

УДК 574.32

*С.В. Попов***ТОПИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ СОКОЛООБРАЗНЫХ (FALCONIFORMES) НА ГРАНИЦЕ ТАЙГИ И ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ**

На основе картирования гнезд и анализа космоснимков с помощью ГИС изучалась избирательность хищных птиц в отношении мозаики растительного покрова на границе тайги и лесостепи Зауралья. По результатам находок гнезд проведено сравнение биотопических предпочтений, приводятся сведения о пространственной структуре населения Соколообразных. За 2000–2011 годы в биоценозах междуречий зарегистрировано гнездование 10 видов, по долинам рек – 5. Пространственное распределение связано с топическими предпочтениями видов. Путем сравнения структуры растительности в районе гнезд и случайно выбранных точек анализировалась избирательность видов в отношении мозаики растительного покрова. Выбор участков для гнездования, как правило, не связан с присутствием видов-конкурентов за места для гнездования и пищевые ресурсы. Для большинства видов характерна лабильная пространственная структура популяции. Консервативная пространственная структура (ежегодное воспроизводство) отмечается в условиях ограниченности ресурсов или высокой численности вида. Увеличение численности вида может приводить к уменьшению расстояния до ближайшего гнезда своего вида и появлению гнездовых агрегаций.

Ключевые слова: пространственная структура популяции, население птиц, Соколообразные, лесостепь, Зауралье.

Соколообразные (Falconiformes) занимают верхние уровни в трофических цепях, вследствие чего могут служить индикаторами состояния экосистем. В XX веке из-за интенсификации сельскохозяйственного производства и непосредственного преследования повсеместно отмечалось снижение численности хищных птиц. Одной из важнейших причин, повлекших за собой сокращение численности Соколообразных, является утрата или фрагментация коренных местообитаний. Распад Советского Союза и последующий крах сельского хозяйства запустили процессы восстановления коренных биоценозов, в том числе и в Зауралье, что, в свою очередь, отражается и на населении птиц.

Одна из важнейших проблем в экологии сообществ – это поиск модели, связывающей видовой состав с различными экологическими и пространственными условиями [1]. Редкие сведения о топических предпочтениях хищных птиц приводятся в фаунистических сводках и кратких сообщениях [2]. Работ, содержащих сведения о пространственной организации населения хищных птиц не так много [3]. Кроме того, длительное обитание птиц в районах с высокой антропогенной нагрузкой может запускать процессы синантропизации хищных птиц, проявляющиеся в изменении популяционных показателей. Такие изменения пространственной структуры популяций выявлены у *Milvus migrans* [4] и *Asio otus* [5].

На основании всего вышеуказанного целью работы является изучение топических предпочтений и пространственной структуры населения Соколообразных в районах, охваченных ранними этапами вторичной сукцессии и восстановлением коренных ландшафтов после снятия сельскохозяйственной нагрузки.

Рассматриваемый регион находится на стыке физико-географических районов (рис. 1), что определяет разнообразие условий и, как следствие, видовое богатство птиц.

Изучение Соколообразных проводилось в подзоне предлесостепных березовых и сосновых лесов Зауралья [6], представляющей собой переход от южной тайги к лесостепи. Большая часть данных получена в Каменском районе Свердловской и в Кунашакском районе Челябинской областей. Для изучения птиц была заложена сеть постоянных маршрутов и площадок в основных типах ландшафтов региона. В ходе исследований избегали проводить учеты хищных птиц в агроландшафте, ограничиваясь только наименее измененными биоценозами. Рельеф местности представляет собой наклоненную к востоку слабоволнистую равнину, прорезаемую долинами рек Исети, Пышмы, Течи, Миасса, Каменки, Камышенки и др. Долины рек невелики, элементы речных долин, в частности поймы, также слабо выражены. Одной из характерных черт региона является обилие озер со значительными тростниковыми зарослями по их берегам. По мере удаления от озера заросли тростников переходят в полосу осоковых кочкарников и ивняков, далее сменяющихся заболоченными лугами [7]. Вегетационный период заканчивается в октябре, его продолжительность – 150–155 дней. Зима длится 5–5,5 ме-

сяцев [8]. В западной части района исследований произрастают южно-таежные леса с преобладанием *Pinus sylvestris*. К юго-востоку от пос. Двуреченска сосновые и березовые леса сохраняются только по долинам рек, а междуречья заняты мозаичными, иногда заболоченными осиново-березовыми лесами.

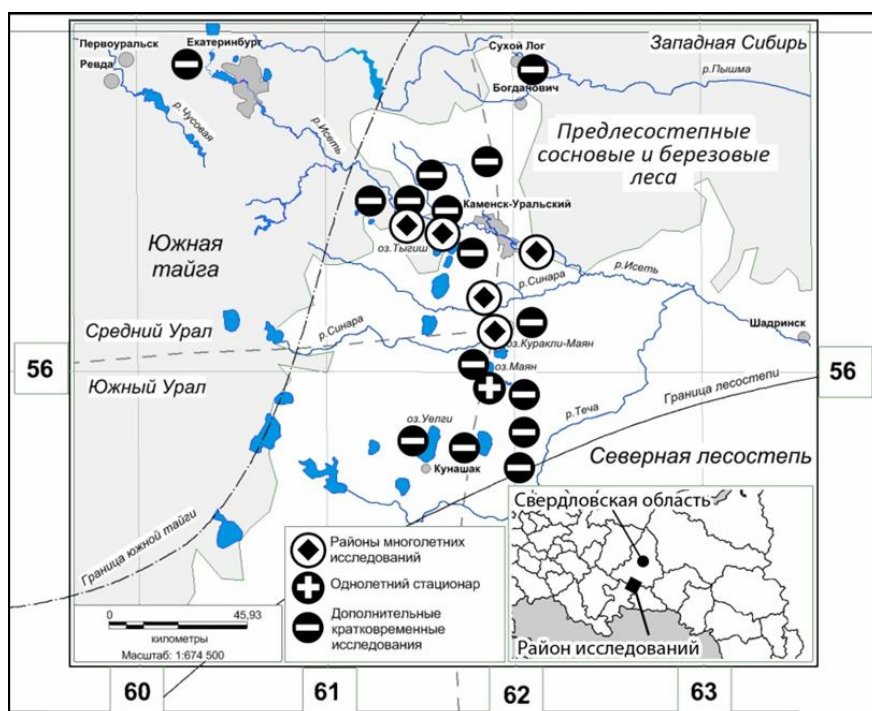


Рис. 1. Карта-схема района исследований и расположение ключевых участков на границе тайги и лесостепи Зауралья

Материалы и методы исследований

На междуречье заложены две постоянные площадки площадью 10 и 40 км². Лесистость этих площадок составляет 62 и 10 % соответственно. В вытянутых в одном направлении биоценозах закладывались маршруты длиной 2–7 км. Для поиска гнезд использовались также дополнительные однократные и кратковременные маршруты. Все найденные гнезда и участки птиц наносились на крупномасштабные спутниковые карты. За основу взяты спутниковые карты Google. Анализ распределения гнезд проводился с помощью программы MapInfo. Для постоянных площадок составлялись карты, отражающие особенности растительного покрова, расположение водоемов, болот и т.д. Тип пространственной структуры популяции оценивали как результат сравнения реально наблюдаемого и теоретически ожидаемого распределения [9].

Для изучения топических связей вокруг каждого гнезда выделяли зоны радиусом в 100, 500 и 1000 м. Для каждой из таких зон оценивали степень лесистости, долю площади, занятой ивняками, лугами, полями и болотами. Топическое положение гнезд, заселяемых в течение нескольких лет подряд, описывали только один раз. В анализе использована информация по 58 жилым гнездам (*Milvus migrans* – 4, *Circus macrourus* – 2, *Accipiter gentilis* – 1, *Accipiter nisus* – 4, *Buteo buteo* – 32, *Falco columbarius* – 2, *Falco subbuteo* – 8, *Falco tinnunculus* – 5), имеющим точную географическую привязку. Гнезда без такой привязки в анализе не использовались. Все статистические расчеты выполняли в программе SPSS Statistics. Статистическая значимость различий средних оценивалась с помощью U-test Манна Уитни для независимых выборок. Выделение территориальных групп гнезд проводили на основании расчетов расстояний до ближайшего гнезда. Принадлежность вида к тому или иному местообитанию оценивалась только по факту гнездования в этом местообитании. Дендрограммы построены на основе кластерного анализа по методу межгрупповых связей с использованием бинарной меры сходства (индекс Чекановского–Сьеренсена в форме «а») [10]. В программе SPSS Statistics этот индекс называется Dice. Для оценки избирательности видов в отношении характеристик местообитаний использовался индекс (*J*) Ивлева–Джекобса [11]. Для оценки статистической значимости разли-

чий в топических предпочтениях видов доля того или иного ресурса, в данном случае доля площади, занятая каким-либо типом биоценоза на участке в районе гнезда, сравнивалась со средними значениями этого ресурса, вычисленными для случайных точек в пределах постоянной учетной площадки. Анализ распределения гнезд проводился с помощью метода Kernel Density Estimation (ядерная оценка плотности) с размером ячейки $h_{\text{ref}} 100$ м. Описанию этого метода посвящено очень много работ, например [12-15]. Моделирование распределения гнезд и оценка площади, занятой поселением, проводились с помощью специализированной компьютерной программы OpenJUMP 1.4.2.

Все обследованные биоценозы сгруппированы в 10 типов (населенные пункты; террасные березово-сосновые леса; террасные березовые леса; средние реки и заросли по их берегам; малые реки и заросли по их берегам; мозаичные осиново-березовые леса, осиново-березовые перелески среди лугов и полей; приозерные луга с лужами, ивняками и мелкими колками; озера и тростниково-осоковые заросли по их берегам; луга-покосы, иногда с тростником). Стенотопность или эвритопность видов оценивали как долю заселяемых типов биоценозов от общего их числа, выделенных во время исследований. Названия видов приведены по сводке Коблика и др. [16].

Суммарная трудоемкость составляет более 330 дней, проведенных «в поле». Общая протяженность маршрутов (помимо учетов на площадках) – более 1000 км. Вся работа выполнена автором единолично.

Результаты и их обсуждение

По сравнению с речными долинами в биоценозах междуречий гнездится больше видов хищных птиц. В долинах рек отмечено гнездование 5 видов, тогда как по междуречьям – 10. Наибольшее число видов обитает в высоко мозаичных ландшафтах. Так, в осиново-березовых перелесках среди лугов и полей гнездится 8 видов Соколообразных. Чуть меньше видов населяют сильно фрагментированные перелески с ивняками и обширными открытыми пространствами – 7. Коренные биоценозы региона – мозаичные осиново-березовые леса – в настоящий момент представляют собой островки среди антропогенно-преобразованных ландшафтов. В таких биоценозах зарегистрировано гнездование 4 видов. В террасных лесах по долинам рек гнездится от 1 до 3 видов. Меньше всего видов гнездится в пойменных ивово-ольховых зарослях и тростниках по берегам рек и озер (по 1 виду). Лесополосы привлекают 4 вида. В селитебном ландшафте, на окраинах города, зарегистрировано гнездование 1 вида.

Среди гнездящихся видов *Buteo buteo* является самым эвритопным, населяющим 7 типов биоценозов из 10 изученных. Значительную экологическую пластичность демонстрируют *Accipiter nisus*, *Falco tinnunculus*, *Falco subbuteo*, *Circus cyaneus* и *Milvus migrans*. Самыми стенотопными являются *Circus aeruginosus*, *Falco columbarius*, *Circus pygargus*, *Circus macrourus*. Сравнивая видовой состав гнездящихся видов Соколообразных в разных биоценозах, можно отметить, что наибольшее сходство видового состава наблюдается в террасных березняках и в лесополосах, а также в осиново-березовых перелесках среди лугов и на лугах с ивняками и мелкими колками.

На рис. 2 представлена классификация видов хищных птиц по спектру предпочитаемых биоценозов. Наибольшее сходство отмечается для видов, связанных с открытыми и слаболесистыми ландшафтами (1 кластер): *C. cyaneus*, *C. pygargus* и *C. macrourus*. В эту группу входят также *F. tinnunculus* и *F. subbuteo*. Вторая группа видов (2 кластер) связана с ландшафтом средней лесистости: *A. nisus*, *M. migrans* и *B. buteo*. Особняком (3 кластер) в этой классификации стоит *C. aeruginosus*, резко отличающийся по характеру гнездовых биоценозов от других видов хищных птиц. Изолированное положение *A. gentilis* и *F. columbarius* объясняется чрезвычайно низким числом гнездовых находок.

Одним из важнейших факторов, лимитирующих распространение и гнездование Соколообразных, является мозаика растительного покрова [11]. Лесостепь благодаря своей мозаичности – благоприятный регион для жизни хищных птиц, обеспечивающий совместное обитание многих видов на одной территории. Предпочтение видами того или иного набора условий в пределах учетных площадок определяли на основе сравнения доли ресурса (лесистость, площадь луга, ивняков или болота) в зонах радиусом 100, 500 и 1000 м от гнезда со средним значением этого ресурса на площадке и с долей ресурса в случайно выбранных точках. Наиболее «лесными» видами являются *A. nisus*, *M. migrans* и *B. buteo* выбирающие для гнездования полуоблесенные ландшафты. *B. buteo* среди хищных птиц имеет наибольшую экологическую пластичность, выбирая для гнездования участки с лесистостью в диапазоне от 15 до 99 %. *M. migrans* предпочитает участки с лесистостью от 30 до 70 %. *F. subbuteo* и *F. columbarius* выбирают для гнездования более открытые участки, чем у предыдущей

группы. *F. tinnunculus* и *C. macrourus* используют для гнездования практически лишенные древесной растительности районы. Избирательность хищных птиц в отношении лесистости гнездового участка (100 м от гнезда) представлена на рис. 3.

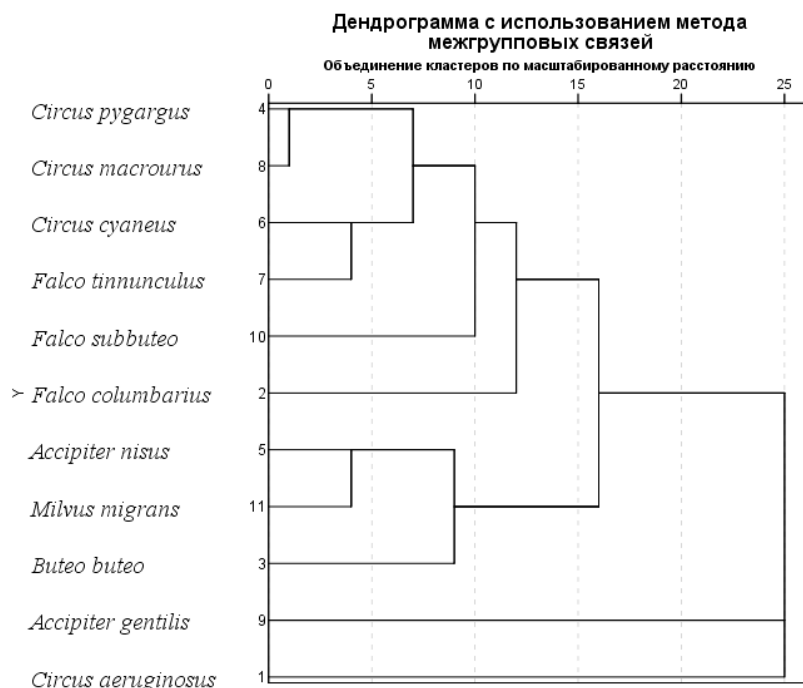


Рис. 2. Классификация видов Соколообразных по спектру предпочитаемых биоценозов

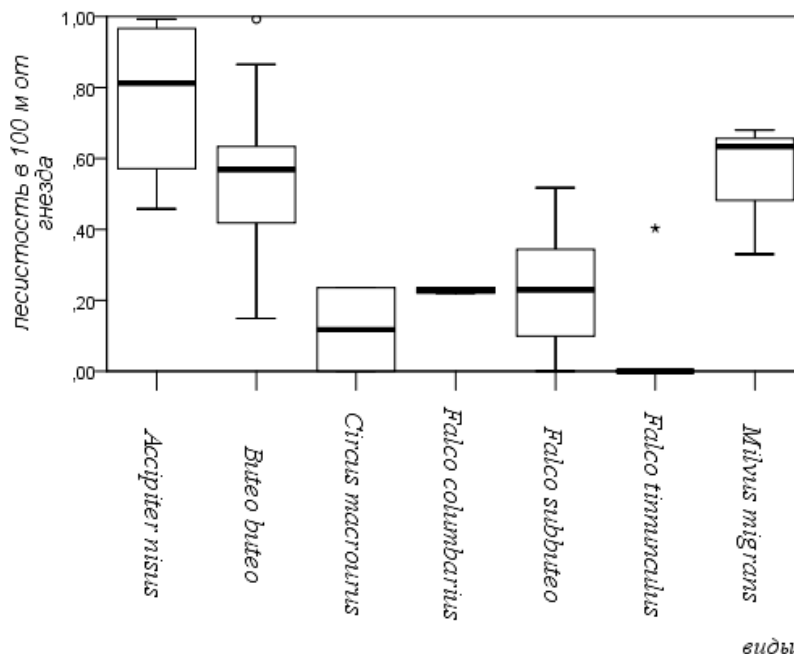


Рис. 3. Топические предпочтения Соколообразных в отношении лесистости ландшафта гнездового участка (100 м от гнезда) в целом для района исследований
Белые прямоугольники – варианты с первого по третий квантили; черные горизонтальные полосы внутри прямоугольников – медиана; т-образные выноски – диапазон от минимальных до максимальных значений; звездочки и кружки – редкие, сильно отличающиеся значения

Анализ распределения гнезд *B. buteo* показывает тяготение птиц к наиболее залесенным участкам ландшафта (табл. 1). Так, в радиусе 100 м от гнезда *B. buteo* лесистость достоверно отличается от

лесистости в случайно выбранных точках (U-test Манна–Уитни для независимых выборок, $p = 0,05$) и составляет в среднем 48 % при средней лесистости площадки 10 %. На второй площадке, включающей мозаичные осиново-березовые леса, лесистость гнездовых участков *B. buteo* (68 %) сопоставима со средней лесистостью ландшафта (62 %). В пределах слабо лесистого ландшафта при выборе мест гнездования *B. buteo* предпочитают наибольшую лесистость ($J_{100} = 0,75$) и избегают открытых пространств (100 м от гнезда). *B. buteo*, как и многим хищникам, для охоты необходимо наличие обширных открытых пространств, поэтому на уровне «500 м от гнезда» предпочтения лесистости нет. Средняя лесистость участка в 0,5 и в 1 км от гнезда статистически не отличается. На площадке с лесистостью 62 % нет такого ярко выраженного предпочтения наиболее лесистых участков ($J_{100} = 0,14$). Вместе с тем уже на уровне «500 м» отмечается некоторое избегание сильно залесенных участков. По всей видимости, открытых пространств в пределах обеих площадок для успешной охоты *B. buteo* вполне достаточно, поэтому избирательности в отношении лугов и старых залежей не выявлено. Для *B. buteo* также характерно избегание полей ($J_{100} = -0,82$, $J_{500} = -0,7$) и средневозрастных сосновых посадок в осиново-березовых лесах.

Таблица 1

**Топические предпочтения наиболее многочисленных видов Соколообразных
в отношении лесистости**

Вид	100 м				500 м				1000 м			
	$M \pm m$	min	max	J	$M \pm m$	min	max	J	$M \pm m$	min	max	J
<i>Buteo buteo</i>	0,48± 0,03	0,15	0,71	0,75	0,16± 0,02	0,02	0,48	0,19	0,14± 0,02	0,02	0,32	0,10
<i>Milvus migrans</i>	0,48± 0,15	0,33	0,63	0,75	0,13± 0,001	0,13	0,13	0,14	0,14± 0,02	0,12	0,16	0,18
<i>Accipiter nisus</i>	0,69± 0,14	0,46	0,94	0,88	0,3± 0,05	0,23	0,40	0,58	0,2± 0,04	0,16	0,28	0,36
<i>Falco subbuteo</i>	0,27± 0,07	–	0,57	0,28	0,09± 0,03	0,01	0,26	–0,17	0,08± 0,03	0,03	0,31	–0,26
<i>Falco tinnunculus</i>	0,10± 0,10	–	0,4	–0,57	0,08± 0,04	0,03	0,16	–0,22	0,03± 0,03	0,02	0,15	–0,21
<i>Circus macrourus</i>	0,12± 0,12	–	0,24	–0,26	0,01± 0,003	0,01	0,01	–0,82	0,03± 0,01	0,02	0,04	–0,56

Примечание. M – среднее значение лесистости; J – индекс Ивлиева–Джекобса; 100 м, 500 м, 1000 м – расстояние от гнезда. Лесистость площадки 10 %.

Среди мелких соколов *F. subbuteo* в пределах слабо лесистой площадки выбирает гнезда врановых, расположенных на участках, лесистость которых несколько выше средней по ландшафту. Для *F. subbuteo* характерны слабое предпочтение лесистости (различие лесистости в 100 м от гнезда и лесистости в случайных точках статистически не значимо) и избегание полей при выборе гнездового участка (100 м от гнезда). Лесистость охотничьего участка (0,5 и 1 км от гнезда) сопоставима со средней лесистостью площадки. Диапазон лесистости участков *F. tinnunculus* несколько меньше, чем у *F. subbuteo*. Иногда гнезда *F. tinnunculus* расположены вообще на отдельно стоящей березе, среди обширных лугов и залежей.

В пределах слаболесистой (10 %) площадки размером в 40 км² ежегодно гнездится всего одна пара *M. migrans*. Судя по регулярным встречам, в том числе когда в поле зрения было одновременно несколько особей *M. migrans*, а также по результатам отслеживания охотящихся птиц к западу от учетной площадки обитают еще две пары, гнезда которых не были найдены. В гнездовое время еще 1-2 пары регистрировались в 3 км к северу от площадки (в долине р. Синары и окрестностях). Примерные расстояния между парами составляют 4–4,5 км. В окрестностях озер Тыгиш и Маян, а также на 5-километровом участке террасных березняков в долине Исети постоянно обитает по одной паре *M. migrans*. В террасных березняках р. Исеть *M. migrans* гнездились в одном и том же гнезде с 2001 по 2011 г. В пределах слаболесистой площадки размер охотничьего участка постоянной пары составляет не менее 13–15 км². Охотящихся коршунов можно видеть на расстоянии 3,5–4 км от гнезда. Ежегодно *M. migrans* охотятся в пределах одного и того же района. В пределах постоянных площадок

не обнаружены плотные синантропные поселения с близкорасположенными гнездами, найденные в окрестностях Алтая [4].

В период 2009–2011 годов на слаболесистой площадке отмечалось от 2 до 4 пар *C. cyaneus* и от 1 до 3 пар *C. pygargus*. К сожалению, из-за ограниченности времени гнезда этих пар найти не удалось. Судя по районам, куда взрослые особи таскают гнездовой материал и грызунов, в тростниковых зарослях оз. Куракли-Маян, в пределах площадки, гнездится около 3 пар *C. aeruginosus*. До 2010 г. вообще не встречались *C. macrourus* с признаками гнездового поведения. В 2010 г. было найдено 2 гнезда *C. macrourus*. Расстояние между этими гнездами было около 800 м. В 2011 г. пределах учетной площадки обитало предположительно 5 пар *C. macrourus*. Население *C. macrourus* представляет собой отдельные пары или группы из двух гнездящихся пар. Между группой из двух гнезд и соседней парой (или еще одной группой гнездящихся пар) может быть 1,5–3 км. У *C. pygargus* охотничьи участки могут располагаться как изолированно, так и поблизости. *C. aeruginosus* селятся на достаточно большом расстоянии друг от друга. В репродуктивный период они тесно связаны с тростниковыми зарослями и поселяются по берегам многочисленных озер, верховьям рек и по окраинам заболоченных мелколиственных лесов. Соседние пары совместно используют охотничью территорию. Часто можно видеть совместную охоту 2–3 самцов. В репродуктивный период во время охоты самцы могут отлетать на 4,5–5 км от ближайших тростниковых зарослей и посещать приозерные луга и осиново-березовые перелески среди лугов. В небольших по площади тростниковых зарослях (до 2 км²) может обитать по две пары *C. aeruginosus*.

Пространственная структура населения *A. nisus* (табл. 2), по-видимому, ежегодно воспроизводится в сезон размножения. Каждый год пары можно найти в одном и том же участке леса или в одном и том же осиново-березовом перелеске. В пределах слаболесистой площадки в 2010–2011 гг. найдено по два гнезда. Расстояние между этими гнездами чуть более 4 км. В этих же перелесках в репродуктивный период 2001–2002 гг., также встречались перепелятники.

Таблица 2

Параметры пространственной структуры населения хищных птиц

Вид	Коэффициент Кларка–Эванса	Плотность населения (пар/км ²)	Год	Среднее расстояние до ближайшего гнезда своего вида ± ошибка (километры)	Пределы (мин...макс; километры)
Обыкновенный канюк	1,301	0,3	2010-2011	1,045±0,066	0,68...1,55
Чеглок	1,071	0,15	2011	1,74±0,45	0,83...3,66
Пустельга	не рассчитывался	0,05-0,075	2011	0,73	–
Пустельга	0,718	0,125	2010	1,38±0,85	0,36...4,75
Степной лунь	не рассчитывался	0,05	2010	0,82	–
Перепелятник	не рассчитывался	0,05	2001, 2002, 2010, 2011	4,3	–

В сильнофрагментированных перелесках среди лугов и залежей (лесистость 10 %) пространственное распределение гнездящихся пар *B. buteo*, постоянно (2009–2011 гг.). В таком ландшафте канюки используют одни и те же гнезда по много лет подряд. Есть гнезда, заселяемые ежегодно с 2001 г. Новые гнездовые участки появляются редко. Распределение гнезд соответствует групповому и достоверно отличается от случайного (коэффициент Кларка–Эванса = 1,3). Плотность населения составляет 0,3 пары/км². Основу населения составляют группы из 2–4 гнезд. Расстояние между гнездами в группах составляет 0,6–1,5 км (среднее – 1,04 км), тогда как расстояние между соседними группами варьирует от 1,2 до 1,7 км. Аналогичные данные приводит Штро [17] для *B. lagopus*, гнездящихся в тундрах Ямала (среднее расстояние до ближайшего гнезда зимняка составляет 1,38 км), в годы пика численности. По всей видимости, *B. buteo* избегают гнездового участка крупных сов и не строят но-

вые гнезда вблизи их гнезд. В отношении черного коршуна такого избегания нет. Гнездо канюка может располагаться всего в 350 м от гнезда черного коршуна. На площадке со средней лесистостью в 62 % пространственная структура популяции *B. buteo* динамична. За весь период наблюдений не отмечалось многолетнего гнездования *B. buteo* в одном и том же гнезде. Плотность населения в пределах этой площадки составляет 0,1–0,2 пары/км², а минимальное расстояние между гнездами – 1,4 км. В долине Исети, в террасных березняках, расстояние между гнездами *B. buteo* составляет 2,6 км. Распределение гнезд *F. subbuteo* не отличается от случайного, а гнезда располагаются не ближе 800 м друг от друга. Каждый год пары поселяются в разных местах учетной площадки. Население *F. tinnunculus* каждый год также формируется в разных местах площадки. Расстояние между гнездами может составлять от 300 до 500 м и не связано с плотностью населения вида. Редкий в изучаемом регионе *F. columbarius* также каждый год выбирает новый участок для гнездования. За 11 лет исследований гнездование *F. columbarius* в пределах слаболесистого стационара отмечалось лишь однажды. В северной тайге Западной Сибири мне также не приходилось наблюдать многолетнего гнездования этого вида в одном и том же районе.

Классическая модель совместного сосуществования нескольких видов предполагает расхождение потенциальных конкурентов по параметрам экологической ниши, аллобиотопию и разную численность видов в разных природных зонах или районах [19]. Зауралье в этом отношении не является исключением из правила.

Как уже отмечалось, одним из важнейших факторов, определяющих распределение птиц, является мозаика растительного покрова. Избыток или недостаток лесистости ландшафта Соколообразные могут компенсировать, располагая свои гнезда на участках с большей или меньшей лесистостью, чем средняя лесистость по ландшафту. Вместе с тем избирательность по отношению к параметрам среды позволяет видам со сходной экологией обитать в пределах одного ландшафтного урочища. Парные сравнения топических предпочтений позволяют уточнить стратегии каждого вида в случае совместного обитания. Топические предпочтения *B. buteo* в отношении лесистости гнездового участка (100 м от гнезда) достоверно отличаются от предпочтений *F. subbuteo* ($p = 0,05$), тогда как различия топических предпочтений *F. subbuteo* и *F. tinnunculus* статистически незначимы.

Сравнивая плотность населения хищных птиц в районе исследований и в соседних регионах, можно оценить привлекательность изучаемой территории для птиц. Возможно, в ближайших регионах, где агроландшафты занимают большую площадь, плотность населения *M. migrans* ниже [18], чем на слаболесистой площадке. На южной границе лесостепи пары *M. migrans* могут селиться на расстоянии в 1 км друг от друга [20]. По-видимому, из-за отсутствия лесов таежного типа в районе исследований *A. gentilis* очень редко встречается, в то время как для *A. nisus* этот регион более привлекателен (0,1 особи/км²), чем агроландшафт (0,01 особи/км²) [18]. Плотность населения *F. tinnunculus* в агроценозах северной лесостепи Зауралья и в изучаемом регионе сопоставима. Численность луней и *F. subbuteo* в пределах слаболесистой площадки несколько выше, чем в соседних районах [18; 24].

Формирование пространственной структуры популяции Соколообразных зависит от ряда факторов, прежде всего от мозаики растительного покрова, наличия доступной базы гнезд для размножения и хищничества со стороны других видов [5]. Появление гнездовых агрегаций у Соколообразных происходит в связи со «стремлением» птиц селиться поблизости от наиболее удобных для охоты и кормных участков ландшафта. Сходные данные приводит Покровский [21] для зимняка и сапсана в Малоземельской тундре. В тундре Южного Ямала пространственное распределение зимняка связано с численностью вида. В периоды спада численности гнезда зимняков, как правило, располагаются по долинам рек, где выше численность потенциальных жертв, а в годы подъема численности – более равномерно по учетной площадке [22]. Помимо этого, на распределение гнездящихся пар может оказывать влияние и присутствие потенциальных конкурентов. Для проверки этого предположения анализировалось пространственное распределение гнезд потенциальных конкурентов (мелкие соколы рода *Falco*; хищники-миофаги).

Миофаги. Пространственное распределение всех гнезд хищников-миофагов (*B. buteo*, *F. tinnunculus*) в слаболесистом ландшафте является контагиозным или случайным. Тип распределения может различаться при сходной плотности населения. Из-за малого числа найденных гнезд луни исключены из этого анализа. Основу населения миофагов составляют гнездящиеся пары *B. buteo*, выбирающие для гнездования самые лесистые участки. В районах с меньшей лесистостью складываются поселения *A. otus* и *A. flammeus*. Поблизости от этих групп поселяются немногочисленные пары

F. tinnunculus. За все время исследований межвидовые территориальные конфликты отмечались только у *C. macrourus* и *A. flammeus*, имеющих сходные топические предпочтения. Средние минимальные расстояния между гнездами миофагов в разные годы (2010–2011) статистически не различаются (U-test Манна–Уитни для независимых выборок при $p = 0,05$) и составляют 605–663 м.

Наиболее стабильным элементом в этой системе является население *B. buteo*. Такая стабильность пространственной структуры популяции *B. buteo* может быть связана с низкой лесистостью района. Как правило, для гнездования *B. buteo*, как и другие крупные хищники, выбирают старовозрастные лесные насаждения, где есть крупные и толстые деревья с подходящей кроной [11]. В районах низкой лесистости таких деревьев и фрагментов леса очень мало, поэтому все подходящие участки, даже субоптимальные, заняты гнездами *B. buteo*. Скорее всего, данная популяция существует вблизи верхнего предела плотности населения. В соседних регионах плотность населения *B. buteo* вдвое ниже [20]. Остальные виды, входящие в эту группу, менее жестко связаны с лесистостью ландшафта и могут выбирать место гнездования исходя из текущей трофической обстановки. Луни, обладающие очень большими охотничьими участками, могут охотиться в пределах нескольких гнездовых участков рассматриваемой группы миофагов. В отношении использования пространства *B. buteo*, *F. tinnunculus* и, возможно, *C. macrourus* являются специалистами, охотящимися в пределах своих участков, тогда как *C. aeruginosus* является генералистом, легко расширяющим свой охотничий участок и не охраняющими его.

Сравнивая расположение гнезд миофагов в 2010–2011 гг., можно отметить, что, несмотря на достаточно существенные различия в местоположении отдельных гнезд, в целом расположение гнезд миофагов в 2011 г. укладывается в область расположения гнезд 2010 г. (область, где вероятность нахождения гнезда составляет 95 %). В 2011 г. в пределах площадки гнездились на две пары миофагов меньше, чем в 2010 г. В 2011 г. гнезда миофагов располагались группами по 2–4 и 6 штук. В предыдущий год зафиксирована одна большая группа гнезд, расположенная в южной части площадки. Подобная локальная изменчивость местоположения скоплений гнезд в разные годы, видимо, свидетельствует о межгодовой изменчивости численности локальных поселений мелких грызунов, на которую и реагируют миофаги.

Пространственное распределение гнезд хищных птиц, использующих постройки врановых для размножения (*F. tinnunculus* и *F. subbuteo*). Для мелких соколов – *F. tinnunculus* и *F. subbuteo* – характерна слабая тенденция в сторону равномерного распределения гнезд, что может говорить о некоторой напряженности отношений между этими видами и конкуренции за гнезда врановых. *F. tinnunculus* часто достаются самые неудобные в отношении защитных свойств гнезда ворон, расположенные на отдельно стоящих березах, среди открытых пространств.

Отношение Соколообразных к антропогенному ландшафту. В пределах районов стационарных исследований распаханые территории невелики. Для большинства видов характерно избегание распаханых участков в гнездовой период. Это может быть связано с тем, что поля, где формируется плотный и высокий травяной ярус, неудобны для охоты. Вслед за врановыми хищные птицы могут проникать и в городские ландшафты. По всей видимости, заселение городов происходит на основе преадаптаций, в случае если в антропогенном ландшафте есть элементы, хотя бы отдаленно напоминающие естественные гнездовые биотопы. В городской черте зарегистрировано гнездование *F. tinnunculus*. Этот вид может гнездиться в городской промзоне, включающей отвалы завода, крупную железнодорожную станцию и ангары. Так, гнездо *F. tinnunculus* располагалось в гнезде ворона, которое находилось на опоре высоковольтной ЛЭП. Помимо этих двух видов в черте города в разные периоды года зарегистрированы *тетеревиатник*, *перепелятник*, *кобчик*, *чеглок*, *полевой и болотный луни*, *черный коршун* и некоторые другие. Большинство встреч приходится на период миграций или зиму.

Заключение

Пространственное распределение Соколообразных связано с топическими предпочтениями видов. Выбор конкретного места для гнездования, как правило, не связан с присутствием вида-конкурента. Агрегированные поселения миофагов формируются в наиболее подходящих для охоты местах.

Ежегодное воспроизводство пространственной структуры популяции наблюдается только у *A. nisus* и *M. migrans*, которые каждый год гнездятся в одном и том же месте (черный коршун вообще может гнездиться в одном и том же гнезде). Для остальных видов в той или иной степени характерна

ежегодная перестройка пространственной структуры популяции. Популяция *B. buteo* сочетает лабильный и консервативный типы пространственной структуры, в зависимости от лесистости местности. Консервативная пространственная структура популяции формируется на фоне высокой численности вида или в условиях недостатка пригодных мест гнездования. Лабильный тип пространственной структуры популяции большинства видов хищных птиц позволяет им более чутко реагировать на изменения трофической обстановки. В группе хищников-миофагов тип пространственного распределения гнезд не связан с совокупным обилием видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bergamin R.S., Müller S., Mello R.S.P. Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil // *Community Ecology*, 2012. Vol. 13, N 2. P. 162-170.
2. Волков С.В., Шариков А.В., Иванов М.Н., Свиридова Т.В., Гринченко О.С. Распределение и численность совообразных в Московской области // *Совы Северной Евразии*. М., 2005. С. 163-186.
3. Басова В.Б. Сравнительная экология ушастой (*Asio otus*) и болотной (*Asio flammeus*) сов: дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 141 с.
4. Бахтин Р.Ф., Важов С.В. К изучению синантропизации черного коршуна // *Изв. Алтайс. гос. ун-та*. 2011. Вып. 3-1 (71). С. 7-9.
5. Шариков А.В., Волков С.В., Иванов М.Н., Басова В.Б. Образование агрегированных гнездовых поселений как механизм синантропизации ушастой совы (*Asio otus* L.) // *Экология*. 2010. Т. 41, №1. С. 47-53.
6. Горчаковский П.Л. Растительность. Урал и Приуралье // *Природные условия и естественные ресурсы СССР. Урал и Приуралье*. М.: Наука, 1968. С. 211-261.
7. Ивченко Т.Г. Степень изученности и задачи охраны биоразнообразия болотных экосистем Челябинской области // *Вест. Челяб. гос. ун-та*. 2011. № 5 (220). С. 90-94.
8. Орлова В.В. Западная Сибирь. Л.: Гидромет. изд-во, 1962. 360 с.
9. Харитонов С.П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии // *Вестн. Нижегород. ун-та им Н.И. Лобачевского. Сер. Биология*. 2005. Вып. 1 (9). С. 213-221.
10. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
11. Романов М.С. Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова: дис. ... канд. биол. наук. Пушино, 2001. 226 с.
12. Horne J.S., Garton E.O. Selecting the best Home Range model: an information-theoretic approach // *Ecology*, 2006. Vol. 87 (5). P. 1146-1152.
13. Katajisto J., Moilanen A. Kernel-based home range method for data with irregular sampling intervals // *Ecological modeling*. 2006. Vol. 194. P. 405-413.
14. Powell R.A., Mitchel M.S. What is a home range? // *J. of Mammalogy*. 2012. N 93 (4). P. 948-958.
15. Sheather S.J. Density Estimation // *Statistical Science*. 2004. Vol. 19. N 4. P. 588-597.
16. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 256 с.
17. Штро В.Г. Некоторые наблюдения над миофагами в год пика численности леммингов // *Науч. вест. Ямало-Ненецкого автономного округа. Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа*. 2000. Вып. 4. Ч. 1. С. 44-47.
18. Коровин В.А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 504 с.
19. Головатин М.Г. Принципы организации населения птиц северных широт: динамический аспект: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2011. 41 с.
20. Тарасов В.В., Давыдов А.Ю. К фауне птиц лесостепной части Северного Казахстана // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. С. 108-149.
21. Покровский И.Г. Биология гнездования зимняка (*Buteo lagopus Pontoppidan, 1763*) и сапсана (*Falco peregrinus Tunstall, 1771*) в Малоземельской тундре: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2012. 25 с.
22. Соколов А.А., Соколов В.А. Пернатые хищники стационара Еркута // *Науч. вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа*. 2004. № 3 (29). С. 107-109.

S.V. Popov

BIOTOPICAL PREFERENCE AND SPATIAL DISTRIBUTION OF THE FALCONIFORMES POPULATION ON THE BORDER OF TAIGA AND FOREST-STEPPE BEYOND THE URALS

On the basis of mapping of bird nests and analysis of satellite images using GIS, flesh-birds' selectivity with respect to the vegetation mosaic on the border of taiga and forest-steppe of Trans-Urals was studied. According to the results of nest finds, biotopical preferences were compared; information about the spatial structure of Falconiformes' population was provided. During the period 2000–2011 nesting of 10 species was registered in ecosystems of interfluves, 5 – in river valleys. Spatial distribution is associated with habitat preferences of species. By comparing the structure of vegetation in the area of nests and random points the species selectivity with respect to the vegetation mosaic was analyzed. Selection of sites for nesting, as a rule, is not associated with the presence of competitor species. Labile spatial structure of the population is typical for most species. Conservative spatial structure (annual reproduction) is registered in the case of limited resources or a high number of individuals. An increase in the number of individuals may lead to a decrease in the distance to the nearest nest of a corresponding species and to emergence of breeding aggregations.

Keywords: spatial structure of a population, population of birds, Falconiformes, forest-steppe, Trans-Urals.

Попов Сергей Владимирович, научный сотрудник

Государственное казенное учреждение
Ямало-Ненецкого автономного округа
«Научный центр изучения Арктики»
629000, Россия, г. Салехард, ул. Республики, 73
E-mail: sergey.vlad.popov@gmail.com

Popov S.V., researcher

Scientific Research Centre of the Arctic
Respubliki st., 73, Salekhard, Russia, 629000
E-mail: sergey.vlad.popov@gmail.com