

На правах рукописи



Фуфачев Иван Андреевич

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МОХНОНОГОГО
КАНЮКА (*BUTEO LAGOPUS*) В ЮЖНОЙ ТУНДРЕ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ**

1.5.12. Зоология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Пермь – 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования Пермский государственный национальный исследовательский университет

Научный руководитель **Есюнин Сергей Леонидович**

Доктор биологических наук, доцент

Официальные **Артемьев Александр Владимирович**

оппоненты:

Доктор биологических наук, доцент, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии Института биологии.

Коблик Евгений Александрович

Кандидат биологических наук, Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, старший научный сотрудник сектора орнитологии.

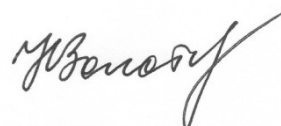
Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Защита состоится 30 ноября 2021 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260- 82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>

Автореферат разослан «20» сентября 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Современная динамика климатических условий приводит к значительным изменениям арктических экосистем. Наиболее чувствительными являются абиотические элементы, такие как площадь морского льда и снежного покрова на суше, количество тёплых дней летом, более короткие и мягкие зимы [Xu et al., 2013; Ims et al., 2013]. Косвенные последствия, обусловленные климатом, часто выражены в изменениях трофических взаимодействий: сдвиг численности каких-либо видов может привести к изменениям силы взаимодействия и динамики пищевой сети [Martin, 2007; Mortensen et al., 2016]. Для понимания последствий климатических изменений в арктических экосистемах наиболее важным является многолетнее изучение трофических взаимоотношений, связующих различные фокусные виды, для которых характерен численный и функциональный ответ на потребление основного ресурса [Helstrom et al., 2014].

Хищники, питающиеся мышевидными грызунами и находящиеся на вершине пищевой пирамиды, наиболее чувствительны к климатическим изменениям в Арктике. На Ямале наиболее подходящим модельным объектом является мохноногий канюк или зимняк *Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763), пернатый хищник, специализирующийся на потреблении мышевидных грызунов. По особенностям гнездования и трофическим предпочтениям, мохноногий канюк занимает промежуточное положение между белой совой *Bubo scandiacus* (Linnaeus, 1758), которая гнездится только в годы пика численности леммингов, и длиннохвостым поморником *Stercorarius longicaudus* (Vieillot, 1819), имеющим чётко выраженную способность питаться альтернативными кормами [Osmolovskaya, 1948; Mindell and White, 1988; Whitaker et al. 1996; Potapov, 1997; Mechnikova, 2009; Pokrovsky et al. 2013]. Такое промежуточное положение зимняка иллюстрирует важная отличительная черта, заключающаяся в том, что количество гнездящихся пар и успех размножения вида сильно варьируют между годами, следуя за численностью мышевидных грызунов [Tast et al. 2010; Therrien et al. 2014; Terraube et al. 2015]. При изучении динамики численности этого вида пернатых хищников на южном Ямале,

следует учитывать, что в кустарниковых тундрах полуострова в течение последних 20 лет зарегистрирован спад амплитуды колебаний численности мышевидных грызунов, а также стабильно низкая численность леммингов [Sokolova et al. 2014]. В связи с этим изучение мохноногого канюка в период гнездования на территории с недостатком основного кормового ресурса является важной деталью для понимания динамики арктических экосистем в современных условиях меняющегося климата Арктики.

Цели и задачи исследования. Целью работы было изучение динамики ключевых параметров экологии зимняка в условиях изменения кормовой базы в кустарниковой тундре Ямала в 1999-2017 гг.

Задачи:

1. Проанализировать межгодовую динамику плотности гнездования и успеха размножения зимняка.
2. Изучить спектр питания зимняка с помощью метода сбора и анализа содержимого погадок.
3. Оценить межгодовую динамику мелких грызунов (леммингов и полёвок), составляющих кормовую базу зимняка.
4. Выявить избирательность питания зимняка и зависимость плотности гнездования и успеха размножения от кормовой базы.

Научная новизна. Впервые в российской Арктике отслежены изменения важнейших показателей экологии одного из самых распространённых пернатых хищников Арктики – зимняка, в условиях значительных изменений кормовой базы. Показана реакция зимняка на изменения структуры и динамики численности в популяциях сообщества мелких грызунов (леммингов и полёвок) на одной территории в течение длительного периода. На основе многолетних данных, полученных в результате мониторинговых работ на стационаре «Еркута», были сопоставлены разные методы учета относительной численности грызунов, а также построены модели взаимосвязи плотности и успеха гнездования зимняка с динамикой численности мышевидных грызунов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая значимость работы состоит в детальном исследовании процессов, которые происходят в наземных экосистемах тундры в настоящее время. Выявлены изменения на двух разных уровнях пищевых цепей – хищник-жертва. Открытый феномен уменьшения плотности гнездования и одновременного увеличения успеха размножения хищников, при структурных изменениях в сообществе видов-жертв, определяет дальнейшие пути исследований и тестирование различных гипотез. Задokumentированная пластичность помогает предсказать, как пищевые цепи могут трансформироваться в условиях современных изменений климата.

Практическая значимость работы состоит в том, что результаты исследования могут быть использованы в образовательном процессе, как для общеобразовательного уровня, так и для высшей школы. Полученные в ходе выполнения работы данные о трофических связях в наземных экосистемах тундры использованы в курсе лекций Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет». Кроме того, детальные знания о механизмах изменения в пищевых цепях следует учитывать при разработке программ изучения, сохранения и освоения тундровых экосистем различными ведомствами (региональными департаментами природно-ресурсного регулирования, федеральным Министерством экологии, другими заинтересованными сторонами).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Сообщество мелких грызунов кустарниковых тундр Ямала изменилось. В период 1999-2017 гг. в его структуре произошёл сдвиг в сторону уменьшения доли леммингов и увеличения доли полёвок, что повлияло на снижение плотности гнездования мохноногого канюка.

2. Мохноногие канюки демонстрируют адаптацию к изменениям в сообществе грызунов: несмотря на снижение плотности гнездования вида, успех размножения за время проведения работ возрос.

Степень достоверности и апробация результатов. Анализируемые в исследовании данные собраны в течение 19 лет. Всего за этот временной

промежуток найдено 104 гнезда. Изучение питания зимняка основывается на анализе более чем трёх тысяч погадок.

Результаты исследований представлены на 3 конференциях молодых ученых в ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2013, 2014, 2019); региональной студенческой научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии» (Пермь, 2014, 2015); 14-й Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Алматы, 18-24 августа 2015 г.); VII Международной конференции рабочей группы по соколообразным и совам Северной Евразии «Хищные птицы северной Евразии, Проблемы и адаптации в современных условиях» (Сочи, 19-24 сентября 2016 г.).

Реализация работ, благодаря которым стало возможно провести данное исследование, была проведена с поддержкой нескольких грантов и проектов: РФФИ №: 18-05-60261, 18-54-15013 и 16-44-890108; Программы УрО РАН №: 12-4-7-022-Арктика, 8-9-4-22-Арктика, 15-15-4-35; Проекты: «Arctic Wildlife Observatories Linking Vulnerable Eco Systems» - 362259, «International Polar Year» - грант «Arctic predators».

Публикации. Всего автор имеет 21 научную публикацию, из них по теме диссертации опубликовано 10 работ, из которых 2 статьи в журналах индексируемых WoS и одна статья в журнале из Перечня ВАК РФ.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы и 4 приложений. Работа изложена на 118 страницах, основной текст диссертации содержит 9 таблиц и 23 рисунка. Список литературы включает в себя 136 источников, из них 74 на русском и 62 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в данном исследовании с 2012 г.: экспедиционные работы осуществлялись на протяжении семи полевых сезонов, проведена камеральная обработка материала собранного как лично автором, так и предшественниками в период 2008-2011 гг.

Благодарности. В первую очередь автор выражает большую благодарность научному руководителю А.И. Шепелю и учёным, выступавшим в качестве

соруководителей: А.А. Соколову, Д. Эрих, Н.А. Соколовой, В.А. Соколову, Отдельную благодарность автор выражает директору Арктического научно-исследовательского стационара Института экологии растений и животных УрО РАН В.Г. Штро.

Материал, использованный при написании данной работы, охватывает 19 лет. За все эти годы в сборе материала принимало участие большое количество сотрудников, работников и студентов, которым автор выражает большую благодарность: Т.А. Лаптандеру, П.С. Лаптандер, О.Т. Лаптандеру, Д.Т. Лаптандеру, В.Н. Сидорову, М.Г. Головатину, Н.Г. Ерохину, С.В. Зыкову, Л.М. Морозовой, А.В. Рябицеву, С.Ю. Абдульманвоой, Т.В. Струковой, С.Н. Эктовой, Д.Н. Рожковой, Е.П. Выгузовой, J. Koster, M. Cerezo, О.Я. Куликовой, И.Г. Покровскому, О.Б. Покровской, E. Lindgaard, C. Baubin, O.Gilg, B. Sabard.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ ТУНДРЫ

На территории южных кустарниковых тундр полуострова Ямал отмечено 14 видов хищных птиц. Ю. И. Чернов [1980] сообщает, что существенное значение в функционировании тундровых биоценозов имеют только шесть видов: белая сова, зимняк, сапсан *Falco peregrinus* Tunstall, 1771 и три вида поморников – длиннохвостый, короткохвостый *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758) и средний *Stercorarius pomarinus* (Temminck, 1815).

В любых экологических условиях можно выделить наиболее важные животные корма, вокруг которых группируются их потребители. Степень сосредоточения хищников на каком-либо одном объекте зависит от разнообразия корма, и чем выше это разнообразие, тем больше основных кормов [Ims et al., 2013]. В условиях тундры нет широкого разнообразия основных кормов, и наиболее важные пищевые объекты представлены двумя группами: мышевидными грызунами и птицами.

Предполагается, что хищничество может объяснять колебания жертв. Для полного понимания системы «хищник – жертва», необходимо количественно оценивать два параметра: функциональный и численный ответ хищников по отношению к жертвам [Solomon, 1949; Murdoch et al. 2003].

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований расположен в заполярной части Западной Сибири в Ямало-Ненецком автономном округе Российской Федерации, в подзоне кустарниковых тундр [Walker et al., 2005] полуострова Ямал. Район имеет рабочее название «стационар Еркута»; в различные годы площадь исследуемой территории варьировала от 100 до 250 км². Координаты района исследований: 68° 12.1' – 68° 19.2' с.ш.; 68° 46.3' – 69° 26' в.д.

Значительная часть полуострова занята относительно плоской, низменной, аккумулятивной Северо-Ямальской равниной [Добринский, 1995], по климатическому районированию относится к северному району атлантической области [Прик, 1985]. Гидрографическая сеть Ямала хорошо развита, характерной гидрологической особенностью является преобладание поверхностного стока [Львович, 1971]. Большая часть Южного Ямала расположена в подзоне южных субарктических (кустарниковых) тундр, и отличается большим разнообразием растительного покрова. Фауна Ямала характеризуется бедностью видового состава [Данилов, 1966; Данилов и др., 1984; Соколов, 2006; Соколов и др., 2013].

В Ямало-Ненецком автономном округе сохранилось наибольшее поголовье северных домашних оленей, 46% всей численности домашних оленей России. В настоящее время происходит новая волна освоения Арктики. Сейчас Ямало-Ненецкий автономный округ является главным поставщиком углеводородов в российской Арктике [Национальный атлас Арктики, 2017].

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования, мохноногий канюк. Мохноногий канюк или зимняк – обычный для тундровой зоны представитель отряда Ястребообразных

(Accipitriformes), входит в группу типичных гемиарктов. Зимняк имеет циркумполярный ареал, предпочитает гнездиться в открытых ландшафтах тундры и лесотундры. На зимовках чаще встречается в степных и сельскохозяйственных ландшафтах [Дементьев, Гладков, 1951]. В гнездовых районах весной зимняки обычно появляются к началу снеготаяния. При обилии грызунов сразу занимают гнездовые территории, при низкой численности грызунов могут либо кочевать, либо держаться осёдло. В зависимости от кормовых условий откладывают от 1 до 7 яиц, чаще 3-4. Насиживание начинается с первого яйца. Численность зимняка в тундре подвержена циклическим изменениям, связанным с изменениями численности грызунов [Осмоловская, 1948; Калякин 1980; Ims, Steen, 1990; Соколов, 2002, Мечникова, 2009, Tast et al., 2010].

Период выполнения работ. Работа охватывает 19 лет, с 1999 по 2017 гг. Сбор материала проходил в течении трёх месяцев: июнь, июль, август, и охватывал гнездовой цикл объекта полностью

Материалы и методы оценки плотности гнездования зимняка. В данной работе для оценки численности зимняка применяли метод абсолютного учёта, проводили поиск гнёзд на всей обследуемой территории в течение всего полевого сезона. Всего за период с 1999 по 2017 гг., найдено 104 гнезда. Для всех найденных гнёзд с помощью GPS-навигатора определяли координаты, обработку данных проводили в ГИС-пакетах ПО «BaseCamp» и ПО «Qgis 3.8.2».

Материалы и методы оценки успеха размножения. Для оценки успеха гнездования найденные гнёзда проверяли несколько раз за сезон вплоть до вылета птенцов из гнезда. Для оценки успеха размножения, в зависимости от цели исследования, применяют множество способов, но при условии использования только одного из них, реальная картина может быть искажена [Паевский, 1985]. В данном исследовании были использованы несколько показателей, оценивающих успех гнездования: количество вылупившихся птенцов по отношению к величине кладки (1), отношение количества слётков к величине кладки (2) и количество слётков на гнездо, в тех случаях, когда удавалось отследить гнёзда до вылета птенцов (3).

Материалы и методы изучения питания зимняка. Работа основывается на использовании метода сбора и анализа содержимого погадок. Этот метод не наносит вреда птицам, что делает его более пригодным для длительного мониторинга, а также позволяет в короткие сроки собрать с обширной территории большое количество данных о жертвах птицы. Однако этот метод, как и многие другие, в том числе и использование фотоловушек у гнёзд, имеет недостаток, а именно при его использовании остаются неучтёнными более крупные жертвы. Поэтому данный метод более применим в отношении мелких жертв, таких как мышевидные грызуны.

Сбор погадок осуществляли со всей исследуемой территории с середины июня по середину августа. Погадки собирали возле гнёзд и присад вокруг них, а также холмистых участках, обрывах, и бугорках, которые птицы используют в качестве присады во время охоты. Собранные погадки разбирали в лаборатории АНИС ИЭРиЖ УрО РАН. Для оценки количественного состава грызунов, добытых хищником, производили подсчёт по черепам и его элементам. Видовая принадлежность жертвы, определялась по форме дентинового поля и характеру буккальных и лингвальных углов щёчных зубов [Бородин, 2009].

Количество собранных погадок в 1999–2001 гг. не известно, имеются данные только о количестве найденных и определённых останков различных жертв (n=1706). В 2002-2004 гг. погадки не собирали. С 2005 по 2017 гг. было собрано 2050 погадок, в которых определено 3689 жертв.

Методы оценки обилия мышевидных грызунов. В этом исследовании использовали данные отловов грызунов на стационарном участке «Еркута» с 1999 г. Данный материал можно разделить на два периода: с 1999 по 2006 гг. и с 2007 по 2017 гг., поскольку сбор материала проводился двумя разными методами отлова с помощью «трапиковых» ловушек Геро. Первый – стандартный метод ловушко-линий [Новиков, 1953]. Второй – так называемый метод квадратов [Myllymäki et al., 1971].

Анализируемый материал состоит из данных о 932 грызунах пяти видов, полученных при проведении 29 274 ловушко-суток.

Методы обработки данных. Имеющиеся данные обрабатывали при помощи Microsoft Office Excel 2007. Статистическая обработка проводилась в ПО «R» v3.5.0 [R Core Team, 2018].

Относительную численность мышевидных грызунов оценивали на основе автокорреляционной картины детрендированного временного ряда. Индексы численности двух видов леммингов, были суммированы для большинства анализов, поскольку проанализировать сибирских леммингов отдельно, из-за их очень низкой численности, невозможно.

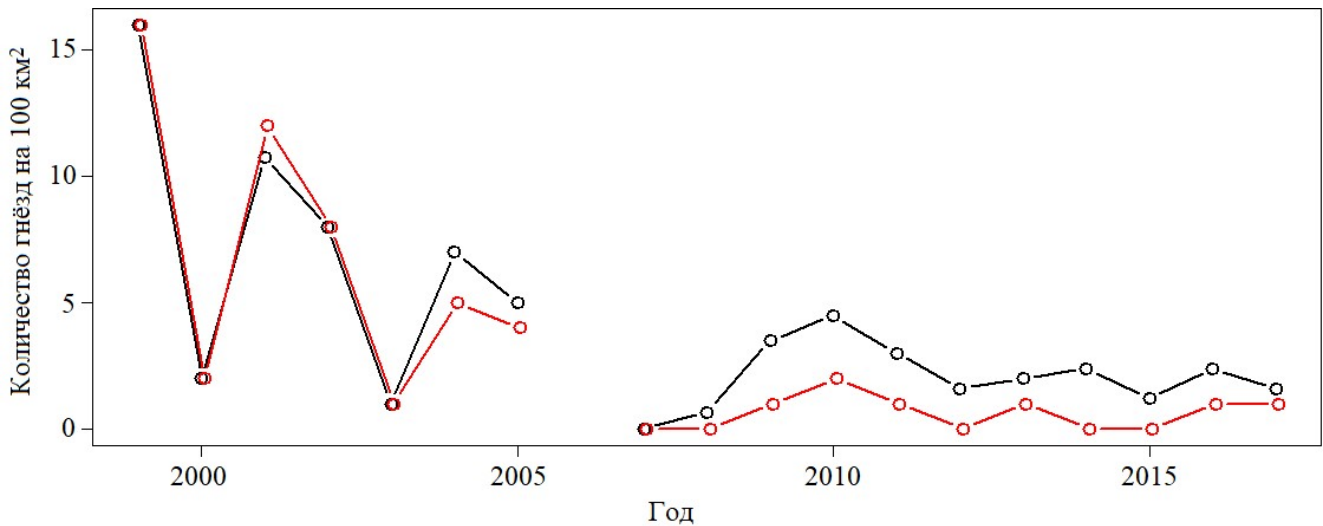
Зависимость различных параметров, оценивающих успешность гнездования зимняка от обилия мелких грызунов, основана на построении обобщённых линейных моделей с использованием разных переменных и их комбинацией. Для нахождения оптимальной модели, все построенные модели сравнивали с использованием информационного критерия Акаике (AICc).

Для оценки избирательности питания сравнивали доли грызунов разных видов из погадок и доли тех же грызунов из данных по отловам. В качестве численного показателя предпочтительности к потреблению определённых видов мелких грызунов, использовали стандартизированный индекс избирательности [Hellström et al., 2014].

Глава 4. ГНЕЗДОВАНИЕ И ПИТАНИЕ ЗИМНЯКА НА СТАЦИОНАРЕ «ЕРКУТА»

Плотность гнездования зимняка. В разные годы плотность гнездования значительно варьирует (Рисунок 1), и за последние 19 лет сильно сократилась с 16 до 2 пар на 100 км² (оценка = -0.43, ДИ (95%) = [-0.71; -0.16], P_v = 0.007).

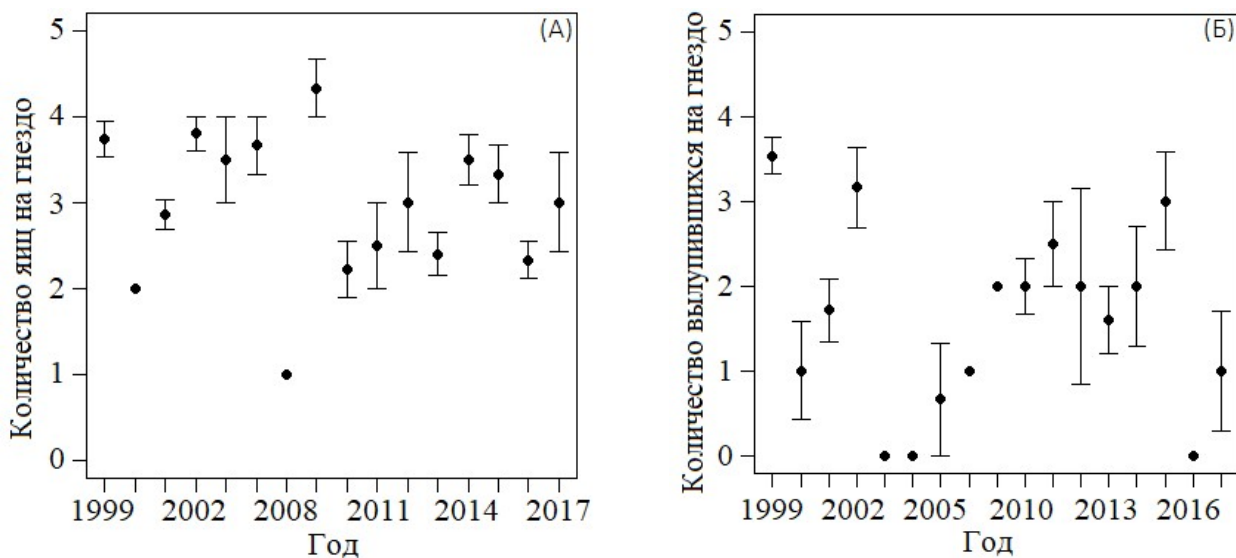
Из Рисунка 1 мы видим, что с 2007 г. амплитуда флуктуации стала менее выражена, и плотность гнездования стабильно ниже, чем раньше. Если рассматривать плотность гнездования только в начальной территории исследования (100 км² в 1999 и 2000 гг.), то снижение плотности ещё более выражено (оценка = -0.54, ДИ (95%) = [-0.82; -0.26], P_v = 0.002).



Чёрная линия – плотность гнездования с учётом всей обследованной площади (100 – 250 км²);
красная линия – количество гнёзд на постоянной площадке 100 км²

Рисунок 1 – Динамика плотности гнездования зимняка на территории стационара.

Успех размножения зимняка. Используя дисперсионный анализ можно утверждать, что данные о количестве слётков на гнездо и количестве яиц в кладке статистически различаются между годами, ($F = 3.8$, степень свободы = 70, $Pv = 0.05$) и ($F = 7.17$, степень свободы = 78, $Pv = 0.009$) соответственно (Рисунок 2).



А – среднее количество яиц в кладке на гнездо с ошибкой среднего. Б – Среднее количество вылетевших из гнезда птенцов в год.

Рисунок 2 – Показатели успеха размножения мохноногого канюка

Рассматривая результаты гнездования, а именно количество яиц в кладке и число вылетевших птенцов из гнезда, можно заметить, что количество слётков

относительно размеров кладки за последнее десятилетие выше, нежели в годы с более высокой плотностью гнездования.

Питание зимняка на южном Ямале. При разборе погадок удалось определить 5395 останков, относящихся к 22 различным таксономическим единицам. Эти останки можно распределить на следующие группы: Мышевидные грызуны; Другие млекопитающие; Птицы и Рыбы. Чаще всего в погадках встречается пять видов жертв, относящихся к мелким грызунам: 2 вида леммингов: копытный *Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1778) и сибирский *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792); 2 вида серых полёвок: полёвка Миддендорфа и узкочерепная полёвка; а также красная полёвка *Myodes rutilus* (Pallas, 1779).

Выражая количество найденных грызунов одного вида, как долю по отношению ко всем мелким грызунам, присутствующим в диете зимняка, можно сделать вывод, что хищник в разные годы отдаёт предпочтения разным видам грызунов (Рисунок 3).

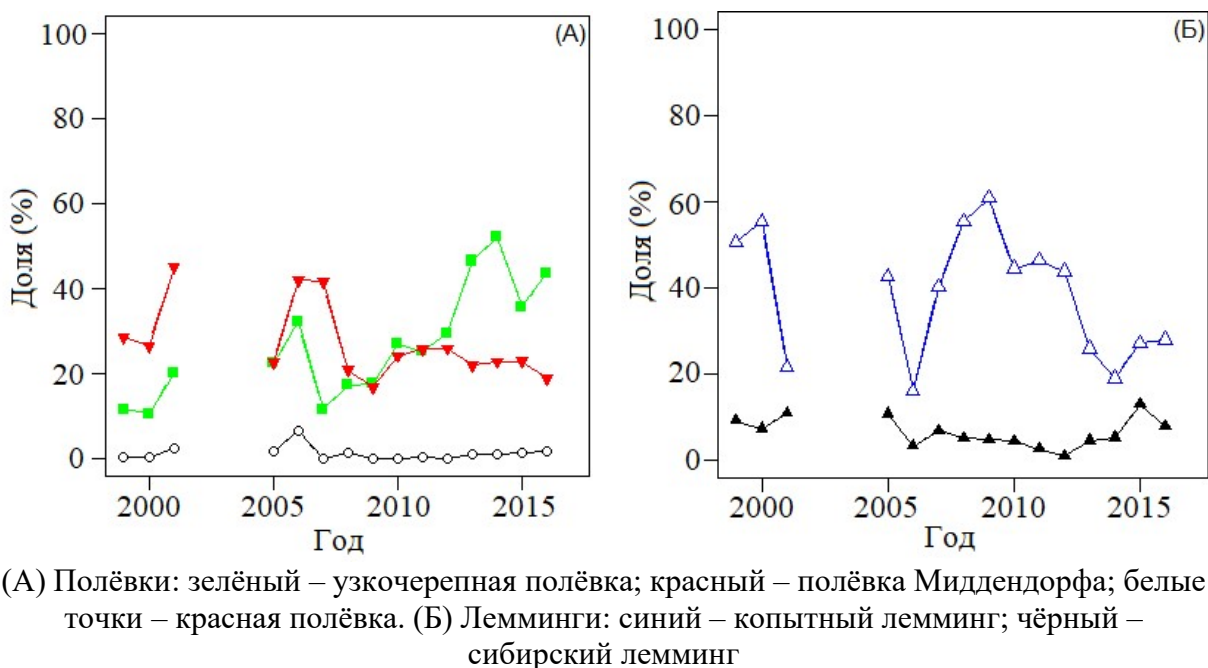


Рисунок 3 – Доля некоторых видов грызунов в питании зимняка, по данным анализа погадок, 1999-2017 гг.

Из Рисунка 3, видно, что в основном в питании зимняка присутствуют три вида грызунов: полёвка Миддендорфа, узкочерепная полёвка и копытный лемминг.

Сибирский лемминг, в сравнении с остальными грызунами, встречается в два, а то и три раза реже. Наименее добываемым грызуном является красная полёвка.

Глава 5. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ, ФОРМИРУЮЩИХ ОСНОВУ КОРМОВОЙ БАЗЫ КАНЮКА НА ЯМАЛЕ

На стационаре «Еркута» мониторинг мелких грызунов ведётся сотрудниками АНИС ИЭРиЖ УрО РАН с 1999 г., что является уникальным примером в Российской Арктике (Рисунок 4, 5).

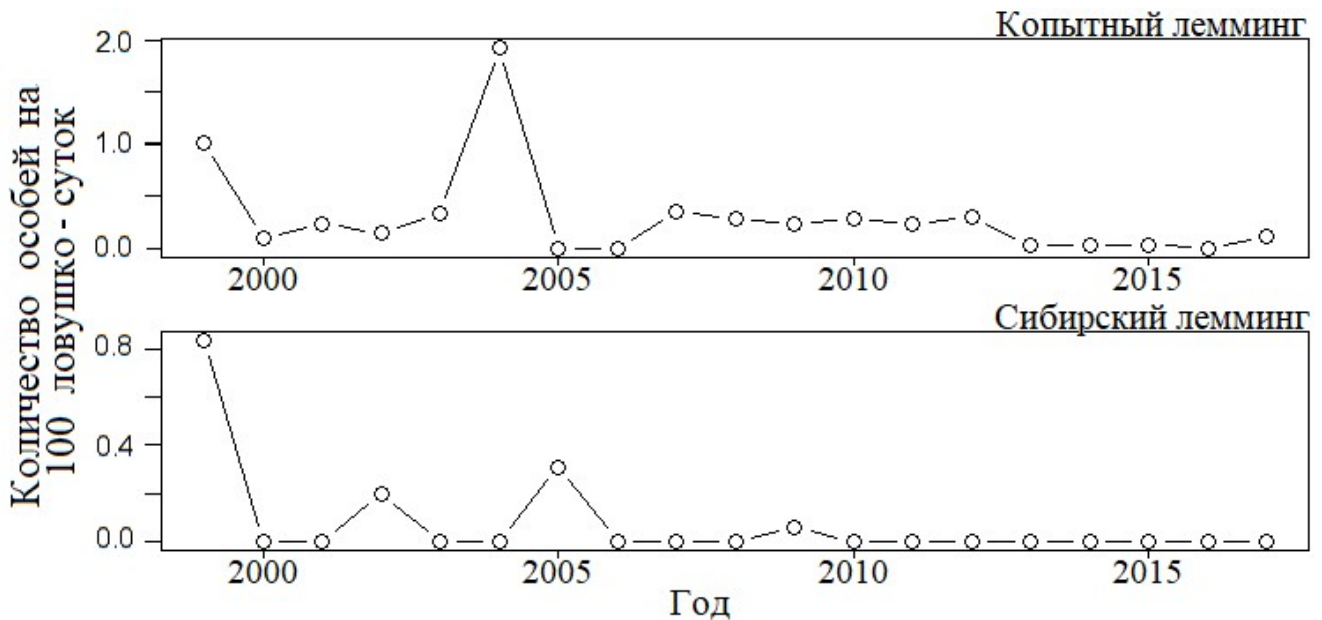


Рисунок 4 – Динамика относительной численности двух видов леммингов на стационаре «Еркута» (1999 – 2017 гг.)

Данные по отловам обобщались как годовые показатели численности, состоящие из количества животных, пойманных в ловушки на 100 ловушко-суток. Отловы проводили двумя разными методами. Данная проблема была исследована D. Fauteux с коллегами [2018]. Их результаты показали, что группа из трёх ловушек в квадратах примерно соответствует усилиям двух одиночных ловушек в ловушко-линиях. В соответствии с этим мы сократили усилия ловушек из линий с коррекцией в 0.67 раза, что привело к лучшему соответствию данных между двумя методами отлова. На Рисунках 4 и 5 видно, что в последнее десятилетие в отловах в основном преобладает узкочерепная и менее встречаемая полёвка Миддендорфа. Тогда как за

первое десятилетие исследования результаты отловов были более разнообразны: в отловах чаще встречались полёвки Миддендорфа, копытные лемминги и даже сибирский лемминг.

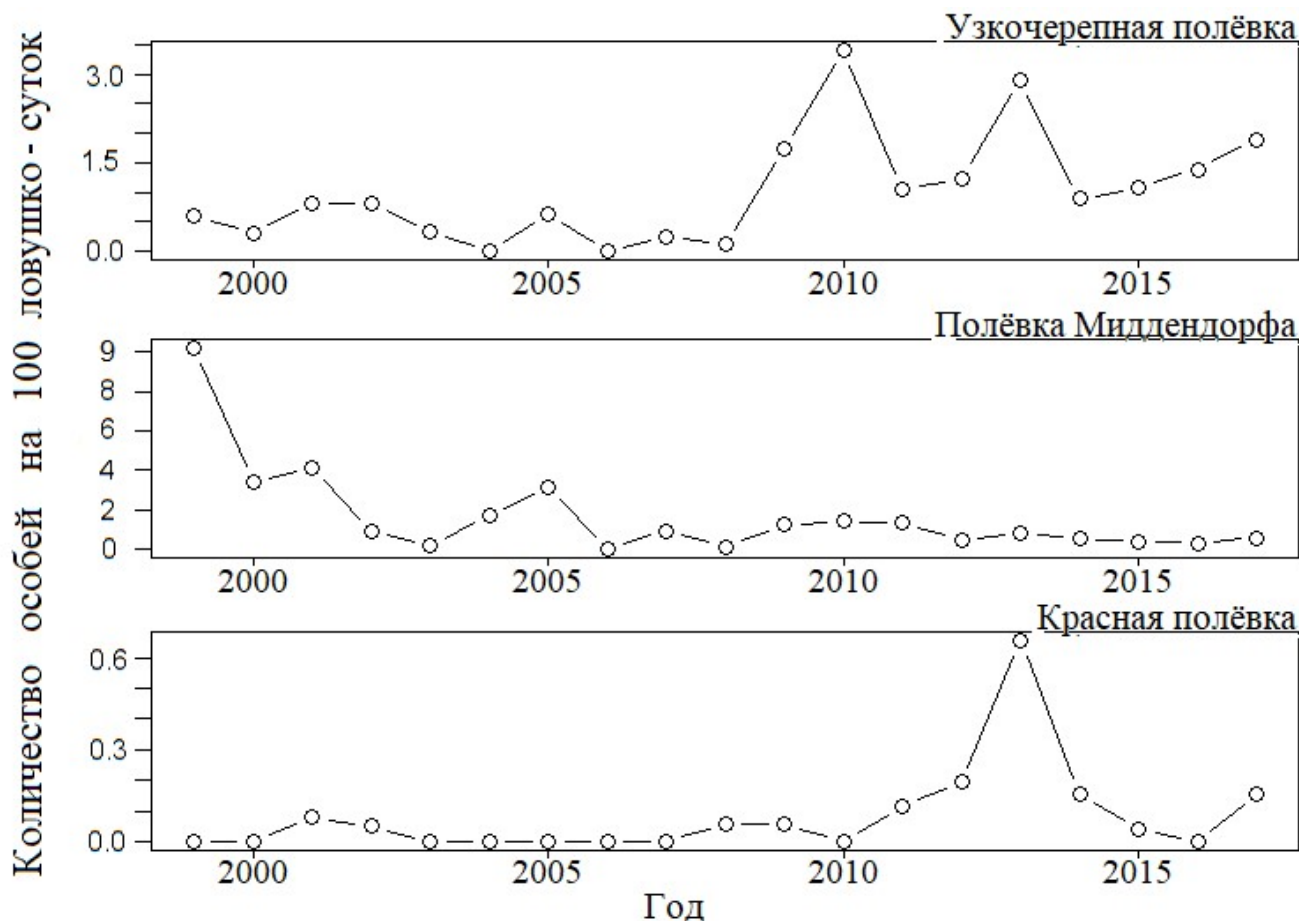
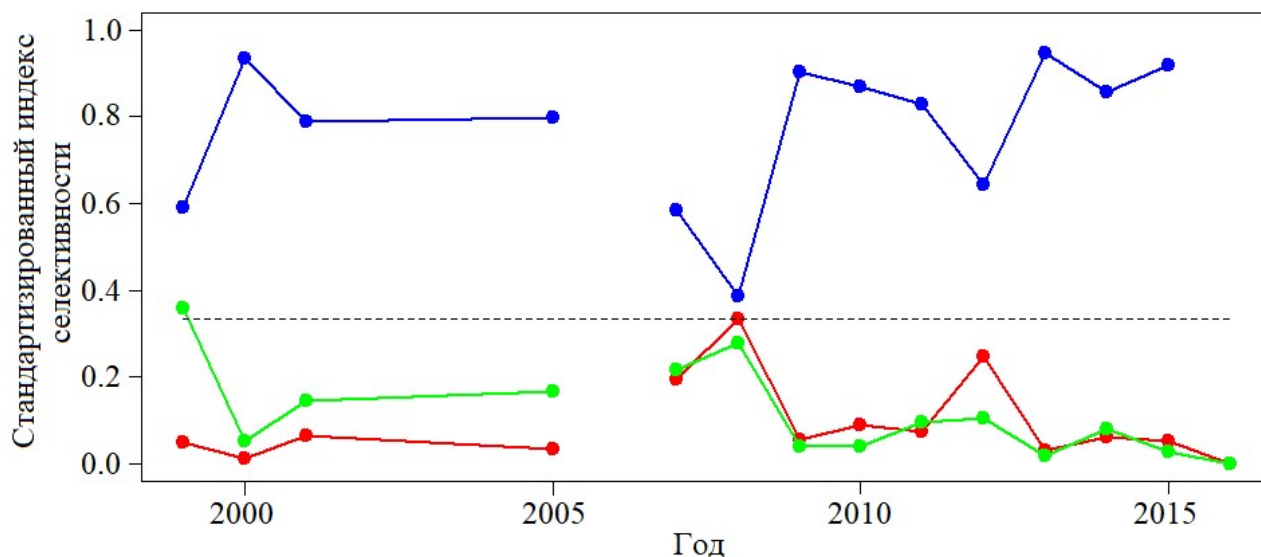


Рисунок 4 – Динамика относительной численности трёх видов полёвок на стационаре «Еркута» (1999 – 2017 гг.)

Глава 6. ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ГНЕЗДОВАНИЯ И УСПЕХА РАЗМНОЖЕНИЯ ЗИМНЯКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ОСНОВНЫХ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ

Избирательность питания мохноногого канюка. Используя стандартизированный коэффициент избирательности (α), описанный P. Hellström [2014] для зимняков в Швеции, мы выстраиваем график с динамикой избирательности (Рисунок 5). На графике видно, что зимняк всегда предпочитает леммингов, которые были объединены для данного анализа в функциональную группу, поскольку сибирские лемминги практически отсутствуют. Так же из анализа была исключена красная полёвка, поскольку она встречена в питании зимняка лишь

несколько раз. Согласно рассчитанным индексам, можно утверждать, что оба вида серых полёвок не являются предпочтительным кормом для зимняка и в последние 4 года стали ещё менее избираемы, чем раньше.



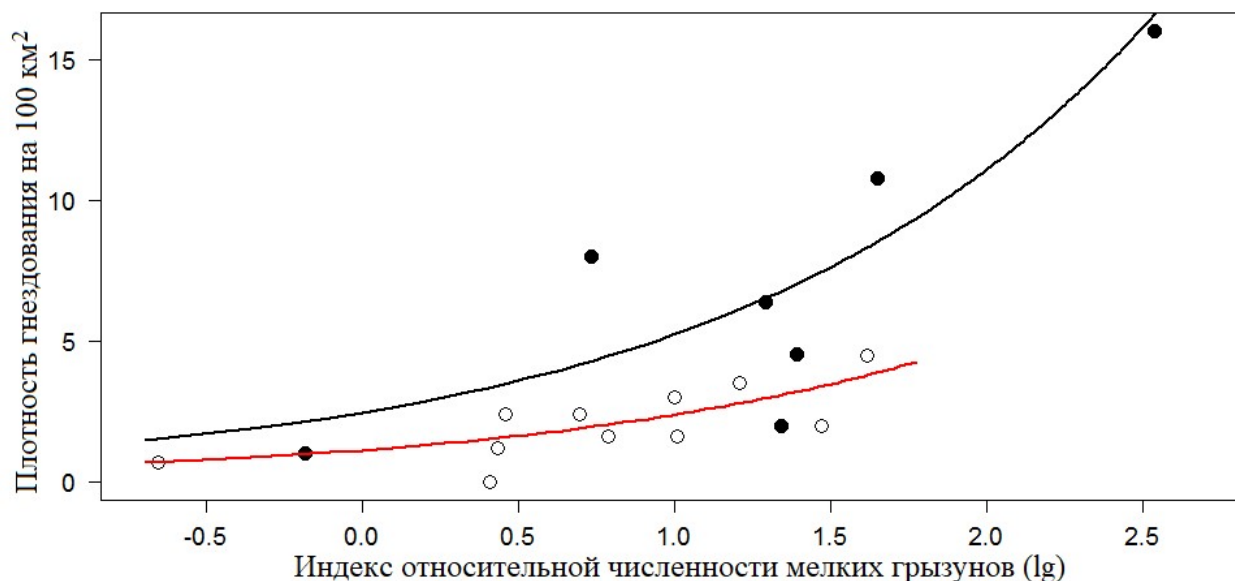
Синий – лемминги; красный – полёвка Миддендорфа; зелёный – узкочерепная полёвка.

Рисунок 5 – Стандартизированный индекс избирательности (α), рассчитанный по годам относительно мелких грызунов потребляемых зимняком

Плотность гнездования в зависимости от обилия мышевидных грызунов.

На территории исследований плотность гнездования зимняка коррелирует с общим индексом относительной численности грызунов с достаточно высокой степенью ($r = 0.84$, ДИ (95%) = [0.61; 0.94]). Это даёт основание для построения обобщённой линейной модели с распределением Пуассона. В которой: в качестве зависимой переменной использовано количество гнезд в год; в качестве независимой переменной логарифмически трансформированный индекс численности мелких грызунов, при этом площадь исследования для каждого года включается в модель как переменная смещения. На основе всех данных модели установлена граница между двумя периодами, которая представляет собой год с наименьшими остатками отклонений модели. Данный результат позволяет разделить весь временной ряд на «старый» период 1999 – 2004 гг. (с высокой амплитудой колебаний) и «новый» период 2005 – 2017 гг. (с более низкой амплитудой колебаний). Далее, в модель вводится ещё одна дополнительная переменная в качестве аддитивного фактора для

установления численного ответа в пределах каждого периода. Результаты использованной модели представлены на Рисунке 6.

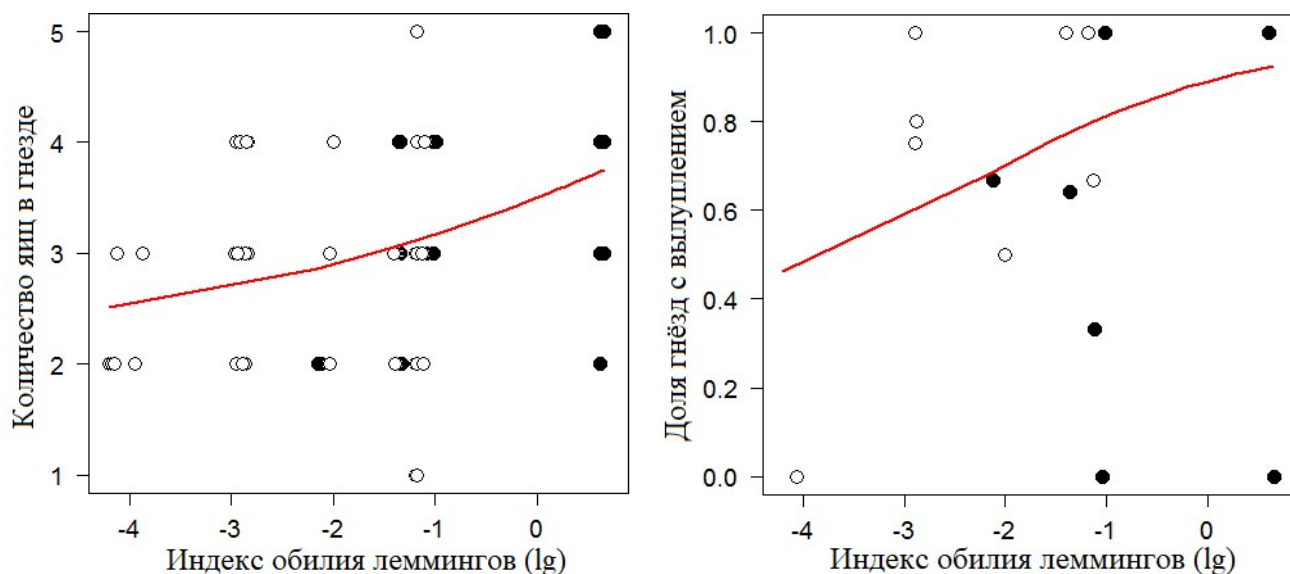


Красной линией обозначена модель, построенная на основе данных нового периода - белые точки (2005-2017 гг.). Чёрная линия и чёрные точки показывают результаты анализа старого периода (1999-2004 гг.)

Рисунок 6 – Графики зависимости плотности гнездования зимняка от индекса относительной численности всех мышевидных грызунов

Согласно данной модели, плотность гнездования удваивается при увеличении индекса относительной численности мелких грызунов на единицу по логарифмической шкале (ДИ (95%) = [1.55; 2.94]). Плотность гнездования относительно численности мелких грызунов снизилась в 0.45 раза в новом периоде (ДИ (95%) = [0.29; 0.71]).

Зависимость успеха размножения от основного кормового объекта. Изменение размера кладки лучше всего объясняется моделью, в которой в качестве независимой переменной выступает индекс обилия леммингов. Результат этой модели указывает на умеренное увеличение размера кладки в 1.13 раза (ДИ (95%) = [1.02; 1.24], $P_v = 0.016$) с увеличением на единицу индекса обилия леммингов по логарифмической шкале (Рисунок 7).

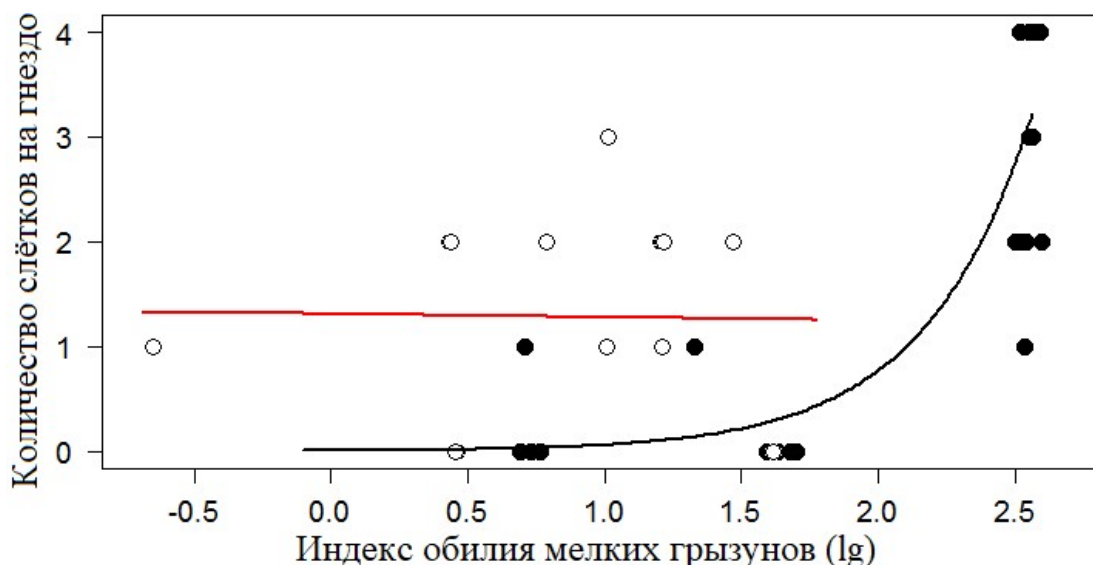


Чёрные точки – период до 2004 г., белые точки – период с 2005 г. Красная линия отображает линейную модель

Рисунок 7 – Зависимость показателей успеха гнездования зимняка от индекса относительной численности леммингов

Вероятность вылупления хотя бы одного птенца в кладке лучше всего объясняется моделью, где обилие леммингов также выступает в качестве независимой переменной. В результате модель демонстрирует положительное влияние численности леммингов на успех вылупления (оценка = 0.65, ДИ (95%) = [0.24; 1.12], $P_v < 0.003$) по логарифмической шкале. Однако проверка данных показала, что этот эффект был связан только с 2016 г., когда ни одно яйцо из шести зарегистрированных гнезд не вылупилось и лемминги в отловах отсутствовали. Без этого экстремального года зависимость между индексом относительной численности леммингов и успехом вылупления, не устанавливается.

Для объяснения различий успеха гнездования в среднем на одно гнездо между «старым» и «новым» периодами, так же использовали обобщённую линейную модель. Количество слётков на гнездо в качестве зависимой переменной и логарифмически трансформированный индекс численности мелких грызунов как объясняющую переменную (Рисунок 8).



Красной линия обозначена модель, построенную на основе данных нового периода - белые точки (2005-2017 гг.). Чёрная линия и чёрные точки показывают результаты анализа старого периода (1999-2004 гг.). Каждой точке соответствует количество слётков в гнезде.

Рисунок 8 – Количество слётков на гнездо в зависимости от обилия мелких грызунов, в двух периодах

Вычисления по этой модели показали, что существенное положительное влияние общего индекса относительной численности грызунов на количество слётков наблюдалось до 2004 г., но не после этого. Однако, учитывая невысокий индекс относительной численности мелких грызунов, количество птенцов было значительно выше после 2004 г., чем в предшествующий период. Проверка данных на наиболее важные значения, показала, что сильный положительный эффект в более ранний период был обусловлен только пиковым 1999 г., тогда как количество слётков на гнездо в другие годы было низким.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мохноногий канюк – облигатный миофаг, кормовой базой которого являются мышевидные грызуны (лемминги и полёвки). На протяжении всего периода исследования было зафиксировано уменьшение численности леммингов и увеличение числа узкочерепных полевок, в то время как амплитуда колебаний мелких грызунов ослабла. Несмотря на то, что наблюдения охватывают всего

несколько лет до изменения динамики, другие источники сообщают, что 3-5-летние циклы с высокой амплитудой были характерны для мелких грызунов на юге Ямала до 1990 г. [Осмоловская, 1948; Балахонов и др., 1997; Данилов, 2000].

Подобные изменения в сообществе мелких грызунов, наблюдаемые в других районах Арктики, можно объяснить изменением климата [Ims, Fuglei, 2005]. Более теплые весна и осень приводят к короткому зимнему сезону и ухудшению снеговых условий, что является объясняющей гипотезой в исчезновении циклов леммингов в восточной Гренландии [Gilg et al., 2009; Domine et al., 2018]. Аналогичные процессы могут быть возможными на территории исследования, так как температура весной и осенью действительно увеличились с 1970-х гг. на основе интерполированных среднемесячных значений [Harris et al., 2014]. Другими возможными причинами могут быть смена доминирующих видов, вызванная взаимодействием внутри сообщества [Hanski, Henttonen, 1996], или эти изменения являются фазой с низкой амплитудой в системе с переходной динамикой [Angerbjörn et al., 2001].

Мышевидные грызуны являются тем элементом, к которому канюки проявляют сильный численный ответ. Количество гнезд этого хищника относительно численности мелких грызунов стало меньше после изменения основных кормовых объектов — перехода от леммингов и полёвок Миддендорфа к большему количеству узкочерепных полёвок. Прилетающие на размножение пары имели в среднем более высокий успех гнездования, чем при аналогичных показателях численности грызунов в более ранние годы. Такой результат можно интерпретировать как адаптацию к изменениям в сообществе мелких грызунов за короткий промежуток времени. Другими словами, произошла своего рода компенсация, отношение количества к качеству.

Пары канюков, прилетающие в район с не самыми лучшими кормовыми условиями, могут являться более «опытными» птицами в популяции или же более способными справляться с низким обилием леммингов. В противовес этой гипотезе, можно предполагать, что территория исследований очень бедна «кормными» местами, где лемминги ещё есть, из-за чего низкая плотность гнездования снижает внутривидовую конкуренцию, что отражается на количестве успешно выведенных

птенцов. Данное предположение подтверждается тем, что оба вида леммингов были чрезмерно представлены в рационе зимняков относительно данных по отлову мелких грызунов. Этот свидетельствует о том, что хищники видят эти места и целенаправленно избирают леммингов.

Приведённый в работе результат о зависимости размера кладки от обилия леммингов может указывать на то, что канюки либо используют леммингов в качестве «индикатора» на протяжении многих лет, либо питание леммингами улучшает кондиции птицы, что позволяет отложить больше яиц. Предпочтение леммингов хищниками, скорее всего, связано с их большим размером, обеспечивающим больше пищи за разовое охотничье усилие. При этом лемминги более заметны для пернатых хищников, нежели полевки, особенно узкочерепные, которые живут в основном в зарослях ивы и роют норы [Пальчех и др., 2003; Sokolova et al., 2014]. Уменьшение коэффициента отбора (α), для узкочерепной полёвки, в течение периода исследования подтверждает гипотезу о том, что канюку трудно использовать этот растущий вид добычи.

ВЫВОДЫ

1. Динамика плотности гнездования зимняка в 1999 – 2017 гг. коррелирует с обилием мелких грызунов $r = 0.84$ ДИ (95%) = [0.61; 0.94], $Pv < 0.001$). За весь период работ плотность гнездования снизилась в среднем с 8 ± 2.5 гнёзд на 100 км^2 в 1999-2004 гг. до 4.7 ± 0.7 гнёзд в 2005-2017 гг.

2. Лемминги являются предпочитаемым видом жертв для зимняка. Стандартизированный индекс избирательности (α) для леммингов в разные годы составляет 0.4-0.95, а для полёвок не превышает 0.4. Размер кладки зимняков и доля гнёзд, в которых вылупился хотя бы один птенец, положительно зависит именно от относительной численности леммингов.

3. Относительная численность двух видов леммингов и полёвки Миддендорфа на территории кустарниковых тундр Ямала снизилась за период 1999-2017 гг. Относительная численность узкочерепной и красной полёвок возросла.

Амплитуда флуктуаций относительной численности мелких грызунов была выше до 2004 г.

4. При одинаковых показателях относительной численности грызунов (до 6 грызунов на 100 ловушко-суток), количество слетков зимняка в пересчете на одно гнездо до 2004 г. было ниже (среднее 0.14 ± 0.09), чем в последующий период (среднее 1.36 ± 0.20). Обнаруженный феномен говорит о пластичности зимняков к изменениям в Арктике.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ:

1. **Fufachev I.A.** Flexibility in a changing arctic food web: Can rough-legged buzzards cope with changing small rodent communities? / **I.A Fufachev**, D. Ehrich, N.A. Sokolova, V.A. Sokolov, A.A. Sokolov // *Glob Change Biol.* – 2019. – Vol. 25, Issue 11, – P. 3669 – 3679.
2. Pokrovsky I. Nest association between two predators as a behavioral response to the low density of rodents / I. Pokrovsky, D. Ehrich, **I. Fufachev**, R.A. Ims et al. // *Auk* – 2020, – Vol. 137, Issue 1. – P. 1-13.
3. **Фуфачев И.А.** Зонтичный эффект в период гнездования сокола сапсана *falco peregrinus* в отношении сообщества мышевидных грызунов / И.А. Фуфачев, Д.Н. Рожкова // *Вестник Пермского университета. Сер. Биология.* – 2017. – Вып 3. – С. 367-370.

Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:

1. **Фуфачев И.А.** Спектр питания зимняка (*Buteo lagopus*) в кустарниковой тундре полуострова Ямал / И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова // *Экология: теория и практика: матер. конф. мол. уч.*, – Екатеринбург, 2013. – С. 105-109.
2. **Фуфачев И.А.** Соотношение отдельных видов грызунов в уловах и погядках мохноногого канюка в тундрах южного Ямала / И.А. Фуфачев // *Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: матер регион. студ. науч. конф.*, – Пермь, 2015. – С. 83-85.

3. **Фуфачев И.А.** Есть ли связь между изменениями доли разных видов грызунов в питании зимняка (*Buteo lagopus*) и отловах давилками? / И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова // Экология: популяция, вид, среда: матер. конф. мол. уч., – Екатеринбург, 2014. – С. 159-161.
4. **Фуфачев И.А.** Численность, успех размножения и питание мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) в подзоне кустарниковых тундр полуострова Ямал / И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова // XIV Международная орнитологическая конференция: матер. конф. – Алма-ата, 2015. – С. 539-540.
5. **Фуфачев И.А.** К экологии мохноногого канюка на южном Ямале / И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова, Д. Эрих, А.А. Соколов // VII Международной конференции РГСС. Хищные птицы Северной Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях: матер. конф. – Сочи 2016. Изд-во Ростов-на-Дону, 2016. – С. 468-472.
6. Рожкова Д.Н. Особенности распределения мышевидных грызунов относительно гнезд сапсана *Falco peregrinus* Tunstall, 1771 на территории южных кустарниковых тундр Ямала / Д.Н. Рожкова, **И.А. Фуфачев** // Экология: факты, гипотезы, модели: матер. конф. мол. уч., – Екатеринбург, 2017. – С. 107-110.
7. **Фуфачев И.А.** Численность, успешность размножения и питание зимняка *Buteo lagopus* в подзоне кустарниковых тундр полуострова Ямал / И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова // Русский орнитологический журнал. – 2019, – Том 28, Экспресс-выпуск 1759. – С. 1798-1799.

Подписано в печать 10.09.2021
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт.л.
Заказ № 5. Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии ReAction
620062, г. Екатеринбург, ул. Первомайская, 77, лит. X