

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)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Московский педагогический государственный университет».

**Научный руководитель: Шариков Александр Викторович**

Кандидат биологических наук, доцент  
ФГБОУ ВО «Московский педагогический  
государственный университет», доцент  
кафедры зоологии и экологии Института  
биологии и химии.

**Официальные  
оппоненты:**

**Романов Алексей Анатольевич**

Доктор биологических наук, профессор  
ФГБОУ ВО «Московский государственный  
университет имени М.В. Ломоносова»,  
профессор кафедры биогеографии.

**Шефтель Борис Ильич**

Кандидат биологических наук, доцент  
ФГБУН «Институт проблем эволюции и  
экологии им. А.Н. Северцова Российской  
академии наук», ведущий научный  
сотрудник лаборатории популяционной  
экологии.

**Ведущая организация:** ФГБОУ ВО «Ивановский государственный университет» (г. Иваново).

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г. в \_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при ФГБУН «Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова Российской академии наук» 119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33, факс: 8 (495) 954-55-34, E-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН, на сайте ФГБУН «Института проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова Российской академии наук» <https://sev-in.ru/> и на сайте ВАК Минобрнауки РФ <https://vak.minobrnauki.gov.ru/>.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_ \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета, к.б.н.

Кацман Елена Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Изучение взаимосвязей в экосистемах является одним из приоритетных направлений современной экологии, важнейшим элементом которого является рассмотрение трофических связей, обеспечивающих непрерывный круговорот веществ (Taylor, 1984; Schmitz et al, 2017). Одни из традиционных объектов исследования – совы и дневные хищные птицы, которые, находясь на вершине трофических пирамид, вступают в различные взаимоотношения, как со своими жертвами, так и с видами, потребляющими тот же ресурс, и могут служить индикаторами изменений, происходящих в природных сообществах (Екимов, 2003; Birrer, 2009; Галушин, 2016; Ivanovsky, 2019).

Несмотря на длительную историю изучения трофических связей хищных птиц, на сегодняшний момент не хватает именно комплексных исследований в данной области. В большинстве работ по анализу питания птиц-миофагов приводятся лишь видовые списки жертв и их соотношение без рассмотрения причин формирования трофических связей (Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Ермолаев, 2015; Orihuela-Torres et al., 2017).

Одним из актуальных направлений, набирающих популярность, является изучение механизмов формирования трофических ниш хищных птиц (Riegert et al., 2009; Tulis et al., 2017; Charter et al. 2018). Формирование трофической ниши происходит под влиянием множества факторов. Большинство работ в этой области сосредоточены на изучении влияния численности основных видов жертв на ширину трофической ниши птиц-миофагов (Korpimäki, 1985; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1992; Birrer, 2009; Tome, 2009). Значительно меньше внимания уделяется изучению влияния особенностей пространственной структуры местообитаний на формирование спектров питания хищных птиц. Несмотря на то, что некоторые авторы связывают изменения трофической ниши и рационов с пространственной изменчивостью местообитаний, этот вопрос требует более детального изучения (Romanowski, Zmihorski, 2008; Milchev, 2015; Szép et al., 2017, 2018; Kodzhabashev et al., 2020).

Рассмотрение влияния абиотических факторов, влияющих на состав питания и ширину трофической ниши сов, в основном, сконцентрировано на изучении изменений, происходящих в зимний период (Canova, 1989; Tome, 2003; Romanowski, Zmihorski, 2008; Sharikov, Makarova, 2014; Selçuk et al., 2017). Однако изменения спектров питания на протяжении гнездового периода и факторы, влияющие на них, затронуты лишь в немногих работах (Goszczynski, 1981; Korpimäki, 1985; Tome, 1994; Romanowski, Zmihorski, 2008).

Одно из положений теории оптимального фуражирования предполагает, что хищники отлавливают особей с определенными

характеристиками: субдоминантных, неполовозрелых, раненых, неопытных (Errington, 1946; Pyke, 1977, 1984). Однако вопросу об ассортативности питания хищных птиц уделено не очень много внимания (Lagerström, Häkkinen, 1978; Korpimäki, 1981; Halle, 1988; Holt, Williams, 1995; Koivunen et al., 1996; Karell et al., 2010; Kovinka, Sharikov, 2020). Несмотря на несомненную ценность упомянутых выше исследований, единых комплексных работ, объединяющих все эти направления, не проводилось. В нашей работе на основе многолетних данных проанализировано совместное влияние экологических факторов на динамику трофических ниш трех массовых видов птиц-миофагов.

Обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*), ушастая (*Asio otus*) и болотная (*A. flammeus*) совы, – симпатрично обитающие и гнездящиеся виды открытых пространств на территориях центральной и северной Европы, а также в средней полосе центральной части России (Mikkola, 1983; Korpimäki, 1985a; Шариков и др., 2019). Данные виды демонстрируют высокую степень перекрытия трофических ниш, так как в большинстве регионов основу их рациона составляют мелкие грызуны, преимущественно представителя рода серых полевков (*Microtus*). В качестве главного модельного объекта была выбрана ушастая сова, так как собранные материалы по ее питанию позволяют решить все поставленные задачи. Болотная сова и обыкновенная пустельга стали дополнительными объектами исследования.

**Цель и задачи исследования.** 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 рационов птиц-миофагов;
- 5) установить половую и размерную структуры основных видов жертв в питании модельных видов.

**Научная новизна.** Проведен комплексный анализ влияния факторов среды на формирование спектров питания наиболее массовых видов птиц-миофагов на севере Подмосковья за 12-летний период. Показаны особенности межгодовой, сезонной и индивидуальной изменчивости ширины трофических ниш и спектров питания модельных видов. Установлена ведущая роль пространственной структуры охотничьих территорий на формирование рационов хищников-миофагов в противовес устоявшемуся мнению о

превалирующем влиянии обилия жертв. Определена половая и размерная структура основных видов жертв в добыче ушастой совы.

### **Теоретическая и практическая значимость работы.**

Теоретическая значимость работы состоит в расширении знаний о формировании трофических ниш хищников под влиянием различных экологических факторов. Данное исследование вносит вклад в изучение взаимоотношений в системе «хищник-жертва» на синэкологическом уровне. Выявление значимости пространственной структуры охотничьих территорий для формирования трофических ниш хищных птиц и сов способствует расширению представлений в рамках теории оптимального фуражирования. Материалы работы могут быть использованы в рамках преподавания курсов экологии и зоологии позвоночных в высшей и средней школах для естественно-научных профилей.

### **Основные 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) спектром 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.

### **Степень достоверности и апробация результатов.**

Материалы исследования собраны в течение 12 лет. Всего в работе используются данные по 242 гнездам, выводкам и гнездовым участкам (139 – ушастой совы, 78 – пустельги, 25 – болотной совы). В процессе учета динамики численности мелких млекопитающих отработано 25 841 ловушко-суток (л/с). Выводы по трофическим связям сделаны на основе анализа около девяти тысяч жертв, обнаруженных в питании модельных видов.

Материалы диссертации были представлены на I Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018); результаты данной работы также были освещены на ежегодном Круглом столе МПГУ (2018); на VI Всемирной конференции по совам (6 World Owl conference, 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).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 13 печатных работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

**Структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы. Текст диссертации представлен на 121 странице, включает 9 таблиц и 25 рисунков. Список литературы содержит 175 источников, из них 117 на иностранных языках.

**Личный вклад автора.** Автор принимал участие в данном исследовании с 2013 года; автором обработаны и проанализированы материалы, собранные как непосредственно им, так и его предшественниками в 2008-2012 гг.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен научному руководителю А.В. Шарикову. Отдельную благодарность автор выражает О.С. Гринченко за предоставление возможности проводить исследования на территории сети заказников «Журавлиная родина». Автор благодарен С.В. Волкову за консультации и неоценимый вклад в подготовку рукописи. Автор выражает огромную благодарность К.В. Макарову за помощь в определении беспозвоночных животных в питании птиц. Отдельную благодарность автор выражает Т.С. Массальской за разработку методики и помощь в проведении анализа по пространственной структуре местообитаний. Также автор благодарен участникам Московской рабочей группы по изучению хищных птиц, а также студентам и аспирантам МПГУ за помощь в сборе материала.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ВВЕДЕНИЕ**

Во введении обоснована актуальность темы исследования, сформулирована цель, задачи и положения, выносимые на защиту.

### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В главе проанализированы литературные источники, посвященные изучению спектров питания, ширине трофических ниш, степени их перекрывания, влиянию различных экологических факторов на формирование рационов птиц-миофагов. Дан обзор работ,

посвященных изучению влияния хищных птиц на половую и размерную структуры их жертв.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**2.1. Место и сроки проведения исследования.** Сбор материалов проведен с 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 70 км<sup>2</sup>. Наиболее пристальное внимание уделялось обследованию территории заказника «Апсаревское урочище», площадью 48 км<sup>2</sup>. Большая часть территории представлена сельскохозяйственными угодьями, чередующимися с лесными и кустарниковыми участками. Сельскохозяйственные угодья занимают большую часть территории заказника – на долю лугов приходится 60%, а пашни занимают около 16%.

**2.2. Методы сбора и обработки материала.** В соответствии с поставленными задачами мы использовали различные методы сбора материала. Для определения численности и распределения ушастой и болотной сов использовали различные методы регулярных учетов: маршрутные учеты с проигрыванием голосов птиц; маршрутные учеты без проигрывания голосов сов, а также точечные учеты (Шариков, 2016). Для определения численности и пространственного распределения обыкновенной пустельги на модельной территории осуществлялись регулярные пешие и автомаршруты, в ходе которых проводилась проверка занятости естественных и искусственных гнездовий.

**2.2.1. Определение относительной численности, половой и размерной структуры основных видов жертв на модельной территории.** Для оценки относительной численности и выявления размерной и половой структуры потенциальных жертв модельных видов проводили ежегодные оценки относительной численности мелких млекопитающих в начале (апрель) и в конце (июнь) гнездового периода. Отловы мелких млекопитающих проводились в 8–14 различных местообитаниях в разные годы, которые модельные виды используют в качестве охотничьих территорий. Учеты грызунов проводили по стандартной методике с использованием ловушек Геро (Наумов, 1963). В каждом местообитании ловушки были расположены в линии по 25 штук с интервалом 5 метров. Расставленные линии проверяли ежедневно в течение трех суток. У отловленных животных определяли видовую принадлежность, пол, возраст и массу. Собранные материалы по видам-двойникам *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* были объединены ввиду сложности их определения по морфологическим признакам и далее фигурируют под единым названием «обыкновенная полевка». Всего отработано 25 841 ловушко-суток (л/с). Отловлено 1882 особи мелких млекопитающих,

из которых: 188 особей видов-двойников обыкновенной полевки и 206 особей полевки-экономки.

**2.2.2. Сбор и обработка материалов по питанию.** Сбор погадок проводился в гнездовой период с апреля по июль (1-2 раза в месяц) рядом с занятыми гнездами, а также около рлостоянных присад. Собранные материалы обрабатывали в лабораторных условиях в соответствии с общепринятыми методиками (Галушин, 1982). Для максимально точного определения видового состава и численности млекопитающих в питании модельных видов 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 (Маяков, Шепель, 1987). Видовую принадлежность птиц определяли по остаткам клюва и перьям с использованием сравнительной орнитологической коллекции МПГУ. Насекомых определяли по хитиновым остаткам. Всего в сборах было определено 8 902 жертв: 5166 жертв ушастой совы; 3514 жертв пустельги; 222 жертвы болотной совы. Ширину трофической ниши рассчитывали с помощью индекса Левинса (В) (Levins, 1968). Для оценки перекрытия трофических ниш разных видов использовали индекс Пианки (Pianka, 1973).

**2.2.3. Определение половой и размерной структуры основных видов жертв.** Определение пола проводили на основе полового диморфизма костей таза (Dunmire, 1954; Brown, Twigg, 1969). Для реконструкции массы съеденных грызунов использовали регрессионное уравнение, описывающее зависимость между длиной тела тазовой кости (мм) и массой тела зверька (г) (Потапов и др., 1989). Всего реконструирована масса 1273 жертв. Достоверность значений, полученных с помощью этой формулы, проверяли, сравнивая их с реальной массой грызунов, отловленных в природе (Манн-Уитни U-тест).

**2.2.4. Методы описания местообитаний.** Для анализа структуры местообитания охотничьей территории каждой пары использовали участок радиусом 500 м от гнезда, где было зафиксировано охотничье поведение птиц (Martínez, Zuberogoitia, 2004). Для описания структуры охотничьей территории использовали спутниковые снимки, полученные с сайта Геологической службы США «USGS» (USGS: U.S. Geological Survey, 2019). Пространственные данные обрабатывали в программе «QGIS 3.14» (QGIS, 2020) в модуле «Semi-Automatic Classification Plugin» (Semi-automatic-classification-plugin, 2020). Для каждой охотничьей территории определили коэффициент ландшафтной гетерогенности (К), путем сравнения

фактических и средних площадей фрагментов каждого типа растительности (Виноградов, 1998).

**2.3. Методы обработки данных.** Для установления зависимости между шириной трофической ниши модельных видов с весенней и летней относительной численностью основных видов жертв, а также метеорологическими факторами использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ ). Этот же коэффициент использован для выявления степени перекрытия трофических ниш (Индекс Пианки ( $\alpha$ )) отдельных пар модельных видов в зависимости от расстояния между их гнездами.

Построение всех описанных ниже моделей проводилось в программе R (version 3.6.1, R Core Team, 2012). Для анализа влияния экологических факторов на формирование спектров питания модельных видов использовали технику машинного обучения. Для построения моделей мы использовали пакет *gbm* «Generalized Boosted Regression Models» (Version 2.1.3, Ridgeway, 2007). В окончательных настройках модели использовалась фракция упаковки 0.5 и скорость обучения 0.005 для построения не менее 2000 деревьев (Elith et al., 2008). Таким образом были построены три модели: в качестве зависимых переменных были ширина трофической ниши ( $B$ ) и доля основных видов жертв в рационе модельных видов, а в качестве независимых – параметры каждой охотничьей территории: доля каждого типа местообитания, коэффициент ландшафтной гетерогенности, а также численность основных видов жертв на ней.

Для сравнения размерных и половых характеристик жертв из питания ушастых сов с характеристиками жертв, изъятых из природной популяции, использовали метод построения обобщенных линейных смешанных моделей с функцией связи *logit* функцией и пуассоновским распределением. Для построения модели использовали специальный пакет *lme4* (Bates et al., 2016). Для сравнения парных характеристик из вышеописанных моделей мы использовали пост-хок тест (РНТ, тест Тьюки). Зависимой переменной была масса двух видов серых полевков ( $\tau$ ), независимыми - способ отлова (совами или ловушками), вид полевков и их пол. Год исследования был включен как случайный фактор из-за разного количества линий отлова в период с 2016 по 2020 годы.

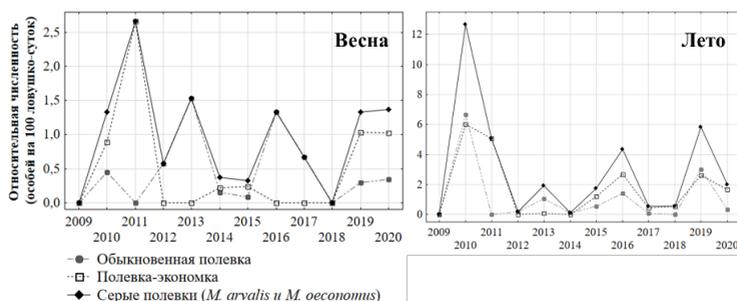
### **ГЛАВА 3. СПЕКТРЫ ПИТАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ХИЩНЫХ ПТИЦ**

Ушастая и болотная совы, а также обыкновенная пустельга проявляют себя как ярко выраженные миофаги. Основу их рациона составляют мелкие млекопитающие, среди которых доминируют два вида серых полевков – обыкновенная полевка и полевка-экономка, как по встречаемости, так и по биомассе. Трофические ниши трех видов значительно перекрываются. Наибольшая степень перекрытия отмечена между двумя видами сов –  $\alpha = 97\%$ . Наиболее выраженным

миофагом является болотная сова, обладающая самой узкой трофической нишей ( $B=2.2$ ). У ушастой совы и пустельги ширина ниши составляет  $B=2.5$  и  $B=7.1$ , соответственно. Доля серых полевок в рационе болотной совы составляет 96%. Доля серых полевок в рационе ушастой совы также высока, однако спектр ее питания более пластичен. Например, в сухие жаркие годы в питании вида регулярно отмечаются рыбы, чего не было документировано в других частях ареала. Перекрывание трофической ниши пустельги с болотной и ушастой совами высокое и составляет 70% и 72%, соответственно. Доля млекопитающих в рационе пустельги значительно ниже, чем в питании сов. Расхождение ниш с совами проявляется за счет добычи пустельгой большого количества насекомых. Существенный вклад в ее рацион вносят массовые виды насекомых – майский хрущ (*Melolontha melolontha*) и серый кузнечик (*Decticus verrucivorus*).

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

Трофические ниши модельных видов варьировали по годам, так как их формирование зависело от комплекса факторов среды. Одним из значимых факторов была численность серых полевок на модельной территории (Рис. 1).

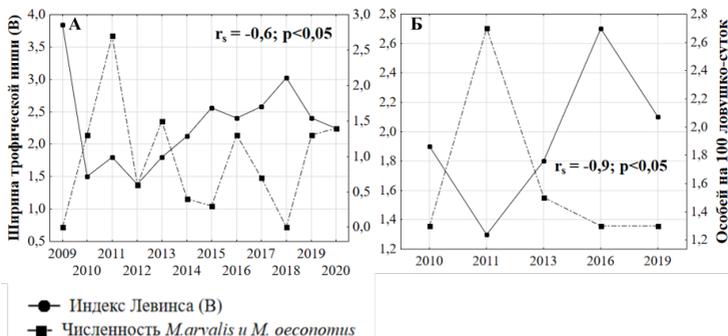


**Рисунок 1. Динамика относительной численности серых полевок в весенний и летний периоды (2009–2020 гг.).**

В целом динамика численности полевок имела ярко выраженные пики в весенний период 2011, 2013, 2016 и 2020 гг. Пиковые значения летней и весенней численности совпадали, за исключением 2020 г., когда наблюдали резкий спад летней численности по сравнению с весной (Рис. 1). Таким образом, численность основных видов жертв на модельной территории имеет 3–4-летнюю цикличность.

Ширина трофических ниш ушастой и болотной сов отрицательно коррелировала с весенней численностью двух видов серых полевок. В годы высокой численности основных видов жертв индекс Левинса принимал наименьшие значения (Рис. 2). Самая сильная

корреляция характерна для трофической ниши болотной совы, как у наиболее выраженного миофага.



**Рисунок 2. Корреляция ширины трофических ниш ушастой (А) и болотной (Б) сов с весенней численностью серых полевков на модельной территории.**

Ширина трофической ниши пустельги не коррелировала с численностью основных видов жертв. Мы предполагаем, что это связано с тем, что пустельга проявляет большую трофическую пластичность, чем оба вида сов и ее выбор жертв не определяется численностью полевков.

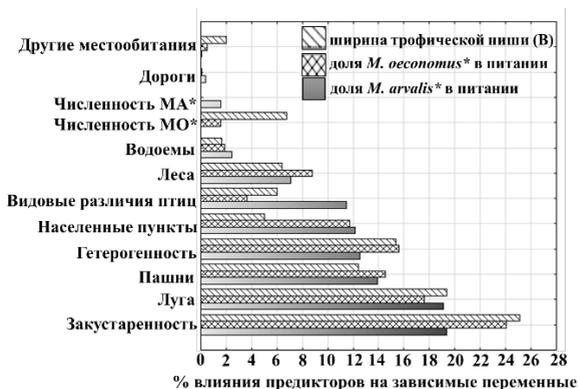
Абиотические факторы, такие как средняя температура ( $^{\circ}\text{C}$ ) и среднее количество осадков (мм) за весенние и летние месяцы не коррелировали с шириной трофических ниш модельных видов. Однако была установлена достоверная отрицательная корреляция между относительной численностью серых полевков и средним количеством осадков за весенний период ( $r_s = -0,7; p < 0,05$ ). Большое количество осадков в весенний период негативно сказывается на жизнедеятельности серых полевков, приводя к затоплению нор, что обуславливает повышенную гибель зверьков (Бабич, 2018; Никанорова, 2018).

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

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

Согласно теории оптимального фуражирования (Рукс, 1977, 1984), хищники выбирают места, где обилие предпочитаемого вида жертвы наиболее высокое (Sonerud, 1986). Однако пространственно-биотопическая структура охотничьей территории может вносить свои коррективы. Таким образом, ответ на вопрос, какой же фактор является первостепенным при формировании спектров питания хищных птиц, не всегда лежит на поверхности.

Методом построения обобщенных моделей бустинга регрессии (GBM), позволяющий установить степень влияния различных предикторов на зависимую переменную, установлено, что наиболее значимыми параметрами, влияющими на долю основных видов жертв в рационе модельных видов и ширину их трофических ниш (В), являются особенности пространственной структуры охотничьих территорий.

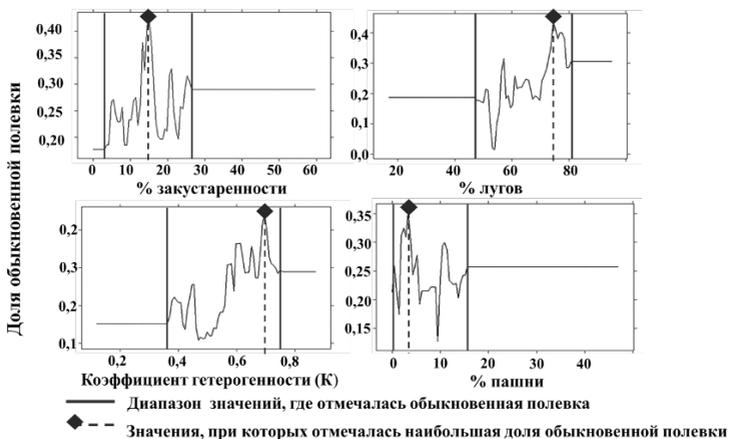


**Рисунок 3. Относительное влияние (%) переменных-предикторов в окончательных моделях бустинга регрессии, объясняющее изменения доли основной добычи и разнообразия жертв в рационах модельных видов птиц \*Численность основных видов жертв на охотничьих территориях: МА – *Microtus arvalis*, МО – *Microtus oeconotus*.**

Суммарное влияние элементов пространственной структуры на долю обыкновенной полевки составило 85.3%, полевки-экономки – 94.7%, на ширину трофических ниш – 82.8% (от общего влияния всех предикторов, принятого за 100%). Наиболее значимыми при этом были доля кустарников, лугов, пашни на охотничьих территориях, а также

гетерогенность этих территорий (Рис. 3). Несмотря на то, что мы показали некоторые отличия спектров питания у совместно обитающих хищников, видовые предпочтения не были главным фактором, влияющим на формирование трофических ниш.

Обыкновенная полевка была отмечена в добыче модельных видов на тех охотничьих территориях, где площадь, занимаемая кустарниками, варьировала от 3 до 27%, площадь лугов от 48 до 82%, пашни – от 1 до 16%. При этом коэффициент гетерогенности на этих территориях варьировал от 0.37 до 0.75 (Рис. 4).

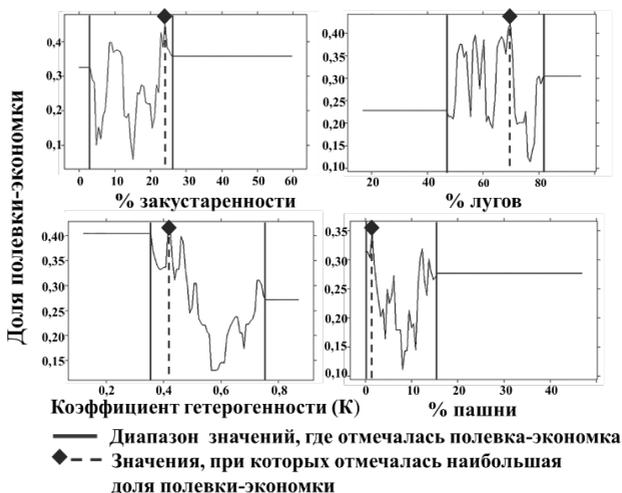


**Рисунок 4. Влияние доли различных местообитаний на охотничьих территориях птиц-миофагов на долю обыкновенной полевки в их рационе.**

При этом, наибольшая доля обыкновенной полевки отмечена в добыче птиц, охотившихся на территориях с долей кустарников 15%, лугов – 75%, пашни – 3%. Гетерогенность этих территорий была достаточно высока и составила 0.7 (Рис. 4).

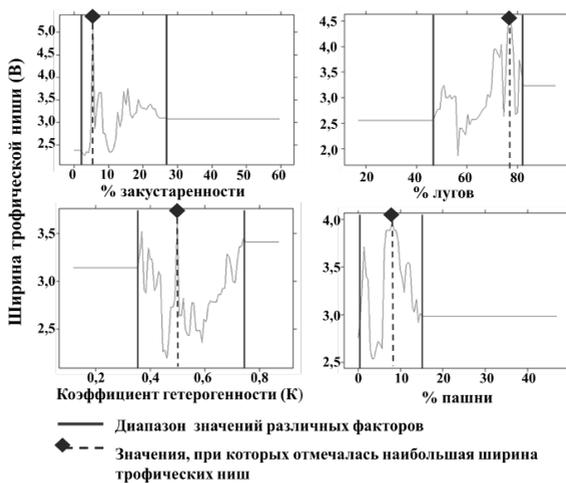
Полевка-экономка встречалась в рационе птиц, которые охотились на похожих территориях (Рис. 5). Площадь, занимаемая кустарниками, также варьировала на них от 3 до 27%. Однако наибольшая доля полевки-экономки была отмечена при более высокой доле кустарников (25%). При этом площадь лугов и пашни была несколько ниже – 70% и 2%, соответственно. Это можно объяснить различиями биотопических предпочтений двух видов полевок. Обыкновенная полевка предпочитает открытые пространства (луга, поля), в то время как полевка-экономка часто встречается в закустаренных местообитаниях (Громов, Ербаева, 1995; Малыгин,

Рябов, 2014). Гетерогенность среды была более значимой для полевки-экономки, ее доля в питании хищников была максимальной при среднем значении коэффициента – 0.45.



**Рисунок 5. Влияние доли различных местообитаний на охотничьих территориях птиц-миофагов на долю полевки-экономки в их рационе.**

Ширина трофических ниш модельных видов также в основном определялась пространственной структурой охотничьих территорий. Так, наибольшая ширина трофических ниш отмечена у птиц, охотившихся на территориях с 5% кустарников и 78% лугов от общей площади охотничьего участка (Рис. 6). Кроме того, площадь пашни и пространственная гетерогенность охотничьего участка также были значимыми параметрами, определяющими ширину трофической ниши модельных видов. При этом наибольшая ширина трофической ниши была на территориях с долей пашни 5% и среднем значении гетерогенности – 0.5.



**Рисунок 6. Влияние доли различных местообитаний на охотничьих территориях птиц-миофагов на ширину трофических ниш.**

Несмотря на отрицательную корреляцию весенней численности серых полевок с шириной трофических ниш двух видов сов, их численность была менее значимым фактором, по сравнению с влиянием элементов пространственной структуры охотничьих территорий (Рис. 3). Влияние численности обыкновенной полевки и полевки-экономки на их доли в рационах модельных видов составили 5.3% и 1% соответственно (от общего влияния всех предикторов, принятого за 100%).

Таким образом, именно особенности пространственной структуры охотничьих территорий определяют ширину трофических ниш модельных видов и долю двух видов серых полевок в добыче. Следовательно, трофические ниши модельных видов хищных птиц формируются под воздействием нескольких факторов, ведущим из которых на нашей модельной территории является пространственная структура охотничьих местообитаний.

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

### 6.1. Сезонные изменения спектров питания хищных птиц

Сезонные изменения в спектрах питания ушастой и болотной совы, а также пустельги проявляются в смене ролей двух основных видов жертв – обыкновенной полевки и полевки-экономки. В апреле доли двух видов полевки в питании ушастой совы не имеют достоверных отличий ( $RHT = 0.09$ ,  $p = 0.03$ ). Однако в мае в питании ушастой совы доля полевки-экономки становится достоверно больше – на нее приходится более половины от всего рациона ( $RHT = -0.5$ ,  $p < 0.05$ ). В июне полевка-экономка становится доминирующим видом жертв в питании ушастой совы, а роль обыкновенной полевки еще более заметно снижается ( $RHT = -0.7$ ,  $p < 0.05$ ). 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 около 80%. И если весной эта основа поддерживается равнозначным потреблением двух видов серых полевки, то в летний период это достигается наибольшим потреблением полевки-экономки, а обыкновенная полевка начинает выступать в роли субдоминанта.

При анализе питания болотной совы установлено, что весной она отлавливает обыкновенную полевку и полевку-экономку в равных пропорциях ( $RHT = 0.1$ ,  $p = 0.8$ ). 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 ( $RHT = 0.6$ ,  $p < 0.05$ ). К середине лета болотная сова переходит на потребление исключительно двух видов серых полевки – в рационе птиц в этот период не отмечено ни одного альтернативного вида жертвы. Таким образом, в течение весенне-летнего периода роль серых полевки в питании болотной совы растет.

Смена ролей основных видов жертв в питании пустельги проявляется менее отчетливо, чем в питании совы. 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 полевки в рационе птиц заметно снижается, а между долями обыкновенной полевки и полевки-экономки достоверных отличий нет. Спектр питания существенно изменяется в июле – серые полевки вновь являются основой рациона птиц, при этом основным видом жертвы становится полевка-экономка.

Опираясь на литературные данные, мы предполагаем, что увеличение доли полевки-экономки в питании ушастой совы и пустельги связано с ее приверженностью к охоте на более закустаренных пространствах, которые являются типичным местообитанием полевки-экономки. Болотная сова, напротив,

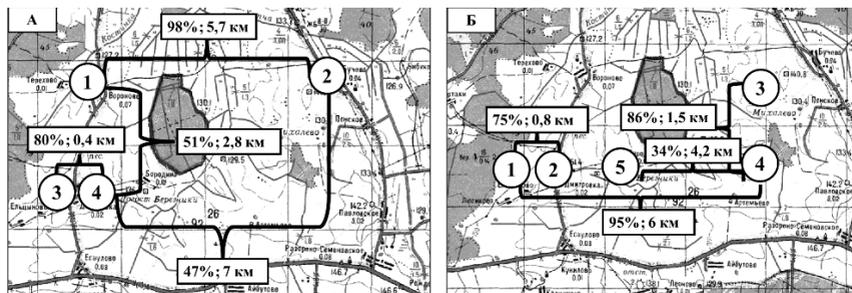
предпочитает охоту на более открытых охотничьих территориях, которые предпочитает обыкновенная полевка.

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

Изменчивость спектров питания хищных птиц может быть обусловлена не только влиянием различных биотических и абиотических факторов, но также индивидуальными предпочтениями (Village, 1983; Romanowski, Żmihorski, 2008; Буслаков, 2012). Именно поэтому мы проанализировали перекрытие 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 проверили гипотезу о том, что спектры питания пар, гнездящихся вблизи друг от друга будут наиболее сходны. Однако оказалось, что индекс перекрытия трофических ниш ( $\alpha$ ) 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 перекрытия трофических ниш ( $\alpha$ ) обнаружено у пар, гнездившихся как на достаточно удаленных, так и на соседних территориях. Например, спектры питания пар из гнезд №1 и №2 (расстояние 5,7 км) оказались сходны на 98%, так как их основу составляла полевка-экономка, доля которой была более 70% в обоих случаях. Также в рационе оказались одинаковыми доли второстепенных кормов – рыжей полевки и воробьинообразных птиц. 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. У птиц, гнездящихся в пределах одной деревни (гнезда №3 и №4, расстояние 0.4 км), перекрытие трофических ниш было несколько меньше, но также было существенным - 80% (Рис. 7, А). Ширина трофических ниш у этих пар была практически одинакова:  $B=2.6$  (гнездо №3) и  $B=2.4$  (гнездо №4). Отличия проявлялись в разном видовом составе второстепенных кормовых объектов. Наименьшая степень перекрытия ниш (47%) отмечена у пар ушастых сов, чьи гнезда располагались в семи километрах друг от друга. Такой процент определялся тем, что рацион пары №2 оказался менее разнообразным, его основой была полевка-экономка, а рацион пары №4 включал большее разнообразие дополнительных кормовых объектов, его основу составляла обыкновенная полевка (57%).



**Рисунок 7. Примеры перекрытия трофических ниш ( $\alpha$ , %) разных пар ушастой совы в 2016 г. (А) и пустельги в 2011 г. (Б).**

Сходство питания разных пар пустельги выражено несколько меньше и варьировало от 34 до 95%. Также, как и для ушастой совы, корреляции между степенью перекрытия ниш и расстоянием между гнездами обнаружено не было (Рис. 7, Б). Например, спектры питания пар, чьи гнезда были расположены на расстоянии менее километра друг от друга, перекрывались на 75%. Пары, гнездящиеся на большем расстоянии (6 км), имели более сходные рационы (гнезда №1 и №4;  $\alpha=95\%$ ). Сходство рационов разных пар пустельги также обусловлено наличием практически равных долей серых полевков, а отличия – разным набором дополнительных кормовых объектов, в частности, насекомых, видовой состав которых редко был одинаковым у разных пар. Так, в питании пар №1 и №4 лишь два вида насекомых оказались сходны. Кроме того, в питании пары №4 отмечены моллюски. Ширина трофических ниш у этих пар было одинаковой ( $B=2.9$ ). Наименьшее значение индекса Пианки ( $\alpha$ ) отмечено между парами, гнездящимися на расстоянии 4.2 км, и составило 34%. Такое низкое значение обусловлено тем, что рацион пары №5 состоял из серых полевков 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 полевков составила всего 40%.

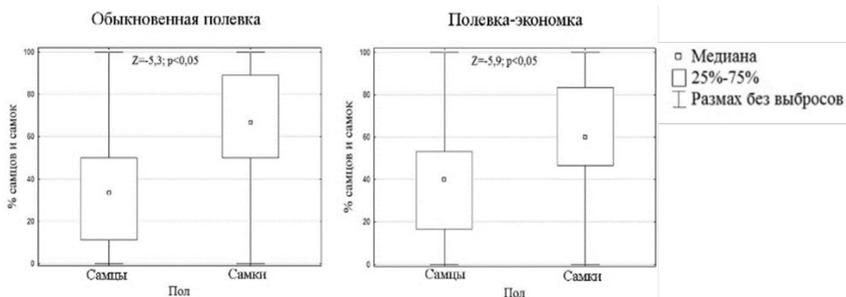
Таким образом, мы показали, что для модельных видов птици-миофагов характерна индивидуальная изменчивость спектров питания и ширины трофических ниш в пределах одного года. Отличия в питании и ширине трофических ниш являются результатом добывания разными парами основных видов жертв (обыкновенной полевки и полевки-экономки) в различных пропорциях, а также в добывании различных видов второстепенных кормовых объектов. Мы предполагаем, что эти различия связаны именно с пространственной структурой мест, где охотились птицы, так как описанное выше исследование проводилось в годы с пиковой численностью серых полевков. Кроме того, именно пространственная структура охотничьих территорий может в

значительной степени определять видовой состав второстепенных видов жертв.

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

Нами было показано, что наибольшая сохранность тазовых костей грызунов была отмечена в погадках ушастой совы, поэтому поставленная задача реализовывалась на ее примере (Sharikov et al., 2018).

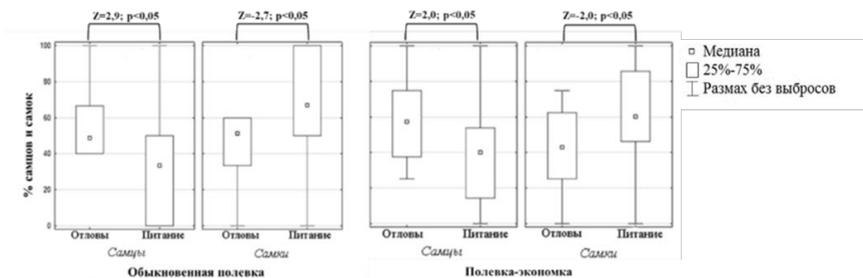
Анализ половой структуры обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании ушастой совы за все годы исследования показал, что в рационе птиц преобладают самки обоих видов (Рис. 8). Эта тенденция проявляется как в весеннем, так и в летнем сезоне.



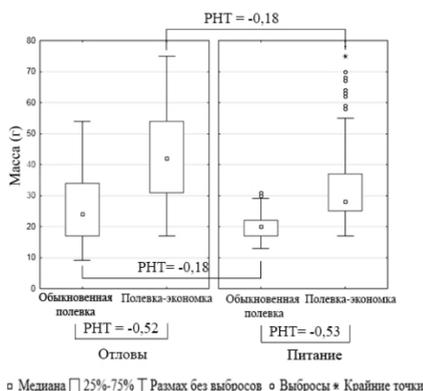
**Рисунок 8. Половая структура основных видов жертв в питании ушастой совы (Манн-Уитни U-тест).**

Половая структура обыкновенной полевки и полевки-экономки в питании ушастой совы имела межгодовые различия. Соотношение самцов и самок обыкновенной полевки достоверно отличалось в 2013, 2014, 2016 и 2020 гг. ( $Z = -3.5, -2.4, -4.2, -4.4, p < 0.05$ ). При этом во все эти годы в питании ушастой совы преобладали самки. Половая структура полевки-экономки в питании ушастой совы также отличалась по годам. Доля самок была достоверна выше в 2016, 2017 и 2020 гг. ( $Z = -3.0, -3.3, -3.9, p < 0.05$ ). В остальные годы достоверных отличий в соотношении полов не было.

Для того, чтобы проверить, есть ли тенденция в добывании хищниками преимущественно самок, мы сравнили половую структуру двух видов полевек в питании и в отловах (Рис. 9). Различия оказались существенны для обоих видов полевек, в отловах преобладали самцы, в питании – самки.



**Рисунок 9. Сравнение половой структуры в отловах и в питании ушастой совы (Манн-Уитни U-тест).**



**Рисунок 10. Сравнение массы двух видов жертв в питании ушастой совы и в отловах (Тьюки тест, все значения с  $p < 0.05$ ).**

отловах отличалась в зависимости от их пола. Так, масса и самцов ( $RHT = -0.16$ ,  $p < 0.05$ ), и самок ( $RHT = -0.19$ ,  $p < 0.05$ ) полевки-экономки была достоверно меньше в питании сов, чем у зверьков, отловленных в природе. Масса самцов обыкновенной полевки также имела достоверные отличия ( $RHT = -0.28$ ,  $p < 0.05$ ). Однако масса самок обыкновенной полевки не отличалась у зверьков в отловах и в питании ( $RHT = -0.07$ ,  $p = 0.5$ ). О том, что совы отлавливают более мелких зверьков, пишут авторы других работ (Koivunen et al., 1996; Trejo, Guthmann, 2003; Хиревич, 2002). Вероятнее всего, это связано с тем, что более мелкие особи полевков – это сеголетки, для которых характерны

Хищные птицы могут быть ориентированы не только на отлов жертв определенного пола, но и вылавливать добычу определенного размера (Karell et al., 2010). Для того, чтобы выяснить, справедливо ли это утверждение на нашей модельной территории, мы сравнили реконструированную массу основных видов жертв из добычи ушастой совы, с массой зверьков в отловах. Согласно нашим результатам, ушастые совы отлавливают более мелких особей серых полевков, установлены достоверные отличия массы зверьков из отловов и добычи (Рис. 10). Кроме того, масса животных в питании и в

некрупные размеры и отсутствие опыта в избегании хищника, что делает их более доступными для поимки.

Таким образом, ушастая сова, отлавливает более мелких и, вероятно, молодых самок серых полевок.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Спектры питания модельных видов хищных птиц на севере Московской области имеют специфические черты. Болотная сова является наиболее ярко выраженным специалистом, а ушастая сова и пустельга способны проявлять большую трофическую пластичность. Особенности трофических связей этих видов формируются под воздействием комплекса факторов. Среди этих факторов весомыми являются весенняя численность серых полевок, количество осадков за весну, а также структура охотничьих местообитаний. Значимость численности основных видов жертв тем сильнее, чем больше выражена специализация хищника. Осадки в весенний период оказывают опосредованное воздействие, влияя в первую очередь на численность основных видов жертв. Однако более значимую роль играет пространственная структура охотничьих местообитаний, а роль численности основных видов отходит на второй план. Спектрам питания модельных видов присуща не только межгодовая, но также сезонная и индивидуальная изменчивость. Сезонная изменчивость питания проявляется, прежде всего, в смене доминирующего кормового объекта. Индивидуальная изменчивость спектров питания характерна для всех модельных видов, но в большей степени проявляется у пустельги. Так, сходство рационов разных пар пустельги варьировал от 34% до 95%. В случае с ушастой совой — от 47% до 98%. Это связано с тем, что пустельга расширяет свой рацион за счет потребления широкого спектра беспозвоночных животных. У модельных видов отмечена ассортативность в поимке добычи: отлавливаются преимущественно самки и особи мелких размеров.

Таким образом, формирование трофических ниш хищных птице-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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### *Статьи в научных журналах, рекомендованных перечнем ВАК РФ:*

1. **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. – Т. 95. – P. 82–88.
2. **Sharikov A. V., Shishkina E. M., Kovinka T. S.** Fish in the diet of the Long-eared Owl *Asio otus* // *Bird Study*. – 2018. – Т. 65., №. 2. – P. 266–269.
3. **Kovinka T. S., Sharikov A. V.** Selection of prey by size and sex in the Long-eared Owl *Asio otus* // *Bird Study*. – 2019. – Т. 66., №. 4. –P. 543–549.
4. **Kovinka T., Sharikov A., Massalskaya T., Volkov S.** Structure and heterogeneity of habitat determine diet of predators despite prey abundance: Similar response in Long-eared, Short-eared Owls and Common Kestrels // *Avian Research*. – 2023. – Т. 14. – P. 100072.
5. **Шариков А.В., Массальская Т.С., Волков С.В., Ковинька Т.С.** Структура и неоднородность местообитаний определяют вероятность успешного гнездования ушастой совы (*Asio otus*, Strigidae, Strigiformes). // *Зоологический журнал*. – 2023. – Т. 103., №3. – С. 325-334.

##### *Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:*

6. **Хромов А. А., Шариков А. В., Басова В. Б, Власов К. Г., Ковинька Т. С. Шишкина Е.М.** Популяционные циклы мышей (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*) и лесных полевок (*Myodes glareolus*), влияние зимнего периода на динамику численности // *Журнал Вестник Международного университета природы, общества*

и человека «Дубна». Серия «Естественные и инженерные науки». – 2016. – №. 3 (35). – С. 57-64.

7. **Макарова Т. В., Шариков А. В., Ковинька Т. С.** Экология ушастой и болотной сов во внегнездовой период в европейской части России // Хищные птицы Северной Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях: материалы VII Международной конференции РГСС, г. Сочи, 19–24 сентября 2016 г / Под ред. А. В. Шариков. — Издательство Южного федерального университета Ростов-на-Дону, 2016. — С. 525–529. (авторство не разделено).
8. **Ковинька Т. С., Шариков А. В., Буслаков В. В.** Влияние различных экологических факторов на изменение ширины трофических ниш трех видов птиц-миофагов на севере Московской области // Хищные птицы в ландшафтах Северной Евразии: Современные вызовы и тренды: Материалы VIII Международной конференции РГХП, посвященной памяти А.И. Шепеля. с. 495-497, 2020.
9. **Ковинька Т. С., Шариков А. В.** Воздействие сов на популяции грызунов: является ли изъятие жертв хищником избирательным? // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии: тезисы XV Междунар. орнитолог. конф. Северной Евразии, посвящённой памяти акад. М. А. Мензбира (165-летию со дня рождения и 85-летию со дня смерти). — Минск: Минск, 2020. — С. 229–229.
10. **Sharikov A. V., Volkov S. V., Grinchenko O. S., Sviridova T. V., Buslakov V. V., Dombrovskaya Y. V., Evseeva A. M., Karvovsky D. A., Kondrakova K. D., Kovinka T. S., Massalskaya T. S., Shishkina E. M., Shpigova Y. O.** Moscow owls research group: main results of twenty-five years work // *Ela Journal of Forestry and Wildlife. Proceedings of the 6th World Owl Conference, Pune, India, 2019.* P.1240.
11. **Kovinka T. S., Sharikov A. V.** How owls impact the prey population structure: is they prey choice selective? // *Ela Journal of Forestry and Wildlife. Proceedings of the 6th World Owl Conference, Pune, India, 2019.* P.1220.
12. **Ковинька Т. С., Шариков А. В.** Сохранность костей грызунов в погадках сов по результатам лабораторных исследований // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января — 4 февраля 2018г.). Тезисы докладов. С.150-151.
13. **Ковинька Т. С., Шариков А. В.** Трофические связи птиц-миофагов и их зависимость от различных факторов среды на севере Московской области. // Второй Всероссийский орнитологический конгресс (г. Санкт-Петербург, Россия, 29 января — 4 февраля 2023 г.). Тезисы докладов. С. 118-119.