

На правах рукописи



Покровский Иван Григорьевич

**Биология гнездования зимняка (*Buteo lagopus* Pontoppidan, 1763)
и сапсана (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771) в Малоземельской
тундре**

03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва
2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**Научный
руководитель:**

Рогачева Энергия Васильевна
д.б.н., профессор

**Официальные
оппоненты:**

Галушин Владимир Михайлович
д.б.н., профессор кафедры зоологии и экологии
Федерального государственного бюджетного учреждения
высшего профессионального образования «Московский
педагогический государственный университет»

Тиунов Алексей Владимирович
д.б.н., в.н.с. лаборатории почвенной зоологии и энтомологии
Федерального государственного бюджетного учреждения
науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.
Северцова РАН

**Ведущая
организация**

Федеральное государственное бюджетное учреждение
высшего профессионального образования
«Московский государственный университет им. М.В.
Ломоносова (Биологический факультет)»

Защита состоится 29 мая 2012 года в 14.00 на заседании Совета Д 002.213.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс: (495) 952-35-84, 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 25 апреля 2012 г.

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

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

В настоящее время экосистемы северных регионов подвергаются сильным трансформациям в результате изменения климата и интенсивного освоения человеком (Chapin et al., 1996; Callaghan et al., 2004; Ims, Fuglei, 2005). Этой проблеме посвящены многочисленные проекты международных организаций (IASC, ACIA, CAFF), а также Международного полярного года. В данном контексте одним из главных направлений в исследовании Арктики становится изучение особенностей экологии различных групп животных (Чернов, 2008).

Влияние различных факторов на состояние экосистемы возрастает от одного трофического уровня к последующему (Schmitz et al., 2003). В связи с этим хищных птиц можно использовать как модельную группу животных в качестве индикаторов состояния экосистем (Ильичев, Галушин, 1978; Koskimies, 1989; Ивановский, 1990; Ferrer et al., 2008). Комплексные исследования экологии хищных птиц, включающие в себя разработку простых неинвазивных методов для изучения численности, пространственного распределения, успешности гнездования и спектра питания помогут оценить изменения, происходящие на всех уровнях арктических экосистем (Мечникова, 2009).

Малоземельская тундра находится в подзоне южных кустарниковых тундр и обладает сравнительно богатым видовым разнообразием животного и растительного мира. Северо-восток этого региона во второй половине XX века подвергался интенсивному антропогенному воздействию. В 1997 году здесь были созданы Государственный природный заповедник «Ненецкий» и Ненецкий федеральный заказник. Несмотря на достаточно подробные фаунистические исследования (Минеев, Минеев, 2010), полномасштабных исследований экологии дневных хищных птиц в данном регионе не проводилось. В связи с возобновлением разработок газоконденсатных месторождений на территории заказника исследование экологии хищных птиц как индикаторов состояния экосистем южных тундр становится особенно актуальным.

Цель работы: выявить особенности гнездования зимняка (*Buteo lagopus*) и сапсана (*Falco peregrinus*) в Малоземельской тундре.

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

1. Определить численность и пространственное распределение гнезд зимняка и сапсана, а также выявить определяющие его факторы;
2. Выявить спектр питания зимняка и сапсана, используя два различных метода: традиционный (анализ погадок и остатков пищи) и сравнительно новый (анализ стабильных изотопов углерода и азота тканей хищников и их жертв). Проанализировать эффективность этих методов;

3. Оценить зависимость успеха гнездования зимняка и сапсана от особенностей пространственного распределения их гнезд и обилия кормовых ресурсов;

4. Выявить причины гибели птенцов зимняка и сапсана.

Научная новизна

Впервые было проведено сравнение эффективности метода анализа стабильных изотопов углерода и азота и его консервативных аналогов для получения данных по питанию зимняка и сапсана. Впервые, при помощи метода фотонаблюдения, описан механизм гибели птенцов зимняка от резких колебаний погодных условий. Впервые проведены комплексные исследования биологии гнездования зимняка и сапсана на территории ГПЗ «Ненецкий».

Теоретическая и практическая значимость

Результаты данной работы являются частью международной программы по мониторингу арктических экосистем и способствуют прогнозированию будущих изменений в арктическом биоме. Полученные данные использованы в проекте IV Международного полярного года «Arctic predators as indicators of tundra ecosystem state» по изучению арктических хищников как индикаторов состояния тундровых экосистем. Результаты анализа стабильных изотопов углерода и азота для выяснения питания хищных птиц расширяют методическую базу в данном аспекте экологии и позволяют совершенствовать существующие методы в направлении наименьшего воздействия на объект исследований.

Апробация работы

Материалы диссертации были представлены на XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Россия, Оренбург, 2010); Международной научной конференции Международного полярного года (Норвегия, Осло, 2010); Международной конференции «Стабильные изотопы в экологии» (Норвегия, Тромсё, 2009); III и IV Ежегодных международных встречах по мониторингу арктических экосистем (Канада, Квебек, 2009, 2010); Научной конференции териологического общества РАН «Дистанционные методы исследования в зоологии» (Россия, Москва, 2011).

Объем и структура диссертации

Диссертация изложена на 115 страницах и состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и библиографического списка. Библиографический список включает 142 названия, из них 73 – на иностранных языках.

Публикации по теме диссертации

По материалам исследований опубликовано 10 научных работ, из которых 4 – статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Благодарности

Особую благодарность выражаю моему руководителю профессору Э.В. Рогачевой, а также профессорам Рольфу Имсу и Найджелу Йоккозу, которые

являются соруководителями данных исследований со стороны Университета Тромсё. Также выражаю искреннюю благодарность Д. Эрих, Н. Леконту, Е. Фюглей, О.Я. Куликовой, А.С. Готову, А.А. Соколову, В.А. Соколову, Г. Скугстад и Л.О. Дорониной за всестороннюю помощь во время проведения полевых работ и обработки результатов. Также хочу поблагодарить всех сотрудников лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов ИПЭЭ РАН, особенно В.Ю. Ильяшенко и С.Б. Розенфельд, за обсуждение результатов диссертации. Выражаю искреннюю признательность сотрудникам Зоологического музея МГУ и сотруднику кафедры биогеографии географ. ф-та МГУ В.Н. Калякину за помощь в обработке материала. Данная работа была осуществлена в рамках проекта Международного полярного года «Хищники Арктики как индикаторы состояния экосистем тундр».

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении приведена общая характеристика темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Характеристика района исследований

1.1.Местоположение района исследований. Район исследований расположен на территории Ненецкого федерального природного заказника, находящегося в охранной зоне ГПЗ «Ненецкий». Координаты района исследований: 68 град. 15,5 – 26,5 мин. с.ш.; 53 град. 4,5 – 22,5 мин. в.д.

1.2.Климат. По климатическому районированию Арктики Малоземельская тундра относится к южному району Атлантической области (Атлас Арктики, 1985).

1.3.Геология и геоморфология. Поверхностные геологические образования Малоземельской тундры представлены исключительно четвертичными отложениями, залегающими здесь сплошным покровом общей мощностью свыше 100 метров, с уменьшением последней с востока на запад (Дедов, 2006).

1.4.Гидрология. Район исследований расположен на пологом юго-восточном склоне Ненецкой гряды. Этот склон имеет ширину 5-7 км и длину в пределах экспериментального участка около 10 км. Перепад высот составляет около 100 м, и соответственно средний уклон – около 1°. Реки, берущие начало на водораздельной поверхности, имеют достаточно выработанное русло с превышением бровки над урезом воды до 50 м. В пределах экспериментального участка протекают три реки: Седуйяха, Сенгрыяха и Нюдяко-Пендермаяха (Куликова, 2009).

1.5.Почвы. Для Малоземельской тундры характерны следующие типы почв: скрыто-глеевые, охристо-глеевые, глеевые, торфяно-глеевые, подзолистые и темно-цветные (дерново-луговые) (Шарапова, 2008).

1.6.Растительность. Согласно геоботаническому районированию Арктики (Александрова, 1977) территория исследований относится к тундровой области, подобласти субарктических тундр (средней широтно-зональной полосе). Кустарниковые тундры района исследований отличаются сложной вертикальной структурой с хорошо выраженными тремя ярусами: кустарниковым, травяно-кустарничковым и напочвенным. Интразональные группировки: ивняки, болота, луга.

1.7.Животный мир. Согласно зоогеографическому районированию, территория исследований входит в Новоземельский район Северо-Сибирского округа Арктической подобласти Палеарктической зоогеографической области. Территория исследований находится в переходной авифаунистической зоне.

1.8.Хозяйственная освоенность региона. На территории Ненецкого заказника в устье Печоры находится Кумжинское газоконденсатное месторождение. На территорию, прилегающую к Коровинскому заливу, в месте проведения исследований, существенное воздействие на экосистемы оказывает выпас домашнего северного оленя (*Rangifer tarandus*).

ГЛАВА 2. Материал и методы

2.1.Объекты исследования. В качестве модельных видов выбраны два фоновых вида хищных птиц, характеризующихся в исследованном районе принципиально разной биологией гнездования и питания – зимняк и сапсан.

2.2.Сроки выполнения работы и погодные условия сезонов исследований. Работа выполнялась на протяжении четырех летних полевых сезонов (2007–2010 гг.) в одни и те же сроки – с 20 июня по 20 августа. В 2007–2008 гг. работа выполнялась в рамках проекта IV Международного полярного года «Хищники Арктики как индикаторы состояния тундровых экосистем», в рамках которого автор принимал участие в экспедициях в Ненецкий заповедник (2007) и на п-ов Ямал (2008). Весь материал экспедиций был организован в единую базу данных, к которой автор, как и другие участники проекта, имел доступ для обработки и публикации данных. В 2009–2010 гг. работа выполнялась в рамках продолжения вышеупомянутого проекта. Материал в эти годы был собран автором с участием студента географического факультета МГУ (О.Я. Куликовой) в ходе экспедиций, организованных автором самостоятельно при финансовой поддержке Университета Тромсё.

За время исследований погодные условия были характерными для данного региона (по среднемесячным температурным показателям и среднемесячным нормам атмосферных осадков), за исключением начала сезона 2007 г., который сопровождался высокой температурой воздуха (выше

30°C) и полным отсутствием осадков. В начале августа полевых сезонов 2007, 2009 и 2010 гг. был шторм с максимальной скоростью ветра до 35 м/с.

2.3. Методы оценки кормовой базы зимняка и сапсана. Для оценки обилия различных видов жертв зимняка были заложены три участка (рис. 1). Каждый из них располагался на площади 4 км², в 3–5 км от соседнего участка и в 3–4 км от побережья Коровинского залива. На каждом участке были заложены четыре триплета на расстоянии 500 метров. Каждый триплет представлял собой три учетных площадки (квадрат со стороной 15 метров), располагавшихся в трех различных типах биотопов: долинные луговины на границе с ивняком, влажная тундра с травянистыми кочками, тундра с кустарниковыми кочками (по Александровой, 1977). Оценку обилия мелких млекопитающих проводили посредством отлова зверьков трапиковыми ловушками Геро (Карасева, Телицина, 1996). Ловушки выставляли по три в радиусе 2–3 метров от каждого угла учетной площадки (Krebs, 1964; Henden et al., 2011). Облов производили два раза за полевой сезон: первый раз – в начале полевого сезона в июне, второй раз – в конце полевого сезона в августе. Ловушки выставляли на две ночи, с ежедневными проверками. Всего за один полевой сезон отработано 1728 ловушко-суток, за всё время исследований – 6912 ловушко-суток.

Оценку численности белой куропатки (*Lagopus lagopus*) и зайца-беляка (*Lepus timidus*) как основных видов, составляющих замещающие корма зимняка, проводили с помощью подсчета отдельных экскрементов на учетных площадках (Krebs et al., 2001; Prugh, Krebs, 2004; Evans et al., 2007; Ims et al., 2007; Henden et al., 2011). Учет распределения экскрементов является объективной мерой для оценки колебаний численности, определения предпочтения биотопов и сезонных изменений характера их использования (Riney, 1957; Доронина, 2008). На каждой учетной площадке закладывали 8 квадратов (50×50 см); в каждом подсчитывали количество экскрементов зайца и куропатки, после чего квадрат полностью очищали. Во время полевого сезона подсчет проводили два раза на каждом квадрате (в начале и в конце полевого сезона). Всего за один полевой сезон обрабатывали 576 квадратов, а за все время исследований – 2304 квадрата.

2.4. Методы определения численности и местоположения гнезд зимняка и сапсана. Для определения численности и пространственного расположения гнезд был заложен участок площадью 100 км² (рис. 1), на котором регистрировали все гнезда зимняка и сапсана методом трансектных учетов, по методике, предложенной Осмоловской, Формозовым (1952) и Галушиным (1971). Координаты всех гнезд фиксировали с помощью GPS-навигатора (Garmin eTrex H), затем эти данные наносили на карты при помощи программы MapInfo 9.5. Всего за время работы обнаружено 34 гнезда зимняка и 13 гнезд сапсана.

2.5. Методы исследования питания зимняка и сапсана. Для исследования питания хищных птиц использовали как классические методы (анализ

погадок и регистрация остатков пищи), так и более современные (анализ стабильных изотопов углерода и азота) и проводили сравнительный анализ их эффективности.

Погадки собирали во время посещения гнезд (каждые 7 дней) и во время проведения трансектных учетов (на присадах). Для каждой группы погадок отмечали дату и место сбора. Для остатков пищи, найденных в гнездах зимняков и сапсана, отмечали их количество и видовую принадлежность. При невозможности непосредственного определения вида жертвы останки собирали для последующего определения (табл. 1). Количественный расчет рациона по результатам анализа погадок и остатков пищи осуществляли тремя способами. Первый способ – вычисление доли в процентах от всех встреч по отношению к общему числу исследованных проб, при этом за одну «пробу» считается погадка или остатки одной особи жертвы (Осмоловская, 1948). В одной погадке может быть встречено несколько экземпляров птиц или млекопитающих, следовательно, сумма процентов будет больше 100. Второй способ – вычисление доли от всех встреч по отношению к общему числу встреч (Калякин, 1989; Соколов, 2002); в данном случае сумма процентов равна 100. Третий способ – вычисление доли всех встреч по отношению к общему числу встреч, скорректированной по массе добычи (Redpath et al., 2001). Информацию о массе добычи брали из литературных источников (Дементьев и др., 1951; Огнев, 1947; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Лебедев и др., 1969).

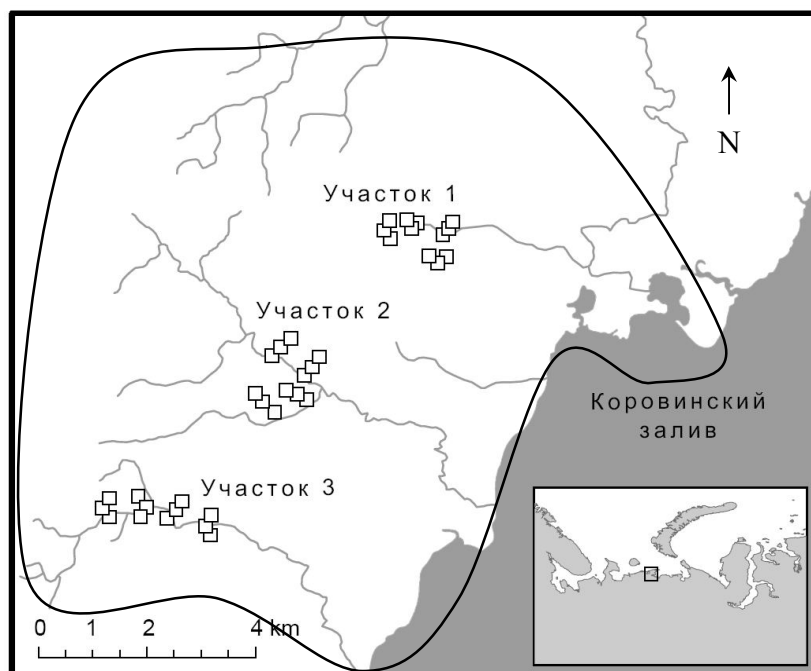


Рис. 1. Расположение участков для оценки обилия жертв зимняка (квадратами обозначены учетные площадки) и площадь для определения численности и пространственного расположения гнезд зимняка и сапсана (сплошная черная линия).

Для проведения анализа стабильных изотопов азота и углерода проводили сбор образцов тканей зимняка и сапсана и их жертв. Образцы

мышечной ткани жертвы собирали во время отловов мелких млекопитающих и на гнездах хищников, образцы пуха и крови птенцов зимняка и сапсана собирали во время посещений гнезд каждые 7 дней. Мышечную ткань и кровь сохраняли в 70% растворе этанола, пух собирали в бумажные пакеты (табл. 1). Обработку материала (сушка, измельчение, взвешивание) производили в лаборатории Университета Тромсё, измерение содержания стабильных изотопов – в лаборатории SINLAB (Stable Isotopes in Nature Laboratory, University of New Brunswick, Canada).

Табл. 1. Объем материала, собранного для анализа питания.

Сезон	Число погадок и остатков пищи зимняка	Число погадок и остатков пищи сапсана	Число образцов тканей зимняка	Число образцов тканей сапсана	Число образцов тканей жертв
2007	131	19	7	4	65
2008	222	28	27	6	46
2009	488	58	92	35	28
2010	242	84	29	23	0
Всего	1083	189	155	68	149

2.6. Метод оценки успеха гнездования зимняка и сапсана. Для определения успеха гнездования гнезда посещали каждые семь дней и фиксировали количество яиц/птенцов в гнездах. Показатель успеха гнездования рассчитывали по модифицированному методу Мейнфилда, описанному в работах В.А. Паевского (1985), по следующей формуле:

$$\gamma = \frac{\sum t_i}{T}$$

где t_i – количество дней, которые был жив каждый из птенцов в гнезде; T – количество дней, которые птенец проводит в гнезде от вылупления до вылета. Сроки вылупления и вылета определяются в среднем для всех гнезд каждого года.

Для выяснения причин гибели птенцов у гнезд были установлены фотоловушки Digital Ranger W50 RB, которые производили фотосъемку 1 раз в 5 минут. Аккумуляторы и карты памяти меняли каждые 7 дней. Всего отснято и обработано 37945 кадров на 28 гнездах зимняка и 18504 кадра на 4 гнездах сапсана.

2.7. Методы обработки данных. Динамику численности мелких млекопитающих, белой куропатки и зайца-беляка оценивали с помощью общей линейной модели (GLM). Различия в предпочтении различных долин рек для гнездования оценивали с помощью критерия Краскела-Уоллиса. Достоверность различий успеха размножения зимняка между годами оценивали с помощью дисперсионного анализа, по типам ландшафтной приуроченности – критерию Стьюдента. Для исследования достоверности различий успеха гнездования сапсана использовали непараметрические

тесты, т.к. размер выборки мал и данные распределены не нормально. Для исследования различий между годами использовали критерий Краскела-Уоллиса, а для различий по типам ландшафтной приуроченности – критерий Вилкоксона. Для всех критериев устанавливали пороговое значение p-value на уровне 0,05. Вся обработка данных была проведена с помощью программы R 2.9.2 (R Development Core Team 2010).

ГЛАВА 3. Численность и пространственное распределение гнезд зимняка и сапсана

3.1. Численность и пространственное распределение гнезд зимняка

За время исследований было обнаружено 34 гнезда зимняка (рис. 3). Плотность гнездования изменялась по годам от 0,06 до 0,14 пары на 1 км² (табл. 2). При исследовании влияния численности жертв на численность хищника установлено, что тип движения системы хищник-жертва (Галушин, 1966) в случае с мелкими млекопитающими является асинхронным (с запаздыванием на 1 год), а в случае с белой куропаткой и зайцем-беяком – независимым (рис. 2). Максимальная численность зимняка отмечена не в год пика обилия мелких млекопитающих (2008), а на следующий год (2009), когда был зарегистрирован спад численности мелких грызунов. В год депрессии численности мелких млекопитающих (2010) зарегистрирована минимальная численность гнездящихся зимняков (табл. 2). Тип движения системы хищник-жертва в случае с мелкими млекопитающими (асинхронный) является особенностью данного региона, так же как и гнездование зимняков в год депрессии численности мелких млекопитающих. Во многих других районах Арктики движение системы хищник-жертва синхронно, а в годы депрессии численности мелких млекопитающих зимняки не гнездятся. Эти особенности дают основания предполагать, что в данном регионе в годы депрессии численности мелких млекопитающих зимняки могут переходить на альтернативный вид корма, например, на белых куропаток и зайцев-беяков, а в остальные годы доля мелких млекопитающих в их рационе не так высока, как в других регионах (Соколов, 2002; Post, 2010).

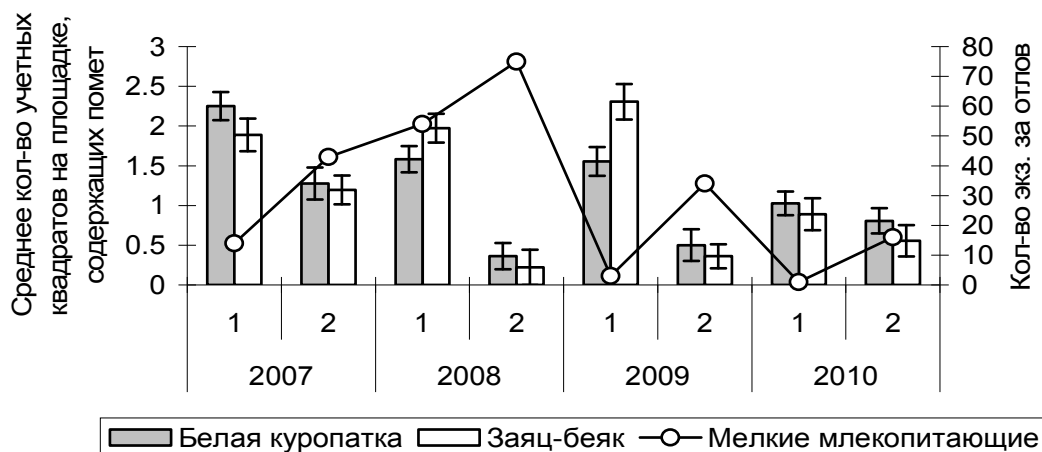


Рис. 2. Обилие экскрементов белой куропатки, зайца-беяка на модельных площадках (погрешность – стандартная ошибка; ось Y1) и отловленных мелких млекопитающих в 2007-2010 гг. (1 – обилие в конце июня, 2 – обилие в конце августа; ось Y2).

Наиболее предпочитаемым биотопом гнездования зимняка являлись долины трех рек (рис. 3), причем наиболее предпочтительным гнездовым местообитанием ($H(3,16) = 6,75$, $p = 0,08$) являлась долина реки, где располагался участок №2 (рис. 1, 4). Такой тип распределения связан с тем, что основным видом мелких млекопитающих на данной территории является полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), обитающая в долинных луговинах. Предпочтение долины реки второго участка остальным рекам связано с тем, что ивняки в этой долине обладают наибольшей фрагментированностью, следовательно, возрастает вероятность поимки добычи. Это относится как к основному виду корма (мелким млекопитающим), поскольку увеличивается площадь долинных лугов, так и к альтернативному виду корма (куропатке и зайцу) за счет того, что увеличивается протяженность границы кустарников и долинных лугов.

Табл. 2. Число гнезд зимняка и сапсана.

Год	Зимняка		Сапсан	
	Число гнезд	Плотность гнездования (пар на км ²)	Число гнезд	Плотность гнездования (пар на км ²)
2007	6	0,06	2	0,02
2008	10	0,1	2	0,02
2009	14	0,14	5	0,05
2010	4	0,04	4	0,04

Максимальное число гнезд (7) в долине реки второго участка было зарегистрировано в 2009 г. В остальные годы число гнезд на этой реке было меньше, т.е. часть гнездовых участков была не занята. В каждом из четырех полевых сезонов были зарегистрированы гнезда на открытых участках тундры, где успешность гнездования ниже, чем на долинных (см. главу 6). Причина заселения мест с менее результативной успешностью гнездования определяется тем, что численность белой куропатки в открытых местообитаниях данного региона выше, чем в долинных лугах. Вторая причина может быть связана с тем, что зимняки приступают к гнездованию в апреле-мае, когда большая часть территории находится под снегом, и в разные годы сроки схода снежного покрова могут сильно варьировать. Таким образом, в годы с поздней весной часть участков, наиболее пригодных для гнездования (т.е. расположенных в долинах рек), может оставаться под снегом, в то время как на открытых участках тундры, менее пригодных для гнездования, снег сходит быстрее. Это предположение подтверждают многочисленные наблюдения старых гнезд зимняков, расположенных на речных обрывах в 3-5 метрах ниже жилого: старое гнездо в момент прилета

находилось под снегом, и зимняк был вынужден строить новое. Мы предполагаем, что эта гипотеза позволяет объяснить асинхронность колебаний численности хищника и жертвы, а также случаи полного отсутствия хищников в «лемминговые» годы в других районах Арктики.

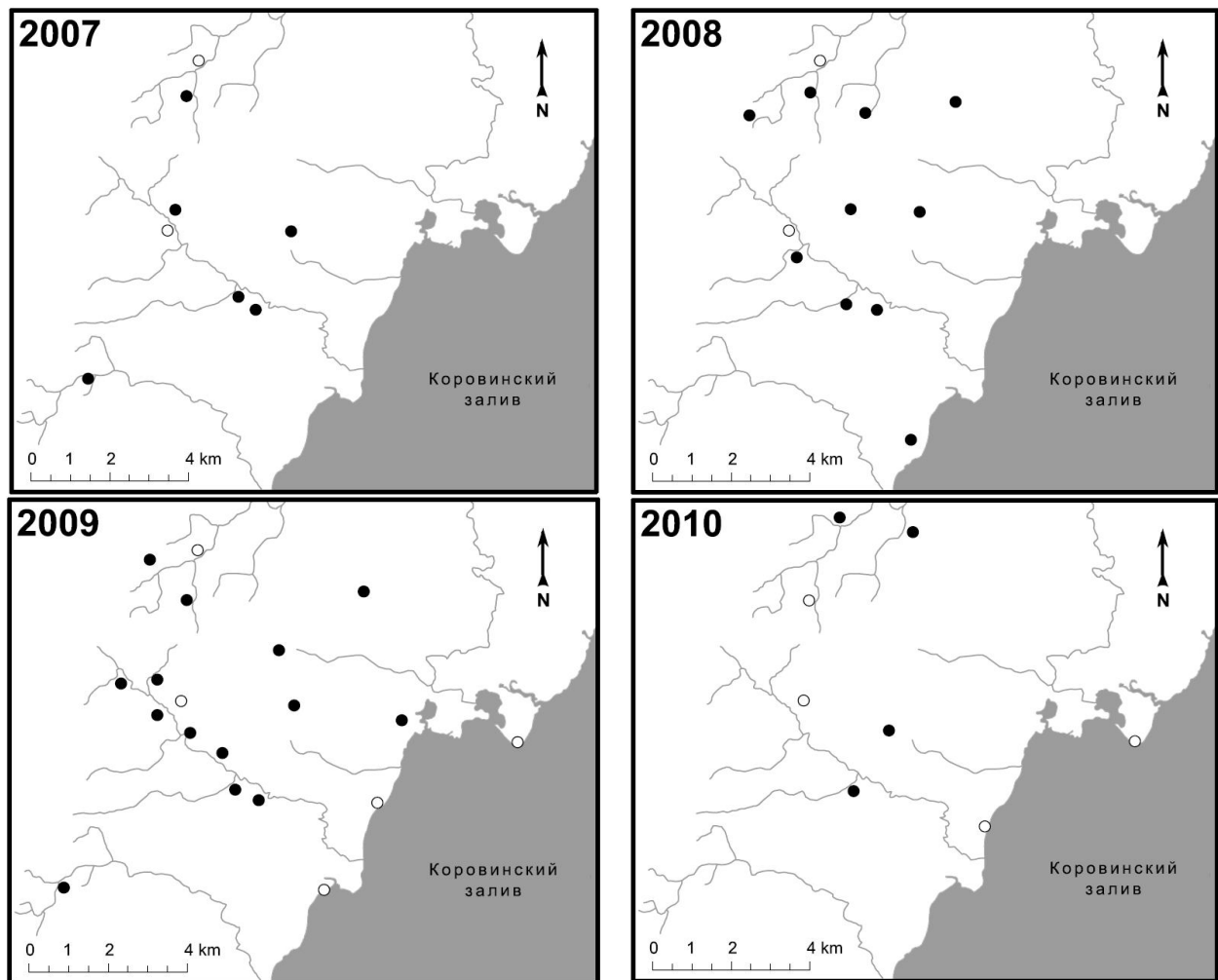


Рис. 3. Распределение гнезд зимняка (черные значки) и сапсана (белые значки) на протяжении четырех лет.

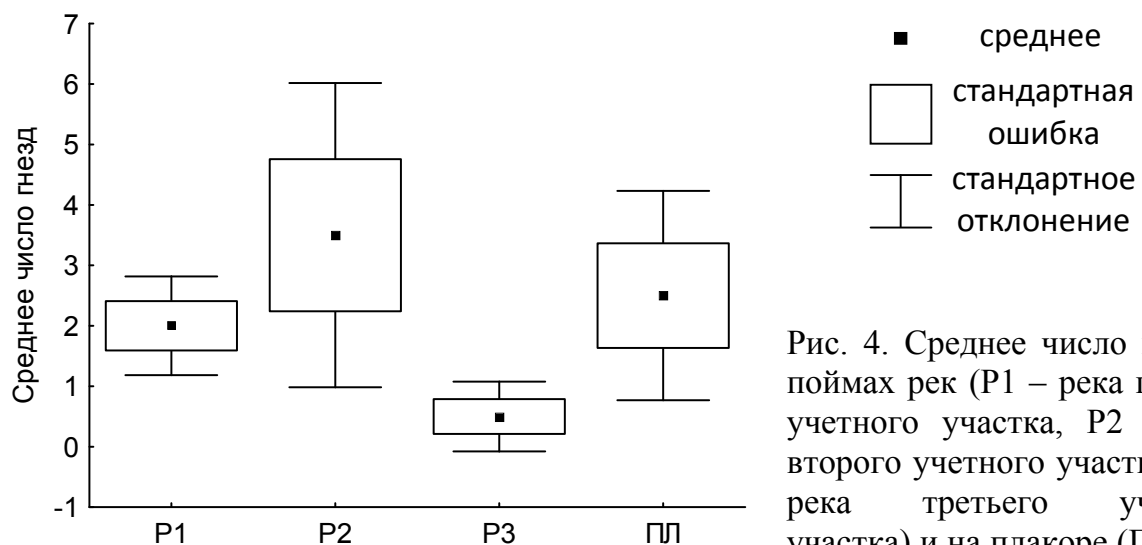


Рис. 4. Среднее число гнезд в поймах рек (P1 – река первого учетного участка, P2 – река второго учетного участка, P3 – река третьего учетного участка) и на плакоре (ПЛ).

3.2. Численность и пространственное распределение гнезд сапсана

Численность гнездящихся сапсанов, в отличие от численности зимняков, не подвержена циклическим колебаниям. В 2007–2008 гг. учет по береговой линии залива не проводили. По данным сотрудников заповедника, в эти годы на береговой линии находилось по два гнезда. В 2009 г. обнаружено три гнезда на береговой линии, а в 2010 г. – два. По биотопическому расположению гнезда сапсана в районе работ можно разделить на две группы: «речные», находящиеся на речных обрывах, и «морские», находящиеся на береговых обрывах Коровинского залива (рис. 3). В 2009-2010 гг. отмечено гнездование сапсана в гнезде, которое было занято парой зимняков в 2007 г. (рис. 3).

ГЛАВА 4. Питание и состояние кормовой базы

4.1. Питание зимняка

При исследовании кормовой базы зимняка удалось установить, что обилие мелких млекопитающих достоверно различалось на протяжении всех четырех сезонов: возрастало в 2008 и падало в 2009–2010 гг. (табл. 3, рис. 2). Такая динамика типична для тундровых местообитаний, в которых численность мелких млекопитающих, как правило, циклична и проходит через следующие фазы: подъем, пик, спад и депрессия. Численность куропатки и зайца достоверно снижалась на протяжении всех четырех полевых сезонов (рис. 2).

Анализ погадок и остатков пищи зимняка показал, что рацион зимняка в данном регионе состоит из 11 видов млекопитающих, 12 видов птиц, 1 вида земноводных и 1 вида рыб.

В 2007–2009 гг. зимняки выкармливали птенцов преимущественно полевкой-экономкой (*Microtus oeconomus*), а в 2010 г. – зайцем-беяком и белой куропаткой (рис. 5, 6). В 2010 г. была высока доля птиц в питании птенцов зимняка. В питании взрослых птиц (рис. 7) полевка-экономка занимала доминирующее положение на протяжении всех четырех сезонов. В годы депрессии численности предпочитаемых видов-жертв зимняк выкармливает птенцов замещающими кормами (куропатка и заяц). Данная особенность, очевидно, позволяет зимняку гнездиться в годы депрессии численности грызунов.

Табл. 3. Изменение численности мелких млекопитающих.

Год	Показатель изменения	Ст. ошибка	z value	p-value
2007	-3.5177	0.7253	-4.850	1.23e-06
2008	0.6838	0.1675	4.082	4.46e-05
2009	-0.4925	0.2217	2.221	0.0263
2010	-1.5041	0.3203	-4.696	2.65e-06

Сравнение различных методов оценки питания зимняка показало, что доля мелких млекопитающих при оценке его питания по остаткам пищи в гнездах сильно занижена. Это является результатом того, что на обработку и употребление в пищу жертв крупного размерного класса требуется больше

времени, чем на мелких млекопитающих, и некоторые крупные фрагменты добычи остаются в гнезде несъеденными. Соответственно, количество остатков различных видов добычи в гнездах не отражает численности и обилия этих видов в разные годы. При анализе погадок, в противоположность анализу остатков пищи, доля крупных жертв оказывается заниженной вследствие того, что жертвы крупного размерного класса птица обрабатывает перед употреблением в пищу и часто съедает только мягкие ткани, которые перевариваются полностью и отсутствуют в погадках.

Сравнение различных методов количественного расчета рациона зимняков, показало, что при оценке рациона по встречаемости различных видов жертв и по количеству экземпляров не учитывается масса жертвы, и доля жертв крупного размерного класса остается недооцененной. При пересчете на массу жертв допускается большая ошибка в связи с невозможностью установить массу некоторых жертв (например, при обнаружении шерсти зайца-беляка или северного оленя вычислить их массу невозможно).

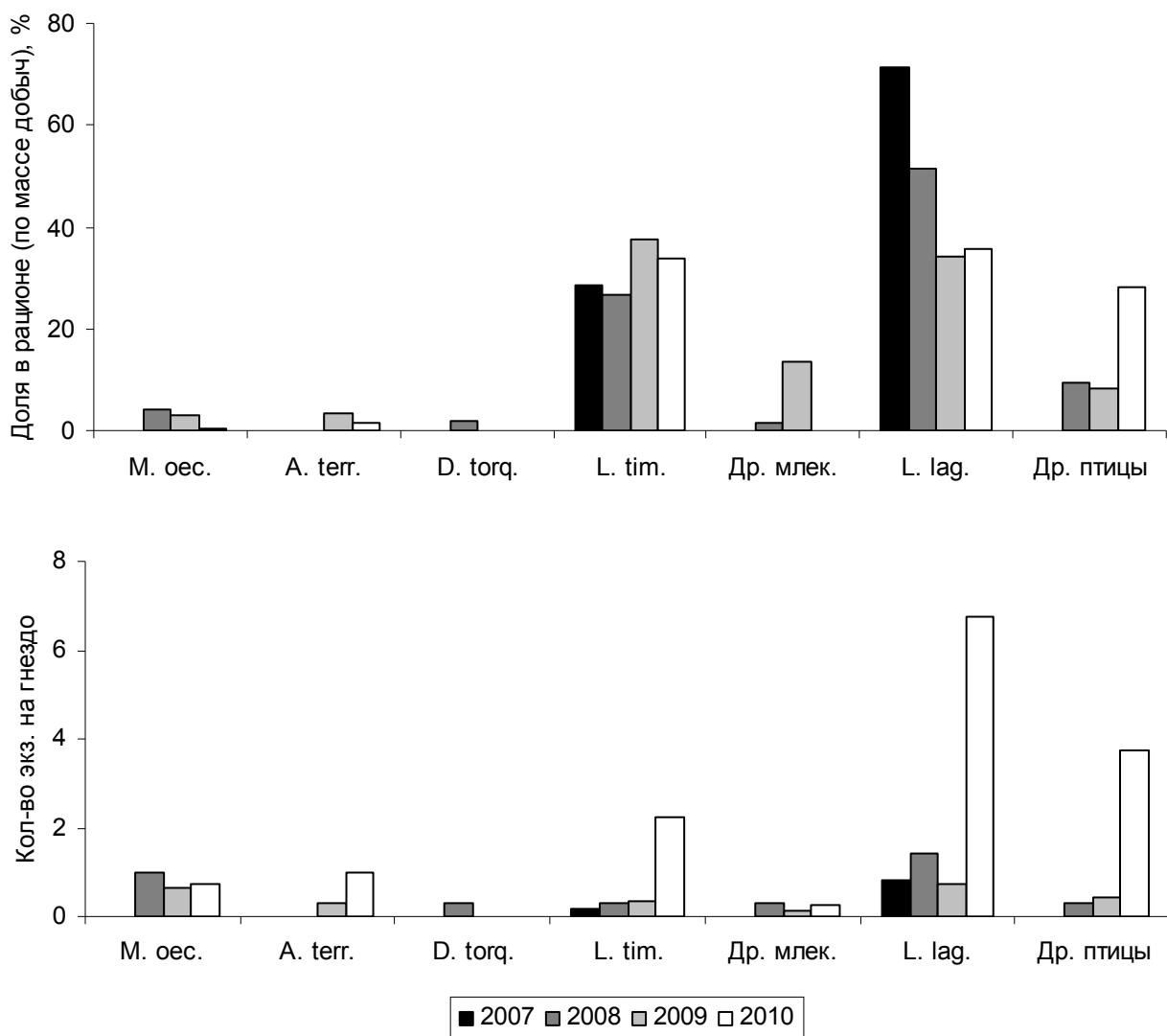


Рис. 5. Питание птенцов зимняка (анализ остатков пищи). М. оес – полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), A. terr. – водяная полевка (*Arvicola terrestris*), D. torq – копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), L. tim. – заяц-беляк (*Lepus*

timidus), Др. млек. – другие млекопитающие, *L. lag.* – белая куропатка (*Lagopus lagopus*), Др. птицы – другие птицы.

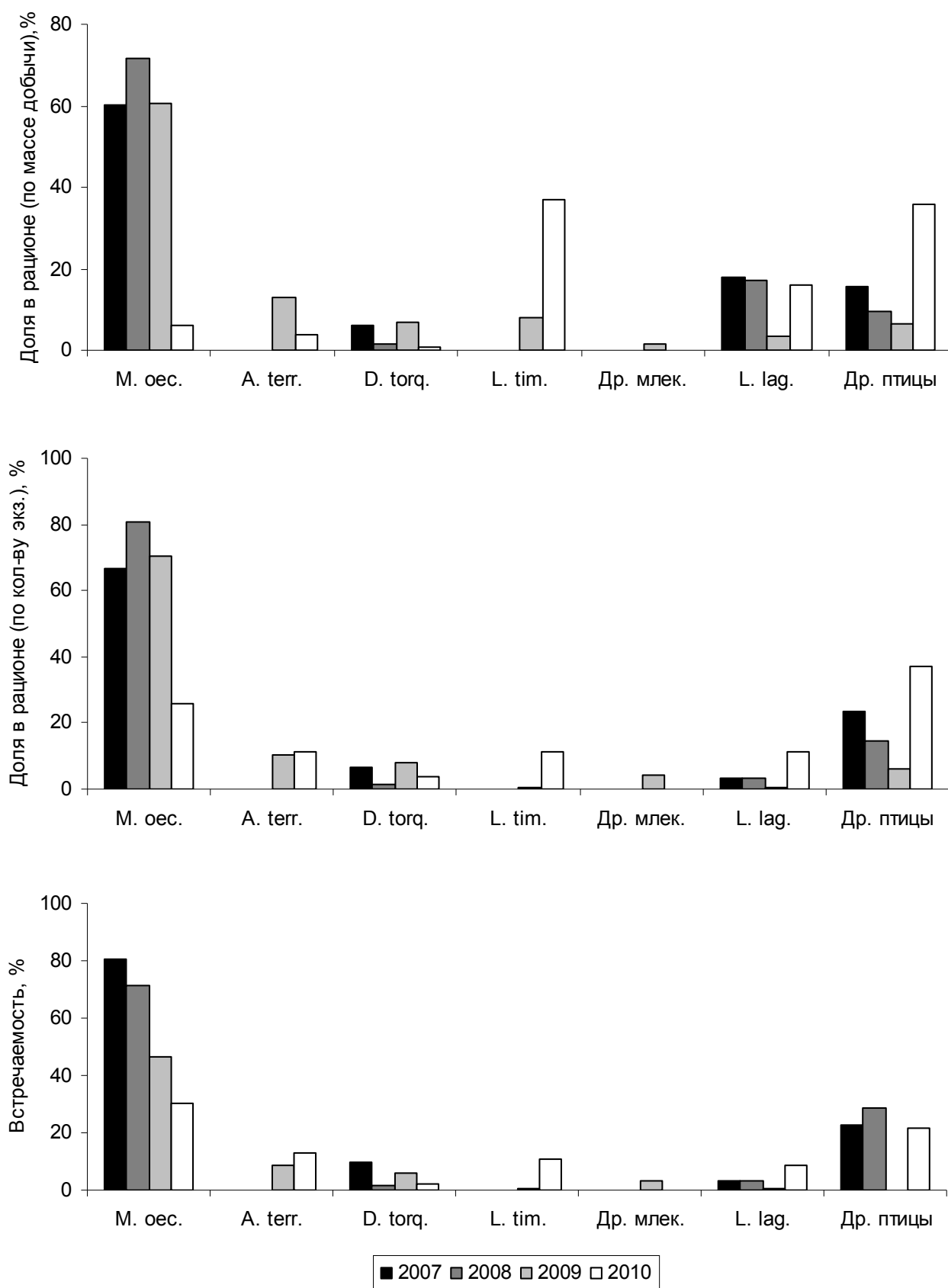


Рис. 6. Рацион птенцов зимняка (анализ погадок). Обозначения как на рис. 5

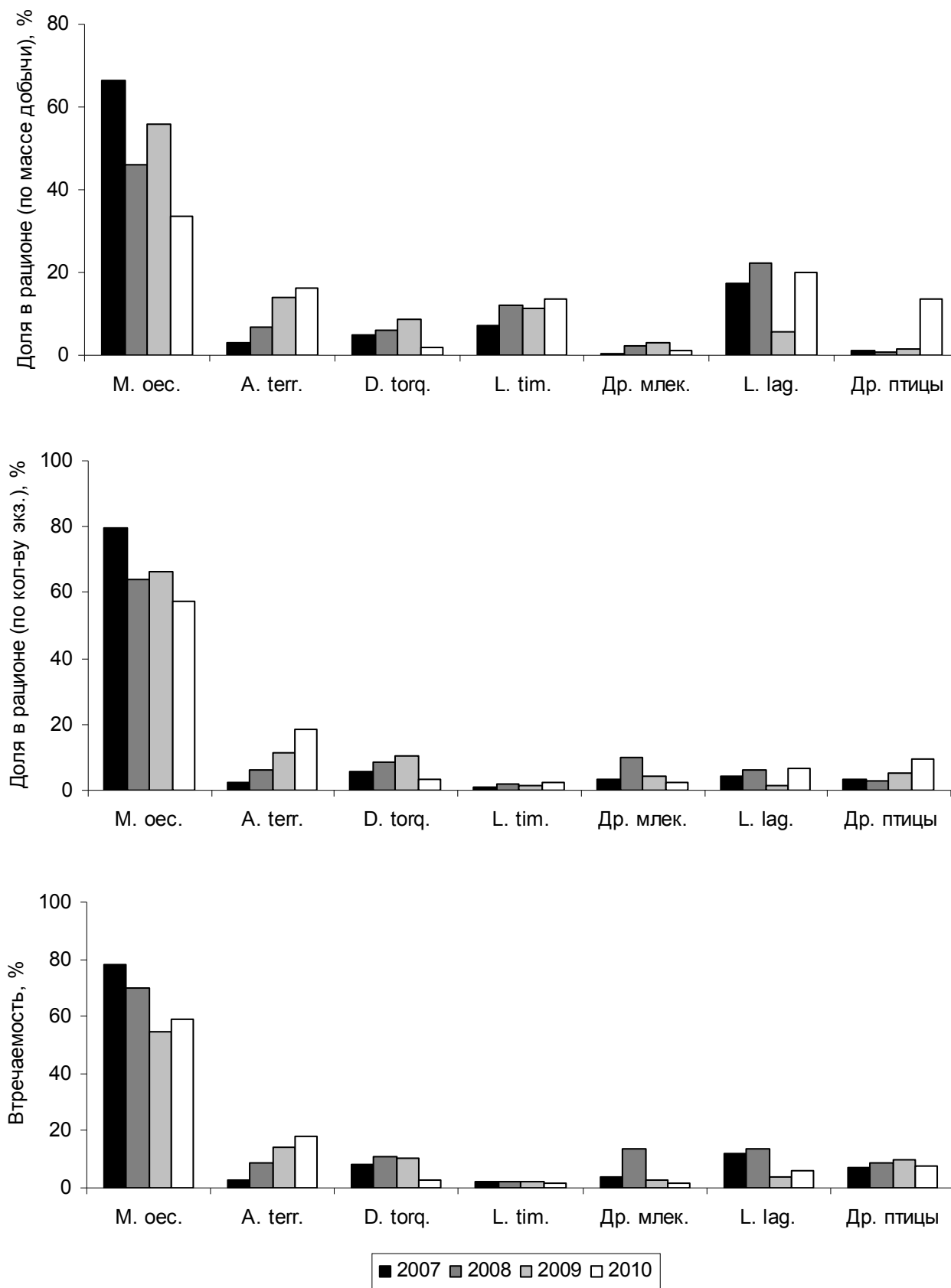


Рис. 7. Рацион взрослых особей зимняка (анализ погадок). Обозначения как на рис. 5.

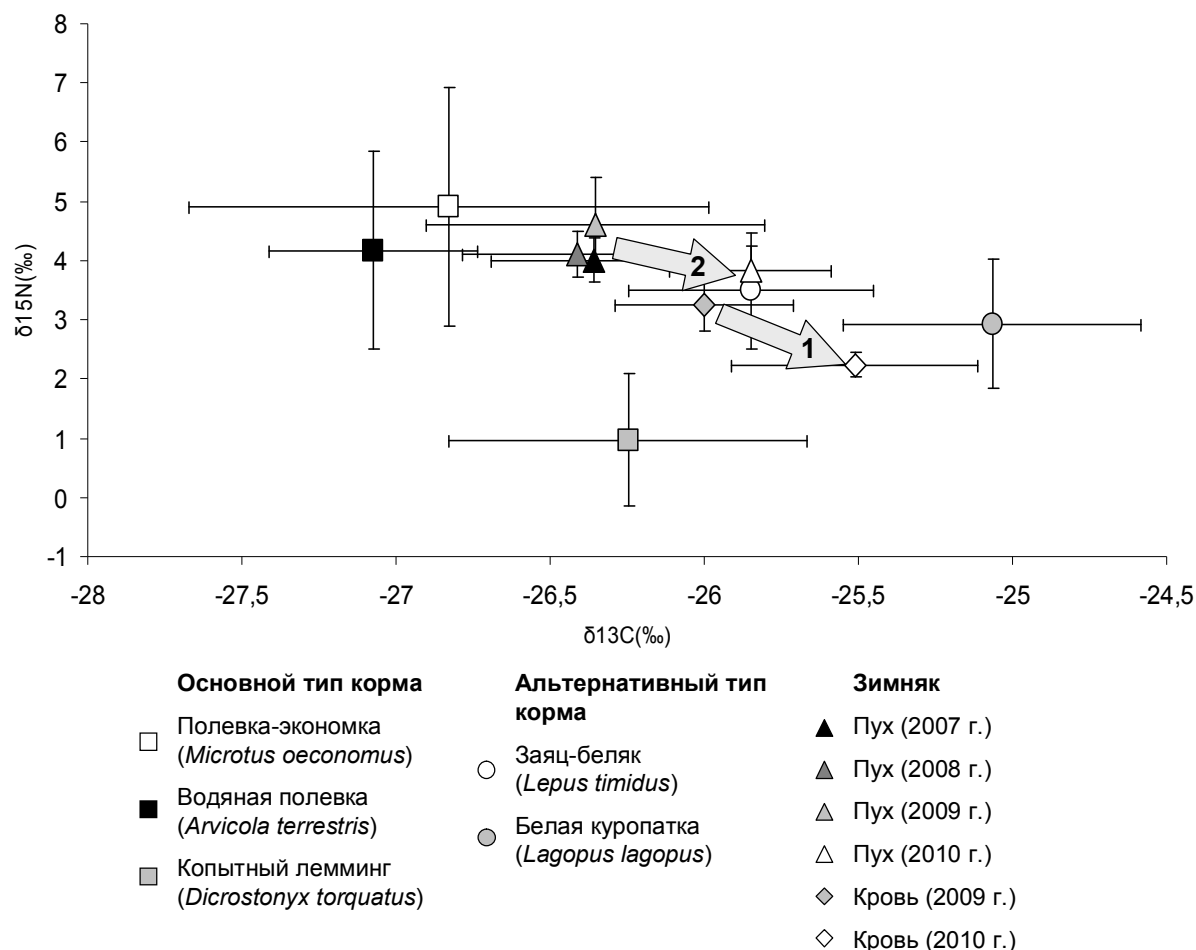


Рис. 8. Рацион птенцов зимняка (анализ стабильных изотопов). Изотопный состав тканей зимняка скорректирован по фактору фракционирования (по Hobson, Clark, 1992). Стрелки показывают переход от основного типа корма к альтернативному по значениям изотопного состава крови (1) и пуха (2). Погрешность – стандартное отклонение.

При исследовании изотопной подписи (изотопного состава вещества) мышечной ткани основных жертв зимняка выяснили, что изотопные подписи различных видов жертв в данном регионе (средние значения для нескольких лет) достоверно различаются (рис. 8). Установлено, что в тканях представителей основного вида корма (полевки-экономки и водяной полевки (*Arvicola terrestris*)) содержание азота (N^{15}) выше, а углерода (C^{13}) ниже, чем у представителей альтернативного вида корма (зайца-беляка и белой куропатки). Это делает возможным регистрацию переключения питания зимняков на альтернативные корма. По данным анализа стабильных изотопов, рацион птенцов зимняка в 2007–2009 гг. состоял в большей степени из мелких грызунов, а в 2010 году резко возросла доля замещающих кормов – куропатки и зайца (рис. 8). Эти данные подтверждают результаты, полученные при анализе погадок и остатков пищи.

Разница в результатах, полученных методом анализа пуха и крови зимняка, указывает на различные значения фактора фракционирования для данных тканей и данного вида, либо на то, что изотопные подписи этих тканей отражают диету различных промежутков времени. Таким образом,

проведение количественного анализа с использованием моделей смешивания в данном случае вряд ли возможно. Последние данные по изучению фактора фракционирования различных тканей хищных птиц показывают, что для точной количественной оценки рациона необходимы предварительные лабораторные исследования для точного определения фактора фракционирования исследуемых типов тканей и видов хищных птиц (Therrien et al., 2011).

4.2. Питание сапсана.

При анализе погадок и остатков пищи сапсана выяснили, что рацион сапсана состоит из 29 видов птиц и 1 вида млекопитающих. Из 29 видов птиц 10 видов относится к отряду воробьинообразных, 1 - к отряду курообразных, 3 – к отряду гусеобразных, 13 – к отряду ржанкообразных, 2 – к отряду дятлообразных. Млекопитающие представлены единственным видом – полевкой-экономкой.

Результаты анализа питания и выявленный спектр видов-жертв сапсана показали, что выделенные на основе биотопической приуроченности две группы гнезд не всегда соответствуют трофическим предпочтениям гнездящихся птиц. По результатам анализа стабильных изотопов углерода и азота пуха птенцов сапсана рацион гнездящихся птиц в целом отразил биотопическую приуроченность их гнезд: «морская» и «речная» диета, соответственно (рис. 9). В пухе птенцов сапсанов, гнезда которых расположены на береговых обрывах залива, содержание азота (N^{15}) выше, а углерода (C^{13}) ниже, чем у птенцов сапсанов, гнезда которых расположены на берегах рек. Тем не менее, сапсаны одного из гнезд, расположенного на обрыве берега залива и входившего в группу «морских» гнезд, оказались приверженцами «речной» диеты. Это может быть связано с наличием у сапсанов закрепленного предпочтения кормов: например, данная пара могла быть выращена в гнезде из «речной» группы и «запечатлеть» «речной» тип добычи. Эту гипотезу поддерживает факт, указывающий, что содержание стабильных изотопов в пухе птенцов сапсана с одного гнездового участка в разные годы имеют очень небольшие отличия. В связи с тем, что мы не проводили индивидуальное мечение взрослых птиц, невозможно утверждать, что один и тот же гнездовой участок занимала одна и та же пара в разные годы, однако, из литературных источников известно о гнездовом консерватизме сапсана.

Проведенный анализ продемонстрировал, что отдельные пары сапсанов демонстрируют высокую специализацию в выборе объектов питания. Спектр питания отдельной пары может включать до 75% видов жертв, которые другими парами не поедаются. Данная особенность также подтверждается результатами анализа стабильных изотопов углерода и азота пуха птенцов сапсана (рис. 9). Для «морских» гнезд эта особенность характерна в большей степени, чем для «речных».

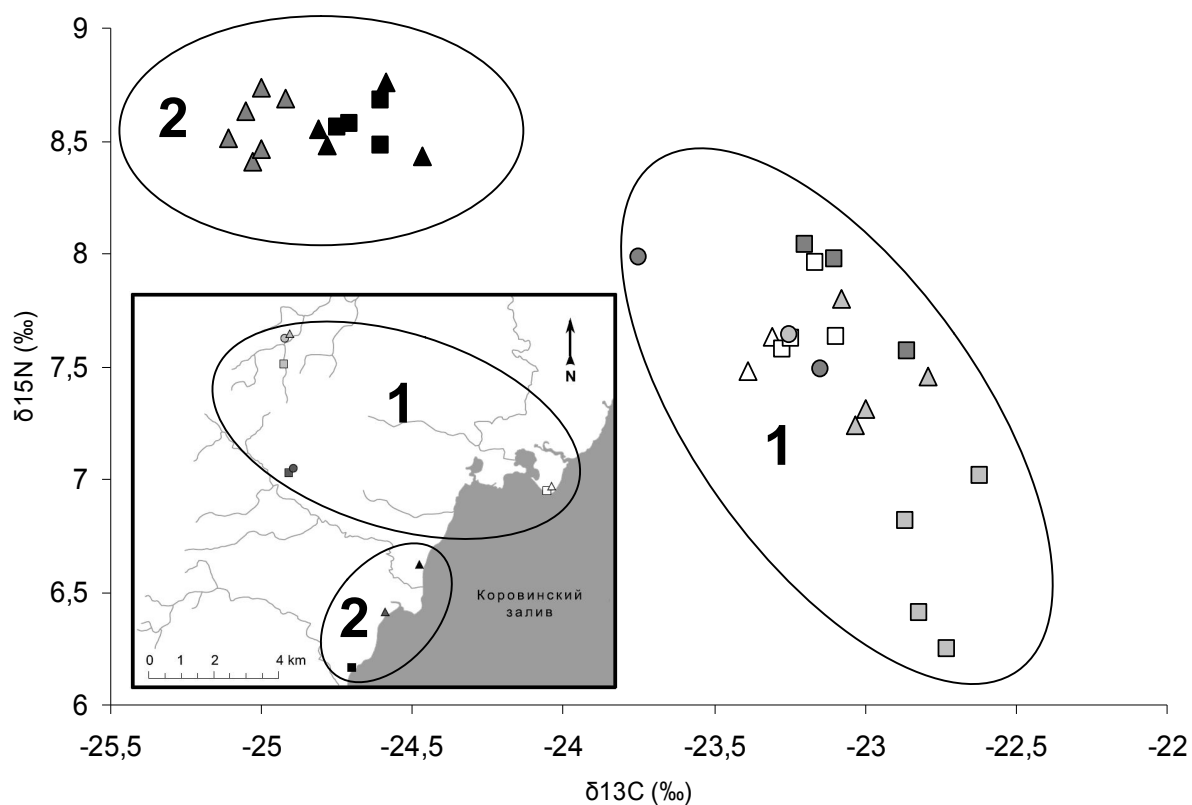


Рис. 9. Рацион птенцов сапсана (анализ стабильных изотопов). Круги – 2008 г.; треугольники – 2009 г.; квадраты – 2010 г. 1 – «речной» тип рациона, 2 – «морской» тип рациона.

ГЛАВА 5. Успех гнездования

5.1. Успех гнездования зимняка

Анализ успеха гнездования зимняков показал, что за весь период работ он оставался на одном уровне ($F = 0,26$; $d.f. = 3$; $p = 0,85$), но в 2010 г., в год депрессии численности мелких млекопитающих, успех размножения был несколько выше (табл. 4, рис. 10). Это противоречит общепринятому мнению, что в год депрессии грызунов успех гнездования зимняков снижается (Соколов, 2002). Очевидно, что в данный год в размножении участвовали только особи старше одного года, т.е. наиболее опытные. В пользу данного предположения указывает факт, что у хищников-миофагов молодые птицы создают резерв популяции, и они, как правило, участвуют в размножении только в годы с высоким обилием корма (Формозов, 1934). Размножение птиц старше одного года (наиболее опытных) в годы с низким обилием корма также отмечено для многих видов хищных птиц (Andersson, 1976, 1981; Korpimäki, 1988; 1990; Newton et al., 2000; Menyuschina, 1997; 2007). Для зимняка таких данных нет, но С.А. Мечникова (2009), опираясь на свои исследования на Южном Ямале, приходит к такому же выводу.

Анализ успеха гнездования показал, что в гнездах, расположенных в долинах рек, успех гнездования выше, чем в гнездах на плакорах ($t = -2,076$; $d.f. = 32$; $p = 0,046$; рис. 10), что также характерно для зимняков, обитающих в других регионах Арктики (Осмоловская, 1948; Соколов, 2002).

Табл. 4. Успех гнездования зимняков. (И. М. – индекс успеха гнездования, рассчитанный по методу Мейнфилда).

Год	И. М.	Птенцы			Слетки		
		Общее кол-во	Среднее $\pm$ SD	Пределы (min-max)	Общее кол-во	Среднее $\pm$ SD	Пределы (min-max)
2007	1,44	14	2,3 $\pm$ 1,2	1–4	6	1,0 $\pm$ 1,3	0–3
2008	1,2	18	1,8 $\pm$ 1,1	0–4	10	1,0 $\pm$ 0,8	0–2
2009	1,34	20	1,4 $\pm$ 1,1	0–3	15	1,1 $\pm$ 0,8	0–2
2010	1,7	10	2,5 $\pm$ 0,6	2–3	5	1,25 $\pm$ 0,5	1–2

5.2. Причины гибели птенцов зимняка

Основной причиной смерти птенцов зимняка принято считать сиблицид, т.е. «смертность птенцов в результате агрессии сиблингов» (Mosk et al., 1990). Также в качестве основных причин смерти отмечают переохлаждение из-за неблагоприятных погодных условий (Потапов, 1997; Соколов, 2002). При этом остается невыясненным, почему после поедания одного птенца другим останки птенцов очень редко удается найти в погадках, а также почему птенцы умирают от переохлаждения, если от плохих погодных условий их защищают родители.

На протяжении четырех лет мы зарегистрировали 26 случаев смерти птенцов (табл. 5). В трех случаях птенцы стали добычей лисицы (*Vulpes vulpes*) или песца (*Vulpes lagopus*). Девять птенцов были найдены мертвыми около своих гнезд. Два из них обнаружены непосредственно в гнезде; для них до момента смерти было зарегистрировано отставание в развитии по отношению к остальным птенцам в гнезде. Остальные семь находились примерно в пяти метрах около гнезда без признаков насильственной смерти; для них отставание в развитии зарегистрировано не было, возраст птенцов на тот момент составлял в среднем 7-15 дней. Этим семи случаям всегда предшествовали резкие перепады погодных условий, происходящих в течение 30-40 минут: с высокой температуры воздуха (до 30°C) на резкое похолодание и сильный дождь. Два птенца из разных гнезд были съедены сиблингами (по данным с фотоловушек), и их перья и пух были найдены в гнездах. Несмотря на регулярные посещения гнезд и слежения за гнездами с помощью фотоловушек, не удалось выяснить причины смерти остальных 12 птенцов, из которых 10 исчезли в период с 8 по 17 июля (в ранней период развития птенцов, когда у них нет развитых перьев) и два – в период с 18 по 30 июля.

В 2008-2009 гг. фотоловушки зафиксировали гибель двух птенцов от резкой смены погодных условий. Оба птенца в возрасте 2-3 недель находились в гнездах с двумя птенцами. Во время повышения температуры воздуха до 25°C птенцы покидали гнездо; очевидно, в поисках тени. В каждом случае один птенец перемещался в тень от гнезда (т.е. находился непосредственно у гнезда), второй – в тень от кустарников в 3-4 метрах от

гнезда. Через 1-2 часа начинался дождь, и один из родителей прилетал на гнездо в течение 5 минут. Птенец, находившийся в непосредственной близости от гнезда, перемещался в гнездо под родителя, в то время как птенец, находившейся в 3-4 метрах от гнезда, не перемещался в гнездо и был найден впоследствии мертвым без признаков насильственной смерти.

В 2010 г. фотоловушки зафиксировали гибель двух птенцов в двух гнездах от нехватки корма и последующее употребление их в пищу сиблингами. В одном из этих гнезд находилось два птенца с большой разницей в развитии: во время каждого посещения один птенец был в 2,3–3 раза тяжелее другого. Во время продолжительного (31 час 30 минут) шторма родители не кормили птенцов, и младший птенец погиб; через один час после смерти погибший птенец был съеден старшим птенцом. Другой случай гибели птенца был зафиксирован в гнезде с тремя птенцами. Два птенца весили по 800 грамм, третий птенец весил 360 грамм, был очень слаб: не двигался и не открывал глаза. На следующий день младший птенец погиб и был скормлен оставшимся птенцам родителями.

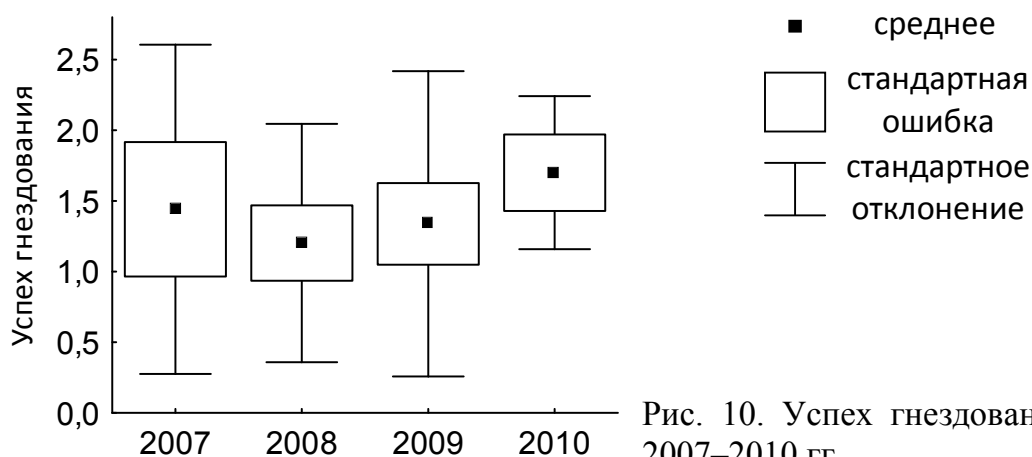


Рис. 10. Успех гнездования зимняка в 2007–2010 гг.

На протяжении всего времени наблюдений фотоловушки не зафиксировали ни одного случая агрессии между сиблингами; также зафиксировано, что птенцы покидают гнезда во время повышении температуры воздуха от 25°C.

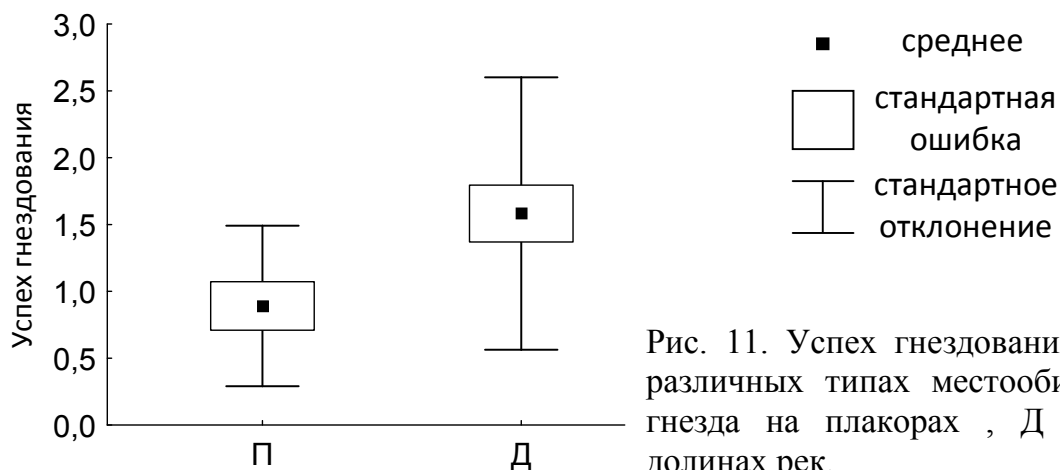


Рис. 11. Успех гнездования зимняка в различных типах местообитаний. П – гнезда на плакорах, Д – гнезда в долинах рек.

Таким образом, резкие смены погодных условий могут являться причиной гибели птенцов зимняка. Смена погодных условий особенно опасна для птенцов в ранний период развития, до появления перьевого покрова (первые 2-3 недели жизни). Сиблицид у зимняков не выявлен: старшие птенцы никогда не проявляли агрессию по отношению к младшим, даже в период бескормицы, но при этом используют умерших от голода сиблингов в пищу.

Табл. 5. Причины гибели птенцов зимняка.

Год	Число случаев смертности	Птенцы, съеденные лисой или песцом	Птенцы, найденные мертвыми в гнезде	Случаи исчезновения птенцов из гнезд	Птенцы, съеденные сиблингами
2007	8 (5)*	0	2 (2)	6 (5)	0
2008	8 (6)	1	1	6 (6)	0
2009	5 (4)	2 (2)	3 (3)	0	0
2010	5 (4)	0	3 (2)	0	2 (2)

* В скобках дано количество гнезд.

5.3. Успех гнездования сапсана

В 2007 г. обнаружено два гнезда, но полноценный мониторинг не был проведен по техническим причинам. В 2008-2010 гг. осуществляли полноценный мониторинг гнезд, но, т.к. выборка крайне мала, достоверные отличия по годам не выявлены ($KW-H = 4,37$; $d.f. = 11$; $p = 0,11$; табл. 6, рис. 12). В 2009 г. успех гнездования был ниже, и это может быть связано с тем, что в этот год гнездилась пара, которая обычно не гнездится на данной территории, и у нее был только один птенец. Возможно, это была молодая пара, которая гнездилась в первый раз и была недостаточно опытна. В этот же год одна пара гнездилась на новом месте (в старом гнезде зимняка), и их кладка состояла из одного яйца, которое погибло на ранних стадиях насиживания. Это гнездо располагалось в долине второго учетного участка, где в тот год гнездились семь пар зимняков. Возможно, причиной гибели кладки было повышенное беспокойство со стороны зимняков.

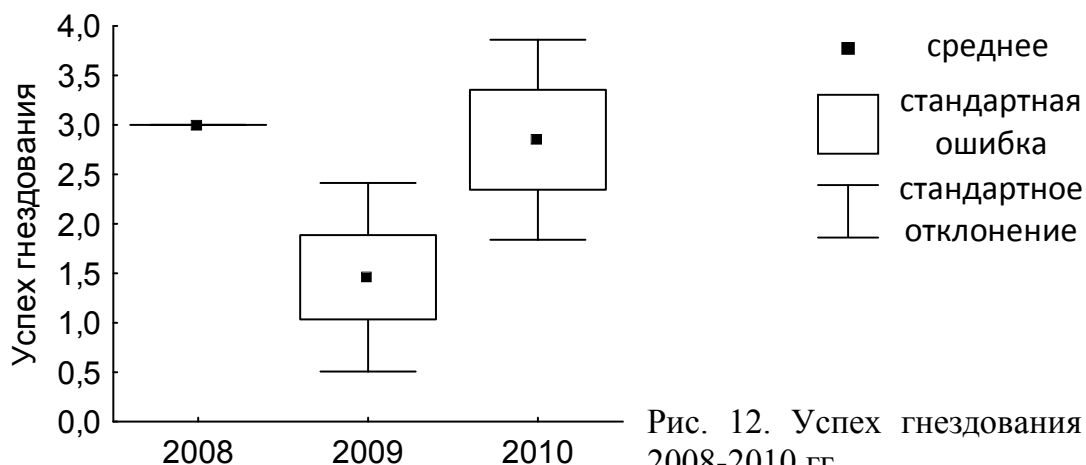


Рис. 12. Успех гнездования сапсана в 2008-2010 гг.

Успех размножения в двух группах гнезд сапсанов («морских» и «речных») не различался ($Z = 0,18$; $p = 0,85$; рис. 13).

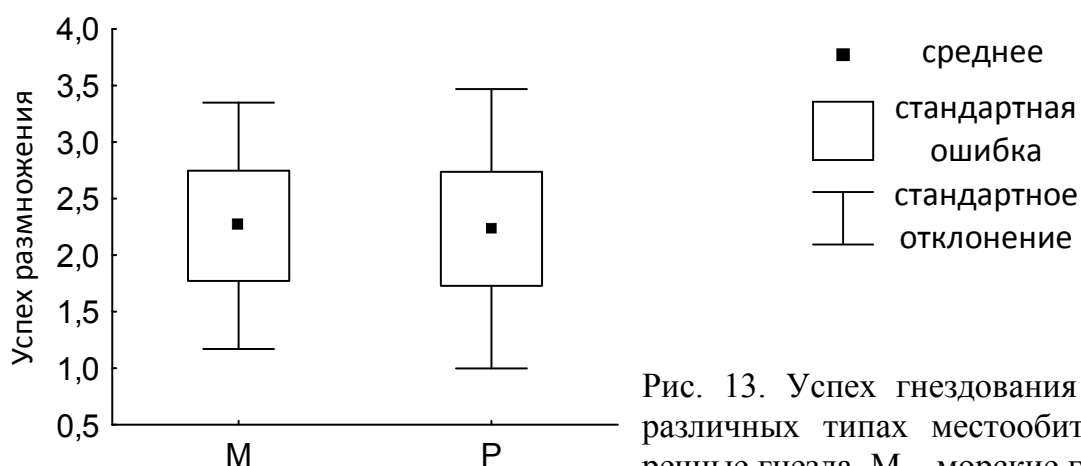


Рис. 13. Успех гнездования сапсана в различных типах местообитания. Р – речные гнезда, М – морские гнезда.

5.4. Причины гибели птенцов сапсана

За три года мониторинга гнезд сапсанов погибло три птенца (два в одном гнезде и один в другом). За все время фотонаблюдений за гнездами ни один из случаев гибели птенцов не был зафиксирован фотоловушками.

Табл. 6. Успех гнездования сапсанов. (И. М. – индекс успеха гнездования, рассчитанный по методу Мейнфилда).

Год	И. М.	Птенцы			Слетки		
		Общее кол-во	Среднее $\pm SD$	Пределы (min-max)	Общее кол-во	Среднее $\pm SD$	Пределы (min-max)
2008	3,0	6	3,0 $\pm$ 0	3	6	3,0 $\pm$ 0	3
2009	1,46	9	1,8 $\pm$ 1,5	0–4	7	1,4 $\pm$ 0,9	0–2
2010	2,85	12	3,0 $\pm$ 1,15	2–4	11	2,75 $\pm$ 0,9	2–4

ВЫВОДЫ

1. Численность гнездящихся зимняков в Малоземельской тундре колеблется асинхронно с обилием грызунов; численность гнездящихся сапсанов не изменяется.

2. Предпочитаемым биотопом гнездования зимняка являются долины рек. Наиболее крупные группы гнезд сосредоточены в долинах рек с наибольшей фрагментацией ивняков.

3. Биотопическое распределение гнезд сапсана обычно определяет спектр их питания («морская» или «речная» диеты), но не влияет на успех размножения.

4. Рацион зимняка на 80% состоит из грызунов в годы с различным их обилием. В годы депрессии численности грызунов зимняк «переключается»

на замещающие корма (белая куропатка, заяц-беляк), за счет которых он способен успешно размножаться.

5. Отдельные пары сапсанов демонстрируют высокую специализацию в выборе объектов питания. Возможно, это связано с наличием закрепленного механизма пищевых предпочтений.

6. Успех размножения зимняка выше у птиц, гнездящихся в долинах, чем на плакоре. В разные годы успех размножения достоверно не изменялся.

7. В районе работ основными причинами гибели птенцов зимняка являются резкая смена погодных условий и нехватка корма. Сиблицид у этого вида не отмечен. Вместо него наблюдается включение в спектр питания птенцов погибших сиблингов.

8. Метод анализа стабильных изотопов углерода и азота позволяет фиксировать переключение с одного пищевого ресурса на другой при учете, что данные ресурсы имеют различные изотопные подписи. Данный метод неинвазивен, прост и хорошо подходит для индикации состояния экосистем южных кустарниковых тундр.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. **Pokrovsky I.**, Ehrich D., Ims R.A., Kulikova O., Lecomte N., Yoccoz N.G. 2012. Assessing the causes of breeding failure among the rough-legged buzzard (*Buteo lagopus*) during the nestling period // Polar Research. – V. 31. – 17294.
2. Ehrich D., Henden J.-A., Ims R.A., Doronina L.O., Killengreen S.T., Lecomte N., **Pokrovsky I.**, Skogstad G., Sokolov A.A., Sokolov V.A., Yoccoz N.G. 2012. The importance of willow thickets for ptarmigan and hares in shrub tundra: the more the better? // Oecologia. – V. 168. – P. 141-151.
3. **Покровский И.Г.** 2011. Метод анализа стабильных изотопов углерода и азота в определении диеты хищных птиц // Зоологический журнал. – Т. 90 (8). – С. 1017-1019.
4. **Pokrovsky I.**, Lecomte N., Sokolov A., Sokolov V., Yoccoz N.G. 2010. Peregrine Falcons kill a Gyrfalcon feeding on their nestling // Journal of Raptor Research – V. 44 (1). – P. 66-69.

Главы в монографиях

5. Gauthier G., Doyle F.I., Gilg O., Menyushina I.E., Morrison G., Ovsyanikov N., **Pokrovsky I.**, Reid D.G., Sokolov A., Therrien J.-F. 2011. Chapter 7. Birds of prey // Gauthier G., D. Berteaux (eds.). ArcticWOLVES: Arctic Wildlife Observatories Linking Vulnerable EcoSystems. – Centre d'études nordiques, Université Laval, Quebec City, Quebec, Canada. – P. 62-74.

Тезисы и материалы конференций

6. **Покровский И.Г.**, Эрих Д., Имс Р.А., Куликова О.Я., Лекомте Н., Йоккоз Н.Ж. 2011. Причины гибели птенцов зимняка (*Buteo lagopus*) в Малоземельской тундре // В сборнике: "Дистанционные методы исследования в зоологии". Материалы конференции 28-29 ноября 2011 г. Москва. С.71.
7. Куликова О.Я., **Покровский И.Г.** 2011. Опыт использования космических снимков сверхвысокого разрешения для крупномасштабного зоогеографического картирования местообитаний мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) // В сборнике: "Дистанционные методы исследования в зоологии". Материалы конференции 28-29 ноября 2011 г. Москва. С.41.
8. Эрих Д., Хенден Ё.-А., Имс Р.А., Килленгрен С.Т., Куликова О.Я., Лекомте Н., **Покровский И.Г.**, Скугстад Г., Соколов А.А., Соколов В.А., Йоккоз Н.Дж. 2011. Влияние пространственной организации ивовых кустарников на популяции белой куропатки (*Lagopus lagopus*) и зайца-беляка (*Lepus timidus*) в южной кустарниковой тундре // В сборнике: "Дистанционные методы исследования в зоологии". Материалы конференции 28-29 ноября 2011 г. Москва. С. 104.
9. **Покровский И.Г.** 2010. Метод анализа стабильных изотопов углерода и азота в определении диеты хищных птиц // Е.Н. Курочкин, А.В. Давыгора (ред.). Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов. – Оренбург: изд-во Оренбургского государственного педагогического университета, ИПК ГОУ ОГУ. 362 стр. – С. 254.
10. **Pokrovsky I.**, Ehrich D., Fuglei E., Ims R.A., Lecomte N., Yoccoz N.G. 2010. Estimating diet of Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*), a predator in the transition between the Arctic and subarctic climatic zones // International Polar Year, Oslo Science Conference, 8-10 June, 2010 – Norway, Oslo – [PS1-C.17].