

На правах рукописи

МЕНЮШИНА Ирина Евгеньевна

**МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ БЕЛОЙ СОВЫ (*Nyctea scandiaca* L.) И
ПЕСЦА (*Alopex lagopus* L.) В ОСТРОВНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ
ЭКОСИСТЕМЕ**

Специальность 03.02.04 - зоология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2011

Работа выполнена в Государственном природном заповеднике
«Остров Врангеля»

Руководитель: доктор биологических наук
Вячеслав Владимирович Рожнов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Марина Владимировна Холодова
доктор биологических наук
Елена Павловна Крученкова

Ведущая организация: **Московский педагогический государственный университет, кафедра зоологии и экологии**

Защита состоится **5 апреля 2011 года в 14.00** на заседании Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 002.213.01 при Учреждении Российской Академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д.33, тел/факс: (495) 952-35-84, www.sevin.ru, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д.33.

Автореферат разослан **4 марта 2011г.**

Ученый секретарь совета по защите
докторских и кандидатских диссертаций
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

Актуальность работы. Одним из наиболее актуальных направлений экологических исследований в Арктике является изучение структуры и механизмов функционирования тундровых экосистем и их реакции на изменения климата. Межвидовые отношения играют ключевую роль в организации сообществ животных (Роговин, 1986; Иваницкий, 1986; Hayes, Mossop, 1987; Frafjord et al., 1989; Cooper, 1991; Никольский, 2002). В обедненных тундровых экосистемах хищники-миофаги могут быть ведущим фактором формирования лемминговых циклов и воздействия на успех размножения многих видов тундровых птиц (Дорогой, 1987, Henttonen et al., 1987; Sittler, 1995; Gilg et al., 2003). Белая сова и песец являются наиболее активными хищниками-миофагами в тундровых экосистемах. Несмотря на активно развивающиеся экологические исследования в тундровой зоне, взаимоотношения между белой совой и песцом – хищниками одного трофического уровня, и роль этих отношений в организации сообщества оставались практически не изученными. Не было ответа на вопрос о наличии межвидовой конкуренции в комплексе тундровых хищников-миофагов и ее изменениях в ситуациях с разным обилием основных кормов (Осмоловская, 1948; Овсяников, Менюшина, 1986; Ims, Fuglei, 2005).

Цель исследования: Выявить экологические и поведенческие особенности межвидовых отношений белой совы и песца в оптимальных для обоих видов местообитаниях на острове Врангеля в период размножения.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать в сравнительном аспекте изменения популяционных параметров белой совы и песца в период размножения.
2. Изучить процесс формирования и структуру смешанных репродуктивных поселений белой совы и песца в общих для обоих видов местообитаниях.
3. Проанализировать межвидовые отношения белой совы и песца с точки зрения конкуренции, взаимного хищничества и межвидовой коммуникации.
4. Оценить влияние межвидовых отношений белой совы и песца на формирование гнездовых колоний пластинчатоклювых.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые проведено детальное многолетнее изучение островной популяции белой совы. Получены данные по влиянию факторов среды на изменение популяционных параметров белых сов: определена максимальная гнездовая плотность, описана динамика плотности в разных типах местообитаний, установлены факторы, определяющие вариабельность средней величины кладки и выводка сов. Выявлены половые и возрастные различия в паттернах окраса оперения белых сов, позволяющие выделять половые и возрастные группы сов в природе неинвазивными методами; оценен вклад разных возрастных групп в размножение. Впервые изучены межвидовые отношения песца и белой совы в оптимальных для обоих видов местообитаниях, формирование и структура их смешанного репродуктивного поселения. Показано сходство динамики основных популяционных параметров этих видов, их социальных систем и репродуктивных стратегий. Выявлена роль межвидовых отношений белой совы и песца в организации сообщества.

Исследование имеет теоретическое значение для познания механизмов межвидовых отношений арктических хищников-миофагов и их роли в формировании и функционировании сообществ тундровых животных. Полученные в ходе исследования долговременные ряды данных по демографическому составу, динамике населения, пространственной и социальной структуре репродуктивных поселений белых сов и песцов являются необходимой основой для изучения их реакции на глобальные изменения климата и построения популяционных моделей. Результаты изучения поведенческих механизмов межвидовых взаимодействий белых сов и песцов могут служить основой для изучения когнитивных способностей этих хищников и механизмов внутривидовой и межвидовой коммуникации.

Практическое значение работы. Методы и результаты исследования используются в программе мониторинга популяций белых сов, песцов и леммингов на о. Врангеля по программе Летописи Природы заповедника. Полученные данные использованы в международном проекте

циркумполярного изучения тундровых хищников-миофагов как индикаторов состояния тундровых экосистем, в рамках программы IV-ого Международного Полярного Года 2007-2008 (проект #672 - Arctic WOLVES). Выявлены популяционные параметры белых сов, которые могут служить индикаторами для оценки состояния тундровых экосистем. Выявленные смешанные поселения белых сов и песцов маркируют оптимальные для обоих видов репродуктивные местообитания, поэтому результаты могут быть использованы для оценки качества тундровых местообитаний при планировании новых особо охраняемых природных территорий в Арктике.

Положения, выносимые на защиту.

1. Песец и белая сова в тундровых экосистемах являются экологически близкими видами: у них совпадает спектр основных кормов, перекрываются репродуктивные местообитания, сходны репродуктивные стратегии, динамика популяций, социальная и территориальная структуры.
2. В смешанных репродуктивных поселениях песца и белой совы на острове Врангеля наблюдается пространственная конкуренция, в результате которой формируется межвидовая территориальная структура. Ее механизмом является видоспецифичное территориальное поведение, в котором преобладают демонстрационные формы.
3. Межвидовая территориальность песца и белой совы приводит к формированию неоднородности пространства в отношении хищнического пресса песца на тундровых птиц и служит основой для формирования колоний пластинчатоклювых вокруг гнезд белой совы.
4. Образование колоний пластинчатоклювых на гнездовых территориях сов усложняет сообщество: в качестве дополнительных источников корма колонии привлекают тундровых хищников и усиливают напряженность отношений между совами и песцами.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на втором международном симпозиуме «Biology and Conservation of Owls of the Northern Hemisphere» (Виннипег, 1997); международном симпозиуме памяти

Вильяма Баренца «Arctic Conservation Symposium» (Москва, 1998); международной конференции «Raptor Research Foundation Annual Meeting» (Виннипег, 2001); на IV Конференции по хищным птицам Северной Евразии (Пенза, 2003); I и II научных конференциях «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005, 2009); международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва 2007); 4-й международной конференции «World Owl» (Грөнинген, 2007); Международной конференции «Dynamics of Lemmings and Arctic foxes in the circumpolar tundra» (Салехард, 2008), 3-ей международной конференции «Arctic fox» (Валедален, 2009); 3-ей международной встрече IPY Arctic-Predators project «Lemmings and Predators in the Arctic Tundra» (Тромсе, 2009); 3-ей международной встрече рабочей группы по белой сове (Саскатун, 2010).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 27 работ, в том числе 11 статей (4 в ведущих рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК) и 16 тезисов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5-ти глав, выводов. Текст диссертации изложен на 190 страницах, содержит 9 таблиц и 67 рисунков. Список литературы содержит 191 источников, в том числе 120 - на иностранных языках.

Содержание работы

Введение

Характеризуется специфика арктических экосистем, обосновывается актуальность темы, выбор места и объектов исследования. Формулируются цели и задачи исследования.

Глава 1. Материал и методы исследования

Исследование выполнено на о. Врангеля в 1990-1995 и 1998-2004 гг.; 13 сезонов охватывали период двух популяционных циклов леммингов. Полевые наблюдения проводились с мая по сентябрь, общая продолжительность составила 49.5 мес. Получены данные о размножении

848 пар сов и 97 семей песцов; обследовано в общей сложности 594 гнезда, включая 178 на модельном участке и его ближайших окрестностях, и 504 норы песцов. Судьба 242 гнезд известна от начала до конца репродуктивного сезона. Прослежена судьба 86 семей песцов. Общая продолжительность прямых наблюдений составила 4785 ч. Данные по размножению белой совы и песца собраны на постоянном модельном участке «Верхняя Неизвестная» (45 км²) в центре острова и на учетных маршрутах (5059 км) в разных ландшафтных районах. На модельном участке и двух соседних урочищах (около 60 км²) ежегодно (кроме 2-х лет депрессий леммингов) размножались 5-11 пар песцов и 5-20 пар сов. В течение всего сезона проводили мониторинг численности и полового и возрастного состава репродуктивных поселений белых сов и песцов, выявляли социальные ранги особей, регистрировали все типы поведения. Визуальные наблюдения за поведением вели с использованием 12-кратного бинокля. Регистрировали колонии водоплавающих (в общей сложности 6140 гнезд белого гуся, 884 гнезд обыкновенной гаги), которые формировались около 460 гнезд белых сов.

Обилие леммингов оценивали по числу их подснежных гнезд на учетных маршрутах, нор со свежими выбросами и тушек грызунов на гнездах сов. Учетные маршруты проходили через все типы местообитаний и склоны разных экспозиций, ширина учетной полосы составляла 10 м.

Половую структуру популяции белых сов оценивали по различиям в окрасе оперения маховых и рулевых перьев (Josephson, 1980). Выделение 3-х возрастных категорий у взрослых сов проводилось по установленным в ходе нашего исследования половозрастным различиям в паттернах окраса оперения, которые прослеживаются с 4-х недельного возраста. Дистанция распознавания возрастных различий у самок сов составляла не более 500 м, у самцов не более 200 м.

Пространственное распределение сов и песцов анализировали, используя схему ландшафтных районов острова (Петровский, 1985). Гнезда сов и норы песцов фиксировали на карте масштаба 1:200000.

Сроки начала размножения определяли путем прямых наблюдений и регулярных посещений гнезд и нор. Кладка белой совы считалась полной, если ее величина не менялась на протяжении 4-6 дней после откладки последнего яйца.

Границы территорий белых сов определяли по крайним точкам нахождения самцов (Taylor, 1973), песцов – по пограничным проходам самцов и территориальным конфликтам (Овсяников, 1986а, 1993). Размер территорий оценивали методом минимальных выпуклых полигонов (Haune, 1949). Для индивидуального опознавания использовали систему опознавания по естественным признакам (Овсяников, 1986а, 1993; наши данные).

Репродуктивный статус особей определяли по наличию кладки или выводка. Для оценки состояния и выживаемости совят на модельном участке их маркировали индивидуальными временными метками и периодически взвешивали. Сроки откочевки и направление перемещений выводков сов определяли в результате визуальных наблюдений. Учеты выводков песцов проводили в июле – начале августа во время кормления щенков родителями. Размеры репродуктивной части популяции песцов определяли по степени занятости нор в разных ландшафтных районах. Норы классифицировали как выводковые по присутствию щенков и/или по совокупности признаков – охрана норы взрослыми и наличие свежих экскрементов щенков.

Состав рациона хищников-миофагов определяли по остаткам добычи на гнездах и норах и в результате визуальных наблюдений за охотничьим поведением.

Вокруг гнезд белой совы фиксировали все гнезда водоплавающих, определяли величину и видовой состав колоний. Взаимоотношения хищников и водоплавающих наблюдали из укрытий, расположенных на границе колоний. Репродуктивный успех пластинчатоклювых оценивали по числу успешных гнезд при обследовании колоний после окончания вылупления.

Для статистического анализа использовали программу Statistica 6.0, применяли методы: Spearman Rank Order Correlations, T-test, Kruskal Wallis Anova, Mann-Whitney U Test, General Linear Model (Manova).

Глава 2. Изменения популяционных параметров белой совы и песца в период размножения

Белая сова (*Nyctea scandiaca* L.) и песец (*Alopex lagopus* L.) в экосистемах острова Врангеля присутствуют во все годы, используют общие корма и общие местообитания (Дорогой, 1987; Литвин, Овсяников, 1990; Менюшина, 2007).

Численность леммингов (копытного, *Dicrostonyx vinogradovi*, и сибирского, *Lemmus sibiricus*) в оба периода наблюдений менялась циклически с 5-7-летней периодичностью (рис. 1).



Рис. 1. Плотность подснежных гнезд леммингов на протяжении двух популяционных циклов на острове Врангеля, (гнезд/га). Стрелками показаны начало и конец периода данного исследования.

Число зимних подснежных гнезд леммингов и их расчищенных нор летом положительно коррелировали друг с другом ($r=0.6622$, $p=0.0038$) и с числом тушек на гнездах сов ($r=0,7380$, $p=0,00072$ и $r=0,5742$, $p=0,0159$, соответственно). Эти параметры были приняты как относительные индикаторы интенсивности подснежного размножения леммингов, которое определяет их численность в последующее лето.

На модельном участке «Верхняя Неизвестная» в период исследования численность песца и совы имела хорошо выраженные флуктуации: у песца она варьировала от $0,13$ ос/км² до $0,53$ ос/км², у совы – от $0,18$ ос/км² до $1,16$

ос/км². Число размножавшихся сов положительно коррелировало с численностью леммингов ($r=0,71$, $p=0,0029$) и численностью сов в других районах острова ($r=0,713$, $p=0,0028$). Флуктуации численности размножавшихся песцов также имели достоверную положительную связь с обилием леммингов ($r=0,611$, $p=0,015$). Не происходило увеличения численности размножавшихся песцов на следующий год после пика леммингов. Динамика численности размножавшихся песцов и сов имела сопряженный характер.

Репродуктивные поселения сов и песцов со средней и высокой стабильной плотностью гнезд и нор (0.16-0.32 гнезд/км² и 3.25-3.75 нор/км²) характерны для межгорных долин центральных и западных районов острова (Овсяников, 1986б, 1993; Менюшина, 1991; Овсяников и др., 1991; Menyushina, 1997). Районы со стабильными репродуктивными поселениями песцов и сов занимают примерно 35% площади острова.

На острове Врангеля белые совы и песцы не размножались только в годы депрессий леммингов (1996, 2005). Во все остальные годы в размножении принимали участие от 36% до 96% сов. Плотность гнезд варьировала от 0,07 до 0,40 гнезд/ км², плотность успешных гнезд – от 0,04 до 0,33 гнезд/км²; оба показателя положительно коррелировали с обилием леммингов ($r=0,626$, $p=0,022$; $r=0,822$, $p=0,000$, соответственно) (рис. 2).

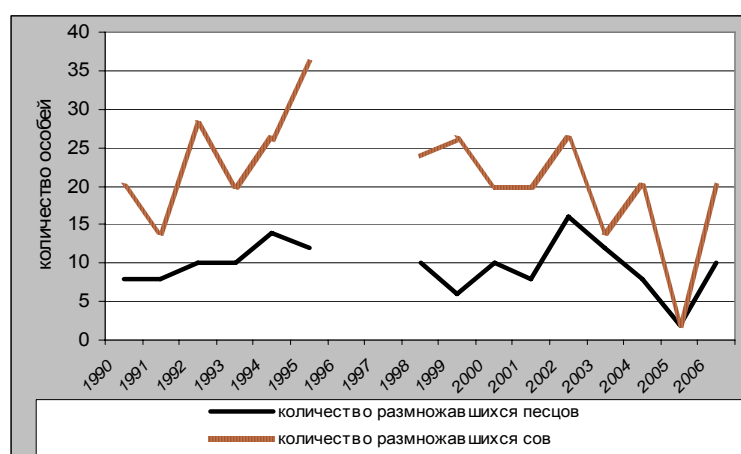


Рис. 2. Динамика численности размножавшихся сов и песцов на модельном участке.

Половой и возрастной состав сов зависел от численности леммингов. Плотность гнезд сов показала связь с возрастной структурой в поселении:

при низкой плотности возрастала доля самок старшей возрастной группы ($r=0,772$, $p=0,0019$), при высокой плотности увеличивалась доля молодых птиц ($r=0,699$, $p=0,008$) и сов среднего возраста ($r=0,767$, $p=0,002$).

Среди взрослых птиц всегда преобладали самцы, доля которых увеличивалась при снижении численности леммингов. У птенцов соотношение сдвинуто в пользу самок: в 1990-1995 гг. на 28%, в 1999-2004 гг. на 24% ($N=717$). В больших выводках (7-10 птенцов) соотношение самцов и самок приближалось к равному.

Величина кладки варьировала от 3 до 10 яиц. Ее размер слабо зависел от численности леммингов ($H=5.499$, $p=0.239$): он определялся сроками начала размножения ($H=34.846$, $p=0,000$) и погодными условиями в мае ($H=28.379$, $p=0,000$). Эффект возраста самок на размер кладки также был статистически значим ($Z=2,355$, $p=0,0206$): у самок старшей возрастной группы кладка достоверно больше, чем у молодых ($6,24 \pm 1,36$, против $5,55 \pm 1,58$, $df=173$, $p=0,025$).

Средняя величина выводка достоверно различалась в разные годы ($H=98.848$, $p=0,000$, $n=213$). Средний размер выводка варьировал от 0,27 до 5,6 птенцов и имел строгую положительную связь с численностью леммингов ($r=0,877$, $p=0,000$). Основным лимитирующим фактором выживаемости птенцов белой совы было обилие леммингов (табл. 1).

Таблица 1. Размер выводка белой совы при разном обилии леммингов.

Обилие леммингов	Очень низкое	Низкое	Среднее	Высокое
Средний размер выводка	$1,2 \pm 1,1$ SD	$2,5 \pm 1,2$	$2,9 \pm 1,2$	$5,0 \pm 1,7$

Возрастная структура популяции влияла на репродуктивный успех. Величина выводка во все годы определялась обилием леммингов, а доля успешных гнезд зависела от пропорции сов старшей возрастной группы среди размножавшихся. Большинство популяционных параметров сов, связанных с обилием леммингов (численность, доля размножавшихся, гнездовая плотность и размер выводка), изменялись циклически в соответствии с флуктуациями численности грызунов.

Динамика размножавшихся песцов на участке «Верхняя Неизвестная» имела положительную связь с обилием леммингов ($r=0,611$, $p=0,015$). В других районах острова интенсивность размножения оценивали через показатель занятости нор выводками, который коррелировал с числом пар песцов на модельном участке ($r=0,804$, $p=0,000$) и числом подснежных гнезд леммингов ($r=0,516$, $p=0,048$). Максимальная плотность пар на участке «Верхняя Неизвестная» была $0,18$ пар/км² в год пика леммингов, но не достигала максимальной для острова величины ($0,3$ пар/км²). Лимитирующим фактором в горных районах был дефицит грунтовых нор. Успех размножения песцов зависел от обилия леммингов. Средняя величина выводка менялась от 5,1 до 12,4 и положительно коррелировала с числом подснежных гнезд леммингов ($r=0,533$, $p=0,041$) (рис. 3).

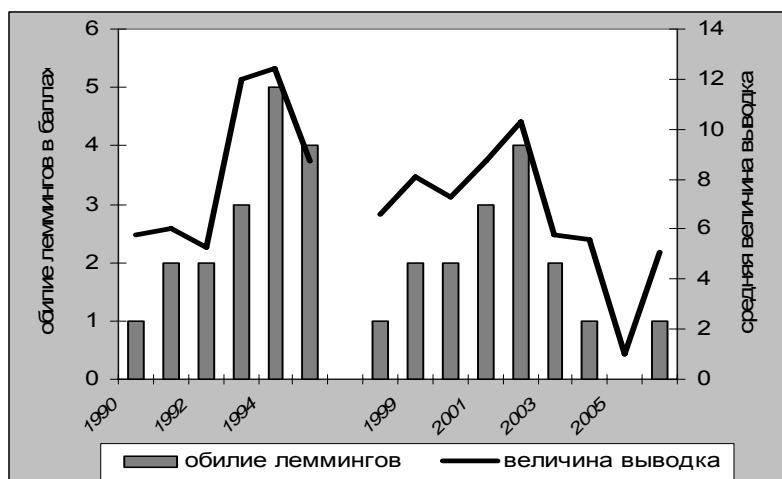


Рис. 3. Изменение средней величины выводка песцов в зависимости от численности леммингов.

В отличие от белой совы, величина выводков песцов не имела достоверных различий при средней и высокой численности леммингов, эти показатели достоверно отличались только при низкой численности.

За 16 летний период (1990-1996, 1998-2006 гг.) на модельном участке и его окрестностях (около 60 км²) белые совы вырастили 421 птенца, а песцы 638 щенков (табл. 2). Размножение на фазах роста и спада популяций леммингов вносило существенный вклад в популяции белой совы и песца. В годы низкой численности леммингов совы выкормили 42%, песцы – 51% молодых. Продуктивность (число молодых в год) песцов была выше на всех фазах популяционных циклов при более низкой плотности размножавшихся

пар, чем у сов. Общая репродуктивная стратегия белых сов и песцов носила сходный характер: размножение на всех фазах, кроме депрессий, и существенный вклад в воспроизводство в годы дефицита леммингов.

Таблица 2. Продуктивность поселения белой совы и песца на разных фазах популяционных циклов леммингов на модельном участке (60км²) за период 1990-96 и 1998-2006 гг.

	Обилие леммингов			
	Депрессия	Низкое	Среднее	Высокое
Количество лет фазы	2	10	2	2
Количество птенцов	0	175	90	156
Количество щенков	3	327	117	191
% птенцов	0	42,6	21,4	37,1
% щенков	0,004	51,0	19,0	30,0
Продуктивность фазы (juv/год):				
птенцы	0	17,5	45,0	78,0
щенки	0	32,7	58,5	95,5
птенцов/км ²	0	0,29	0,75	1,3
щенков/км ²	0	0,59	1,06	1,74

Таким образом, размножение и песцов, и белой совы на о. Врангеля зависело от обилия леммингов, большинство популяционных параметров обоих видов изменялось синхронно с динамикой леммингов сходным образом. Наиболее надежным индикатором численности леммингов является средний размер выводка белой совы, который достоверно отражает не только высокое, но также низкое и среднее обилие грызунов.

Глава 3. Формирование и структура смешанных репродуктивных поселений белой совы и песца

На модельном участке песцы и совы размножались регулярно с высокой плотностью, что позволяет оценивать этот район как оптимальные репродуктивные местообитания для обоих видов. Плотность гнезд белой совы в этих местообитаниях максимальна для о. Врангеля. Гнезда сов и выводковые норы песцов располагались по всей площади модельного участка вперемешку, пространственно не были разобщены. В общих репродуктивных местообитаниях участки сов и песцов перекрывались во все

годы размножения: за период наблюдений прослежено 178 случаев. В результате формировались смешанные поселения двух видов (рис. 4).



Рис. 4. Схема наложения участков сов (границы выделены пунктирными линиями) на участки песцов (сплошные линии) на модельном участке «Верхняя Неизвестная» в 1994 г. – пик леммингов.

Перекрытие участков сов и песцов в смешанном поселении происходило и при низкой численности леммингов, несмотря на снижение плотности обоих видов. Размеры репродуктивных участков у обоих видов варьировали: от 1,2 до 6 км² у сов, и от 2,3 до 12,5 км² у песцов, увеличиваясь при снижении численности леммингов (Watson, 1957; Кречмар, Дорогой, 1981; Овсяников, 1985, 1993; наши данные).

Распределение нор и гнезд было привязано к постоянным элементам биологического сигнального поля. Около 80% сов ежегодно гнездятся в стационарных лунках. На половине репродуктивных участков лунки и норы расположены близко друг от друга – на расстоянии от 20 до 100м.

Суммарная плотность размножавшихся песцов и сов варьировала по годам от 0,16 до 0,53 пар/км², но в каждый сезон была ниже суммы максимальных плотностей этих видов на острове. Исходная гнездовая плотность сов всегда снижалась в первой половине сезона: при низкой численности леммингов до 5 раз, в годы обилия грызунов на 7-17%. Соответственно в июле-августе, в период максимальных потребностей в корме у сов и песцов, показатели их суммарной плотности были ниже: от 0,11 до 0,44 пар/км². Заметного влияния межвидовых отношений на размеры

участков не отмечено, но факт перекрытия участков в периоды дефицита кормов, когда величина выводков достоверно снижалась, свидетельствует о наличии эксплуатационной конкуренции между этими видами.

Пространственная структура репродуктивного поселения каждого вида состояла из охраняемых территорий моногамных пар. Минимальные дистанции между выводками песцов и сов были меньше по величине и меньше варьировали, чем внутривидовые дистанции. Это может указывать на то, что они либо индифферентны друг к другу, либо, они вынуждены размножаться на короткой дистанции из-за внутривидовой конкуренции, что как следствие приводит к более напряженным межвидовым отношениям. Эти гипотезы были проверены анализом межвидовых взаимодействий белой совы и песца.

Глава 4. Межвидовые отношения белых сов и песцов в период размножения

Между совами и песцами в смешанных поселениях ежегодно наблюдали агонистические взаимодействия, происходившие вне контекста прямой пищевой конкуренции. Совы стремились исключить или ограничить доступ песцов на территорию, прилегающую к гнезду в радиусе 100-500 м. Количественный анализ внутри- и межвидовых взаимодействий показал, что межвидовые взаимодействия преобладали во все годы (рис. 5), что подтверждает вторую гипотезу, что в смешанных поселениях между совой и песцом есть пространственная конкуренция, отношения между двумя видами носят конфликтный характер.

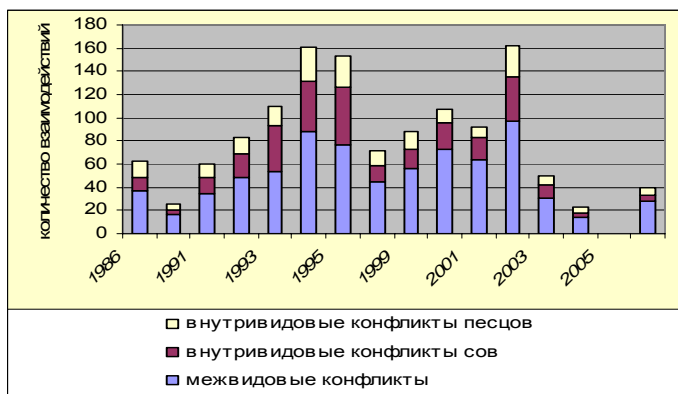


Рис. 5. Сравнение внутри- и межвидовых взаимодействий сов и песцов.

Межвидовые конфликты включали полный набор видоспецифических территориальных форм поведения: взаимные угрозы, территориальные демонстрации, атаки, преследования, драки (табл. 3).

Таблица 3. Антагонистические взаимодействия песка и белой совы

Характер взаимодействия	N	Инициатор песец		Инициатор сова		% от всех взаимодействий
		Количество взаимодействий	%	Количество взаимодействий	%	
Драка	5	4	80	1	20	0,7
Атака	65	11	17	54	83	8,5
Угроза	177	53	30	124	70	23,2
Демонстрации	481	144	30	337	70	63
Преследование	13	7	54	6	46	1,7
Избегание	22	14	64	8	36	2,9
Всего:	763	233	31	530	69	

У сов и песцов хорошо выражено территориальное поведение, которое включает нападение на чужаков, широкий набор демонстрационных средств и интенсивно функционирующую систему оповещения о занятости пространства. Во внутривидовых конфликтах типично активное избегание драк. В межвидовых конфликтах обоими видами хищников использовалось видоспецифическое территориальное поведение. В большинстве случаев отношения регулировались на демонстративном уровне (табл. 3).

При близком расположении (<500м) напряженность была высокой: между песцами и совами в период установления границ происходили регулярные столкновения. Частота межвидовых конфликтов показала высокую положительную корреляцию с дистанцией между гнездом и норой ($r= 0,894$, $p=0,000$).

В наиболее острых случаях происходило вытеснение либо сов песцами, либо песцов совами. Однако это происходило редко и в близкой пропорции: из 118 детально прослеженных случаев межвидовых отношений в 3% было

вытеснение сов, в 5% – песцов, в 92% случаев устанавливались стабильные отношения. Таким образом, доминирования в этой паре хищников на видовом уровне не выявлено. Иерархические отношения устанавливались на индивидуальном уровне, доминировать могли как песцы, так и совы. Инициатором и победителем взаимодействия мог быть как песец, так и сова (табл. 3). Совы чаще были инициаторами, поскольку они активно охраняли центр своего участка, но сами избегали вторгаться в центр участка песцов.

Особенности конфликта определялись индивидуальными качествами, состоянием животного и, очевидно, уровнем мотивации, который зависел от дистанции между гнездом и норой. В межвидовых взаимодействиях песец и сова адекватно реагировали на действия друг друга, это говорит о том, что они правильно понимают видоспецифическое поведение противника. В территориальных конфликтах песцы и совы реагировали друг на друга как партнеры по социальным взаимодействиям. Богатые перцептивные способности песца и белой совы проявляются в тонкой оценке состояния и намерений партнера другого вида по взаимодействию: например, реакции одной и той же особи на противников разного социального ранга заметно отличались.

Первый опыт межвидовых взаимодействий приобретает совами и песцами в возрасте 2,5 мес, в период начала самостоятельной жизни. Межвидовые взаимодействия являются частью социального опыта, приобретаемого до начала расселения. Характер межвидовых взаимодействий между совятами и щенками (n=59) зависел от индивидуальных особенностей и включал широкий диапазон форм поведения: от игровых (32%) до агрессивных (12%), но преобладали взаимодействия с исследованием друг друга (56%). Дистанция взаимодействия составляла от 0,3-5 до 20 м, а продолжительность до 35 мин. Как и у взрослых, инициаторами были как щенки, так и совята. У молодых сов и песцов, выросших в смешанных поселениях, опыт межвидовых взаимодействий мог быть сформирован к началу репродуктивного периода.

За весь период наблюдений не отмечено направленных охот песцов и сов в отношении детенышей друг друга: их гибель от хищничества другого вида не превышала 1,5%.

Таким образом, результатом пространственной конкуренции между совами и песцами, которая выражалась в межвидовых конфликтных взаимодействиях в смешанных поселениях, было установление межвидовой территориальной структуры. Она формировалась следующим образом.

Песцы первыми в начале репродуктивного сезона устанавливали границы своих территорий, позже прилетают совы и занимают свои репродуктивные участки, которые накладываются на участки песцов. В процессе межвидовых конфликтов на участках сов формируются территории, на которые песцы не допускаются. В результате, в смешанных поселениях песца и совы формировались упорядоченные пространственные отношения, когда границы репродуктивных центров охранялись, а большая часть охотничьих угодий в зоне перекрытия участков использовалась совместно. Участки сов накладывались на участки песцов и включали центральную зону – территорию, охраняемую от песцов, которая была меньше территории, охраняемой от особей своего вида. Формировалась межвидовая территориальность, которая включала механизмы, характерные для внутривидовых взаимодействий: территориальные демонстрации разной модальности, охрану границ, агрессию против вторженцев и практически такие же варианты межсемейных взаимодействий – от соблюдения установленных границ до полного изгнания соседей-конкурентов с территории, на которую претендовал активный инициатор конфликта. Им могли быть как песец, так и сова.

Такая пространственная структура с одной стороны регулирует пространственные отношения двух видов хищников, а с другой стороны формирует основу для усложнения сообщества.

Глава 5. Влияние межвидовых отношений белой совы и песца на формирование колоний пластинчатоклювых

На о. Врангеля нет местообитаний не доступных для песца, где могли бы гнездиться водоплавающие. Пространственная структура в смешанных репродуктивных поселениях белых сов и песцов не только регулировала отношения этих хищников между собой, но и влияла на распределение белых гусей (*Chen hyperboreus* Pall.) и обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.) – видов, уязвимых для хищничества песца. На охраняемых совами территориях заселяются пластинчатоклювые, которые формируют свои колонии. Формирование колоний белого гуся под защитой белой совы на о. Врангеля происходило ежегодно, кроме депрессий, когда гнезд сов не было. На модельном участке ежегодно приступали к гнездованию 200-500 пар гусей, колонии пластинчатоклювых формировались на 60% территорий сов, всего наблюдали 184 колонии. Примерно 70% белых сов относились лояльно к появлению гусей в окрестностях своего гнезда. Около 30,5% сов атаковали гусей, пытались изгнать их со своей гнездовой территории. Размер большинства колоний белых гусей на территориях сов не превышал 10-20 гнезд, средний размер колоний белого гуся составлял 10,4 гнезд ($SD \pm 7,87$, $n=105$). Крупные колонии (> 100 гнезд) были единичны, формировались не ежегодно. Формирование колоний останавливалось, если совы прекращали охрану территории. 95% гнезд гусей вне территорий охраняемых совами разорялись песцами ($n = 97$), тогда как на охраняемых совами территориях – только 12-35,7% ($n=1640$). На участках, где совы гнездятся практически ежегодно (14 сезонов из 16) не происходило увеличения размера колоний белых гусей.

Колонии белых гусей и обыкновенной гаги имеют разное значение для совы. Территориальное поведение и активная защита гнезда гусями становились причиной частых конфликтов и столкновений с совами. В единичных случаях агрессия гусей в отношении самок белой совы вынуждала последних бросать свои кладки (2% из 184 гнезд). В большинстве

конфликтов совы не только изгоняли (55 наблюдений), но и убивали гусей с ближних гнезд (37 случаев). Лишь около 20% убитых совами гусей использовались в качестве корма. В качестве кормового ресурса белый гусь не оказывал положительного влияния на репродуктивный успех белой совы, так как покидал колонии до начала активного роста птенцов совы. Колонии гусей привлекали к гнездам сов не только песцов, но всех пернатых и наземных хищников. Появление на колониях росомх или волков могло быть причиной гибели 12 гнезд сов.

Размножение гаг прослежено около 139 гнезд белой совы. В отличие от гуся, гаги не проявляют территориального поведения, не привлекают так активно других хищников и не вступают в конфликты с совами. Гаги оставались на колониях до конца июля-начала августа. При недостатке леммингов совы добывали от 7 до 16% размножавшихся самок гаг (n=884). Несмотря на это, размножение гаг около гнезд белых сов увеличивало репродуктивный успех обоих видов, а не только совы. Разорение на колониях гаг было ниже, чем при одиночном гнездовании (12,6% против 21%).

Формирование колоний пластинчатоклювых на гнездовых территориях сов становится фактором усиления напряженности отношений между совами и песцами, частота конфликтов между хищниками была достоверно выше при наличии колоний, чем при их отсутствии (рис. 6).

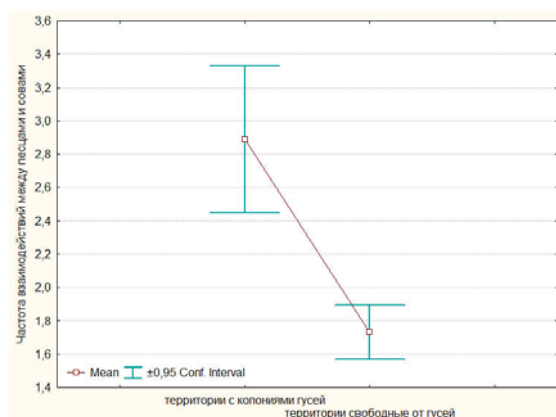


Рис. 6. Зависимость частоты конфликтов между совами и песцами от наличия колоний белых гусей.

$KW-H(1,150) = 12,35, p = 0,0004;$
 $F(1,148) = 16,91, p = 0,00006$

Таким образом, межвидовая территориальность смешанных поселений белой совы и песца становится основой усложнения сообщества.

Образование колоний пластинчатоклювых создает дополнительные источники корма для хищников и становится фактором усиления напряженности взаимоотношений сов с песцами.

Выводы

1. Основные популяционные параметры (численность, плотность, размер выводка) у белой совы и песца изменяются циклически синхронно сходным образом, в соответствии с флуктуациями численности леммингов.
2. Белая сова и песец имеют сходную пространственную структуру: неперекрывающиеся репродуктивные участки; сходные репродуктивные стратегии: моногамные пары, размножение на всех фазах популяционных циклов, кроме депрессии; сходство в организации социальных связей в репродуктивный период: наличие семейных групп, сходство их состава, распределение ролей в семейной группе, преобладание демонстрационных форм в территориальном поведении.
3. На о. Врангеля выявлены смешанные репродуктивные поселения белой совы и песца, которые формируются во все годы, кроме лет депрессий леммингов.
4. Процесс формирования смешанных поселений белой совы и песца начинается с установления территориальной структуры поселений песца и завершается вселением на те же участки белой совы. В результате смешанное поселение белой совы и песца представляет собой систему наложенных друг на друга участков обитания этих видов.
5. Формирование пространственной структуры смешанного поселения белой совы и песца происходит на основе элементов биологического сигнального поля каждого из видов: распределения нор песцов, многолетних лунок и присад сов.
6. В смешанном поселении белых сов и песцов средние дистанции между гнездом и норой достоверно меньше, чем внутривидовые дистанции между выводками. Межвидовые конфликты между белыми совами и песцами количественно преобладают над внутривидовыми.

7. Устойчивого доминирования одного вида над другим не наблюдается. Направленного хищничества одного вида на другой не выявлено. В случаях совмещения охраняемых центров белой совы и песца происходит вытеснение семьи одного из видов, что свидетельствует о наличии пространственной конкуренции.

8. Конфликтные взаимодействия в смешанных поселениях белой совы и песца приводят к формированию межвидовой территориальности, механизмом которой является видоспецифическое территориальное поведение каждого из хищников. В межвидовых взаимодействиях белой совы и песца преобладают демонстрационные формы территориального поведения.

9. Межвидовая территориальная структура смешанных поселений белой совы и песца служит основой формирования колоний пластинчатоклювых на гнездовых территориях белой совы. Образование колоний пластинчатоклювых создает дополнительные источники корма для хищников и становится фактором усиления напряженности взаимоотношений сов с песцами.

Благодарности

Особую благодарность выражаю к.б.н. Н.Г.Овсяникову за неоценимую помощь на всех этапах исследования. Приношу искреннюю благодарность директору А.В.Груздеву, научным сотрудникам и инспекторам заповедника «Остров Врангеля» за поддержку и помощь в ходе полевых работ в Арктике. Искренне благодарна научному руководителю работы, д.б.н. В.В.Рожнову за научное руководство, доброе внимание и поддержку. Работа частично выполнена при поддержке гранта университета Тромсо в рамках проекта Международного Полярного Года по изучению функциональных связей и динамики сообществ тундровых животных в циркумполярной сети модельных территорий (проект # 672, Arctic WOLVES, по номенклатуре Международного комитета МПГ 2007-2008 гг.).

Список опубликованных по теме диссертации работ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. Овсяников Н.Г., Менюшина И.Е. 1986. Конкуренция из-за корма между белыми совами, *Nyctea scandiaca*, и песцами, *Alopex lagopus*. // Зоол. журн., т. 65, № 6. С. 901-910.

2. Овсяников Н.Г., **Менюшина И.Е.** 1987. Наблюдения за лисицей в поселении песцов на острове Врангеля. // Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 92, вып. 5. С. 49-55.
3. Овсяников Н.Г., Рutowская М.В., **Менюшина И.Е.**, Непринцева Е.С. 1988а. Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар двигательных реакций. // Зоол. журн., т. 67, № 2. С. 263-273.
4. Овсяников Н.Г., Рutowская М.В., **Менюшина И.Е.**, Непринцева Е.С. 1988б. Социальное поведение белых песцов (*Alopex lagopus*): репертуар звуковых реакций. // Зоол. журн., т.67, № 9. С. 1371-1380.

Статьи в сборниках и других журналах

5. Овсяников Н.Г., Баранюк В.В., **Менюшина И.Е.**, 1985. Защита гусей от песцов на гнездовой колонии и в стаях. // В кн.: Теоретические аспекты колониальности у птиц. М., Наука. С. 108-115.
6. **Менюшина И.Е.**, Овсяников Н.Г. 1991. Пространственное распределение белых сов на острове Врангеля. // В кн.: Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М. С. 23-42.
7. Овсяников Н.Г., Марюхнич П.В., **Менюшина И.Е.**, Кривецкий Ю.И. 1991. Структура поселений и динамика популяции песца на острове Врангеля. // В кн.: Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М. С. 5-23.
8. **Menyushina, I.E.**, 1994. Interspecies relation of the polar fox (*Alopex lagopus* L.) and snowy owl (*Nyctea scandiaca* L.) during the breeding season in the Vrangal Island. I // *Lutreola*, № 3. С. 15-21.
9. **Menyushina I.E.**, 1994. Interspecies relation of the polar fox (*Alopex lagopus* L.) and snowy owl (*Nyctea scandiaca* L.) during the breeding season in the Vrangal Island. II // *Lutreola*, № 4. С. 8-14.
10. **Menyushina I.E.**, 1994. Interspecies relation of the polar fox (*Alopex lagopus* L.) and snowy owl (*Nyctea scandiaca* L.) during the breeding season in the Vrangal Island. III // *Lutreola*, № 5. С. 15-19.
11. **Menyushina I.E.**, 1996. The wolverin (*Gulo gulo* L.) on Vrangal Island // *Lutreola*, № 7. С. 1-5.
12. **Menyushina I.E.**, 1997. Snowy Owl Reproduction in Relation to Lemming Population Cycles on Wrangel Island. // *Biology and Conservation of Owls of the Northern Hemisphere: 2d International Symposium*, Winnipeg, MB. Gen.Tech.Rep.NC-190.St.Paul, MN:U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station, Eds.: Duncan, James R., Johnson, David H.; Nicholls, Thomas H. P., 572-582.
13. **Menyushina I.E.**, 2000. Interrelations between the snowy owl (*Nyctea scandiaca* L.) the common eider (*Somateria mollissima*, L.) and the snow goose (*Chen caerulescens*, L.) during nesting season on Wrangel Island. // Ebbinge, B.S. et al. (Eds.) 2000. *Heritage of the Russian*

Arctic: Research, Conservation and International Co-operation. – Moscow: Ecopros Publishers. – 640p.; P. 363-371

14. **Менюшина И.Е.**, 2005. Буферные зоны у песца (*Alopex lagopus* L.) на острове Врангеля. // В сб.: «Поведение и поведенческая экология млекопитающих». Ред. В.В.Рожнов и др., Материалы научной конференции. М. С. 101-104.

15. **Менюшина И.Е.**, 2007. Изменения репродуктивных показателей популяции белой совы (*Nyctea scandiaca*, L.) на острове Врангеля на протяжении двух лемминговых циклов. // Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб., Астерион. С. 32-58.

Тезисы и материалы конференций

16. **Менюшина И.Е.**, Овсяников Н.Г., 1989. Негативные аспекты гнездования водоплавающих около гнезд белых сов. // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах. Тез. докл., Всесоюзное совещ., 5-8 сентября, Воркута, 1989. Сыктывкар. С. 126-128.

17. **Menyushina, I.E.**, 1997. Snowy owl reproduction in Relation to lemming population on Wrangel Island. // Second International Symposium: Biology and Conservation of Owls of the Northern Hemisphere, February 5-9, 1997, Winnipeg, Canada. P. 66.

18. **Menyushina, I.E.**, 1998. Interrelations between the snowy owl (*Nyctea scandiaca* L.) the common eider (*Somateria mollissima*, L.) and the snow goose (*Chen caerulescens*, L.) during nesting season on Wrangel Island. Conserving our common heritage of the Arctic. // Abstracts of the Willem Barends Memorial Arctic Conservation Symposium, Moscow, March 10-14, 1998. P. 105-107.

19. **Menyushina, I.E.**, 2001. Social Organization of Snowy Owl (*Nyctea scandiaca*) on Wrangel Island during breeding periods. 2001 Raptor Research Foundation Annual Meeting. 24-28 October, Winnipeg, Manitoba, Canada. P. 47.

20. **Menyushina I.E.**, 2003. Snowy Owl (*Nyctea scandiaca* L.) Population Sex Structure on Wrangel Island. Raptor Research Foundation, 2003 Annual Meeting, 2-7 September, Anchorage, Alaska USA. P. 58.

21. **Менюшина И.Е.**, 2007. «Волк и межвидовые отношения хищных зверей в арктической островной экосистеме о.Врангеля» // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 294.

22. Овсяников Н.Г., **Менюшина И.Е.**, 2007. Реакция териофауны Арктики на глобальные изменения климата на примере сообщества млекопитающих острова Врангеля. // Териофауна России и сопредельных территорий. (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания, Москва: Т-во научных изданий КМК. С. 345.

23. **Menyushina I.E.**, 2007. Reaction of Snowy Owl (*Nyctea scandiaca* L.) population on lemming number fluctuations on Wrangel Island under global climatic changes. The

Proceedings from 4th World Owl Conference, Groningen, Netherlands, 31 October through 4 November 2007. С. 42.

23. **Менюшина И.Е.**, 2007. Брачные отношения белой совы (*Nyctea scandiaca* L.) на острове Врангеля // IV Всероссийская конференция по поведению животных. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 608.

24. **Menyushina I.E.**, Ovsyanikov N., 2008. The arctic fox on Wrangel Island. // Proc. Int. Polar Year Conference “Lemmings and Predators in the Arctic Tundra” (2nd annual meeting of IPY Arctic-Predators project), Salekhard, Yamal-Nenets autonomous Okrug, Russia. С. 17.

25. Ovsyanikov N, **Menyushina I.**, 2009. Arctic fox population dynamics on Wrangel Island during 28 years period. // Proc. 3rd International conference on arctic fox biology, February 16-18th, Valadalen Mountain Station, Sweden. С. 12.

26. Ovsyanikov N, **Menyushina I.E.**, 2009. Do global environmental changes impact Arctic foxes of Wrangel Island? // Proc. 3rd International conference on arctic fox biology, February 16-18th, Valadalen Mountain Station, Sweden. С. 45.

27. **Менюшина И.Е.**, 2009. Конкурентные отношения между хищниками одного трофического уровня – песцом и белой совой в тундровом сообществе острова Врангеля. // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции 9-12 ноября, г. Черноголовка, М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 107.