельги (Рис. 14).

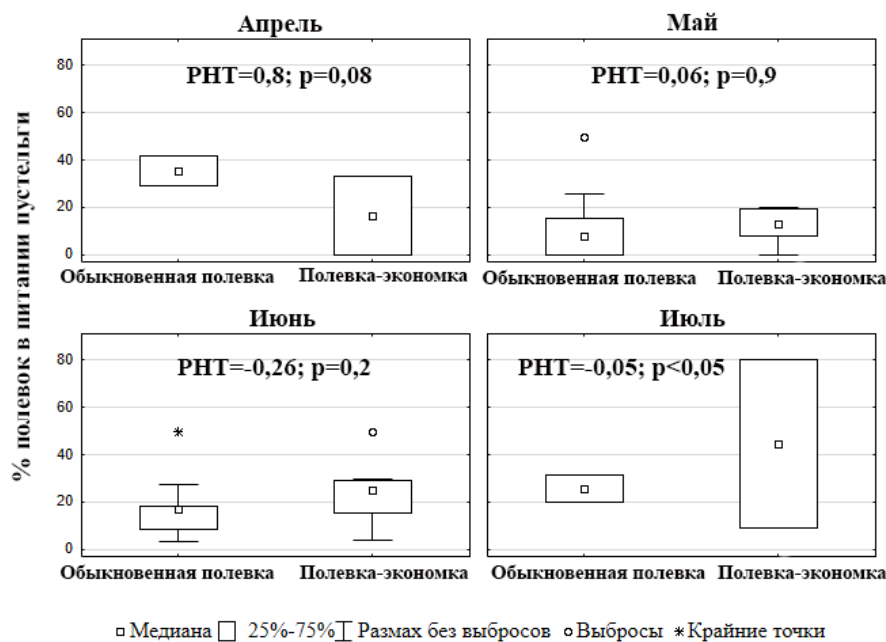


Рисунок 14. Доля обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании пустельги в разные месяцы гнездового периода (по данным за весь период исследования).

В апреле серые полевки играют довольно значимую роль в питании пустельги, при этом отмечается большая роль обыкновенной полевки. Однако в мае и июне доля серых полевков в рационе птиц заметно снижается, а между долями обыкновенной полевки и полевки-экономки достоверных отличий нет. Интересно, что спектр питания существенно изменяется в июле – серые полевки вновь являются основой рациона птиц, при этом доминантом становится полевка-экономка.

Смена основного вида жертвы в весенне-летний период отмечено при изучении питания других видов хищных птиц и сов. В своем исследовании Э. Корпимаки (1986) отмечает такую изменчивость спектра у мохноного сыча. В весенние месяцы основой рациона мохноногих сычей являются серые полевки, в то время как летом видом-доминантом в питании птиц становится рыжая полевка. Автор связывает такие изменения с приверженностью сычей к определенным охотничьим территориям в весенне-летний период. Весной, в период начала гнездования мохноногие сычи охотятся на открытых пространствах – типичных местообитаниях

серых полевок. Летом, в середине периода гнездования сычи переходят к охоте неподалеку от гнезда – на лесных территориях, где доминирующим видом является рыжая полевка (Korpmaki, 1986). Другие авторы связывают такую смену кормов с изменениями численности основных видов жертв в весенне-летний период. По мнению Е. Яцюка и Ю. Филатовой (2017) численность грызунов, обитающих в умеренном поясе, максимальна в зимний и ранний весенний периоды, а к середине весны и началу лета она снижается, что приводит к смене кормов в рационе. Изменения спектра питания пустельги в весенне-летний период отмечены Э. Копимаки (1985). Автором показано, что доля серых полевок в рационе птиц к концу гнездового периода достоверно снижается, а доля альтернативных кормовых объектов возрастает. Однако в работе по изучению изменений спектра питания степной пустельги отмечается увеличение роли позвоночных животных в летний период (Korij, 2007). Автор связывает это потребностью выкармливания птенцов более энергетически выгодной и легкоусвояемой пищей.

Таким образом, опираясь на наши и литературные данные, мы предполагаем, что увеличение доли полевки-экономки в питании ушастой совы и пустельги в мае-июне может быть связано с ее большей энергетической ценностью по сравнению с более мелкой обыкновенной полевкой. Более того, ушастая сова и пустельга обычно охотятся на более закустаренных территориях, которые предпочитает полевка-экономка. Болотная сова, вероятно, использует другую стратегию – на протяжении летнего периода в ее питании преобладает обыкновенная полевка, так как птицы предпочитают охотиться в ее типичных местах обитания.

6.2. Индивидуальная изменчивость спектров питания разных пар ушастой совы и обыкновенной пустельги в пределах гнездового сезона

Большинство исследований изменчивости спектров питания и ширины трофической ниши хищных птиц направленно на выявление межгодовых различий (Village, 1981; Korpimäki, 1987; Korpimäki, 1991; Tome, 2003; Riegert et al., 2009; Tome, 2009; Шариков и др., 2019). Межсезонным изменениям питания уделяется меньше внимания, однако существует ряд работ, освещающих этот вопрос, что было показано выше (Goszczyński, 1981; Korpimäki, 1985; Коріј, 2007; Tome, 2009). Однако в некоторых работах отмечено, что изменчивость питания может проявляться на уровне отдельных пар хищных птиц в пределах одного сезона, что может быть связано как с различными экологическими факторами, так и с индивидуальными предпочтениями особей (Village, 1983; Romanowski, Żmihorski, 2008; Буслаков, 2012). Именно поэтому мы проанализировали перекрывание трофических ниш отдельных пар ушастой совы и пустельги в 2016 и 2011 годах, так как в эти годы было собрано наибольшее количество материалов по питанию отдельных пар модельных видов.

Мы предположили, что спектры питания пар, гнездящихся вблизи друг от друга будут наиболее сходны. Однако оказалось, что индекс перекрывания трофических ниш (α) не коррелировал с расстоянием между гнездами как у ушастой совы ($r_s = 0,08$; $p = 0,8$), так и у пустельги ($r_s = -0,2$; $p = 0,2$).

Сходство питания разных пар ушастой совы варьировало от 47 до 98%. Высокое значение индекса перекрывания трофических ниш (α) отмечалось у пар, гнездящихся как на достаточно удаленных, так и на близрасположенных территориях (Табл. 7, рис. 15).

Таблица 7. Перекрывание ширины трофических ниш (α) разных пар ушастой совы и расстояние между их гнездами (км).

Деревня / № пары	Вороново / №1		Бучево / №2		Дмитровка / №3		Дмитровка / №4		Айбутово / №5	
	α	км	α	км	α	км	α	км	α	км
Вороново / №1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Бучево / №2	0,98	5,7	-	-	-	-	-	-	-	-
Дмитровка / №3	0,51	2,8	0,47	7	-	-	-	-	-	-
Дмитровка / №4	0,90	2,4	0,87	6,7	0,80	0,4	-	-	-	-
Айбутово / №5	0,78	5,5	0,76	5,6	0,96	4,4	0,96	4,4	-	-
Разорено-Семеновское / №6	0,97	7,9	0,96	4,4	0,66	7,6	0,95	7,7	0,88	3,7

Например, спектры питания пар из гнезда №1 (д. Вороново) и №2 (д. Бучево) (расстояние 5,7 км) были сходны на 98%, так как их основу составляла полевка-экономка, доля которой составляла более 70% в обоих случаях. Также в рационе отмечены одинаковые второстепенные корма – рыжая полевка и воробьинообразные птицы. Однако ширина трофических ниш этих пар отличалась: спектр питания птиц из гнезда №2 был более разнообразным ($B = 1,7$), чем пары из гнезда №1 ($B = 1,3$), так как он включал еще и рыб, нетипичную для ушастых сов добычу. Также высокое сходство было отмечено между спектрами питания пар №1 (д. Вороново) и №6 (д. Разорено-Семеновское), №5 (д. Айбутово) и №3 (д. Дмитровка), №4 (д. Дмитровка) и №6 (д. Разорено-Семеновское) (Табл. 7). Сходство спектров питания этих пар объясняется тем, что большую долю их рациона составляют обыкновенная полевка и полевка-экономка, а дополнительные кормовые объекты хоть и вносят разнообразие в их питание, но не оказывают существенного влияния на степень перекрывания. У птиц, гнездящихся в пределах одной деревни (д. Дмитровка, гнезда №3 и №4), перекрывание трофических ниш было несколько меньше, но также было существенным -

80% (Рис. 15, А). Ширина трофических ниш у этих пар была практически одинакова: $V = 2,6$ (гнездо №3) и $V = 2,4$ (гнездо №4). Отличия проявлялись в разном видовом составе второстепенных кормовых объектов. Наименьшая степень перекрытия ниш была отмечена у пар ушастых сов, чьи гнезда были расположены в семи километрах друг от друга и составила 47%. Такой процент определялся тем, что рацион пары из д. Бучево был менее разнообразным и его основой была полевка-экономка, а пары из д. Дмитровка включал большее разнообразие дополнительных кормовых объектов, а основой была обыкновенная полевка (57%).

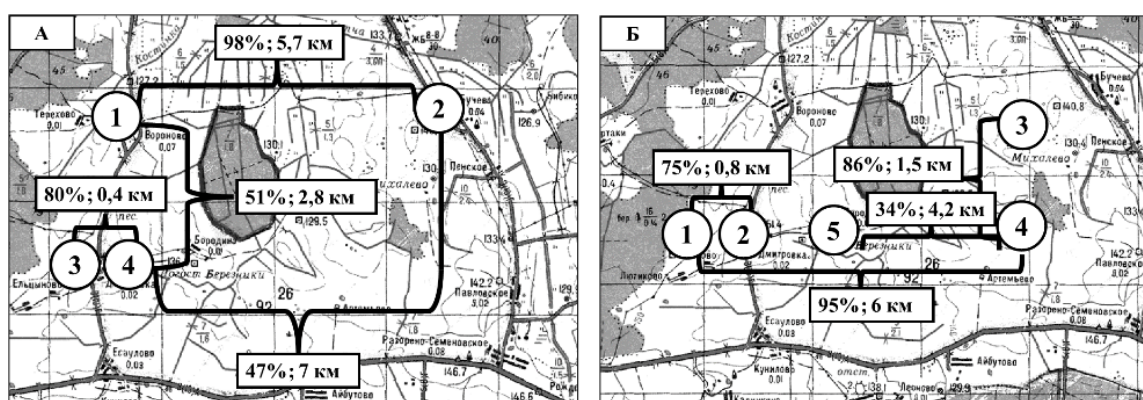


Рисунок 15. Примеры перекрытия трофических ниш (α , %) разных пар ушастой совы в 2016 г. (А) и пустельги в 2011 г. (Б).

Таким образом несмотря на то, для ушастой совы характерна миофагия, степень ее выраженности может отличаться у отдельных пар, вне зависимости от того, охотятся ли они на близко расположенных или достаточно удаленных территориях (Nilsson, 1984).

Мы сравнили спектры питания и ширину трофической ниши обыкновенной пустельги на модельной территории в 2011 году (Рис. 15, Б). Сходство питания разных пар пустельги было выражено несколько меньше по сравнению с ушастой совой и варьировало от 34 до 95% (Табл. 8).

Таблица 8. Перекрывание ширины трофических ниш (α) разных пустельги и расстояние между их гнездами (км).

Место гнездования / № пары	Ельциново / №1		Дмитровка / №2		Михалево / №3		Апсарово / №4		Бородино / №5		Березняки / №6		Есаулово / №7	
	α	км	α	км	α	км	α	км	α	км	α	км	α	км
Ельциново / №1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дмитровка / №2	0,75	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Михалево / №3	0,95	5,9	0,60	5,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Апсарово / №4	0,77	6,6	0,40	5,9	0,86	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-
Бородино / №5	0,88	2,3	0,67	1,7	0,82	3,6	0,34	4,2	-	-	-	-	-	-
Березняки / №6	0,76	1,6	0,86	0,9	0,58	4,4	0,58	5	0,83	1,1	-	-	-	-
Есаулово / №7	0,92	1,4	0,86	1,7	0,88	5,6	0,72	6,5	0,75	2,4	0,61	1,8	-	-
Верховое болото / №8	0,76	1,6	0,58	3,4	0,93	2,8	0,90	4	0,83	2	0,61	2,6	0,89	2,9

Также, как и для ушастой совы, корреляции между степенью перекрывания ниш и расстоянием между гнездами обнаружено не было. Например, высокие значение индекса Пианки (α) было установлено между парами №1 (д. Ельциново) и №3 (ур. Михалево), №1 (д. Ельциново) и №7 (д. Есаулово), №4 (д. Михалево) и №8 (верховое болото), гнездящимися как на не больших, так и на существенных расстояниях друг от друга. При этом наибольшее сходство спектров питания выявлено у пар №1 и №3 ($\alpha=95\%$). Сходство рационов разных пар пустельги было также обусловлено наличием большой доли серых полевок, а отличия – разным набором дополнительных кормовых объектов, в частности, насекомых, видовой состав которых редко был сходным у разных пар. Так, у пары, гнездящейся в окрестностях д. Ельциново (гнездо №1) в питании были отмечены майский хрущ, жуки-щелкуны р. *Athous*, долгоносики р. *Polydrosus* и бронзовки (*Oxytherea*

funesta). Среди второстепенных видов жертв у пары из д. Михалево (№3) были также отмечены майский хрущ и долгоносики р. *Polydrosus*, но другие виды отличались. Среди них голубая ленточница (*Catocala fraxini*) и жужелица *Amara majuscula*. Кроме того, в питании этой пары пустельг был отмечен моллюск *Bithynia tentaculata*. Разнообразие питания у этих пар было одинаковым ($V=2,9$). Наименьшее значение индекса Пианки (α) было отмечено между парами, гнездящимися на расстоянии 4 км, и составило 34%. Такое низкое значение было обусловлено тем, что рацион пары из д. Бородино состоял из серых полевок на 94% и включал всего 2 вида дополнительных кормовых объектов, в то время как спектр питания пары №4 был одним из самых разнообразных и включал 15 видов жертв, а доля серых полевок составила всего 40%.

В ранее проведенных исследованиях на нашей модельной территории сходство питания обыкновенной пустельги в пределах одного года варьировало у разных пар от 48% до 85% (Буслаков, 2012). В нашем случае максимальный процент сходства составил 95%. В случае с ушастой совой процент сходства питания варьировал от 47% до 98%. Таким образом, у разных пар обыкновенной пустельги рацион в пределах одного сезона является несколько более вариабельным, чем у ушастой совы. Мы связываем это с тем, что пустельга расширяет свою трофическую нишу за счет потребления различных беспозвоночных животных, отлов которых зачастую ведется не избирательно. Вследствие этого рацион каждой пары включает в себя индивидуальный набор видов из-за чего и проявляются отличия между парами. Кроме того, в литературе показано, что на индивидуальную изменчивость спектров питания хищных птиц могут оказывать влияние различные факторы: от обилия основных кормовых объектов до различий в структуре ландшафтов охотничьих территорий (Korpimäki, 1987).

Таким образом, мы показали, что для модельных видов птиц-миофагов характерна индивидуальная изменчивость спектров питания и ширины трофических ниш в пределах одного года на территории северного

Подмосковья. Отличия в питании и ширине трофических ниш модельных видов являются результатом добывания разными парами основных видов жертв (обыкновенной полевки и полевки-экономки) в различных пропорциях, а также в добывании различных видов дополнительных кормовых объектов.

ГЛАВА 7. ПОЛОВАЯ И РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРЫ ОСНОВНЫХ ВИДОВ ЖЕРТВ В ПИТАНИИ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

7.1. Половая структура основных видов жертв ушастой совы, отловленных на модельной территории

Изучение половой структуры мышевидных грызунов в природных популяциях – трудоемкий процесс, так как они являются цикломорфными животными с коротким жизненным циклом (Оленев, Григоркина, 2011). Тем не менее, в период с 2005 по 2020 гг. мы оценили половую структуру обыкновенной полевки и полевки-экономки, отловленных в природе на нашей модельной территории. Соотношение полов среди отловленных особей обыкновенной полевки не имело статистических отличий (Манн-Уитни U-тест: $Z = 1,05$; $p = 0,3$) (Рис. 16). Соотношения полов, близкое к 1:1 также отмечено в некоторых работах по экологии мелких млекопитающих. В своем исследовании Д.В. Нуртдинова (2005) отмечает равное соотношение полов малой лесной мыши в коллективных садах г. Екатеринбурга. Интересно, что автор высказывает мнение о том, что соотношение полов, отличное от 1:1 – характерная черта нарушенных ландшафтов с неблагоприятными условиями существования, а также городских популяций (Нуртдинова, 2005). Подтверждение этого высказывания можно найти в работах других авторов. Так, Н.А. Сазонова (2004) приводит данные о том, что в популяции узкочерепной полевки и малой лесной мыши на территории залежных сельскохозяйственных земель доля самцов преобладает.

Иная картина отмечена для полевки-экономки (Рис. 16). Доля самок была достоверно больше, чем доля самцов (Манн-Уитни U-тест: $Z = -5,9$; $p < 0,05$). Мы предполагаем, что преобладание самок полевок-экономок

может быть связано с более высокой поисковой активностью самцов в период размножения, следствием чего является сокращение их доли в популяции. Возможно, такое отличие от соотношения полов обыкновенной полевки связано с асинхронностью в сроках размножения этих двух видов. Похожие результаты отмечены Н.И. Никифоровым и В.Ю. Чибыевым (2015) в работе по биологии полевки-экономки на территории Якутии. Дж. Брай с соавторами (2005) также отмечает преобладание самок на примере обыкновенной полевки. Несмотря на это, некоторые авторы полагают, что в популяциях мышевидных грызунов соотношение полов смещено в сторону самцов (Сазонова, 2004; Тихонова и др., 2005; Тихонов и др., 2010).

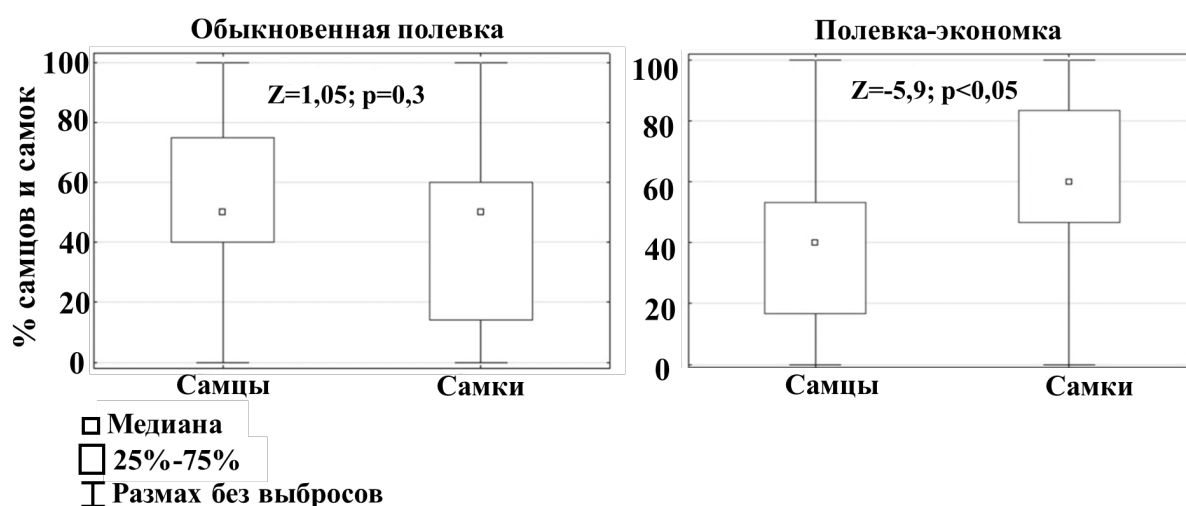


Рисунок 16. Половая структура обыкновенной полевки и полевки-экономки в отловах на модельной территории за все годы исследования.

Преобладание того или иного пола в отловах можно объяснить сезонной изменчивостью соотношения полов. Мы отметили, что в весенних отловах среди пойманных обыкновенных полевок преобладают самцы, а в летний период соотношение полов статистически не отличается (Рис. 17).

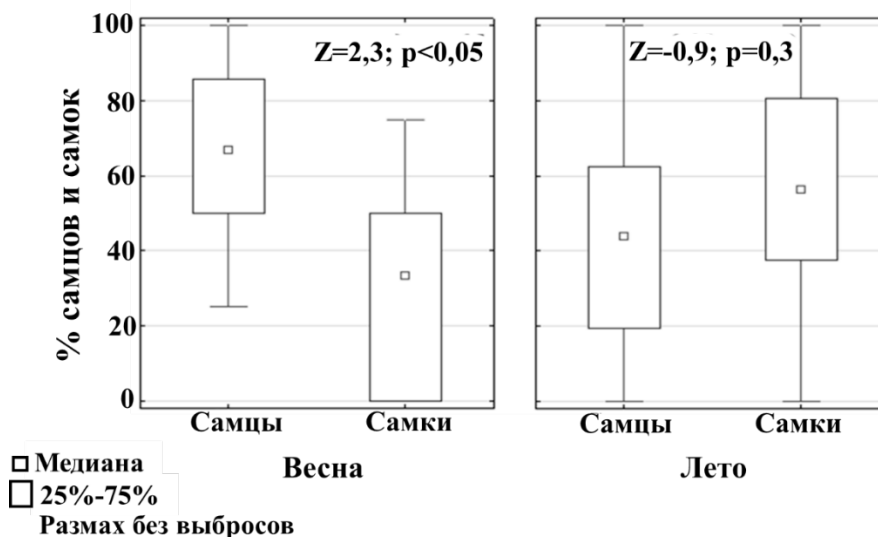


Рисунок 17. Половая структура обыкновенной полевки в отловах на модельной площадке в разные сезоны.

Преобладание самцов обыкновенной полевки в весенний период отмечено А.В. Макаровым и Е.В. Шапетько (2009), а также Дж. Брайем и соавторами (2005). Большая доля самцов среди отловленных животных в весенний период обосновывается тем, что в период размножения они более активно перемещаются по территории и, следовательно, чаще попадают в ловушки (Потапкина, 1977, цит. по Макаров, Шапетько, 2010).

Соотношение полов полевки-экономки достоверно не отличалось (Рис. 18). Однако, исходя из рисунка 18, видна тенденция, что весной доля самцов была выше, а летом – доля самок. Преобладание самок серых полевок в летний период отмечено в других исследованиях (Stein, 1953; Reichstein, 1956; Frank, 1957; Pelikán, 1959; Hansson, 1978; McShea, Madison, 1986).

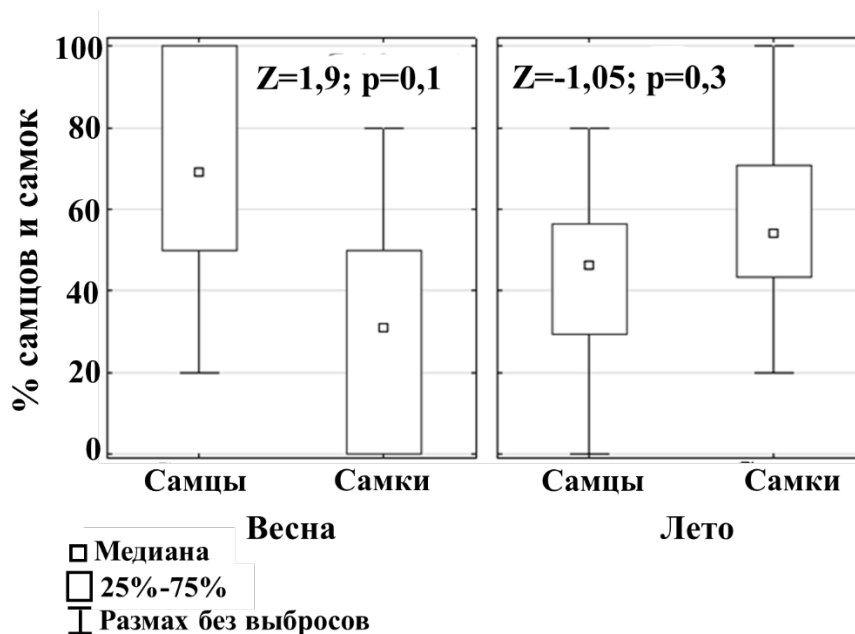


Рисунок 18. Половая структура полевки-экономки в отловах на модельной территории в разные сезоны.

Таким образом, соотношение полов двух видов серых полевок в отловах отличалось у разных видов и в разные сезоны. Преобладание того или иного пола зависит от их активности, ввиду чего, можно прогнозировать сходное соотношение в питании сов и других хищных птиц.

7.2. Половая структура основных видов жертв в питании МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Добывание хищниками жертв основывается на различных критериях. В простейшем случае хищники нацелены на поимку наиболее уязвимых особей: раненых, больных, старых, неполовозрелых и субдоминантных (Errington, 1946). Кроме того, большую роль играет различная степень уязвимости жертв, в том числе и разных полов, связанная с их морфологическими и поведенческими особенностями (Tuttle, Ryan 1981; Gwynne, 1987; Dickman et al., 1991).

Изучение половой структуры жертв в питании хищных птиц ведется с помощью определения пола по тазовым костям, имеющим половой диморфизм (Dunmire, 1954; Brown, Twigg, 1969; Маяков, Шепель, 1987). Недостатком этого метода является то, что тазовые кости имеют разную

степень сохранности у разных видов птиц (Raczynski, Ruprecht, 1974; Sharikov et al., 2018). В наших предыдущих исследованиях наиболее высокая сохранность тазовых костей была отмечена в погадках ушастой совы, поэтому поставленная задача реализовывалась на ее примере (Sharikov et al., 2018).

Проанализировав половую структуру обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании ушастой совы за все годы исследования, мы установили, что в рационе птиц преобладают самки обоих видов полевок (Рис. 19). Опираясь на литературные источники, можно предположить, что большая доля самок обоих видов в питании сов связана с особенностями их поведения, привлекающими внимание хищников. Например, К.Р. Дикман и соавторы (1991) отмечают преобладание самок домовый мыши в питании сипухи, приводя интересное обоснование. На основании эксперимента авторы полагают, что взрослые половозрелые самки вытесняют молодых на территории с редкой растительностью, где они становятся более доступными для поимки хищниками (Dickman et al., 1995). К тому же самки некоторых видов грызунов используют открытые пространства чаще, чем самцы, вследствие чего они более подвержены хищничеству (Dickman et al., 1995). Кроме того, К.Н. Ровесмитт (1991) считает, что самки более активны в ночное время и, как результат, чаще отлавливаются птицами.

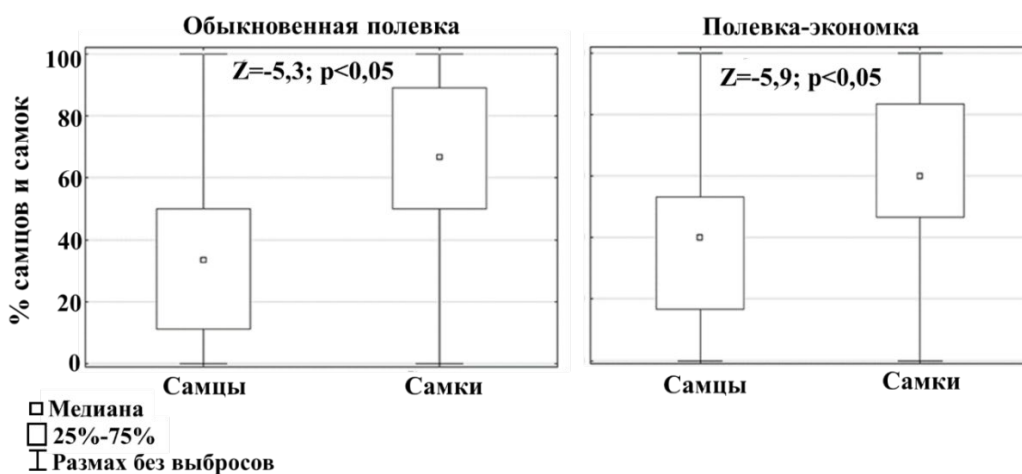


Рисунок 19. Половая структура основных видов жертв в питании ушастой совы.

Преобладание самок в питании сов отмечено в ряде работ. Например, А.И. Шепель (1995) отмечает большую долю самок обыкновенной полевки в питании ушастой совы. Сходные данные получены в работе по изучению половой структуры серых полевков в питании болотной совы (Holt, Williams, 1995). Болотные совы отлавливали достоверно больше самок.

В противовес нашим результатам имеется ряд работ, приводящих данные о преобладании самцов в питании сов и хищных птиц. Например, большая доля самцов основного вида жертвы отмечена в питании мохноного сыча, ушастой совы, длиннохвостой неясыти, пустельги и канюка (Lagerström, Häkkinen, 1978; Korpimäki, 1981; Halle, 1988; Koivunen et al., 1996; Екимов, 2010). Авторы объясняют преобладание самцов в питании птиц их высокой подвижностью и активностью в весенний период.

Соотношение полов в питании сов и хищных птиц может иметь сезонные различия. Однако по нашим результатам самки обоих видов серых полевков преобладают как в весенний, так и в летний период (Рис. 20). В некоторых работах показаны сходные результаты. Так, Е.В. Екимов (2010) пишет о преобладании самок узкочерепной полевки в питании ушастой совы в начале весны. Преобладание самок в питании сов отмечается также и во внегнездовой период (Bellocq, 1998).

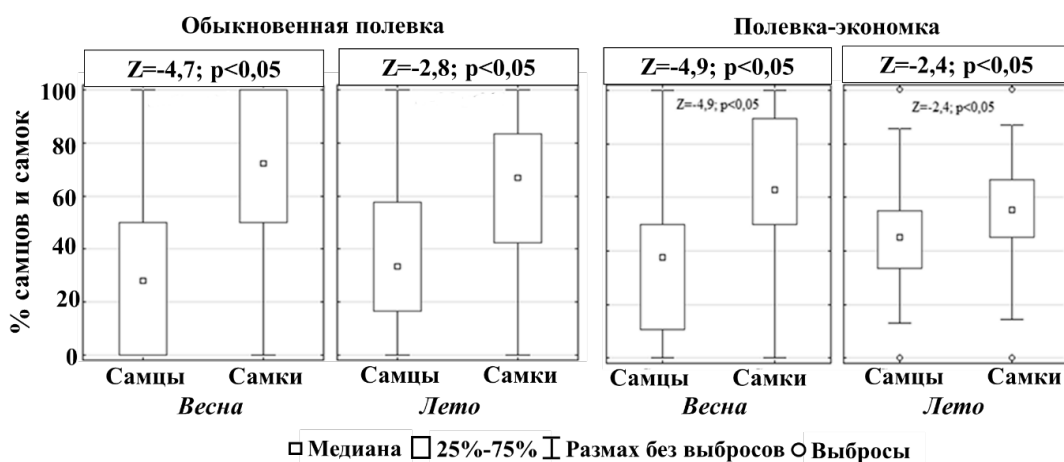


Рисунок 20. Половая структура основных видов жертв в питании ушастой совы в разные сезоны.

Соотношение полов двух видов полевков в питании ушастой совы отличалось по годам.

Таблица 9. Сравнение доли самцов и самок двух видов полевков в питании ушастой совы в разные годы исследования (U-критерий Манна-Уитни).

Год	2007	2008	2010	2011	2013	2014	2016	2017	2018	2019	2020
Обыкновенная полевка											
Критерий знаков (Z)	1,6	1	1,6	-1,5	-3,5	-2,4	-4,2	-1,2	0	-1,1	-4,4
p-уровень	0,1	0,3	0,1	0,1	<0,05	<0,05	<0,05	0,2	1	0,3	<0,05
Полевка-экономка											
Критерий знаков (Z)	-1,9	-	-	-	-	-	-3	-3,3	0,4	1,2	-3,9
p-уровень	0,06	-	-	-	-	-	<0,05	<0,05	0,7	0,2	<0,05

Соотношение самцов и самок обыкновенной полевки достоверно отличалось в 2013, 2014, 2016 и 2020 годах (Табл. 9). При этом во все эти годы в питании преобладали самки. В остальные годы достоверных отличий в соотношении полов не было установлено. Возможно, преобладание самок обыкновенной полевки связано с их преобладанием в локальной популяции, так как во все эти годы на модельной площадке отмечалась высокая численность этого вида, а 2013 и 2016 годы были пиковыми по весенней и летней численности. Вероятно, преобладание самок в популяции является фактором, обуславливающим подъем численности на модельной территории, и как следствие, их большую долю в питании ушастых сов. Эта идея нетривиальная, однако она находит подтверждение в литературе. Например, такое же объяснение приводят авторы, изучающие половозрастную структуру полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) в Монголии (Пантелеев и др., 2012).

Половая структура полевки-экономки в питании ушастой совы также отличалась по годам. Доля самок была достоверна выше в 2016, 2017 и 2020 годах (Табл. 8). В остальные года достоверных отличий между долей полов в питании не установлено. Такая разница с обыкновенной полевкой,

возможно, связана с асинхронностью динамики численности этих двух видов, так как подъемы их численности совпадали лишь в 2010, 2016 и 2019 годах только в летний период.

7.3. Сравнение половой структуры основных видов жертв в питании и в отловах

Половая структура основных видов жертв ушастой совы достоверно отличалась в отловах и питании птиц. Доля самцов обыкновенной полевки была достоверно больше в отловах, чем в питании. Доля самок, напротив, была больше в питании (Рис. 21).

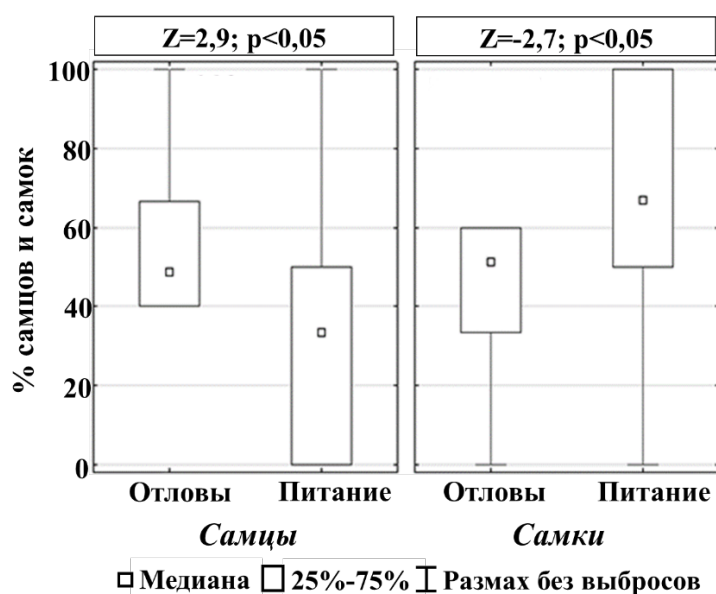


Рисунок 21. Сравнение половой структуры обыкновенной полевки в отловах и в питании ушастой совы.

Такая же картина отмечена при сравнении половой структуры полевки-экономки в отловах и в питании ушастой совы (Рис. 22). Преобладание самок двух основных видов жертв в питании ушастой совы по сравнению с отловами на модельной площадке говорит об их большей доступности для отлова хищниками. Точную причину этого установить сложно, однако опираясь на литературные данные это можно связать с активным расселением самок первой и второй генераций в связи с вытеснением их взрослыми особями со своих территорий (Dickman et al., 1995).

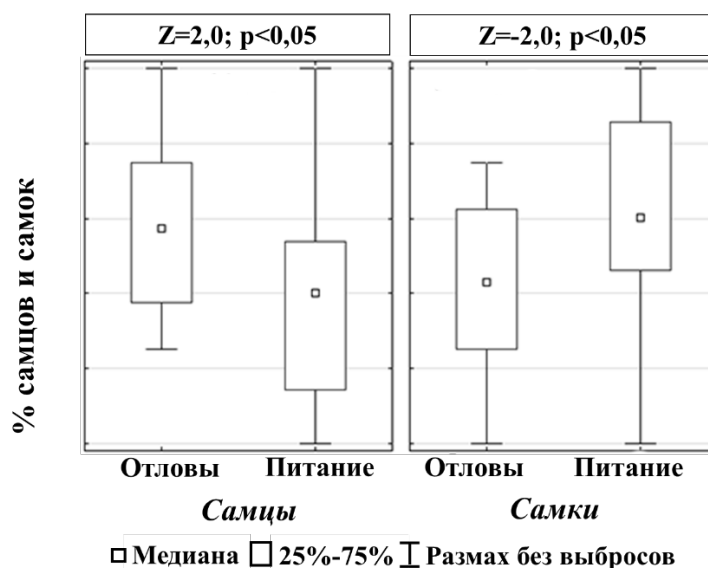


Рисунок 22. Сравнение половой структуры полевки-экономки в отловах и в питании ушастой совы.

Данные об отличии половой структуры узкочерепной полевки в отловах и в питании ушастых сов приводит А.И. Шепель (1995). Согласно результатам его работы, соотношение полов узкочерепной полевки в отловах 1:1, а в питании сов преобладают самки. Некоторые авторы приводят данные о том, что соотношение полов грызунов в отловах не отличается от такового в питании сов и хищных птиц. Например, Д. Холт и П.Уильямс (1995) не отметили достоверных отличий при сравнении половой структуры серых полевок в отловах и в питании болотных сов. Среди отловленных ловушками и пойманными совами животных преобладали самки. В работе по питанию пустельги и канюка также отмечено одинаковое соотношение полов обыкновенной полевки и малой лесной мыши в отловах и в питании птиц (Halle, 1988).

Таким образом, соотношение полов в питании ушастой совы на модельной территории смещено в сторону самок.

7.3. Сравнение размерной структуры основных видов жертв ушастой совы в питании и в отловах

Совы и хищные птицы ориентированы не только на избирательный отлов жертв определенного пола, но и размера (Karell et al, 2010). Мы

установили размер отловленных особей двух видов серых полевков в отловах и в питании сов. Средняя масса обыкновенных полевков, отловленных в природе, была $24,9 \pm 1,1$ г. Средняя масса самцов была $25,5 \pm 1,5$ г, а масса самок – $24,7 \pm 1,6$ г. Средняя масса полевков-экономок была $42 \pm 1,1$ г. Масса самцов и самок полевки-экономки была $45,7 \pm 1,8$ и $38,3 \pm 1,2$ г. соответственно. Полученные данные согласуются с результатами, полученными в других работах по обоим видам в пределах их ареала. Средняя масса обыкновенной полевки варьирует в пределах от 15 до 50 г (Огнев, 1950; Ивантер, 2008; Balciauskas, Balciauskiene, 2014). Средняя масса полевки-экономки, согласно литературе, в различных частях ее ареала колеблется от 22 до 69 г (Огнев, 1950; Gębczyńska, Gębczyński, 1971; Wang, Wang, 1991; Ивантер, 2008).

Мы установили размер съеденных жертв через нахождение массы по промерам длины тазовых костей (Потапов, 1989). Массу, реконструированную по специальной формуле, проверяли, сравнивая с реальной массой грызунов, отловленных в природе. Сравнение показало, что масса животных, реконструированная по формуле, статистически не отличалась от реальной массы этих особей, измеренной после отлова ($Z = 0,22$; $p = 0,82$) (Рис. 23).

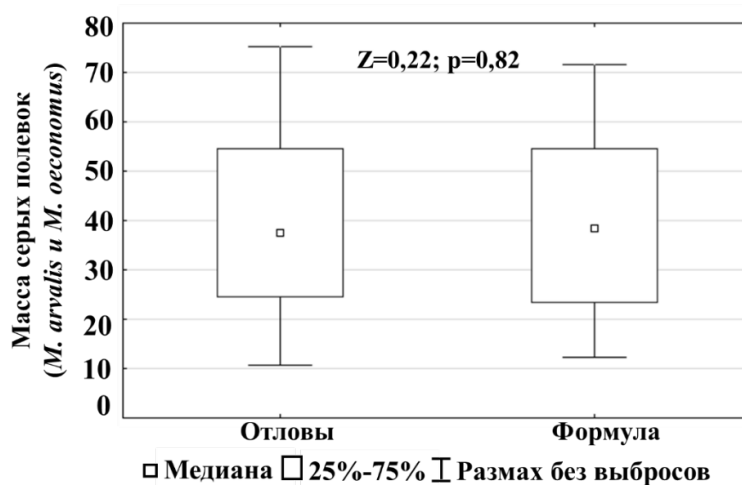


Рисунок 23. Сравнение реконструированной и реальной массы основных видов жертв ушастой совы.

Средняя масса обыкновенных полевков в питании ушастых сов составила $20,1 \pm 0,2$ г. Масса самцов была несколько ниже массы самок и составляла $18,9 \pm 0,5$ г и $20,7 \pm 0,3$ г соответственно. Средняя масса полевков-экономок была $32,3 \pm 0,5$ г. Масса самцов экономок в питании сов была $35,7 \pm 0,9$ г, масса самок – $30,6 \pm 0,6$ г. Оценка массы жертв в питании сов проводилась в более ранних работах. К.Д. Марти (1976) также реконструировал массу жертв ушастой совы по костным элементам. По результатам его работы, средняя масса жертвы ушастой совы в Европе составляет $32,2 \pm 0,12$ г, а в Северной Америке совы питаются более крупными особями – $37,0 \pm 0,13$ г. Интересно, что в данной работе приведена средняя масса для каждого вида жертв ушастой совы. Согласно К. Д. Марти (1976) средняя масса обыкновенной полевки составляет 30 г, а полевки-экономки – 50 г. Однако масса двух видов в питании ушастой совы по нашим результатам была ниже. Данные, сходные с нашими результатами, приводит Е. В. Екимов (2010) на другом представителе серых полевков в питании ушастой совы и длиннохвостой неясыти. Так, масса особей узкочерепной полевки в питании сов варьировала от 19,4 до 22,5 г. В работе по питанию сипух И.Р. Тейлор (2009) отмечает, что средний вес темных полевков в питании составлял $29,7 \pm 0,3$ г.

Согласно результатам моделирования, масса основных видов жертв достоверно отличается в отловах и в питании (Табл. 10).

Ушастые совы отлавливают более мелких особей серых полевков (Табл. 10). При проведении отдельного анализа для обоих видов, так же установлены достоверные отличия массы в питании сов и в отловах. Масса обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании птиц меньше, чем у особей, отловленных в природе (Табл. 10, рис. 24). О том, что совы нацелены на отлов более мелких зверьков, пишут авторы других работ. Например, в исследовании по питанию мохноногого сыча отмечено, что птицы добывали более легких животных, в том числе и серых полевков, по сравнению со зверьками из отловов (Koivunen et al., 1996).

Таблица 10. Оценка значимости факторов в модели (GLMM), включающей все переменные и выявляющей различия массы жертв в питании ушастых сов и в отловах ($p < 0,05$).

Фактор	β -коэффициент \pm SE
Интерсепт	3,04 \pm 0,04
Вид	0,38 \pm 0,02
Пол	-0,13 \pm 0,02
Отловы/Питание ¹	0,07 \pm 0,03
Вид*Пол ²	0,29 \pm 0,03
Вид*Отловы/Питание ²	0,11 \pm 0,04
Пол*Отловы/Питание ²	0,21 \pm 0,05
Вид*Пол*Отловы/Питание ²	-0,24 \pm 0,07

¹ – Отловы/Питание – изъятие жертвы ловушками или совами; Вид – видовая принадлежность полевок в питании и в отловах; Пол – половая принадлежность полевок; ² – совместное влияние нескольких факторов.

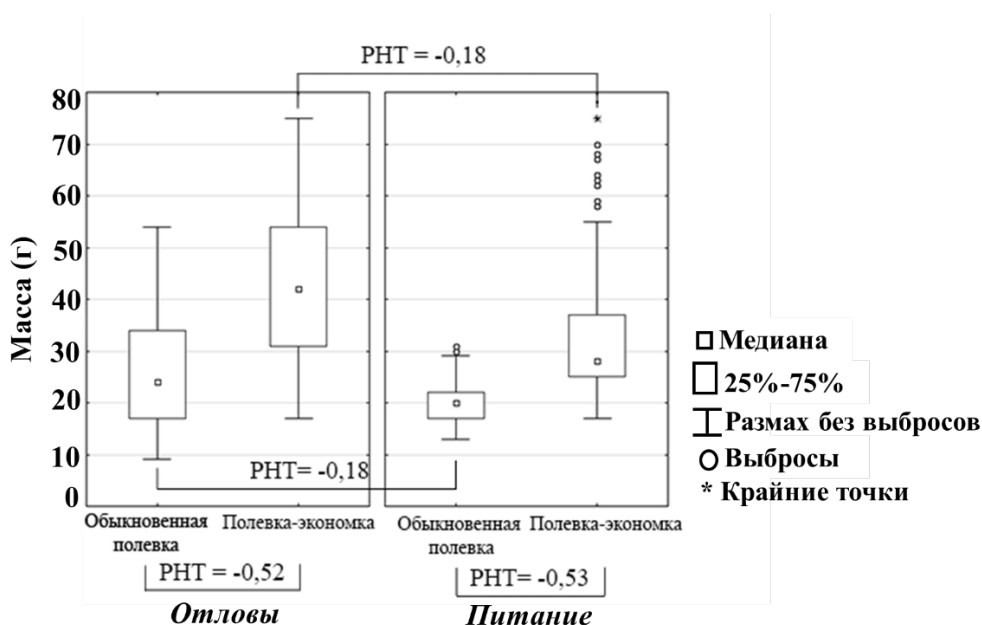


Рисунок 24. Сравнение массы разных видов жертв в питании ушастой совы и в отловах. Тест Тьюки, РНТ - сравнение методом post hoc test (p -уровень $< 0,05$).

Сходные данные показаны в работе по питанию магелланова филина (Trejo, Guthmann, 2003). Масса основных видов жертв в питании филина была достоверно меньше, чем в отловах. Отлов совами более мелких зверьков подтверждает экспериментально Е.А. Хиревич (2002).

Обоснование такой избирательной охоты состоит в том, что при анализе морфофизиологических характеристик у этих зверьков отмечена асимметрия неметрических признаков черепа. Это оказывает существенное воздействие на поведенческие реакции зверьков: они медлительные, склонны к спонтанным перемещениям и прыжкам, а также замиранию в вертикальной стойке при предъявлении модели совы. Вероятно, такое поведение привлекает внимание хищников, поэтому в их питании более мелкие особи встречаются чаще.

Кроме того, масса животных в питании и в отловах отличалась в зависимости от пола (Табл. 10). Самцы обыкновенной полевки и в питании, и в отловах, были крупнее самок (Рис. 25).

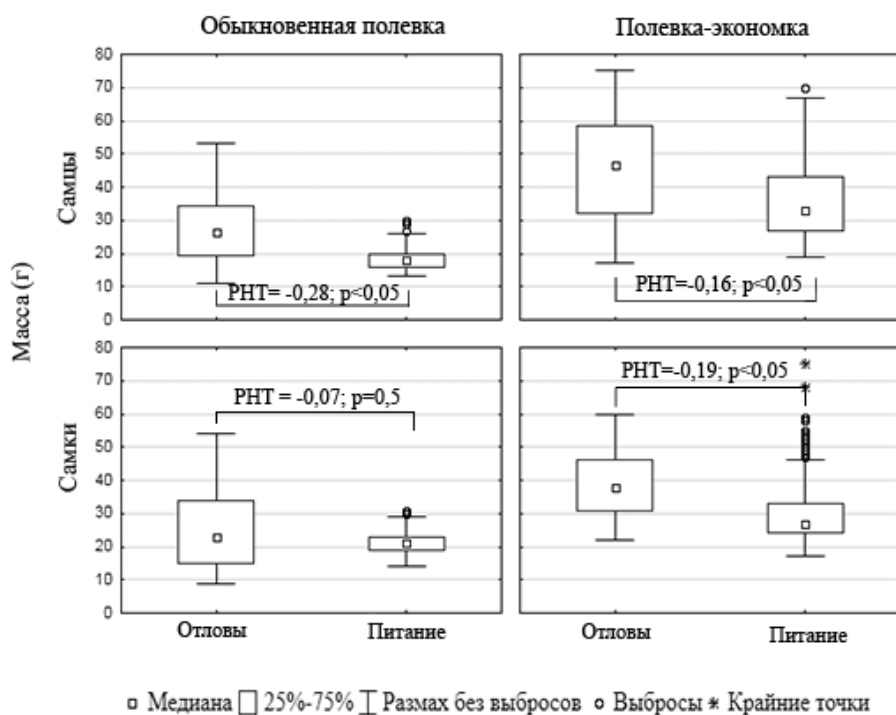


Рисунок 25. Сравнение массы основных видов жертв из питания ушастой совы и из отловов в зависимости от пола. Тест Тьюки, РНТ - сравнение методом post hoc test.

Однако самцы обыкновенной полевки в питании птиц имели достоверно меньшую массу, чем отловленные особи. Масса самок обыкновенной полевки, напротив, не отличалась в отловах и в питании. Некоторые авторы показывают отсутствие различий в массе у особей в

питании сов и в отловах. Например, в работе по размерной структуре жертв в питании серой неясыти отмечено, что особи желтогорлой мыши, обнаруженные в питании птиц, не имеют достоверных отличий по массе с особями, отловленными в природе (Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014).

Самцы полевки-экономки в питании птиц также были достоверно легче, чем в отловах (Рис. 25). Это справедливо и при отдельном сравнении особей по полу. И самцы, и самки в питании имели достоверно меньшую массу, чем в отловах.

Тем не менее, есть работы, в которых приводятся противоположные результаты. Согласно П. Кэррелу и соавторам (2010) масса основных видов жертв в питании длиннохвостой неясыти была достоверно больше массы зверьков, отловленных ловушками. Л. Бальчаускас и Л. Бальчаускене (2014) приводят такие же результаты на примере серой неясыти и ушастой совы. По их данным, совы отлавливали достоверно более крупных особей обыкновенной полевки по сравнению с особями, которые попадались в ловушки. То, что хищные птицы добывают более крупных особей основных видов жертв показано не только на совах. Например, в питании обыкновенной пустельги и обыкновенного канюка отмечены более крупные особи обыкновенной полевки, чем в отловах (Halle, 1988).

Таким образом, на территории северного Подмосковья у ушастой совы отмечена ассортативность в поимке добычи: она отлавливает особей мелкого размера и преимущественно самок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Спектры питания модельных видов хищных птиц на севере Московской области имеют специфические черты. Несмотря на то, что ушастая и болотная совы, а также обыкновенная пустельга на исследуемой территории являются миофагами, это проявляется в разной степени. Наиболее узко специализированным миофагом является болотная сова. Доля млекопитающих в ее спектре питания составляет более 98% и приходится исключительно на представителей отряда Грызунов. Поэтому неудивительно, что болотная сова является обладателем наименьшей ширины трофической ниши ($B = 2,2$). Спектр питания ушастой совы значительно пластичнее и разнообразнее. Несмотря на то, что основу питания ушастой совы также составляют млекопитающие (96,4%), он характеризуется некоторой специфичностью. Например, в спектре питания ушастой совы на севере Подмосковья отмечен неожиданный кормовой объект – представители семейства Карповые (Cypriniformes), доля которых составляет – 1,32%, что в отдельные годы превышает доли других альтернативных видов жертв. Обыкновенная пустельга на территории Московской области также является миофагом, хотя доля млекопитающих в ее рационе существенно ниже, чем у двух видов сов. Второе место в ее рационе занимают насекомые, вследствие чего она обладает наиболее широкой трофической нишей ($B = 7,1$).

Несмотря на то, что спектры питания модельных видов птиц имеют характерные особенности, описанные выше, им присуща межгодовая, межсезонная и индивидуальная изменчивость. Межгодовая изменчивость спектров питания и ширины трофических ниш формируется, прежде всего, под действием различных биотических факторов. Вопреки широко распространенному мнению о том, что ведущую роль в этом процессе играет численность основных видов жертв, на севере Московской области этот фактор не является единственным. Определяющую роль на нашей модельной территории играют особенности пространственной структуры охотничьей территории птиц. Именно соотношение открытых пространств, площади,

занятой кустарниками, а также ландшафтная гетерогенность влияют на долю основных видов жертв в спектрах питания птиц, а также на ширину их трофических ниш. Среди абиотических факторов на ширину трофических ниш косвенно, по средствам влияния на весеннюю численность серых полевок на модельной площадке, оказывает воздействие среднее количество осадков за весенний период. При этом прослеживается отрицательное влияние этого фактора на изменение ширины трофических ниш только ушастой совы и обыкновенной пустельги.

Межсезонная изменчивость питания птиц проявляется, прежде всего, в смене доминирующего кормового объекта. В весенний период ведущую роль в рационе ушастой совы и пустельги играет обыкновенная полевка, которую летом замещает полевка-экономка. Ширина трофической ниши также имеет сезонную изменчивость и особенно ярко проявляется у пустельги. Расширение трофической ниши в летний период связано с большой ролью насекомых в ее рационе. Индивидуальная изменчивость спектров питания в большей степени проявляется у пустельги. Так, процент сходства рационов разных пар пустельги варьировал от 34% до 95%. В случае с ушастой совой процент сходства питания варьировал от 47% до 98%. Вероятно, это связано с тем, что пустельга расширяет свою трофическую нишу за счет потребления различных беспозвоночных животных, отлов которых зачастую ведется не избирательно. Вследствие этого рацион каждой пары включает в себя индивидуальный набор видов из-за чего и проявляются такие большие отличия между парами.

У модельных видов, на примере ушастой совы, отмечена ассортативность в поимке добычи: отлавливаются преимущественно самки и особи мелких размеров.

Таким образом, формирование трофических ниш хищных птиц-миофагов происходит под влиянием различных экологических факторов, среди которых можно выделить основные направляющие и косвенные параметры.

ВЫВОДЫ

1. Основу рациона модельных видов составляют серые полевки, наиболее выраженным миофагом с наименьшей шириной трофической ниши является болотная сова. Ушастая сова и пустельга обладают более разнообразными спектрами питания. Наибольшая степень перекрытия трофических ниш отмечена между двумя видами сов, так как доля серых полевок в их рационах составляет более 90%.
2. На изменение ширины трофических ниш модельных видов оказывает влияние весенняя численность серых полевок, а также количество весенних осадков, которое опосредованно воздействует на весеннюю численность основных видов жертв.
3. Пространственная структура охотничьих территорий и ландшафтная гетерогенность являются наиболее важным фактором, определяющим спектр питания и ширину трофических ниш модельных видов.
4. Для спектров питания ушастой совы и пустельги характерна сезонная изменчивость, проявляющаяся в смене ролей основных видов жертв. Индивидуальные отличия спектров питания ушастой совы и пустельги являются результатом добывания разными парами основных видов жертв в различных пропорциях, а также в добывании различных видов альтернативных кормовых объектов.
5. У ушастой совы зафиксирована ассортативность в поимке добычи: она отлавливает преимущественно самок и особей мелкого размера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бабич Н.В. Распространение и контроль численности мышевидных грызунов // Защита и карантин растений. – 2018. – №. 7. – С. 35 – 37.
2. Буслаков В.В. Разнообразие и изменчивость питания обыкновенной пустельги в северном Подмоскowie // Хищные птицы в динамической среде третьего тысячелетия: состояние и перспективы. Кривой Рог: Издатель ФЛ-П Чернявский ДА. – 2012. – С. 420 – 422.
3. Буслаков В.В., Шариков А.В. Разнообразие питания обыкновенной пустельги *Falco tinnunculus* в северном Подмоскowie и его межгодовая изменчивость // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т. 27. – №. 1627. – С. 2992 – 2993.
4. Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии // М.: ГЕОС. – 1998. – Т. 418. – С. 54.
5. Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 298 с.
6. Волков С.В., Шариков А.В., Басова В.Б., Гринченко О.С. Влияние обилия мелких млекопитающих на выбор местообитаний и динамику численности ушастой (*Asio otus*) и болотной (*Asio flammeus*) сов // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – №. 10. – С. 1248 – 1257.
7. Галушин В.М. Роль хищных птиц в экосистемах // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоология позвоночных. – 1982. – Т. 11. – С. 158 – 236.
8. Гринченко О.С., Свиридова Т.В., Конторщиков В.В. Многолетняя динамика экосистем северного Подмоскowie (обоснование создания природного парка «Журавлиный край») // Экосистемы: экология и динамика. – 2020. – Т. 4. – №. 1. – С. 104 – 137.
9. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Спб: Зоологический институт РАН, 1995. 522 с.
10. Данилов О.Н. Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды. – 1976. – Новосибирск: Наука. – С. 82 – 88.

11. Демянчик В.Т., Демянчик М.Г., Рабчук В.П. Численность и питание ушастой сов в Западной Беларуссии // Совы Северной Евразии. – 2009. – С. 50 – 54.
12. Дупал Т.А., Чернышов В.М. Трофические связи ушастой (*Asio otus*) и болотной (*A. flammeus*) сов в лесостепной зоне западной Сибири // Новые методы и результаты исследований ландшафтов в Европе, Центральной Азии и Сибири. – 2018. – С. 128 – 133.
13. Екимов Е.В. Элиминация ушастой совой и длиннохвостой неясытью особей узкочерепной полевки из разных половозрастных групп // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2010. – №. 11. – С. 77 – 82.
14. Екимов Е.В. Трофические связи и пространственное размещение Совообразных в Средней Сибири: автореф. дисс. канд. биол. наук. Красноярск, 2003. 18 с.
15. Ермолаев А.И. Изучение пищевого спектра мелкого сокола-обыкновенной пустельги: сравнительный аспект // Материалы международной конференции Степные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов. Изучение, использование, охрана, Дивное. – 2015. – С. 186.
16. Ермолаев А.И., Рыбцова В.В., Терсков Е.Н. Питание обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus* L.) в репродуктивный период в окрестностях озера маныч-гудило // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. – 2018. – №. 1. – С. 24 – 30.
17. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81. – №. 9. – С. 1078 – 1106.
18. Жигальский О.А. Экологическое регулирование численности популяций мелких млекопитающих // Успехи современного естествознания. – 2013. – №. 2. – С. 61 – 64.

19. Зубков Н.И. Трофические связи сов в биоценозах Молдавии // Экология птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинев. – 1981. – С. 79 – 94.
20. Ивановский В.В., Сидорович В.Е., Сидорович А.А. Механизмы разделения трофических ресурсов в открытых биотопах между хищными птицами и их конкурентами в гнездовой период на территории Беларуси // Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. И.Я. Яковлева. – 2018. – №. 2 (98). – С. 33 – 43.
21. Ильях М.П. Современное состояние популяций мелких соколов на Ставрополье // Соколы Палеарктики. Распространение, состояние популяций, экология и охрана. – 2020. – С. 37 – 49.
22. Калякин В.Н. Материалы к изучению питания ушастой совы на территории Москвы и Подмосковья // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. – 2009. – С. 70 – 74.
23. Ленёва Е. А. Материалы по питанию степной пустельги *Falco naumanni* в степях Южного Урала // Русский орнитологический журнал. – 2019. – Т. 28. – №. 1841. С. 5062 – 5063.
24. Лисовский А.А. и др. Географическая изменчивость краниометрических и митохондриальных признаков *Microtus middendorffii* (Cricetidae, Arvicolinae, Rodentia) sensu lato // Russian Journal of Theriology. – 2010. – Т.9. – №. 2. – С. 71 – 81.
25. Макаров А.В., Шапетько Е.В. Демографическая и морфометрическая характеристика фоновых видов мелких млекопитающих окрестностей Бийска // Известия Алтайского государственного университета. – 2010. – №. 3–1. – С. 38 – 43.
26. Малыгин В.М., Рябов С.В. Распространение и биология видов-двойников обыкновенной полевки в зоомедицинском аспекте // Дезинфекционное дело. – 2014. – Т. 2. – С. 27 – 35.
27. Маяков А.А., Шепель А.И. Определение вида и пола некоторых млекопитающих по костям таза, голени и бедра // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66. – №. 2. – С. 288 – 294.

28. Наумов Р. Л. Организация и метода учета птиц и вредных грызунов / Р.Л. Наумов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 137 с.
29. Никанорова А.М. Роль мелких млекопитающих калужской области в поддержании природных очагов инфекций // Материалы Научно-практической конференции КФ РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева с международным участием. – 2018. – С. 37 – 42.
30. Никифоров Н.И., Чибыев В.Ю. К экологии полёвки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas, 1778) в биогеоценозах таежно-аласных экосистем Центральной Якутии // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. – 2015. – Т. 12. – №. 2. – С. 19 – 23.
31. Нумеров А.Д., Мирошникова Ю.Ю. Гнездовая экология и спектр питания ушастой совы в Воронежской области // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. – 2009. – С. 6–11.
32. Нуртдинова Д.В. Экология мелких млекопитающих в коллективных садах крупной городской агломерации: автореф. дисс. канд. биол. наук. Екатеринбург, 2005. 25 с.
33. Окулова Н.М., Катаев Г.Д. Взаимосвязи "Хищник-красно-серая полевка" в сообществах позвоночных животных лапландского заповедника // Зоологический журнал. – 2007. –Т. 86. – № 8. – С. 989 – 998.
34. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (Rodentia, Cricetidae, Muridae) // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – №. 1. – С. 45 – 58.
35. Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Елфимова С.С. О половой и возрастной структуре двух популяций полевки Брандта // Алтайский зоологический журнал. – 2012. – №. 6. – С. 61 – 63.
36. Потапов Е.Р. Использование погадок для изучения питания хищных птиц // Методы изучения и охраны хищных птиц. М. – 1990. – С. 103–118.

37. Приклонский С.Г., Иванчев В.П. Ушастая сова. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука, 1993. С. 302 – 313.
38. Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Птицы Московской области и сопредельных территорий // М.: Изд-во Моск. ун-та. – 1968. 461 с.
39. Пукинский, Ю.Б. Жизнь сов. Л.: ЛГУ, 1977. 240 с.
40. Реуцкий Н.Д., Мошонкин Н.Н. Роль мелких млекопитающих в питании ушастой совы (*Asio otus*) и серой неясыти (*Strix aluco*) в дельте Волги // Экология. –1984. – Т. 5. – С. 90 – 92.
41. Сазонова Н.А. Фауна и экология мелких млекопитающих залежных сельскохозяйственных земель юга Тюменской области: автореф. дисс. канд. биол. наук. Тюмень, 2004. 17 с.
42. Свиридова Т.В. Динамика численности и распределения куликов (подотряд Charadrii) в сельскохозяйственных ландшафтах Подмосковья // Автореф. дисс. к. б. н. М., 2008. 24 с.
43. Тихонов И.А., Мунтяну А.И., Успенская И.Г., Коновалов Ю.Н., Бурлаку В.И., Караман Н.К., Нистреану В.Б., Тихонова Г.Н., Котенкова Е.В. Биотопическое распределение, структура популяций и некоторые особенности размножения мелких млекопитающих г. Кишинева // Кишинева. Поволжский экологический журнал. – 2010. – №. 4. – С. 404 – 414.
44. Тихонова Г.Н., Тихонова, Г.Н., Тихонов, И.А., Суров, А.В., Опарин, М.Л., Богомолов, П.Л., Ковальская, Ю.М. Экологическая характеристика фоновых видов грызунов степей в низовьях Волги и Дона // Поволжский экологический журнал – 2005. – №. 3. – С. 281 – 291.
45. Тяпкина А. П., Латынина С. А. Беспозвоночные обитатели гнёзд и паразиты хищных птиц // Естественные и гуманитарные науки в современном мире. – 2020. – С. 207 – 210.

46. Хиревич Е.А. Структурно-функциональный анализ популяций обыкновенной полевки в связи с проблемой избирательного отлова грызунов совами: автореф. дисс. канд. биол. наук. Пермь, 2002. 24 с.
47. Шарилов А.В., Холопова Н.С., Волков С.В., Макарова Т.В. Обзор питания сов в Москве и Подмоскowie // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. – 2009. – С. 188 – 203.
48. Шарилов А.В. Методы учёта сов // Русский орнитологический журнал. – 2016. – Т. 25. – №. 1243. – С. 363 – 368.
49. Шарилов А.В., Шишкина Е.М., Волков С.В. Спектры питания сов в северном Подмоскowie // Вестник Журавлиной родины. – 2016. – Т. 3. – С. 14 – 21.
50. Шарилов А.В. Особенности зимнего питания ушастой совы (*Asio otus*) в населенных пунктах Ставропольского края // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85. – №. 7. – С. 871 – 877.
51. Шарилов А.В., Волков С.В., Свиридова Т.В., Булаков В.В. Влияние трофического и погоднo-климатического факторов на динамику численности птиц-миофагов в местах их размножения // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – №. 2. – С. 203 – 213.
52. Шепель А.И. Воздействие ушастой совы на популяционную структуру обыкновенной полевки // Вести Пермского университета. – 1995. – №. 1. – С. 168 – 178.
53. Шохрин В.П. Роль мышевидных грызунов в питании пернатых хищников // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2008. – №. 10. – С. 209 – 215.
54. Щербаков А.В. Растительный покров Апсарёвского урочища и урочища «Бублик» заказника «Журавлиная Родина» / Щербаков А.В., Кольцов Д.Б. // Отчет по проекту российского офиса WWF «Conserving Peatlands of Central Russia: the wise use approach to Peatlands ecosystem management». – 2004. – Рукопись. – 55 с.

55. Anderson C.W.A., Nordine J., Welch M. M. Energy and Matter: Flows, Cycles, and Conservation // *Crosscutting Concepts*. – 2021. 398 p.
56. Aschwanden J., Birrer S., Jenni L. Are ecological compensation areas attractive hunting sites for common kestrel (*Falco tinnunculus*) and long-eared owls (*Asio otus*)? // *Journal of Ornithology* – 2005. – V.146. – №. 3. P. 279 – 286.
57. Balciauskas L., Balciauskiene L. Selective predation on common voles by Tawny Owls and Long-eared Owls in winter and spring // *Turkish Journal of Zoology*. – 2014. – V. 38. – №. 2. – P. 242 – 249.
58. Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S., Haubo Bojesen Christensen R., Singmann H., Dai B., Grothendieck G. & Green, P. 2016. lme4: Linear Mixed Effects Models using “Eigen” and S4. R package version 1.1 – 12.
59. Bellocq M.I. Prey selection by breeding and nonbreeding Barn Owls in Argentina // *The Auk*. – 1998. – V. 115. – №. 1. – P. 224 – 229.
60. Bertolino S., Ghiberti E., Perrone A. Feeding ecology of the long-eared owl (*Asio otus*) in northern Italy: is it a dietary specialist? // *Canadian Journal of Zoology*. – 2001. – V. 79. – №. 12. – P. 2192 – 2198.
61. Birrer S. Synthesis of 312 studies on the diet of the Long-eared Owl *Asio otus* // *Ardea*. – 2009. – V. 97. – №. 4. – P. 615 – 624.
62. Brown J.C., Twigg G.I. Studies on the pelvis in British Muridae and Cricetidae (Rodentia) // *Journal of Zoology*. – 1969. – V. 158. – №. 1. – P. 81 – 132.
63. Bryja J., Nesvadbová J., Heroldová M., Jánová E., Losík J., Trebatická L., Tkadlec E. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation // *Canadian Journal of Zoology*. – 2005. – V. 83. – №. 11. – P. 1391 – 1399.
64. Canova L. Influence of snow cover on prey selection by Long-eared Owls *Asio otus* // *Ethology ecology & evolution*. – 1989. – V. 1. – №. 4. – P. 367 – 372.
65. Canova L., Yingmei Z., Fasola M. Estimating fresh mass of small mammals in owl diet from cranial measurements in pellets remains // *Avocetta-parma*. – 1999. – V. 23. – №. 2. – P. 37 – 41.

66. Charter M., Izhaki I., Roulin A. The relationship between intra-guild diet overlap and breeding in owls in Israel // *Population ecology*. – 2018. – V. 60. – №. 4. – P. 397 – 403.
67. Clark R.J. A field study of the short-eared owl, *Asio flammeus* in North America // *Wildlife Monographs*. – 1975. – №. 47. – P. 3 – 67.
68. Congedo L. Land Cover Classification of Cropland: A Tutorial Using the Semi-Automatic Classification Plugin for QGIS [Электронный ресурс]. – Электронный журнал *Directions Magazin*. – 2014. – URL: <https://www.directionsmag.com/article/1428>.
69. Cramp S. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford: Oxford Univ. Press, 1985. 913 p.
70. Cullen C., Smiddy P. Diet of short-eared owls *Asio flammeus* over seven winters in County Cork, Ireland // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. – Royal Irish Academy, 2012. – P. 217 – 223.
71. Davorin T. Changes in the diet of long-eared owl *Asio otus*: seasonal patterns of dependence on vole abundance // *Ardeola*. – 2009. – V. 56. – №. 1. – P. 49 – 56.
72. de Arruda Bueno A., Motta-Junior J. C. Small mammal prey selection by two owl species in southeastern Brazil // *Journal of Raptor Research*. – 2008. – V. 42. – №. 4. – P. 248 – 255.
73. DeLong J. P. Predator ecology: Evolutionary ecology of the functional response. – Oxford University Press, 2021. 167 p.
74. Demi L.M., Taylor B.W., Reading B.J., Tordoff M.G., & Dunn R.R. Understanding the evolution of nutritive taste in animals: Insights from biological stoichiometry and nutritional geometry // *Ecology and Evolution*. – 2021. – V. 11. – №. 13. – P. 8441 – 8455.
75. Dickman C.R., Predavec M., Lynam A.J. Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba* // *Oikos*. – 1991. – P. 67 – 76.
76. Dunmire W.W. Sex dimorphism in the pelvis of rodents // *Journal of Mammalogy*. – 1955. – T. 36. – №. 3. – P. 356 – 361.

77. Elith J., Leathwick J.R., Hastie T.A. A working guide to boosted regression trees // *Journal of animal ecology*. – 2008. – V. 77. – №. 4. – P. 802 – 813.
78. Errington P.L. Predation and vertebrate populations // *The Quarterly Review of Biology*. – 1946. – V. 21. – №. 2. – P. 144 – 177.
79. Fairley J.S., McLean A. Notes on the summer food of the kestrel in Northern Ireland // *British Birds*. – 1965. – V. 58. – P. 145 – 148.
80. Frank F. The causality of Microtine cycles in Germany (second preliminary research report) // *The Journal of Wildlife Management*. – 1957. – V. 21. – №. 2. – P. 113 – 121.
81. Geng R., Zhang X., Ou W., Sun H., Lei F., Gao W., Wang H. Diet and prey consumption of breeding Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in Northeast China // *Progress in Natural Science*. – 2009. – V. 19. – №. 11. – P. 1501 – 1507.
82. Glue D.E. Feeding ecology of the Short-eared Owl in Britain and Ireland // *Bird Study*. – 1977. – V. 24. – №. 2. – P. 70 – 78.
83. Glutz von Blotzheim U. N., Bernhauer W. Bd. 4: Falconiformes. – Wiesbaden: Akademische Verlagsanstalt, 1971. 943 p.
84. Goszczynski J. Comparative analysis of food of owls in agrocenoses // *Ekol. pol.* – 1981. – V. 29. – №. 3. – P. 431– 439.
85. Goszczyński J. Connections between predatory birds and mammals and their prey // *Acta theriologica*. – 1977. – V. 22. – №. 30. – P. 399 – 430.
86. Grande J. M. et al. Birds of prey in agricultural landscapes: The role of agriculture expansion and intensification // *Birds of Prey*. – Springer, Cham, 2018. – P. 197 – 228.
87. Greene C.H. Patterns of prey selection: implications of predator foraging tactics // *The American Naturalist*. – 1986. – V. 128. – №. 6. – P. 824 – 839.
88. Greene C.H. Planktivore functional groups and patterns of prey selection in pelagic communities // *Journal of Plankton Research*. – 1985. – V. 7. – №. 1. – P. 35 – 40.
89. Gutiérrez-Cánovas C., Worthington T.A., Jâms I.B., Noble D.G., Perkins D.M., Vaughan I.P., Woodward G., Ormerod S.J., Durance I. Populations of

- high-value predators reflect the traits of their prey // *Ecography*. – 2021. – V. 44. – №. 5. – P. 690 – 702.
90. Gwynne D.T. Sex-biased predation and the risky mate-locating behaviour of male tick-tock cicadas (Homoptera: Cicadidae) // *Animal Behaviour*. – 1987. – V. 35. – №. 2. – P. 571 – 576.
91. Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B. Community structure, population control, and competition // *The American naturalist*. – 1960. – V. 94. – №. 879. – P. 421 – 425.
92. Halle S. Avian predation upon a mixed community of common voles (*Microtus arvalis*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*) // *Oecologia*. – 1988. – V. 75. – №. 3. – P. 451 – 455.
93. Herrera C.M., Hiraldo F. Food-niche and trophic relationships among European owls // *Ornis Scandinavica* - 1976. – V. 7. – P. 29–41.
94. Hobart B.K., Jones G.M., Roberts K.N., Dotters B.P., Whitmore S.A., Berigan W.J., & Peery M. Z. Trophic interactions mediate the response of predator populations to habitat change // *Biological Conservation*. – 2019. – V. 238. – P. 108–217.
95. Holt D.W., Williams P.A. Sex of voles eaten by short-eared owls // *Northwestern Naturalist*. – 1995. – V. 76. – №. 3. – P. 145 – 147.
96. Ivanovsky V.V. Trophic Links Between Birds of Prey and Their Preys and Their Competitors in Wetlands During Nesting Period // *Raptors Conservation*. – 2019. – V. 38. – P. 15 – 22.
97. Kaľavský M., Fend'a P., Holecová M. Arthropods in the nests of the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) // *Raptor Journal*. – 2009. – V. 3. – №. 2009. – P. 29 – 33.
98. Karell P., Lehtosalo N., Pietiäinen, H., & Brommer, J. E. Ural owl predation on field voles and bank voles by size, sex and reproductive state // *Annales Zoologici Fennici*. – 2010. – V. 47. – №. 2. – P. 90 – 98.

99. Koivunen V., Korpimäki E., Hakkarainen H. Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? // *Annales Zoologici Fennici*. – 1996. – P. 293 – 301.
100. Kopij G. Seasonal and annual dietary changes in Lesser Kestrels *Falco naumanni* wintering in Lesotho // *Ostrich-Journal of African Ornithology*. – 2007. – V. 78. – №. 3. – P. 615 – 619.
101. Korpimäki E. Diet composition, prey choice, and breeding success of long-eared owls: effects of multiannual fluctuations in food abundance // *Canadian Journal of Zoology*. – 1992. – V. 70. – №. 12. – P. 2373 – 2381.
102. Korpimäki E. Diet of the Kestrel *Falco tinnunculus* in the breeding season // *Ornis Fennica*. – 1985. – V. 62. – №. 3. – P. 130 – 137.
103. Korpimäki E. Diet variation, hunting habitat and reproductive output of the kestrel *Falco tinnunculus* in the light of the optimal diet theory // *Ornis Fennica*. – 1986. – V. 63. – №. 3. – P. 84 – 90.
104. Korpimäki E. Dietary shifts, niche relationships and reproductive output of coexisting Kestrels and Long-eared Owls // *Oecologia*. – 1987. – V. 74. – №. 2. – P. 277 – 285.
105. Korpimäki E., Hongisto K., Masoero G., Laaksonen T. The difference between generalist and specialist: the effects of wide fluctuations in main food abundance on numbers and reproduction of two co-existing predators // *Journal of Avian Biology*. – 2020. – P. 1 – 13.
106. Korpimäki E. On the ecology and biology of Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in Southern Ostrobothnia and Soumenseelka, western Finland // *Acta Univ Oul A Sci Rer Nat*. – 1981. – V. 118. – P. 1 – 84.
107. Korpimäki E. Seasonal changes in the food of the Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in western Finland // *Annales Zoologici Fennici*. – Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, 1986. – P. 339 – 344.

108. Korpimäki E., Norrdahl K. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities // *Ecology*. – 1991. – V. 72. – №. 3. – P. 814 – 826.
109. Lagerström M., Häkkinen I. Uneven sex ratio of voles in the food of *Aegolius funereus* and *Strix aluco* // *Ornis Fennica*. – 1978. – V. 55. – P. 149–153.
110. Lay D.M. Differential predation on gerbils (*Meriones*) by the little owl, *Athene brahma* // *Journal of Mammalogy*. – 1974. – V. 55. – №. 3. – P. 608 – 614.
111. Lenth R., Lenth M.R. Package ‘lsmeans’ // *The American Statistician*. – 2018. – T. 34. – №. 4. – C. 216 – 221.
112. Liang H., Li N., Chen Z. The prey tactics by two owl species in the forest of northeastern China // *Folia Zoologica*. – 2016. – V. 65. – №. 3. – P. 208 – 214.
113. Lima S.L. Putting predators back into behavioral predator–prey interactions // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2002. – V. 17. – №. 2. – P. 70 – 75.
114. MacArthur R., Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *The American Naturalist*. – 1967. – V. 101. – №. 921. – P. 377 – 385.
115. Marti C.D. A review of prey selection by the Long-eared Owl // *The Condor*. – 1976. – V. 78. – №. 3. – P. 331 – 336.
116. Martinez D. Food habits and hunting ranges of short-eared owls (*Asio flammeus*) in agricultural landscapes of southern Chile // *Journal of Raptor Research*. – 1998. – V. 32. – №. 2. – P. 111 – 115.
117. Martínez J.A., Zuberogoitia I. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales // *Bird Study*. – 2004. – T. 51. – №. 2. – C. 163 – 169.
118. McShea W.J., Madison D.M. Sex ratio shifts within litters of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 1986. – V. 18. – №. 6. – C. 431 – 436.
119. Meinig H., Kuhn M. Zur Nahrungsökologie der Sumpfohreule *Asio flammeus* am Winterschlafplatz // *Vogelwelt*. – 2002. – V. 123. – №. 3. – P. 149 – 153.

120. Menge B. A., Sutherland J. P. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity // *The American Naturalist*. – 1976. – V. 110. – №. 973. – P. 351 – 369.
121. Mikkola H. *Owls of Europe*. T & AD Poyser, Calton, England, 1983. 397 pp.
122. Milchev B. Diet of Barn Owl *Tyto alba* in Central South Bulgaria as influenced by landscape structure // *Turkish Journal of Zoology*. – 2015. – V. 39. – №. 5. – P. 933 – 940.
123. Nilsson I.N. Prey weight, food overlap, and reproductive output of potentially competing Long-eared and Tawny Owls // *Ornis Scandinavica*. – 1984. – P. 176 – 182.
124. Nilsson I. N. Seasonal changes in food of the Long-eared Owl in southern Sweden // *Ornis scandinavica*. – 1981. – P. 216 – 223.
125. Norrdahl K., Korpimäki E. Effects of predator removal on vertebrate prey populations: birds of prey and small mammals // *Oecologia*. – 1995. – V. 103. – №. 2. – P. 241 – 248.
126. North M., Steger G., Denton R., Eberlein G., Munton T., Johnson, K. Association of weather and nest-site structure with reproductive success in California spotted owls // *Journal of Wildlife Management*. – 2000. – V. 64. V.3. – P. 797– 807.
127. Orihuela-Torres A., Orihuela-Torres, A., Perales, P., Rosado, D., & Pérez-García, J. M. Feeding ecology of the Common Kestrel *Falco tinnunculus* in the south of Alicante (SE Spain) // *Revista Catalana d'Ornitologia*. – 2017. – V. 33. – P. 10 – 16.
128. Pelikán J. Rozmnožování, populační dynamika a přemnožování hraboše polního // Kratochví, J.,(ed.), *Hraboš polní (*Microtus arvalis*)*, Praha. – 1959. – P. 130 – 179.
129. Pyke G.H. Optimal foraging theory: a critical review // *Annual review of ecology and systematics*. – 1984. – V. 15. – №. 1. – P. 523 – 575.

130. Pyke G.H., Pulliam H.R., Charnov E.L. Optimal foraging: a selective review of theory and tests // *The quarterly review of biology*. – 1977. – V. 52. – №. 2. – P. 137 – 154.
131. QGIS: Свободная географическая информационная система с открытым кодом [Электронный ресурс]. - URL: <https://qgis.org/ru/site> (дата обращения: 2020).
132. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2012. ISBN 3-900051-07-0. Available from: <http://www.R-project.org>.
133. Raczynski J., Ruprecht A. L. The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets // *Acta ornithologica*. – 1974. – V. 14. – №. 02. – P.25 – 38.
134. Reichstein H. Zur Dynamik der Sexualproportion bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas) // *Zeitschrift f. Säugetierkunde*. – 1956. – T. 21. – S. 184 – 191.
135. Riegert J., Lövy M., Fainová D. Diet composition of Common Kestrels *Falco tinnunculus* and Long-eared Owls *Asio otus* coexisting in an urban environment // *Ornis Fennica*. – 2009. – V. 86. – №. 4. – P. 123 – 130.
136. Romanowski J., Zmihorski M. Effect of season, weather and habitat on diet variation of a feeding-specialist: a case study of the long-eared owl, *Asio otus* in Central Poland // *Folia Zoologica*. – 2008. – V. 57. – №. 4. – P. 411– 419.
137. Rowsemitt C.N. Activity rhythms in female montane voles (*Microtus montanus*) // *Canadian journal of zoology*. – 1991. – V. 69. – №. 4. – P. 1071 – 1075.
138. Rubolini D., Pirovano A., Borghi S. Influence of seasonality, temperature and rainfall on the winter diet of the long-eared owl, *Asio otus* // *Folia zoologica Praha*. – 2003. – V. 52. – №. 1. – P. 67 – 76.
139. Schmidt E. Ernährung der Waldohreule (*Asio otus*) in Europa // *Aquila*. – 1973. – V. 80. – №. 81. – P. 221 – 235.

140. Schmitz O.J., Miller J.R., Trainor A.M., & Abrahms B. Toward a community ecology of landscapes: predicting multiple predator–prey interactions across geographic space // *Ecology*. – 2017. – V. 98. – №. 9. – P. 2281 – 2292.
141. Schmitz O. J. Predator and prey functional traits: understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions // *F1000Research*. – 2017. – V. 6.
142. Schnurre O., Creuzburg V. Zur Ernährung der Waldohreule (*Asio otus*) im Berliner Raum // *Aquila*. – 1971-1974. – S. 742 – 747.
143. Schoener T.W. Field experiments on interspecific competition // *The American naturalist*. – 1983. – V. 122. – №. 2. – P. 240 – 285.
144. Schoener T.W. The controversy over interspecific competition: despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought // *American Scientist*. – 1982. – V. 70. – №. 6. – P. 586 – 595.
145. Selçuk A.Y., Bankoğlu K., Kefelioğlu H. Comparison of Winter Diet of Long-eared Owls *Asio otus* (L., 1758) and Short-eared Owls *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763) (Aves: Strigidae) in Northern Turkey // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2017. – V. 69. – №. 3. – P. 345 – 348.
146. Sharikov A.V. et al. Cumulative Effect of Trophic and Weather–Climatic Factors on the Population Dynamics of the Vole-Eating Birds of Prey in Their Breeding Habitats // *Biology Bulletin*. – 2019. – V. 46. – №. 9. – P. 1097 – 1107.
147. Sharikov A. V., Shishkina E. M., Kovinka T. S. Fish in the diet of the Long-eared Owl *Asio otus* // *Bird Study*. – 2018. – V. 65. – №. 2. – C. 266 – 269.
148. Sharikov A., Kovinka T., Bragin M. Brief report A comparative laboratory study of the preservation of different rodent bones in pellets of Strigiformes // *Ornis Fennica*. – 2018. – V. 95. – P. 82 – 88.
149. Sharikov A., Makarova T. Weather conditions explain variation in the diet of Long-eared Owl at winter roost in central part of European Russia // *Ornis Fennica*. – 2014. – V. 91. – №. 2. – P. 100–107.
150. Skierczyński M. Food niche overlap of three sympatric raptors breeding in agricultural landscape in Western Pomerania region of Poland. – 2006. P.1-5.

151. Soikkeli M. Über das Überwintern und die Nahrung der Waldohreule (*Asio otus*) in Südwestfinnland 1962/63 // *Ornis Fennica* – 1964. – V. 41. – P. 37 – 40.
152. Sonerud G. A. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia // *Ecography*. – 1986. – V. 9. – №. 1. – P. 33 – 47.
153. South G. R. Food of long-eared owls in south Lancashire // *British Birds*. – 1966. – V. 59. – P. 493 – 497.
154. StatSoft Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 10.0. www.statsoft.com. 2011.
155. Stein G. H. W. Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* // *Zool. Jahrb.* – 1953. – V. 82. – P. 137 – 156.
156. Szép D., Bocz R., Purger J. J. Weather-dependent variation in the winter diet of urban roosting Long-eared Owls (*Asio otus*) in Pécs (Hungary) // *Avian Biology Research*. – 2018. – V. 11. – №. 1. – P. 1 – 6.
157. Szép D., Klein Á., Purger J. J. The prey composition of the Barn Owl (*Tyto alba*) with respect to landscape structure of its hunting area (Zala County, Hungary) // *Ornis Hungarica*. – 2017. – V. 25. – №. 2. – P. 51-64.
158. Taylor I. R. How owls select their prey: a study of barn owls *Tyto alba* and their small mammal prey // *Ardea*. – 2009. – V. 97. – №. 4. – P. 635 – 644.
159. Tinbergen J. M. Foraging decisions in starlings (*Sturnus vulgaris* L.) // *Ardea*. – 1981. – V. 55. – №. 1-2. – P. 1 – 67.
160. Tinbergen N. Die ernahrungsökologischen Beziehungen Zwischen *Asio otus* *otus* L. und ihren Beutetieren, insbesondere den *Microtus*-Arten // *Ecological Monographs*. – 1933. – V. 3. – №. 3. – P. 443 – 492.
161. Tome D. Changes in the diet of long-eared owl *Asio otus*: seasonal patterns of dependence on vole abundance // *Ardeola*. – 2009. – V. 56. – №. 1. – P. 49 – 56.
162. Tome D. Diet composition of the Long-eared Owl in central Slovenia: seasonal variation in prey use // *Journal of Raptor Research*. – 1994. – V. 28. – №. 4. – P. 253 – 258.

163. Tome D. Functional response of the long-eared owl (*Asio otus*) to changing prey numbers: a 20-year study // *Ornis Fennica*. – 2003. – T. 80. – №. 2. – P. 63 – 70.
164. Trejo A., Guthmann N. Owl selection on size and sex classes of rodents: activity and microhabitat use of prey // *Journal of Mammalogy*. – 2003. – T. 84. – №. 2. – V. 652 – 658.
165. Tulis F., Slobodník R., Langraf V., Noga M., Krumpálová Z., Šustek Z., Krištín A. Diet composition of syntopically breeding falcon species *Falco vespertinus* and *Falco tinnunculus* in south-western Slovakia // *Slovak Raptor Journal*. – 2017. – V. 11. – №. 1. – P. 15 – 30.
166. Tuttle M.D., Ryan M.J. Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the Neotropics // *Science*. – 1981. – V. 214. – №. 4521. – P. 677 – 678.
167. Uttendörfer O. Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. – E. Ulmer, 1952.
168. Village A. et al. Seasonal changes in the hunting behaviour of kestrels // *Ardea*. – 1983. – V. 71. – №. 1. – P. 117 – 124.
169. Village A. The diet and breeding of Long-eared Owls in relation to vole numbers // *Bird Study*. – 1981. – V. 28. – №. 3. – P. 214 – 224.
170. Wuczyński A. Habitat use and hunting behaviour of Common Buzzards *Buteo buteo* wintering in south-western Poland // *Acta Ornithologica*. – 2005. – V. 40. – №. 2. – P. 147 – 154.
171. Yatsiuk Y., Filatova Y. Seasonal changes in Tawny Owl (*Strix aluco*) diet in an oak forest in Eastern Ukraine // *Turkish Journal of Zoology*. – 2017. – V. 41. – №. 1. – P. 130 – 137.
172. Zhang H., Zhao Y., Wang, Z., Liu, Y. Distribution characteristics, bioaccumulation and trophic transfer of heavy metals in the food web of grassland ecosystems // *Chemosphere*. – 2021. – V. 278. – P. 130407.
173. Żmihorski M., Rejt Ł. Weather-dependent variation in the cold-season diet of urban kestrels *Falco tinnunculus* // *Acta Ornithologica*. – 2007. – V. 42. – №. 1. – P. 107-113.